



氮和水分添加对内蒙古荒漠草原放牧生态系统土壤呼吸的影响

温超^{1,2*} 单玉梅^{1,2} 晔霁罕^{1,2} 张璞进^{1,2} 木兰^{1,2} 常虹^{1,2} 任婷婷^{3,4}
陈世苹^{3,4} 白永飞^{3,4} 黄建辉^{3,4} 孙海莲^{1,2}

¹中国科学院内蒙古草原研究中心, 呼和浩特 010031; ²内蒙古农牧业科学院, 呼和浩特 010031; ³中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ⁴中国科学院内蒙古草原研究中心, 北京 100093

摘要 土壤呼吸是生态系统碳循环的重要组成部分, 同时也是评价生态系统健康状况的重要指标, 对于评估退化草地恢复过程中生态系统功能具有重要意义。该研究在内蒙古四子王旗短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原长期放牧实验平台上进行, 该平台设置对照(CK)、轻度(LG)、中度(MG)和重度(HG) 4个放牧强度。通过在4个放牧处理区设置氮、水添加实验处理, 探讨不同放牧强度背景下, 氮、水补充对荒漠草原土壤呼吸过程的影响。结果表明: (1)历史放牧强度除2015年对土壤呼吸无显著影响, 2016和2017年都有显著影响, 放牧区3年平均土壤呼吸速率基本都高于对照区。此外, 氮和水分添加显著增加了MG区土壤呼吸速率, HG区氮、水同时添加对土壤呼吸速率有显著增加作用; (2)无论是历史放牧强度, 还是氮、水添加处理, 都没有改变荒漠草原生长季土壤呼吸速率的季节动态变化趋势, 土壤呼吸速率基本表现为单峰曲线模式, 峰值出现在水热同期的7月份; (3)不同年份生长季土壤呼吸速率对氮、水处理的响应并不相同, 氮添加至第3年产生显著影响。水分添加在平水年份(2015和2017年)对土壤呼吸产生显著影响, 但在丰水年份(2016年)无显著影响。氮、水共同添加分别在CK、LG和HG区3年平均土壤呼吸速率显著高于单独加水处理, 说明氮添加的有效性依赖于水分条件, 两者表现为协同作用; (4)不同处理下荒漠草原土壤呼吸的温度敏感性(Q_{10})值介于1.13–2.41之间, 平均值为1.71。在无氮、水添加时, 放牧区的 Q_{10} 值都小于CK区, 总体表现为CK > MG > LG > HG; 加水和氮水共同添加处理后, Q_{10} 值都有明显增加, 其中NW处理下 Q_{10} 值都增加到2.0以上。上述结果说明在过去受不同放牧强度影响的荒漠草原在停止放牧后的恢复过程中, 土壤水分仍是影响土壤呼吸的主导环境因子, 外源氮添加只有在满足一定水分供给的基础上才起作用, 尤其是过去的重度放牧区土壤呼吸速率对氮、水补充的响应最为强烈。该研究结果可以为评估荒漠草原恢复过程中土壤呼吸速率受养分和水分影响提供基础资料和依据。

关键词 荒漠草原; 放牧强度; 土壤呼吸; 降水增加; 氮添加

温超, 单玉梅, 晔霁罕, 张璞进, 木兰, 常虹, 任婷婷, 陈世苹, 白永飞, 黄建辉, 孙海莲 (2020). 氮和水分添加对内蒙古荒漠草原放牧生态系统土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 44, 80–92. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0177

Effects of nitrogen and water addition on soil respiration in a Nei Mongol desert steppe with different intensities of grazing history

WEN Chao^{1,2*}, SHAN Yu-Mei^{1,2}, YE Ru-Han^{1,2}, ZHANG Pu-Jin^{1,2}, MU Lan^{1,2}, CHANG Hong^{1,2}, REN Ting-Ting^{3,4}, CHEN Shi-Ping^{3,4}, BAI Yong-Fei^{3,4}, HUANG Jian-Hui^{3,4}, and SUN Hai-Lian^{1,2}

¹Inner Mongolia Research Center for Prataculture, Chinese Academy of Sciences, Hohhot 010031, China; ²Inner Mongolia Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Hohhot 010031, China; ³State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ⁴Inner Mongolia Research Center for Prataculture, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract

Aims Soil respiration is an important indicator for evaluation of ecosystem health in the grazing grasslands of arid regions, and thus can be used to assess dynamics of ecosystem functioning during the restoration of degraded grasslands from enduring intensive grazing.

Methods This study was carried out in a Nei Mongol desert grassland with four grazing intensity treatments, i.e., control, light, moderate, and heavy grazing intensity designated as CK, LG, MG, and HG, respectively. Our objectives

收稿日期Received: 2018-07-30 接受日期Accepted: 2019-07-22

基金项目: 国家自然科学基金(31860138)、内蒙古自然科学基金(2019MS03029)、国家重点研发计划(2016YFC0500705)和内蒙古农牧业科技创新基金(2017CXJJM07)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31860138), the Natural Science Foundation of Nei Mongol of China (2019MS03029), the National Key R&D Program of China (2016YFC0500705), and the Science and Technology Innovation Foundation of Nei Mongol Agriculture and Animal Husbandry (2017CXJJM07).

* E-mail: wenchao2000@163.com

of this study were to explore the responses of soil respiration in these treatments with additional nitrogen (N) and water (W) addition. The plant community was dominated by a grass species, *Stipa breviflora*.

Important findings Our results showed that: (1) previous grazing intensity had significant impacts on soil respiration in 2016 and 2017, but not in 2015. Grazing increased soil respiration. Moreover, both nitrogen and water addition significantly enhanced soil respiration in MG plots, while only combined addition of nitrogen and water significantly increased soil respiration in HG plots. (2) Neither grazing intensity nor addition of nitrogen and water changed the seasonal dynamics of growing season soil respiration in this desert grassland. Soil respiration showed a single-peak curve model, and the peak occurred in July with both rain and heat. (3) The effects of nitrogen and water addition varied in different growing seasons. Nitrogen addition had no significant effects in the first two years (2015 and 2016), while showed significant effects in the third year (2017). Water addition had significant effects in years with normal precipitation (2015 and 2017), while had insignificant effect in the year with high precipitation (2016). Combined addition of nitrogen and water showed stronger effects than only addition of water in CK, LG, and HG plots, indicating that the synergistic effects of nitrogen and water addition on soil respiration. (4) The sensitivity of soil respiration to soil temperature at 10 cm depth (i.e., the Q_{10} value) ranged between 1.13 and 2.41, with an average value of 1.71. Without addition of nitrogen and water, Q_{10} values in grazing plots were all lower than in CK plots, with the lowest value occurring in HG plots. With the addition of water and combined addition of water and nitrogen, the Q_{10} value increased significantly by 100%. Taken together, our results indicated that soil moisture was the leading environmental factor affecting soil respiration in this desert grassland, while nitrogen played an effective role only after the minimum requirement of water availability was met. Results from this study will provide important helpful information for the restoration and rational utilization of the degraded desert steppe.

Key words desert steppe; grazing intensity; soil respiration; precipitation increase; nitrogen addition

Wen C, Shan YM, Ye RH, Zhang PJ, Mu L, Chang H, Ren TT, Chen SP, Bai YF, Huang JH, Sun HL (2020). Effects of nitrogen and water addition on soil respiration in a Nei Mongol desert steppe with different intensities of grazing history. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 80–92. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0177

土壤呼吸是陆地生态系统与大气之间碳交换的主要过程,也是陆地生态系统第二大碳通量(Bond-Lamberty & Thomson, 2010),占全球陆地生态系统总呼吸的60%–90% (Aanderud *et al.*, 2011; Hagedorn & Joos, 2014),在全球碳循环中扮演着十分重要的角色。草地是陆地生态系统的主要类型,在我国约占国土总面积的41.7%,是面积最大的陆地生态系统类型(侯向阳, 2005)。草地生态系统90%以上的碳储存在土壤中,因此草地生态系统土壤呼吸对于维持陆地生态系统碳库和调节碳循环起着重要的作用,也是衡量草地生态系统功能过程恢复程度的重要指标。

放牧是我国北方草地生态系统主要的利用方式。关于放牧对草地生态系统碳交换过程的影响一直以来受到学术界的广泛关注(Lin *et al.*, 2011; Fu *et al.*, 2014; Hou *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2015, 2016; Stark *et al.*, 2015)。当前的研究表明,放牧对土壤呼吸的影响并没有一致的规律性,放牧可能导致土壤呼吸速率升高、降低,或者对土壤呼吸没有显著的影响(Chen *et al.*, 2015, 2016; Stark *et al.*, 2015)。事实上,放牧对土壤呼吸的影响可能是多种因素综

