温带草原生物多样性对土壤碳通量影响的物候依赖性

于铭玥[1,2,3], 多 兰[2], 他维帅[3], 郑贞贞[1,2], 杨培志[1], 金晶炜[1]
(1.西北农林科技大学 草业与草原学院, 陕西 杨凌 712100;
2.中国科学院大学 生命科学学院, 北京 100049; 3.中国科学院大学 植物研究所, 北京 100049)

摘 要: [目的]探究温带草原植物物种多样性及功能群组成对土壤碳通量影响的物候依赖特征,为草地生态恢复和建设提供科学依据。[方法]在内蒙古半干旱温带草原设置包含1,2,4,8和16种植物的多样性梯度及不同功能群控制试验,于2024年完整生长季内连续监测土壤呼吸速率及水热因子,并基于不同物候阶段运用线性混合效应模型解析碳通量的动态机制。[结果]植物多样性对土壤呼吸的全生长季主导效应不显著,但其与月份的交互作用极显著。受物候交互效应驱动,高多样性群落在生长旺季(7—8月)的土壤呼吸速率呈现显著增强趋势,并在向生长季末期过渡时展现出更强的时间稳定性,而低多样性群落则呈现剧烈的季节波动。此外,相较于物种丰富度,植物功能群组成对土壤呼吸时间变异的解释能力较弱且主导效应不显著。[结论]温带草原植物多样性对地下碳通量的调控受物候阶段的强烈影响,相比于功能群组成,物种丰富度在缓冲碳通量季节波动,维持地下碳循环稳定方面发挥着更为关键的作用。

关键词: 生物多样性; 土壤呼吸; 季节动态; 时间依赖性; 生态系统功能稳定性
文献标识码: A **文章编号:** 1000-288X(2026)05-0250-08 **中图分类号:** S154.1, Q948.1

文献参数: 于铭玥, 多兰, 他维帅, 等.温带草原生物多样性对土壤碳通量影响的物候依赖性[J].水土保持通报, 2026, 46(5): 250-257. Yu Mingyue, Duo Lan, Ta Weishuai, et al. Phenological dependence of biodiversity effects on soil carbon flux in a temperate steppe [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2026, 46(5): 250-257.

DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2026.05.001 **CSTR:** 32312.14.stbctb.2026.05.001

Phenological dependence of biodiversity effects on soil carbon flux in a temperate steppe

Yu Mingyue[1,2,3], Duo Lan[2], Ta Weishuai[3], Zheng Zhenzhen[1,2], Yang Peizhi[1], Jin Jingwei[1]
(1.*College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi* 712100, *China*; 2.*College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*; 3.*Institute of Botany, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*)

Abstract: [Objective] The phenological dependence of the effects of plant species diversity and functional group composition on soil carbon flux in a temperate steppe was investigated in order to provide a scientific basis for grassland ecological restoration and construction. [Methods] A diversity gradient containing 1, 2, 4, 8, and 16 plant species and a controlled experiment with different functional groups were established in a semi-arid temperate steppe in Inner Mongolia. Soil respiration rates and hydrothermal factors were continuously monitored during the complete growing season of 2024, and linear mixed-effects models were applied to analyze the dynamic mechanisms of carbon fluxes based on different phenological stages. [Results] The dominant effect of plant diversity on soil respiration was not significant over the entire growing season, but its interaction with month was highly significant. Driven by the phenological interaction effects, high-diversity communities showed a

收稿日期: 2026-03-02 **修回日期:** 2026-03-27 **采用日期:** 2026-03-30
资助项目: 财政部和农业农村部"国家现代农业产业技术体系"(CARS-34); 国家自然科学基金项目(32401339)
第一作者: 于铭玥(2001—),女(汉族),陕西省西安市人,硕士研究生,研究方向为生态系统碳通量。Email:mingyueyu2001@163.com。
通信作者: 金晶炜(1980—),女(达斡尔族),内蒙古自治区扎兰屯市人,博士,副研究员,主要从事草地生态方面的研究。Email:jinjingweisoil2008@163.com。
郑贞贞(1993—),女(汉族),山东省聊城市人,博士研究生,研究方向为极端气候对温带典型草原生态系统结构和功能的影响。Email:zhengzhenzhen@ucas.ac.cn。

significantly increasing trend in soil respiration rate during the peak growing season (July—August), and exhibited stronger temporal stability when transitioning toward the end of the growing season, whereas low-diversity communities showed dramatic seasonal fluctuations. Furthermore, compared to species richness, plant functional group composition had weaker explanatory power for the temporal variation of soil respiration, and its main effect was not significant. [Conclusion] The regulation of belowground carbon flux by plant diversity in temperate steppes is strongly influenced by phenological stages. Compared with functional group composition, species richness plays a more critical role in buffering the seasonal fluctuations of carbon flux and maintaining the stability of belowground carbon cycling.

