

放牧与围栏羊草草原土壤呼吸作用及其影响因子

贾丙瑞^{1,2}, 周广胜^{1*}, 王风玉^{1,2}, 王玉辉¹

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 基于静态箱式法连续 2a 的测定资料, 比较分析了内蒙古典型羊草草原放牧与围栏样地土壤呼吸作用及其与各影响因子的关系。结果表明: ①围栏内外土壤呼吸作用日、季动态差异不大, 但围栏样地土壤呼吸速率明显高于放牧样地, 其平均值分别是 $219.18 \text{ mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$ 和 $111.27 \text{ mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$, 围栏样地土壤呼吸作用的升高可能与地下生物量增加和土壤水分改善有关; ②对影响土壤呼吸作用的因子分析表明, 放牧使土壤水分和相对湿度的影响明显降低, 而对气温、大气 CO_2 浓度和光合有效辐射的影响并不大, 且放牧使羊草净光合速率的影响明显增加, 而对气孔导度和胞间 CO_2 浓度影响不大; ③围栏样地土壤呼吸作用与各影响因子的相关性从大到小依次为土壤水分、净光合速率、气温、相对湿度、大气 CO_2 浓度、胞间 CO_2 浓度、气孔导度和光合有效辐射, 其中土壤水分和气温是影响土壤呼吸作用的主要环境因子, 净光合速率是主要的生物因子。尽管放牧改变了土壤呼吸速率, 但土壤呼吸作用各影响因子的排列顺序基本上没有改变, 只是发生了量的变化。

关键词: 放牧; 围栏; 羊草草原; 土壤呼吸作用; 影响因子

中图分类号: X171.1; Q948.1; S154.1 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2005)06-0001-07

Soil Respiration and Its Influencing Factors at Grazing and Fenced Typical *Leymus chinensis* Steppe, Nei Monggol

JIA Bing-rui^{1,2}, ZHOU Guang-sheng¹, WANG Feng-yu^{1,2}, WANG Yu-hui¹

(1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: Based on two-year soil respiration observing data at fenced and grazing typical *Leymus chinensis* steppe, Nei Monggol by the enclosed chamber method, soil respiration and its relationships with various affecting factors were analyzed. The major results include: ①The diurnal and seasonal dynamics of soil respiration are similar at fenced and grazing typical *Leymus chinensis* steppe, but soil respiration rate is larger at the fenced plots than that at the grazing plots, and their values were $219.18 \text{ mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$ and $111.27 \text{ mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$, respectively. The reason of soil respiration rate increasing in the fenced plots might be the increases of biomass in the belowground and soil water content. ②Among the influencing factors on soil respiration, grazing decreases the effects of soil water content and relative humidity and increases the effect of photosynthetic rate, and has no significant effects on other factors. ③At the fenced plots, the correlation of soil respiration rate with soil water content is largest, followed by photosynthetic rate, air temperature, relative humidity, air CO_2 concentration, intercellular CO_2 concentration, stomatal conductance and the lowest being photosynthetically active radiation. Soil water content and air temperature are the main environmental factors, and photosynthetic rate is the critical biotic factor. The affecting factors on soil respiration are the same at the fenced and grazing plots, however the importance of those influencing factors is changed quantitatively.

Key words: grazing grassland; fenced grassland; *Leymus chinensis* steppe; soil respiration; affecting factors

土壤呼吸作用向大气释放的 CO_2 约占全球 CO_2 交换的 25%^[1]。除植被冠层的光合作用之外, 土壤呼吸作用是陆地碳收支中最大的通量^[2]。正因为如此, 土壤呼吸作用成为全球碳循环的重要研究内容之一。

草原作为陆地的主要组成部分, 其面积约为 $44.5 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 占世界陆地面积的 30%, 碳储量达 761 Pg, 其中植被占 10.6%, 土壤占 89.4%^[3], 在全球碳循环中具有重要作用。研究草原生态系统碳循环有助于增进对全球碳循环的理解, 更加准确地评估全球碳循环及由此引起的气候变化。羊草草原是内蒙古典型草原区分布面积最大的草原群落类型, 也是当地

经济价值最高的天然草场, 总面积约为 $30 \times 10^4 \text{ hm}^2$, 主要用于放牧和割草场^[4]。由于过度放牧等人为原因, 我国草地退化面积已达 $1.35 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 约占草地面积的 1/3, 且仍以每年 $200 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 的速度增加^[5], 而内蒙古草原过度放牧率已达 100%^[6]。因此, 要准确地评估陆地碳收支必须了解放牧与围栏草原

收稿日期: 2004-12-17; 修订日期: 2005-04-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(49905005, 30028001, 40231018); 国家重点基础研究发展规划(973)项目(GI999043407); 中国科学院知识创新工程项目(KZCX1-S W-01-12, KSCX2-1-07)

作者简介: 贾丙瑞(1976~), 男, 博士研究生, 主要研究方向为全球变化与陆地生态系统。

* 通讯联系人, E-mail: zhougs@public2.bta.net.cn

的碳循环,特别是土壤呼吸作用.

