

凋落物去除和添加处理对典型草原生态系统碳通量的影响

张素彦^{1,2*} 蒋红志^{2*} 王 扬² 张艳杰¹ 鲁顺保^{1,2**} 白永飞²

¹江西师范大学鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室, 江西省亚热带植物资源保护与利用重点实验室, 江西师范大学生命科学学院, 南昌 330022; ²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

摘 要 为揭示凋落物去除和添加处理对草原生态系统碳通量的影响, 2013和2014年连续两年在成熟群落围封样地进行凋落物去除实验、在退化群落放牧样地进行凋落物添加实验, 并运用静态箱法探讨碳通量变化规律并分析其主要影响因子。结果表明: 两种群落的净生态系统CO₂交换(*NEE*)有明显的季节性变化。对成熟群落而言, 去除50%凋落物显著增加了*NEE*, 去除100%凋落物显著降低了*NEE*, 而对生态系统总初级生产力(*GEP*)和生态系统呼吸(*ER*)均无显著影响; 对退化群落而言, 凋落物添加显著增加了*GEP*和*NEE*, 而对*ER*无显著影响。两种群落的*GEP*与10 cm土壤温度显著正相关, 但*NEE*和*GEP*的变化规律与土壤温度相反, 与10 cm土壤湿度相同。由此可见, 凋落物去除和添加处理对生态系统碳通量的影响主要是改变土壤湿度和地上生物量, 而不是改变土壤温度。该研究为合理利用凋落物改善草地生态系统管理和促进草地恢复提供了理论依据。

关键词 凋落物; 生态系统总初级生产力; 生态系统呼吸; 生态系统净CO₂交换

张素彦, 蒋红志, 王扬, 张艳杰, 鲁顺保, 白永飞 (2018). 凋落物去除和添加处理对典型草原生态系统碳通量的影响. 植物生态学报, 42, 349–360. DOI: 10.17521/cjpe.2016.0083

Effects of litter removal and addition on ecosystem carbon fluxes in a typical steppe

ZHANG Su-Yan^{1,2*}, JIANG Hong-Zhi^{2*}, WANG Yang², ZHANG Yan-Jie¹, LU Shun-Bao^{1,2**}, and BAI Yong-Fei²

¹Key Laboratory of Poyang Lake Wetland and Watershed Research, Ministry of Education, College of Life Sciences, Key Laboratory of Protection and Utilization of Subtropic Plant Resources, Jiangxi Normal University, Nanchang, 330022, China; and ²State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract

Aims Our objectives were to investigate: 1) How does litter affect the ecosystem carbon fluxes in mature and degraded community ecosystems? and 2) What are the effects of litter on the ecosystem carbon fluxes of the two ecosystems?

Methods The study was carried out at Baiyinxile Ranch experiment site, which is located in the semiarid agriculture-pasture transition region in southeastern Nei Mongol, China. The treatments were litter removal (50% and 100%) in mature community and litter addition (50% and 100%) in degraded community. We measured net ecosystem CO₂ exchange (*NEE*) by the chamber method during the growing season of 2013 and 2014.

Important findings Our results showed that there were significant seasonal changes of *NEE* in both mature and degraded community. After the consecutive treatments for two years, in mature community, the 50% litter removal significantly increased *NEE* and the 100% litter removal significantly reduced the *NEE*, while litter removal had no significant effect on the ecosystem gross primary productivity (*GEP*) and ecosystem respiration (*ER*). In the degraded community, litter addition significantly increased *NEE* and *GEP* and had no effect on *ER*. Meanwhile, neither litter removal nor litter addition had significant effect on the total ecosystem respiration (*ER*). In both communities, the correlation between *GEP* and soil temperature at 10 cm was significantly positive ($p < 0.05$). However, the changes of *GEP* and *NEE* under litter treatments was contrary to the changes of soil temperature, and consistent with the changes of soil moisture content at 10 cm depth. We concluded that the mechanism underlying

收稿日期Received: 2016-03-07 接受日期Accepted: 2016-11-11

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2012BAD16B03)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050400)、国家自然科学基金(31360136和31560168)和江西省自然科学基金(20161BAB204175)。Supported by the National Key Technology Research and Development Program of the Ministry of Science and Technology of China (2012BAD16B03), the Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA05050400), the National Natural Science Foundation of China (31360136 and 31560168), and the Province Natural Foundation of Jiangxi (20161BAB204175).

* 共同第一作者These authors contributed equally to this work.

** 通信作者Corresponding author (luxunbao8012@126.com)

the effects of litter removal and addition on the carbon flux of ecosystem was mainly attributed to soil moisture and above ground biomass.

Key words litter; gross ecosystem productivity; ecosystem respiration; net ecosystem CO₂ exchange

Zhang SY, Jiang HZ, Wang Y, Zhang YJ, Lu SB, Bai YF (2018). Effects of litter removal and addition on ecosystem carbon fluxes in a typical steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 349–360. DOI: 10.17521/cjpe.2016.0083

陆地生态系统与大气之间的CO₂净交换(*NEE*)也称为生态系统碳收支(Baldocchi, 2008), 是生态系统总初级生产力(*GEP*)与生态系统呼吸(*ER*)平衡的结果(Oberbauer *et al.*, 2007)。在全球陆地生态系统中, 草地生态系统分布最广泛, 约占全球陆地总面积的30% (吴灏等, 2013)。在我国, 草地生态系统在碳平衡中扮演着重要角色(朴世龙等, 2004)。草地碳循环中CO₂净交换及其对环境变化的响应是目前全球变化研究的热点, 各国研究异常活跃, 研究者们正尝试通过量化各种生态系统碳通量与环境因子之间的关系模型预测未来全球变化对陆地生态系统的影响(Li *et al.*, 2005)。生态系统生物地球化学过程与全球变化相互作用, 促进或抑制植物净初级生产力(*NPP*)。例如氮沉降(Xia *et al.*, 2009)、加水(Niu *et al.*, 2008)和增温(Oberbauer *et al.*, 2007)均增加了*GEP*, 促进了植物生产力。然而, 干旱(Zhao & Running, 2010)和增加对流层臭氧(Liu *et al.*, 2005)一般会降低植物生产力。另外, 生物因子及人类活动干扰也通过改变物理环境因子直接或间接地影响着生态系统的碳通量(Dugas *et al.*, 1999; Frank & Dugas, 2001; Li *et al.*, 2005)。

凋落物是草地生态系统的重要组成部分, 它通过形成缓冲界面来调节土壤表面和大气之间的土壤微环境(Sayer *et al.*, 2006)。已有研究表明凋落物数量和质量发生变化, 会改变其对土壤C输入(Liu *et al.*, 2005), 或者间接改变土壤温度(Sayer *et al.*, 2006)和湿度等土壤微环境, 影响植物生长(Haeussler & Kabzems, 2005; Matsushima & Chang, 2006)。前人的研究表明, 凋落物去除会增加草原地表裸露面积、太阳辐射强度(Weaver & Rowland, 1952)和土壤水分蒸发量(Deutsch *et al.*, 2010), 从而降低草地生产力(Heady, 1956); 而王静等(2013)研究认为凋落物去除对地上生物量无显著影响。因此, 在不同的草原生态系统中, 凋落物去除对草地生产力的影响不同; 凋落物添加加大了太阳辐射拦截和土壤表层热量阻隔作用(Matsushima & Chang, 2006), 同时增加了土壤渗透、减少了地表径流和土壤水分蒸发