Keywords: biodiversity; soil respiration; seasonal dynamics; time dependency; ecosystem function stability

草地作为陆地生态系统的重要组成部分,也是全球最大的碳库之一,在调节全球碳循环中发挥着关键作用[1-3]。土壤呼吸是土壤碳释放进入大气的主要途径,也是陆地生态系统向大气输送CO_2的最大通量之一。其动态变化直接影响大气CO_2浓度与全球碳平衡,即使其季节动态或幅度的微小改变,也可能引发显著的气候反馈[4-7]。土壤呼吸随时间变化呈单峰型曲线,在生长季中期达到峰值,而在早春和晚秋维持较低水平[8]。这一格局主要由土壤温度和湿度的季节变化驱动[9],其中土壤温度决定代谢基线,而土壤含水量决定了响应环境因子强度的能力[10-12]。此外,土壤呼吸还受到植被类型及生物量的影响,具体体现在植被差异所导致的根系活性、凋落物质量与分解速率以及微生物可利用碳含量不同等方面,对土壤呼吸有着强烈的影响[13-14]。已有大量研究[15-16]证实植物多样性可提升生态系统功能,但现有研究多基于静态观测开展多样性效应分析,未考虑时间动态特征[17-18]。此类静态视角研究无法表征生态过程天然存在的时间依赖规律。关于植物多样性如何通过种间互补性及根系物候差异等机制,在生长季不同阶段具体调控土壤呼吸动态,目前仍缺乏系统性的阐释[19]。

土壤呼吸具有鲜明的季节动态,其变化过程主要由土壤中水热状况及物候期内植物生长发育所引发的生理生化活动的变化决定[20]。具体而言,土壤温度为呼吸提供代谢基础,而土壤水分则通过调控微生物与根系活性,调节温度响应的强度与模式[6,12,21-22]。更为关键的是,由于根系周转率、碳分配以及分泌活动在生长季中存在规律性的变化[23-25],土壤自养呼吸的比例也会随之发生变化[26],进而对土壤呼吸产生季节性的影响[19,27]。研究[28-29]表明,生长季内由于温度、水分等因素的变化以及群落组成的变化,可能导致种间关系(包括协同效应和拮抗效应)发生相应的改变。然而,植物多样性影响土壤呼吸及碳分配的时间动态的生物学机制尚不明确[13],因此,在未来的研究中还需要考虑物种多样性和功能群组成对这种时间变异的贡献。鉴于此,本研究依托内蒙古典型温带草原长期物种多样性控制平台开展。在之前固定点位的基础上设置植物物种丰富度梯度(D=1,2,4,8,16),并连续测量整个2024年生长季土壤呼吸以及相关环境因子的影响作用。本研究将生长季划分为3个具有明确物候特征的阶段(初期、中期与末期),旨在解析地下碳释放在生长季内的动态变化过程,并进一步区分气候与物种多样性在此动态过程中的交互效应。基于植物-土壤相互作用的物候动态,提出3个具体假设:①季节性主导。季节性水热变化仍是土壤呼吸动态的基本驱动因子,呼吸速率将在生长季中期(7—8月)达到峰值。②时间依赖性调控。物种多样性对土壤呼吸的正效应将表现出强烈的物候阶段性变化。由于代谢活动与生态位互补性在生长旺季最大化,该效应在此期间最为显著,而在生长初期和末期减弱。③多样性优于功能。在复杂的地下相互作用下,物种多样性是影响呼吸动态的主要生物因素。它通过提高资源利用效率并增强时间上的稳定性,从而调节呼吸过程的变化。