准确地预测陆地与大气之间的碳交换需要深入理解影响土壤呼吸作用的主导因素^[7],而且陆地与大气之间的碳交换与土地利用变化密切相关^[8].以往关于土壤呼吸作用影响因素的研究大多集中于探讨土壤呼吸作用与水热因子的关系^[2,9-17],对于土壤呼吸作用各种影响因素的系统分析,尤其是放牧是否引起土壤呼吸作用及其主导影响因素的改变,目前还很少开展研究工作.

本研究试图以内蒙古典型草原羊草群落为研究对象,基于围栏内外羊草群落土壤呼吸作用及其影响因素的对比观测,探讨围栏内外羊草群落土壤呼吸作用及其影响因素的差异,以增进对土壤呼吸作用的理解,为进一步研究不同草原利用方式对全球碳收支的影响提供基础资料与依据.

1 实验部分

1.1 样地概况

研究样地位于内蒙古锡林郭勒盟白音锡勒牧场

(43°55' N,116°31' E,海拔1 201 m),2001-06-15 设立围栏区,面积约 1.20 hm²,栏内禁牧,栏外自由放牧.由于长期过度放牧,该区草场严重退化,植被稀疏,地表裸露.从围栏 2a 的资料可以看出,放牧样地上和地下总生物量明显偏低(图 1),尤其是地上生物量仅相当于围栏样地的 18%~50%.该地区土壤为栗钙土,土壤腐殖质层较薄.气候属大陆性半干旱温带草原气候,年均温在 -1.1~0.2 °C 之间,气温年较差和日较差较大.最冷月 1 月均温为 -21.41 °C,最热月 7 月均温为 18.53 °C.年均日照总时数达 2 617.54 h,日照充分.年均降水量为 350.43 mm,主要集中在 7~9 月;可能蒸散量达 403.14 mm,年际间变化较大^[18].建群种羊草(*Leymus chinense*)在群落中占绝对优势,大针茅(*Stipa grandis*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、冰草(*Agropyron cristatum*)等禾本科草类及菊科的冷蒿(*Artemisia frigida*)、莎草科的黄囊苔(*Carex korshinskyi*)等均作为重要伴生种出现.

1.2 研究方法

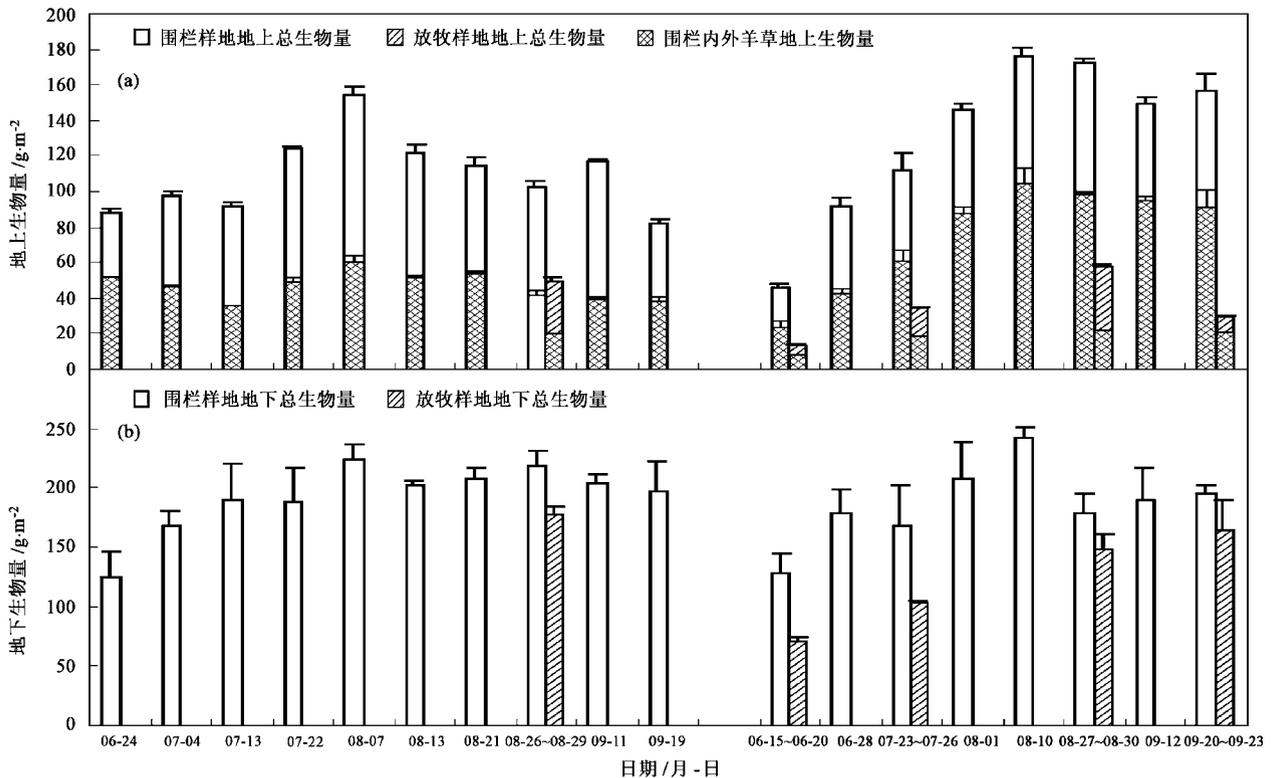


图 1 2001 年和 2002 年围栏内外地上 (a) 地下 (b) 生物量

Fig. 1 Aboveground (a) and belowground (b) biomass at the fenced and grazing plots in 2001 and 2002