合作用的结果。一方面,放牧牲畜的啃食作用直接降低了植被冠层的光合作用(Bremer *et al.*, 1998),使得分配于根系的光合同化产物减少,降低根系生物量(Cao *et al.*, 2004; Gao *et al.*, 2008; Klumpp *et al.*, 2009),减少了地表凋落物和根际分泌物(Bremer *et al.*, 1998),降低土壤微生物生物量和土壤酶活性(Prieto *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2013),最终导致土壤呼吸速率降低。另一方面,放牧牲畜以粪尿形式归还有机物,大量的活性有机质和氮输入为微生物呼吸作用提供更加丰富的底物,激发微生物的活性和增加养分的循环速度(Fu *et al.*, 2014),加速根系生长,增加根系分泌物,进而促进土壤呼吸。上述因素在不同的时间和研究区域,对土壤呼吸的贡献大小并不一致,进而导致土壤呼吸速率对放牧响应的不确定性。

氮和水分是草地生态系统生产力的两个主要限制性因子(Hooper & Johnson, 1999; Yan *et al.*, 2011)。鉴于草地退化常导致土壤养分缺乏,氮添加作为一种重要手段被用于对退化草地的恢复和管理中(潘庆民等, 2005; 张璐等, 2009)。氮添加可能影响生态系统光合作用和植物生长,导致植物生产力的不同

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0177

响应(Ren *et al.*, 2017), 进而对土壤呼吸产生促进(Song *et al.*, 2011)、抑制(Mo *et al.*, 2007)或无显著影响(Peng *et al.*, 2011; Qi *et al.*, 2014; 李寅龙等, 2015) 3种不同的作用。水分作为干旱区草地生态系统过程重要的限制因子, 通常降水增加对土壤呼吸有显著促进作用(Sowerby *et al.*, 2008; Yan *et al.*, 2010, 2011), 而氮添加的效果常常会依赖于水分条件。刁励玮等(2018)统计分析了1990–2017年间发表的有关氮添加的研究论文结果, 发现单独施氮对地下生物量无显著影响, 氮水同时添加能显著提高地下生物量, 两者对生态系统生产力存在显著的交互作用(Li *et al.*, 2011), 因此氮和水分两者可能共同影响生态系统的碳交换(Hooper & Johnson, 1999)。

虽然降水变化和氮添加对草原生态系统的影响已受到广泛关注, 但是对于水分与氮及其交互作用如何受到放牧影响的研究尚未引起人们重视。我国北方荒漠草原是典型的水分和氮共同限制的生态系统类型, 在不同放牧强度背景下, 水分和氮添加及其交互作用对生态系统土壤碳释放过程的影响及其机理尚不明确。因此, 研究不同放牧强度背景下氮水添加对草地土壤呼吸的影响, 对草地科学合理土地利用及不同程度退化草地的恢复都具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 实验区概况

实验样地位于内蒙古自治区乌兰察布市四子王旗内蒙古农牧业科学院综合试验示范中心, 41.79° N, 111.90° E, 平均海拔1 450 m。气候类型为典型的中温带大陆性气候, 春季多风干旱, 夏季炎热少雨。年降水量280 mm, 蒸发量大, 是降水量的7–10倍。全年盛行西北风和北风, 年平均风速为4–5 m·s⁻¹。实验区土壤类型为淡栗钙土。主要植被类型为荒漠草原, 群落低矮、稀疏, 平均株高8 cm左右, 盖度仅20%左右。植物群落由20多种植物组成, 建群种为短花针茅(*Stipa breviflora*), 优势种包括冷蒿(*Artemisia frigida*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)。

1.2 实验设计

研究在内蒙古农牧业科学院综合试验示范中心的长期放牧控制实验平台上开展, 该平台放牧实验始于2003年6月, 每年放牧期从6月1日到11月30日。放牧区采取随机区组设计, 设4个放牧强度, 分别为对照样地(CK)、轻度放牧(LG)、中度放牧(MG)和重

度放牧(HG), 放牧强度分别为0、0.93、1.82和2.71 sheep·hm⁻², 每个强度设3个重复, 共计12个实验小区, 每个实验小区占地面积基本相等, 整个实验区占地面积约为50 hm²。多年连续放牧, 尤其是重度放牧总体上降低了群落的物种多样性和生产力(王悦骅等, 2018)。2014年在每个放牧实验小区设置一个面积为8 m × 8 m的处理围栏, 每个处理围栏内设4个处理亚区, 分别设置对照(CKs)、加氮(N)、加水(W)、氮水共同添加(NW)处理, 每个处理亚区的面积2 m × 2 m (亚区边缘用镀锌铁皮围起来, 埋入土壤20 cm, 露出地表5 cm, 以防止养分和水分侧渗), 中间留1 m的缓冲区, 共计48个亚区(4放牧强度 × 3个重复 × 4个处理围栏)。2015年开始进行氮、水添加处理, 加水处理每年增水108 mm, 约占年降水量的40%, 在生长季6、7、8月进行人工增水处理, 每月4次, 共12次, 每次增水量为9 mm, 即每次每小区增加36 kg人工降水。选用硝酸铵钙进行氮添加, 施氮量为10.0 g·m⁻²·a⁻¹, 分3次施入, 每年6月1日、7月1日和8月1日手工均匀撒入样方, 即每次每小区施入85.68 g硝酸铵钙。

1.3 测定方法

采用静态箱-红外分析仪系统LI-840A CO₂/H₂O分析仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定土壤呼吸速率。2015年5月安装暗箱不锈钢基座, 基座长宽高为30 cm × 30 cm × 8 cm, 插入土壤约5 cm深。测定系统为30 cm × 30 cm × 30 cm暗箱, 内设两个混合风扇, 连接LI-840A CO₂/H₂O分析仪、气泵(6262-04, LI-COR, Lincoln, USA)和笔记本电脑, 连续测定箱体内CO₂浓度变化。每次测定时间为2 min, 根据CO₂浓度与时间拟和直线的斜率计算土壤呼吸速率。在2015–2017年生长季6至9月的晴天进行土壤呼吸速率的测定, 每月2次。在测定土壤呼吸速率的同时, 利用TP101针式土壤温度计(石家庄泛胜科技有限公司, 石家庄, 中国)测定样方内的10 cm土壤温度。使用TDR-300土壤水分速测仪(Spectrum Technologies, Plainfield, USA)测量0–10 cm土壤含水量。

1.4 数据处理与计算

为了避免操作的影响, 计算时将数据记录中的开始后和结束前10 s的数据去除。采用线性拟合的方法计算CO₂浓度变化速率(dc/dt), 即斜率。CO₂交换速率(R_s , μmol·m⁻²·s⁻¹)的计算采用以下公式(Steduto *et al.*, 2002):

$$R_s = \frac{VP_{av}(1000 - W_{av})}{RS(T_{av} + 273)} \times \frac{dc}{dt} \quad (1)$$

式中, V 为箱体的体积(同化箱长×宽×高(箱体高度+底座露出地上部的高度)); P_{av} 为测量期间箱体内的平均大气压强(kPa); W_{av} 是测量期间箱体内的水气分压($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$); R 是大气常数 $8.314 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$; S 是同化箱的面积; T_{av} 是测量期间箱体内的平均温度。

采用指数模型拟合土壤呼吸速率与土壤温度之间的关系(Sánchez *et al.*, 2003), 采用线性方程对土壤呼吸速率与土壤含水量间进行回归分析(Davidson *et al.*, 1998)。方程如下:

$$R_s = ae^{bt} \quad (2)$$

$$Q_{10} = e^{10b} \quad (3)$$

$$R_s = a + bW_s \quad (4)$$

式中, R_s 为土壤呼吸速率, t 为10 cm土壤温度($^{\circ}\text{C}$), a 、 b 是拟合参数, W_s 是土壤含水量(%). 用 Q_{10} 值表示土壤呼吸速率对温度的响应程度。

对同一年度不同月份、放牧强度、加氮、加水与土壤温度、土壤含水量、土壤呼吸速率之间的关系进行四因素方差分析; 对同一年生长季相同放牧强度下的土壤呼吸速率进行双因素方差分析; 其余数据处理均采用单因素方差分析。数据均采用SAS 9.0进行统计分析, 统计图形在SigmaPlot 13.0中绘制, 图中数据均为平均值±标准误差(mean ± SE)。