(Sayer *et al.*, 2006), 对草地生产力有显著的促进作用(王静等, 2010)。目前, 凋落物研究主要集中在对群落结构组成、地上生物量以及土壤湿度的影响方面, 而有关凋落物去除和添加对碳通量的影响鲜见报道。在内蒙古典型草原成熟生态系统中, 长期围封会导致凋落物大量积累, 进而引起群落内物种多样性下降(Patrick *et al.*, 2008), 同时也会影响草地生产力和植物种类组成(Knapp & Seastedt, 1986); 在退化生态系统中, 长期重度放牧使凋落物不能有效地积累, 导致生态系统微环境及土壤理化性质恶化, 加剧水土流失, 造成土壤中有机质含量降低及有机质在土壤中分布的变化, 影响地上植物生长, 从而影响植物群落的光合作用和呼吸作用。本实验运用静态箱法研究凋落物去除和添加处理下成熟群落和退化群落的碳通量, 提出两个科学问题: 1)在两种群落(成熟、退化)中, 生态系统碳通量对凋落物去除和添加是如何响应的? 2)影响两种群落生态系统碳通量的主要因子有哪些? 凋落物积累过多或者积累过少都会降低草地生产力, 为此本文以内蒙古典型草原成熟群落和退化群落为研究对象, 通过对成熟群落过多的凋落物去除, 添加到退化群落的处理中, 我们预期这样能够解除成熟群落凋落物过度积累和退化群落凋落物积累过少对草地生产力的限制, 从而增加生态系统固碳潜力, 研究结果可为合理利用凋落物、改善草地生态系统以及加速草地恢复提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地区概况

研究地区位于内蒙古自治区锡林郭勒盟锡林河流域中游白音锡勒牧场境内。样地设置在中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站(IMGER)的1999年围封样地西南侧, 海拔约1 224 m。成熟群落样地(43.93° N, 117.12° E)从1999年至2013年围封14年, 围封面积约25 hm², 样方内物种有16种, 盖度90%; 退化群落样地(43.93° N, 117.12° E)从1999年至2013年处于围栏外, 自由放牧, 放牧强度约为2只

羊·hm⁻², 样方内物种有9种, 盖度为45%。该区域属于温带半干旱大陆性气候, 冬季寒冷干燥, 夏季温和湿润。年平均气温0.3℃, 年降水量296.8 mm。年际间与年内降水量变异很大, 一年当中降水主要集中在5–10月, 约占全年降水量的93%。土壤类型为典型栗钙土, 多为砂壤质地。样地内建群种为旱生根茎型禾草羊草(*Leymus chinensis*)和丛生禾草大针茅(*Stipa grandis*), 优势种为羽茅(*Achnatherum sibiricum*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、黄囊薹草(*Carex korshinskyi*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)。

2014和2015年连续两年进行凋落物去除和添加实验, 2014–2015年日平均气温与日降水量季节动态均为单峰曲线(图1), 年平均气温1.9℃, 7月最高气温25.1℃, 1月最低气温–24.1℃; 与1985–2015年年降水量(296.8 mm)相比, 2014年为较湿润年(年降水量333.6 mm), 而2015年则为过去30年中较干旱的一年(年降水量269.8 mm)。

1.2 实验设计

成熟群落样地于1999年围封后一直处于无放牧自然恢复状态, 有大量凋落物积累。凋落物过度积累会影响种子萌发和幼苗更新, 导致群落结构和物种组成改变、物种多样性和草地生产力下降。凋落物去除实验于2013年和2014年的10月中旬进行, 在成熟群落样地内连续处理两年。群落组成以大针茅、羊草、羽茅和冰草为主要优势种。本实验采用裂区设计中的完全随机区组设计。在成熟群落样地中设置4水平随机区组, 包括对照、凋落物0去除、

凋落物去除50%、凋落物去除100%; 每个水平设置6个重复, 共24个处理。实验小区面积3 m × 3 m, 各小区间设1 m缓冲带。凋落物0去除是对2013年和2014年围封群落同面积的所有凋落物进行剪碎但不去除处理(包括立枯), 无凋落物去除且无剪碎处理作为局部对照(表1)。

同时, 退化群落样地于1999年至2013年处于冬春放牧状态, 凋落物生产和积累较少。过少的凋落物导致地表裸露面积增大, 生态微环境改变、土壤理化性质恶化, 进而使物种组成改变、物种多样性和草地生产力下降(Bai *et al.*, 2010)。凋落物添加实验于2013年和2014年的10月中旬进行, 在成熟群落样地内连续处理两年。群落组成以大针茅、羊草、黄囊薹草和糙隐子草为主要优势种。在该样地中设置3水平随机区组: 对照(control)、凋落物添加50%、凋落物添加100%; 每个水平设置6个重复, 共18个处理。实验小区面积3 m × 3 m, 各小区间设1 m缓冲带。把成熟群落去除50%小区的凋落物完全添加到退化群落同面积添加50%的小区中即为凋落物添加50%; 把成熟群落去除100%的小区凋落物完全添加到放牧群落同面积添加100%的小区中即为凋落物添加100%(表2)。各实验小区进行1次凋落物移除和添加处理。2014和2013年对凋落物的处理相同, 但是两年的凋落物量有差别。

1.3 实验方法

1.3.1 土壤温度和湿度的测定

在测定生态系统碳通量的同时, 用智能数字测温仪(TH-212, 北京海创高科科技公司)测定土壤10 cm深度的温度。土壤水分使用TDR300土壤水分速测仪

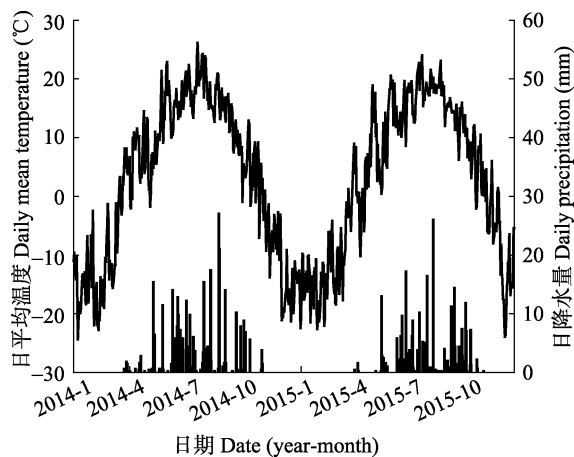


图1 2014–2015年日平均温度(曲线形)与日降水量(柱形)动态。
Fig. 1 Dynamics of daily mean temperature (curve) and daily precipitation (bars) in 2014 and 2015.

表1 2013–2014年成熟群落不同处理下凋落物去除量(g·m⁻²)
Table 1 The amounts (g·m⁻²) of litter removal under different treatments in the mature community in 2013 and 2014

处理 Treatment	2013	2014
对照 Control	0	0
剪碎凋落物, 不移除0, litter cut but not removed	0	0
凋落物去除50% 50% litter removal	333	61
凋落物去除100% 100% litter removal	667	122

表2 2013–2014年退化群落不同处理下每平方米凋落物的添加量(g·m⁻²)
Table 2 The amounts (g·m⁻²) of litter addition under different treatments in the degraded community in 2013 and 2014

处理 Treatment	2013	2014
对照 Control	0	0
凋落物添加50% 50% litter addition	333	61
凋落物添加100% 100% litter addition	667	122

(MKY, Aurora, USA)测定。

1.3.2 地上生物量的测定

2014和2013年8月底进行地上生物量测定。本实验在每个实验小区内随机放置一个 $1\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 的样方,估算样方内植物总物种分盖度、各物种的分盖度,并记录各物种株丛数、营养高度、生殖高度,以及植株长度和宽度。然后将样方内所有物种的地上部分按物种贴地面剪断并收获,随后将所有物种放在烘箱烘干至恒质量后称量,对于每个处理计算6个重复生物量干质量和物种数的平均值。

