

DOI:10.11829/j.issn.1001-0629.2016-0094

梁茂伟,梁存柱,白雪,苗百岭,王英舜,包桂荣,王譞.一年生植物功能群对放牧草原生物量和土壤呼吸的影响.草业科学,2016,33(12):2407-2417.

Liang M W, Liang C Z, Bai X, Miao B L, Wang Y S, Bao G R, Wang X. Effects of annual plant functional group on biomass and soil respiration in a grazing community of a typical steppe grassland. Pratacultural Science, 2016, 33(12): 2407-2417.

一年生植物功能群对放牧草原生物量和土壤呼吸的影响

梁茂伟¹, 梁存柱¹, 白雪¹, 苗百岭^{1,2}, 王英舜³, 包桂荣⁴, 王譞¹

(1.内蒙古大学生命科学学院, 内蒙古 呼和浩特 010021; 2.内蒙古自治区气象科学研究所, 内蒙古 呼和浩特 010051;
3.内蒙古自治区锡林浩特国家气候观测台, 内蒙古 锡林浩特 026000; 4.内蒙古民族大学农学院, 内蒙古 通辽 028000)

摘要:作为草原群落重要层片的一年生植物功能群,在湿润季节和年份高度发育补偿群落生物量、维持放牧草原生态系统稳定,但尚不清楚一年生植物功能群通过这一补偿方式如何补偿群落地上/地下生物量和影响土壤呼吸。基于2012年和2013年内蒙古锡林郭勒大针茅(*Stipa grandis*)+羊草(*Leymus chinensis*)典型草原两个放牧强度试验样地群落地上/地下生物量、土壤呼吸及相关环境因子的测定。研究表明,1)一年生植物功能群对群落生产力的补偿作用及生长季土壤呼吸累积量在湿润年份(2012年)均大于干旱年份(2013年);且在中度放牧处理中均显著大于轻度放牧处理($P<0.05$);2)土壤呼吸与一年生植物功能群地上、地下生物量、土壤5 cm温度和土壤0-10 cm含水率均具有极显著正相关关系($P<0.001$)。由此表明,当放牧降低了草原群落多年生功能群生物量时,一年生植物功能群在湿润季节和年份可补偿群落生产力、促进土壤呼吸排放速率,进而影响草原生态系统碳循环过程。

关键词:土壤呼吸;一年生植物功能群;地上生物量;地下生物量;补偿作用;放牧;草原

中图分类号:S812;Q945.79 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-0629(2016)12-2407-11*

Effects of annual plant functional group on biomass and soil respiration in a grazing community of a typical steppe grassland

Liang Mao-wei¹, Liang Cun-zhu¹, Bai Xue¹, Miao Bai-ling^{1,2},
Wang Ying-shun³, Bao Gui-rong⁴, Wang Xuan¹

(1.College of Life Sciences, Inner Mongolia University, Huhhot 010021, China;

2.Xilinhot National Climate Observing Station, Xilinhot 026000, China;

3.Meteorological Research Institute of Inner Mongolia, Huhhot 010051, China;

4.College of Agriculture, Inner Mongolia University for the Nationalities, Tongliao 028000, China)

Abstract: As a critical synusia in steppe grasslands, annual plant functional groups can compensate for changes in community biomass and maintain its stability in wet seasons and across years. This compensation should be evident because they are more sensitive to precipitation than perennial plant functional groups, especially in grazing communities with low biomass of perennial plant functional groups. However, it is not clear how the compensation effects of the annual plant functional groups improve productivity and affect soil respiration (Rs) in grazing areas in the steppe. We conducted a 2-year grazing experiment, including light-grazing (L) and moderate-grazing (M) treatments, in a typical steppe in Inner Mongolia in 2012 and 2013. Above-ground biomass

* 收稿日期:2016-02-29 接受日期:2016-07-01

基金项目:国家自然科学基金项目“内蒙古退化草原碳库特征及其形成机理的整合研究”(31160476);中国气象局气候变化专项项目“气候变化对锡林郭勒典型草原畜牧业的影响及适应技术研究”(CCSF201522)

第一作者:梁茂伟(1990-),男,内蒙古丰镇人,在读博士生,主要从事草地生态学和植被生态学研究。E-mail:adoleung@imu.edu.cn

通信作者:梁存柱(1964-),男,内蒙古丰镇人,教授,博士,主要从事植被生态学研究。E-mail: bilcz@imu.edu.cn

(AGB), under-ground biomass (UGB), Rs, and environmental factors were monitored during the growing season. We found that: 1) either compensation of the annual plant functional groups occurred in the AGB and UGB, or Rs was higher in the wet year (2012) than in the dry year (2013); 2) both compensation effects in the annual plant functional groups in the AGB and UGB and Rs were significantly greater in moderate-grazing than light-grazing; 3) Rs was positively correlated with both the AGB and UGB of the annual plant functional groups, as well as with soil temperature and moisture ($P < 0.001$). This study showed that grazing utilization decreased biomass of the perennial plant functional groups, and the annual plant functional groups dramatically developed in wet seasons and years to compensate for loss in community biomass to improve productivity and maintain ecosystem stability, which as a principal biotic mechanism that affects the ecosystem carbon cycle in grasslands.

Key words: soil respiration; annual plant functional groups; above-ground biomass; under-ground biomass; compensation; grazing; steppe grassland

Corresponding author: Liang Cun-zhu E-mail: bilcz@imu.edu.cn

碳循环是地球上主要的生物地球化学循环之一^[1],其中土壤呼吸是陆地生态系统碳循环中最重要的一环^[2-3]。天然草地作为全球分布面积最大的陆地生态系统,80%的碳贮存在地下土壤库中^[4],因此土壤呼吸的动态将显著影响草地生态系统的碳储量^[5]。

草原生态系统土壤呼吸主要是指土壤中产生CO₂的所有代谢过程,包括土壤微生物呼吸、活根系呼吸、土壤动物呼吸和含碳物质的化学氧化作用,其季节动态主要受温度和水分及二者间配置的影响,并且因群落类型和地理位置的不同而异^[6]。其中植物根系呼吸和土壤微生物呼吸是草地生态系统土壤呼吸的主要组成部分。采用根系生物量梯度外推法在北美高草草原群落测得根系呼吸占土壤总呼吸的比例为40%^[7]。采用除去根系法在澳大利亚一个多年生栽培草地测得根系呼吸量占土壤总呼吸量的53%^[8]。Raich和Tufekcioglu^[9]结合多数试验的测定结果,并对各种因素加以考虑,估计草原群落根系呼吸量占土壤总呼吸量的比例在17%~40%。采取根系生物量外推法在内蒙古典型草原测得根系呼吸占土壤总呼吸的15%~37%,平均为24%^[10],并发现植物根系和土壤微生物呼吸速率及其季节变化主要受土壤温度和水分条件的控制^[11]。在相同区域的研究结果还表明,根系呼吸对土壤呼吸的贡献约为37%^[12];对锡林河流域3个草原群落的研究发现,根系呼吸占土壤呼吸的比例大多介于40%~50%^[13]。可见,草原群落地下根系对草原生态系统土壤呼吸的贡献十分突出。

