

草地利用方式对土壤呼吸和凋落物分解的影响

王忆慧 龚吉蕊* 刘敏 黄永梅 晏欣 张梓瑜 徐沙 罗亲普

北京师范大学中药资源保护与利用北京市重点实验室, 北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京师范大学资源学院, 北京 100875

摘要 草地利用方式影响植被群落结构和土壤微环境, 制约草地生态系统碳循环。该文通过测定温带草原在放牧、割草、围封3种利用方式下湿润年(2012年)和干旱年(2011年)的凋落物产量、质量及其分解速率和土壤碳通量, 分析了草地利用方式对土壤呼吸和凋落物的影响, 探讨了凋落物对土壤呼吸的贡献机制。结果表明: 在干旱年份, 放牧样地土壤呼吸最大, 分别达到割草和围封样地的1.5倍和1.29倍; 在湿润年份, 割草样地土壤呼吸最大, 为 $309 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 明显高于放牧样地和围封样地。不论干旱年还是湿润年, 围封样地凋落物产量都大于放牧样地和割草样地。3种利用方式下湿润年土壤呼吸和凋落物分解均比干旱年增强。因此, 水分是温带草原植物生长和生态系统碳循环的主要限制因子, 草地利用方式则显著影响凋落物生产和分解。进一步分析表明, 经过两年的分解, 同一样地内凋落物质量C:N下降, N含量和木质素:N升高, 土壤呼吸与凋落物产量、凋落物分解速率以及木质素:N正相关, 而与凋落物C:N负相关。

关键词 草地利用方式, 土壤呼吸, 凋落物分解, 凋落物生产, 凋落物质量

引用格式: 王忆慧, 龚吉蕊, 刘敏, 黄永梅, 晏欣, 张梓瑜, 徐沙, 罗亲普 (2015). 草地利用方式对土壤呼吸和凋落物分解的影响. 植物生态学报, 39, 239–248. doi: 10.17521/cjpe.2015.0023

Effects of grassland-use on soil respiration and litter decomposition

WANG Yi-Hui, GONG Ji-Rui*, LIU Min, HUANG Yong-Mei, YAN Xin, ZHANG Zi-Yu, XU Sha, and LUO Qin-Pu

Key Laboratory of Traditional Chinese Medicine Protection and Utilization of Beijing City, State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, College of Resources Science & Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract

Aims Land use change affects ecosystem carbon dynamics by changing the plant community structure and soil micro-environment in grassland ecosystems. The aims of this study were to determine the effects of land use on soil respiration and litter decomposition in the temperate grasslands of Nei Mongol and to identify the effects of litter quantity, quality and decomposition on soil respiration during growing season.

Methods We measured soil respiration during growing season in 2011 and 2012 under three land use types, i.e. grazing, mowing, and grazing exclusion, by using an automatic infrared gas analyzer (LI-8100) that was connected to a multiplexer system (LI-8150). Quadrat surveys and litter bags were utilized to measure litter production and decomposition. Several chemical indicators of litter quality were measured to calculate the litter decay rates. All data were analyzed with ANOVA and Pearson correlation procedures of SPSS.

Important findings Soil respiration and litter decomposition differed greatly among the three land-use types. In the drought year, the total soil respiration at the grazing site was 1.5 times greater than at the mowing site and 1.29 times greater than at the grazing-exclusion site. However, in the wet year, the total soil respiration at the mowing site reached $309 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ and was greater than at both the grazing site and the grazing-exclusion site. Precipitation increased soil respiration and litter decomposition, indicating that soil water availability was a primary constraint on plant growth and ecosystem C processes. Also, the responses of soil respiration and litter composition to rainfall differed among the land-use types. Further analysis showed that the litter C:N decreased and the litter N content and lignin:N increased after 2-years of decomposition. In addition, soil respiration was significantly correlated to litter production ($r = 0.78, p < 0.01$), decay rates, C:N ($r = -0.84, p < 0.01$), and lignin:N ($r = 0.62, p < 0.05$).

Key words land-use type, soil respiration, litter decomposition, litter production, litter quality

Citation: Wang YH, Gong JR, Liu M, Huang YM, Yan X, Zhang ZY, Xu S, Luo QP (2015). Effects of grassland-use on soil respiration and litter decomposition. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 239–248. doi: 10.17521/cjpe.2015.0023

收稿日期Received: 2014-04-01 接受日期Accepted: 2014-12-09

* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: jrgong@bnu.edu.cn)

随着全球变化的加剧, 碳循环的研究日益受到当今科学界和各国政府的重视(王国兵, 2006; IPCC, 2001)。人类活动不仅极大地改变了全球碳循环过程, 严重影响到陆地生态系统的组成、结构和功能, 而且给人类自身的生存和可持续发展带来了巨大的挑战(王森等, 2004)。草地生态系统在全球碳循环中扮演着重要的角色, 它不仅是陆地生态系统重要的组成部分, 约占陆地总面积的1/3, 其碳贮量是陆地碳总量的25%–30%, 也是目前人类活动影响最为严重的区域(Akiyama & Kawamura, 2007)。对草地生态系统的碳循环及其影响因素的研究是认识全球碳循环的关键(陈四清等, 1999)。在我国, 草地约占国土面积的40%, 草地生态系统是面积最大的陆地生态系统(高英志等, 2004)。放牧、割草和围封是草地最主要3种利用方式(宁发等, 2008)。不同的草地利用方式直接改变了地表的植被特征, 同时也改变了土壤环境(如温度、含水量和透气性等)及其养分含量, 从而使植物碳分配模式和土壤微生物代谢过程等发生改变, 最终影响了草地生态系统的碳循环过程(Raich & Tufekcioglu, 2000)。因此, 研究不同利用方式对草地碳循环过程的影响对理解我国生态系统的结构和功能、物质循环和能量流动具有十分重要的意义(齐玉春等, 2010)。

土壤呼吸作为陆地生态系统碳循环的关键环节, 是陆地土壤碳库输出的唯一途径和大气CO₂重要的源, 每年向大气输送约80 Pg C, 占大气CO₂年输入量的20%–40%, 即使其轻微的变化也会引起大气中CO₂浓度的明显改变(Raich & Schlesinger, 1992; 刘绍辉和方精云, 1997; 陈全胜等, 2003; Casanova et al., 2012)。凋落物是土壤有机质的主要来源, 凋落物分解是连接植物碳库和土壤碳库的“纽带”(Zhang et al., 2012)。土壤呼吸和凋落物分解都受到生物和非生物因素(包括降水、土壤温度、土壤含水量、植被类型、基质质量、根生物量及微生物活性等)的影响, 在不同时空条件及不同生态系统中影响的主导因素各不相同(涂利华等, 2009)。放牧、割草和围封通过影响这些生物和非生物因素来影响土壤呼吸和凋落物分解, 导致生态系统碳的源、库、流关系和强度发生改变, 但以往的研究表明草地利用方式对土壤呼吸和凋落物的影响存在着不确定性(崔晓勇等, 2001)。凋落物对土壤呼吸的贡献是非常复杂的生态学过程, 最直接的体现是自身分解释放