1.3.3 净生态系统 CO_2 交换(NEE)测定

NEE 利用LI-840红外线分析仪(LI-COR, Lincoln, USA)和密闭式箱法测定。在2014年8–9月和2015年5–9月,挑选天气晴朗的日子,在8:00–12:00进行 NEE 测定,每个月测定2–3次。在每个样方永久设置一个 $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 的铝合金框,一端砸入土壤3 cm,另一端向上保持平整。测定时将一个 $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 的透明有机玻璃箱放置在铝合金框上,保持整个空间密闭。箱内两个顶角有两个小风扇。箱内还装有一个测定箱内气体温度的数显温度计(DTM-280, 上海双桥仪器仪表厂)。对 CO_2 浓度连续测定60 s,为保证数据质量,在 CO_2 浓度开始稳定下降时记录并保存数据。完成 NEE 测定之后,抬起箱子使其内部气体与外界一致,再重新放在铝合金框上并在箱子上盖有内黑外白的不透明布以遮挡光照,当 CO_2 浓度开始稳定上升时,开始记录数据且持续60 s,此时测定生态系统呼吸(ER)。用 NEE 和 ER 的差值计算总生态系统生产力(GEP)。

1.4 数据分析方法

统计分析采用SPSS 17.0软件,对不同处理下的 GEP 、 ER 、 NEE 、生物量、土壤水分、土壤温度进行单因素方差分析,并对不同处理不同测定时间的 GEP 、 ER 、 NEE 进行重复测量并进行方差分析。用相关分析检验 GEP 、 ER 、 NEE 分别与土壤温度、土壤水分和地上生物量间的相关系数和显著性水平,显著性水平为 $p < 0.05$,极显著水平为 $p < 0.001$ 。通过SigmaPlot 12.5软件作图。

2 结果和分析

2.1 凋落物去除和添加处理对土壤温度和湿度的影响

2.1.1 凋落物去除和添加处理对土壤温度的影响

对凋落物去除的成熟群落中对照和0处理进行

检验,结果表明对照处理和0处理之间无显著性差异。

2015年生长季土壤温度随季节变化明显,最高值出现在7月13日(图1)。成熟群落中,在不同的凋落物去除强度下(凋落物去除50%和100%)土壤温度总体呈上升趋势,2015年不同强度的凋落物处理下,土壤温度显著高于对照。连续两年凋落物去除100%处理的土壤温度季节均值与对照相比显著增加了 $0.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ (图2A);退化群落中,在不同强度凋落物添加处理下(凋落物添加50%和100%),土壤温度与凋落物添加量显著负相关,连续两年的凋落物添加处理下土壤温度显著低于对照处理($p < 0.05$)。从土壤温度的季节均值可以看出,凋落物添加50%和100%均与对照处理有显著性差异($p < 0.05$),与对照相比分别降低了1.5和 $2.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (图2B)。这些结果表明:在成熟群落中,凋落物去除可导致土壤温度升高,第一年凋落物去除50%与对照有显著性差异,凋落物去除50%和100%之间没有显著差异;在退化群落中,凋落物添加可导致土壤温度降低,第一年和连续两年凋落物添加50%和100%与对照均有显著差异($p < 0.05$)。

2.1.2 凋落物去除和添加处理对土壤湿度的影响

2015年生长季土壤湿度随季节变化明显,土壤湿度最高值出现在6月(图2C、2D)。对两种群落和凋落物处理的结果进行单因素方差分析,结果表明:成熟群落中,随着凋落物去除量的增加土壤湿度呈下降趋势(图2C)。连续两年凋落物去除处理的土壤湿度显著低于对照,凋落物去除50%和100%处理的土壤湿度分别降低了10.3%和16.3%(图2C);对于凋落物添加的退化群落,随着凋落物添加量的增加土壤湿度呈上升趋势。连续两年凋落物添加的土壤湿度显著增加($p < 0.05$),凋落物添加100%处理与对照相比,增加了9.2%(图2D)。

2.2 凋落物的去除和添加处理对地上生物量的影响

对两种群落凋落物处理的地上生物量进行方差分析,结果表明:对于凋落物去除的成熟群落,一年去除和连续两年去除,地上生物量均呈下降趋势,且去除50%和去除100%凋落物与对照相比均显著下降($p < 0.05$),与对照相比分别下降 33.91 和 $44.43\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 。对于凋落物添加的退化群落,一年添加,地上生物量无显著影响,连续两年添加,添加50%凋落物处理显著高于对照,与对照相比提高 $25.80\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$,而添加100%凋落物处理对地上生物量

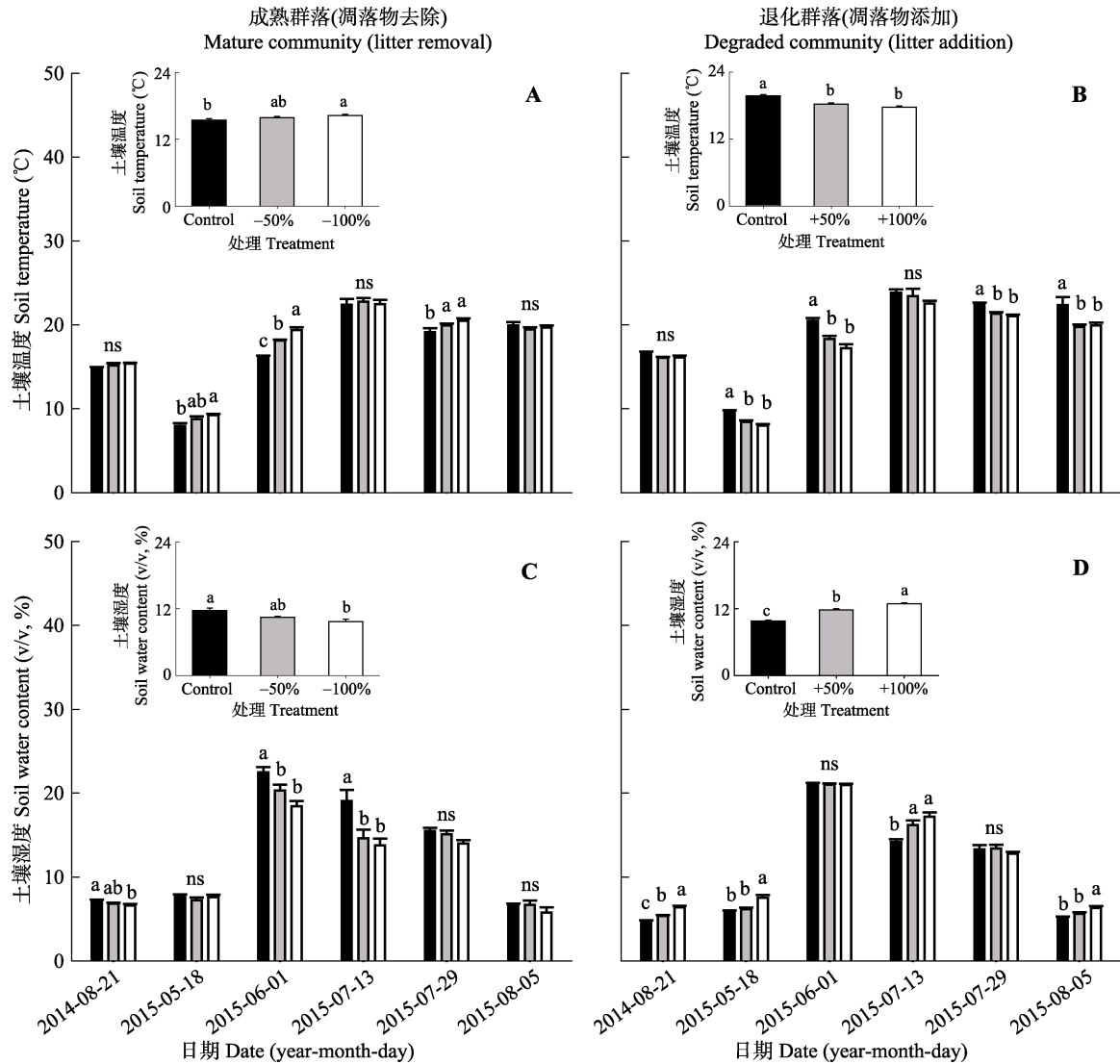


图2 2014–2015年成熟群落凋落物去除和退化群落凋落物添加对土壤温度和土壤水分的影响(平均值±标准误差)。不同小写字母a、b、c表示同一群落不同处理间差异显著($p < 0.05$)。ns表示处理之间差异不显著($p > 0.05$)。Control, 对照; -50%, 凋落物去除50%; -100%, 凋落物去除100%; +50%, 凋落物添加50%; +100%, 凋落物添加100%。

Fig. 2 Effects of litter removal in the mature community and litter addition in the degraded community on soil temperature and soil moisture in 2014 and 2015 (mean \pm SE). Different small letters a, b and c indicate significant differences among treatments in the same community ($p < 0.05$). ns indicates no significant differences among treatments ($p > 0.05$). -50%, litter removal of 50%; -100%, litter removal of 100%; +50%, 50% litter addition; +100%, 100% litter addition.