1　材料与方法

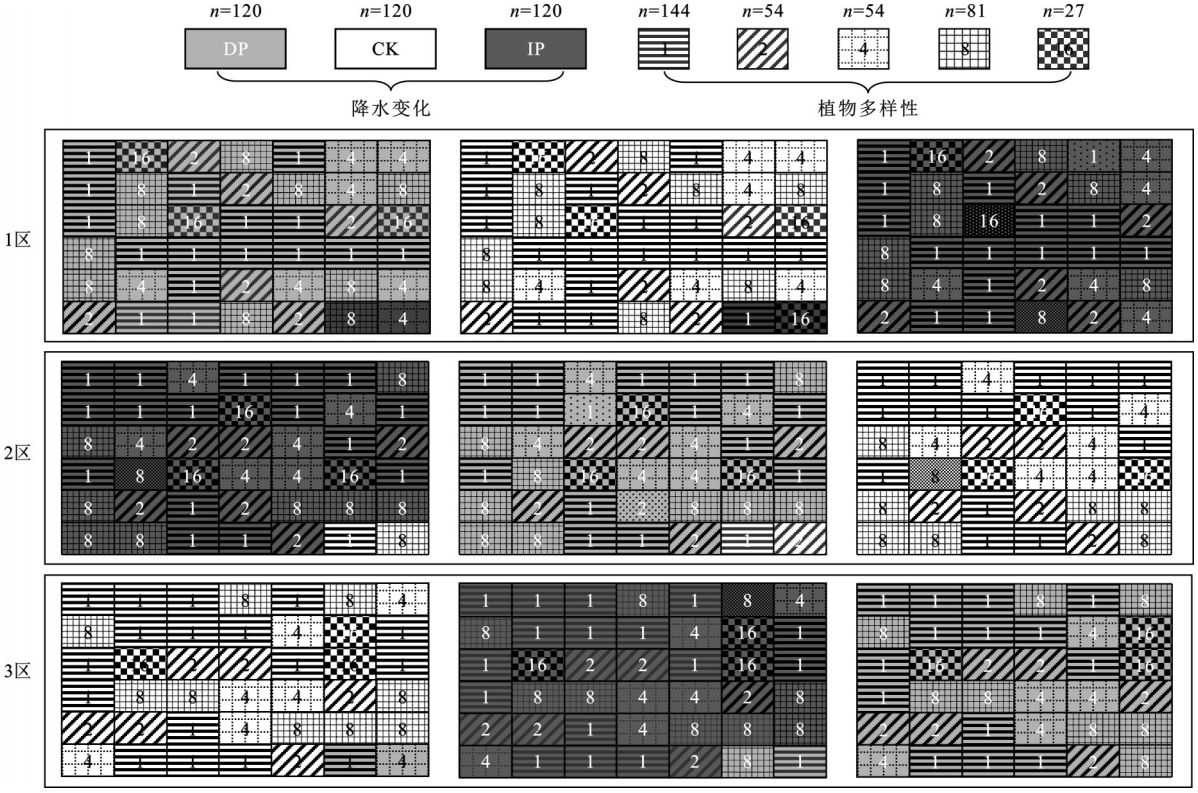
1.1　研究区概况

本研究的野外试验在位于内蒙古锡林郭勒典型草原的毛登牧场草原生态研究站进行(44°18′N,116°45′E;海拔1 187 m)。该地区气候类型为温带半干旱大陆性季风气候。长期气候观测数据(1981—2020年)显示,区域年平均气温为3.2 ℃,年均降水量为275.6 mm,其中约80%的降水事件集中于植物生长季(5—9月)。研究站所在地的地带性植被为温带典型草原,群落优势种包括羊草(*Leymus chinensis*)、大针茅(*Stipa grandis*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等。土壤基质以黑钙土与暗栗钙土为主,质地为砂壤土,pH值呈弱碱性。

1.2 试验设计

1.2.1 物种多样性梯度设置

本研究的样地依托于一个大型的降雨与植物多样性交互作用试验平台。原试验采用裂区设计(图1),主区包含3种降雨处理(减雨、对照、增雨),副区为植物多样性梯度(1,2,4,8,16)。试验物种均取自研究区典型草原乡土优势物种,划分为禾本科(Grass, G)、豆科(Legume,L)、菊科(Asteraceae, C)及多物种混合功能群(Mixture, M)4类功能群,完整物种名录详见表1。各多样性梯度内的物种组合均采用随机抽样方式确定,具体物种组成及功能群归属详见表2,以确保物种组成的代表性。为了单独探究在自然降水条件下植物多样性的影响,本研究仅提取并分析对照组主区内的样方数据,同时将原水分处理引起的土壤水分变异作为随机效应纳入统计模型加以控制,以排除水分背景差异对多样性效应分析的干扰。



注:DP为50% 自然降雨(减雨);CK为100% 自然降雨(对照);IP为150% 自然降雨(增雨);n为样本数。

图1 降雨变化与多样性平台示意图

Fig.1 Schematic diagram of precipitation change and diversity platform

1.2.2 物候阶段划分

为明确检验土壤呼吸的时间动态,于2024年完整生长季(5—9月)开展监测。物候阶段的划分依据毛登牧场研究站长期的植物物候观测记录。根据本研究团队2021—2023年的历史观测数据,并结合2024年生长季内每两周1次的地面物候调查,记录优势物种(羊草、大针茅等)的物候相。参照《中国生态系统研究网络(CERN)陆地生物群落调查观测规范》,将生长季划分为3个物候阶段:①生长初期(5—6月中旬):群落返青至禾本科抽穗前,以营养器官生长为主;②生长旺季(6月下旬至8月中旬):禾本科抽穗/开花至种子形成期,植物代谢与光合作用最旺盛;③生长末期(8月下旬至9月):种子成熟期后至地上部分枯黄,植被生理活动衰退。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 土壤呼吸的温度敏感性评估与数据标准化

采用LI-8200型自动化土壤碳通量测定系统(美国LI-COR, Biosciences)进行土壤呼吸速率测定。测定工作每两周进行1次,时间控制在当地时间09:00—12:00,以最大限度减小日变化的影响。然而,单一时段观测难以消除土壤呼吸日内动态对结果的影响,后续研究可增加日内多时刻连续观测,以获取更准确的日均呼吸速率。为剥离环境温度波动对土壤呼吸的掩蔽效应,本研究首先采用一阶指数模型拟合土壤呼吸通量(R_s)对5 cm土壤温度(TS)的依赖关系:

