

DOI: 10.5846/stxb202008122100

陈蔚,刘任涛,张安宁,蒋嘉瑜,唐希明.半干旱草地不同植物枯落物分解对放牧和封育的响应.生态学报,2021,41(14):5725-5736.

Chen W, Liu R T, Zhang A N, Jiang J Y, Tang X M. Responses of plant litter decomposition to grazing and enclosure management in semiarid grassland ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(14): 5725-5736.

半干旱草地不同植物枯落物分解对放牧和封育的响应

陈 蔚¹, 刘任涛^{1,*}, 张安宁¹, 蒋嘉瑜¹, 唐希明²

1 宁夏大学西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 银川 750021

2 中卫市自然资源局, 中卫 755000

摘要:为探究放牧和封育对半干旱草地植物枯落物分解的影响,选取赖草、牛枝子及其混合物为研究对象,调查了不同网孔分解袋中宁夏半干旱草地植物枯落物分解特征及对放牧和封育的响应规律。结果表明:(1)放牧样地 250 目网孔中,枯落物质量残留率表现为牛枝子显著高于赖草和混合物($P<0.05$),而在放牧样地 30 目网孔、封育样地 2 种网孔中,枯落物质量残留率均表现为 3 种枯落物间无显著差异。(2)250 目网孔中,放牧和封育样地枯落物分解衰减常数均表现为混合物显著高于牛枝子,而赖草居中;并且,牛枝子枯落物分解衰减常数表现为封育样地显著高于放牧样地。30 目网孔中,放牧和封育样地枯落物分解衰减常数均表现为赖草、混合物显著高于牛枝子($P<0.05$);并且,牛枝子枯落物分解衰减常数表现为封育样地显著高于放牧样地($P<0.05$)。(3)在放牧样地,仅牛枝子枯落物 R_m 表现为 30 目显著低于 250 目网孔($P<0.05$), k 表现为 30 目显著高于 250 目网孔($P<0.05$);土壤动物对枯落物分解的贡献率表现为混合物显著低于牛枝子,赖草居中($P<0.05$)。而在封育样地,仅牛枝子枯落物 k 表现为 30 目显著高于 250 目网孔($P<0.05$);土壤动物对枯落物分解的贡献率表现为混合物和牛枝子均显著高于赖草,且混合枯落物的土壤动物贡献率表现为封育样地显著高于放牧样地($P<0.05$)。(4)枯落物残留率与其初始 N、P、木质素/N、C/P 呈显著相关性($P<0.05$);枯落物分解衰减常数与其初始 N、P、木质素/N/P、C/P 和木质素/P 间均呈显著相关性($P<0.05$)。研究表明,植物种类组成显著影响枯落物的残留率和分解衰减常数。放牧与封育管理通过影响网孔中土壤动物分布来调控半干旱区草地植物枯落物的分解,而且封育管理更有利于促进土壤动物对低质量枯落物(牛枝子)的分解。

关键词:放牧管理;网孔;物种组成;分解衰减常数;质量残留率;土壤动物贡献率

Responses of plant litter decomposition to grazing and enclosure management in semiarid grassland ecosystem

CHEN Wei¹, LIU Rentao^{1,*}, ZHANG Anning¹, JIANG Jiayu¹, TANG Ximing²

1 Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwestern China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2 Natural Resources Bureau of Zhongwei City, Zhongwei 755000, China

Abstract: This present study was to explored litter decomposition of different plant species under grazing and enclosure management in semi-arid grassland ecosystems. The remaining mass and decay constant (k) of *Leymus secalinus*, *Lespedeza potaninii* litter, and their mixture were investigated within 30- and 250-mesh litterbags in semiarid grasslands under grazing and enclosure management in Ningxia. In addition, the contribution of litter arthropods to decomposition was analyzed in order to discuss the effects of grazing management on decomposition process. The results showed that: (1) there was a significant higher final litter mass remaining rate (R_m) in *L. potaninii* than in *L. secalinus* and mixture from 250-mesh

基金项目:国家自然科学基金(41867005);宁夏自然科学基金重点项目(2020AAC02014);宁夏青年拔尖人才培养工程项目(RQ0010);宁夏大学贺兰山学者项目

收稿日期:2020-08-12; 网络出版日期:2021-05-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nxuliu2012@126.com

litterbags in grazing grasslands, whereas there were no significant differences in R_m of plant litter either from 30-mesh litterbags in grazing grasslands, or from both size-mesh treatments in enclosure grasslands. (2) In 250-mesh litterbags, the k was significantly higher in the mixture than in *L. potaninii* in both grasslands under grazing and enclosure managements, with the intermediate values in *L. secalinus* litter ($P<0.05$). But the k of *L. potaninii* was significantly higher in enclosure than in grazing grasslands ($P<0.05$). In 30-mesh litterbags, the litter decay constant (k) was significantly higher in *L. secalinus* and mixture than in *L. potaninii* in both grasslands under grazing and enclosure managements; the k of *L. potaninii* litter was significantly higher in enclosure than in grazing grasslands ($P<0.05$). (3) In grazing grassland, the R_m of *L. potaninii* was significantly higher in 250-mesh than 30-mesh ($P<0.05$), while k was significantly higher in 30-mesh than in 250-mesh. There were significantly lower values in the mixture than in *L. potaninii*, with the intermediate values in *L. secalinus* ($P<0.05$). In enclosure grassland, the k of *L. potaninii* was significantly higher in 30-mesh than 250-mesh ($P<0.05$), while the contribution rate of litter arthropods to litter decomposition was significant higher in the mixture and *L. potaninii* than in *L. secalinus*. The contribution rate of litter arthropods to mixture litter decomposition was significantly higher in enclosure than in grazing grasslands ($P<0.05$). (4) The R_m indicated a positive correlation with litter lignin/N and litter C/P, but it indicated a negatively correlation with litter initial N and P content. And the k indicated a positive correlation with litter initial N and P, while it indicated a negatively correlation with litter lignin, N/P, C/P and lignin/P. It was suggested that plant species composition presented a significant effect on the litter final mass remaining and decay constant. The effect of grazing management on litter arthropod distribution between different mesh-size litterbags induced the decomposition differences between various species of plant litter. In conclusion, the enclosure management was conducive to promoting the contribution of litter arthropods to low-quality litter (i.e., *L. potaninii*) decomposition in semi-arid grasslands.

