

DOI: 10.5846/stxb201707181298

李愈哲, 樊江文, 胡中民, 邵全琴. 温性草原利用方式对生态系统碳交换及其组分的影响. 生态学报, 2018, 38(22): - .

Li Y Z, Fan J W, Hu Z M, Shao Q Q. The impact of different land uses and management strategies on ecosystem carbon exchange and its components in a typical temperate grassland area. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(22): - .

温性草原利用方式对生态系统碳交换及其组分的影响

李愈哲^{1,*}, 樊江文¹, 胡中民², 邵全琴¹

1 中国科学院地理科学与资源研究所陆地表层格局与模拟重点实验室, 北京 100101

2 华南师范大学地理科学学院, 广州 510631

摘要: 为了解管理利用方式变化对原本以放牧利用为主的草地生态系统的碳交换及碳平衡将产生怎样的影响。在中国北方温性草原区域利用连接同化箱的便携式红外分析系统, 在相互毗连的地块调查了 3 种典型草地管理利用方式植被生长旺季的生态系统碳交换及其精细组分。结果表明, 相比放牧草地, 开垦农用显著降低生态系统的日均碳交换 (下降 56%, $P < 0.05$), 而长期围封也趋向降低生态系统的日均碳交换, 但变化并不显著 ($P > 0.05$)。与之近似, NPP 在放牧与禁牧草地间差异不显著, 开垦农用使 NPP 显著下降, 但降幅小于 NEP。GPP 在 3 种管理利用方式间差异相对较小。生态系统总呼吸、自养、异养、地上和地下呼吸在放牧和禁牧草地间均无显著差异, 均显著低于开垦后的麦田, 根系呼吸在 3 种管理利用方式间无显著变化。相比草地放牧, 草地开垦显著增加自养呼吸在总呼吸中的占比, 而土壤呼吸和根系呼吸的占比均显著下降, 禁牧对呼吸组成的影响不明显。不同管理利用方式草地的地下生物量能很好的解释土壤呼吸占比 (95%) 和根系呼吸占比 (77%) 的变化, 而 LAI 则与自养呼吸占比显著正相关 ($P < 0.001$)。草地开垦利用增强生态系统的碳释放、减少 CO_2 固定, 相比开垦农用, 禁牧对放牧草地碳交换及其组分的影响相对较小。

关键词: 草地利用方式转变; 温性草原; 生态系统碳交换; 呼吸及其组成

The impact of different land uses and management strategies on ecosystem carbon exchange and its components in a typical temperate grassland area

LI Yuzhe^{1,*}, FAN Jiangwen¹, HU Zhongmin², SHAO Quanqin¹

1 Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 South China normal University, School of Geography, Guangzhou 510631, China

Abstract: Land use change and new management strategies have extensively and rapidly altered farming-in the pastoral ecozone of the northern China temperate steppe. Little is known about ecosystem carbon exchange responses to human-induced land use change, which limits the accurate evaluation of the regional carbon balance and its climatic consequences. The influence of three typical land use patterns on the farming-pastoral ecozone in northern China temperate steppe and ecosystem carbon exchange and its components were investigated by studying the components of ecosystem carbon exchange in three ecosystems. These were grazing, no grazing, and steppe cultivated cropland on adjacent areas in Xilinhot, Inner Mongolia. This study used the chamber attached portable infrared analysis system (Li-6400) to investigate the effects of these three land uses on carbon exchange. The results showed that steppe cultivated cropland significantly decreased the daily ecosystem carbon exchange (56% lower, $P < 0.05$) compared to grazed steppe. Long term grazing exclusion tended to decrease carbon exchange and its components, but the decrease was not significant ($P > 0.05$). There was no significant difference between grazed and grazing excluded steppe, which was similar to the results for net ecosystem productivity

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFA0604801, 2017YEC0506505); 国家自然科学基金 (41601615)

收稿日期: 2017-07-18; **网络出版日期:** 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liyuzhe@igsrr.ac.cn

(NEP). In contrast, cultivation significantly decreased net primary productivity (NPP). The gross primary productivity (GPP) differences among the three land uses were lower. The total ecosystem respiration (Re), autotrophic respiration, heterotrophic respiration, and the above and below ground respiration results for grazed steppe were not significantly different from the results recorded for grazing excluded steppe, whereas they were all significantly higher in steppe cultivated cropland. Root respiration was not significantly different among the three land uses. Cultivation significantly increased the autotrophic respiration to Re proportion compared to grazed steppe, whereas soil respiration and root respiration significantly decreased. Grazing exclusion had no significant influence. The below ground biomass has important effects on the variation in the soil respiration (95%) and root respiration (77%) proportions to Re . In addition, the leaf area indexes (LAIs) of the different grassland use patterns in the adjacent areas were very significantly positively correlated with the autotrophic respiration to Re proportion ($P < 0.001$). Temperate steppe cultivated to cropland enhances ecosystem carbon release and reduces CO_2 fixation compared to grassland steppe. However, grazing exclusion had a low influence on ecosystem carbon exchange and its composition.

Key Words: steppe management/use change; temperate steppe; ecosystem carbon exchange; ecosystem respiration and its components

人类活动造成的大规模土地利用、覆盖变化(LUCC)及其生态影响是全球变化领域的重要研究热点^[1-2]。当前,内蒙古中东部温性草原区域受到气候变化和人类活动的影响,土地管理利用格局变化剧烈^[3]。其特殊的气候环境和生态条件又使得区域内生态系统对土地管理利用变化的响应尤为敏感、迅速^[4],成为研究LUCC生态效应的理想区域之一。

天然草地放牧是内蒙古中东部温性草原区域最为主要的土地利用方式^[5],农田原本较多分布在东南部灌溉条件较好或局部地形小气候更为湿润的区域。受气候变化驱动,农牧交错带逐渐北移^[6],草原区域的局地适耕性水平快速提高^[7]。随着国内经济、人口高速增长,人类对粮食资源和生活空间的需求快速增大。自1949年以来我国共开垦草地1930万 hm^2 ,占我国现有草地面积的4.8%,全国现有耕地的18.2%源于草地开垦^[8]。截至2000年,仅内蒙草原东部区域的开垦面积就超过1000 km^2 ^[9]。草原区土地开垦利用呈逐渐蔓延扩展之势。另一方面,自20世纪80年代至2002年,我国牧区草地载畜压力不断增加,草原区域承载牲畜头数增加了46%^[10]。随着放牧利用强度的非理性增长,草原放牧区域面临着载畜压力增大、草场过牧退化等生态问题^[11-13]。为应对日益严峻的草地生态环境问题,各级政府不断加大投入,在草原区实施了系列生态恢复工程。随着工程的深入建设实施,以围封禁牧为代表的草原恢复方式应用面积逐年扩大,其中截止2006年底仅京津风沙源治理工程实施的围栏封育面积就达到 66.93×10^4 hm^2 ^[14]。草原区域内大面积的开垦利用,以及草地的长期禁牧恢复将对原本放牧利用的生态系统的产生哪些影响亟待深入的了解与研究^[15-16]。