$$R_s = a \cdot e^{b \cdot TS} \quad (1)$$

式中:a为0 ℃时的基础呼吸速率;b为温度反应系数。据此推算表征土壤生态系统温度敏感性的核心

参数Q_{10}($Q_{10}=e^{10b}$)。

$$R_{10}=R_s\cdot e^{b(10-TS)} \quad (2)$$

式中:R_{10}为10 ℃基准下的土壤呼吸速率;b为土壤呼吸温度敏感性系数。

表1　试验所用植物物种列表

Table 1　List of plant species used in experiment

科名	属名	种名	中文名	功能群
Gramineae	Leymus	*Leymus chinensis*	羊草	Grass
Gramineae	Stipa	*Stipa grandis*	大针茅	Grass
Gramineae	Cleistogenes	*Cleistogenes squarrosa*	糙隐子草	Grass
Gramineae	Achnatherum	*Achnatherum sibiricum*	羽茅	Grass
Gramineae	Puccinellia	*Puccinellia distans*	碱茅	Grass
Gramineae	Chloris	*Chloris virgata*	虎尾草	Grass
Gramineae	Poa	*Poa annua*	早熟禾	Grass
Gramineae	Agropyron	*Agropyron cristatum*	冰草	Grass
Leguminosae	Medicago	*Medicago ruthenica*	扁蓿豆	Legume
Leguminosae	Medicago	*Medicago sativa*	黄花苜蓿	Legume
Leguminosae	Caragana	*Caragana microphylla*	小叶锦鸡儿	Legume
Leguminosae	Vicia	*Vicia sepium*	野豌豆	Legume
Compositae	Artemisia	*Artemisia frigida*	冷蒿	Compositae
Compositae	Heteropappus	*Aster altaicus*	阿尔泰狗娃花	Compositae
Compositae	Artemisia	*Artemisia sieversiana*	大籽蒿	Compositae
Compositae	Artemisia	*Artemisia gmelinii*	黄蒿	Compositae

为检验植物多样性对地下碳周转的纯生物学效应,本研究以R_{10}为因变量构建线性混合效应模型(LMM)。模型中,将植物物种丰富度、功能群、采样月份及其交互作用作为固定效应(fixed effects),用于分析群落结构特征及其季节动态对基础呼吸的影响。在模型构建过程中,同时将土壤含水量(SWC)作为连续协变量纳入分析,以刻画碳通量对环境因子的响应,并在此基础上更准确地分离植物多样性的生物学效应。为考虑野外试验中空间重复及其嵌套结构带来的非独立性,将区组及其与降雨处理的嵌套关系作为随机效应引入模型。对显著的主导效应进一步采用Tukey's HSD方法进行事后多重比较。

表2　物种丰富度及功能群组成设计

Table 2　Design of species richness and functional group composition

物种多样性	禾本科	豆科	菊科	混合
1	8×3 reps	4×3 reps	4×3 reps	0
2	3×1 rep	3×1 rep	3×1 rep	9×1 rep
4	3×1 rep	1×3 reps	1×3 reps	9×1 rep
8	1×9 reps	0	0	18×1 rep
16	0	0	0	1×9 reps

注:本表为单区组内的样方分配设计(全实验共3个区组)。表中数据格式统一为"群落组合数×区组内样方重复数"(如"8×3 reps"表示8种不同物种组合,每种设3个重复样方;"3×1rep"表示3种组合,每种设1个样方)。

1.3.2　土壤呼吸通量对水热因子的非线性响应机制

为探究自然环境波动下碳排放的驱动机制,采用原始R_s与同期土壤温湿度进行非线性回归分析。采用二阶多项式模型分别量化R_s对单一因子(温度或水分)的阈值响应规律。

$$y=\alpha x^2+\beta x+\gamma \quad (3)$$

式中:y代表R_s,x代表土壤温度(TS)或土壤水分(SWC);α,β,γ为拟合参数。

为进一步评估半干旱区水热耦合对碳通量的综合交互调控,引入二阶双变量多项式响应曲面模型:

$$FCO_2=\beta_0+\beta_1TS+\beta_2SWC+\beta_3TS+\beta_4SWC+\beta_5(TS\cdot SWC)+\varepsilon \quad (4)$$

式中:β_0为截距;β_1,β_2分别代表温度、湿度的线性主导效应;β_3,β_4为二次项系数,用于刻画响应曲面的非线性曲率;β_5为交互项系数,用于精确检验土壤温度与水分对土壤呼吸通量是否具有显著的协同或拮抗作用;ε为随机误差项。

1.4　统计分析

数据整理与非线性曲面拟合(Polynomial & Poly2D)均在OriginPro软件中完成。线性混合效应模型(LMM)及方差分析在R语言环境中基于lme4扩展包完成。

模型拟合优度以决定系数(R^2)评估,显著性水平设为$\alpha=0.05$。

2 结果与分析

2.1 研究区气象因子的季节动态

生长季内，研究区气温与相对湿度呈现出明显的不同步变化特征（图 2）。气温整体表现为单峰型动态，自生长季初期逐渐升高，在盛夏阶段达到高值后转而下降，而相对湿度则总体呈波动上升趋势，由前期较低水平逐步增加至中后期的较高水平。分阶段来看，生长季前期以相对较高气温和偏低湿度为主要特征，中期气温与湿度均处于较高水平并呈一定同步性，而后期则表现为气温下降但湿度维持较高水平。总体而言，研究区在生长季内经历了由干燥温暖向湿润凉爽的环境转变，气温与相对湿度在时间尺度上的差异变化构成了该区域典型的水热动态背景。