近年来,我国草地生态系统土壤呼吸研究十分活跃,在土壤呼吸动态及影响因子等领域取得了诸多研究成果^[14-16]。但是针对放牧对天然草地土壤呼吸的影响,存在较多争议。在高山、高寒草甸的研究表明,放

牧促进土壤CO₂排放^[17-18];类似的研究结果在内蒙古草甸草原^[19-20]、荒漠草原^[21]和科尔沁沙质草原^[22]均得到验证。但在内蒙古典型草原的研究结果却表明,放牧对土壤呼吸速率影响不大^[10],可能因为放牧对草地土壤呼吸的影响主要与群落类型和放牧强度有关^[23],也可能是家畜采食、踩踏和排泄等活动间接影响群落生物和非生物因素,进而引起草地生态系统土壤呼吸发生改变^[24]。可见放牧对土壤呼吸的影响并不是简单的促进或者抑制,其表现较为复杂。

在干旱与半干旱区的草原生态系统,群落中往往存在恒有的一年生植物功能群或一年生植物层片^[25],特别在多雨的季节或年份高度发育^[26]。通常放牧会导致草原群落建群种(多年生植物功能群)生物量的降低,但由于放牧削弱了建群种层片的竞争优势,又未抑制一年生植物层片的发育^[27],从而使一年生植物功能群充分利用相对“过剩”的空间和养分资源而发育良好,补偿群落地上与地下生物量^[26-29],维持群落的稳定性^[27,30]。然而,放牧群落中一年生植物功能群的补偿作用对草原生态系统碳循环的影响机制尚不是很明确。为此,本研究以内蒙古典型草原大针茅(*Stipa grandis*) + 羊草(*Leymus chinensis*)群落为研究对象,分别在2012和2013年植物生长季,监测两个放牧梯度群落土壤呼吸、地上和地下总生物量、多年生草本功能群生物量和一年生草本功能群生物量的动态,探讨一年生植物功能群在放牧群落中补偿群落生物量、维持草原生态系统稳定性的作用机理,及其对草原生态系统碳循环的影响机制。这一研究有助于深入认识一年生植物功能群在维持草原生态系统稳定性过程中的重要作用,同时对草地管理具有一定的指导意义。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

试验样地设于内蒙古锡林浩特市国家气候观象台生态监测样地(44°08' N, 116°19' E, 海拔 1 129 m)。气候为典型的大陆性气候,年平均降水量为 300 mm,主要集中在 6 月—9 月植物生长季阶段;年平均气温 3℃,最高气温 31.8℃,最低气温-34.9℃,≥10℃的年积温为 2 700.5℃·d;土壤类型为栗钙土^[31-32]。植物群落为大针茅(*Stipa grandis*) + 羊草(*Leymus chinensis*)典型草原,群落中一年生植物功能群主要为刺穗藜(*Chenopodium aristatum*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、虎尾草(*Chloris virgata*)和画眉草(*Eragrostis pilosa*)等,但在不同的年份和季节物种组成及生物量变异很大。2012 年 5 月—9 月植物生长季降水量为 434.9 mm,年总降水量约 520 mm,显著高于多年平均值(300 mm),划分为丰水年,即多雨年份;2013 年 5 月—9 月植物生长季降水量为 234.7 mm,年总降水量约为 270 mm,稍低于多年平均值(300 mm),划分为少雨年份^[33-34]。

1.2 试验样地选择

试验样地设在自然放牧区域内,选择两个放牧强度群落,由畜群点辐射状设置放牧样地,通过观察并根据样地距离棚圈的远近^[27,35]和群落当中建群种的地上生物量^[36]划分为中度放牧利用和轻度放牧利用强度样地,分别命名为“中度利用样地(moderate grazing, M)”和“轻度利用样地(light grazing, L)”^[19,37]。两个样地地形等生境条件基本一致,相距 50~100 m,连续两年均在同一区域测定。

1.3 测定方法

1.3.1 土壤呼吸测定 采用 LI-8100 土壤 CO₂ 分析仪(LI-COR, Lincoln, NE, USA)连接 PVC 土壤呼吸监测环进行土壤呼吸的测定。每一年度第 1 次试验测定前,将 PVC 土壤呼吸监测环(直径为 10 cm;高度为 7 cm)钉入土壤当中,地上部分预留 2 cm,每次监测前一天进行检查,确保环内无植物,若有则齐地面剪除地上部分,直到当年试验结束取出,分别设置 5 个重复。每个日动态监测都在当日 06:00 到次日 06:00 之间进行 24 h 动态测定,均监测 12 轮,每轮时间间隔 2 h。每次测定,仪器自动测量土壤呼吸值,单位为 $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 。2012 年度监测的时间分别为 7 月 27—28 日、8 月 5—6 日和 9 月 8—9 日,共 3 次;2013 年度监测的具体时间分别为 5 月 12—13 日、6 月 21—22 日、7 月 16—17 日、8 月 16—17 日和 9 月 16—

17 日,共 5 次。

1.3.2 生物量测定 群落地上生物量(above ground biomass, AGB)采用收割法,分种测定其高度、丛幅、株丛数和生物量;样方面积为 1 m×1 m,10 个重复,取样后当晚称取每个物种的鲜重,之后置于 65℃ 鼓风机烘箱烘烤 24 h,烘干后称取其干重。群落地下生物量(under ground biomass, UGB)使用根钻分层取样,直径为 7 cm;在地上生物量的样方取样后,斜对角钻取两钻合二为一,10 次重复;分层为地下 0—5、5—10、10—20、20—30、30—40、40—50 和 50—70 cm。取样后将土柱放在 0.2 mm 网眼的纱网袋里,用水冲洗干净,置于 65℃ 的烘箱中烘干称重,地下生物量统计时不区分死根与活根。地上生物量和地下生物量观测日期为同一天,均在土壤呼吸动态监测的前一天。一年生植物功能群地下生物量根据其根冠比计算获得,一年生植物刺穗藜和猪毛菜平均值为 0.5,小禾草类平均值为 1.5^[38]。

1.3.3 环境因子测定 试验区域年平均降水、年平均气温数据来源于试验样地所在的锡林浩特国家气候观象台,地下 5 cm 土壤温度(temperature of soil, TS 5 cm)使用 LI-8100 8100 土壤 CO₂ 分析仪自带的温度探头监测,土壤 10 cm 含水率(water content of soil, WS 10 cm)使用 TRIME-PICO64(Time domain Reflectometry with Intelligent MicroElements)土壤水分测定仪监测,均设置 5 个重复。

1.4 数据处理与计算

数据分析与处理应用 Excel 2013、SPSS 19.0 和 Sigmaplot 12.0 完成。采用 *t* 检验、单因素方差分析(One-way ANOVA)和 LSD 最小显著差异分析法对数据进行分析。相关性分析用 Person 相关。

