

不同载畜率处理下短花针茅荒漠草原生态系统净碳交换特征

靳宇曦 刘芳 张军 韩梦琪 王忠武* 屈志强 韩国栋*

内蒙古农业大学草原与资源环境学院, 呼和浩特 010019

摘要 草地生态系统是我国最大的陆地生态系统, 其碳循环的动态变化在全球碳收支平衡中扮演着重要角色。放牧是草地生态系统的主要利用方式。不同的放牧利用强度对草地生态系统会产生不同的影响。该文采用便携式光合仪LI-6400和密闭式箱法于2014–2016年生长季(5–10月)测定了3个载畜率处理(对照、轻度放牧和重度放牧)的生态系统净碳交换, 同步测定了土壤10 cm温度和湿度, 探讨载畜率、水热因素对短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原碳交换的影响。结果表明: 载畜率对生态系统净碳交换有显著影响, 随着载畜率的增加, 生态系统净碳交换、生态系统呼吸以及生态系统总初级生产力分别降低了48.6%、35.3%、40.4%。重度放牧显著降低了草地的固碳能力, 但轻度放牧对草地的固碳能力没有显著影响。年际间生态系统净碳交换主要受降水调控。整个生长季, 短花针茅荒漠草原均表现为碳吸收, 土壤温度对生态系统净碳交换的贡献率高于土壤湿度。

关键词 短花针茅荒漠草原; 载畜率; 生态系统净碳交换; 生态系统呼吸; 生态系统总初级生产力

靳宇曦, 刘芳, 张军, 韩梦琪, 王忠武, 屈志强, 韩国栋 (2018). 不同载畜率处理下短花针茅荒漠草原生态系统净碳交换特征. 植物生态学报, 42, 361–371. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0066

Net ecosystem carbon exchange characteristics in *Stipa breviflora* desert steppe with different stocking rates

JIN Yu-Xi, LIU Fang, ZHANG Jun, HAN Meng-Qi, WANG Zhong-Wu*, QU Zhi-Qiang, and HAN Guo-Dong*

College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China

Abstract

Aims Grassland ecosystem is the largest terrestrial ecosystem type in China. The dynamic changes in carbon cycle play an important role in global carbon budget balance. Grazing is the main use of grassland ecosystem. Different grazing intensity has different effects on the grassland ecosystem.

Methods In the growing seasons (May to October) from 2014 to 2016, we used portable optical LI-6400 and the method of static chamber to measure net ecosystem carbon exchange in *Stipa breviflora* desert steppe with 3 different stocking rates (CK, no grazing control; LG, lightly grazing; HG, heavily grazing). At the same time, the soil temperature and moisture of 10 cm depth were also measured. The effects of stocking rate and hydrothermal factors on the carbon exchange were discussed.

Important findings Stocking rate had a significant impact on net ecosystem carbon exchange. With the increase of stocking rate, the net ecosystem carbon exchange, ecosystem respiration, gross ecosystem productivity decreased by 48.6%, 35.3% and 40.4% respectively. Heavily grazing significantly reduced grassland carbon sequestration, but lightly grazing had no significant effect. The inter-annual changes in net carbon exchange was mainly controlled by precipitation. Throughout the growing season, *Stipa breviflora* desert steppe were carbon sinks. The contribution of soil temperature to the variations of net ecosystem carbon exchange was higher than that of soil moisture.

Key words *Stipa breviflora* desert steppe; stocking rate; net ecosystem carbon exchange; ecosystem respiration; gross ecosystem productivity

收稿日期Received: 2017-03-19 接受日期Accepted: 2018-03-07

基金项目: 国家自然科学基金(31270502和31260124)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA050000和XDA05050402-6)、国家重点研发计划(2016YFC0500504)、内蒙古自治区重大科技专项和中国科学院西部之光项目。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31270502 and 31260124), the Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA050000 and XDA05050402-6), the International Key Science Research Program (2016YFC0500504), the Science and Technology Projects in Inner Mongolia Autonomous Region and the West Light Foundation of Chinese Academy of Sciences.

* 通信作者Corresponding author (Han GD, hanguodong@imau.edu.cn; Wang ZW, zhongwuwang1979@163.com)

Jin YX, Liu F, Zhang J, Han MQ, Wang ZW, Qu ZQ, Han GD (2018). Net ecosystem carbon exchange characteristics in *Stipa breviflora* desert steppe with different stocking rates. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 361–371. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0066

草地生态系统的碳收支平衡主要是生态系统光合作用与呼吸作用之间的平衡。生态系统总初级生产力(GEP)和生态系统呼吸(ER)决定了生态系统净CO₂吸收或释放的速率。生态系统净碳交换(NEE)为正值表明生态系统净碳释放(即碳源), NEE为负值表明生态系统净碳吸收(即碳汇)。国外围绕生态系统碳交换的研究主要开展在地中海草原、高草草原和热带稀树草原(Xu *et al.*, 2004; Ma *et al.*, 2007; Zhou *et al.*, 2007)。我国对于生态系统碳交换的研究在青藏高原(李冰等, 2014; 朱二雄, 2016)、草甸草原(董刚, 2011; 胡毅等, 2018)、典型草原(黄祥忠等, 2006; 朱建军等, 2016)和荒漠草原(张新杰, 2015; 武倩等, 2016)均有分布。放牧是草地的主要利用方式, 放牧家畜通过采食、践踏和排泄影响群落生物量及植被结构以及土壤理化性质和微气候(An *et al.*, 2015), 进而影响生态系统碳通量的组分。大量研究表明, 放牧降低了生态系统固碳能力, 过度放牧会加速CO₂的释放((Frank *et al.*, 2001; Kuzyakov & Gavrichkova, 2010)。但同时有研究发现适度放牧促进草地生态系统CO₂吸收潜力(Kang *et al.*, 2013; 王忠美, 2016), 还有研究发现放牧对草地CO₂通量没有显著影响(Risch & Frank, 2006; 周文昌等, 2015)。草地碳源、碳汇状态对放牧的响应可能存在空间尺度的差异性。短花针茅(*Stipa breviflora*)草原占温性荒漠草原类总面积的11.2% (韩国栋等, 2007), 是草原区向荒漠区过渡的生态系统类型, 对荒漠草原生态系统的整体功能影响很大。研究表明若在重度退化草地全面实施围封禁牧, 固碳潜力每年达12.01 Tg C (Niu *et al.*, 2011)。但是, 草地的固碳能力对不同草地类型、不同放牧利用方式的响应不同(邹婧汝和赵新全, 2015), 因此基于一个长期稳定的设有不同载畜率的实验平台做定量的研究是十分必要的。本文探讨了设置固定载畜率放牧10年后生态系统碳交换特征, 旨在揭示生态系统碳交换对载畜率的响应及其与水热因素的关系。对于了解草地碳源或碳汇的转换状态, 陆地生态系统碳循环机制有着重要意义。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

试验地位于内蒙古自治区乌兰察布市内蒙古农

牧业科学院四子王旗基地(41.47° N, 111.53° E), 海拔高度为1450 m。试验区土壤为淡栗钙土, 有机碳平均含量为1.3%, 整体表现为缺氮、少磷、钾有余的特点。气候类型为中温带大陆性季风气候, 冬季寒冷漫长, 夏季短促凉爽, 降水少而集中, 雨热同期; 研究区年平均气温3.4℃, 6–8月气温最高, ≥10℃的年积温为2200–2500℃, 无霜期90–120天。年降水量288 mm, 主要集中在草地放牧利用时间段(5–9月), 这期间的降水量占全年的80%以上。该地区植物种类组成较贫乏, 群落低矮稀疏, 建群种为短花针茅, 优势种为冷蒿(*Artemisia frigida*)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*), 属于典型的荒漠草原生态系统。