土壤呼吸作用采用静态箱式法测定.箱体由透明有机玻璃制成,底面积为 50 cm × 50 cm,高 15

cm.箱体内配有 2 个风扇,使箱内气体充分混匀;并装有一高精度的温湿度探头(北京鑫诺金电子科技

发展有限公司,型号:NKHT),与温湿度读数表(北京均方理化科技研究所,型号:3DDI50)相联,测量箱内气体的温度和湿度.箱体内气体通过导气管与GXH-3010D便携式红外线分析器(北京市电脑技术应用研究所,测量范围:0~1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)相连接,测定箱体内 CO_2 浓度.试验前已将红外线分析器的调零、跨度和终点都用标准气体进行标定,以保证数据准确性.

土壤呼吸作用测定设置3个重复.在测定土壤呼吸作用前随机选取3个样方(50 cm×50 cm),将气体采集箱的底钢圈砸入待测样地土壤5 cm深处,测量时用密封条与箱体封闭联接.每次测定前进行仪器调零校准,以避免零点漂移造成的误差,并使各项读数在自然状况下稳定,测量持续3 min,每间隔10 s记录箱内温度、湿度和 CO_2 浓度变化值,计算3 min内 CO_2 通量代表该测量时间的土壤呼吸作用.

土壤呼吸作用(即 CO_2 通量)计算如下:

$$Q = \Delta m / (A \cdot \Delta t) = (\rho \cdot V \cdot \Delta c) / (A \cdot \Delta t)$$

式中, Q 为待测土壤呼吸作用[$\text{mg}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{h})^{-1}$], Δm 为箱体内 CO_2 质量的增量(mg), A 为箱体底面积(m^2), Δt 为测量时间间隔(s), V 为箱体体积(m^3), ρ 为箱体内 CO_2 密度(mg/L).

测定土壤呼吸作用的同时,在样方附近进行羊草叶片生理生态指标和土壤水分同步观测,羊草叶片生理生态指标的测定使用Li-6200便携式气体分析系统(Li-cor, Lincoln, NE, USA),包括净光合速率[$\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$],气孔导度($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$),胞间 CO_2 浓度($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$),光合有效辐射[$\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$],气温($^{\circ}\text{C}$),大气 CO_2 浓度($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)和相对湿度(%)等.土壤水分(体积比)的测定使用Delta T土壤湿度探头(Delta T Devices Ltd., Cambridge, UK,型号:PR1/4,由HH2-Moisture Meter记录数值).

土壤呼吸作用测定前,先在待测样方内分物种齐地剪取植被地上部分,并收集凋落物;地下分层生物量(0~10 cm,10~20 cm,20~30 cm)在土壤呼吸作用测定完成后进行,以上样品带回实验室分别烘干称重.

实验于2001-06-19~2001-09-23和2002-06-01~2002-09-24分别在围栏内和围栏外放牧草地进行.围栏内基本上每10~15 d测定1次,围栏外观测日期分别为2001-08-29~2001-08-30和2002-06-20~2002-06-21,07-26~07-27,08-30~08-31,09-23~09-24.土壤呼吸作用、羊草叶片生理生态指标和

土壤水分同步测定,测量时,尽量选取晴朗天气,除围栏内2001-08-26~2001-08-27、2002-08-27~2002-08-28和围栏外2002-08-30~2002-08-31为昼夜连续测定外,其余测定时间均从06:00~18:00,每h测定1次,围栏内外分别获得233个和71个采样数据.

2 结果与分析

2.1 围栏内外土壤呼吸作用及其影响因子的比较

图2给出了2a围栏与放牧样地土壤呼吸作用的日动态.其中,08-26~08-30为土壤呼吸作用24 h动态变化,其余都是白天(06:00~18:00)的动态变化.土壤呼吸作用日动态在围栏内外以及围栏第1年和第2年之间差异均不大,呈单峰型曲线,高峰值一般出现在午后13:00~15:00,最低值出现在夜间01:00至次日凌晨07:00.从整个观测期来看,6、7月份是植物生长的旺盛期,土壤呼吸作用明显大于植物生长后期(8、9月份),放牧对于土壤呼吸作用季节动态影响并不大,与李凌浩等^[15]基于碱液吸收法对20年完全封育与过度放牧下羊草群落土壤呼吸作用的研究结果一致.