2 结果

2.1 不同放牧强度群落地上生物量动态

2012 年多雨年份两个放牧利用强度群落的地上生物量均显著高于 2013 年的($P < 0.05$)(表 1)。2012 年度,群落地上生物量的峰值均出现在 8 月份(图 1),中度利用群落各月份的总地上生物量显著高于轻度利用群落(表 1),但中度利用群落一年生植物功能群平均地上生物量为 230.21 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,占群落地上总生物量 2/3 多,多年生草本功能群平均地上生物量仅为 62.96 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ (图 2);轻度利用群落一年生功能群地上生物量为 46.16 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,仅占群落总地上生物量的 1/4 左右,大针茅 + 羊草平均地上生物量较高,为 141.76 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。2012 年度一年生植物功能群物种主

要由刺穗藜和猪毛菜的一年生植物组成。由此可见,去除一年生植物功能群,轻度利用群落各月份多年生草本地上生物量仍显著高于中度利用群落($P < 0.05$) (图2)。

2013年度,少雨年份,中度和轻度利用群落的总地上生物量较低,且不管是总地上生物量还是去除一年生植物功能群的多年生草本地上生物量,轻度利用群落6月、8月和9月显著高于中度利用群落($P <$

0.05)(图1、图2)。一年生植物功能群地上生物量在中度利用群落当中占群落总生物量的比例仅约1/8,而在轻度利用群落当中几乎为0。2013年度一年生功能群主要物种由狗尾草、虎尾草和画眉草等小禾草组成。

2.2 不同放牧强度群落地下生物量动态

2012年度,中度利用群落的地下生物量(0-70 cm总值)显著高于轻度利用群落($P < 0.05$) (表1)。

表1 2012和2013年不同放牧强度下群落地上、地下生物量及一年生植物功能群地上、地下生物量和土壤呼吸特征

Table 1 Characteristics of community above-ground and under-ground biomass, above-ground and under-ground biomass in terms of annual plants functional group, and soil respiration of community under different grazing intensities in 2012 and 2013

年份 Year	利用类型 Type of utilization	地上生物量 Above-ground biomass/ $g \cdot m^{-2}$	地下生物量 Under-ground biomass/ $g \cdot m^{-2}$	土壤呼吸 Soil respiration/ $\mu mol \cdot (m^2 \cdot s)^{-1}$	一年生植物功能群生物量 Annual plants functional group biomass/ $g \cdot m^{-2}$	
					地上部 Above ground	地下部 Under ground
					2012	中度 moderate grazing
	轻度 light grazing	212.16 ± 62.09 bA	1 767.7 ± 90.29 bB	2.35 ± 0.09 bA	46.16 ± 25.24 bA	23.08 ± 5.22 bA
2013	中度 moderate grazing	64.43 ± 5.41 bB	2 607.8 ± 118.09 aA	1.37 ± 0.04 aB	7.52 ± 4.33 aB	11.28 ± 4.33 aB
	轻度 light grazing	112.02 ± 9.93 aB	2 350.5 ± 84.71 aA	1.07 ± 0.04 bB	0.02 ± 0.11 bB	0.03 ± 0.03 bB

注:同列不同小写字母表示同一年内不同利用类型间差异显著($P < 0.05$),同列不同大写字母表示相同利用类型年际间差异显著($P < 0.05$)。

Note: Different lower case letters within the same column for the same year indicate significant differences among different utilization types at the 0.05 level, and different capital letters within the same column indicate significant differences within the same utilization between 2012 and 2013 at the 0.05 level.

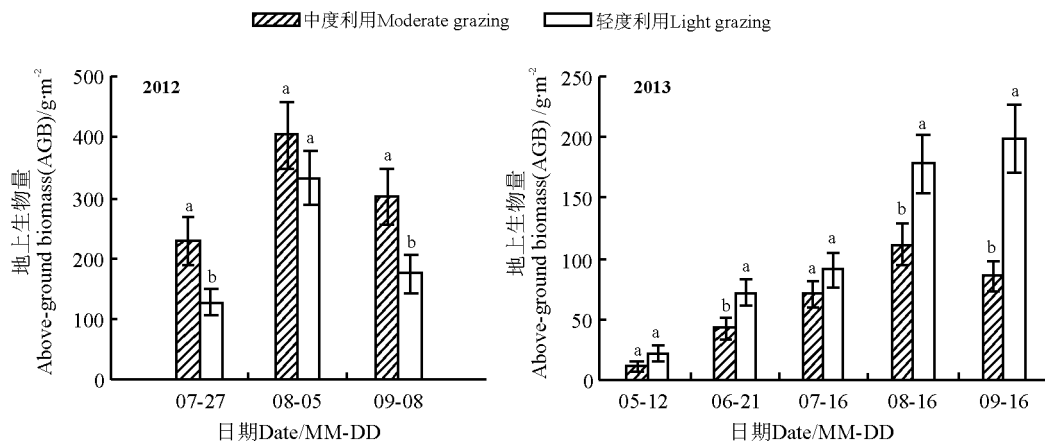


图1 2012和2013年不同放牧强度下总群落地上生物量的生长季动态

Fig.1 Seasonal growth dynamics of community above-ground biomass under different grazing intensities in 2012 and 2013

注:图中不同小写字母表示同一日期不同利用类型间差异显著($P < 0.05$)。下同。

Note: Different lower case letters the same date indicate significant difference among different utilization types at the 0.05 level. The same below.

2013 年轻度利用群落的地下生物量(0—70 cm 总值)显著高于 2012 年,年内植物生长季平均值与中度利用

无显著差异($P > 0.05$),仅在 6、8 和 9 月表现出显著差异($P < 0.05$),地下生物量峰值出现在 6 月份(图 3)。

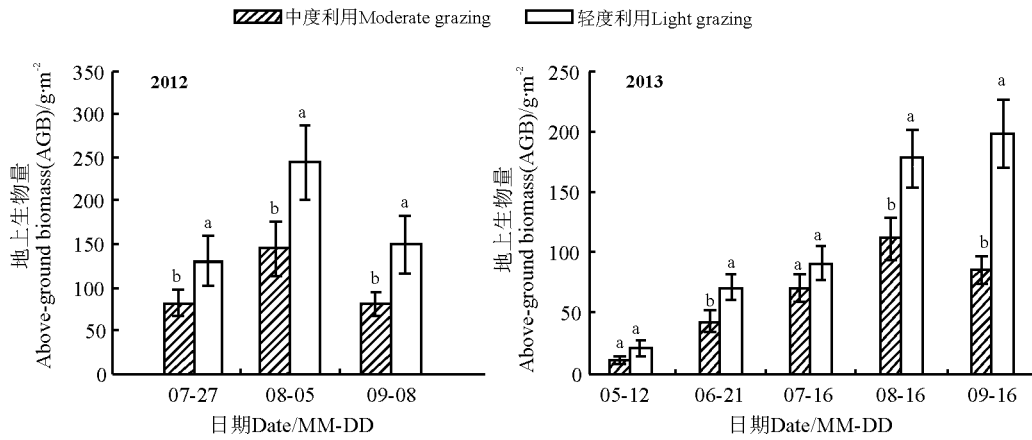


图 2 2012 和 2013 年不同放牧强度下多年生草本功能群地上生物量的生长季动态

Fig.2 Seasonal growth dynamics of grass community above-ground biomass under different grazing intensities in 2012 and 2013