1.2 试验设计

放牧试验始于2004年, 在短花针茅荒漠草原选择地势相对平坦、一致的地方围封约50 hm²天然草地。采用完全随机区组试验设计, 将围栏划分为3个区组, 即3次重复, 在每个区组中设4个处理, 即4个不同的载畜率水平, 分别为不放牧(CK)、轻度放牧(LG)、中度放牧(MG)和重度放牧(HG), 4个处理完全随机排列。各个试验小区面积基本相等, 为4.4 hm²。根据卫智军等(2000)对内蒙古荒漠草原载畜率的研究结果, 设定不同的载畜率值分别为每公顷每半年0(CK)、0.91(LG)、1.82(MG)和2.71(HG)羊单位, 放牧绵羊数量分别为0、4、8和12只, 每年6月初选取2岁成年蒙古羯羊在指定的小区内自由采食, 每天放牧时间为6:00–18:00, 放牧至11月结束。本研究选取了不放牧、轻度放牧、重度放牧3个载畜率水平进行研究。

1.3 数据采集

1.3.1 生态系统碳交换

2014–2016年生长季(5–10月)用便携式光合仪LI-6400 (LI-COR, Lincoln, USA)和密闭式箱法测定生态系统净碳交换。每年放牧试验开始前, 在每个试验小区随机安置3个铝合金水槽框(50 × 50 cm²), 砸入土壤8 cm深度左右, 与土壤紧密贴合并保持平稳。测定前先将自制大叶室和LI-6400连接, 测定时将一个50 × 50 × 50 cm³的透明有机玻璃箱(大叶室)放置在金属框上, 使其接触紧密并保证密闭。为使箱内气体混合均匀, 在箱体内部两边顶角处装有两

个小风扇。测定时间选在晴朗无云的天气, 于8:00–12:00进行测定, 每月测定2次(由于天气等原因有些月份只有一次)。每120 s测定一个样点, CO_2 浓度和水分通量数值每10 s自动记录一次, 根据时间序列、 CO_2 浓度和水分通量值变化可以计算出生态系统净 CO_2 交换(NEE)。 NEE 负值表示净 CO_2 吸收, 正值表示净 CO_2 释放。生态系统总初级生产力(GEP)根据 NEE 和 ER 计算得出。

1.3.2 土壤温度与湿度

在LI-6400测定的同时, 用2个TP3001地温计测定土壤10 cm温度, 稳定后记录数据。同时, 在测定 CO_2 通量的每个样点附近, 使用直径2.5 cm的土钻取出0–10 cm土壤样品, 装入铝盒中, 及时称量记录湿质量, 于105 °C下烘干24 h后称干质量, 计算其质量含水量。

1.4 数据分析

生长季内多次测定的指标, 使用SPSS 20.0中的重复测定方差分析法检验不同载畜率对生态系统净 CO_2 交换、土壤温度和湿度的影响, 采用R语言分析土壤温度、土壤湿度对 NEE 的贡献率及相对重要性。用Sigmaplot 10.0软件绘图。

2 结果和分析

2.1 气温和降水

2014–2016年日平均气温和降水的季节动态趋势如图1所示, 日平均气温呈单峰曲线型, 最高月平均气温集中在7月, 分别为21.12、20.12和19.60 °C。生长季平均气温分别为14.39、14.54和13.87 °C。2014、2015年降水趋势相似, 呈双峰型曲线。6月份降水最多, 2014和2015年分别为36.1和44.2 mm, 9月末10月初再次出现峰值。整个生长季的累积降水量

分别为195.6和120.7 mm。2016年降水量充沛, 表现为非对称性的单峰曲线, 主要集中于6–7月, 7月的降水量达到131.2 mm, 整个生长季累积降水量为332.9 mm。

2.2 土壤温度与湿度

2014–2016年生长季期间10 cm土层的土壤温度与湿度的动态变化呈单峰型(图2), 其变化规律与大气温度和降水一致。载畜率对土壤温度没有显著影响, 但不同载畜率处理下土壤温度的变化趋势一致, 都表现出对照区<轻度放牧区<重度放牧区。受降水影响明显, 2016年土壤湿度显著高于2014、2015年($p < 0.0001$, 表1)。2014、2015年10月土壤含水量达到了峰值, 分别是9.54%和9.94%, 2016年7月土壤含水量最大为13.86%。载畜率对土壤湿度没有显著影响, 不同载畜率处理下, 土壤湿度表现为对照区>轻度放牧区>重度放牧区。

2.3 载畜率与生态系统碳交换

从二因素方差分析来看, 载畜率和年份显著地影响了生态系统碳交换, 二者的交互作用仅对 ER 有显著影响($p < 0.05$, 表1)。2014–2016年生长季试验期间, 短花针茅荒漠草原生态系统整体处于净碳吸收的状态, 2016年生态系统净碳吸收显著高于2014、2015年($p < 0.0001$)。生态系统净碳交换对载畜率的响应因年而异, 2014年和2016年对照显著高于重度放牧, 轻度放牧没有显著差异; 2015年, 对照和轻度放牧显著高于重度放牧(图3)。整体来看, 重度放牧与对照相比显著降低了 NEE (48.6%)、 ER (35.3%)及 GEP (40.4%)。 NEE 的季节变化受气温和降水的影响, 2014年 NEE 的峰值出现在8月末9月初; 2015年 NEE 为双峰曲线型, 于6月末7月初达到峰值, 9月末由于降水量增加再次出现峰值; 2016年 NEE 呈现出

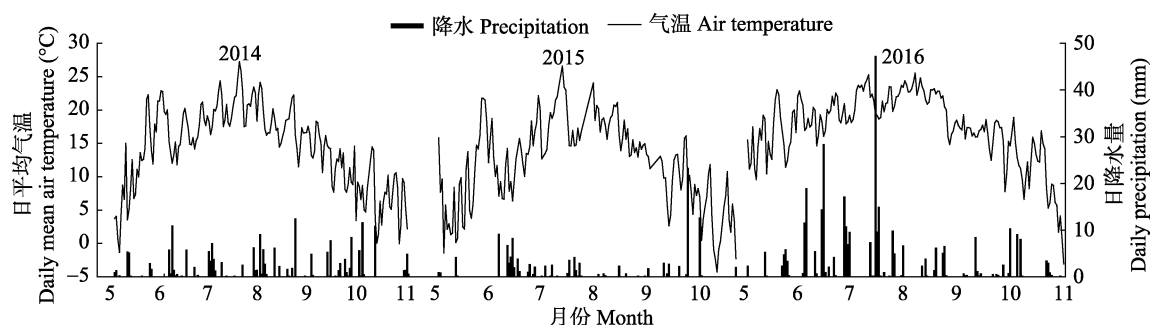


图1 2014–2016年生长季日平均气温和日降水量。每一个数据点为当日观测值。

Fig. 1 Daily mean air temperature and precipitation in the growing seasons from 2014 to 2016. Each data point is the observation value of the day.