土壤呼吸作用主要是土壤中生物代谢作用的结果,因此能够影响生物活动的生态因子都会导致土壤呼吸强度变化.本文选择与土壤呼吸作用同步观测的土壤水分、气温、大气 CO_2 浓度、相对湿度、光合有效辐射以及羊草净光合速率、气孔导度和胞间 CO_2 浓度作为研究土壤呼吸作用的主要影响因素.研究表明,表层土壤水分对土壤呼吸作用影响最大,但取样深度却没有统一标准,有0~5 cm^[14,19],0~10 cm^[20,21],0~20 cm^[10,15,22]等,本文选取0~10 cm土壤水分.

为了检验放牧是否引起土壤呼吸作用及其影响因素的显著性差异,从围栏样地选取与放牧样地对应日期的观测数据,运用SPSS统计软件进行配对样本 T 检验(Paired samples T test),结果见表1.从表1中可以看出,围栏样地土壤呼吸速率平均值是219.18 $\text{mg}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{h})^{-1}$,放牧样地是111.27 $\text{mg}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{h})^{-1}$,围栏样地土壤呼吸速率明显高于放牧样地.关于该地区土壤呼吸作用的研究,结果不一.一些研究认为放牧降低了土壤呼吸作用^[5,23,24],亦有研究认为虽然围封群落土壤呼吸作用平均值比放牧群落稍高,但二者没有显著差异^[15].为此,有必要进一步深入研究放牧对土壤呼吸作用的影响.

在影响土壤呼吸作用的环境因子中,放牧使土

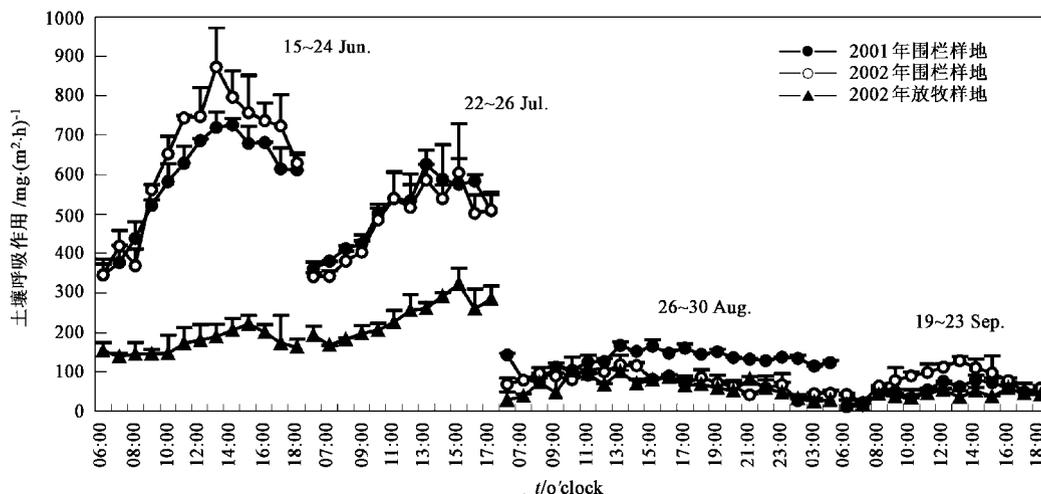


图2 围栏样地和放牧样地土壤呼吸作用日动态

Fig.2 Diurnal dynamics of soil respiration rate at the fenced and grazing plots

壤水分和相对湿度显著降低,而对其它因子影响不大(表1).究其原因,可能是牲畜在放牧样地的全年性采食不仅使植被稀疏(图1a),而且地表基本没有凋落物,从而造成表土层水分入渗速度增加,保水能力减弱.虽然过度放牧破坏地表植被,但是对于气温、大气CO₂浓度和光合有效辐射影响并不大.相对湿度主要受气温和水气压影响,放牧虽然对气温影响不大,但土壤水分的减少将导致土壤蒸发和植被蒸腾能力减弱,从而造成水气压降低,因此相对湿度也明显降低.

不论围栏还是放牧样地,羊草地上生物量占群落总地上生物量一半左右(图1a),因此优势植物羊

表1 围栏与放牧样地土壤呼吸作用及其影响因子的比较(样本数 $n = 71$)Table 1 Comparisons of soil respiration rate and its affecting factors at the fenced and grazing plots ($n = 71$)

影响因子	围栏样地		放牧样地		配对样本 T 检验 t
	变动范围	平均值	变动范围	平均值	
土壤呼吸速率/ $\text{mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$	22.53 ~ 661.40	219.18	16.08 ~ 323.50	111.27	6.72**
环境因子					
土壤水分/%	5.60 ~ 17.40	10.85	2.90 ~ 14.40	7.65	20.53**
气温/ $^{\circ}\text{C}$	-1.40 ~ 38.90	24.73	0.20 ~ 38.80	24.86	-0.34
大气CO ₂ 浓度/ $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	330.18 ~ 375.48	345.20	337.87 ~ 372.97	345.47	-0.21
相对湿度/%	0.68 ~ 32.86	15.23	2.07 ~ 29.38	12.70	3.87**
光合有效辐射/ $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	1.59 ~ 2485.6	1515.92	3.09 ~ 2469.4	1650.02	-1.98
生物因子					
净光合速率/ $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	0.83 ~ 17.71	6.48	0.47 ~ 20.38	7.06	-2.06*
气孔导度/ $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$	0.44 ~ 12.68	3.64	0.09 ~ 10.1	4.04	-0.82
胞间CO ₂ 浓度/ $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	279.48 ~ 392	319.84	246.87 ~ 386.65	315.37	0.16

* 相关性达到显著水平 $p < 0.05$; ** 相关性达到极显著水平 $p < 0.01$,下同

子传递能力增加,光合生理机能得到改善.