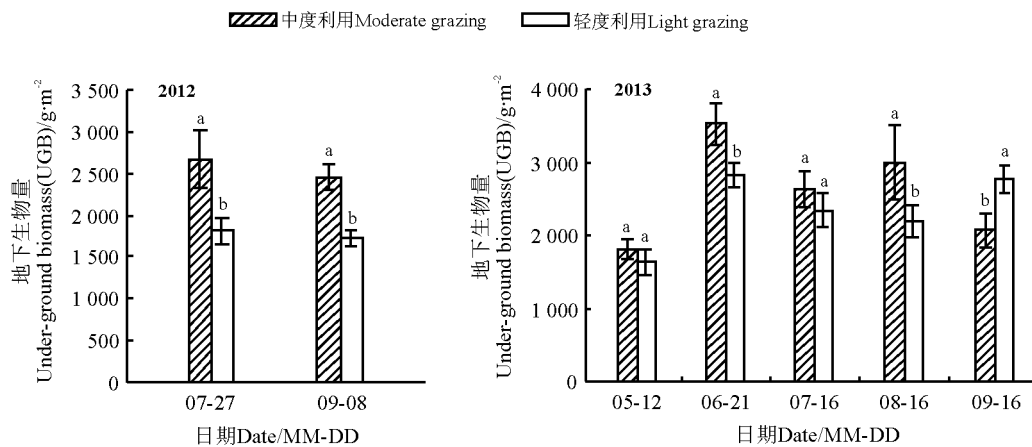


图 3 2012 和 2013 年不同放牧强度下群落地下(0—70 cm)生物量的生长季动态

Fig.3 Seasonal growth dynamics of community under-ground biomass under different grazing intensities in 2012 and 2013

一年生植物功能群地下生物量 2012 年中度和轻度利用群落分别 115.10 和 23.08 $g \cdot m^{-2}$, 2013 年分别为 11.28 和 0.03 $g \cdot m^{-2}$ (表 1)。在两年中,中度利用强度的一年生植物功能群地下生物量显著高于轻度利用群落($P < 0.05$),2012 年多雨年份的显著高于 2013 年少雨年份。而且,一年生植物功能群的地下生物量主要分布在地下 0—10 cm,并以活根系为主。

2.3 不同放牧强度群落土壤呼吸动态

2.3.1 土壤呼吸日动态 中度利用群落的土壤呼吸大于轻度利用群落($P < 0.05$),且 2012 年多雨年份日动态相同时段内的值均大于 2013 年少雨年份,年际间日动态波动趋势稍有差异。尽管两年均表现为单峰型曲线,但 2012 年峰值均出现在 13:00,而 2013 年最大

峰值均出现在 09:00;2012 年和 2013 年的最小值均出现在次日 05:00(图 4)。

2.3.2 土壤呼吸生长季动态 两个利用强度群落土壤呼吸速率年际间相同月份内差异较大。2012 年峰值均出现在 7 月份;最小值均为 9 月份所测得值;中度利用强度均显著大于轻度利用强度的土壤呼吸速率($P < 0.05$)。2013 年土壤呼吸值生长季动态基本为单峰曲线,中度利用峰值出现在 8 月份,轻度利用为 7 月份,最小值均出现在 9 月份;除 7 月份外,中度利用强度均显著大于轻度利用强度的土壤呼吸速率(图 5)。

2.4 一年生植物功能群对放牧群落土壤呼吸的影响 放牧群落的土壤呼吸速率与一年生植物功能群地

上、地下生物量的回归均是线性方程(地上, $R^2 = 0.2036, P < 0.001$; 地下, $R^2 = 0.1629, P < 0.001$), 即随一年生植物功能群地上、地下生物量的增大, 土壤呼

吸速率极显著增强(图6)。

放牧群落的土壤呼吸速率与一年生植物功能群地上生物量占总地上生物量的比例($R^2 = 0.2120, P <$

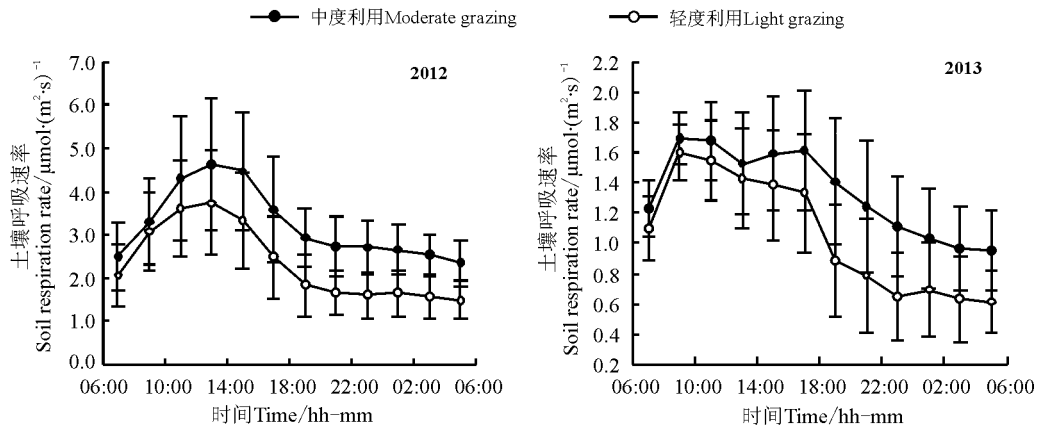


图4 2012和2013年不同放牧强度下群落土壤呼吸的日动态

Fig.4 Diurnal dynamics of soil respiration of community under different grazing intensities in 2012 and 2013

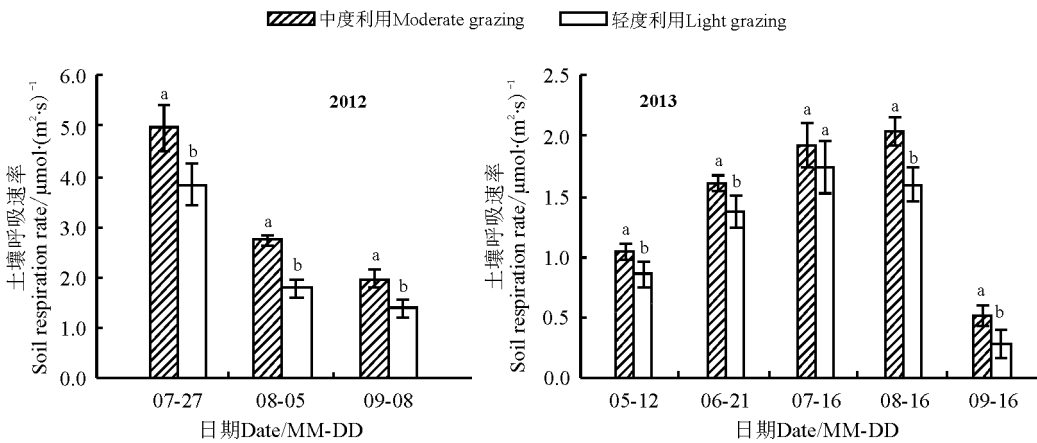


图5 2012和2013年不同放牧强度下总群落土壤呼吸的生长季动态

Fig.5 Seasonal growth dynamics of community soil respiration under different grazing intensities in 2012 and 2013