已有研究证实土地管理利用方式变化在欧洲山地和美洲普列利草地能对草地生态系统碳交换(Net ecosystem exchange, NEE)造成巨大影响^[17-18]。NEE是植被总初级生产力(Gross primary productivity, GPP)与总生态系统呼吸(Ecosystem respiration, Re)之和,而 Re 仍存在复杂的组分来源^[19-20]。了解NEE中组分的具休变化如何最终贡献NEE的改变对于机理性了解生态系统NEE的调控非常重要^[21]。生态系统呼吸依据释放来源的空间差别,可以区分为地下部分土壤呼吸(Below ground respiration, Rb)和地上部分植物体呼吸(Above ground respiration, Rab)两部分。而生态系统呼吸根据 CO_2 释放来源生物属性,又常被拆分为来自植物体的生态系统自养呼吸(Autotrophic respiration, Ra)和主要释放自微生物和土壤动物的异养呼吸(Heterotrophic respiration, Rh)。异养呼吸和自养呼吸的准确拆分往往被认为是植被NPP测算的关键^[22]。土壤呼吸依据释放来源的不同,又可细分为3个生物学过程(土壤微生物呼吸、根呼吸和土壤动物呼吸)和一个非生物过程(含碳物质化学氧化作用)^[23-24]。其中土壤呼吸中含碳矿物质的化学释放一般情形下非常弱^[25],对土壤呼吸的贡献极小,此外以往研究表明土壤动物呼吸所贡献的比例也不高^[26-28]。因此,土壤呼吸的区分

目前主要关注根系呼吸(Root respiration, R_r)和土壤微生物呼吸的准确拆解^[29]。呼吸过程是地表向大气输送温室气体的最主要方式,深入细致的了解呼吸及其组分对人类典型土地管理利用方式的响应规律是了解区域和全球碳平衡的一个重要环节^[30]。

开垦利用和禁牧恢复作为我国温性草原区域最具代表性的土地管理利用方式转变,研究其对放牧草地生态系统物质交换的影响,将有助于预测草地管理利用方式的大规模转变如何影响生态系统碳收支和区域物质平衡,从而帮助准确评估土地管理利用转变的生态效应和气候影响。本研究利用人工处理控制实验和野外观测相结合的方式,针对温性草原区域 3 种典型的土地管理利用方式放牧、禁牧和开垦农用,测算了生态系统碳交换及其精细组成,旨在准确了解土地管理利用方式变化如何影响区域地表与大气间碳交换,同时尝试机理性解析光合、呼吸过程中哪些组分在管理利用方式间的变异贡献了碳交换的改变,探讨其变异原因。

1 材料与方法

1.1 样地介绍

实验选取锡林郭勒大针茅+糙隐子草草地(Form. *Stipa grandis* + *Cleistogenes squarrosa*)植被类型。据气象资料(1982—1998),区域年平均气温 0.6℃,最冷的 1 月和最暖的 7 月月平均气温分别为-21.4℃和 18.5℃。年均降雨量 350 mm,主要集中在 6—8 月,年内多大风,气候干燥。土壤类型以栗钙土为主^[22]。天然草地自由放牧是当地最主要的土地利用方式。局地水热条件亦可适宜农作物生产^[31-32],草地开垦农用现象突出。本实验选取三块毗邻且利用/管理方式不同的草地。除选择典型放牧草地(Grazing, G)外,西北 0.8 km 为 1979 年开始的围封禁牧样地(Grazing excluded, GE),地表有较多凋落物。在 G 东侧 1.5 km 处为开垦的农用样地(Reclaimed, R),原生植被类型与 G 相似,2010 年开垦翻耕种植农作物。在典型放牧草地中心部(43°32'24.06"N, 116°33'41.76"E)设有涡度相关系统,用以监测植被-大气间水碳热交换通量,通量塔与 GE、R 样地边界均超过距离 800 m 以上。

1.2 实验方案

实验观测采用巢式随机区组设计,依照巢式设计在毗邻的 G、GE 和 R3 个样地内,分别设立 4 个试验区组作为重复(区组间间隔超过 5 m)。每个区组内部包含 4 个 1 m×1 m 样方,样方之间间距 1.5 m,以避免彼此影响。每个区组随机选取 1 个样方用于地上、地下生物量测定及 LAI、土壤取样,方法见^[33]。另 3 个样方随机分配以 3 种不同的处理方式,以测定和拆分生态系统碳通量及其组分。在测定开始两周之前,每个区组内随机选取一个样方喷施除草剂(41%草甘膦异丙胺盐水剂稀释 150 倍),2 d 后该样方内植物全部被杀死并呈枯立起状保留在样方内,维持样方植物存活时自然的遮阴情形(Dry and stand, DS)。区组内另一随机样方,与以往测定生态系统蒸发速率的处理一致,齐地面刈割地表植被^[22,34],并在每次测定前一天剪除其地面新萌出部分,维持样方地表裸露状态(Clipping, CL)。剩余的一个样方不做处理维持原状,设为空白对照(Control with plants, C)。在 G、GE 和 R3 个草地利用方式样地内共计设置 48 个样方,每个样地对对照样方、刈割处理样方、除草剂处理样方均重复 4 次(分置于各样地的 4 个实验区组中),剩余每个样地的 4 个区组重复中各留有 1 个收割样方用于相关群落特征测定。在空白对照样方内利用箱式法测得的 NEE 结果与采用标准校正处理^[35]后的涡度相关系统测得 NEE 进行了比对,两者具有很好的一致性(图 1)。

1.3 生态系统碳交换测定及拆分计算

对照样方用于测定生态系统 CO_2 净交换速率(NEE),同时借助黑箱遮光法,测定生态系统呼吸速率(R_e)。DS 用于测定生态系统异养呼吸速率(R_h),刈割样方 CL 内测定的 CO_2 可视作生态系统地下部分的呼吸速率(R_b)。

每个测定样方中,在测定的前两周安置一个正方形金属底座(面积 50 cm×50 cm,高 10 cm)。底座下边缘锋利,方便压入土中,同时留有 3 cm 高度高出土面以便紧密连接同化箱。生态系统水碳交换中前述组分(NEE, R_e , R_h 和 R_b)都借由一个立方体同化箱(50 cm×50 cm×50 cm)连接一台红外气体分析仪(LI-6400, LI-

COR Inc., Lincoln, NE, USA) 在相应处理样方直接测定,记录测定方案如 Niu 等描述^[35]。两枚小型风扇安装在同化箱内顶部,用以在测期间混合空气,一个温度探针被放置在同化箱中心测定空气温度,一个土壤温度探针被插入同化箱附近土壤中用于测定 5 cm 深处土壤温度,同时利用 TDR100 测定了土壤体积含水。进行测定时,透明的同化箱紧密放置在金属底座上,为防止密封不严的情况,在连接处安装了橡胶密封条。同化箱被合适的放置在底座上后,LI-6400 根据输入程序,自动连续测定箱内 CO₂ 浓度 30 s,每秒记录一次。数据从头开始每 10 个点进行线性拟合,当 $R^2 > 0.98$ 时即接受斜率用以推算 CO₂ 通量,否则移动至 2—11 点重复,依次类推直到取到符合要求的斜率。

观测在草地的最大生物量时期(8 月)选择晴朗、微风,天气条件相近时在不同利用方式草地交叉密集进行,共测定 12 个全天(每利用方式 4 个重复观测日)。

对各样方生态系统碳交换的观测每隔 1 h 测定一轮,连续进行 24 h。G 样地测定结果经过与涡度相关系统测水碳通量的比较,两个测定方法的结果具有良好的一致性,测定是准确可靠的(图 1)。