无显著影响(图3)。

2.3 凋落物去除和添加处理对GEP、ER、NEE的影响

对凋落物去除和添加的两种群落的GEP、ER、NEE进行方差分析的结果表明: 对于凋落物去除的成熟群落, 不同凋落物的去除强度对GEP、ER的影响均无显著差异, 对NEE有极显著性影响($p < 0.01$) (表3); 对于添加凋落物的退化群落, 不同凋落物添加强度对ER的影响均无显著差异, 对NEE有显著性影响($p < 0.05$) (表3)。不同测定时间, 两种群落的

GEP、ER、NEE均具有极显著差异($p < 0.001$)。同时, 监测时间与不同凋落物去除处理的交互作用对两种群落的ER无显著性影响, 对GEP、NEE有极显著性影响($p < 0.001$)。

从两种群落凋落物去除和添加处理下GEP、ER和NEE的季节动态(图4)可以看出, 对于凋落物去除的成熟群落, 总体来看, 在2015年生长季早期(4–5月), 凋落物去除显著增加了GEP和NEE。在生长季中期(6–7月)凋落物去除显著降低了GEP和NEE; 对于凋落物添加的退化群落, 在2015年生长季早期,

凋落物添加显著降低GEP和NEE。在生长季中期, 添加50%凋落物对GEP无影响, 而添加100%凋落物显著增加GEP。凋落物去除和添加处理对两种群落ER的影响均无显著差异。

对2015年凋落物去除的成熟群落和凋落物添加的退化群落的不同季节GEP、ER、NEE均值进行单因素方差分析的结果表明: 在成熟群落中, 连续两年凋落物去除的NEE随凋落物去除量的变化先增

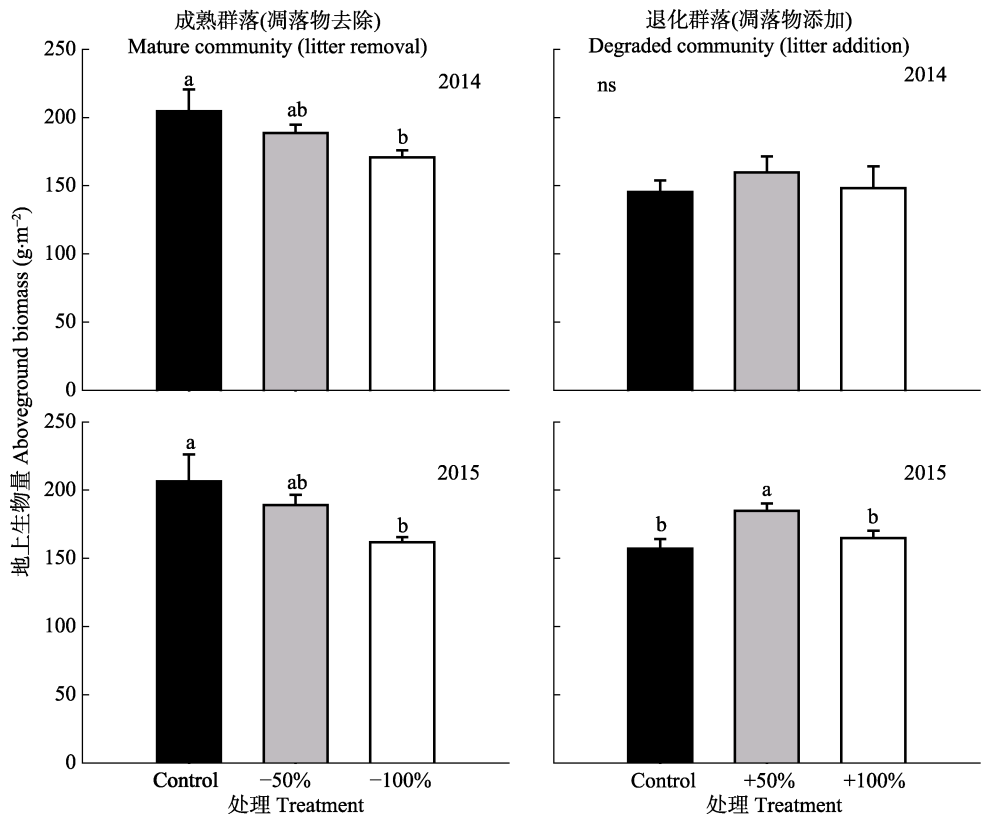


图3 成熟群落凋落物去除和退化群落凋落物添加对地上生物量的影响(平均值±标准误差)。不同小写字母a、b表示同一群落不同处理间差异显著($p < 0.05$)。ns表示处理之间差异不显著($p > 0.05$)。Control, 对照; -50%, 凋落物去除50%; -100%, 凋落物去除100%; +50%, 凋落物添加50%; +100%, 凋落物添加100%。

Fig. 3 Effects of litter removal in the mature community and litter addition in the degraded community on aboveground biomass (mean \pm SE). Different small letters a and b indicate significant differences among treatments in the same community ($p < 0.05$). ns indicates no significant differences among treatments ($p > 0.05$). -50%, litter removal of 50%; -100%, litter removal of 100%; +50%, 50% litter addition; +100%, 100% litter addition.

表3 凋落物去除和添加对生态系统总初级生产力(GEP)、生态系统呼吸(ER)和净生态系统CO₂交换(NEE)影响的重复测量方差分析
Table 3 Effects of litter removal and addition on gross ecosystem productivity (GEP), ecosystem respiration (ER) and net ecosystem CO₂ exchange (NEE) based on repeated measures ANOVA

指标 Index	因素 Factor	自由度 Degree of freedom	p值 p value	
			成熟群落 Mature community	退化群落 Degraded community
GEP	时间 Time	5	0.000****	0.000****
	处理 Treatment	2	0.132	0.037*
	时间×处理 Time × treatment	10	0.000****	0.000****
ER	时间 time	5	0.000****	0.000****
	处理 Treatment	2	0.605	0.709
	时间×处理 Time × treatment	10	0.047*	0.189
NEE	时间 Time	5	0.000****	0.000****
	处理 Treatment	2	0.008**	0.018*
	时间×处理 Time × treatment	10	0.000****	0.013*

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ****, $p < 0.0001$.