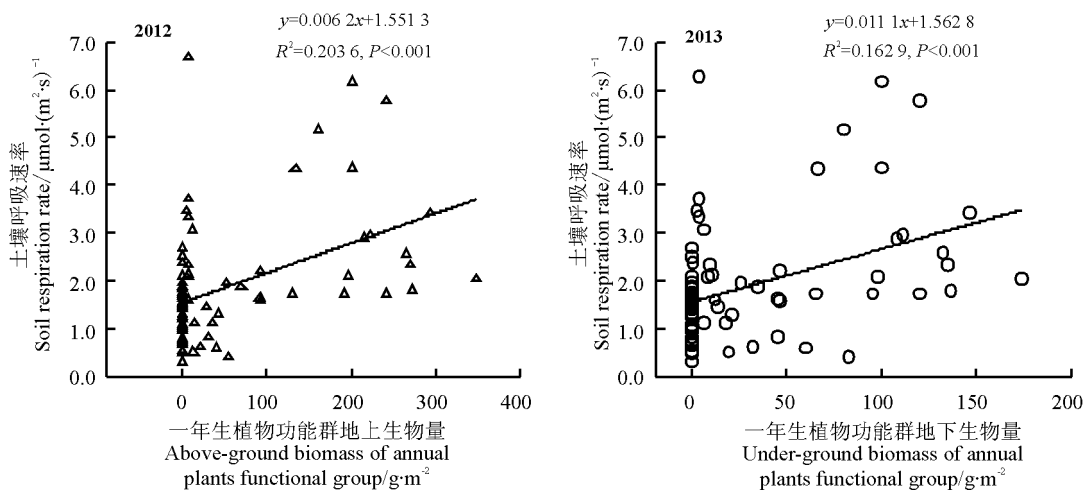


图6 放牧群落土壤呼吸与一年生植物功能群 AGB 和 BGB 的线性回归

Fig.6 Linear regression between soil respiration of grazing community and AGB and BGB for annual plants functional group

0.001)和地下生物量占 0—10 cm 地下生物量的比例 ($R^2=0.0678, P<0.05$)的回归均是线性方程,即随一年生植物功能群地上、地下生物量在群落中所占比例的增大,土壤呼吸速率显著增强(图 7)。

2.5 温、湿度环境因子对放牧群落土壤呼吸的影响

2012 年和 2013 年的植物生长季,两个群落的土

壤呼吸与地下 5 cm 土壤温度和地下 10 cm 土壤含水率存在极显著的正相关性($P<0.01$)。尽管草地受放牧影响,但不同利用强度的草地生态系统的土壤呼吸依然受温、湿度因子的控制,表现为随着温度的升高和土壤湿度的增加,土壤呼吸强度显著增加(图 8)。

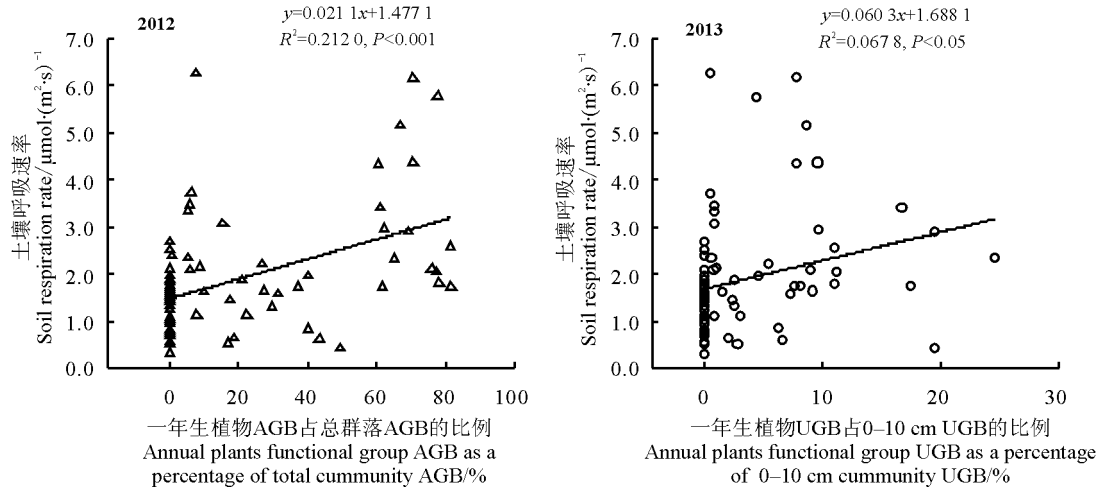


图 7 放牧群落土壤呼吸与一年生植物功能群 AGB 占总 AGB 的比例和 UGB 占 0—10 cm UGB 比例的线性回归

Fig.7 Linear regression between soil respiration of grazing community and annual plant functional group and UGB of total AGB and 0–10 cm UGB, respectively for annual plants functional group

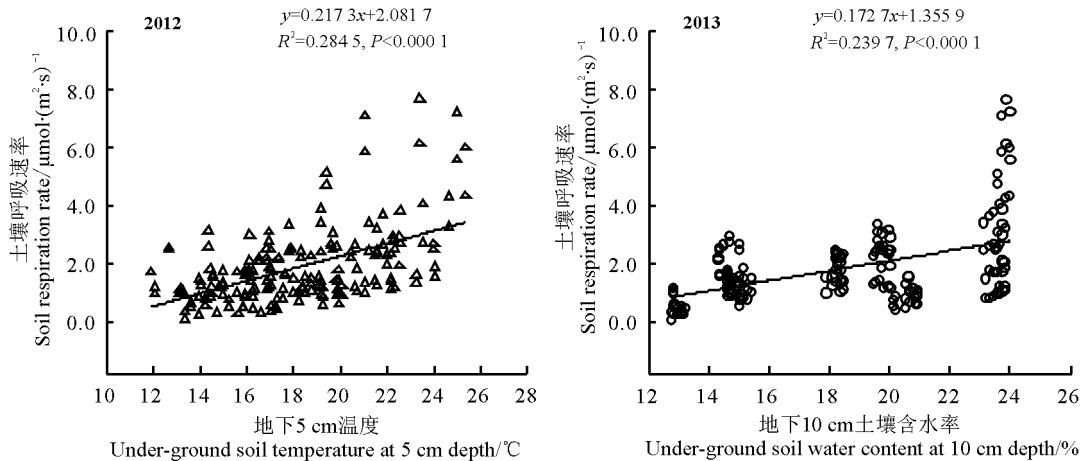


图 8 放牧群落土壤呼吸与土壤温度和土壤含水率的线性回归

Fig.8 Linear regression between soil respiration of grazing community and soil temperature and soil water content

3 讨论与结论

3.1 一年生植物功能群对放牧群落地上生物量的补偿

在内蒙古典型草原区,通常认为重度退化草地为冷蒿 (*Artemisia frigida*)、糙隐子草 (*Cleistogenes squarrosa*) 群落,中度退化草地为冰草 (*Agropyron cristatum*) 等群落,轻度或未退化群落为羊草或大针茅群落,群落的优势种均发生了更替^[28-29,36],本研究试