CO₂通量(邓琦等, 2007)。同时, 凋落物产量、质量及分解释放的养分使土壤物理、化学和生物学性状发生改变, 影响了土壤动物、土壤微生物的组成和活性, 对土壤碳库的贮存和释放起着重要作用(胡亚林等, 2005)。以往研究多集中在森林生态系统上, 而在草地生态系统中凋落物对土壤呼吸的贡献机制仍需要进一步的深入研究。

降水作为宏观调控的主要限制因素, 在土壤呼吸和凋落物的研究中受到了普遍关注。本研究区地处内蒙古温带草原, 2011年和2012年该区域的降水量分别是188 mm和465 mm, 存在明显的差异, 使得本文能够探究降水差异对内蒙古草地的土壤呼吸和凋落物的影响。鉴于此, 本文在内蒙古温带草原中测定了干湿年份内不同草地利用方式下(放牧、割草、围封)的土壤呼吸速率、凋落物产量、质量变化及分解速率, 分析草地利用方式对土壤呼吸和凋落物的影响, 探讨凋落物产量、质量及分解快慢对土壤呼吸的贡献机制, 并揭示降水变化对土壤呼吸和凋落物的作用, 为草地生态系统碳循环的研究提供一定的依据。

1 实验设计

1.1 环境概况和样地设置

本研究是在内蒙古大学草地生态系统研究站(116.03°–116.50° E, 44.80°–44.82° N)设置的大针茅(*Stipa grandis*)长期试验样地进行的。该样地位于内蒙古锡林浩特市东部约36 km的毛登牧场, 海拔约1 055 m, 属于温带干旱大陆性气候, 年平均气温0–1 °C, ≥0°C的积温1 800 °C, 年降水量300–360 mm, 无霜期90–115天, 具有光、热、水同期特点。2011–2012年年平均气温1.7 °C, 7月份日平均最高气温27.7 °C, 1月份最低气温–32.07 °C; 2011年、2012年的累积降水量分别为188 mm和465 mm, 降水多集中在6–8月份, 占全年降水量的70%左右(图1)。土壤以栗钙土为主, 含少量褐色土, 软栗钙土层15–80 cm, 土壤有机质含量2%–3%, 土质比较肥沃。选择放牧、割草、围封3种利用方式下的草地, 其中放牧样地全年都有放牧, 放牧年限超过50年, 放牧强度约36 667 m²·sheep⁻¹, 属于轻度放牧; 割草样地每年8月底进行一次刈割; 围封样地自2008年起围栏封育。每年7月在每个样地随机布设100 m宽样带, 每10 m设置一个1 m×1 m的样方。样地基本情况见表1、表2, 其

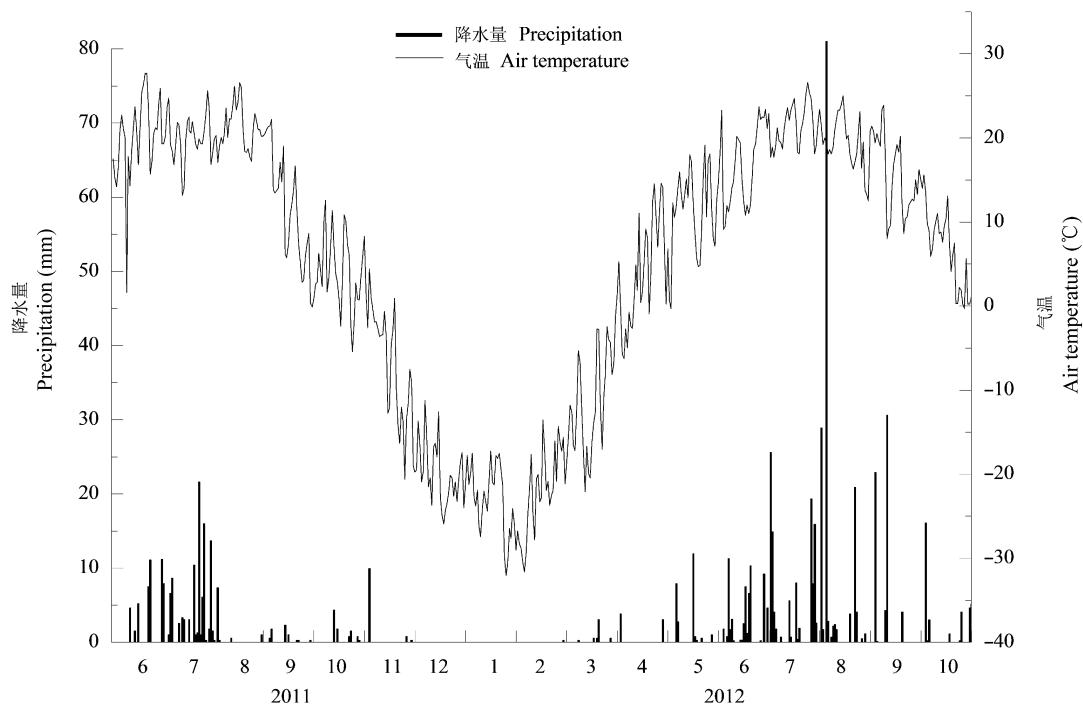


图1 2011–2012年研究区的每日降水量和气温。

Fig. 1 Daily precipitation and air temperature in the study area during 2011–2012.

表1 3种利用方式下样地优势种的重要值(平均值±标准误差, $n=5$)
Table 1 Importance value of dominant species under three land use types
 (mean \pm SE, $n=5$)

优势种 Dominant species	放牧样地 Grazing site	割草样地 Mowing site	围封样地 Grazing-exclusion site
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.06 \pm 0.01	0.16 \pm 0.07	0.11 \pm 0.08
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	0.22 \pm 0.05	0.14 \pm 0.04	0.08 \pm 0.12
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	0.15 \pm 0.08	0.10 \pm 0.02	0.07 \pm 0.08

中重要值=(相对密度+相对频度+相对盖度)/3。

1.2 生长期土壤呼吸量的测定

在放牧、割草、围封3种样地内分别随机设定5个样方, 分别于2011年和2012年6—9月份每隔30天选择天气状况基本一致、连续完全晴朗的观测日, 在6:00—20:00时段内每隔30 min进行一次土壤碳通量的测量, 以保证各个样地之间土壤碳通量的可比性。为减少对土壤的扰动, 测量前24 h在设定的样方内竖直固定好直径为20.3 cm的PVC环, 埋深10 cm, 剪去PVC环内地表的活体植物, 采用多通道土壤呼吸自动测量系统(LI-8150; LI-COR, Lincoln, USA)连接土壤碳通量测量系统(LI-8100; LI-COR, Lincoln, USA)进行测量(Casanovas *et al.*, 2012)。将采集的土