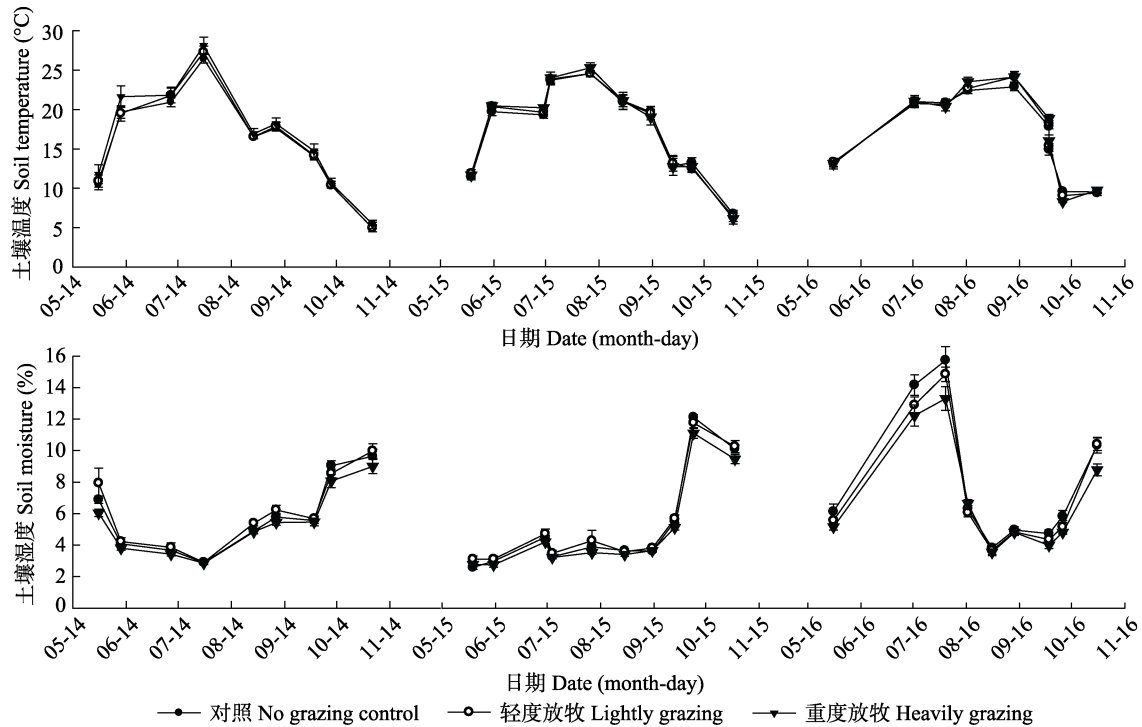


图2 2014–2016年生长季不同载畜率处理下10 cm表层土壤温度和土壤湿度。每一个数据点为当日该处理下，所有重复观测的平均值。
Fig. 2 During the growing season 2014–2016, 10 cm surface soil temperature and moisture under different stocking rates. Each data point is the average of all repeated observations for that day under that treatment.

表1 载畜率、年份及其交互作用对生态系统碳交换的影响
Table 1 Effect of grazing, year and their interactions on ecosystem carbon exchange

	生态系统净碳交换 Net ecosystem carbon exchange	生态系统呼吸 Ecosystem respiration	生态系统总初级生产力 Gross ecosystem productivity	土壤温度 Soil temperature	土壤湿度 Soil moisture
载畜率 Stocking rate	<0.001**	<0.000 1***	<0.000 1***	0.740	0.085
年 Year	<0.000 1***	<0.000 1***	<0.000 1***	0.080	<0.000 1***
载畜率×年 Stocking rate × Year	0.287	0.022*	0.071	0.984	0.808

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

明显的单峰曲线型, 7月末8月初达到峰值(图4)。

2.4 不同载畜率处理下GEP和ER对NEE的贡献

3个生长季中, 不同载畜率处理下, NEE随着GEP的增加呈显著的线性增加趋势($p < 0.000 1$)。其中, GEP对NEE的解释程度为LG > CK > HG。NEE与ER的关系因年而异。2014、2015年不同载畜率处理下, NEE与ER没有相关关系, 只有在2016年表现显著的线性相关关系, 随着ER的增加净碳交换显著增加($p < 0.000 1$)。不同载畜率处理下, ER对NEE的解释程度为LG > CK > HG。NEE-GEP之间的相关性高于NEE-ER。NEE与GEP的斜率如下: 2014年, CK 0.688, LG 0.772, HG 0.788; 2015年, CK 0.603, LG 0.684, HG 0.692; 2016年, CK 0.494, LG 0.552, HG 0.531。2014、2015年NEE与GEP的斜率高于2016年,

随着载畜率的增加, 斜率逐渐增大, 而2016年则是LG > HG > CK。

2.5 水热因素对生态系统碳交换的影响

水热条件是限制NEE的重要非生物因素。由于2014–2016年3年中的水热条件差别很大, 因此逐年进行碳通量与土壤温度、土壤湿度的回归, 发现土壤温度、土壤湿度与CO₂通量之间的关系在3个生长季中不同。2014年, NEE与土壤温度呈显著的二次函数关系($p < 0.000 1$), 随着土壤温度升高净碳吸收先增加, 当土壤温度超过20 °C时, 净碳吸收明显减弱, 最后出现净碳释放。GEP的变化趋势与NEE一致, 随着土壤温度的升高, GEP先增加后减少。ER与土壤温度呈显著的二次函数关系($p < 0.000 1$), 随着土壤温度的升高, ER先增加后减少。土壤湿度与CO₂

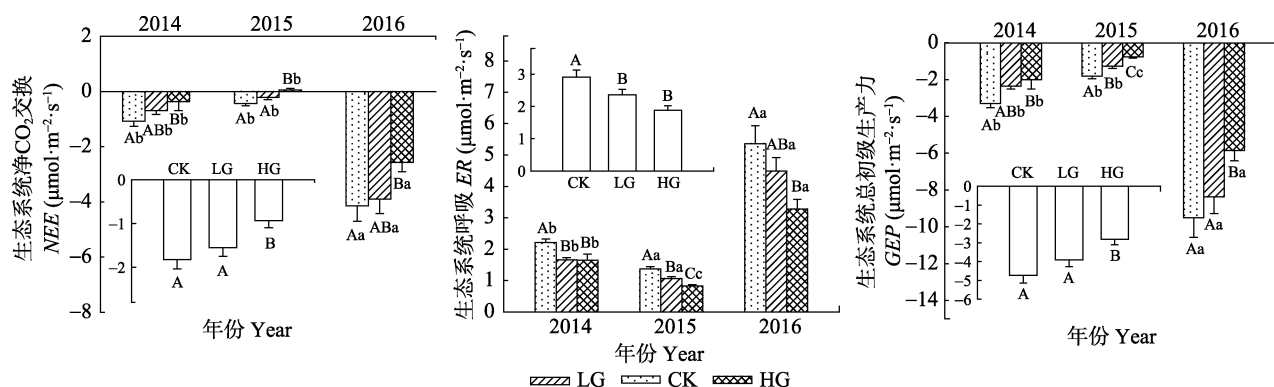


图3 2014–2016年不同载畜率下生态系统碳交换的变化(平均值±标准误差)。CK, 对照; LG, 轻度放牧; HG, 重度放牧。大写字母表示同年内不同载畜率差异显著($p < 0.05$), 小写字母表示同一载畜率在不同年份间差异显著($p < 0.05$)。相同字母表示无显著差异($p > 0.05$)。

Fig. 3 Variations of ecosystem carbon exchange in plots with different stocking rates from 2014 to 2016 (mean ± SE). CK, no grazing control; LG, lightly grazing; HG, heavily grazing. Capital letters indicate significant differences ($p < 0.05$) in sites with different stocking rates in the same year. Lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) in different years at sites with the same rate of stocking. The same letters mean no significant difference ($p > 0.05$).