2.2 土壤呼吸对水热因子的非线性响应规律

整个生长季内，研究区土壤呼吸速率波动剧烈，波动范围为 0.60～3.38 μmol/（m^2·s）。受降雨脉冲与高温波动的共同影响，土壤呼吸的峰值出现在 8 月。单因子拟合结果显示（图 3a，图 3b），土壤呼吸对温湿度的响应均呈现显著非线性特征。其中，土壤含水量对土壤呼吸变异的解释率达 40%（R^2=0.40，p<0.001），远高于土壤温度的 7%（R^2=0.07，p<0.001），表明水分是该区域碳动态的主导驱动力。进一步构建的水热双因素耦合模型，将解释率提升至 46%（图 3c，R^2=0.46，p<0.001），表明该生态系统的碳排放只有在温湿度匹配最优时，通量才达到最大值，一旦遭遇极端高温或重度干旱等环境胁迫，呼吸速率便会迅速回落。此外，正值的交互项系数揭示了水热间的协同效应，即水分条件的改善能显著放大温度对碳排放的促进作用。

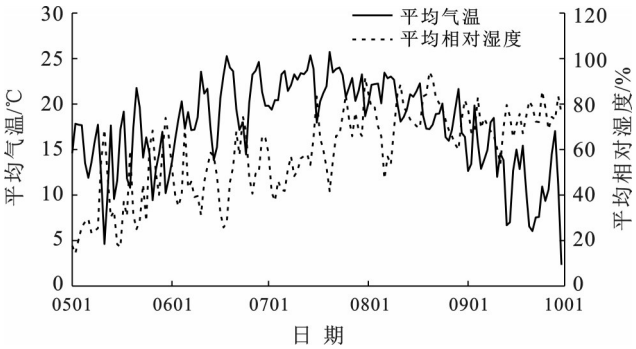


图 2 研究区 2024 年生长季大气温湿度动态变化

Fig.2 Temperature and humidity dynamics in study area during 2024 growing season

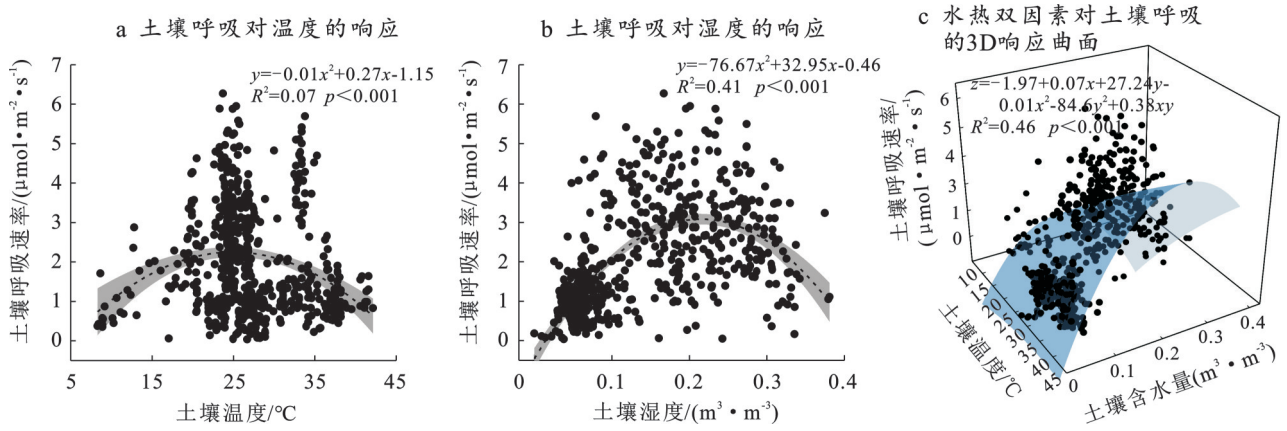


图 3 环境因子对土壤呼吸的驱动特征

Fig.3 Driving characteristics of environmental factors on soil respiration

2.3 植物多样性对土壤呼吸的影响及其季节动态

线性混合效应模型结果表明（表 3），月份是影响土壤呼吸速率的主要因素（p<0.001）。植物多样性的主导效应未达到显著水平（p=0.159），但多样性与月份之间存在显著交互作用（p=0.001），表明植物多样性对土壤呼吸的影响具有明显的时间依赖性。

从月尺度变化来看（图 4a），不同多样性梯度下土壤呼吸速率均呈现明显的季节动态，生长季初期（5—6 月）较低，随后逐渐升高，并在生长旺季（7—8 月）达到峰值，之后在 9 月下降。整个生长季土壤呼吸速率范围为 0.60～3.38 μmol/（m^2·s），其中 8 月达到最高值。其中，高多样性处理（D=16）在 8 月达到最大值〔3.38±0.26 μmol/（m^2·s）〕，整体高于低多样性处理。从生长季平均水平来看（图 4b），不同多样性梯度下土壤呼吸速率整体呈一定增加趋势，但各处理之间差异未达到显著水平（p> 0.05）。总体而言，植物多样性对土壤呼吸的影响在生长季内表现出明显的阶段性变化，其效应主要体现在生长旺季阶段。

表 3　多样性、功能群及月份对土壤呼吸速率影响的混合效应模型分析结果

Table 3　Results from mixed-effects model analyses of diversity, functional group and month effects on soil respiration rate