壤碳通量数据, 代入下列公式估算各年生长季内的土壤呼吸总量:

$$f(R) = \sum_{i=6}^9 f(R_i) \quad (1)$$

式中, $f(R)$ 为当年生长季内的土壤呼吸总量($\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), $f(R_i)$ 为当年第*i*月的土壤碳通量, 用该月测定的土壤碳通量速率的日均值与时间之积来估算(姜艳等, 2010)。

1.3 凋落物产量的测量

分别于2011年和2012年生长高峰期8月下旬, 在放牧、割草、围封3种样地内测定土壤呼吸的5个样方附近设置1 m \times 1 m的小样方, 收集样方内全部地上生物量, 不包括直立或倒伏的凋落物, 去除植物体表面的泥土和杂质, 在105 °C下杀青15 min, 然后在65 °C下烘干至恒重后进行称量。本实验中我们采用生长季内地上生物量的最大值来代表该年地上凋落物的产量(Zhang *et al.*, 2013)。

1.4 凋落物分解速率的测量

2010年8月上旬, 在放牧、割草、围封3种不同利用方式的样地内, 分别采集地上凋落物, 在自然条件下风干, 去除植物体表面的泥土和杂质。采用凋落物网袋法进行试验, 按照样地分别将地上凋落

表2 3种利用方式下样地的土壤特性(平均值±标准误差, $n=5$)
Table 2 Soil properties under three land use types (mean ± SE, $n=5$)

样地 Site	pH	全氮 Total nitrogen ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	全磷 Total phosphorus ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	全硫 Total sulfur ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	有机质 Organic matter ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)
放牧 Grazing	7.51 ± 0.17	1.50 ± 0.19	0.15 ± 0.01	0.11 ± 0.09	16.49 ± 3.73
割草 Mowing	6.91 ± 0.08	1.20 ± 0.05	0.37 ± 0.25	0.04 ± 0.00	21.30 ± 2.74
围封 Grazing-exclusion	7.78 ± 0.06	1.06 ± 0.06	0.12 ± 0.01	0.02 ± 0.01	15.36 ± 2.29

物剪成20 cm的小段, 取10 g装入1 mm孔径的尼龙网袋($10 \text{ cm} \times 10 \text{ cm}$), 每个样地36袋。在每个样地内选取相隔100 m的3个样点, 去除地表植被, 每个样点12袋凋落物网袋均匀平铺在地表与土壤直接接触。之后, 于2011–2012年的5月和9月下旬在每样地3个样点内各收集3袋。将网袋内凋落物全部取出洗净, 在65 °C下烘干至恒重, 进行称量。根据Olson (1963)指数分解模型公式, 计算分解速率k值:

$$X/X_0 = e^{-kt} \quad (2)$$

式中, X 表示经过 t 年分解时间后凋落物的残留量, X_0 为凋落物初始量。

1.5 凋落物质量测定和损失率计算

将每月采集回实验室烘干后的凋落物先粉碎研磨, 再通过40目网筛进行全C、全N、纤维素和木质素的测定。全C、全N采用全自动元素分析仪(CHN-600, Leco, St. Joseph, USA)进行测定, 木质素和纤维素使用van Soest (1963, 1967)的方法进行测定。凋落物纤维素、木质素损失率计算公式(Gong et al., 2014)如下:

$$\text{纤维素(或木质素)损失率} = (C_{\text{May}} - C_{\text{Sept}}) / C_{\text{May}} \quad (3)$$

式中, C_{May} 、 C_{Sept} 分别表示同一年内5月和9月凋落物中纤维素(或木质素)含量(g)。

1.6 数据分析

实验数据首先利用SPSS 17.0 进行重复测量方差分析, 为了进一步了解同一年内单变量是否存在显著性差异, 进行了单因素方差(one-way ANOVA)分析和LSD多重比较($p = 0.05$)。对不同草地利用方式下凋落物生产和分解过程与土壤呼吸的关系利用Pearson相关性分析和线性回归。所有图件使用Origin 8.5软件制作。

2 结果

2.1 不同草地利用方式下土壤呼吸总量的变化

不同草地利用方式下土壤呼吸总量随年降水量

的不同而差异显著($p < 0.05$), 其中割草样地的差异最大, 2012年土壤呼吸总量是2011年的2.4倍; 围封样地次之, 是2011年的1.8倍; 放牧样地最小, 是2011年的1.3倍(图2)。在干旱年(2011年)放牧样地的土壤呼吸总量最高($194 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), 分别是割草样地的1.5倍、围封样地的1.29倍。而在湿润年(2012年)割草样地的土壤呼吸总量最高($309 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), 放牧样地的最低($262 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), 围封样地的为 $272 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

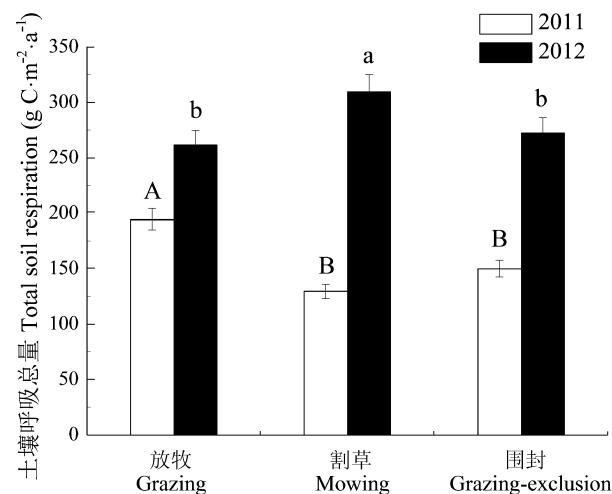


图2 2011和2012年3种草地利用方式下生长季土壤呼吸总量, 2011年土壤呼吸总量之间的差异用大写字母表示, 2012年土壤呼吸总量之间的差异用小写字母表示。

Fig. 2 Total soil respiration during the growing season under three grassland use types in 2011 and 2012. The capital letters indicate the differences in total soil respiration in 2011 and the lowercase letters indicate the differences in total soil respiration in 2012.