2 结果

2.1 气温和降水

2015–2017年生长季6–9月月平均气温(图1)表现为单峰曲线, 3个生长季平均气温分别为16.95、17.50和18.85 $^{\circ}\text{C}$, 呈逐年上升的趋势, 其中最高月

平均气温都出现在7月, 分别为20.60、20.50和23.00 $^{\circ}\text{C}$, 略高于多年(1965–2014年)平均值20.03 $^{\circ}\text{C}$, 9月月平均气温最低。3个生长季降水量(图1)年际变化较大, 分别为204.7、322.8和157.9 mm, 其中2016年生长季降水量较为充沛, 超过该地区同期多年平均降水量(230.7 mm, 1965–2014年) 39.9%, 是2015年的1.58倍, 2017年的2.04倍。2015和2017年生长季降水量则低于该地区同期多年平均降水量, 分别低了11.27%和31.6%, 为欠水年。降水量呈现明显的季节性分配特征, 且在不同年份差异较大。2016–2017年主要集中在6和7月, 2015年则集中在6和9月, 2015和2017年都是8月降水量最少, 分别只有14.0和16.2 mm。

2.2 土壤温度和土壤含水量

通过对不同月份、放牧强度、加水、加氮的四因素方差分析结果(表1), 可知不同月份之间土壤温度差异显著($p < 0.05$), 放牧强度、加水和加氮及其交互作用对土壤温度的影响均没有达到显著水平($p > 0.05$)。不同月份和水分添加及其交互作用显著影响了土壤含水量, 2017年氮添加也对土壤含水量产生了显著影响($p < 0.05$), 不同放牧强度对土壤含水量没有显著影响($p > 0.05$)(表1)。3年实验期间生长季10 cm土壤温度和土壤含水量的年均变化如图2所示, 2015年各处理土壤温度显著低于2016和2017年($p < 0.05$)。土壤温度与大气温度的变化规律一致, 土壤温度的峰值出现在7和8月。由于3年间生长季降水量差异性较大, 所以降水量较高的2016年土壤含水量也显著高于2015和2017年($p < 0.05$)。不同处理下土壤含水量的变化均呈单峰曲线, 其峰值出现在7月底, 水分添加使得土壤含水量明显增加。

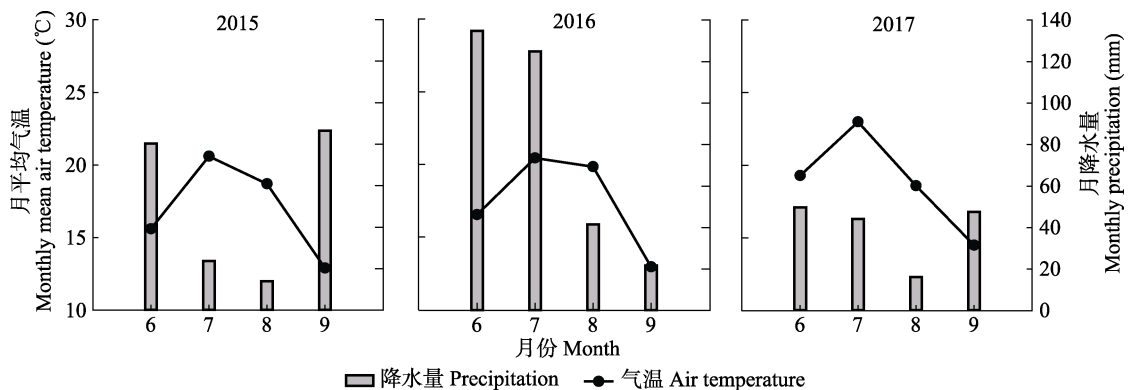


图1 2015–2017年实验期间四子王旗生长季月平均气温和月降水量。

Fig. 1 Monthly mean air temperature and precipitation during the growing seasons across the study period 2015 to 2017, in Siziwang Banner.

表1 2015–2017年不同月份(M)、放牧强度(GI)、加水(W)、加氮(N)对内蒙古荒漠草原生长季土壤温度(ST)、土壤含水量(SM)、土壤呼吸速率(SR)影响的四因素方差分析结果

Table 1 Results (*F*-value) of four-way ANOVA on the effects of month (M), grazing intensity (GI), water (W), nitrogen addition (N) and their interactions on growing season soil temperature (ST), soil moisture (SM) and soil respiration (SR), 2015 to 2017, in a Nei Mongol desert steppe

年份 Year	处理 Treatment	土壤温度 ST	土壤含水量 SM	土壤呼吸速率 SR
2015	M	90.56***	160.57***	120.88***
	W	1.40	172.25***	59.31***
	M × W	0.38	9.10***	3.27*
2016	M	37.56***	377.57***	939.39***
	GI	1.65	0.24	7.00***
	W	0.32	404.03***	75.63***
	M × W	0.10	4.20**	4.66**
2017	M	30.82***	103.92***	79.29***
	GI	1.42	0.49	4.26**
	W	0.04	159.55***	250.15***
	N	0.33	10.92**	41.55***
	M × W	0.92	4.55**	16.68***
	W × N	0.80	3.05	7.95**

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

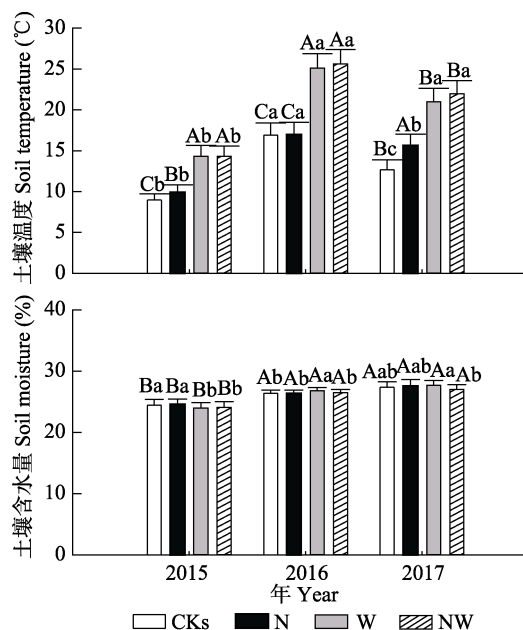


图2 2015–2017年实验期间内蒙古荒漠草原生长季土壤含水量和土壤温度年际间变化(平均值+标准误差)。CKs、N、W、NW分别表示不加水、加氮、加水、加氮加水。不同小写字母表示同一年度不同处理间差异显著($p < 0.05$); 不同大写字母表示同一处理不同年度间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Changes in growing season soil moisture content and soil temperature, 2015 to 2017, in a Nei Mongol desert steppe (mean + SE). CKs, N, W, NW represent no addition of water and nitrogen, addition of nitrogen, addition of water, and combined addition of water and nitrogen, respectively. Different lowercase letters indicate significant difference between treatments in the same year at the 0.05 level; different uppercase letters indicate a significant difference between years at the 0.05 level.

www.plant-ecology.com

2.3 不同放牧强度区氮水添加处理下土壤呼吸特征

过去的放牧强度在2016和2017年对土壤呼吸速率均有显著影响($p < 0.05$),但在2015年影响不显著(表1)。不同放牧强度(LG、MG、HG)区3年平均土壤呼吸速率基本都高于CK区,只有HG区在水分添加处理下略低于CK区,仅有 $0.01 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的差距。LG区的不添加氮水和氮水共同添加处理显著高于CK区相应处理;MG区只有在氮水共同添加处理下与CK区中的差异不显著,其余均差异性显著;HG区氮水共同添加处理后土壤呼吸速率增幅最大,达 $2.07 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比CK区中的高 $0.13 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比CK区无氮水添加处理的高 $0.72 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,其余都不显著(图3)。

荒漠草原土壤呼吸速率的季节动态基本表现为单峰曲线形式,峰值都出现在7月,最低值出现在8月底或9月(图4)。每年的6和7月是该地区降水量比较集中的月份,7月的平均气温也最高(图1),此时10 cm土壤温度和土壤含水量也达到最大值。所以,6、7月份土壤呼吸速率较大,至7月底达最高值,之后逐渐降低;8月中旬以后,随着温度逐渐降低,降水量减少,土壤含水量下降,生态系统的土壤呼吸速率开始降低,土壤呼吸作用变弱。对每一年相同放牧梯度下土壤呼吸进行氮、水双因素方差分析,结果表明,在2015和2016年,氮添加对土壤呼吸无

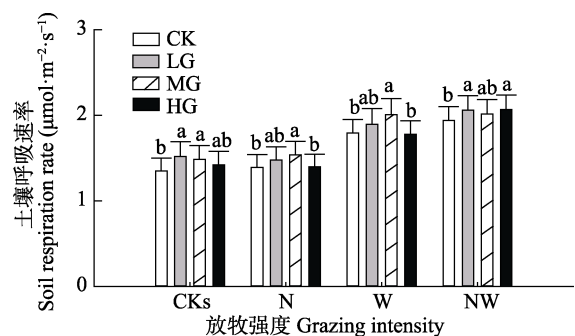


图3 不同处理下不同放牧强度对内蒙古荒漠草原3年平均土壤呼吸速率(平均值+标准误差)。CK、LG、MG、HG分别表示不放牧、轻牧、中牧和重牧。CKs、N、W、NW分别表示不加水、加氮、加水、加氮加水。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Average soil respiration rate for 3 years under different grazing intensities under different treatments in a Nei Mongol desert steppe (mean + SE). CK, LG, MG, HG represent non-grazing, light grazing, moderate grazing and heavy grazing, respectively. CKs, N, W, NW represent no addition of water and nitrogen, addition of nitrogen, addition of water, and combined addition of water and nitrogen, respectively. Different lowercase letters indicate significant difference between treatments in the same year at the 0.05 level.