固定效应	DF		土壤呼吸速率	
	num	den	*F* 值	*p* 值
多样性	4	151.8	1.674	0.159
功能群	3	154.3	0.559	0.643
月份	4	455	141.012	<0.001
多样性×功能群	6	146.8	0.638	0.698
多样性×月份	16	430.9	2.512	0.001
功能群×月份	12	430.9	0.375	0.798
多样性×功能群×月份	24	430.9	1.106	0.333

注:num为分子自由度; den为分母自由度; 下划线 *p* 值代表处理间在0.05统计水平上具有显著性,其余表示处理间在0.1统计水平上具有显著性。

2.4　植物功能群对土壤呼吸的影响

线性混合效应模型分析结果表明(表3),植物功能群对土壤呼吸速率的整体主导效应不显著(p=0.643),且功能群与多样性及月份之间的交互作用均未达到统计显著水平(p> 0.05)。总体而言,不同功能群处理下的土壤呼吸速率变化趋势较为一致,均表现出随生长季的推进先升高后降低的季节动态。然而,从月尺度变化来看(图5),部分月份中不同功能群之间仍存在一定程度的差异。例如,5月份G和M功能群的土壤呼吸速率分别为0.74±0.06和0.73±0.04 μmol/(m²·s),显著高于C和L功能群(p<0.05)。在7月,M功能群的土壤呼吸速率为2.93±0.16 μmol/(m²·s),同样显著高于C和L功能群(p<0.05)。除上述月份外,其余时间各功能群之间差异较小,且误差范围存在明显重叠。总体来看,虽然个别月份中不同功能群之间存在显著差异,但从整个生长季尺度来看,功能群类型对土壤呼吸的解释能力仍然较弱。相比之下,土壤呼吸的变化主要受季节因素驱动,而功能群之间的差异仅在局部时间尺度上表现出来。

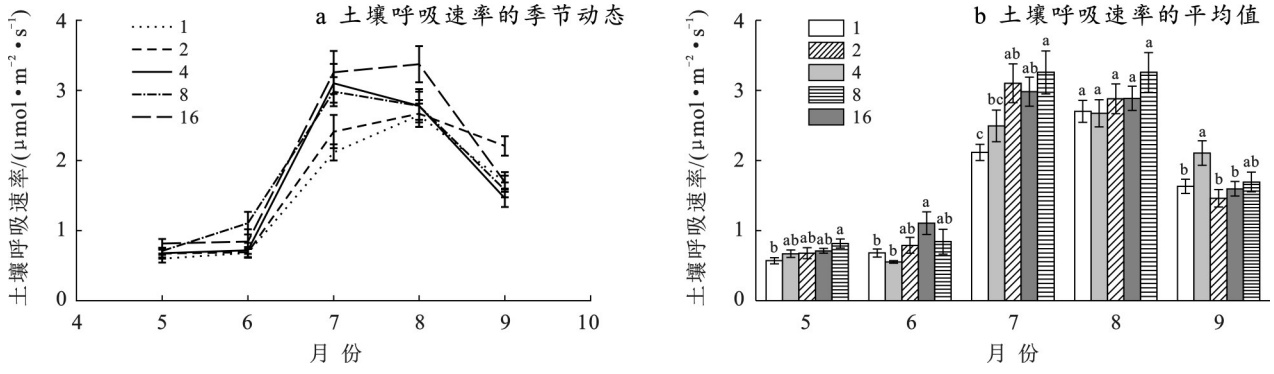


图4　不同植物多样性梯度下土壤呼吸速率的月动态变化特征

Fig.4　Monthly dynamics of soil respiration rate under different plant diversity gradients

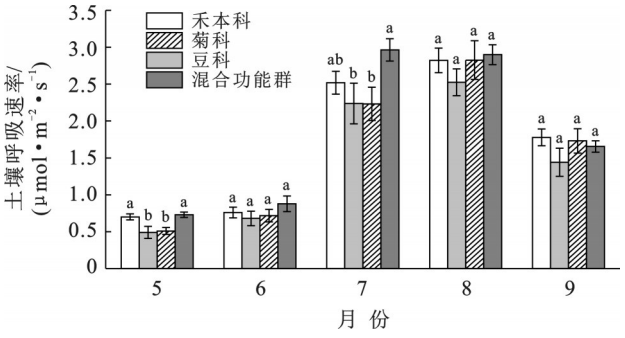


图5　不同植物功能群下土壤呼吸速率的月动态变化

Fig.5　Monthly dynamics of soil respiration rate across different plant functional groups

3　讨　论

3.1　植物多样性对土壤呼吸的物候阶段响应

本研究结果表明,植物多样性对土壤呼吸的影响在生长季内具有时间依赖性。混合线性模型分析结果显示,多样性主导效应未达到显著水平,但多样性与月份的交互作用极显著,说明多样性效应并非在整个生长季均等存在,而是受到物候阶段的显著调控。这一结果与以往关于土壤呼吸具有明显季节动态的研究一致[17,21],并进一步表明生物多样性在其中发挥了重要调节作用。在生长旺季(7—8月),水热条件较为适宜,植物群落光合作用增强,地下碳输入显著增加。此时,高多样性群落通常表现出较高的土壤呼吸水平。这可能与高多样性群落中物种间生态位互补有关,其更复杂的根系结构能够向土壤输入更丰富的碳源,如根系分泌物和细根周转产物[30-31],从而促进土壤微生物代谢活动并提高土壤呼吸强度。相比之下,在生长季初期和末期,受低温或水分条件限制,植物代谢活动相对较弱,群落间碳输