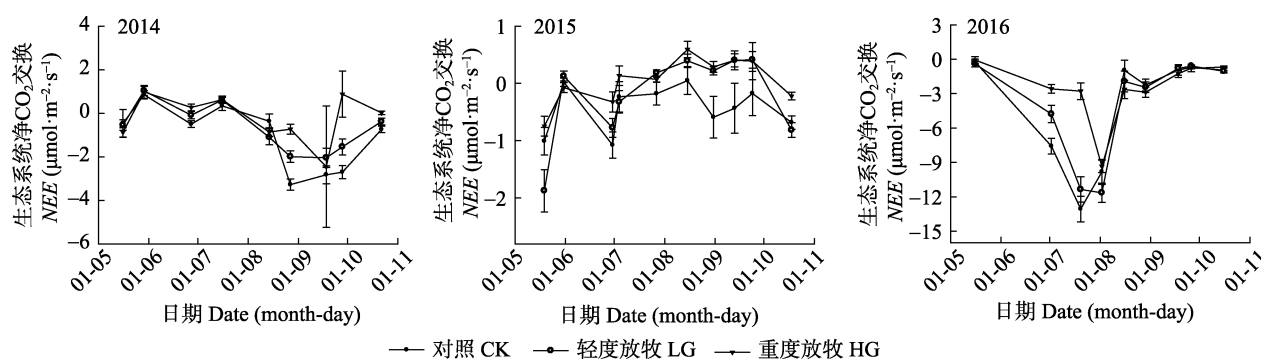


图4 2014–2016年生态系统净碳交换月动态(平均值±标准误差)。NEE, 生态系统净碳交换。每一个数据点为当日观测的每个载畜率处理的观测值。

Fig. 4 The monthly dynamic of net ecosystem carbon exchange from 2014 to 2016 (mean ± SE). NEE, net ecosystem carbon exchange. Each data point is the observed value of each stocking rate treatment observed on the day.

通量之间的关系与土壤温度相似, NEE 、 GEP 与土壤湿度呈显著的二次函数关系($p < 0.0001$), 随着土壤湿度的升高, 净碳吸收和 GEP 先增加后减少。 ER 与土壤湿度呈显著的二次函数关系($p = 0.008$), 随着土壤湿度的升高, ER 先增加后减少; 2015年, NEE 与土壤温度呈显著的线性关系($p < 0.0001$), 随着土壤温度升高, 净碳吸收呈线性增加趋势。 GEP 的变化趋势与 NEE 一致, GEP 随土壤温度的升高而增加。 ER 与土壤温度呈显著的二次函数关系($p = 0.0012$), 随着土壤温度的升高, ER 先增加后减少。然而2015年的土壤湿度与 CO_2 通量之间没有表现出显著的相关关系; 2016年, CO_2 通量随土壤温度和湿度的增加表现出相同的变化趋势。 NEE 、 GEP 与土壤温度、土壤湿度呈显著的线性关系($p < 0.0001$), 随着土壤温度和湿度的升高, CO_2 吸收呈线性增加趋势。 ER

与土壤温度、土壤湿度呈显著的线性关系($p < 0.0001$), 随着土壤温度和湿度的升高, ER 显著增加。在季节尺度上, 土壤温度对生态系统碳通量组分的解释程度($R^2 = 0.02-0.54$)高于土壤湿度($R^2 = 0-0.28$)。

不同年份土壤温度、湿度对 NEE 的相对重要性结果如表2所示, 2014年土壤温度和湿度可以解释 NEE 变异的7.9%, 其中土壤温度对 NEE 的相对贡献为5.7%, 土壤湿度对 NEE 的相对贡献为2.2%, 它们分别占方差比例的72.28%和27.72%。2015年土壤温度和湿度可以解释 NEE 变异的18.4%, 土壤温度对 NEE 的相对贡献为13.7%, 土壤湿度对 NEE 的相对贡献为4.6%, 分别占方差比例的74.71%和25.29%。2016年土壤温度和湿度可以解释 NEE 变异的38.2%, 土壤温度对 NEE 的相对贡献为20.2%, 土壤湿度对 NEE 的相对贡献为18%, 分别占方差比例

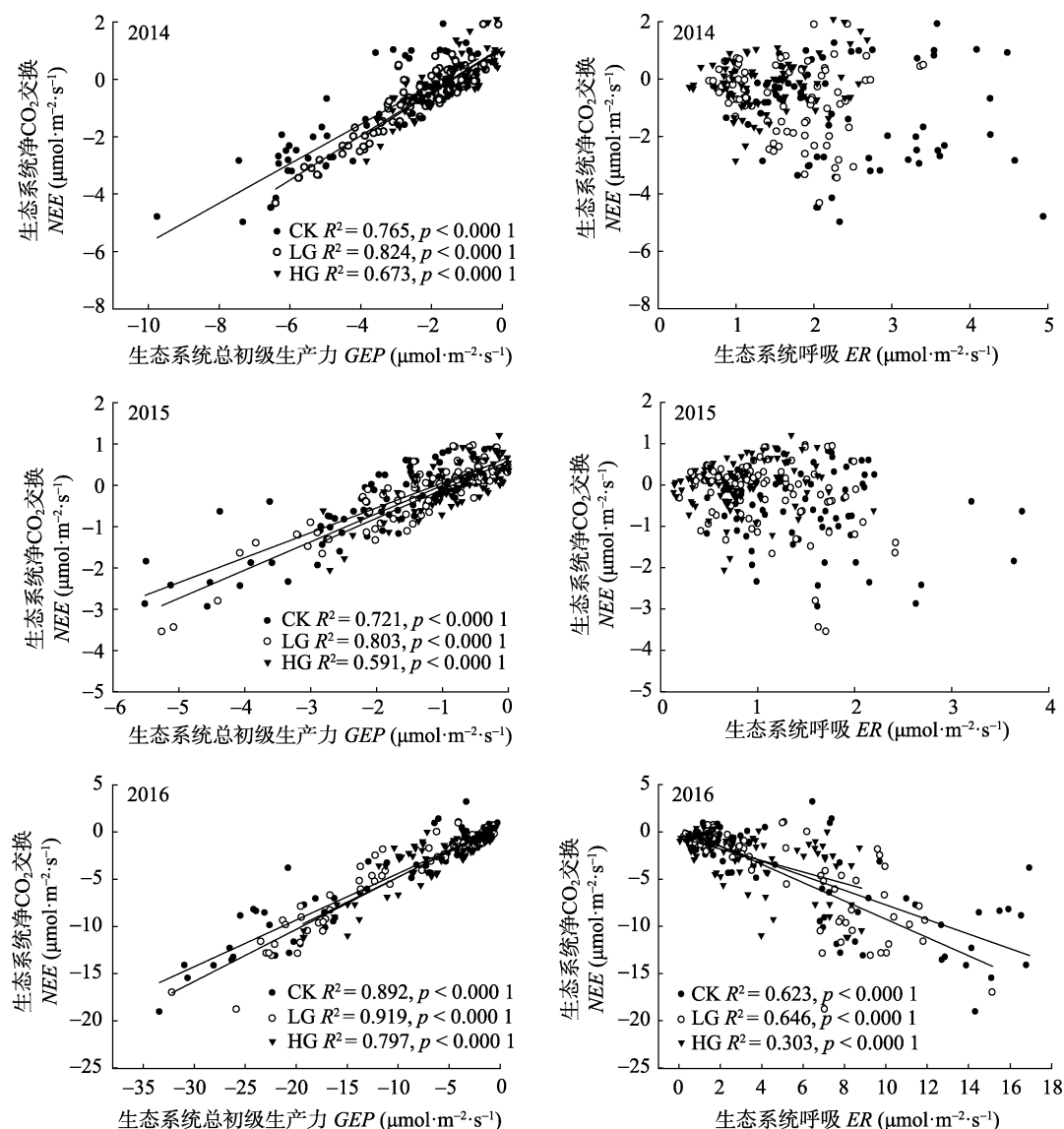


图5 2014–2016年不同载畜率处理下生态系统总初级生产力(GEP)、生态系统呼吸(ER)对生态系统净碳交换(NEE)的贡献。CK, 对照; LG, 轻度放牧; HG, 重度放牧。图中每一个数据点为当日观测的每个载畜率处理的每个重复的值。