生态系统碳通量直接测定计算的方法在以往研究中有详细描述^[22,35],本研究中对通量各组分日积累量的计算公式如下:

对于生态系统呼吸及其各组分在内的碳释放过程,因为交换速率全部为正值,可直接通过交换速率进行计算,

$$\text{Daily carbon exchange} = \int_{0:00}^{24:00} F_c \times 12 \times 10^{-6} (\text{gC}),$$

式中, F_c 是碳通量 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 负值 F_c 代表生态系统吸收固定大气中的 CO₂, 反之是生态系统释放 CO₂ 到大气)。

对于生态系统的碳吸收过程(GEP、NPP、NEP),因各组分交换速率多为负值,为方便对其日积累量进行直观比较,计算方式为,

$$\text{Daily carbon exchange} = \int_{0:00}^{24:00} -F_c \times 12 \times 10^{-6} (\text{gC}),$$

生态系统 CO₂ 通量收支中的其他一些组分如总生态系统生产力(GEP),自养呼吸速率(Ra)等则可通过差值法^[36],计算如下。

$$\text{GEP} = \text{NEP} + R_e$$

净生态系统生产力 NEP 是净初级生产力(NPP)中去除土壤动物和土壤微生物的异养呼吸 Rh 后的剩余部分,由此:

$$\text{NPP} = \text{NEP} + R_h$$

生态系统呼吸 R_e 由植被本身自养呼吸消耗 R_a 和生态系统异养呼吸 R_h 共同构成,利用测得的 R_e 和 R_h , 自养呼吸 R_a 依据下式求得:

$$R_a = R_e - R_h$$

从空间角度考虑,生态系统呼吸由地上呼吸(R_{ab})和地下呼吸 R_b 两部分组成。利用测得的地下部分呼吸 R_b 和生态系统呼吸 R_e ,生态系统地上部分呼吸 R_{ab} 计算如下:

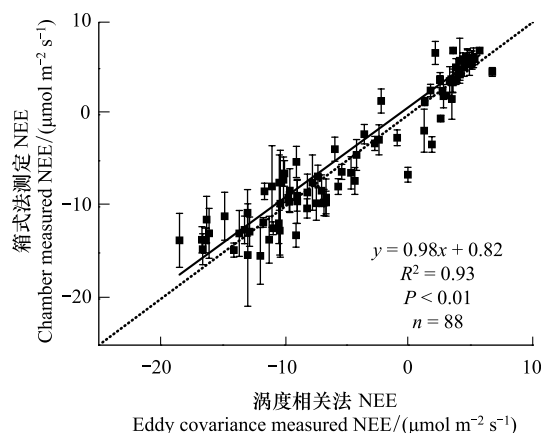


图1 放牧样地 NEE 同化箱测定法和涡度相关测定法结果间对比

Fig.1 Comparison of the ecosystem carbon exchange obtained by the chamber method and eddy covariance system

NEE: 净生态系统交换 Net ecosystem exchange

$$R_{ab} = R_e - R_b$$

其中地下部分呼吸 R_b , 在根系正常活动时, 即可视作土壤呼吸 (R_s), 包含土壤微生物呼吸、根系呼吸和土壤动物呼吸 3 个生物学过程, 以及含碳矿物质的化学氧化等非生物 CO_2 释放。在大部分土壤类型中和绝大多数常见生态系统中, 土壤含碳矿物质化学氧化和动物呼吸所释放的 CO_2 所占比例极小, 可以忽略不计。由此, 土壤呼吸主要由两大来源组成, 即土壤中的微生物呼吸和土壤中根系呼吸。土壤微生物异养呼吸占据生态系统异养呼吸 R_h 的绝大部分。生态系统自养呼吸 R_a , 依据空间差异, 由生态系统地上部分植被呼吸 R_{ab} 和地下根系 R_r 共同构成, 由此可推导隶属于 R_a 的一部分的根系呼吸可计算如下:

$$R_r = R_a - R_{ab} = (R_e - R_h) - (R_e - R_b) = R_b - R_h$$

生态系统碳交换各组分的日交换量通过对 24 小时通量速率进行全天积分获得。

1.4 生态系统碳释放组成

生态系统呼吸空间上由地上部分呼吸 R_{ab} 和地下部分呼吸 R_b 通量之和, 生态系统土壤呼吸占生态系统呼吸的比例 f_{soil} :

$$f_{soil} = R_b / R_e$$

生态系统呼吸来源上, 由植物体产生的自养呼吸 R_a 和异养生物产生的异养呼吸 R_h 共同构成, 生态系统自养呼吸占生态系统呼吸 f_a :

$$f_a = R_a / R_e$$

土壤呼吸通量等于根呼吸 R_r 和土壤微生物呼吸 R_h 之和, 根呼吸占土壤呼吸的比例 f_{root} :

$$f_{root} = R_r / R_s = R_r / R_b$$

根呼吸站生态系统呼吸的比例 f_{root_re} :

$$f_{root_re} = R_r / R_e$$

1.5 数据分析

使用配对 t -检验分析碳交换及其组分日动态差异, 日交换量采用 HSD 法单因素方差分析 (One-way ANOVA) 进行检验。呼吸组成与环境因子间关系分析采用线性回归法。所有数据分析使用了 SPSS12.0, 制图采用 Originpro 8.0。

2 结果与分析

2.1 不同利用方式草地光合呼吸各组分日动态和交换量

3 种管理利用类型的草地, NEE、GEP 和 NPP 速率的日动态大致都呈倒 U 型曲线 (图 2)。白天 3 种利用方式生态系统的 NEE 彼此间差异不大, 但夜间开垦区域的碳排放要明显高于放牧和禁牧草地 (图 2)。GEP 在 3 种不同利用方式草地在 12:00—13:00 间均出现不同程度的午休现象 (图 2)。配对 T 检验结果显示, 3 种不同利用方式草地白天 NPP 水平彼此间差异不大 ($P > 0.05$)。

生态系统呼吸在不同利用方式草地均呈峰值出现在午后 13:00—16:00 的单峰曲线, 放牧和禁牧样地两者间差异不大, 在各时段释放 CO_2 均低于开垦样地的呼吸水平 (图 3)。开垦样地的自养呼吸在各时间节点均高于放牧和禁牧草地, 峰值出现在 12:00, 放牧和禁牧草地 R_a 峰值出现 14:00 (图 3)。异养呼吸的日动态则相对平稳, R_h 在 3 种利用方式草地间的差异也较 R_a 小 (图 3)。开垦样地的地上和地下部分呼吸均强于放牧和禁牧草地 (图 3)。在根系呼吸方面, 不同利用方式样地根系呼吸最大值均出现在开垦样地午后 13:00, 接近 $2 \mu mol m^{-2} s^{-1}$, 此外在日出后的 7:00—10:00 间, 开垦样地的根呼吸出现负值, 根系呈现出吸收 CO_2 的迹象, 这一现象在放牧和禁牧草地并没有出现。