2.2 不同草地利用方式下凋落物产量的变化及其与土壤呼吸的关系

不同草地利用方式下凋落物产量随两年降水状况不同而差异显著($p < 0.01$), 但不论在干旱年还是在湿润年, 凋落物产量的平均值均表现为: 放牧样地<割草样地<围封样地(图3A)。在干旱年围封样地

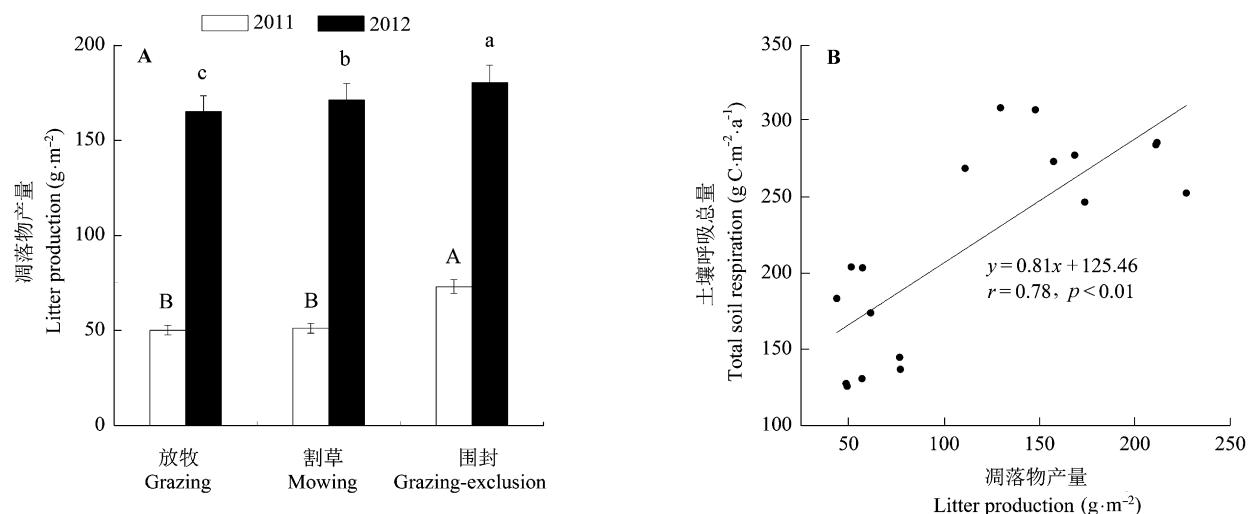


图3 2011和2012年3种草地利用方式下凋落物产量(A)及其与土壤呼吸的相关性(B)(平均值±标准误差)。2011年凋落物产量之间的差异用大写字母表示, 2012年的用小写字母表示。

Fig. 3 Litter production (A) and its relationship with total soil respiration (B) under three grassland use types in 2011 and 2012 (mean \pm SE). The capital letters indicate the differences in litter production in 2011 and the lowercase letters indicate the differences in litter production in 2012.

的凋落物产量是放牧和割草样地的1.4倍, 而湿润年3种样地的凋落物产量比干旱年提高了近两倍(图3A)。同时, 土壤呼吸总量也随凋落物产量的增加而增强($r = 0.78, p < 0.01$) (图3B)。

2.3 不同草地利用方式下凋落物质量及其与土壤呼吸的关系

不同草地利用方式下凋落物质量在干湿年份的变化不同(图4A、4B、4C)。经过两年的分解, 在同种利用方式下的凋落物C:N下降(图4B), 而N含量和木质素:N均有所升高(图4A、4C)。2011和2012年割草样地的凋落物N含量最大, 围封样地的最小, 而放牧样地的增幅最大, 2012年的凋落物N含量比2011年的高出49% (图4A)。2011年放牧和围封样地的凋落物C:N明显高于割草样地($p < 0.05$); 而2012年3种样地的凋落物C:N都下降但差异不显著 ($p > 0.05$)(图4B)。2011和2012年3种样地的凋落物木质素:N的平均值表现为: 割草样地<放牧样地<围封样地($p > 0.05$)(图4C)。不同草地利用方式下土壤呼吸与凋落物质量呈现的相关性不同(图4D、4E、4F), 土壤呼吸随凋落物C:N增大而减弱($r = -0.84, p < 0.01$)(图4E), 随木质素:N增大而增强($r = 0.62, p < 0.05$) (图4F), 但当N含量发生变化时, 土壤呼吸变化规律不明显(图4D)。

2.4 凋落物分解速率及其与土壤呼吸的关系

不同草地利用方式下随降水增加凋落物分解速

率 k 值、纤维素和木质素损失率都加快(图5A、5B、5C)。湿润年的凋落物分解速率 k 值明显高于干旱年(2011)的: 在干旱年(2011)放牧样地的 k 值(0.37 a^{-1})最小, 而割草样地与围封样地的差异不大, 均在 0.5 a^{-1} 左右; 而在湿润年(2012)围封样地的 k 值最小, 割草样地的 k 值明显高于放牧和围封样地的($p < 0.05$) (图5A)。在干、湿两年内放牧和割草样地的纤维素损失率明显大于围封样地($p < 0.05$), 但湿润年(2012)的纤维素损失明显比干旱年(2011)的快(图5B)。与割草样地相比, 放牧和围封样地的木质素损失明显较慢($p < 0.05$) (图5C)。在不同草地利用方式下土壤呼吸与凋落物分解常数 k 值($r = 0.89, p < 0.01$)、纤维素损失率($r = 0.86, p < 0.01$)和木质素损失率($r = 0.84, p < 0.01$)的相关性显著, 且随着凋落物分解的加快, 土壤呼吸增强(图5D、5E、5F)。

3 讨论

3.1 不同草地利用方式对土壤呼吸的影响

草地利用方式不仅影响植物碳分配模式和生产力, 而且也影响土壤理化性质, 进而使土壤微生物活动、根系生长发生改变, 相应地, 土壤呼吸也发生很大的变化(Cao *et al.*, 2004; Lett *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2006)。干旱年放牧样地土壤呼吸明显高于割草和围封样地, 由于牲畜排泄物增加了土壤N含量, 改善了土壤养分状况, 激发了土壤微生物活性, 从