验样地的群落优势种均未发生变化,仅多年生优势物种生物量下降,可能是由于短期高强度的放牧所导致,所以本研究的中度放牧和轻度放牧仅代表两个不同放牧利用强度群落,并未表现出典型的群落退化特征^[29,36]。

典型草原一年生植物功能群是适应于季节降水的不稳定层片,由于典型草原退化群落多年生草本植物盖度和生物量均较低,群落有相对“过剩”的空间与养

分资源,在多雨的季节或年份,一年生植物功能群发育良好,而正常群落,由于资源已被多年生草本群落较充分的利用,即使降水较多,一年生植物功能群也不会很发达^[26-28]。因此,在 2012 年降水量较大的情况下,一年生植物在群落组成中占据很大一部分,在中度利用群落中占 78.52%、在轻度利用群落中占 24.56%,因而表现为中度利用的群落总地上生物量反而高于轻度利用群落。2013 年降水较少,接近正常年份,群落一年生植物功能群不发育,群落总生物量基本反映了放牧利用梯度的特点。包括一年生植物功能群在内的草原生态系统不同功能群之间具有相互补偿效应,是导致草原群落具有相对稳定性的重要机制^[30]。

3.2 一年生植物功能群对放牧群落地下生物量的补偿

一年生植物功能群多为“短命型”的浅根系植物,集中分布于 0—10 cm 浅层土壤,而且多为活根系^[25,38]。基于典型草原群落地下生物量的动态监测发现,在不区分活、死根系的情况下,群落地下生物量(0—70 cm)约为 $2\ 344.72\ \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ ^[39]。依据典型草原 18 个样点群落地下生物量的调查得出,活根系的地下生物量(0—50 cm)约为 $688.90\ \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,可见典型草原群落中活根系的生物量约占总生物量近 30%,而且地下 0—10 cm 生物量占群落总地下生物量的 50%左右^[40]。在放牧草原中,这一比重超过 80%(不区分活、死根),并随放牧强度的增加而增大^[37]。本研究也发现,中度利用群落地下 0—10 cm 生物量占总地下生物量的近 50%,轻度利用群落为 40%左右。由此推算 2012 年多雨年份中度利用群落地下 0—10 cm 活根系生物量约为 $340.30\ \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,一年生植物功能群地下生物量约为 $115.10\ \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,对地下 0—10 cm 活根系生物量的补偿近 30%;而轻度利用群落为 $220.30\ \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,一年生植物功能群地下生物量约为 $23.10\ \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,补偿效应较小。但是,2013 年少雨年份,地下 0—10 cm 活根系生物量分别为 362.50 和 $301.50\ \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,一年生植物功能群地下生物量分别为 11.28 和 $0.03\ \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,补偿效应均很小。另外,前苏联学者在不同放牧梯度下对横跨半干旱至半湿润地区的草原研究表明,放牧降低总群落地下生物量,但是未放牧对照组显著低于中度放牧组,而且在雨水丰富的季节和年份,随放牧率增大表现为增加的趋势^[41]。这进一步印证了因年内季节性和年际间降水的增加促使一年生植物功能群发育,补充了群落地下生物量。

3.3 一年生植物功能群对放牧群落土壤呼吸影响

草地生态系统土壤根系呼吸占土壤总呼吸的

40%~50%^[7-9],在典型草原的研究中也发现放牧群落的土壤呼吸受群落地下生物量的显著影响^[10,12-13]。本研究中,2012 年和 2013 年中度利用群落的总地下生物量(0—70 cm)均大于轻度利用群落,因此土壤呼吸速率也均高于轻度利用。其中,放牧群落的土壤呼吸值与一年生植物功能群地下根量存在显著的正相关关系(图 7)。野外实测的草地群落土壤呼吸主要受 0—10 cm 活根系的影响,相对于轻度利用,中度利用的一年生植物功能群较发达,尤其是在多雨的 2012 年,一年生植物功能群在补偿地上生物量的同时,对地下生物量起到较大贡献,主要表现在对地下 0—10 cm 活根系生物量的补偿,而群落土壤呼吸当中的根系呼吸主要来源于植物活根系的呼吸,因此,一年生植物功能群通过对群落地下活根系生物量的补偿,影响群落根系呼吸,进而影响群落土壤呼吸。多雨年份,一年生植物功能群不仅在典型草原的退化群落较发达,在荒漠草原和草原化荒漠群落则更为发达^[25]。由于忽略了一年生植物功能群的作用,往往导致退化群落土壤呼吸表现出与放牧梯度的不一致性,有时土壤呼吸速率与放牧强度表现为负相关关系^[19-21],有时影响不大^[10],也有研究发现放牧促进土壤 CO_2 的排放^[17-18]。而本研究中则在多雨年份呈明显的正相关。另外,土壤微生物的种类和数量与植物根系的分布和数量紧密相关,也可能是影响群落土壤呼吸的重要生物因子之一^[42]。当然,放牧对草地土壤呼吸的影响较为复杂^[24],群落类型和放牧强度对其也有很大影响^[23],但不论放牧强度与群落类型如何,群落的地下生物量是影响群落土壤呼吸的重要因子。

3.4 土壤温、湿度对放牧群落土壤呼吸的影响

土壤水分也是影响微生物活性的重要环境因子,土壤水分主要通过对植物和微生物的生理活动、微生物的能量供应与分配等调节和控制气体的释放,实现对土壤呼吸影响的间接作用^[43-44]。草地生态系统土壤呼吸近 70%受控于土壤温湿度,土壤呼吸随温度升高而增加^[11];当水分因子成为胁迫因子时,与土壤含水率也有关系^[45-46]。本研究也发现两个利用类型的土壤呼吸速率对温湿度因子较为敏感,存在极显著正相关关系,与其他学者在典型草原上的研究结果基本一致^[10-45];另外,土壤呼吸年际间生长季趋势的差异可能主要是年际间水热因子分布的不均衡所导致的^[46],这也可能是本研究中土壤呼吸年际间波动趋势存在差异的原因之一。可见,即使在放牧利用过程,温、湿度因子依然对草地生态系统碳循环有一定的调控作用。

总之,本研究定位研究内蒙古典型草原大针茅+

羊草群落,通过揭示放牧群落中一年生植物功能群对地上、地下生物量的补偿以及对土壤呼吸的影响,得出:放牧群落的多年生草本植物地上生物量随放牧强度的增加而减少,但是由于一年生植物功能群在多雨的季节和年份对群落生物量的贡献较大,群落总生物量表现出与放牧梯度不一致的特征,从而维持群落稳定性;而且,放牧草原的土壤呼吸与一年生植物功能群

的地上、地下生物量和土壤温、湿度环境因子存在显著的正相关关系,当一年生植物功能群在多雨的季节和年份表现出较强的补偿效应时,致使放牧群落的土壤呼吸随放牧强度的增加而增加。这一研究清晰揭示了一年生植物层片在草原生态系统中的生态功能,阐明了放牧利用对草原生态系统碳循环的影响机制,同时为退化草原合理利用与保护提供了一定的科学依据。