Fig. 5 Relationship between gross primary productivity (GEP) and net ecosystem carbon exchange (NEE) (left panel) and ecosystem respiration (ER) and net ecosystem carbon exchange (NEE) (right panel) in plots with different stocking rates from 2014 to 2016. CK, no grazing control; LG, lightly grazing; HG, heavily grazing. Each data point in the graph is the value of each replicate to each stocking rate observed during the day.

的52.88%和47.12%。3年中, 无论平水年(2014年)、欠水年(2015年)还是丰水年(2016年), 土壤温度对NEE的贡献率均高于土壤湿度。

3 讨论

3.1 生态系统净碳交换的季节动态

5月份短花针茅草原植被刚刚开始返青, 降水少, 生态系统碳吸收较弱, NEE主要由ER决定。多年累积的放牧效应使得轻度放牧、重度放牧区土壤相对紧实, 通透性降低, 地下初级生产力低于对照, 加之对照区内的凋落物积累较多, 影响了植物萌动,

导致群落的光合作用较低, 因此出现重牧、轻牧区碳吸收能力大于对照区的情况。6月份降水逐渐增加, 促进了植被的生长, 生态系统碳吸收能力增强。不放牧相比于重度放牧显著提高了NEE。7月是生长季内月平均温度最高的月份, 水分成为限制植被生长及GEP最主要的因素, 2014年7月所有处理均表现为碳源, 而2015年7月总体表现为微弱的碳汇。2016年7月降水频繁且雨量充沛, 间接降低了土壤温度, 土壤含水量约为2014年、2015年的4倍, NEE达到全年最高($-7.03 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。8月是生物量的高峰期, 2014年8月净碳交换接近峰值, 2015年是一个干旱的

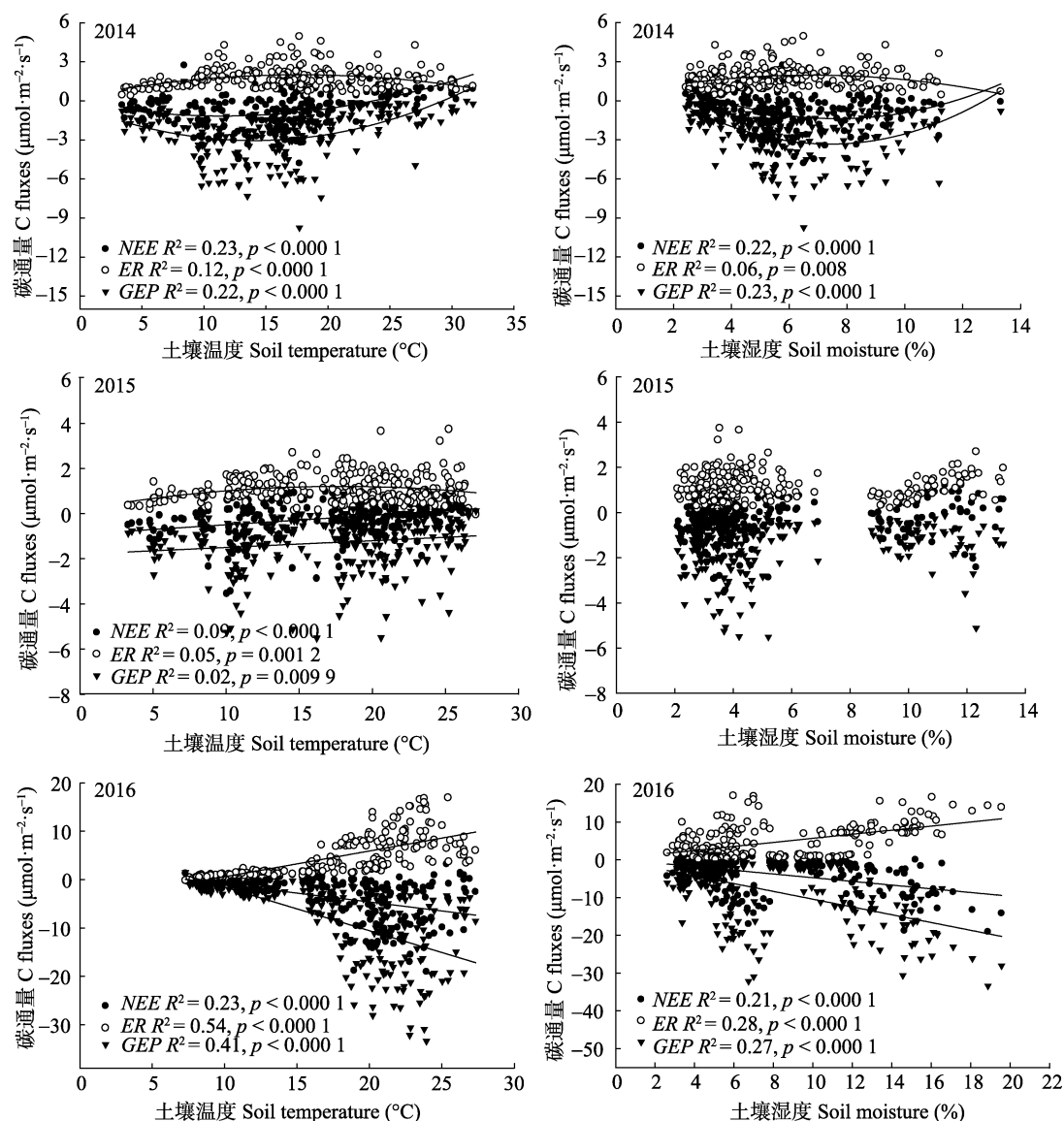


图6 2014–2016年生态系统碳交换与土壤温度、土壤湿度的关系。*NEE*, 生态系统净碳交换; *ER*, 生态系统呼吸; *GEP*, 生态系统总初级生产力。2014年采用指数方程对*NEE*、*ER*、*GEP*与土壤温度、土壤湿度间的关系拟合。2015年采用指数方程对*ER*与土壤温度间关系拟合, 采用线性方程对*NEE*、*GEP*与土壤温度间关系拟合。2016年采用线性方程对土壤温度、土壤湿度间关系拟合。每一个数据点为当日观测的实测值。

Fig. 6 The relationship between ecosystem carbon exchange and soil temperature and soil moisture from 2014 to 2016. *NEE*, net ecosystem carbon exchange; *ER*, ecosystem respiration; *GEP*, gross primary productivity. In 2014, the exponential model was used to fit the relationship between carbon flux and soil temperature and soil moisture, In 2015, the exponential model was used to fit the relationship between *ER* and soil temperature, and the linear model was used to fit the relationship between *NEE*, *GEP* and soil temperature. In 2016, the linear model was used to fit the relationship between carbon flux and soil temperature and soil moisture. Each data point is the observed value of the day.