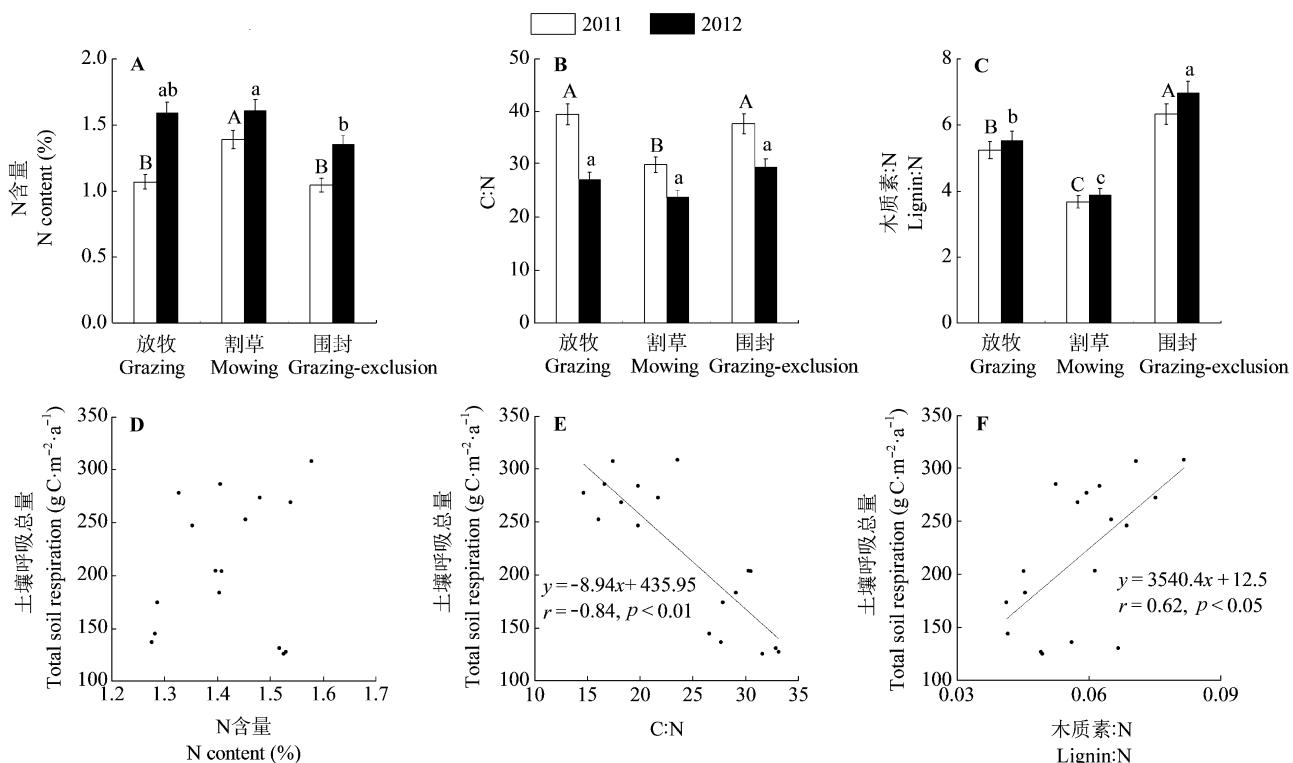


图4 2011和2012年3种草地利用方式下凋落物N含量(A)、C:N(B)、木质素:N(C)和土壤呼吸总量与凋落物N含量(D)、C:N(E)、木质素:N(F)的线性回归(平均值±标准误差)。2011年凋落物质量之间的差异用大写字母表示, 2012年凋落物质量之间的差异用小写字母表示。

Fig. 4 Litter N content (A), C:N ratio (B), and lignin:N ratio (C), and the liner regressions of total soil respiration with litter N content (D), C:N ratio (E), and lignin:N ratio (F) under three grassland-use types in 2011 and 2012 (mean \pm SE). The capital letters indicate the differences in litter quality in 2011 and the lowercase letters indicate the differences in litter quality in 2012.

而加快了凋落物的分解和利用, 增加了土壤可利用养分的供应, 促进了根系生长(董全民等, 2012; Zhang *et al.*, 2012); 动物践踏使凋落物破碎并与土壤充分接触, 有利于凋落物分解和养分元素的转移, 导致土壤呼吸增强(高英志等, 2004)。割草样地土壤呼吸在干湿年份的变化最大, 对降水状况反应最为敏感。在干旱条件下地上生物量的移除减少了凋落物覆盖和土壤碳输入, 使表层土壤水分蒸发加快, 土壤微生物数量和活性下降, 土壤呼吸减弱(Han *et al.*, 2012)。降水充足时, 割草样地因缺少地表植被水分下渗和地表升温加快, 好气性细菌异常活跃(陈四清等, 1999)。割草还刺激了真菌生长, 有助于凋落物中结构性碳(如纤维素、木质素)的分解, 改善了土壤质量, 促进了根系和微生物生长(Raich & Schlesinger, 1992; Han *et al.*, 2012), 使其土壤呼吸总量在湿润年最大。不论在干旱年还是湿润年, 围封样地土壤呼吸均低于放牧和割草样地。围封内植

物养分利用效率的提高, 使凋落物中结构性碳含量增加, 凋落物质量变差不易被分解, 从而使土壤碳源减少, 微生物呼吸受到抑制(Bontti *et al.*, 2009)。同时, 凋落物覆盖也减缓了土壤碳通量的释放速率(张东秋等, 2005)。降水状况直接和间接地影响着土壤中植物根系、微生物以及土壤动物的生命代谢活动, 从而对土壤呼吸产生影响(Thomey *et al.*, 2011; 褚建民等, 2013)。不同草地利用方式下的土壤呼吸, 湿润年总大于干旱年。这是由于降水增多, 植物及微生物生长旺盛, 土壤微生物代谢活动增强, 分解速率不断增大, 凋落物和土壤有机质不断被分解(王妮和郭继勋, 2002)。同时, 由于降水的冲刷和淋洗促进了地上凋落物及营养成分转移到土壤深层中去, 从而增加了土壤呼吸的底物, 刺激了土壤微生物活性, 最终导致土壤呼吸增强(邓琦等, 2007)。