显著影响($p > 0.05$), 第3年有显著影响($p < 0.05$); 加水对2015年土壤呼吸有显著影响($p < 0.05$), 尤其在重度放牧样地达极显著, 2017年有极显著影响($p < 0.001$), 而在降水量相对丰富的2016年则影响不显著; 氮水交互作用对土壤呼吸的影响也不显著(图4)。

通过对同一放牧强度下3年平均土壤呼吸速率的氮水添加单因素方差分析(图5), 可知单独加氮(N)

处理与对照相比无显著性差异, 增水处理(W和NW)下土壤呼吸速率显著高于不增水处理(CKs和N)的($p < 0.05$), 禁牧、轻牧和重牧区的土壤呼吸速率氮水共同添加处理显著高于单独加水处理的, 而中度放牧区两者无显著差异($p > 0.05$)。

2.4 土壤呼吸的温度敏感性

Q_{10} 是衡量土壤呼吸温度敏感性的指标。本研究中 Q_{10} 值总体上在1.13–2.41之间变化(表2), 增水处理

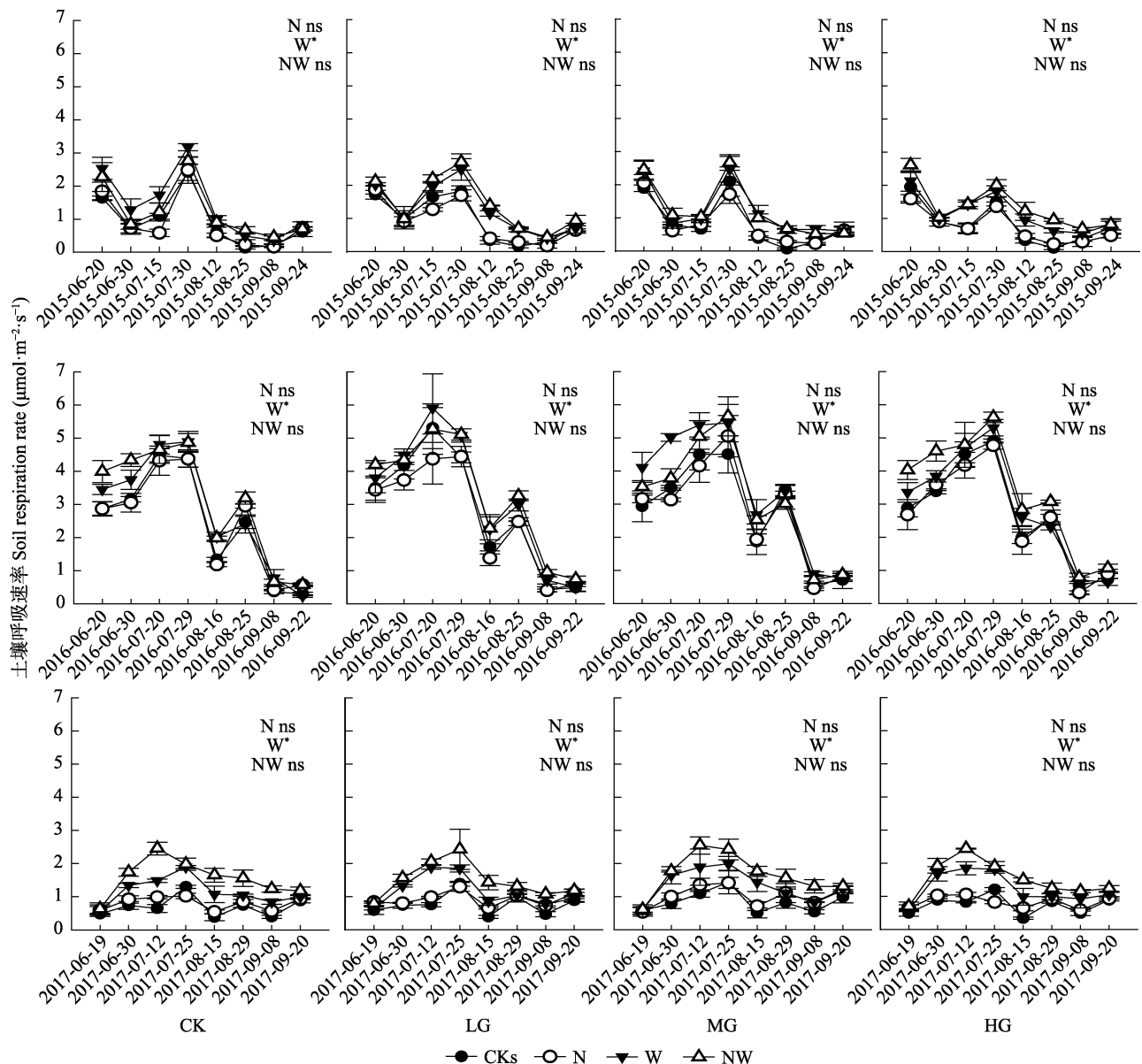


图4 内蒙古荒漠草原土壤呼吸速率对氮水添加的响应(平均值±标准误差)。CK、LG、MG、HG分别表示不放牧、轻牧、中牧和重牧。CKs、N、W、NW分别表示不加水氮、加氮、加水、加氮加水。*, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$ 。

Fig. 4 Response of soil respiration to nitrogen and water addition in a Nei Mongol desert steppe (mean \pm SE). CK, LG, MG, HG represent non-grazing, light grazing, moderate grazing and heavy grazing, respectively. CKs, N, W, NW represent no addition of water and nitrogen, addition of nitrogen, addition of water, and combined addition of water and nitrogen, respectively. *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$.

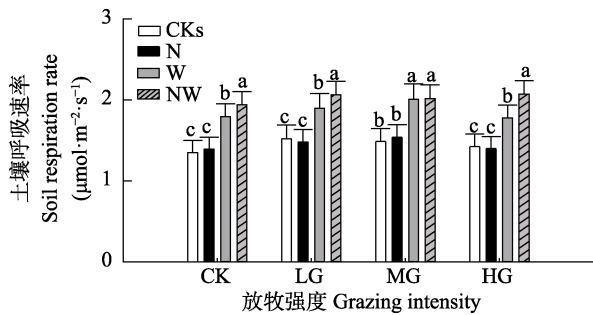


图5 不同放牧强度下不同处理对内蒙古荒漠草原3年平均土壤呼吸速率的影响(平均值+标准误差)。CK、LG、MG、HG分别表示不放牧、轻牧、中牧和重牧。CKs、N、W、NW分别表示不加水、加氮、加水、加氮加水。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 5 Effects of different grazing intensities on the average soil respiration rate during the three years (2015–2017) under different water and nitrogen treatments in a Nei Mongol desert steppe (mean + SE). CK, LG, MG, HG represent non-grazing, light grazing, moderate grazing and heavy grazing, respectively. CKs, N, W, NW represent no addition of water and nitrogen, addition of nitrogen, addition of water, and combined addition of water and nitrogen, respectively. Different lowercase letters indicate significant difference between treatments in the same year at the 0.05 level.