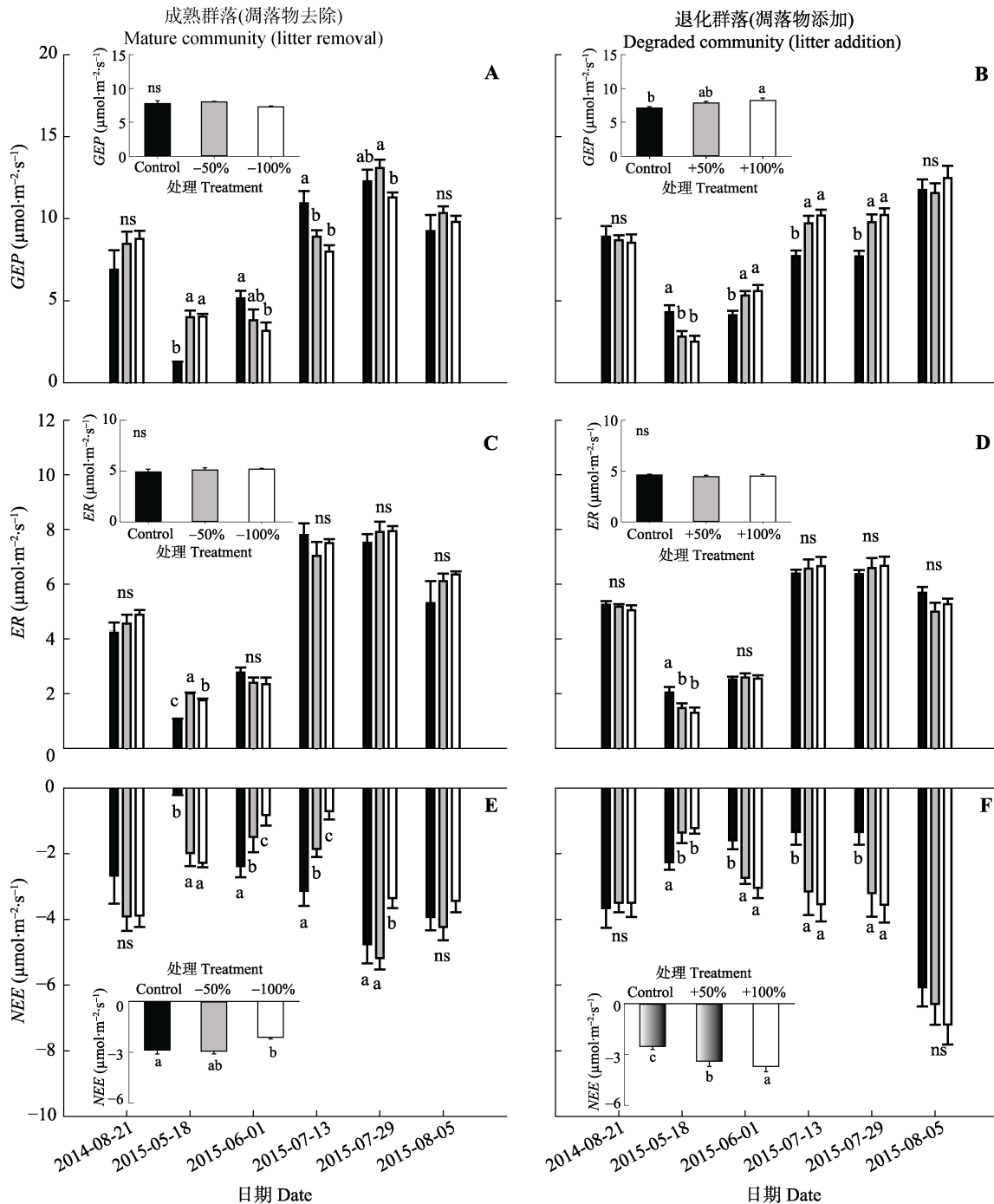


图4 两种群落凋落物去除和添加处理下生态系统总初级生产力(GEP)、生态系统呼吸(ER)和CO₂净交换(NEE)的季节动态。不同小写字母a、b、c表示相同测定时间下不同处理间差异显著($p < 0.05$)。ns表示处理之间差异不显著($p > 0.05$)。Control, 对照; -50%, 凋落物去除50%; -100%, 凋落物去除100%; +50%, 凋落物添加50%; +100%, 凋落物添加100%。

Fig. 4 Seasonal dynamics of net ecosystem CO₂ exchange (NEE), ecosystem respiration (ER) and gross ecosystem productivity (GEP) under litter removal and addition treatments in the two communities. Different small letters a, b, and c indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$). ns indicates no significant difference among treatments ($p > 0.05$). -50%, litter removal of 50%; -100%, litter removal of 100%; +50%, 50% litter addition; +100%, 100% litter addition.

后减, 凋落物去除100%和50%处理间有显著差异($p < 0.05$)(图4)。与对照相比, 凋落物去除50%处理下NEE增加了24.1%。凋落物去除100%处理下NEE降低了26.4%。与NEE相似, GEP随着凋落物去除量

的变化先增后减, 但两个水平凋落物去除处理间无显著差异; 在凋落物添加的退化群落中, 连续两年添加凋落物处理下, 不同季节的NEE均值呈上升趋势, 凋落物添加50%和100%与对照有显著性差异,

与对照相比分别提高了35%和47.3%。 GEP 与 NEE 的变化规律相似, 添加凋落物增加了 GEP , 凋落物添加100%处理下 GEP 显著增加了15.2%。凋落物去除和添加处理下两种群落不同季节的 ER 的平均值有显著性差异。这些结果表明凋落物去除和添加处理对 NEE 的影响主要是通过影响两种群落的 GEP 而产生的。凋落物去除100%处理降低了 GEP 和 NEE ; 随着凋落物量的增加, GEP 和 NEE 也相应增加。

2.4 生态系统碳交换与土壤温度、土壤湿度的相关性分析

如图5所示, 对两种群落凋落物去除和添加处理下 GEP 、 ER 、 NEE 与土壤温度进行相关性分析的结果表明: 在成熟群落中, 对照和不同强度的凋落物去除处理下 GEP 、 ER 均与土壤温度呈线性正相关关系($p < 0.001$), NEE 则随土壤温度的升高先增后减, NEE 拐点约在17 °C。在生长季早期和末期, 土壤温