入差异尚未充分体现[28]。生长季初期和末期较弱的多样性效应在整体上抵消了旺季阶段的增强作用，从而使全生长季尺度上的多样性主导效应在统计上未达到显著水平。

3.2 高多样性群落对土壤呼吸季节波动的缓冲作用

本研究结果表明，高多样性群落在生长旺季表现出较高的土壤呼吸水平，同时在生长季后期呼吸速率下降幅度相对较小，整体上呈现出一定的时间稳态。根据“保险假说”(insurance hypothesis)，物种多样性的增加能够提高生态系统在环境波动条件下维持生态功能的能力[29]。在本研究中，低多样性群落(D=1,2)表现出较为明显的季节波动，而16种混播群落在7—8月达到较高呼吸水平后，在向生长季末期(9月)过渡过程中仍保持相对稳定。这种差异可能与高多样性群落中物种物候节律的异步性有关[10,15]。群落中不同物种在生长季的不同时期处于活跃阶段，使地下碳输入在时间上保持一定连续性，从而缓解了土壤呼吸的季节波动。这一结果表明，植物多样性在一定程度上有助于维持草地生态系统碳通量的时间稳定性[28]。

3.3 物种多样性与功能群组成对土壤呼吸的相对作用

与物种多样性相比，本研究发现功能群组成(禾本科、豆科、菊科等)对土壤呼吸的整体解释率极低。这一结果与部分认为功能群身份在生态系统功能中具有重要作用的研究形成一定对比，但与Wright等[32]的研究结论高度一致，即传统的、宽泛的功能群分类往往会低估甚至掩盖生物多样性与生态系统功能之间的真实关系。在本研究的半干旱温带草原中，不同功能群的划分主要基于地上形态与分类学特征，这并不能完全代表其地下根系性状和分泌物化学成分的特异性。当水分成为生态系统的主要限制因子时[22]，单一功能群内部物种间的生态功能存在高度趋同。相反，物种多样性的增加能够引入更精细的性状变异(如比根长、根系周转率的多维分异)，这种高维度的性状互补性在调控地下碳通量时，远比简单地增加一个宽泛的功能群类别更为有效。

3.4 研究局限与未来展望

本研究基于单一生长季的高频观测，有效捕捉了物候动态对多样性效应的短期调节机制。然而，温带草原的碳通量及其对多样性的响应可能会受到年际间降雨格局(如极端干旱或降水脉冲)的深刻影响[30]。未来有必要依托长期定位试验，进一步评估多样性与碳通量稳定性关系的年际稳健性。此外，本研究证实了植物多样性对土壤呼吸的综合调控，但土壤呼吸是自养(根系)和异养(微生物)过程的综合表现[6]。未来的研究应结合同位素示踪、微生物高通量测序等手段，深入剖析植物多样性如何通过根系分泌物定向塑造土壤微生物网络[18]，从而精确揭示地下生物多样性维持碳循环稳定性的微观机制。

4 结 论

本研究基于温带草原植物多样性控制试验，探讨了生长季内植物多样性对土壤呼吸的物候依赖性。结果表明，植物多样性对土壤呼吸的影响具有明显的时间依赖特征，多样性主导效应在整个生长季尺度上不显著，但与月份的交互作用显著。高多样性群落在生长旺季表现出较高的土壤呼吸水平，并在生长季后期呈现相对稳定的变化趋势，表明物种物候差异可能通过维持地下碳输入的连续性而影响土壤碳通量动态。此外，功能群组成对土壤呼吸的整体解释能力较弱，说明物种丰富度在调控草地生态系统碳循环过程中可能具有更重要的作用。

参考文献(References)

[1] Feng Zhuoqun, Zhou Li, Zhou Guangsheng, et al. Variation in and regulation of carbon use efficiency of grassland ecosystem in northern China [J]. Atmosphere, 2024, 15(6):678.

[2] Yu Chengqun, Wang Jiangwei, Shen Zhenxi, et al. Effects of experimental warming and increased precipitation on soil respiration in an alpine meadow in the northern Tibetan Plateau [J]. Science of the Total Environment, 2019, 647:1490-1497.

[3] 张雪，曹颖，李佳秀，等.放牧牲畜对草地土壤温室气体排放的影响研究进展[J].中国草地学报，2025，47(7)：117-129.
Zhang Xue, Cao Ying, Li Jiaxiu, et al. Research progress on the effects of grazing livestock on soil greenhouse gas emissions in grassland ecosystems [J]. Chinese Journal of Grassland, 2025, 47(7):117-129.

[4] Bond-Lamberty B, Bailey V L, Chen Min, et al. Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades [J]. Nature, 2018, 560(7716):80-83.

[5] Cox P M, Betts R A, Jones C D, et al. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model [J]. Nature, 2000, 408(6809):184-187.