参考文献 References:

- [1] Schlesinger W H, Bernhardt E S. Biogeochemistry: An Analysis of Global Change. Third Edition. New York: Academic Press, 2013: 135.
- [2] Graetz D. Changes in Land-use and Land Cover: A Global Perspective. In: Meyer W B, Turner B L. (eds). London: Cambridge University Press, 1994: 3-10.
- [3] Klein D A. Seasonal carbon flow and decomposer parameter relationships in the semiarid grassland soil. *Ecology*, 1977, 58(1): 184-190.
- [4] Lal R. Soil Carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, 2004, 304: 1623-1627.
- [5] Fang J Y, Yang Y H, Ma W H, Anwar M, Shen H H. Ecosystem carbon stocks and their changes in China's grasslands. *Science China: Life Sciences*, 2010, 53(7): 757-765.
- [6] Singh J S, Gupta S R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The Botanical Review*, 1977, 43(4): 449-528.
- [7] Kucera C L, Kirkham D R. Soil respiration studies in tall-grass prairie in Missouri. *Ecology*, 1971, 52(5): 912-915.
- [8] Robertson F A, Meyers R J K, Saffigna P G. Respiration from soil and litter in a sown perennial grass pasture. *Australian Journal of Soil Research*, 1995, 33(1): 167-178.
- [9] Raich J W, Tufekcioglu A. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 71-90.
- [10] 李凌浩, 韩兴国, 王其兵, 陈全胜, 张焱, 杨晶, 白文明, 宋世环, 邢雪荣, 张淑敏. 锡林河流域一个放牧草原群落中根系呼吸占土壤总呼吸比例的初步估计. *植物生态学报*, 2002, 26(1): 29-32.
Li L H, Han X G, Wang Q B, Chen Q S, Zhang Y, Yang J, Bai W M, Song S H, Xing X R, Zhang S M. Separating root and soil microbial contributions to total soil respiration in a grazed grassland in the Xilin river basin. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(1): 29-32. (in Chinese)
- [11] 李凌浩, 王其兵, 白永飞, 周广胜, 邢雪荣. 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*, 2000, 24(6): 680-686.
Li L H, Wang Q B, Bai Y F, Zhou G S, Xing X R. Soil respiration of a *Leymus chinensis* grassland stand in the Xilin river basin as affected by over-grazing and climate. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(6): 680-686. (in Chinese)
- [12] Jia B J, Zhou G S, Wang F Y, Wang Y H, Yuan W P, Zhou L. Partitioning root and microbial contributions to soil respiration in *Leymus chinensis* populations. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(4): 653-660.
- [13] 刘立新, 董云社, 齐玉春. 锡林河流域生长季节不同草地类型根系呼吸特征研究. *环境科学*, 2006, 27(12): 2376-2381.
Liu L X, Dong Y S, Qi Y C. Study on the free-grazed steppes root respiration of growing season in the Xilin river basin, China. *Environmental Science*, 2006, 27(12): 2376-2381. (in Chinese)
- [14] 鲍芳, 周广胜. 中国草原土壤呼吸作用研究进展. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 713-726.
Bao F, Zhou G S. Review of research advances in soil respiration of grassland in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(6): 713-726. (in Chinese)
- [15] Huang N, He J S, Niu Z. Estimating the spatial pattern of soil respiration in Tibetan alpine grasslands using Landsat TM images and MODIS data. *Ecological Indicators*, 2013, 26(3): 117-125.
- [16] Qi Y C, Liu X C, Dong Y S, Peng Q, He Y T, Sun L J, Jia J Q, Cao C C. 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 Environment Sciences*, 2014, 26(4): 834-845.

- [17] 高永恒.不同放牧强度下高山草甸生态系统碳氮分布格局和循环过程研究.北京:中国科学院博士学位论文,2007.
Gao Y H.Study on carbon and nitrogen distribution pattern and cycling process in an alpine meadow ecosystem under different grazing intensity.PhD Thesis,Beijing;Chinese Academy of Sciences,2007.(in Chinese)
- [18] 田林卫,周华坤,刘泽华,魏晴,姚步青,王文颖,赵新全.高寒草甸区不同生境土壤呼吸变化规律及其与水热因子的关系.草业科学,2014,31(7):1233-1240.
Tian L W,Zhou H K,Liu Z H,Wei Q,Yao B Q,Wang W Y,Zhao X Q.Soil respiration variation and its relationship with hydrothermic factor under different biotopes of alpine meadow distributed area.Pratacultural Science,2014,31(7):1233-1240.(in Chinese)
- [19] 邓钰,柳小妮,闫瑞瑞,王旭,杨桂霞,任正超,辛晓平.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,2013,22(2):22-29.
Deng Y,Liu X N,Yan R R,Wang X,Yang G X,Ren Z C,Xin X P.Soil respiration of Huluber meadow steppe and response of its controlling factors to different grazing intensities.Acta Prataculturae Sinica,2013,22(2):22-29.(in Chinese)
- [20] 陈海军,王明玖,韩国栋,吴志毅.不同强度放牧对贝加尔针茅草原土壤微生物和土壤呼吸的影响.干旱区资源与环境,2008,22(4):165-169.
Chen H J,Wang M J,Han G D,Wu Z Y.Effect of different grazing intensities on soil respiration and soil microorganism in *Stipa baicalensis* steppe.Journal of Arid Land Resources and Environment,2008,22(4):165-169.(in Chinese)
- [21] 阿木日吉日嘎拉,红梅,韩国栋,高福光,赵巴音那木拉,刘超川.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,2013,44(2):321-327.
Amurijirigala,Hong M,Han G D,Gao F G,Zhao B,Liu C C.Effects of different grazing intensity on soil respiration in the *Stipa breviflora* desert steppe.Chinese Journal of Soil Science,2013,44(2):321-327.(in Chinese)
- [22] 李玉强,赵哈林,赵学勇,张铜会,陈银萍.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,2006,15(5):25-31.
Li Y Q,Zhao H L,Zhao X Y,Zhang T H,Chen Y P.Soil respiration,carbon balance and carbon storage of sandy grassland under post-grazing natural restoration.Acta Prataculturae Sinica,2006,15(5):25-31.(in Chinese)
- [23] 陈晓鹏,尚占环.中国草地生态系统碳循环研究进展.中国草地学报,2011,33(4):99-110.
Chen X P,Shang Z H.Progress of carbon cycle research in China grassland ecosystem.Chinese Journal of Grassland,2011,33(4):99-110.(in Chinese)
- [24] 郭明英,卫智军,运向军,吴艳玲,刘红梅,李耀,辛晓平.放牧对草原土壤呼吸的影响.草业科学,2011,28(5):729-736.
Guo M Y,Wei Z J,Yun X J,Wu Y L,Liu H M,Li Y,Xin X P.Effect of grazing on grassland soil respiration.Pratacultural Science,2011,28(5):729-736.(in Chinese)
- [25] 梁存柱,刘钟龄,朱宗元,王炜.阿拉善荒漠区一年生植物层片物种多样性及其分布特征.应用生态学报,2003,14(6):897-903.
Liang C Z,Liu Z L,Zhu Z Y,Wang W.Specific diversity and distribution characteristics of annual synusia in Alashan desert.Chinese Journal of Applied Ecology,2003,14(6):897-903.(in Chinese)
- [26] Yan H,Liang C Z,Li Z Y,Liu Z L,Miao B L,He C G,Sheng L X.Impact of precipitation patterns on biomass and species richness of annuals in a dry steppe.PLoS One,2015,10(4):e0125300.doi:10.1371/journal.pone.0125300.
- [27] 李永宏.内蒙古锡林河流域羊草草原和大针茅草原在放牧影响下的分异和趋同.植物生态学与地植物学学报,1988,12(3):190-196.
Li Y H.The divergence and convergence of *Aneurolepidium chinense* steppe and *Stipa gradis* steppe under the grazing influence in Xilin river valley,Inner Mongolia.Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinca,1988,12(3):190-196.(in Chinese)
- [28] 王炜,梁存柱,刘钟龄,郝敦元.草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析.植物生态学报,2000,24(3):268-274.
Wang W,Liang C Z,Liu Z L,Hao D Y.Analysis of the plant individual behavior during the degradation and restoring succession in steppe community.Acta Phytoecologica Sinica,2000,24(3):268-274.(in Chinese)
- [29] Li Y H,Wang W,Liu Z H,Jiang S.Grazing gradient versus restoration succession of *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. grassland in Inner Mongolia.Restoration Ecology,2008,16(4):572-583.
- [30] Bai Y F,Han X G,Wu J G,Chen Z Z,Li L H.Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. Nature,2004,431:181-184.
- [31] Wu J G,Zhang Q,Li A,Liang C Z.Historical landscape dynamics of Inner Mongolia:Patterns,drivers,and impacts.Landscape Ecology,2015,30(9):1-20.