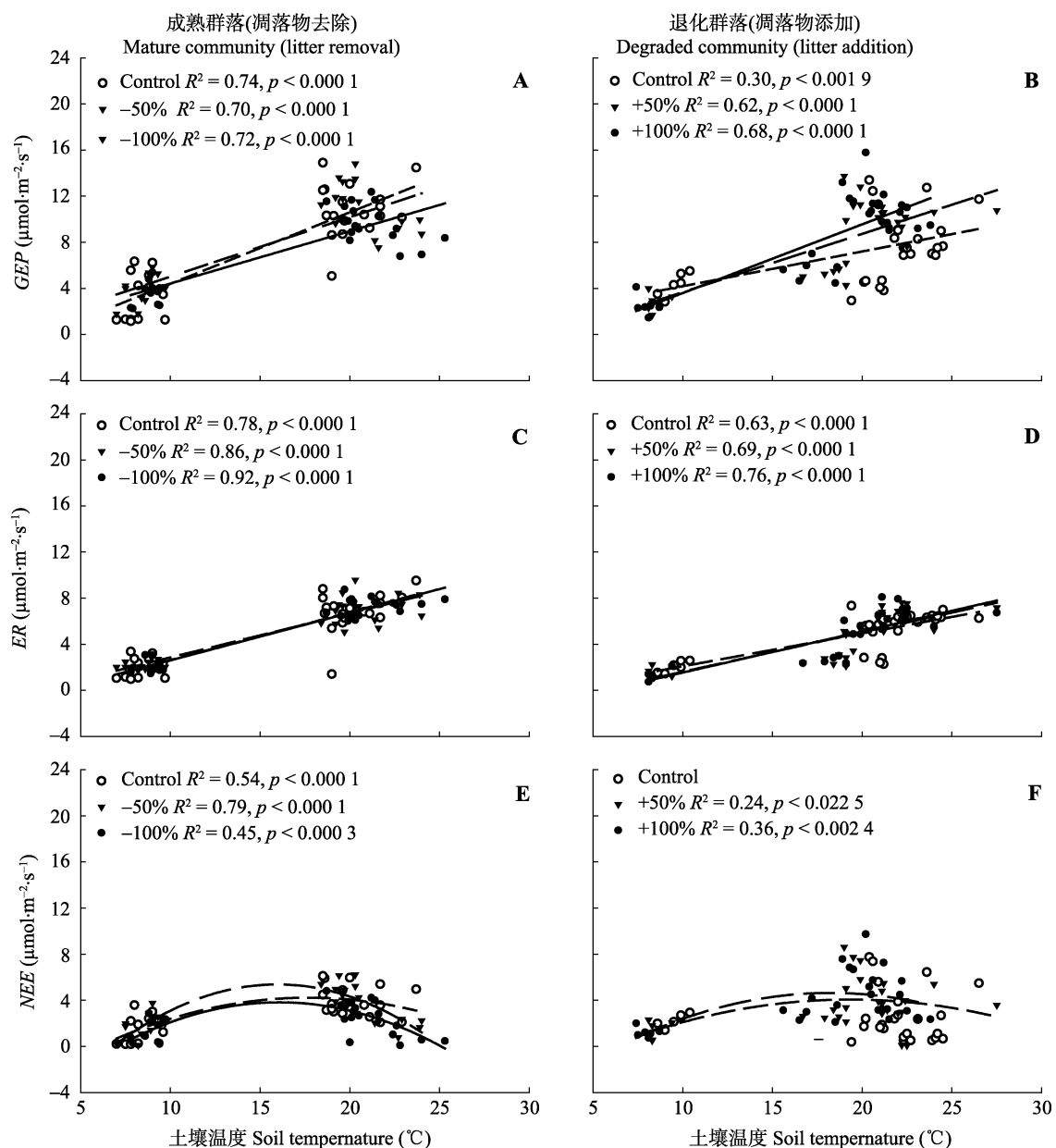


图5 凋落物去除和添加两种群落生态系统总初级生产力(GEP)、生态系统呼吸(ER)和净生态系统 CO_2 交换(NEE)与土壤温度的相关性分析。Control, 对照; -50%, 凋落物去除50%; -100%, 凋落物去除100%。+50%, 凋落物添加50%; +100%, 凋落物添加100%。

Fig. 5 Correlation analysis of the two communities of net ecosystem CO_2 exchange (NEE), ecosystem respiration (ER) and gross ecosystem productivity (GEP) and soil temperature under litter removal and addition treatments. -50%, litter removal of 50%; -100%, litter removal of 100%; +50%, 50% litter addition; +100%, 100% litter addition.

度小于17 °C, *NEE*与土壤温度呈线性正相关关系;在生长季中期,土壤温度大于17 °C,这时*NEE*与土壤温度呈线性负相关关系。在凋落物添加的退化群落中,*GEP*和*ER*均与土壤温度呈线性正相关关系($p < 0.001$),*NEE*则随着土壤温度升高先增大后减小,拐点约在20 °C。在生长季中期,土壤温度一般大于20 °C,即在生长季中期*NEE*与土壤温度呈线性负相关关系。对凋落物去除的成熟群落和凋落物添加的退化群落的*GEP*、*ER*、*NEE*和土壤湿度进行方差分析,结果均无显著差异。

3 讨论

凋落物作为草原生态系统的重要组成部分,在维持土壤肥力、影响初级生产力、改善土壤理化性质、调节生态系统能量流动和养分循环过程中起着重要作用(Waring & Schlesinger, 1985)。凋落物对生态系统碳通量的影响是一个复杂的生态过程,凋落物通过多种直接或间接途径实现对生态系统碳通量的影响。目前,凋落物去除和添加对不同功能群生产力、土壤呼吸、土壤氮矿化以及土壤微生物等方面的影响已有报道,更多研究集中在森林生态系统,如张灏等(2014)基于亚热带森林地表CO₂通量测定数据发现,凋落物去除处理显著降低了森林地表CO₂通量,而凋落物加倍处理可以增加森林地表CO₂通量。Norby等(2001)则发现凋落物的数量和质量变化可引起地表CO₂通量变化,而碳通量对典型草原凋落物去除和添加的响应规律报道很少。在本实验中,成熟群落凋落物去除处理显著降低了*NEE*;退化群落凋落物添加处理显著增加了*NEE*,这与张灏等(2014)的研究结果一致。在成熟群落中,凋落物去除50%对*GEP*和*NEE*是正效应,去除100%对*GEP*和*NEE*是负效应。凋落物去除和添加是通过直接影响两种群落的*GEP*,进而间接影响*NEE*,这与*NEE*的变化受*ER*影响的观点(初小静和韩广轩, 2015)不符,其原因可能是:不同生态系统和不同土地利用方式,凋落物去除和添加所引起的土壤环境变化和有机物分解不同。

3.1 凋落物去除和添加处理对土壤温度和土壤湿度的影响

本研究的成熟群落中,凋落物去除100%、凋落物去除50%处理和对照相比,土壤温度有显著差异。季节温度均值也能证实:凋落物去除100% > 凋

落物去除50% > 对照,这与Xu等(2013)的研究结果相一致,凋落物去除会增加草原地表温度;对于凋落物添加的退化群落,凋落物添加100%和凋落物添加50%的土壤温度均显著低于对照,季节动态同样也可以证实:对照 > 凋落物去除50% > 凋落物去除100%。由于凋落物主要是通过对土壤表层保温和热量阻隔缓冲大气温度的作用(李化山等, 2014),以及太阳辐射拦截影响土壤温度,凋落物移除增加了土壤表层的有效光辐射,使地表温度升高。凋落物作为铺在地表的绝缘层起到遮阴作用,可以减少阳光对土壤表面直接照射,使地表温度降低,Weaver和Rowland (1952)发现有凋落物覆盖的地表温度要比裸露地表温度低8 °C。*NEE*在生长季早期和末期与土壤温度呈线性正相关关系,在生长季中期与土壤温度呈线性负相关关系。

凋落物通过影响渗透、蒸发和径流来改变土壤湿度。在本研究中,凋落物去除的成熟群落土壤湿度降低,这与Xu等(2013)研究报道的凋落物去除使土壤湿度降低的结果相一致。凋落物连续两年去除间的土壤湿度有显著性差异,且对照 > 凋落物去除50% > 凋落物去除100%,凋落物去除50%和凋落物去除100%分别比对照组降低了10.3%和16.3% (图2C)。凋落物连续两年添加的土壤湿度表现出:凋落物添加100% > 凋落物添加50% > 对照,凋落物添加100%与对照有显著差异,比对照提高了9.2% (图2D)。本研究结果与王光军等(2009)发现的凋落物去除和添加可以相应减少和增加土壤湿度的结论相吻合。导致上述结果的原因是,成熟群落围封13年,已有大量的凋落物积累,凋落物去除增加了地表裸露面积。在有少量降雨时,较大的地表裸露面积有助于水分渗入到土壤,但也加速了土壤水分蒸发。较大的降雨量会对缺乏凋落物层保护的地表产生击溅和冲刷水力侵蚀,从而引起地表径流(薛立等, 2009),使水分不能有效保持,最终导致土壤湿度降低。添加凋落物增加了退化群落的土壤湿度。由于凋落物的存在,有效地减少了地表径流,同时减少了雨水对土壤的滴溅作用,阻止了土壤颗粒分散,使土壤保持良好的团聚结构(Dyksterhuis & Schmutz, 1947),有利于土壤水分渗透。但是凋落物对土壤水分影响具有双重性,对较大的降水主要表现为蒸发限制(Deutsch *et al.*, 2010),而对少量降雨,凋落物通过截流、吸水和持水作用来减少可利用水分,导致土

壤湿度降低(Pierson *et al.*, 2002)。从图1可知, 2015年月平均降水量不大, 但较大量降雨次数较多, 凋落物主要表现为蒸发限制, 增加了土壤湿度。