2.2 围栏内外土壤呼吸作用与影响因子之间的相关性比较

运用 SPSS 统计软件双变量相关分析(Bivari-

草的生理指标可以作为影响土壤呼吸作用的生物因子.放牧使净光合速率显著增加,而对气孔导度和胞间CO₂浓度影响不大(表1).Nowak & Caldwell^[25]研究表明,放牧采食后保留下来的叶片和再生叶片的光合能力增强,即补偿性光合作用.对许多牧草而言,这种补偿性光合能力普遍存在,如大须芒草(*Andropogon gerardii*)^[26]、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)^[27]、沙生冰草(*Agropyron desertorum*)、羊茅(*Festuca ovina*)和多花黑麦草(*Lolium multiflorum*)^[28]等.Chapman & Le Maire^[29]认为补偿性光合作用主要是由于叶肉细胞光合碳同化能力增强,即叶绿素含量、RuBPCase活性和数量以及电

ate)中的皮尔逊(Pearson)相关分析,对围栏内外土壤呼吸作用与影响因子之间的相关性进行了比较,结果见表2和表3.对围栏样地而言,与土壤呼吸作用相关的影响因素从大到小依次为土壤水分、净光

合速率、气温、相对湿度、大气 CO₂ 浓度、胞间 CO₂ 浓度、气孔导度和光合有效辐射,除光合有效辐射显著外,其余的均达到了极显著水平。相比围栏样地,尽管放牧改变了土壤呼吸速率及其部分影响因素,但是放牧样地土壤呼吸作用与各影响因素相关性的排列顺序基本上没有改变,只是发生了量的变化。

研究表明,在水分充足条件下,土壤呼吸作用与温度呈正相关,而在水分成为限制因子的干旱半干旱地区,水分与温度共同影响土壤呼吸作用^[13,14,30-32]。本研究地区属干旱半干旱典型草原区,水分是限制群落生产力和土壤生物活性的主导因素,与土壤呼吸作用呈明显的正相关性(围栏内外相关系数分别为 0.846 和 0.747),而温度的影响次之(围栏内外相关系数分别为 0.488 和 0.561);相对湿度、大气 CO₂ 浓度和光合有效辐射与土壤呼吸作用的相关性明显低于前两者,其中大气 CO₂ 浓度与土壤呼吸作用呈弱负相关性,说明大气 CO₂ 浓度升高会降低土壤呼吸作用。究其原因,可能基于以下机理:一方面,从空气动力学角度考虑,土壤呼吸作

用受土壤-植被-大气系统间 CO₂ 浓度梯度影响,即大气 CO₂ 浓度升高会抑制土壤呼吸作用^[13];另一方面,CO₂ 作为呼吸终产物,按化学反应规律,CO₂ 浓度升高应反馈地抑制呼吸作用的进行。

在影响土壤呼吸作用的生物因子中,羊草叶片净光合速率与土壤呼吸作用呈明显正相关(围栏内外相关系数分别为 0.549 和 0.600),可能是由于植物作为一个有机整体,其地上部吸收碳的能力加强(即光合作用增强),相应地地下根部吸收氮的能力也会加强(即根呼吸作用增强)。Lamberts 等^[33]研究表明,依据植物相对生长速率和营养供应状况,白天合成的光合作用产物一半以上通过根系呼吸而消耗。对锡林河流域羊草群落研究表明,整个生长季节根呼吸作用占土壤总呼吸作用的比例平均为 27%^[16]。胞间 CO₂ 浓度和气孔导度与净光合速率分别呈弱负相关和弱正相关,与土壤呼吸作用也表现出同样趋势(见表 2 和表 3),说明两者可能通过净光合速率的变化间接影响土壤呼吸作用。

表 2 围栏样地土壤呼吸作用与影响因子之间的相关系数(样本数 $n=233$)

Table 2 The correlation coefficients between soil respiration rate and affecting factors at the fenced plots ($n=233$)