3.2 不同利用方式对凋落物的影响

不同草地利用方式对凋落物的数量、质量和分

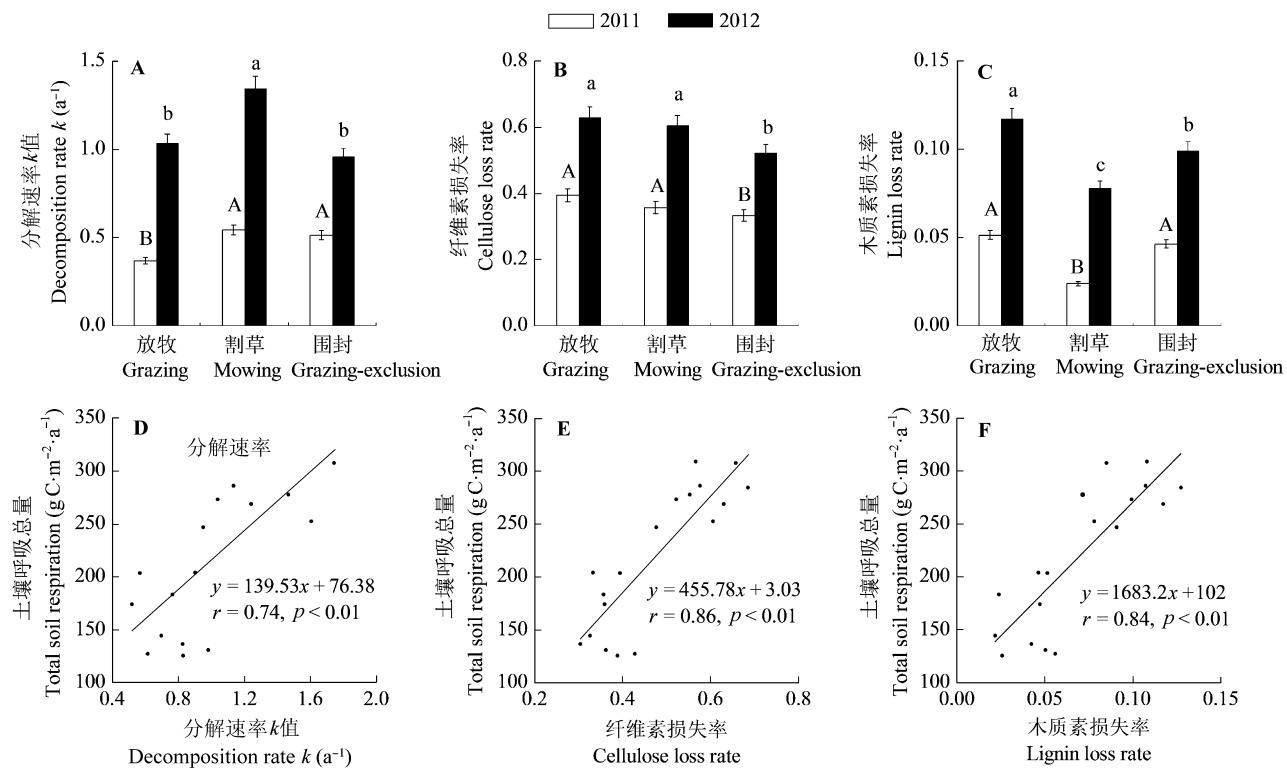


图5 2011和2012年生长季内土壤呼吸总量与凋落物分解速率 k (**A**)、纤维素损失率(**B**)、木质素损失率(**C**)和土壤呼吸总量与凋落物分解速率 k (**D**)、纤维素损失率(**E**)、木质素损失率(**F**)的线性回归(平均值 \pm 标准误差)。2011年凋落物质量之间的差异用大写字母表示, 2012年凋落物质量之间的差异用小写字母表示。

Fig. 5 Decomposition rate k (**A**), cellulose loss rate (**B**), and lignin loss rate (**C**), and the liner regressions of total soil respiration with decomposition rate k (**D**), cellulose loss rate (**E**) and lignin loss rate (**F**) under three grassland-use types in 2011 and 2012 (mean \pm SE). The capital letters indicate the differences in the litter quality in 2011 and the lowercase letters indicate the differences in litter quality in 2012.

解速率的影响机制不同。放牧牲畜的采食减少了地上生物量, 降低了植物冠层覆盖率和光合有效面积, 使凋落物生产也随之降低, 从而土壤有机物供应减少, 土壤透气性和含水量发生变化(Carrera *et al.*, 2008)。食草动物对优质牧草的择食增加了劣质植物(较低的N含量或化学防御的有机化合物)的多度, 凋落物品质变差(较高的C:N和木质素:N), 抑制了土壤微生物活性, 导致凋落物分解速率处于较低水平(高英志等, 2004; Hossain & Sugiyama, 2008)。割草明显地减少了凋落物积累, 有利于地表增温和好气细菌生长(陈四清等, 1999)。割草还能提高植物叶片的N含量, 使凋落物中C:N和木质素:N降低, 从而刺激微生物生长, 加快凋落物及结构性碳(纤维素、木质素)的损失(Galvánek & Lepš, 2012; Walter *et al.*, 2013)。围封排除了人类活动和牲畜放养的干扰, 使生态系统的净初级生产力增大, 促进结构性碳(如纤维素、木质素)的合成, 导致凋落物中难分解物质

的比例增加, 从而凋落物分解速率减慢(Bontti *et al.*, 2009)。在内蒙古温带草原, 降水作为影响植物和土壤微生物生长的限制因素, 通过改变植被和土壤状况作用于凋落物的产量、质量和分解过程。在湿润年, 植物生长旺盛, 相应的凋落物产量增加, 土壤水分条件得以改善, 土壤中溶解和转移的养分增多, 淋溶作用加快地上枯枝落叶破碎和向下运输, 改善了土壤底物的质量, 加快了土壤微生物对凋落物的分解, 使凋落物分解速率因降水充足而增大(刘忠宽等, 2005)。

3.3 凋落物对土壤呼吸的贡献

凋落物对土壤呼吸的贡献机理是一个非常复杂的生物学过程, 包括多种直接和间接的贡献途径(邓琦等, 2007)。最直接的贡献体现在凋落物自身分解释放CO₂通量, 但这部分对土壤呼吸的贡献率很小(陈四清等, 1999), 其主要贡献体现在凋落物产量、质量和分解速率等方面。本研究中凋落物生产

与土壤呼吸呈正相关, 与以往的研究结果(Raich & Tufekcioglu, 2000)一致。凋落物产量的移除或增加改变了土壤的营养和碳源, 从而影响了土壤中微生物和真菌的种类和数量, 导致土壤呼吸通量发生改变(张东秋等, 2005)。凋落物层作为地表土壤的缓冲层, 改善了土壤内部环境条件, 降低了土壤温度的波动, 减缓了土壤微环境对外界环境变化的敏感性(贾丙瑞等, 2005)。不同草地利用方式下土壤呼吸与凋落物木质素:N正相关、与C:N负相关、与N含量无关, 这可能与初始凋落物质量和分解时间有关。放牧和围封样地初始凋落物质量较差, 具有较低的N含量和较高的纤维素、木质素含量, 随着可溶性碳和养分的快速分解, 难分解物质的比重不断增大, 凋落物品质下降使其分解减慢(Hossain & Sugiyama, 2008; Cleveland *et al.*, 2014), 从而使土壤底物有效养分的供应下降, 抑制了土壤微生物活性和异养呼吸(王娓和郭继勋, 2002)。但是, 土壤呼吸和凋落物分解受到降水的影响都增强, 这种结果导致难以正确判断凋落物质量对土壤呼吸的影响。随着凋落物分解的加快, 土壤呼吸也增强, 这是由于地表凋落物分解为微生物生长提供了能量和养分, 激发了微生物活性, 促进了根系生长, 使微生物和根系呼吸增强, 从而促进了土壤CO₂释放(胡亚林等, 2005)。