年份, 8月降水为整个生长季最低, 由于植物生长初期有效降水少, 在放牧干扰下, 植被稀疏并提早枯黄, 土壤湿度低, 植被与大气之间的碳交换降低, 各处理均表现为碳源。2016年8月不同载畜率处理下*NEE*表现为净碳吸收, 但整体不及7月。随着生长旺盛期到来, 对照区内新根生物量增多, 且呼吸速率加快, 而根系生物量与土壤呼吸高度相关, 较高的根系生物量会促进 CO_2 的释放(张新杰等, 2015)。9

月逐渐接近生长季的末期, 2014年9月降水增加, 净碳吸收达到峰值, 10月碳吸收能力下降, 重度放牧区出现碳释放。2015年9月虽然有降水, 但由于8月份的干旱导致植被稀疏提早枯黄, 因此除对照外, 其他处理均表现为碳释放。到了10月土壤含水量达到峰值, 净碳交换有小幅度的增加。整个生长季中, 降水量和降水的季节分布对年净碳交换的影响很大(Polky *et al.*, 2010; 胡毅等, 2018)。

表2 土壤温度、土壤湿度对生态系统净碳交换的相对贡献

Table 2 The relative contribution of soil temperature and soil moisture to the variations of net ecosystem carbon exchange

子模型 Sub-model	2014年额外方差贡献 Extra variance contribution in 2014			2015年额外方差贡献 Extra variance contribution in 2015			2016年额外方差贡献 Extra variance contribution in 2016		
	R^2	ST	SM	R^2	ST	SM	R^2	ST	SM
$K=0$	0	0.075	0.041	0	0.094	0.003	0	0.228	0.21
ST	0.075		0.004	0.094		0.090	0.228		0.154
SM	0.041	0.039		0.003	0.181		0.206	0.176	
$K=1$		0.039	0.004		0.181	0.090		0.176	0.154
ST, SM	0.079			0.184			0.382		
总平均贡献 Total average contribution		0.057	0.022		0.137	0.046		0.202	0.180
在方差中的比例 Ratio in variance		72.28%	27.72%		74.71%	25.29%		52.88%	47.12%

SM, 土壤湿度; ST, 土壤温度。

SM, soil moisture; ST, SM, soil temperature.

研究区属于干旱地带, 草地的碳收支受降水差异的制约(Kang *et al.*, 2013)。通过3年的测定发现, 降水对年际间生态系统碳交换及月动态的影响十分明显。2016年CO₂通量净值显著高于2014、2015年。降水量增加, 土壤含水量升高, 群落的光合能力增强, *GEP*增加, *GEP*增加可以为根系生长、微生物活动和土壤呼吸提供更多的底物, 促进*ER*。由于*GEP*涉及的光合作用只与植物有关, 而*ER*除了与植物有关还受到土壤微生物和土壤动物等因素影响, 因此, *GEP*对降水的敏感度大于*ER*, 对*NEE*的变化起主导作用。降水是调节短花针茅荒漠草原CO₂通量变化的主要因子, 随着降水增加, 短花针茅荒漠草原碳汇作用增强。此结论与温带草原的观测结果(Niu *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2017)一致, 与草甸草原的研究结果(王赟博, 2016)相反。这可能是不同的草地类型限制因子不同, *GEP*、*ER*对气候变化的响应大小和方向不同导致的。

降水通过影响土壤温度、土壤含水量来影响生态系统碳交换。比较3年中*NEE*与*GEP*的关系可以看出, 降水增加可以增强*NEE*与土壤温度、湿度的相关性。研究表明植物的生长速度、光合作用以及异养呼吸对温度和水分是敏感的, 因此, 土壤温度和土壤湿度共同解释生态系统CO₂通量组分的变异(Jia *et al.*, 2013; 王忠美, 2016)。2016年, 土壤温度和湿度共同解释了*NEE*变异的38.24%, 高于2014、2015年。3年的数据均表现为土壤温度对*NEE*的解释程度高于土壤湿度, 土壤温度对*NEE*的贡献率高于土壤湿度。大量研究表明土壤温度是制约*NEE*的重要因子(李凌浩等, 2000; 陈全胜等, 2003; 乔丽

青, 2014)。本研究的结论支持这一观点。李琪等(2011)在克氏针茅草原的研究结果发现当土壤温度超过20 °C 时, 会抑制*GEP*的作用而促进*ER*的作用。本研究认为, 土壤温度升高, 植被根系的呼吸以及微生物的活动增加, 促进了CO₂的释放。当土壤温度过高导致土壤湿度降低, 植物受到水分胁迫会采取叶片气孔关闭(杜占池和杨宗贵, 1990), 减少蒸腾作用, 提高水分利用效率来适应干旱, 然而土壤中的水分作为光合作用的原料, 水分亏缺直接影响植物的光合作用, 从而影响生态系统的净碳吸收。虽然土壤温度会制约生态系统净碳交换, 但是当生长季降水充沛时, 植被可利用土壤水分高, 光合作用通常随温度的升高而增强(吴力博等, 2010), 生态系统碳交换随着土壤温度的增加呈显著的线性增加趋势。因此, 在短花针茅荒漠草原, 充沛的降水量可以突破土壤温度对生态系统碳交换的制约作用。

3.2 载畜率对生态系统碳交换的影响

不同载畜率处理下, 短花针茅荒漠草原生长季平均*NEE*为对照区-1.82 μmol·m⁻²·s⁻¹、轻度放牧区-1.55 μmol·m⁻²·s⁻¹、重度放牧区-0.93 μmol·m⁻²·s⁻¹, 低于温带典型草原(-3.82– -7.686 μmol·m⁻²·s⁻¹) (王忠美, 2016)。放牧对生态系统净碳交换的影响还存在很大程度的不确定性, 除草地类型外, 这种不确定性很大程度取决于放牧强度。研究表明, 适度放牧情况下, 植物的光合叶面积指数虽然有小幅度的降低, 但随着植物的补偿性生长, 未被采食部分光合能力的提高, 一定程度上弥补了家畜采食导致的光合能力下降, 甚至使生态系统光合固碳能力提高(Oba *et al.*, 2000; Peng *et al.*, 2007)。然而过度放牧使

群落的有效光合面积大幅降低,植物的补偿性生长不足以弥补过度采食导致的群落光合能力下降(Anten & Ackerly, 2001),从而导致生态系统光合固碳能力降低。本研究发现,随载畜率增加,短花针茅荒漠草原 NEE 、 ER 、 GEP 显著降低。重度放牧与对照相比显著降低了生态系统净碳交换(48.6%)、生态系统呼吸(35.3%)及总初级生产力(40.4%)。放牧对生态系统碳交换起负反馈作用。而韩其飞等(2017)研究认为,当放牧率低于一定阈值时,放牧促进了新疆草地生态系统 CO_2 的固定。本研究结果与之不同,这可能是因为短花针茅荒漠草原轻度放牧处理下植被的补偿性生长效应不明显,没有显著地提高地上现存量,放牧在降低生态系统呼吸的同时也降低了生态系统总初级生产力。此外,短花针茅叶片的稳定碳同位素比率($\delta^{13}C$)随载畜率的增加显著降低(王亚婷等, 2017),植物个体的水分利用效率降低,也会导致生态系统净碳吸收能力下降。因此,本研究中放牧并没有对生态系统净碳吸收起到促进作用。整体来看, ER 在不同载畜率处理下均有显著差异, NEE 与 GEP 的变化一致,表现为对照区和轻度放牧区没有差异,二者与重度放牧有显著差异。导致这种现象的原因有两个,从生物因素分析,这可能是由家畜的选择性采食造成的。在试验样地中,短花针茅作为建群种在生长季不为放牧家畜喜食,使得轻度放牧区维持了较高的现存量和盖度,然而长期累积的牧压效应使得重度放牧区地上生物量显著降低,植被盖度下降(张新杰等, 2015),因此,生态系统固定 CO_2 能力显著降低。从生态系统碳通量组分的分配比例分析,轻度放牧区 NEE 与 GEP 的斜率大于对照区,说明轻度放牧区在固定单位物质的量的 CO_2 时,净碳吸收作用强于对照区。而重度放牧区 GEP - NEE 的斜率虽然也很高,但是由于其 GEP 显著降低,净碳吸收显著低于轻度放牧和对照区。此外,从 GEP - NEE 之间的转化效率可以看出,放牧使短花针茅荒漠草原生态系统保持碳平衡的能力增强。