因子	土壤呼吸速率/ $\text{mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$	环境因子					生物因子		
		土壤水分 /%	气温 /°C	大气 CO ₂ 浓度 / $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	相对湿度 /%	光合有效辐射 / $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	净光合速率 / $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	气孔导度 / $\text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$	胞间 CO ₂ 浓度 / $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$
土壤呼吸速率	1.000								
土壤水分	0.846**	1.000							
气温	0.488**	0.284**	1.000						
大气 CO ₂ 浓度	-0.291**	-0.258**	-0.379**	1.000					
相对湿度	0.301**	0.361**	-0.262**	0.226**	1.000				
光合有效辐射	0.150*	0.169**	0.508**	-0.392**	-0.322**	1.000			
净光合速率	0.549**	0.642**	0.127	-0.142*	0.425**	0.219**	1.000		
气孔导度	0.254**	0.199**	-0.137*	0.239**	0.718**	-0.249**	0.336**	1.000	
胞间 CO ₂ 浓度	-0.280**	-0.220**	-0.493**	0.568**	0.273**	-0.394**	-0.234**	0.394**	1.000

“*”和“**”含义同表 1。

表 3 放牧样地土壤呼吸作用与影响因子之间的相关系数(样本数 $n=71$)

Table 3 The correlation coefficients between soil respiration rate and affecting factors at the grazing plots ($n=71$)

因子	土壤呼吸速率 / $\text{mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$	环境因子					生物因子		
		土壤水分 /%	气温 /°C	大气 CO ₂ 浓度 / $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	相对湿度 /%	光合有效辐射 / $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	净光合速率 / $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	气孔导度 / $\text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$	胞间 CO ₂ 浓度 / $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$
土壤呼吸速率	1.000								
土壤水分	0.747**	1.000							
气温	0.561**	0.318**	1.000						
大气 CO ₂ 浓度	-0.384**	-0.354**	-0.242*	1.000					
相对湿度	0.508**	0.558**	-0.041	0.078	1.000				
光合有效辐射	0.320**	0.239*	0.779**	-0.327**	-0.013	1.000			
净光合速率	0.600**	0.690**	0.409**	-0.295*	0.589**	0.417**	1.000		
气孔导度	0.369**	0.299*	0.257	-0.236	0.702**	0.387**	0.419**	1.000	
胞间 CO ₂ 浓度	-0.348**	-0.336**	-0.192	0.165	-0.133	-0.219	-0.238*	-0.111	1.000

“*”和“**”含义同表 1。

3 讨论

放牧是草地最主要的利用方式,对草地土壤呼吸作用的影响主要在于对土壤微生物数量、植物根系生长和土壤孔隙度、含水量等方面的影响,对土壤有机质含量也有一定影响^[15]。至于放牧在土壤呼吸作用中所起的作用如何,不同研究者在各自特定条件下所得出的结果有着较大差异。研究表明,草场恢复过程中土壤呼吸作用增强^[34];对于美国高草原,放牧将减少土壤年呼吸总量的 17.5%^[35];在亚马逊河流域,相对科学管理、合理放牧的草原,过度放牧减少土壤年呼吸总量的 33%^[36]。但也有研究表明,过度放牧可促进草原土壤呼吸作用,释放更多 CO₂^[37],这可能与研究地点的地理位置、气候、植物群落类型、环境条件和放牧管理措施等之间的差异有关,仍需进一步研究。

本研究中,放牧样地土壤呼吸作用较围栏样地偏低,可能与地下生物量和土壤水分有关。根系呼吸作用是土壤呼吸作用的主要组成部分之一,围栏样地地下生物量明显高于放牧样地(图 1b),而根系生物量的增加必然导致根系呼吸量提高^[38];另外,结合图 1b 和图 2 可以看出,围栏内外地下生物量与土壤呼吸作用的变化趋势相似,即 6、7 月份差值大,8、9 月份差值小。陈全胜等^[39]于 2001-06-05 ~ 10-15 对邻近地区退化草原研究表明,实验期内降水量不足 60 mm,所测土壤水分与本研究放牧样地相近,远低于羊草草原^[15]。从图 2 可以看出,围栏第一年土壤呼吸作用就明显高于放牧样地,2a 围栏之间差异并不大,可能由于该放牧样地水分长期处于匮乏状态,因此,一旦水分状况稍有改善,就会引起土壤呼吸作用迅速增加。为验证该假设,于 2002 年生长季末期的 9 月份在围栏样地选择一个样方(5 m × 5 m)进行浇水实验,浇水 2d 后在样方内与邻近未浇水地点(对照)同时测定土壤呼吸作用,结果见图 3。可以看出,当土壤水分(0~10 cm)增加 1 倍多时,土壤呼吸作用则相应地增加将近 4 倍。尽管当时气温已经很低(变动范围为 5.65~34.08℃),但是土壤水分的增加仍然促使土壤呼吸作用激增,从而再次证明了土壤水分是影响该地区土壤呼吸作用的一个主要限制因子。因此,放牧促进土壤水分和相对湿度的减少并不会降低两者对土壤呼吸作用的贡献,相反更增加了放牧样地土壤呼吸作用对水分的依赖性。