3 种利用方式草地的 GEP 水平大致位于 $30—35 g CO_2 / (m^2 \cdot d)$ 。与放牧草地 GEP 相比, 开垦和禁牧均趋向于增加生态系统 GEP (图 4), 其中开垦样地显著增加 12.7% ($P < 0.05$)。然而草地开垦显著降低原有放牧草地的 NPP (13.0%, $P < 0.05$), 而长期禁牧草地与放牧草地 NPP 彼此间差异不大 ($P > 0.05$)。草地管理利

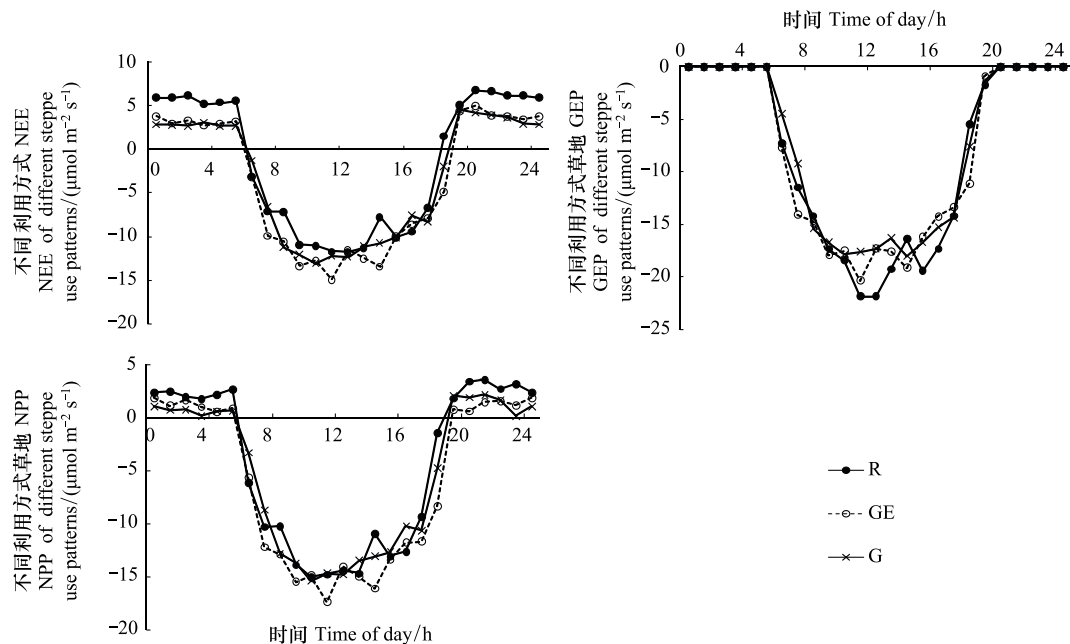


图2 不同利用方式草地光合过程日动态

Fig.2 Changes of daily dynamics of NEE, GEP and NPP in different grassland use pattern during the peak growing period

GEP: 总生态系统生产力 Gross ecosystem productivity; NPP: 净初级生产力 Net ecosystem primary productivity; G: 放牧 Grazing; GE: 禁牧 Grazing excluded; R E: 开垦 Reclaimed

用方式差异对 NEP 影响情形与 NPP 相似, R 显著低于 G 和 GE ($P < 0.05$)。但开垦对放牧草地 NEP 的降低幅度较 NPP 大, 达到 51.2%。

放牧和禁牧草地 R_e 彼此间差异不大 ($P > 0.05$), 均在 $17 \text{ g CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 左右 (图 5)。草地开垦后的 R_e 达到 $26.9 \text{ g CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 较放牧草地显著增加 64.3% ($P < 0.05$)。放牧和禁牧草地 R_a 彼此间差异不大 ($P > 0.05$), 均在 $8 \text{ g CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 左右。草地开垦后的 R_a 达到 $14.1 \text{ g CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 较放牧草地显著增加 88.8% ($P < 0.05$)。放牧和禁牧草地 R_h 彼此间差异不大 ($P > 0.05$), 均在 $9 \text{ g CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 左右。草地开垦后的 R_h 达到 $12.8 \text{ g CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 较放牧草地显著增加 43.7% ($P < 0.05$)。放牧和禁牧草地 R_{ab} 彼此间差异不显著 ($P > 0.05$), 而草地开垦后的 R_{ab} 显著增加为放牧草地的两倍左右 ($P < 0.05$)。放牧和禁牧草地 R_b 彼此间差异不大 ($P > 0.05$), 均在 $11 \text{ g CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 左右。草地开垦后的土壤呼吸升至 $14.6 \text{ g CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$, 较放牧草地显著增加了 35.6% ($P < 0.05$)。根系呼吸水平在三个不同利用方式间差异不显著 ($P > 0.05$), 均在 $2 \text{ g CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 左右。

2.2 不同利用方式草地呼吸组成及其控制因素

在 3 种不同管理利用方式下, 土壤呼吸占生态系统呼吸比例都超过 50%, 禁牧草地土壤呼吸贡献比例最大, 达到 67%。与放牧草地相比, 开垦农用显著降低土壤呼吸占生态系统呼吸比例, 下降幅度为 17.7% ($P < 0.05$)。而围封禁牧与放牧草地之间无显著差异 ($P > 0.05$)。生态系统呼吸中自养呼吸 R_a 所占比例在不同草地管理利用方式下彼此间差异较小, 都在 50% 左右。其中开垦农用 R_a 贡献比例最大 (52.3%), 相比最低的放牧草地 (44.5%) 增幅为 17.5% ($P < 0.05$)。根系呼吸对土壤呼吸的贡献比例在 3 个样地之间差异相对较大。与放牧草地相比, 草地开垦农用显著降低了 f_{root} (表 1, $P < 0.05$)。而围封禁牧则趋向于增加草地中根系呼吸对土壤呼吸的贡献比例, 与放牧草地相比增幅为 3.7%, 但两者间差异未达显著水平 ($P > 0.05$)。与放牧草地相比, 开垦农用显著降低根系呼吸占生态系统总呼吸的比例 (表 1, $P < 0.05$), 然而 $f_{\text{root}_{\text{re}}}$ 在围封禁牧与放牧草地之间无显著差异 ($P > 0.05$)。