3.2 凋落物去除对GEP、ER和NEE的影响

大量研究表明, 温度和水分是控制生态系统碳通量的重要环境因子(Xu *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2005)。在本研究中, 凋落物连续去除的成熟群落气体交换变化规律为: 从整个生长季来看, 对GEP而言, 凋落物去除50% > 对照 > 凋落物去除100%; 对NEE而言, 凋落物去除50% > 对照 > 凋落物去除100%, 凋落物去除100%和去除50%之间差异显著。对NEE而言, 凋落物去除显著改变了GEP, 但对ER没有显著影响, 从而达到改变NEE的效果。凋落物去除显著增加了土壤温度(图2A), 因GEP与土壤温度呈显著正相关关系($p < 0.001$), 随着土壤温度升高而增大, 但是GEP的变化规律是先增后减, 说明土壤温度不是影响GEP的主要因子。这一结论与前人研究结果(Oberbauer *et al.*, 2007)不一致, 是因为增温同时增加了GEP和NEE。凋落物去除使土壤湿度显著降低。有学者指出干旱导致生产力和生态系统NEE降低, 而且还可能使生态系统由碳汇变为碳源(Hunt *et al.*, 2002), 本研究结果与之相一致(图4A、4E)。地上生物量因土壤湿度降低而显著降低。Xu等(2004)发现NEE与地上生物量呈正相关关系, 生物量越小, NEE的值越大, 本研究结果与之相吻合(图3, 图4A、图4E)。此外, 凋落物去除带走了部分养分, 降低了土壤中总氮、无机氮和铵态氮含量(Xu *et al.*, 2013), 也可能降低GEP和NEE。凋落物去除50%显著增加了NEE, 这一结论与先前报道(Niu *et al.*, 2009)一致。其原因可能是凋落物去除促进了种子萌发和幼苗更新(Ruprecht & Szabo, 2012)、解除了光限制, 增加了光合作用(Xu *et al.*, 2004)。ER主要受土壤温度影响(Falge *et al.*, 2002), ER与土壤温度呈显著线性正相关关系($p < 0.001$), 随着土壤温度升高而增加(图5C)。由于凋落物去除导致土壤湿度降低, 在土壤湿度较低的情况下, ER明显降低(Xu *et al.*, 2004)。ER对去除凋落物响应的影响不显著, 可能是因为土壤温度对ER的正作用抵消了负作用(张文丽等, 2008)。这些结果意味着凋落物去除主要改变土壤湿度, 进而影响GEP和NEE。凋落物去除使养分丧失, 从而对NEE和GEP有一定的影响。

3.3 凋落物添加对GEP、ER和NEE的影响

从整个生长季来看, 凋落物添加的退化群落气体交换变化规律是: 对GEP而言, 凋落物添加100% > 凋落物添加50% > 对照, 凋落物添加100%与对照有显著差异; 对NEE而言, 凋落物添加100% > 凋落物添加50% > 对照, 凋落物去除100%、凋落物去除50%与对照有显著差异。添加凋落物显著降低了土壤温度。NEE在生长季中期与土壤温度呈线性负相关关系(图5F), 土壤温度越低, NEE越大。因为内蒙古典型草原属于干旱半干旱地区, 水分是影响该地区生态系统结构和功能的关键因素(Bai *et al.*, 2008), 所以土壤温度并不是影响GEP和NEE的驱动因子。凋落物添加可以使土壤湿度增加(图2D), 从而增加了NEE (Niu *et al.*, 2008), 本研究得到类似结果(图4B、图4F)。由于土壤湿度增加, 地上生物量也显著增加(图3)。地上生物量与NEE呈正相关关系, 即NEE随着地上生物量增加而增加(图4F)。此外, 凋落物添加可能促进了凋落物分解, 使土壤无机氮含量增加(Sayer & Tanner, 2010), 添加氮能显著提高GEP, 但对ER无显著影响, 使得NEE显著增加(Xia *et al.*, 2009)。对ER而言, 凋落物添加增加了土壤温度(图2B), 且ER与土壤温度呈正相关关系(图5D)。凋落物添加增加了土壤湿度(图2D), 且ER与土壤湿度为线性正相关关系(Xia *et al.*, 2009)。ER对去除凋落物的响应不显著, 可能是由于土壤含水量对ER的正作用抵消了土壤温度对ER的负作用。这些结果说明, 凋落物添加主要影响土壤湿度, 进而影响GEP和NEE。凋落物添加所带来的养分对NEE和GEP也有一定的促进作用。

对内蒙古典型草原凋落物去除和添加的研究表明: 成熟群落的凋落物去除解除了凋落物过度积累对草地生产力的限制, 同时, 把去除的凋落物添加到退化群落中, 有助于快速恢复退化群落的植被, 并使草地植被正向演替。合理管理地上凋落物对陆地生态系统功能和服务调控有重大意义。在成熟群落中保留适量的凋落物、在退化群落中添加适量的凋落物, 对维持典型草原草地结构和功能、加速草地的恢复以及防止草地退化都具有重要的意义。

4 结论

4.1 在成熟群落中, 在两个生长季早期和末期, 凋落物去除处理增加了GEP和NEE, 在生长季中期则

降低了GEP和NEE。在退化群落中,在两个生长季早期和末期,凋落物添加处理降低了GEP和NEE,在生长季中期则增加了GEP和NEE。但两种群落ER的季节动态无显著性差异。在两种群落中不同处理间,GEP、ER均与土壤温度呈显著性正相关关系,但NEE随着土壤温度升高先增后减,而且在两种群落中有不同的阈值与拐点。两种群落GEP、ER、NEE与土壤湿度均无显著性相关关系。这些结果表明凋落物去除和添加是通过直接影响两种群落的GEP,进而间接影响NEE。

4.2 在凋落物过度积累的成熟群落中,凋落物在秋季去除对GEP和NEE的影响是正效应。在凋落物匮乏的退化群落中,凋落物在春季添加对GEP和NEE的影响也是正效应。凋落物在春季的添加避免了对生长季早期光和土壤温度的影响,同时解除了土壤水分及养分限制,为植物提供充足的养分及水分,使其能够快速生长。