表2 内蒙古荒漠草原土壤呼吸速率与10 cm土壤温度的关系

Table 2 Relationship between soil respiration rate and soil temperature at 10 cm depth in a Nei Mongol desert steppe

放牧强度 Grazing intensity	处理 Treatment	n	方程 Equation	R^2	Q_{10}	p
CK	CKs	24	$R_s = 0.35e^{0.036t}$	0.026	1.43	0.477
	N	24	$R_s = 0.46e^{0.029t}$	0.023	1.33	0.554
	W	24	$R_s = 0.27e^{0.062t}$	0.102	1.86	0.243
	NW	24	$R_s = 0.17e^{0.085t}$	0.222	2.35	0.064
LG	CKs	24	$R_s = 0.60e^{0.020t}$	0.008	1.22	0.560
	N	24	$R_s = 0.54e^{0.026t}$	0.020	1.30	0.566
	W	24	$R_s = 0.23e^{0.069t}$	0.141	2.00	0.204
	NW	24	$R_s = 0.24e^{0.075t}$	0.193	2.11	0.097
MG	CKs	24	$R_s = 0.51e^{0.026t}$	0.012	1.29	0.511
	N	24	$R_s = 0.38e^{0.041t}$	0.051	1.51	0.369
	W	24	$R_s = 0.25e^{0.069t}$	0.153	2.00	0.170
	NW	24	$R_s = 0.17e^{0.088t}$	0.244	2.41	0.062
HG	CKs	24	$R_s = 0.71e^{0.012t}$	0.003	1.13	0.546
	N	24	$R_s = 0.36e^{0.039t}$	0.045	1.47	0.412
	W	24	$R_s = 0.29e^{0.060t}$	0.135	1.83	0.147
	NW	24	$R_s = 0.25e^{0.074t}$	0.213	2.09	0.072

CK、LG、MG、HG分别表示不放牧、轻牧、中牧和重牧。CKs、N、W、NW分别表示不加水、加氮、加水、加氮加水。加粗字体表示边缘显著($p < 0.10$)。

CK, LG, MG, HG represent non-grazing, light grazing, moderate grazing and heavy grazing, respectively. CKs, N, W, NW represent no addition of water and nitrogen, addition of nitrogen, addition of water, and combined addition of water and nitrogen, respectively. Bold text indicates significant edges ($p < 0.10$).

理(W和NW)显著提高了土壤呼吸速率对温度的敏感性,其 Q_{10} 值均大于不增水处理(CKs和N)的,说明水分补充提高了土壤呼吸速率对温度的敏感性,这与土壤呼吸速率对氮、水添加的响应趋势相同。土壤呼吸速率和土壤温度呈正相关关系,但两者的相关性仅在氨水共同添加时表现为边缘显著($p < 0.10$)。HG背景下无氮、水添加处理 Q_{10} 值最小, MG背景下氨水共同添加处理 Q_{10} 值最大。所有放牧背景下,水分添加(W和NW)处理都增加了土壤呼吸速率对温度的敏感性(Q_{10}),且以氨水共同添加最为显著, Q_{10} 值都在2.0以上且使得决定系数(R^2)明显增大,其中MG背景下氨水共同添加处理 R^2 最大,为0.24,表明氨水共同添加不仅增加土壤呼吸速率对温度的敏感性,也增加了土壤温度对土壤呼吸速率变化的解释度(总体 $R^2 > 20\%$)。

2.5 土壤呼吸速率与土壤含水量的相关性

对样地土壤呼吸速率和土壤含水量实测数据的回归分析结果表明,线性方程拟合效果较好, R^2 在0.24–0.46之间,可解释土壤呼吸速率季节变化的24%–46% (表3)。不同放牧强度背景和不同氨水处理下,土壤呼吸速率的季节动态与土壤含水量都呈

表3 内蒙古荒漠草原土壤呼吸速率(R_s)与土壤含水量(W_s)的关系

Table 3 Relationship between soil respiration rate (R_s) and soil moisture content W_s in a Nei Mongol desert steppe

放牧强度 Grazing intensity	处理 Treatment	n	方程 Equation	R^2	p
CK	CKs	24	$R_s = 0.12W_s - 0.35$	0.44	<0.001
	N	24	$R_s = 0.09W_s - 0.02$	0.30	<0.001
	W	24	$R_s = 0.08W_s + 0.19$	0.28	<0.001
	NW	24	$R_s = 0.08W_s + 0.10$	0.34	<0.001
LG	CKs	24	$R_s = 0.14W_s - 0.46$	0.46	<0.001
	N	24	$R_s = 0.09W_s + 0.12$	0.29	<0.001
	W	24	$R_s = 0.08W_s + 0.29$	0.24	<0.001
	NW	24	$R_s = 0.09W_s + 0.23$	0.34	<0.001
MG	CKs	24	$R_s = 0.13W_s - 0.34$	0.40	<0.001
	N	24	$R_s = 0.11W_s - 0.08$	0.36	<0.001
	W	24	$R_s = 0.11W_s - 0.04$	0.32	<0.001
	NW	24	$R_s = 0.10W_s - 0.15$	0.44	<0.001
HG	CKs	24	$R_s = 0.10W_s - 0.05$	0.34	<0.001
	N	24	$R_s = 0.08W_s + 0.18$	0.25	<0.05
	W	24	$R_s = 0.09W_s + 0.01$	0.31	<0.001
	NW	24	$R_s = 0.08W_s + 0.31$	0.28	<0.001

CK、LG、MG、HG分别表示不放牧、轻牧、中牧和重牧。CKs、N、W、NW分别表示不加水、加氮、加水、加氮加水。

CK, LG, MG, HG represent non-grazing, light grazing, moderate grazing and heavy grazing, respectively. CKs, N, W, NW represent no addition of water and nitrogen, addition of nitrogen, addition of water, and combined addition of water and nitrogen, respectively.

正线性相关关系, 且相关程度都达到了显著水平 ($p < 0.05$)。无论过去放牧与否, 或者放牧强度高, 与对照(CKs)相比, 水分和氮添加都一定程度地降低了水分对土壤呼吸速率变化的解释程度(表3)。

3 讨论

3.1 不同放牧强度背景对土壤呼吸速率的影响

放牧对草地生态系统的影响是复杂、多方面且持久的, 放牧对草原植物(Cao *et al.*, 2004; Gao *et al.*, 2008)、微生物(Li *et al.*, 2013)、凋落物(Klumpp *et al.*, 2009)、土壤理化特性(Prieto *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2013)等都存在着不同程度的影响, 而且放牧强度及其持续时间的不同也强烈影响着草地生态系统结构和功能。不同放牧强度的干扰将会迅速引起草地植被群落特征(王悦骅等, 2018)、土壤微生物数量、土壤酶和土壤理化性质如含水量、土壤有机质含量等方面的变化(高雪峰等, 2010), 而且在一定程度上影响水、热因子的作用效应, 进而导致土壤呼吸作用改变。已有的研究结果显示, 放牧不仅可以降低土壤呼吸速率(邓钰等, 2013; Hou *et al.*, 2014), 也可以促进土壤呼吸(Chen *et al.*, 2015, 2016; Stark *et al.*, 2015), 也有影响不显著的(Lin *et al.*, 2011; Fu *et al.*, 2014)。有研究发现放牧对土壤呼吸影响的大小与方向和放牧强度有关, 轻度放牧促进土壤呼吸, 中度和重度放牧则降低土壤呼吸速率(李玉强等, 2006)。Wang等(2001)在内蒙古温带草原的研究表明, 自由放牧可增加土壤呼吸的年排放量, 且土壤呼吸与放牧强度呈正相关关系。然而, 也有研究认为, 荒漠草原放牧草地的土壤呼吸速率显著低于未放牧草地(阿木日吉日嘎拉等, 2013)。本研究中, 过去不同的放牧强度对土壤呼吸速率的影响具有明显的年际变化, 表现为无显著影响和促进两种。放牧在总体上促进了土壤呼吸, 表现为放牧(LG、MG、HG)区3年平均土壤呼吸速率都高于禁牧区。两者研究结果截然不同, 这里存在两种可能, 一种是放牧增加土壤呼吸, 即使在停止放牧后, 放牧区的土壤呼吸速率仍然较高; 还有一种可能是放牧可能抑制土壤呼吸, 但停止放牧后, 土壤呼吸产生了超补偿, 使得土壤呼吸迅速恢复, 并超过对照区的, 而我们的研究结果属于哪种情况, 我们并不清楚。另外, 本研究是在多年放牧的草地上进行了小区围封, 实际上变成了围封草地, 围封后放牧的扰动已经去除, 草地

的生物量和水分条件得到了一定程度的恢复, 从而引起土壤呼吸变化。已有研究也表明, 围封草地的土壤呼吸速率要明显高于放牧草地(贾丙瑞等, 2005), 而且放牧会导致全年的土壤呼吸速率比围封草地降低1/3(马涛等, 2009)。另外, 本研究持续3年测定土壤呼吸速率, 研究年限的不同对草地土壤呼吸的影响也存在差异(郭明英等, 2011)。