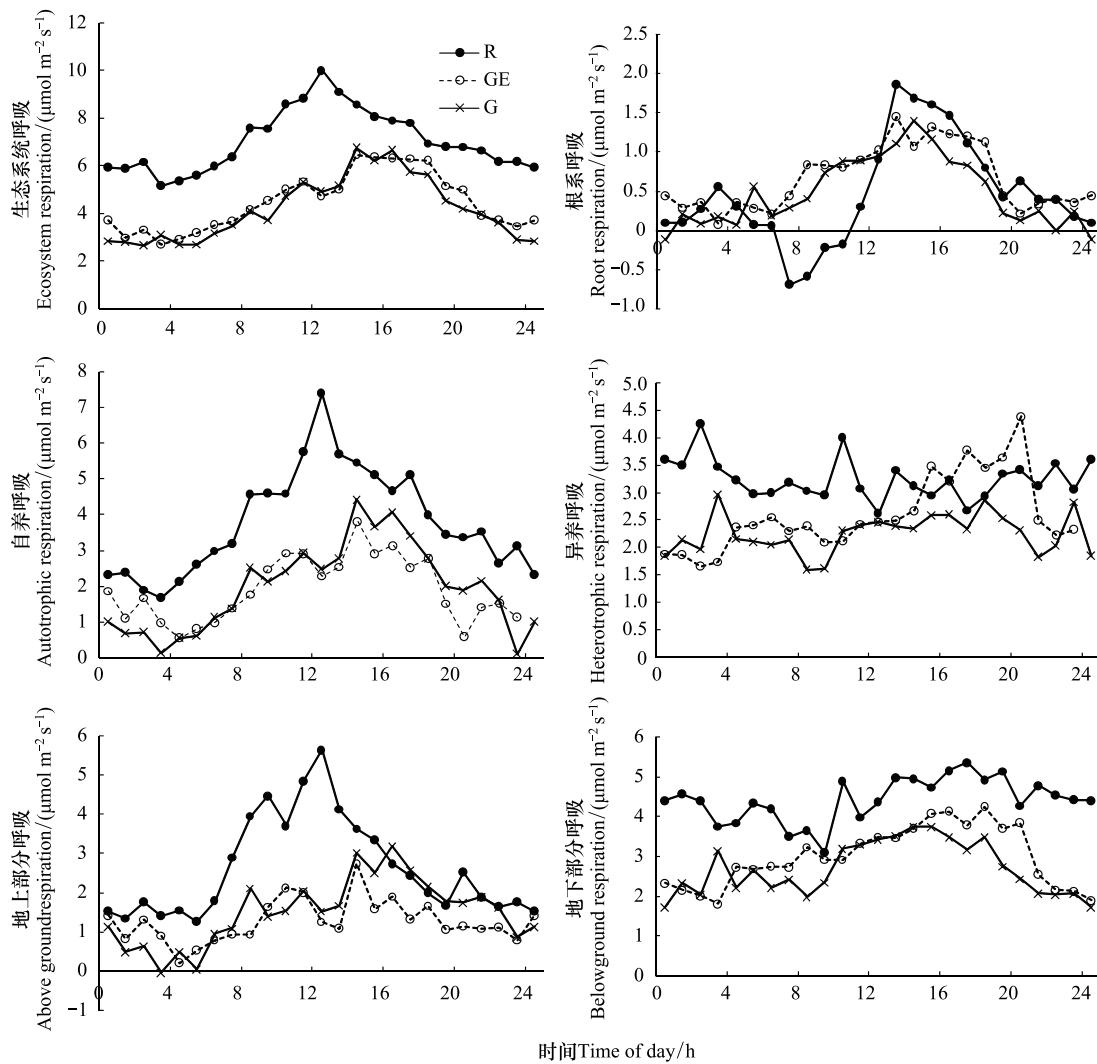


图3 不同利用方式草地呼吸各组分日动态

Fig.3 Changes of daily dynamics of ecosystem respiration compositions in different grassland use pattern during the peak growing period

表1 不同管理利用方式下3种草地生态系统呼吸、土壤呼吸拆分结果

Table 1 Partitioning of ecosystem respiration and soil respiration among three different grassland use/manage patterns

Re, Rs 组成 Composition of Re, Rs	草地开垦 Reclaimed	禁牧草地 Grazing excluded	放牧草地 Grazing
土壤呼吸占 Re 比例 f_{soil} The ratio of Rs to Re, $f_{\text{soil}}/\%$	54.3±2.5a	67.0±7.2b	66.0±2.4b
自养呼吸占 Re 比例 f_a The ratio of Ra to Re, $f_a/\%$	52.3±4.0a	47.5±2.8ab	44.5±3.9b
根系呼吸占 Rs 比例 f_{root} The ratio of Rr to Rs, $f_{\text{root}}/\%$	12.7±3.0a	21.2±5.6b	17.5±4.0b
根系呼吸占 Re 比例 $f_{\text{root_re}}$ The ratio of Rr to Re, $f_{\text{root_re}}/\%$	6.7±0.7a	14.1±1.8b	11.5±1.1b

均值±标准误;同行内不同小写字母代表相互间差异显著 ($P<0.05$); Re: 生态系统总呼吸, ecosystem respiration; Rs: 土壤呼吸, soil respiration; Ra: 自养呼吸, autotrophic respiration; Rr: 根系呼吸, root respiration; f_{soil} : 土壤呼吸占 Re 比例, the ratio of Rs to Re; f_a : 自养呼吸占 Re 比例, the ratio of Ra to Re; f_{root} : 根系呼吸占 Rs 比例, the ratio of Rr to Rs; $f_{\text{root_re}}$: 根系呼吸占 Re 比例, The ratio of Rr to Re

在众多环境因子中,各样点间地下生物量变化表现出与 f_{soil} 极显著正相关关系,其改变能 95% 程度上解释 f_{soil} 在样点间的变化 (图 6, $P<0.001$)。而样点间 LAI 差异则解释了样点间 f_a 变化的 65%, LAI 在样点间增加与 f_a 变化呈正比 ($P<0.001$)。土壤呼吸中根系呼吸贡献比例 f_{root} 表现出与地下生物量的较好相关性 ($P<0.001$), 地下生物量增加可以解释 f_{root} 增加的 77%。生态系统总呼吸中根系呼吸贡献比例 $f_{\text{root_re}}$ 与总生物量间呈显著正相关关系 ($P<0.001$), 总生物量增加可以解释 $f_{\text{root_re}}$ 变化的 84% (图 6)。

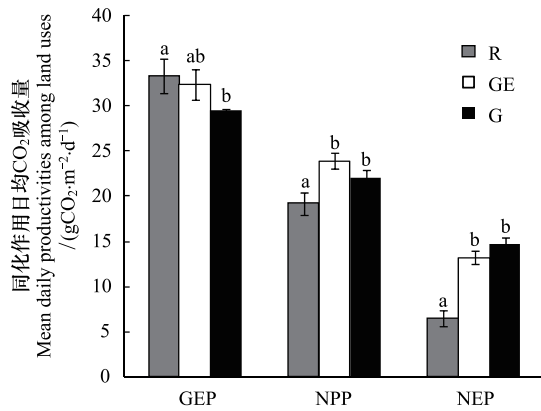


图4 不同利用方式草地日均 GEP、NPP 和 NEP

Fig.4 Mean daily GEP, NPP and NEP in different grassland use/management pattern during the peak growing period

均值±标准差; 同组中不同小写字母代表相互间差异显著 ($P < 0.05$)

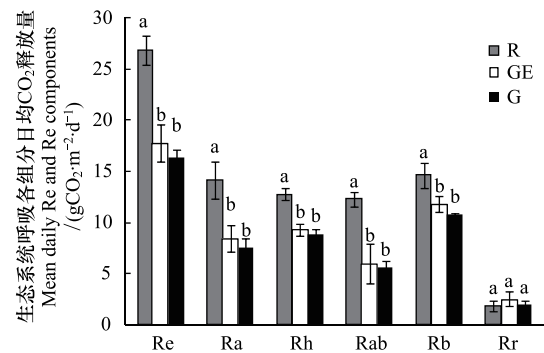


图5 不同利用方式草地呼吸各组分日交换量

Fig.5 Mean daily ecosystem respiration and its components in different grassland use/management pattern during the peak growing period

均值±标准差; 同组中不同小写字母代表相互间差异显著 ($P < 0.05$)