4 结论

降水量决定了年际间短花针茅荒漠草原生态系统 CO_2 通量。整个生长季,短花针茅荒漠草原均表现为净碳吸收,随着载畜率的增加, NEE 、 ER 、 GEP 显著降低。重度放牧显著降低了草地固碳能力,但轻度放牧没有显著影响。在季节尺度上,土壤温度是

影响生态系统净碳交换特征的主要环境因子。降水促进了土壤温度、土壤湿度与碳通量组分的相关性。

致谢 内蒙古农业大学优秀青年科学基金(2014X-YQ-7)资助本研究,特此致谢。

参考文献

- An H, Li GQ (2015). Effects of grazing on carbon and nitrogen in plants and soils in a semiarid desert grassland, China. *Journal of Arid Land*, 7, 341–349.
- Anten NPR, Ackerly DD (2001). Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understory palm. *Functional Ecology*, 15, 252–262.
- Chen QS, Li LH, Han XG, Yan ZD, Wang YF, Yuan ZY (2003). Influence of temperature and soil moisture on soil respiration of a degraded steppe community in the Xilin River Basin of Inner Mongolia. *Acta Phytoecologica Sinica*, 27, 202–209. [陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 阎志丹, 王艳芬, 袁志友 (2003). 水热条件对锡林河流域典型草原退化群落土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 27, 202–209.]
- Dong G (2011). *Carbon and Water Fluxes and Water Use Efficiency of the Songnen Meadow Steppe in North East China*. PhD dissertation, Northeast Normal University, Changchun. [董刚 (2011). 中国东北松嫩草甸草原碳水通量及水分利用效率研究. 博士学位论文, 东北师范大学, 长春.]
- Du ZC, Yang ZG (1990). A Study on the relation between the decline in photosynthesis at midday and ecological factors for an *Eurolepidium chinensis* and *Stipa grandis*. *Journal of Natural Resources*, 5, 177–186. [杜占池, 杨宗贵 (1990). 羊草和大针茅光合作用午间降低与生态因子关系的研究. 自然资源学报, 5, 177–186.]
- Frank A, Sims P, Bradford J, Mielenick P, Dugas W, Mayeux H, Kimble J, Lal R, Follett R (2000). Carbon dioxide fluxes over three great plains grasslands. *The Potential of U.S. Grazing Lands to Sequester Carbon and Mitigate the Greenhouse Effect*, 7, 167–188.
- Han GD, Jiao SY, Biligetu, Aodenggaowa (2007). Effects of plant species diversity and productivity under different stocking rates in the *Stipa breviflora* Griseb. desert steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 182–188. [韩国栋, 焦树英, 毕力格图, 敖登高娃 (2007). 短花针茅草原不同载畜率对植物多样性和草地生产力的影响. 生态学报, 27, 182–188.]
- Han QF, Luo GP, Li CF, Huang XD (2017). Modeling the grazing effect of grassland on the carbon source/sink in Xinjiang. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 4392–4399. [韩其飞, 罗格平, 李超凡, 黄晓东 (2017). 放牧对新疆草地生态系统碳源/汇的影响模拟研究. 生态学报, 37,

4392–4399.]

- Hu Y, Zhu XP, Jia HT, Han DL, Hu BA, Li DP (2018). Effects of fencing on ecosystem carbon exchange at meadow steppe in the northern slope of the Tianshan Mountains. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 372–381. [胡毅, 朱新萍, 贾宏涛, 韩东亮, 胡保安, 李典鹏 (2018). 围栏封育对天山北坡草甸草原生态系统碳交换的影响. 植物生态学报, 42, 372–381.]
- Huang XZ, Hao YB, Wang YF, Zhou XQ, Han X, He JJ (2006). Impact of extreme drought on net ecosystem exchange from *Lemus chinensis* steppe in Xilin River Basin, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 894–900. [黄祥忠, 郝彦宾, 王艳芬, 周小奇, 韩喜, 贺俊杰 (2006). 极端干旱条件下锡林河流域羊草草原净生态系统碳交换特征. 植物生态学报, 30, 894–900.]
- Jia X, Zha T, Wu B, Zhang YQ, Chen WJ, Wang XP, Yu HQ, He GM (2013). Temperature response of soil respiration in a Chinese pine plantation: Hysteresis and seasonal vs. Diel Q_{10} . *PLOS ONE*, 8(2), e57858. DOI: 10.1371/journal.pone.0057858.
- Kang XM, Hao YB, Cui XY, Chen H, Li C S, Rui Y C, Tian J Q, Kardol P, Zhong L, Wang J Z, Wang YF (2013). Effects of grazing on CO_2 balance in a semiarid steppe: Field observations and modeling. *Journal of Soils and Sediments*, 13, 1012–1023.
- Kuzyakov Y, Gavrichkova O (2010). Review: Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: A review of mechanisms and controls. *Global Change Biology*, 16, 3386–3406.
- Li B, Ge SD, Xu TW, Xu SX, Li SL (2014). Effects of grazing intensity on net ecosystem exchange of alpine meadow. *Pratacultural Science*, 31, 1203–1210. [李冰, 葛世栋, 徐田伟, 徐世晓, 李善龙 (2014). 放牧强度对青藏高原高寒草甸净生态系统交换量的影响. 草业科学, 31, 1203–1210.]
- Li GY, Han HY, Du Y, Hui DF, Xia JY, Niu SL, Li XN, Wan SQ (2017). Effects of warming and increased precipitation on net ecosystem productivity: A long-term manipulative experiment in a semiarid grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 232, 359–366.
- Li LH, Wang QB, Bai YF, Zhou GS, Xing XR (2000). Soil respiration of a *Leymus chinese* grassland and stand in the Xilin River Basin as affected by over-grazing and climate. *Acta Phytoecologica Sinica*, 24, 680–686. [李凌浩, 王其兵, 白永飞, 周广胜, 邢雪荣 (2000). 锡林河流域羊草草原群落土壤呼吸及其影响因子的研究. 植物生态学报, 24, 680–686.]
- Li Q, Xue XH, Wang YL, Hu ZH, Li J (2011). The preliminary study on the impact of soil temperature and moisture on carbon flux over *Stipa krylovii* ecosystem. *Journal of Agro-Environment Science*, 30, 605–610. [李琪, 薛红喜, 王云龙, 胡正华, 李洁 (2011). 土壤温度和水分对克氏针茅草原生态系统碳通量的影响初探. 农业环境科学学报, 30, 605–610.]
- Ma SY, Baldocchi DD, Xu LK, Hehn T (2007). Inter-annual variability in carbon dioxide exchange of an oak/grass savanna and open grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology*, 147, 157–171.
- Niu HS, Wang YF, Lang R, Chang XF, Zhang ZC, Wilkes A, Wang SP (2011). Management and land use change effects on soil carbon in northern China's grasslands: A synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 142, 329–340.
- Niu SL, Wu MY, Han Y, Xia JY, Li LH, Wan SQ (2008). Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytologist*, 177, 209–219.
- Oba GF, Mengistu Z, Stenseth NC (2000). Compensatory growth of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa* following simulated herbivory. *Ecological Applications*, 10, 1133–1146.
- Peng Y, Jiang GM, Liu XH, Niu SL, Liu MZ, Biswas DK (2007). Photosynthesis, transpiration and water use efficiency of four plant species with grazing intensities in Hunshandake Sandland, China. *Journal of Arid Environments*, 70, 304–315.
- Polley HW, Emmerich W, Bradford JA, Sims PL, Johnson DA, Saliendra NZ, Svejcar T, Angel R, Frank AB, Phillips RL, Snyder KA, Morgan JA, Sanabria J, Mielenick PC, Dugas WA (2010). Precipitation regulates the response of net ecosystem CO_2 exchange to environmental variation on United States rangelands. *Rangeland Ecology and Management*, 63, 176–186.
- Qiao LQ (2014). *Effects of Water and Nitrogen Additions on Ecosystem Carbon Exchanges in a Grazing Ecosystem of Inner Mongolia Typical Steppe*. Master degree dissertation, Inner Mongolia University, Huhhot. [乔丽青 (2014). 水氮添加对内蒙古典型草原放牧生态系统碳交换的影响. 硕士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.]
- Risch AC, Frank DA (2006). Carbon dioxide fluxes in a spatially and temporally heterogeneous temperate grassland. *Oecologia*, 147, 291–302.
- Wang YB (2016). *Responses of Ecosystem CO_2 Exchange to Nitrogen Addition, Water Addition and Grazing in Songnen Meadow Steppe*. PhD dissertation, Northeast Normal University, Changchun. [王赟博 (2016). 松嫩草地生态系统 CO_2 交换对氮沉降、降水增加及放牧的响应机制. 博士学位论文, 东北师范大学, 长春.]
- Wang YT, Zhao TQ, Wang X (2017). Respons of *Stipa breviflora* leaf $\delta^{13}C$ to stocking rates. *Ecology and Environmental Sciences*, 26, 613–619. [王亚婷, 赵天启, 王玺 (2017). 短花针茅(*Stipa breviflora*)叶片 $\delta^{13}C$ 对载畜率的响应. 生态环境学报, 26, 613–619.]
- Wang ZM (2016). *Effects of Grazing and Cultivation on Carbon Dioxide Fluxes in the Temperate Grassland Northern*