3.2 氮、水添加对土壤呼吸的影响

对于土壤呼吸速率的季节变化, 已有许多研究, 不论是何种草原类型, 土壤呼吸的峰值都出现在水热同期的时刻(Dong *et al.*, 2005; 阿木日吉日嘎拉等, 2013; 李寅龙等, 2015)。尽管生态系统类型有很大的区别, 但生态系统过程都表现为相似的季节性变化特征。本研究结果与前人的发现类似, 而且无论放牧强度大小, 还是氮、水等资源可获得性高低, 都不会显著改变土壤呼吸的季节变化特征。

已有的研究结果显示, 氮添加对土壤呼吸的影响也有促进、抑制、无显著影响3种不同的表现方式。氮添加增加了高寒草地(Diemer, 1997)和温带草地的土壤呼吸速率, 尤其是土壤异养呼吸(Ammann *et al.*, 2007)。对我国东北湿地草地生态系统的氮添加研究表明, 氮添加通过增加凋落物的分解速率而增加土壤呼吸速率(Song *et al.*, 2011); Peng等(2011)在内蒙古温带草原进行的不同浓度氮添加研究表明, 施肥促进了第1年的土壤呼吸, 而且改变了不同气候因子和土壤呼吸之间的关系, 例如土壤呼吸对水分的依赖性增加, 温度敏感系数降低。对内蒙古荒漠草原的相关研究表明, 氮添加对土壤呼吸主要表现为抑制作用(李寅龙等, 2015)或无显著影响(珊丹等, 2009)。本研究中, 连续3年的氮添加总体上对土壤呼吸的影响较小, 但在不同的年份影响程度不同。在试验的前两年(2015和2016年), 氮添加对土壤呼吸无显著影响, 而第3年则有显著影响($p < 0.05$)。可能是2016年降水量较大且连续2年的氮输入, 促进了植物根系的生长, 导致在第3年产生显著影响。通常施肥可以促进植物生长, 改变土壤的化学元素组成, 缓解土壤营养元素的缺乏, 增加土壤呼吸的底物, 而且还可以增加土壤中根系的生物量, 进而促进微生物分解活动和根系的呼吸(李小坤等, 2008)。施氮导致土壤呼吸速率下降的原因可能是氮与碳的亲合性降低了碳的可利用性, 进而阻碍了微生物的代谢活动(Grandy *et al.*, 2008; 刘妍等,

2010)。

荒漠草原地处温带干旱半干旱区域,无论是植物生长,还是土壤生态学过程,都更加受到水分条件的限制。许多研究发现水分添加会显著增加土壤微生物生物量(Liu *et al.*, 2009; Yan *et al.*, 2010),增强土壤有机质的矿化作用(Harrison *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2009),这主要是由于土壤水分供给的增加导致营养元素扩散能力的提高,使其更容易被植物和微生物利用(Sowerby *et al.*, 2010; Reichmann *et al.*, 2013)。因此,水分变化能够影响草原植物根系生长、土壤代谢活力、根系呼吸、土壤微生物群落构成以及微生物活性(Xu *et al.*, 2004),进而引起土壤呼吸强度的改变。在全球尺度上,土壤呼吸强度与降水量呈正相关关系(Raich & Schlesinger, 1992; Zhou *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2016)。而对于干旱和半干旱生态系统,土壤湿度的影响尤其显著(Conant *et al.*, 2000),水分是导致土壤呼吸速率季节波动的重要因素和年际变化的主要驱动因子(Raich *et al.*, 2002)。降水可以在短时间内引起土壤呼吸作用的急剧增强(Birch, 1958),而且这种对土壤呼吸的激发作用在干旱和半干旱地区变得更加显著(Sponseller, 2007)。由降水格局改变引起的土壤呼吸变化效应可能远高于其他全球变化因子(增温、氮沉降、CO₂升高)(Weltzin *et al.*, 2003)。本实验结果表明,连续3年的加水处理(W和NW)使得土壤含水量明显增加,对土壤呼吸产生了显著的促进作用,而氮添加的有效性依赖于水分条件,两者表现为协同作用。另外,加水对土壤呼吸的促进作用大小也取决于自然降水的多少,如在丰水年(2016年)影响不显著,说明水分对该地区土壤呼吸的影响程度与总体上降水量高低有关,在降水量较低的年份(平水或欠水年)能够促进土壤呼吸,反之,在降水量充沛的年份,增加降水对土壤呼吸的促进作用有限,甚至可能抑制土壤呼吸,因为过量的水分添加会降低土壤通透性,导致土壤氧气供应不足,制约土壤呼吸。Liu等(2016)也发现土壤呼吸对增雨的响应随着环境湿润度的增加而减弱。

3.3 氮、水添加对土壤呼吸温度和水分敏感性的影响

温度是影响植物生长和发育的重要环境因子,是调节许多陆地生态系统生物地球化学过程的关键因素。在半干旱生态系统中,土壤温度和湿度是影

响土壤呼吸的主要影响因子(Casals *et al.*, 2000)。李凌浩等(2000)的研究发现,我国北方草地大约70%的草原生态系统土壤呼吸的变异是由温度和土壤水分共同决定的。此外,土壤水分也会影响土壤呼吸对温度的敏感性(Conant *et al.*, 2004; Mo *et al.*, 2007),表现为土壤水分含量与 Q_{10} 值呈显著正相关关系(Kutesch & Kappen, 1997)。Raich和Schlesinger (1992)的研究发现, Q_{10} 的变化范围基本在1.3–3.3之间。本研究采用土壤呼吸通量与10 cm土壤温度之间的关系为基础拟合得到的 Q_{10} 值介于1.13–2.41之间,平均值为1.71,与前述研究结果接近。在不进行氮、水添加的情况下,放牧区的 Q_{10} 值都小于无放牧区,总体表现为CK > MG > LG > HG, HG最小,土壤呼吸速率的温度敏感性最低。过度放牧必然导致地上生物量和根系量大幅减少,植被覆盖降低和凋落物减少,造成表层土壤温度升高,土壤含水量下降(邓钰等, 2013),进而抑制土壤有机碳输入。由于呼吸底物供应减少,土壤微生物数量和活性降低,自养呼吸和异养呼吸速率强烈下降,削弱土壤呼吸速率的温度敏感性(Cao *et al.*, 2004)。在荒漠草原区,干旱限制了土壤呼吸底物和胞外酶的扩散,抑制微生物数量和活性,导致土壤异养呼吸温度敏感程度下降,而加水处理(W和NW)极大地缓解了水分的不足,加速了呼吸基质的扩散,导致 Q_{10} 值明显增加,其中MG区的 Q_{10} 值由无氮水添加处理的1.29增加到氮水共同添加处理的2.41, HG区的 Q_{10} 值由CKs处理的1.13增加到NW处理的2.09,而且氮水共同添加处理下土壤温度对土壤呼吸速率变化的判定系数 R^2 均大于20%,解释度大幅增加。因此,荒漠草原土壤呼吸速率的主控因子由温度变成水分,水分是最关键因素,这与其他半干旱地区的研究得出的结论(李明峰等, 2003; 师广旭等, 2008)基本一致。

综上所述,本研究在内蒙古短花针茅荒漠草原区针对过去不同放牧强度的草地进行了连续3年的土壤呼吸测定,发现土壤呼吸速率对不同放牧强度区、加水和加氮的响应在不同的年份并不一致。在半干旱草原区,过去放牧的草地可以在一定程度上增加土壤呼吸速率,但水分供给仍是关键因素,在一定范围内会显著促进土壤呼吸,而氮添加的有效性也依赖于水分条件,两者表现为协同作用。荒漠草原生长季土壤呼吸速率的季节动态变化趋势不受放牧强度、氮添加、水添加这些外部因素的影响,表

现为单峰曲线模式, 其峰值一般出现在水热同期的7月份。通过分析土壤呼吸速率对温度和水分的敏感性发现, 该地区土壤呼吸速率对温度的敏感性(Q_{10} 值)变化在1.13–2.41之间, 平均值为1.71, 但土壤水分条件改善可以增加土壤呼吸速率对土壤温度的敏感性。