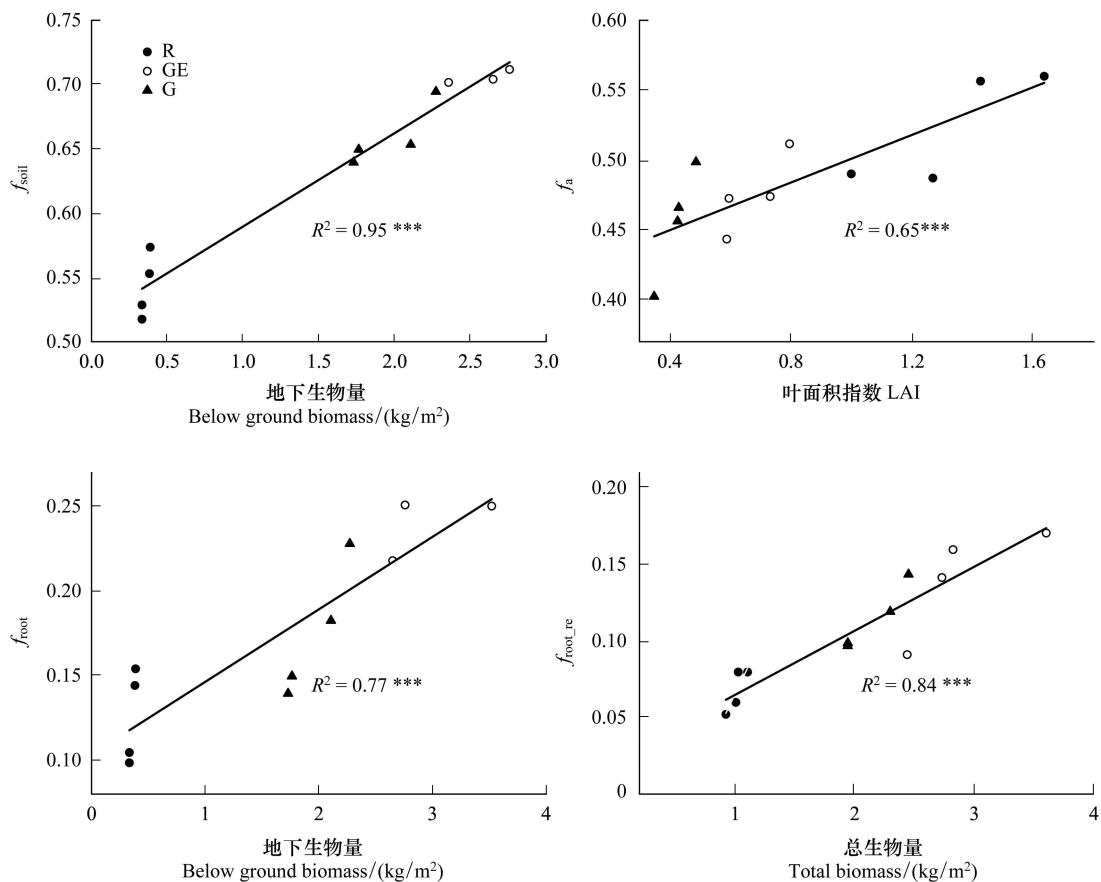


图6 不同管理利用方式草地 f_{soil} , f_a , f_{root} 和与 f_{root_re} 群落环境因子间关系

Fig.6 Relationships between f_{soil} , f_a , f_{root} and f_{root_re} on below ground biomass, leaf area index (LAI), total biomass across the three different grassland use/management pattern

f_{soil} : 土壤呼吸占 Re 比例 The ratio of R_s to Re ; f_a : 自养呼吸占 Re 比例 The ratio of R_a to Re ; f_{root} : 根系呼吸占 R_s 比例 The ratio of R_r to R_s ; f_{root_re} : 根系呼吸占 Re 比例 The ratio of R_r to Re . *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$

2.3 不同利用方式草地生态系统根系呼吸活力与根冠比关系

根呼吸活力被定义为单位根生物量的呼吸速率^[37],根据 R_r 与活根生物量之比,可计算出根呼吸活力。3 种不同草地管理利用方式下,植被根呼吸活力变化范围在 $0.86\text{--}5.4\text{ gCO}_2\text{ kg}^{-1}\text{ d}^{-1}$ 之间。根呼吸活力在放牧和禁牧草地之间差异并不显著 ($P>0.05$),而开垦为农田后根呼吸活力大幅上升(图 7, $P<0.05$)。在草原区域不同管理利用方式下,与史晶晶等^[38] 研究结果相似,植被根冠比与根呼吸活力间表现出极显著的负指数相关关系(图 7, $P<0.001$),解释程度为 99%。

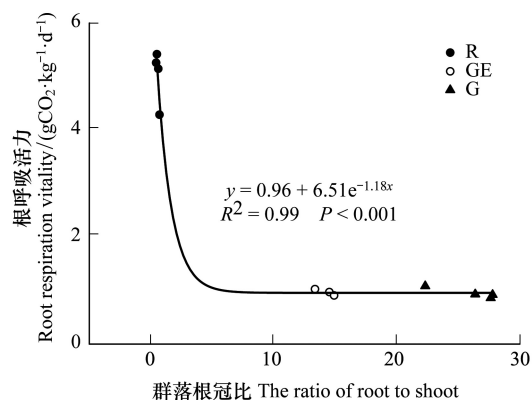


图 7 根呼吸活力和根冠比的相关关系

Fig.7 Correlation between root respiration vitality and the ratio of root to shoot biomass

3 讨论

3.1 土地管理利用方式改变对草地碳交换的影响

本研究中放牧草地和禁牧恢复草地,都具有比开垦区域显著更高的 NEP。表明大规模的开垦行为,不仅改变生态系统的物种组成和群落结构^[22, 39],还可能弱化北方草原区域天然草地生态系统的原有的固碳能力。尽管毗邻区域不同利用方式生态系统间,GE 彼此间差异相对较小(图 2、图 4)。这体现了植被将光合有效辐射转化成 GEP 的能力往往差异不大,这一特性应用在了若干光能利用效率为基础的生产力模型中^[39]。开垦区域的 NPP 相比天然草地(包括放牧草地和禁牧草地)下降约 13%(图 4),而开垦区域 NEP 相比两天然草地下降了约 51%(图 4),NEP 的降幅远高于 NPP。这反映出单纯模拟 NPP 变化可能不能充分、准确评估区域生态系统碳固定能力在土地管理利用变化影响下的损失。只考虑 NPP 变化将会低估草地开垦可能造成的区域碳固定下降。

具有较高 GEP 的开垦样地,NPP 和 NEP 反而显著低于放牧和禁牧草地(图 4)。这一情形应归咎于生态系统呼吸及其组成在利用方式转变下发生了巨大的改变^[40]。如开垦样地显著较低的 NEP 就归咎于增加幅度超过 50%的生态系统总呼吸(图 5, $P<0.05$)。开垦区域 R_e 的显著上升可能主要归因于小麦作物自身的高代谢^[41]使得生态系统自养呼吸强度大幅度高于同区域的天然草地($P<0.05$),这一变化也造成开垦样地 NPP 显著低于放牧和禁牧草地。另一方面,由于农田施用农家肥使得土壤中微生物呼吸产生 R_h 大幅增强($P<0.05$)。最后,虽然草地开垦极大的减少了群落的地下生物量(即根系数量)^[33],但是由于根冠比下降导致的根系呼吸活力指数增加^[38](图 7),农田整体根系呼吸并没有出现显著下降(图 5, $P>0.05$)。草地开垦区域生态系统增加的 R_h 和 R_e 如果长期持续,无疑将逐渐削弱区域的土壤碳库,增加区域的 CO_2 释放。而草原区域大规模的开垦,通过碳收支的改变,无疑将对区域乃至全球气候产生一定程度的暖化贡献。