土壤水分对土壤呼吸作用的影响主要是通过对

植物和微生物的生理活动、微生物的能量供应^[36,40]和体内再分配^[41]、土壤的通透性和气体的扩散^[40]等调节和控制实现的。本研究区域属大陆性半干旱温带草原气候,对于这里的植物和微生物来说,水分是一个极其重要的限制因子。从表 2 和表 3 可以看出,土壤水分与净光合速率的相关性仅次于土壤呼吸作用,围栏内外相关系数分别达到了 0.642 和 0.690,而净光合速率与土壤呼吸作用明显相关,说明土壤水分可能通过调控植物的净光合速率而间接影响土壤呼吸作用。杨根平和王韶唐^[42]也指出,根呼吸作用随着水分的减少而逐渐降低,可能与光合作用受到抑制,同化产物供应短缺有关。

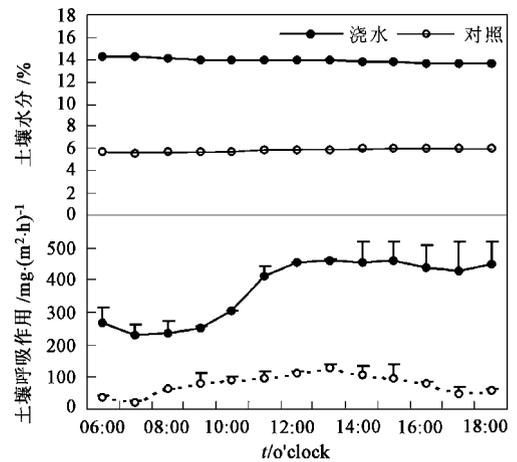


图 3 浇水与对照样地土壤水分和土壤呼吸作用的比较
Fig. 3 Comparisons of soil water content and soil respiration rate between watering plots and control plots

参考文献:

- [1] Bouwman A F, Germon J C. Special issue: Soils and climate change: introduction[J]. *Biol. Fert. Soils*, 1998, 27: 219.
- [2] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate[J]. *Tellus*, 1992, 44(B): 81~99.
- [3] Atjay G L, Ketner P, Duvigneaud P. Terrestrial primary production and phytomass[A]. In: Bolin B, Degens E T, Kempe S, et al. *The Global Carbon Cycle SCOPE 13*[C]. Chichester: John Wiley & Sons, 1979, 129~182.
- [4] 李博,雍世鹏,李忠厚. 锡林河流域植被及其利用[A]. 见:中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. *草原生态系统研究*[C]. 北京:科学出版社, 1988, 3: 84~183.
- [5] Zhou G S, Wang Y H, Jiang Y L, et al. Carbon balance along the Northeast China Transect (NECT-1GBP)[J]. *Science in China (Series C)*, 2002, 45(Supp.): 18~29.
- [6] Li Y P, Ji J J. Framework of a regional impacts assessment model and its application on arid/semi-arid region[A]. *Integrated assessment and decision support proceedings of the 1st biennial meeting of the international environmental modeling and software society*[C]. 2002, 407~412.