致谢 感谢内蒙古农牧业科学院青年创新基金(2019QNJJM01)资助。

参考文献

- Aanderud ZT, Schoolmaster DR, Lennon JT (2011). Plants mediate the sensitivity of soil respiration to rainfall variability. *Ecosystems*, 14, 156–167.
- Ammann C, Flechard CR, Leifeld J, Neftel A, Fuhrer J (2007). The carbon budget of newly established temperate grassland depends on management intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121, 5–20.
- Amurijirigala, Hong M, Han GD, Gao FG, Zhao B, Liu CC (2013). Effects of different grazing intensity on soil respiration in the *Stipa breviflora* desert steppe. *Chinese Journal of Soil Science*, 44, 321–327. [阿木日吉日嘎拉, 红梅, 韩国栋, 高福光, 赵巴音那木拉, 刘超川 (2013). 不同放牧强度对短花针茅荒漠草原土壤呼吸的影响. *土壤通报*, 44, 321–327.]
- Birch HF (1958). The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, 10, 9–31.
- Bond-Lamberty B, Thomson A (2010). Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464, 579–582.
- Bremer DJ, Ham JM, Owensby CE, Knapp AK (1998). Responses of soil respiration to clipping and grazing in a tallgrass prairie. *Journal of Environmental Quality*, 27, 1539–1548.
- 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.
- Casals P, Romanya J, Cortina J, Bottner P, Couteaux MM, Vallejo VR (2000). CO₂ efflux from a Mediterranean semi-arid forest soil. I. Seasonality and effects of stoniness. *Biogeochemistry*, 48, 261–281.
- Chen J, Zhou XH, Wang JF, Hruska T, Shi WY, Cao JJ, Zhang BC, Xu GX, Chen YZ, Luo YQ (2016). Grazing exclusion reduced soil respiration but increased its temperature sensitivity in a meadow grassland on the Tibetan Plateau. *Ecology & Evolution*, 6, 675–687.
- Chen JB, Hou FJ, Chen XJ, Wan XL, Millner J (2015). Stocking rate and grazing season modify soil respiration on the Loess Plateau, China. *Rangeland Ecology & Management*, 68, 48–53.
- Conant RT, Dalla-Betta P, Klopatek CC, Klopatek JM (2004). Controls on soil respiration in semiarid soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 945–951.
- Conant RT, Klopatek JM, Klopatek CC (2000). Environmental factors controlling soil respiration in three semiarid ecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 64, 383–390.
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4, 217–227.
- Deng Y, Liu XN, Yan RR, Wang X, Yang GX, Ren ZC, Xin XP (2013). Soil respiration of Hulunber meadow steppe and response of its controlling factors to different grazing intensities. *Acta Prataculturae Sinica*, 22(2), 22–29. [邓钰, 柳小妮, 闫瑞瑞, 王旭, 杨桂霞, 任正超, 辛晓平 (2013). 呼伦贝尔草甸草原土壤呼吸及其影响因子对不同放牧强度的响应. *草业学报*, 22(2), 22–29.]
- Diao LW, Li P, Liu WX, Xu S, Qiao CL, Zeng H, Liu LL (2018). Response of plant biomass to nitrogen addition and precipitation increasing under different climate conditions and time scales in grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 818–830. [刁励玮, 李平, 刘卫星, 徐姗, 乔春连, 曾辉, 刘玲莉 (2018). 草地生态系统生物量在不同气候及多时间尺度上对氮添加和增雨处理的响应. *植物生态学报*, 42, 818–830.]
- Diemer M (1997). Effects of elevated CO₂ on gas exchange characteristics of alpine grassland. *Acta Oecologica*, 18, 177–182.
- Dong YS, Qi YC, Liu JY, Geng YB, Manfred D, Yang XH, Liu LX (2005). Variation characteristics of soil respiration fluxes in four types of grassland communities under different precipitation intensity. *Chinese Science Bulletin*, 50, 583–591.
- Fu G, Zhang XZ, Yu CQ, Shi PL, Zhou YT, Li YL, Yang PW, Shen ZX (2014). Response of soil respiration to grazing in an alpine meadow at three elevations in Tibet. *The Scientific World Journal*, 20, 265142. DOI: 10.1155/2014/265142.
- Gao XF, Wu CY, Han GD (2010). Effect of grazing on several ecological factors of the soil in typical steppe. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 24(4), 130–133. [高雪峰, 武春燕, 韩国栋 (2010). 放牧对典型草原土壤中几种生态因子影响的研究. *干旱区资源与环境*, 24(4), 130–133.]
- Gao YZ, Giese M, Lin S, Sattelmacher B, Zhao Y, Brueck H (2008). Belowground net primary productivity and biomass allocation of a grassland in Inner Mongolia is affected by grazing intensity. *Plant and Soil*, 307, 41–50.
- Grandy AS, Sinsabaugh RL, Neff JC, Stursova M, Zak DR (2008). Nitrogen deposition effects on soil organic matter

- chemistry are linked to variation in enzymes, ecosystems and size fractions. *Biogeochemistry*, 91, 37–49.
- Guo MY, Wei ZJ, Xu LJ, Yang GX, Liu HM, Wu YL, Xin XP (2011). Soil respiration of different mowing types of meadows. *Acta Agrestia Sinica*, 19, 51–57. [郭明英, 卫智军, 徐丽君, 杨桂霞, 刘红梅, 吴艳玲, 辛晓平 (2011). 不同刈割年限天然草地土壤呼吸特性研究. 草地学报, 19, 51–57.]
- Hagedorn F, Joos O (2014). Experimental summer drought reduces soil CO₂ effluxes and DOC leaching in Swiss grassland soils along an elevational gradient. *Biogeochemistry*, 117, 395–412.
- Harrison AF, Taylor K, Scott A, Poskitt J, Benham D, Grace J, Chaplow J, Rowland P (2008). Potential effects of climate change on DOC release from three different soil types on the Northern Pennines UK: Examination using field manipulation experiments. *Global Change Biology*, 14, 687–702.
- Hooper DU, Johnson L (1999). Nitrogen limitation in dryland ecosystems: Responses to geographical and temporal variation in precipitation. *Biogeochemistry*, 46, 247–293.
- Hou XY (2005). *Grassland Ecology and Environment Construction Strategy in China*. China Agriculture Press, Beijing. 38–49. [侯向阳 (2005). 中国草地生态环境建设战略研究. 中国农业出版社, 北京. 38–49.]
- Hou XY, Wang Z, Michael SP, Ji L, Yun XJ (2014). The response of grassland productivity, soil carbon content and soil respiration rates to different grazing regimes in a desert steppe in northern China. *The Rangeland Journal*, 36, 573–582.
- Jia BR, Zhou GS, Wang FY, Wang YH (2005). Soil respiration and its influencing factors at grazing and fenced typical *Leymus chinensis* steppe, Nei Mongol. *Environmental Science*, 26, 3–9. [贾丙瑞, 周广胜, 王凤玉, 王玉辉 (2005). 放牧与围栏羊草草原土壤呼吸作用及其影响因素. 环境科学, 26, 3–9.]
- Klump K, Fontaine S, Attard E, Attard E, Le Roux X, Gleixner G, Soussana JF (2009). Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology*, 97, 876–885.
- Kutesch WL, Kappen L (1997). Aspects of carbon and nitrogen cycling in soils of Bornhöved Lake district. II. Modelling the influence of temperature increase on soil respiration and organic carbon content in arable soils under different managements. *Biogeochemistry*, 39, 207–224.
- Li JZ, Lin S, Taube F, Pan QM, Dittert K (2011). Above and belowground net primary productivity of grassland influenced by supplemental water and nitrogen in Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 340, 253–264.
- Li LH, Wang QB, Bai YF, Zhou GS, Xing XR (2000). Soil respiration of a *Leymus chinensis* grassland stand in the Xilin river basin as affected by over-grazing and climate. *Acta Phytocologica 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 MF, Dong YS, Qi YC, Geng YB, Lü Y (2003). The analysis of diurnal variation of CO₂ flux in *Leymus chinensis* grassland of Xilin River Basin. *Grassland of China*, 25, 9–14. [李明峰, 董云社, 齐玉春, 耿元波, 吕晔 (2003). 锡林河流域羊草群落春季CO₂排放日变化特征分析. 中国草地, 25, 9–14.]
- Li XD, Zhang CP, Fu H, Guo D, Song XR, Wan CG, Ren JZ (2013). Grazing exclusion alters soil microbial respiration, root respiration and the soil carbon balance in grasslands of the Loess Plateau, northern China. *Soil Science and Plant Nutrition*, 59, 877–887.
- Li XK, Lu JW, Chen F (2008). Primary study on fertilizer application of forage. *Acta Prataculturae Sinica*, 17(2), 136–142. [李小坤, 鲁剑巍, 陈防 (2008). 牧草施肥研究进展. 草业学报, 17(2), 136–142.]
- Li YL, Hong M, Bai WM, Han GD, Wang HM, Zhou M (2015). The responses of soil respiration to water and nitrogen in *Stipa breviflora* steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 1727–1733. [李寅龙, 红梅, 白文明, 韩国栋, 王海明, 周萌 (2015). 水、氮控制对短花针茅草原土壤呼吸的影响. 生态学报, 35, 1727–1733.]
- Li YQ, Zhao HL, Zhao XY, Zhang TH, Chen YP (2006). Soil respiration, carbon balance and carbon storage of sandy grassland under post-grazing natural restoration. *Acta Prataculturae Sinica*, 15(5), 25–31. [李玉强, 赵哈林, 赵学勇, 张铜会, 陈银萍 (2006). 不同强度放牧后自然恢复的沙质草地土壤呼吸、碳平衡与碳储量. 草业学报, 15(5), 25–31.]
- Lin XW, Zhang ZH, Wang SP, Hu YG, Xu GP, Luo CY, Chang XF, Duan JC, Lin QY, Xu B, Wang YF, Zhao XQ, Xie ZB (2011). Response of ecosystem respiration to warming and grazing during the growing seasons in the alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 792–802.
- Liu LL, Wang X, Lajeunesse MJ, Miao GF, Piao SL, Wan SQ, Wu YX, Wang ZH, Yang S, Li P, Deng MF (2016). A cross-biome synthesis of soil respiration and its determinants under simulated precipitation changes. *Global Change Biology*, 22, 1394–1405.
- Liu WX, Zhang Z, Wan SQ (2009). Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global Change Biology*, 15, 184–195.
- Liu Y, Zhou LR, Miao SJ (2010). Effects of long-term fertilization on mollisols enzyme activities and microbial respiration. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, (1), 7–10. [刘妍, 周连仁, 苗淑杰 (2010). 长期施肥对黑土酶活性和微生物呼吸的影响. 中国土壤与肥料, (1), 7–10.]