3.2 土地管理利用方式改变对草地呼吸组成的影响

通过对比不同管理利用方式草地碳交换及其组成,生态系统呼吸及其组分的变化应是影响温性草原区域生态系统最终 NEP 的重要因素。本研究中,自然物种组成的草地生态系统(包括放牧和禁牧草地),其总呼吸中土壤呼吸占比 f_{soil} 彼此接近,均显著高于草地开垦后的生态系统(表 1)。这主要由于开垦后植被地上部分生物量比例大幅增加造成地上部分呼吸贡献的极大增加,反映出草地开垦后地上地下生物量分配的巨大改变^[33]。相比 f_{soil} ,自养呼吸在生态系统呼吸中的占比 f_a 在不同管理利用方式间的差异较小且更具连续性,禁牧草地与具有较高 f_a 放牧草地以及与较低 f_a 开垦草地间差异都不显著,3 种群落的 f_a 大致都在 50% 左右。不同草地利用方式下,较高的地上部分生物量可预期的将趋向贡献较多的自养呼吸^[42],从而使生态系统表现出较高的 f_a 。史晶晶等在邻近羊草草地^[38] 及李凌浩等^[43] 在邻近区域放牧草地测得的 f_{root} 都在 24% 左右,略高于我们的测定结果,这一结果与本研究围封禁牧草地测得的 f_{root} 21.2% 非常接近,表明放牧活动和草地开垦趋

向于降低群落中的根系呼吸所占比。考虑到羊草草地的根系生物量^[38]与围封禁牧草地非常接近^[33],远高于放牧和开垦区域。因此相比禁牧草地和羊草草地^[38],开垦样地和放牧样地较低根系呼吸贡献率推测是由于地下生物量及其占比更低所致。

生态系统地下生物量的增加能很好解释土壤呼吸对生态系统呼吸贡献的上升(图 6, 95%)。地下生物量与 f_{soil} 表现出的极显著正相关可归因于根际激发效应^[25]。以往研究还指出地下生物量的增加不仅趋向于直接增加根系的呼吸^[44],增加的根系还通过释放根际分泌物和改变土壤理化性质可以促进土壤有机质的分解,从而加强微生物呼吸。自养呼吸贡献比例与 LAI 表现出极显著正相关(图 6),反映出了 LAI 与产生自养呼吸的植物生物量所隐含的正相关关系。更高的 LAI 往往对应更高的植物活体生物量^[45-46],从而表征更高 R_a 及其比例。 f_{root} 与根系生物量呈现出极显著正相关关系(图 6),根系的增加促进根系呼吸在 R_e 中所占比重。然而围封禁牧草地根系生物量是毗连开垦放牧草地的 10 倍,而 f_{root} 只增加了 10% 左右。这固然关系到不同群落建群种本身固有特性,但也可部分归因于前述的根系激发效应造成土壤微生物呼吸增加^[25]。此外,如图 7 所示,根系呼吸效率与根冠比间呈极显著的负指数关系,开垦区域较少的土壤根系生物量往往具有极高的根系呼吸效率,从而仍然能产生出不低的根系呼吸,近似现象在以往研究中曾被提及^[38]。

4 结论

研究结果表明,温性草原区域的草地管理利用方式转变能显著的改变生态系统的碳交换水平,并大幅改变碳交换的组分构成。其中草地开垦成农田对生态系统碳交换的影响最为强烈,主要表现为 NEP 的显著下降(51.2%)。造成这一现象的原因是种植作物的自养呼吸水平 R_a 相较天然植被大幅提高(增加近 90%),同时施肥后的土地土壤异养 R_h 也显著增加(43.7%),最终造成生态系统总呼吸 R_e 相比放牧草地显著增加 64.3%。长期禁牧也趋向减少生态系统 NEP,但与放牧草地相比,变化不显著(10.0%, $P > 0.05$)。相比长期禁牧,草地开垦将严重弱化区域植被的碳固定作用,长远看可能对草原区域植被碳库和土壤碳库的积累产生负面影响。草地开垦区域生态系统 R_h 和 R_e 的增加如果长期持续,将逐渐削弱区域的土壤碳库,增加区域的 CO_2 释放。而草原区域大规模的开垦,通过碳收支的改变,将可能对区域乃至全球气候产生一定的暖化作用。

参考文献(References):

- [1] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, USA: Cambridge University Press, 2013.
- [2] Pielke RA. Land use and climate change. Science, 2005, 310(5754): 1625-1626.
- [3] 董金玮, 徐新良. 典型农牧交错区 LUCC 及农牧交替演化过程分析——以内蒙古赤峰市为例. 地球信息科学学报, 2009, 11(4): 413-420.
- [4] 高志强, 刘纪远, 曹明奎, 李克让, 陶波. 土地利用和气候变化对农牧过渡区生态系统生产力和碳循环的影响. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2004, 34(10): 946-957.
- [5] 杨勇, 刘爱军, 李兰花, 陈海军, 宋向阳, 王保林, 罗冬, 王明玖. 围封对内蒙古典型草原群落特征及土壤性状的影响. 草业学报, 2016, 25(5): 21-29.
- [6] Tao F, Yokozawa M, Liu J Y, Zhang Z. Climate change, land use change, and China's food security in the twenty-first century: an integrated perspective. Climatic Change, 2009, 93(3/4): 433-445.
- [7] Tao F L, Zhang Z, Zhang S, Rötter R P, Shi W J, Xiao D P, Liu Y J, Wang M, Liu F S, Zhang H. Historical data provide new insights into response and adaptation of maize production systems to climate change/variability in China. Field Crops Research, 2016, 185: 1-11.
- [8] 樊江文, 钟华平, 员旭疆. 50 年来我国草地开垦状况及其生态影响. 中国草地, 2002, 24(5): 69-72.
- [9] Liu J Y, Liu M L, Zhuang D F, Zhang Z X, Deng X Z. Study on spatial pattern of land-use change in China during 1995-2000. Science in China Series D: Earth Sciences, 2003, 46(4): 373-384.
- [10] 苏大学, 张自和, 陈佐忠, 胡兴宗. GB 19377-2003 天然草地退化、沙化、盐渍化的分级指标. 北京: 中国标准出版社, 2004.
- [11] Fan J W, Zhong H P, Harris W, Yu G R, Wang S Q, Hu Z M, Yue Y Z. Carbon storage in the grasslands of China based on field measurements of above- and below-ground biomass. Climatic Change, 2008, 86(3/4): 375-396.