- [7] Craine J M, Wedin D A, Chapin III F S. Predominance of eco-physiological controls on soil CO₂ flux in a Minnesota grassland [J]. *Plant and Soil*, 1999, **207**: 77 ~ 86 .
- [8] Houghton R A, Hackler J L, Lawrence K T. The U.S. carbon budget: Contributions from Land Use Change [J]. *Science*, 1999, **285**: 574 ~ 578 .
- [9] Raich J W, Potter C S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils [J]. *Global Biogeochem. Cycles*, 1995, **9**: 23 ~ 36 .
- [10] Keith H, Jacobsen K L, Raison R J. Effects of soil phosphorus availability, temperature and moisture on soil respiration in *Eucalyptus pauciflora* forest [J]. *Plant and Soil*, 1997, **190**: 127 ~ 141 .
- [11] Bowden R D, Newkirk K M, Rullo G M. Carbon dioxide and methane fluxes by a forest soil under laboratory-controlled moisture and temperature conditions [J]. *Soil. Biol. Biochem.*, 1998, **30**: 1591 ~ 1597 .
- [12] Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest [J]. *Global Change Biology*, 1998, **4**: 217 ~ 227 .
- [13] 刘绍辉,方精云.土壤呼吸的影响因素及全球尺度下温度的影响 [J]. *生态学报*, 1997, **17**(5): 469 ~ 476 .
- [14] 黄承才,葛滢,常杰,等.中亚热带东部三种主要木本群落土壤呼吸的研究 [J]. *生态学报*, 1999, **19**(3): 324 ~ 328 .
- [15] 李凌浩,王其兵,白永飞,等.锡林河流域羊草草原群落土壤呼吸及其影响因子的研究 [J]. *植物生态学报*, 2000, **24**(6): 680 ~ 686 .
- [16] Li L H, Han X G, Wang Q B, *et al.* Correlations between plant biomass and soil respiration in a *Leymus chinensis* community in the Xilin river basin of Inner Mongolia [J]. *Acta Bot. Sin.*, 2002, **44**(5): 593 ~ 597 .
- [17] Sjogersten S, Wookey P A. Climatic and resource quality controls on soil respiration across a forest/tundra ecotone in Swedish Lapland [J]. *Soil Biol. Biochem.*, 2002, **34**: 1633 ~ 1646 .
- [18] 姜恕.中国科学院内蒙古草原生态系统定位站的建立研究工作概述 [A]. 见:中国科学院内蒙古草原生态系统定位站.草原生态系统研究 [C]. 北京:科学出版社, 1985. 1 ~ 10 .
- [19] Tufekcioglu A, Raich J W, Isenhardt T M, *et al.* Soil respiration within riparian buffers and adjacent crop fields [J]. *Plant and Soil*, 2001, **229**: 117 ~ 124 .
- [20] 王妮,周晓梅,郭继勋.东北羊草草原两种主要群落环境因素对土壤呼吸贡献量的影响 [J]. *草业学报*, 2002, **11**(1): 12 ~ 16 .
- [21] 王凤玉,周广胜,贾丙瑞,等.水热因子对退化草原羊草恢复演替群落土壤呼吸的影响 [J]. *植物生态学报*, 2003, **27**(5): 644 ~ 649 .
- [22] 陈四清,崔骁勇,周广胜,等.内蒙古锡林河流域大针茅草原土壤呼吸和凋落物分解的 CO₂ 排放速率研究 [J]. *植物学报*, 1999, **41**(6): 645 ~ 650 .
- [23] 崔骁勇,陈四清,陈佐忠.大针茅典型草原土壤 CO₂ 排放规律的研究 [J]. *应用生态学报*, 2000, **11**(3): 390 ~ 394 .
- [24] Dong Y S, Zhang S, Qi Y C, *et al.* Fluxes of CO₂, N₂O and CH₄ from a typical temperate grassland in Inner Mongolia and its daily variation [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2000, **45**: 1590 ~ 1594 .
- [25] Nowak R S, Caldwell M M. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance [J]. *Oecologia*, 1984, **61**: 311 ~ 318 .
- [26] Wallace L L. Comparative photosynthetic responses of big bluestem to clipping versus grazing [J]. *J. Range Manage.*, 1990, **43**: 58 ~ 61 .
- [27] 汪诗平,王艳芬.不同放牧率下糙隐子草种群补偿性生长的研究 [J]. *植物学报*, 2001, **43**(4): 413 ~ 418 .
- [28] Richards J H. Physiology of plants recovering from defoliation [A]. In: Baker M J. *Grassland for our world* [C]. New Zealand: SIR Publishing, 1993. 46 ~ 54 .
- [29] Chapman D F, Le maire G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation [A]. In: Baker M J. *Grassland for our world* [C]. New Zealand: SIR Publishing, 1993. 55 ~ 64 .
- [30] Mathes K, Schriefer Th. Soil respiration during secondary succession influences of temperature and moisture [J]. *Soil Biol. Biochem.*, 1985, **17**: 205 ~ 211 .
- [31] Buyanovsky G A, Wagner G H, Gantzer C J. Soil respiration in a winter wheat ecosystem [J]. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1986, **50**: 338 ~ 344 .
- [32] 宋长春,阎百兴,王跃思,等.三江平原沼泽湿地 CO₂ 和 CH₄ 通量及影响因子 [J]. *科学通报*, 2003, **48**(23): 2473 ~ 2477 .
- [33] Lambers H, Scheurwater I, Atkin O K. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning [A]. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkaki K. *Plant roots: the hidden half* [C]. New York, NY, USA: Marcel Dekker, Inc. 1996. 323 ~ 362 .
- [34] Tongway D J, Ludwig J A. Rehabilitation of Semiarid Landscapes in Australia. I. Restoring Productive Soil Patches [J]. *Restor. Ecol.*, 1996, **4**(4): 388 ~ 397 .
- [35] Bremer D J, Ham J M, Owensby C E, *et al.* Responses of soil respiration to clipping and grazing in a tallgrass prairie [J]. *J. Environ. Qual.*, 1998, **27**: 1539 ~ 1548 .
- [36] Davidson E A, Verchot L V, Cattanio J H, *et al.* Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia [J]. *Biogeochemistry*, 2000, **48**: 53 ~ 69 .
- [37] Risser P G, Birney E C, Blocker H D, *et al.* The true prairie ecosystem [M]. Stroudsburg, Pennsylvania: Hutchinson Ross Publishing Company, 1981. 244 ~ 246 .
- [38] Berntson G M, Bazzaz F A. Belowground positive and negative feedbacks on CO₂ growth enhancement [J]. *Plant and Soil*, 1996, **187**: 119 ~ 131 .
- [39] 陈全胜,李凌浩,韩兴国,等.水热条件对锡林河流域典型草原退化群落土壤呼吸的影响 [J]. *植物生态学报*, 2003, **27**(2): 202 ~ 209 .
- [40] Linn D M, Doran J W. Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and non-tilled soils [J]. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1984, **48**: 1267 ~ 1272 .
- [41] Rosacker L L, Kieft T L. Biomass and adenylate energy charge of a grassland soil during drying [J]. *Soil Biol. Biochem.*, 1991, **22**: 1121 ~ 1127 .
- [42] 杨根平,王韶唐.渗透胁迫对小麦幼苗根系呼吸的影响 [J]. *植物生理学报*, 1989, **15**(2): 179 ~ 183 .