- China. PhD dissertation, China Agricultural University, Beijing. [王忠美 (2016). 放牧和开垦对温带典型草原CO₂通量的影响. 博士学位论文, 中国农业大学, 北京.]
- Wei ZJ, Han GD, Yang J, Lü X (2000). The response of *Stipa breviflora* community to stocking rate. *Grassland of China*, 6, 2–6. [卫智军, 韩国栋, 杨静, 吕雄 (2000). 短花针茅荒漠草原植物群落特征对不同载畜率水平的响应. 中国草地, 6, 2–6.]
- Wu LB, Gu S, Zhao L, Xu SX, Zhou HK, Feng C, Xu WX, Li YN, Zhao XQ, Tang YH (2010). Variation in net CO₂ exchange, gross primary production and its affecting factors in the planted pasture ecosystem in Sanjiangyuan Region of the Qinghai-Tibetan Plateau of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 770–780. [吴力博, 古松, 赵亮, 徐世晓, 周华坤, 冯超, 徐维新, 李英年, 赵新全, 唐艳鸿 (2010). 三江源地区人工草地的生态系统CO₂净交换、总初级生产力及其影响因子. 植物生态学报, 34, 770–780.]
- Wu Q, Han GD, Wang ZW, Pan ZL, Liu F, Wang RZ, Zhang RY, Qin J, Li JW (2016). Effects of warming and N addition on ecosystem carbon exchange in a desert steppe. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 1427–1434. [武倩, 韩国栋, 王忠武, 潘占磊, 刘芳, 王瑞珍, 张睿洋, 秦洁, 李江文 (2016). 模拟增温和氮素添加对荒漠草原生态系统碳交换的影响. 生态学杂志, 35, 1427–1434.]
- Xu ZZ, Zhou GS, Li H (2004). Responses of gas exchange characteristics in leaves of *Leymus chinensis* to changes in temperature and soil moisture. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 300–304. [许振柱, 周广胜, 李晖 (2004). 羊草叶片气体交换参数对温度和土壤水分的响应. 植物生态学报, 28, 300–304.]
- Zhang XJ (2015). *The Response of Ecosystem Carbon Exchange to Different Stocking Rates in Stipa breviflora Desert Steppe*. PhD dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Huihot. [张新杰 (2015). 短花针茅荒漠草原生态系统碳交换对不同载畜率的响应. 博士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]
- Zhang XJ, Han GD, Ding HJ, Zhang RY, Wang ZW (2015). Relationship between soil respiration and plant below-ground biomass under different stocking rates in *Stipa breviflora* desert steppe. *Acta Agrestia Sinica*, 23, 483–488. [张新杰, 韩国栋, 丁海君, 张睿洋, 王忠武 (2015). 短花针茅荒漠草原不同载畜率的土壤呼吸与植物地下生物量的关系. 草地学报, 23, 483–488.]
- Zhou WC, Suo LDEJ, Cui LJ, Wang YF, Li W (2015). Effects of fencing and grazing on the emissions of CO₂ and CH₄ in Zoige Peatland, East Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecology and Environmental Sciences*, 24, 183–189. [周文昌, 索郎夺尔基, 崔丽娟, 王义飞, 李伟 (2015). 围栏禁牧与放牧对若尔盖高原泥炭地CO₂和CH₄排放的影响. 生态环境学报, 24, 183–189.]
- Zhou XH, Wan SQ, Luo YQ (2007). Source components and interannual variability of soil CO₂ efflux under experimental warming and clipping in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, 13, 761–775.
- Zhu EX (2016). *The Effects of Different Grazing Intensity on the CO₂ Flux in the Alpine Meadow*. Master degree dissertation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi. [朱二雄 (2016). 不同放牧强度对高寒草甸CO₂排放通量的影响. 硕士学位论文, 西北农林科技大学, 陕西杨凌.]
- Zhu JJ, Zhang B, Yan Y, Pan QM (2016). Effects of changing precipitation regime on carbon exchange in a typical steppe ecosystem in Inner Mongolia. *Journal of Southwest University for Nationalities (Natural Science Edition)*, 42, 516–524. [朱建军, 张彬, 严月, 潘庆民 (2016). 降水量变化对内蒙古温带典型草原生态系统碳交换的影响. 西南民族大学学报(自然科学版), 42, 516–524.]
- Zou JR, Zhou XQ (2015). Effects of livestock enclosure and grazing on carbon sequestration in grassland ecosystem. *Pratacultural Science*, 32, 1748–1756. [邹婧汝, 赵新全 (2015). 围栏禁牧与放牧对草地生态系统固碳能力的影响. 草业科学, 32, 1748–1756.]

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 王 薇



扫码加入读者圈
听语音, 看问答