[6] 葛小彩，李锦隆，孙俊，等.武夷山亚高山草甸土壤呼吸组分特征及影响因素[J].植物生态学报，2025，49(3)：502-512.
Ge Xiaocai, Li Jinlong, Sun Jun, et al. Characteristics of soil respiration components and influencing factors in the

subalpine meadows of Wuyi Mountain [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2025,49(3):502-512.

[7] 李新鸽,朱连奇,朱文博,等.模拟降雨量变化对土壤呼吸的影响:进展与展望[J].应用生态学报,2024,35(9):2445-2454.
Li Xinge, Zhu Lianqi, Zhu Wenbo, et al. Effects of simulated precipitation changes on soil respiration: Progress and prospects [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024,35(9):2445-2454.

[8] 郭文章,井长青,邓小进,等.天山北坡典型草地土壤呼吸特征及其对环境因子的响应[J].中国农业科技导报(中英文),2022,24(10):189-199.
Guo Wenzhang, Jing Changqing, Deng Xiaojin, et al. Soil respiration characteristics of typical grassland on the northern slopes of the Tianshan Mountains and their response to environmental factors [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2022,24(10):189-199.

[9] Heimann M, Reichstein M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks [J]. Nature, 2008, 451(7176):289-292.

[10] Davidson E A, Janssens I A, Luo Yiqi. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: Moving beyond Q10 [J]. Global Change Biology, 2006,12(2):154-164.

[11] Dacal M, Bradford M A, Plaza C, et al. Soil microbial respiration adapts to ambient temperature in global drylands [J]. Nature Ecology & Evolution, 2019, 3(2):232-238.

[12] 谢静,蒋薇,刘进祖,等.土壤水分有效性决定人工林水分利用效率应对极端干旱的响应机制[J].中国水土保持科学,2025,23(5):162-167.
Xie Jing, Jiang Wei, Liu Jinzu, et al. Soil water availability determining the responding mechanism of water use efficiency of an plantation ecosystem to extreme drought [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2025,23(5):162-167.

[13] 程铄茵,张国栋,张楠,等.热带橡胶林不同经营模式对土壤呼吸及其组分的影响[J].北京林业大学学报,2025,47(7):82-91.
Cheng Shuoyin, Zhang Guodong, Zhang Nan, et al. Effects of management patterns on soil respiration and its components in tropical rubber plantations [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025,47(7):82-91.

[14] Hu Zhenghua, Towfiqul Islam A R M, Chen Shutao, et al. Effects of warming and reduced precipitation on soil respiration and N_2O fluxes from winter wheat-soybean cropping systems [J]. Geoderma, 2019,337:956-964.

[15] 郭文章,井长青,王公鑫,等.天山北坡荒漠草原土壤呼吸和生态系统呼吸对降水的响应[J].草地学报,2021,29(9):2031-2039.
Guo Wenzhang, Jing Changqing, Wang Gongxin, et al. Responses of soil respiration and ecosystem respiration to precipitation in desert steppe on the northern slope of Tianshan Mountains [J]. Acta Agrestia Sinica, 2021,29(9):2031-2039.

[16] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity [J]. Nature, 2012, 486(7401):59-67.

[17] Loreau M, de Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms [J]. Ecology Letters, 2013,16(s1):106-115.

[18] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning [J]. Nature, 2014,515(7528):505-511.

[19] 许雯丽,卞嘉琛,林茂,等.晋北赖草草地土壤呼吸对养分添加和改变降水的响应[J].草地学报,2025,33(1):170-180.
Xu Wenli, Bian Jiachen, Lin Mao, et al. Effects of nutrient addition and altered precipitation on soil respiration on the *Leymus secalinus* grassland in northern Shanxi [J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(1):170-180.

[20] Wu Zhuoting, Dijkstra P, Koch G W, et al. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A Meta-analysis of experimental manipulation [J]. Global Change Biology, 2011,17(2):927-942.

[21] McSherry M E, Ritchie M E. Effects of grazing on grassland soil carbon: A global review [J]. Global Change Biology, 2013,19(5):1347-1357.

[22] Wang Huaihai, Huang Wenda, He Yuanzheng, et al. Effects of warming and precipitation reduction on soil respiration in Horqin sandy grassland, northern China [J]. Catena, 2023,233:107470.

[23] Li Jianjun, Huang Yin, Xu Fengwei, et al. Responses of growing-season soil respiration to water and nitrogen addition as affected by grazing intensity [J]. Functional Ecology, 2018,32(7):1890-1901.

[24] 曹星淼,郭超群,张新娜,等.氮添加对东北人工幼龄混交林土壤呼吸的影响[J].生态学报,2025,45(8):3874-3886.
Cao Xingmiao, Guo Chaoqun, Zhang Xinna, et al. Effects of nitrogen addition on soil respiration in artificial young mixed forest in northeast China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2025,45(8):3874-3886.

[25] Huang Mengjiao, Reich P B, Wang Shaopeng, et al. Nitrogen and CO_2 enrichment interact to decrease biodiversity impact on complementarity and selection effects [J]. Nature Communications, 2025,16:7445.

(下转第 269 页)