4 结论

草地利用方式(放牧、割草、围封)通过直接和间接的途径影响着地表植被和土壤状况, 导致相应的土壤呼吸、凋落物生产及其分解过程也大不相同。干旱年(2011年)割草和围封样地土壤呼吸低于放牧样地, 而湿润年(2012年)割草样地土壤呼吸高于放牧和围封样地。两年内围封样地凋落物产量均高于放牧样地和割草样地, 而割草样地凋落物质量较好(高N含量、低C:N和木质素:N), 使其凋落物分解比放牧样地和围封样地加快。湿润年草地土壤呼吸和凋落物分解速率都比干旱年升高, 受到降水因素的影响明显。凋落物是影响土壤呼吸的生物因子之一, 它对土壤呼吸的贡献不仅体现在自身分解释放的CO₂通量上, 也体现在凋落物生产、质量和分解速率上。土壤呼吸与凋落物产量和分解速率(*k*值、纤维素和木质素损失率)呈正相关, 与凋落物质量(N含量、C:N和木质素:N)的关系存在不确定性。由于受

降水的干扰, 本文不能很好地估计和评价凋落物对土壤呼吸的贡献, 因此在草地生态系统中凋落物对土壤呼吸的贡献机制在未来仍需要进一步准确和深入的研究。

基金项目 国家自然科学基金(41340015和41030535)。

参考文献

- Akiyama T, Kawamura K (2007). Grassland degradation in China: Methods of monitoring, management and restoration. *Grassland Science*, 53, 1–17.
- Bontti EE, Decant JP, Munson SM, Gathany MA, Przeszlowska A, Haddix ML, Owens S, Burke IC, Parton WJ, Harmon ME (2009). Litter decomposition in grasslands of Central North America (US Great Plains). *Global Change Biology*, 15, 1356–1363.
- Cao GM, Tang YH, Mo WH, Wang YS, Li YN, Zhao XQ (2004). Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 237–243.
- Carrera AL, Bertiller MB, Larreguy C (2008). Leaf litterfall, fine-root production, and decomposition in shrublands with different canopy structure induced by grazing in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant and Soil*, 311, 39–50.
- Casanovas NG, Matamalar AR, Cook D, Gonzalez-Meler MA (2012). Net ecosystem exchange modifies the relationship between the autotrophic and heterotrophic components of soil respiration with abiotic factors in prairie grasslands. *Global Change Biology*, 18, 2532–2545.
- Chen QS, Li LH, Han XG, Yan ZD (2003). Effects of water content on soil respiration and the mechanisms. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 972–978. (in Chinese with English abstract) [陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 阎志丹 (2003). 水分对土壤呼吸的影响及机理. 生态学报, 23, 972–978.]
- Chen SQ, Cui XY, Zhou GS, Li LH (1999). Study on the CO₂-release rate of soil respiration and litter decomposition in *Stipa grandis* Steppe in Xilin River Basin, Inner Mongolia. *Acta Botanica Sinica*, 41, 645–650. (in Chinese with English abstract) [陈四清, 崔晓勇, 周广胜, 李凌浩 (1999). 内蒙古锡林河流域大针茅草原土壤呼吸和凋落物分解的CO₂排放速率研究. 植物学报, 41, 645–650.]
- Chu JM, Wang Q, Fan ZP, Li FY, Sun XK (2013). Effects of soil moisture condition and freeze-thaw cycle on soil respiration of different land-use types in Horqin Sandy Land. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 1399–1404. (in Chinese with English abstract) [褚建民, 王琼, 范志平, 李法云, 孙学凯 (2013). 水分条件和冻融循环对科尔沁沙地不同土地利用方式土壤呼吸的影响. 生态学杂志, 32, 1399–1404.]
- Cleveland CC, Reed SC, Keller AB, Nemergut DR, O'Neill SP,