- Ma T, Dong YS, Qi YC, Xu FL, Peng Q, Jin Z (2009). Effects of grazing on soil respiration in typical *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia. *Geographical Research*, 28, 1040–1046. [马涛, 董云社, 齐玉春, 徐福利, 彭琴, 金钊 (2009). 放牧对内蒙古羊草群落土壤呼吸的影响. 地理研究, 28, 1040–1046.]
- Mo JM, Zhang W, Zhu WX, Gundersen P, Fang YT, Li DJ, Wang H (2007). Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China. *Global Change Biology*, 14, 403–412.
- Pan QM, Bai YF, Han XG, Yang JC (2005). Effects of nitrogen additions on a *Leymus chinensis* population in typical steppe of Inner Mongolia. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 311–317. [潘庆民, 白永飞, 韩兴国, 杨景成 (2005). 氮素对内蒙古典型草原羊草种群的影响. 植物生态学报, 29, 311–317.]
- Peng Q, Dong YS, Qi YC, Xiao SS, He YT, Ma T (2011). Effects of nitrogen fertilization on soil respiration in temperate grassland in Inner Mongolia, China. *Environmental Earth Sciences*, 62, 1163–1171.
- Prieto LH, Bertiller MB, Carrera AL, Olivera NL (2011). Soil enzyme and microbial activities in a grazing ecosystem of Patagonian Monte, Argentina. *Geoderma*, 162, 281–287.
- Qi YC, Liu XC, Dong YS, Peng Q, He YT, Sun LJ, Jia JQ, Cao CC (2014). Differential responses of short-term soil respiration dynamics to the experimental addition of nitrogen and water in the temperate semi-arid steppe of Inner Mongolia, China. *Journal of Environmental Sciences*, 26, 834–845.
- Raich JW, Potter CS, Bhagawati D (2002). Interannual variability in global soil respiration, 1980–94. *Global Change Biology*, 8, 800–812.
- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B: Chemical & Physical Meteorology*, 44(2), 81–99.
- Reichmann LG, Sala OE, Peters DPC (2013). Water controls on nitrogen transformations and stocks in an arid ecosystem. *Ecosphere*, 4, 1–17.
- Ren HY, Xu ZW, Isbell F, Huang JH, Han XG, Wan SQ, Chen SP, Wang RZ, Zeng DH, Jiang Y, Fang YT (2017). Exacerbated nitrogen limitation ends transient stimulation of grassland productivity by increased precipitation. *Ecological Monographs*, 87, 457–469.
- Sánchez ML, Ozores MI, López MJ, Collc R, de Torre B, García MA, Pérez I (2003). Soil CO₂ fluxes beneath barley on the central Spanish plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 118, 85–95.
- Shan D, Han GD, Zhao ML, Wang Z, Han X, Gao FG (2009). The effects of experimental warming and nitrogen addition on soil respiration in desert Steppe. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 23, 106–112. [珊丹, 韩国栋, 赵萌莉, 王珍, 韩雄, 高福光 (2009). 控制性增温和施氮对荒漠草原土壤呼吸的影响. 干旱区资源与环境, 23, 106–112.]
- Shi GX, Geng HL, Wang YL, Wang YH, Qi XR (2008). Daily and seasonal dynamics of soil respiration and their environmental controlling factors in *Stipa krylovii* steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3408–3416. [师广旭, 耿浩林, 王云龙, 王玉辉, 齐晓荣 (2008). 克氏针茅(*Stipa krylovii*)草原土壤呼吸及其影响因子. 生态学报, 28, 3408–3416.]
- Song CC, Liu DY, Yang GS, Song YY, Mao R (2011). Effect of nitrogen addition on decomposition of *Calamagrostis angustifolia* litters from freshwater marshes of Northeast China. *Ecological Engineering*, 37, 1578–1582.
- Sowerby A, Emmett BA, Tietema A, Beier C (2008). Contrasting effects of repeated summer drought on soil carbon efflux in hydric and mesic heathland soils. *Global Change Biology*, 14, 2388–2404.
- Sowerby A, Emmett BA, Williams D, Beier C, Evans CD (2010). The response of dissolved organic carbon (DOC) and the ecosystem carbon balance to experimental drought in a temperate shrubland. *European Journal of Soil Science*, 61, 697–709.
- Sponseller RA (2007). Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran desert ecosystem. *Global Change Biology*, 13, 426–436.
- Stark S, Männistö MK, Ganzert L, Tirola M, Häggblom MM (2015). Grazing intensity in subarctic tundra affects the temperature adaptation of soil microbial communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 84, 147–157.
- Steduto P, Çetinkökü Ö, Albrizio R, Kanber R (2002). Automated closed-system canopy-chamber for continuous field-crop monitoring of CO₂ and H₂O fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 111, 171–186.
- Wang YH, Song XH, Wang ZW, Kang J, Han GD, Wang ZW (2018). Response of plant community diversity and productivity on different stocking rates. *Chinese Journal of Grassland*, 40(6), 107–112. [王悦骅, 宋晓辉, 王占文, 康静, 韩国栋, 王忠武 (2018). 植物群落多样性和生产力对不同载畜率的响应. 中国草地学报, 40(6), 107–112.]
- Wang YS, Ji BM, Huang Y, Hu YQ, Wang YF (2001). Effects of grazing and cultivating on emission of nitrous oxide, carbon dioxide and uptake of methane from grasslands. *Environmental Science*, 22(6), 7–13.
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Lin GH, Pockman WT, Shaw MR, Small EE, Smith MD, Smith SD, Tissue DT, Zak JC (2003). Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience*, 53, 941–952.
- Xu LK, Baldocchi DD, Tang JW (2004). How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem

- respiration to temperature. *Global Biogeochemical Cycles*, 18(4), 1–10.
- Yan LM, Chen SP, Huang JH, Lin GH (2010). Differential responses of auto- and heterotrophic soil respiration to water and nitrogen addition in a semiarid temperate steppe. *Global Change Biology*, 16, 2345–2357.
- Yan LM, Chen SP, Huang JH, Lin GH (2011). Water regulated effects of photosynthetic substrate supply on soil respiration in a semiarid steppe. *Global Change Biology*, 17, 1990–2001.
- Zhang L, Huang JH, Bai YF, Han XG (2009). Effects of nitrogen additions on net nitrogen mineralization in *Leymus chinensis* grassland, Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 563–569. [张璐, 黄建辉, 白永飞, 韩兴国 (2009). 氮素添加对内蒙古羊草草原净氮矿化的影响. 植物生态学报, 33, 563–569.]
- Zhou LY, Zhou XH, Zhang BC, Lu M, Luo YQ, Liu LL, Li B (2014). Different responses of soil respiration and its components to nitrogen addition among biomes: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 20, 2332–2343.
- 责任编辑: 梁存柱 责任编辑: 李 敏 编辑: 赵 航