参考文献

- Bai YF, Wu JG, Clark CM, Naeem S, Pan QM, Huang JH, Zhang LX, Han XG (2010). Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: Evidence from Inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, 16, 358–372.
- Bai YF, Wu JG, Xing Q, Pan QM, Huang JH, Yang DL, Han XG (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. *Ecology*, 89, 2140–2153.
- Baldocchi D (2008). Breathing of the terrestrial biosphere: Lessons learned from a global network of carbon dioxide flux measurement systems. *Australian Journal of Botany*, 56, 1–26.
- Chu XJ, Han GX (2015). Effect of air temperature and rainfall on wetland ecosystem CO₂ exchange in China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 2978–2990. [初小静, 韩广轩 (2015). 气温和降雨量对中国湿地生态系统CO₂交换的影响. *应用生态学报*, 26, 2978–2990.]
- Deutsch ES, Bork EW, Willms WD (2010). Soil moisture and plant growth responses to litter and defoliation impacts in parkland grasslands. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 135, 1–9.
- Dugas WA, Heuer ML, Mayeux HS (1999). Carbon dioxide fluxes over bermudagrass, native prairie, and sorghum. *Agricultural and Forest Meteorology*, 93, 121–139.
- Dyksterhuis EJ, Schmutz EM (1947). Natural mulches or litter of grasslands—With kinds and amounts on a southern prairie. *Ecology*, 28, 163–179.
- Falge E, Baldocchi D, Tenhunen J, Aubinet M, Bakwin P, Bernbigier P, Bernhofer C, Burba G, Clement R, Davis KJ, Elbers JA, Goldstein AH, Grelle A, Granier A, Guðmundsson J, Hollinger D, Kowalski AS, Katul G, Malhi Y, Meyers T, Monson RK, Munger JW, Oechel W, Paw UKT, Pilegaard K, Rannik Ü, Rebmann C, Suyker A, Valentini R, Wilson K, Wof S (2002). Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 53–74.
- Frank AB, Dugas WA (2001). Carbon dioxide fluxes over a northern, semiarid, mixed-grass prairie. *Agricultural and Forest Meteorology*, 108, 317–326.
- Haussler S, Kabzems R (2005). Aspen plant community response to organic matter removal and soil compaction. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 2030–2044.
- Heady HF (1956). Changes in a California annual plant community induced by manipulation of natural mulch. *Ecology*, 37, 798–812.
- Hunt JE, Kelliher FM, McSeveny TM, Byers JN (2002). Evaporation and carbon dioxide exchange between the atmosphere and a tussock grassland during a summer drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 111, 65–82.
- Knapp AK, Seastedt TR (1986). Detritus accumulation limits productivity of tallgrass prairie. *Bioscience*, 36, 662–668.
- Li HS, Wang JS, Zhao XH, Kang FF, Zhang CY, Liu X, Wang N, Zhao B (2014). Effects and its sustained effect of simulated nitrogen deposition on soil respiration in *Pinus tabulaeformis* forests in the Taiyue Mountain, China. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 857–866. [李化山, 汪金松, 赵秀海, 康峰峰, 张春雨, 刘星, 王娜, 赵博 (2014). 模拟氮沉降下去除凋落物对太岳山油松林土壤呼吸的影响. *生态学杂志*, 34, 857–866.]
- Li SG, Asanuma J, Eugster W, Kotani A, Liu JJ, Urano T, Oikawa T, Davaa G, Oyunbaatar D, Sugita M (2005). Net ecosystem carbon dioxide exchange over grazed steppe in central Mongolia. *Global Change Biology*, 11, 1941–1955.
- Liu LL, King JS, Giardina CP (2005). Effects of elevated concentrations of atmospheric CO₂ and tropospheric O₃ on leaf litter production and chemistry in trembling aspen and paper birch communities. *Tree Physiology*, 25, 1511–1522.
- Matsushima M, Chang SX (2006). Vector analysis of understory competition, N fertilization, and litter layer removal effects on white spruce growth and nutrition in a 13-year-old plantation. *Forest Ecology and Management*, 236, 332–341.
- Niu S, Wu M, Han Y, Xia J, Li L, Wan S (2008). Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytologist*, 177, 209–219.
- Niu S, Yang H, Zhang Z, Wu M, Lu Q, Li L, Han X, Wan S

- (2009). Non-additive effects of water and nitrogen addition on ecosystem carbon exchange in a temperate steppe. *Ecosystems*, 12, 915–926.
- Norby RJ, Cotrufo MF, Ineson P, O'Neill EG, Canadell JG (2001). Elevated CO₂, litter chemistry, and decomposition: A synthesis. *Oecologia*, 127, 153–165.
- Oberbauer SF, Tweedie CE, Welker JM, Fahnestock JT, Henry GHR, Webber PJ, Hollister RD, Walker MD, Kuchy A, Elmore E, Starr G (2007). Tundra CO₂ fluxes in response to experimental warming across latitudinal and moisture gradients. *Ecological Monographs*, 77, 221–238.
- Patrick LB, Fraser LH, Kershner MW (2008). Large-scale manipulation of plant litter and fertilizer in a managed successional temperate grassland. *Plant Ecology*, 197, 183–195.
- Piao SL, Fang JY, He JS, Xiao Y (2004). Spatial distribution of grassland biomass in China. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 491–498. [朴世龙, 方精云, 贺金生, 肖玉 (2004). 中国草地植被生物量及其空间分布格局. 植物生态学报, 28, 491–498.]
- Pierson FB, Spaeth KE, Weltz MA, Carlson DH (2002). Hydrologic response of diverse western rangelands. *Journal of Range Management*, 55, 558–570.
- Ruprecht E, Szabó A (2012). Grass litter is a natural seed trap in long-term undisturbed grassland. *Journal of Vegetation Science*, 23, 495–504.
- Sayer EJ, Tanner EVJ (2010). A new approach to trenching experiments for measuring root-rhizosphere respiration in a lowland tropical forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 347–352.
- Sayer EJ, Tanner EVJ, Lacey AL (2006). Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and meso-arthropod abundance in a tropical moist forest. *Forest Ecology and Management*, 229, 285–293.
- Wang GJ, Tian DL, Yan WD, Zhu F, Xiang WH, Liang XC (2009). Effects of aboveground litter exclusion and addition on soil respiration in a *Cunninghamia lanceolata* plantation in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 739–747. [王光军, 田大伦, 闫文德, 朱凡, 项文化, 梁小翠 (2009). 改变凋落物输入对杉木人工林土壤呼吸的短期影响. 植物生态学报, 33, 739–747.]
- Wang J, Zhao ML, Walter W, Han GD, Gao XL, Wu YS (2013). Productivity responses of different functional groups to litter removal in typical grassland of Inner Mongolia. *Acta Prataculturae Sinica*, 22, 31–38. [王静, 赵萌莉, Walter Willms, 韩国栋, 高新磊, 武玉山 (2013). 内蒙古典型草原不同功能群生产力对凋落物去除的响应. 草业学报, 22, 31–38.]
- Wang J, Zhao ML, Willms W, Wang ZW, Han GD (2010). Productivity responses of different functional groups to litter addition in typical grassland of Inner Mongolia. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 907–914. [王静, 赵萌莉, Walter Willms, 王忠武, 韩国栋 (2010). 内蒙古典型草原不同功能群生产力对凋落物添加的响应. 植物生态学报, 34, 907–914.]
- Waring RH, Schlesinger WH (1985). *Forest Ecosystems. Concepts and Management*. Academic Press, Orlando, USA.
- Weaver JE, Rowland NW (1952). Effects of excessive natural mulch on development, yield, and structure of native grassland. *Botanical Gazette*, 114, 1–19.
- Wu H, Ye BS, Wu JK, Li M, Qin J, Wang XY, Wang J (2013). Observations and study on the CO₂ flux in an alpine meadow ecosystem in the upper reaches of the Shule River Basin. *Acta Prataculturae Sinica*, 22(4), 18–26. [吴颢, 叶柏生, 吴锦奎, 李曼, 秦甲, 王晓云, 王杰 (2013). 疏勒河上游高寒草甸生态系统CO₂通量观测研究. 草业学报, 22(4), 18–26.]
- Xia J, Niu S, Wan S (2009). Response of ecosystem carbon exchange to warming and nitrogen addition during two hydrologically contrasting growing seasons in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 15, 1544–1556.
- 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, 10.
- Xu S, Liu LL, Sayer EJ (2013). Variability of above-ground litter inputs alters soil physicochemical and biological processes: A meta-analysis of litterfall-manipulation experiments. *Biogeosciences*, 10, 7423–7433.
- Xue L, Shi XL, Feng HF, Fu JD, Zheng WG, Tian XQ (2009). Effects of litter in *Pinus caribaea* stands on runoff and nitrogen and phosphorus losses. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 878–884. [薛立, 史小玲, 冯慧芳, 傅静丹, 郑卫国, 田雪琴 (2009). 加勒比松林凋落物对地表径流和氮、磷流失的影响. 植物生态学报, 33, 878–884.]
- Zhang H, Xiao Y, Liu XZ, Yan JH (2014). Effects of litter treatments on CO₂ emission at forest floor. *Ecology and Environmental Sciences*, 23, 406–414. [张颢, 肖崑, 刘兴诏, 闫俊华 (2014). 凋落物处理对森林地表CO₂通量的影响及其调控机理. 生态环境学报, 23, 406–414.]
- Zhang WL, Chen SP, Miao HX, Lin GH (2008). Effects in carbon flux of conversion of grassland steppe. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1301–1311. [张文丽, 陈世苹, 苗海霞, 林光辉 (2008). 开垦对克氏针茅草地生态系统碳通量的影响. 植物生态学报, 32, 1301–1311.]
- Zhao MS, Running SW (2010). Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 329, 940–943.

责任编辑: 石培礼 责任编辑: 王 葳



扫码加入读者圈
听语音, 看问答