- Ostertag R, Vitousek PM (2014). Litter quality versus soil microbial community controls over decomposition: A quantitative analysis. *Oecologia*, 174, 283–294.
- Cui XY, Chen ZZ, Chen SQ (2001). Progress in research on soil respiration of grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 21, 315–325. (in Chinese with English abstract) [崔骁勇, 陈佐忠, 陈四清 (2001). 草地土壤呼吸研究进展. 生态学报, 21, 315–325.]
- Deng Q, Liu SZ, Liu JX, Meng Y, Zhang DQ (2007). Contributions of litter-fall to soil respiration and its affecting factors in Southern subtropical forests of China. *Advances in Earth Science*, 22, 976–986. (in Chinese with English abstract) [邓琦, 刘世忠, 刘菊秀, 孟泽, 张德强 (2007). 南亚热带森林凋落物对土壤呼吸的贡献及其影响因素. 地球科学进展, 22, 976–986.]
- Dong QM, Zhao XQ, Ma YS, Shi JJ, Wang YL, Li SX, Yang SH, Wang LY, Sheng L (2012). Influence of grazing on biomass, growth ratio and compensatory effect of different plant groups in *Kobresia parva* meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 2640–2650. (in Chinese with English abstract) [董全民, 赵新全, 马玉寿, 施建军, 王彦龙, 李世雄, 杨时海, 王柳英, 盛丽 (2012). 放牧对小嵩草草甸生物量及不同植物类群生长率和补偿效应的影响. 生态学报, 32, 2640–2650.]
- Galvánek D, Lepš J (2012). The effect of management on productivity, litter accumulation and seedling recruitment in a Carpathian mountain grassland. *Plant Ecology*, 213, 523–533.
- Gao YZ, Han XG, Wang SP (2004). The effects of grazing on grassland soils. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 790–797. (in Chinese with English abstract) [高英志, 韩兴国, 汪诗平 (2004). 放牧对草原土壤的影响. 生态学报, 24, 790–797.]
- Gong JR, Wang Y, Liu M, Huang Y, Yan X, Zhang Z, Zhang W (2014). Effects of land use on soil respiration in the temperate steppe of Inner Mongolia, China. *Soil and Tillage Research*, 144, 20–31.
- Han Y, Zhang Z, Wang CH, Jiang FH, Xia JY (2012). Effects of mowing and nitrogen addition on soil respiration in three patches in an old field grassland in Inner Mongolia. *Journal of Plant Ecology*, 5, 219–228.
- Hossain MZ, Sugiyama SI (2008). Effects of chemical composition on the rate and temporal pattern of decomposition in grassland species leaf litter. *Grassland Science*, 54, 40–44.
- Hu YL, Wang SL, Huang Y, Yu XJ (2005). Effects of litter chemistry on soil biological property and enzymatic activity. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 2662–2668. (in Chinese with English abstract) [胡亚林, 汪思龙, 黄宇, 于小军 (2005). 凋落物化学组成对土壤微生物学性状及土壤酶活性的影响. 生态学报, 25, 2662–2668.]
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2011). Contribution of working group 1 to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change. In: Houghton JT, Ding Y, Griggs DG, Noguer M, Linden PJ, Xiaosu D eds. *Climate Change in 2001: The Scientific Basic*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jiang Y, Wang B, Wang YR, Yang QP (2010). Soil respiration in subtropical forests and model simulation of its relationship with soil temperature and moisture content. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 1641–1648. (in Chinese with English abstract) [姜艳, 王兵, 汪玉如, 杨清培 (2010). 亚热带林分土壤呼吸及其与土壤温湿度关系的模型模拟. 应用生态学报, 21, 1641–1648.]
- Jia BR, Zhou GS, Wang FY, Wang YH (2005). Affecting factors of soil microorganism and root respiration. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 1547–1552. (in Chinese with English abstract) [贾丙瑞, 周广胜, 王风玉, 王玉辉 (2005). 土壤微生物与根系呼吸作用影响因子分析. 应用生态学报, 16, 1547–1552.]
- Lett MS, Knapp AK, Briggs JM, Blair JM (2004). Influence of shrub encroachment on aboveground net primary productivity and carbon and nitrogen pools in a mesic grassland. *Canadian Journal of Botany*, 82, 1363–1370.
- Liu SH, Fang JY (1997). Effect factors of soil respiration and the temperature's effects on soil respiration in the global scale. *Acta Ecologica Sinica*, 17, 469–476. (in Chinese with English abstract) [刘绍辉, 方精云 (1997). 土壤呼吸的影响因素及全球尺度下温度的影响. 生态学报, 17, 469–476.]
- Liu ZK, Wang SP, Han JG, Chen ZZ (2005). Decomposition and nutrients dynamics of plant litter and roots in Inner Mongolia steppe. *Acta Prataculturae Sinica*, 14, 24–30. (in Chinese with English abstract) [刘忠宽, 汪诗平, 韩建国, 陈佐忠 (2005). 内蒙古温带典型草原植物凋落物和根系的分解及养分动态的研究. 草业学报, 14, 24–30.]
- Ning F, Xu Z, Shan GL (2008). Effects of disturbance ways on soil physical and chemical properties. *Chinese Journal of Grassland*, 4, 46–50. (in Chinese with English abstract) [宁发, 徐柱, 单贵莲 (2008). 干扰方式对典型草原土壤理化性质的影响. 中国草地学报, 4, 46–50.]
- Olson JS (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44, 322–331.
- Qi YC, Dong YS, Liu LX, Liu XR, Peng Q, Xiao SS, He YT (2010). Spatial-temporal variation in soil respiration and its controlling factors in three steppes of *Stipa* L. in Inner Mongolia, China. *Science China: Earth Sciences*, 40, 341–351. (in Chinese with English abstract) [齐玉春, 董云社, 刘立新, 刘杏认, 彭琴, 肖胜生, 何亚婷 (2010). 内蒙古锡林河流域主要针茅属草地土壤呼吸变化及其主导因子. 中国科学: 地球科学, 40, 341–351.]
- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon dioxide

- flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44, 81–99.
- Raich JW, Tufekcioglu A (2000). Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48, 71–90.
- Thomey ML, Collins SL, Vargas R, Johnson JE, Brown RF, Natvig DO, Friggens MT (2011). Effect of precipitation variability on net primary production and soil respiration in a Chihuahuan Desert grassland. *Global Change Biology*, 17, 1505–1515.
- Tu LH, Hu TX, Huang LH, Li RH, Dai HZ, Luo SH, Xiang YB (2009). Response of soil respiration to simulated nitrogen deposition in *Pleoblastus amarus* forest, rainy area of west China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 4, 728–738. (in Chinese with English abstract) [涂利华, 胡庭兴, 黄立华, 李仁洪, 戴洪忠, 雒守华, 向元彬 (2009). 华西雨屏区苦竹林土壤呼吸对模拟氮沉降的响应. 植物生态学报, 33, 728–738.]
- van Soest PJ (1963). Use of detergents in analysis of fibrous feeds: A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists*, 46, 829–835.
- van Soest PJ (1967). Development of a comprehensive system of feed analyses and its application to forages. *Journal of Animal Science*, 26, 119–128.
- Walter J, Hein R, Beierkuhnlein C, Hammerl V, Jentsch A, Schädler M, Schuerings J, Kreyling J (2013). Combined effects of multifactor climate change and land-use on decomposition in temperate grassland. *Soil Biology & Biochemistry*, 60, 10–18.
- Wang C, Yang J, Zhang Q (2006). Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology*, 12, 2103–2114.
- Wang GB, Hao YS, Wang B, Ruan HH (2006). Influence of land-use change on soil respiration and soil microbial biomass. *Journal of Beijing Forestry University*, 28(Suppl. 2), 73–79. (in Chinese with English abstract) [王国兵, 郝岩松, 王兵, 阮宏华 (2006). 土地利用方式的改变对土壤呼吸及土壤微生物生物量的影响. 北京林业大学学报, 28(增刊2), 73–79.]
- Wang M, Han SJ, Wang YS (2004). Important factors controlling CO₂ emission rates from forest soil. *Chinese Journal of Ecology*, 23(5), 24–29. (in Chinese with English abstract) [王森, 韩士杰, 王跃思 (2004). 影响阔叶红松林土壤CO₂排放的主要因素. 生态学杂志, 23(5), 24–29.]
- Wang W, Guo JX (2002). Contribution of CO₂ emission from soil respiration and from litter decomposition in *Leymus chinensis* community in Northeast Songnen grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 655–660. (in Chinese with English abstract) [王娓, 郭继勋 (2002). 东北松嫩平原羊草群落的土壤呼吸与枯枝落叶分解释放CO₂贡献量. 生态学报, 22, 655–660.]
- Zhang DQ, Shi PL, Zhang XZ (2005). Some advance in the main factors controlling soil respiration. *Advances in Earth Science*, 20, 778–785. (in Chinese with English abstract) [张东秋, 石培礼, 张宪洲 (2005). 土壤呼吸主要影响因素的研究进展. 地球科学进展, 20, 778–785.]
- Zhang K, Cheng X, Dang H, Ye C, Zhang Y, Zhang Q (2013). Linking litter production, quality and decomposition to vegetation succession following agricultural abandonment. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 803–813.
- Zhang Z, Duan J, Wang S, Luo C, Chang X, Zhu X, Xu B, Wang W (2012). Effects of land use and management on ecosystem respiration in alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Soil and Tillage Research*, 124, 161–169.

责任编辑: 陈世莘 责任编辑: 王 蔚