- [12] Fan J W, Wang K, Harris W, Zhong H P, Hu Z M, Han B, Zhang W Y, Wang J B. Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73(4/5): 521-528.
- [13] 张良侠, 樊江文, 邵全琴, 唐风沛, 张海燕, 李愈哲. 生态工程前后三江源草地产草量与载畜压力的变化分析. *草业学报*, 2014, 23(5): 116-123.
- [14] 张良侠, 樊江文, 张文彦, 唐风沛. 京津风沙源治理工程对草地土壤有机碳库的影响——以内蒙古锡林郭勒盟为例. *应用生态学报*, 2014, 25(2): 374-380.
- [15] 刘延斌, 张典业, 张永超, 石明明, 尚振艳, 贺磊, 宗文杰, 傅华, 牛得草. 不同管理措施下高寒退化草地恢复效果评估. *农业工程学报*, 2016, 32(24): 268-275.
- [16] 蒲玉琳, 叶春, 张世熔, 龙高飞, 杨丽蓉, 贾永霞, 徐小逊, 李云. 若尔盖沙化草地不同生态恢复模式土壤活性有机碳及碳库管理指数变化. *生态学报*, 2017, 37(2): 367-377.
- [17] Williams D R, Alvarado F, Green R E, Manica A, Phalan B, Balmford A. Land-use strategies to balance livestock production, biodiversity conservation and carbon storage in Yucatán, Mexico. *Global Change Biology*, 2017, 23(12): 5260-5272.
- [18] Nyawira S, Nabel J, Brovkin V, Pongratz J. Input-driven versus turnover-driven controls of simulated changes in soil carbon due to land-use change//Proceedings of the 19th EGU General Assembly. Vienna, Austria: EGU, 2017: 23-28.
- [19] 吴亚华, 肖荣波, 王刚, 黄柳菁, 邓一荣, 陈敏. 城市绿地土壤呼吸速率的变化特征及其影响因子. *生态学报*, 2016, 36(22): 7462-7471.
- [20] 游成铭, 胡中民, 郭群, 干友民, 李凌浩, 白文明, 李胜功. 氮添加对内蒙古温带典型草原生态系统碳交换的影响. *生态学报*, 2016, 36(8): 2142-2150.
- [21] Armeth A, Sitch S, Pongratz J, Stocker B D, Ciais P, Poulter B, Bayer A, Bondeau A, Calle L, Chini L P, Chini L P, Gasser T, Fader M, Friedlingstein P, Kato E, Li W, Lindeskog M, Nabel J E M S, Pugh T A M, Robertson E, Viovy N, Yue C, Zaehle S. Historical carbon dioxide emissions caused by land-use changes are possibly larger than assumed. *Nature Geoscience*, 2017, 10(2): 79-84.
- [22] Chen S P, Lin G H, Huang J H, Jenerette G D. Dependence of carbon sequestration on the differential responses of ecosystem photosynthesis and respiration to rain pulses in a semiarid steppe. *Global Change Biology*, 2009, 15(10): 2450-2461.
- [23] Höglberg P, Plamboeck A H, Taylor A F S, Fransson P M A. Natural ^{13}C abundance reveals trophic status of fungi and host-origin of carbon in mycorrhizal fungi in mixed forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, 96(15): 8534-8539.
- [24] Höglberg P, Read D J. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(10): 548-554.
- [25] Kuzyakov Y. Sources of CO_2 efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(3): 425-448.
- [26] Andrén O, Schnürer J. Barley straw decomposition with varied levels of microbial grazing by *Folsomia fimetaria* (L.) (Collembola, Isotomidae). *Oecologia*, 1985, 68(1): 57-62.
- [27] Ke X, Winter K, Filser J. Effects of soil mesofauna and farming management on decomposition of clover litter: a microcosm experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(4): 731-738.
- [28] Konaté S, Le Roux X, Verdier B, Lepage M. Effect of underground fungus - growing termites on carbon dioxide emission at the point - and landscape - scales in an African savanna. *Functional Ecology*, 2003, 17(3): 305-314.
- [29] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, Andrews J A. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 115-146.
- [30] Luo Y Q, Zhou X H. *Soil Respiration and the Environment*. Amsterdam: Academic Press, 2010.
- [31] Miao H X, Chen S P, Chen J Q, Zhang W L, Zhang P, Wei L, Han X G, Lin G H. Cultivation and grazing altered evapotranspiration and dynamics in Inner Mongolia steppes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, 149(11): 1810-1819.
- [32] Wu F, Zhan J Y, Yan H M, Shi C C, Huang J. Land cover mapping based on multisource spatial data mining approach for climate simulation: a case study in the farming-pastoral ecotone of North China. *Advances in Meteorology*, 2013, 2013: 520803.
- [33] 李愈哲, 樊江文, 张良侠, 翟俊, 刘革非, 李佳. 不同土地利用方式对典型温性草原群落物种组成和多样性以及生产力的影响. *草业学报*, 2013, 22(1): 1-9.
- [34] Niu S L, Xing X R, Zhang Z, Xia J Y, Zhou X H, Song B, Li L H, Wan S Q. Water - use efficiency in response to climate change: from leaf to ecosystem in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 1073-1082.
- [35] Hu Z M, Yu G R, Zhou Y L, Sun X M, Li Y N, Shi P L, Wang Y F, Song X, Zheng Z M, Zhang L, Li S G. Partitioning of evapotranspiration and its controls in four grassland ecosystems: Application of a two-source model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, 149(9): 1410-1420.
- [36] Chapin III F S, Matson P A, Vitousek P. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2nd ed. New York: Springer, 2011.
- [37] 王妮, 郭继勋. 松嫩草甸草地碱茅群落根呼吸对土壤呼吸的贡献. *科学通报*, 2006, 51(5): 559-564.
- [38] 史晶晶, 耿元波. 内蒙古羊草草原根呼吸和土壤微生物呼吸区分的研究. *环境科学*, 2014, 35(1): 341-347.
- [39] Zhang L X, Zhou D C, Fan J W, Hu Z M. Comparison of four light use efficiency models for estimating terrestrial gross primary production.

- Ecological Modelling, 2015, 300: 30-39.
- [40] Valentini R, Matteucci G, Dolman A J, Schulze E D, Rebmann C, Moors E J, Granier A, Gross P, Jensen N O, Pilegaard K, Lindroth A, Grelle A, Bernhofer C, Grünwald T, Aubinet M, Ceulemans R, Kowalski A S, Vesala T, Rannik U, Berbigier P, Loustau D, Gudmundsson J, Thorgeirsson H, Ibrom A, Morgenstern K, Clement R. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 2000, 404(6780): 861-865.
- [41] Xiao D P, Tao F L. Contributions of cultivars, management and climate change to winter wheat yield in the North China Plain in the past three decades. *European Journal of Agronomy*, 2014, 52: 112-122.
- [42] Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(11/12): 1625-1635.
- [43] 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.
- [44] 李亚婷, 宜树华, 侯扶江, 常生华, 王召锋, 秦彥, 陈建军. 高寒草甸生长盛期 CO₂ 交换特征对欧拉羊短期放牧的响应. *草业学报*, 2017, 26(4): 24-32.
- [45] 胡飞龙, 闫妍, 刘立, 曹云, 马月, 陈萌萌, 刘志民. 内蒙古典型草原生物量碳分配格局. *草业学报*, 2017, 26(4): 33-42.
- [46] 李英年, 王勤学, 古松, 伏玉玲, 杜明远, 赵亮, 赵新全, 于贵瑞. 高寒植被类型及其植物生产力的监测. *地理学报*, 2004, 59(1): 40-48.