- [32] 王英舜,贺俊杰.1961—2010 年锡林浩特地区夏季降水量特征的小波分析.草业科学,2014,31(11):2021-2025.
Wang Y S, He J J. The wavelet analysis of summer precipitation on characteristics in Xilinhot from 1961—2010. Pratacultural Science, 2014, 31(11): 2021-2025. (in Chinese)
- [33] 李晓兵.气候变化对内蒙古温带草原的影响及其响应.北京:科学出版社,2011.
Li X B. Impacts and Responses of Climatic Change on Temperate Grassland in Inner Mongolia. Beijing: Science Press, 2011. (in Chinese)
- [34] 刘海江,尹思阳,孙聪,彭福利,周澎.2000—2010 年锡林郭勒草原 NPP 时空变化及其气候响应.草业科学,2015,32(11):1709-1720.
Liu H J, Yin S Y, Sun C, Peng F L, Zhou P. Temporal and spatial variation of net primary productivity (NPP) and its responses with climatic changes in the Xilingol grassland from 2000 to 2010. Pratacultural Science, 2015, 32(11): 1709-1720. (in Chinese)
- [35] 李永宏.放牧影响下羊草草原和大针茅草原植物多样性的变化.植物学报,1993,35(11):877-884.
Li Y H. Grazing dynamics of the species diversity in *Aneurolepidium chinense* steppe and *Stipa grandis* steppe. Acta Botanica Sinica, 1993, 35(11): 877-884. (in Chinese)
- [36] 刘钟龄,王炜,郝敦元,梁存柱.内蒙古草原退化与恢复演替机理的探讨.干旱区资源与环境,2002,16(1):85-91.
Liu Z L, Wang W, Hao D Y, Liang C Z. Probs on the degeneration and recovery succession mechanism of Inner Mongolia steppe. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2002, 16(1): 85-91. (in Chinese)
- [37] 雒文涛,乌云娜,张凤杰,霍光伟,吕建洲.不同放牧强度下克氏针茅(*Stipa krylovii*)草原的根系特征.生态学杂志,2011,30(12):2692-2699.
Luo W T, Wuyunna, Zhang F J, Huo G W, Lyu J Z. Root characteristics under different grazing intensities in *Stipa krylovii* steppe. Chinese Journal of Ecology, 2011, 30(12): 2692-2699. (in Chinese)
- [38] 闫建成,梁存柱,付晓玥,王炜,王立新,贾成朕.草原与荒漠一年生植物性状对降水变化的响应.草业学报,2013,22(1):68-76.
Yan J C, Liang C Z, Fu X Y, Wang W, Wang L X, Jia C Z. The responses of annual plant traits to rainfall variation in steppe and desert regions. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(1): 68-76. (in Chinese)
- [39] 柴曦,梁存柱,梁茂伟,韩伟华,李智勇,苗百岭,王炜,王立新.内蒙古草甸草原与典型草原地下生物量与生产力季节动态及其碳库潜力.生态学报,2014,34(19):5530-5540.
Chai X, Liang C Z, Liang M W, Han W H, Li Z Y, Miao B L, Wang W, Wang L X. Seasonal dynamics of belowground biomass and productivity and potential of carbon sequestration in meadow steppe and typical steppe, in Inner Mongolia. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(19): 5530-5540. (in Chinese)
- [40] 马文红,杨元合,贺金生,曾辉,方精云.内蒙古温带草地生物量及其与环境因子的关系.中国科学 C 辑:生命科学,2008,38(1):84-92.
- [41] Eddy van der M, Argenta T. Above-ground and below-ground biomass relations in steppes under different grazing conditions. Oikos, 1989, 56(3): 364-370.
- [42] 文都日乐,李刚,张静妮,赖欣,易津,范国艳,杨殿林.呼伦贝尔不同草地类型土壤微生物量及土壤酶活性研究.草业学报,2010,19(5):94-102.
Wendurile, Li G, Zhang J N, Lai X, Yi J, Fan G Y, Yang D L. The study of soil microbial biomass and soil enzyme activity on different grassland in Hulunbeier, Inner Mongolia. Acta Prataculturae Sinica, 2010, 19(5): 94-102. (in Chinese)
- [43] Davidson E A, Verchot L V, Cattaneo J H, Ackerman I L, Carvalho J E M. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. Biogeochemistry, 2000, 48(1): 53-69.
- [44] Rosacker L L, Kieft T L. Biomass and adenylate energy charge of a grassland soil during drying. Soil Biology and Biochemistry, 1990, 22(8): 1121-1127.
- [45] 贾丙瑞,周广胜,王凤玉,王玉辉.放牧与围栏羊草草原土壤呼吸作用及其影响因子.环境科学,2005,26(6):3-9.
Jia B R, Zhou G S, Wang F Y, Wang Y H. Soil respiration and its influencing factors at grazing and fenced typical *Leymus chinensis* steppe, Inner Monggol. Environmental Science, 2005, 26(6): 3-9. (in Chinese)
- [46] Jia B R, Zhou G S, Wang Y H, Wang F Y, Wang X. Effects of temperature and soil water-content on soil respiration of grazed and ungrazed *Leymus chinensis* steppes, Inner Mongolia. Journal of Arid Environments, 2006, 67(1): 60-76.

(责任编辑 王芳)