Key Words: grazing management; mesh-size; species composition; decay constant; mass remaining; contribution rate of litter arthropods

在半干旱区,放牧作为草地生态系统主要的人类干扰方式,易导致草地生态系统发生极度退化和沙漠化,而封育管理是退化草地生态系统重要的生态恢复措施,能够有效促进退化草地生态系统结构恢复^[1-2]。枯落物分解是调控地上-地下生态系统物质循环与能量流动的重要环节^[3],是深刻理解生态系统结构与功能、物质循环规律的重要途径^[4]。在封育管理条件下,通过改变植物枯落物组成^[5]、土壤生物活动和生物活性^[6]及非生物环境^[7]来直接或间接影响枯落物分解,进而影响到退化生态系统的恢复进程。所以,研究封育管理对枯落物分解过程的影响规律,对于退化生态系统恢复、物质循环过程解析及采取有效的草地管理措施均具有重要意义。

目前,关于草地植物枯落物分解的研究,主要集中在环境和生物因素对枯落物分解的影响及养分释放动态等方面。Porazinska 等^[8]研究表明,水分不足会严重影响枯落物的分解,而干旱条件往往会降低分解率。Bradgett 等^[9]研究表明,节肢动物与微生物的共同作用有助于枯落物的分解。并且,欧阳林梅等^[10]研究发现,枯落物的基质质量与其分解速率均具有显著相关性。但 Song 等^[11]研究表明,不同功能群的植物共存会加速根叶枯落物的分解,从而促进草地营养循环。综合分析表明,草地植物枯落物分解过程与枯落物基质质量、生物活性和非生物环境条件密切相关。但是,目前关于草地生态系统中放牧和封育管理条件下不同植物组成的枯落物分解过程研究,报道较少。

国内外研究表明,放牧主要通过食草动物行为直接和间接影响枯落物分解。放牧活动可以减少高质量的枯落物量^[12]、加速枯落物破碎^[13]和影响土壤动物分布^[14],亦会对枯落物分解的无机环境因子包括太阳辐射^[15]、水热条件^[16]等产生深刻影响。但在封育条件下,植被覆盖度和多样性提高,土壤食物网复杂,土壤动物数量增加^[17],枯落物的分解过程可能发生改变。所以,通过比较荒漠草原优势植物枯落物对放牧和封育管

理的响应规律,有助于揭示放牧管理对于半干旱草地生物地球化学循环的内在影响机制。并且,利用网孔分解袋法来完全或部分限制土壤动物进入,可以深入阐明放牧和封育条件下枯落物分解过程中土壤动物对枯落物分解的生态作用。

鉴于此,本研究以宁夏半干旱不同植物枯落物作为研究对象,采用网孔分解袋法研究放牧和封育条件下不同植物枯落物分解率变化特征及土壤动物对枯落物分解的贡献情况,旨在揭示半干旱区植物枯落物分解对放牧与封育管理的响应规律,为半干旱区脆弱草地生态系统生物地球化学循环过程解析、放牧管理与植被恢复提供科学依据。

1 研究区概况

本研究样地位于宁夏盐池县东北部(37°49' N,107°30' E,海拔 1348 m)。该区域属中温带大陆性季风气候。年平均气温为 8.5℃,最低平均气温-8.7℃(1 月),最高平均气温 22.4℃(7 月)。多年平均降水量 281.7 mm,7—9 月降水量占总降水量的 60%。年实际蒸散 2136 mm,年潜在蒸散 1120 mm。主要的地带性土壤类型有灰钙土和黄绵土;非地带性土壤类型为风沙土,土壤肥力低,结构疏松,易受风蚀侵蚀。在过度放牧条件下,草地几无植被覆盖,易发生退化、沙化。

本研究样地包括相邻的放牧和封育 2 种类型草地。放牧草地:通常在每年的 6—8 月进行季节性羊群放牧,放牧强度为重度放牧(11 只/hm²)。放牧草地植被主要有赖草(*L. secalinus*)、猪毛菜(*Salsola collina*)和白草(*Pennisetum centrasiaticum*)。生长季前的植被覆盖率<5%,生长季后约 20%。

封育草地:于 1993 年,采取刺栅栏的围栏管理措施,目前已封育了 23 年,主要植被主要包括猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、山苦荬(*Ixeris chinensis*)、牛枝子(*L. potaninii*)、草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)。生长季前植被覆盖率为 20%,生长季后约为 60%。

2 研究方法

2.1 枯落物样品采集与布设

于 2017 年 10 月,在放牧和封育草地中,采用样方法(50 cm×50 cm),用剪刀齐地面采集赖草和牛枝子 2 种优势植物,带回实验室置于 65℃ 下烘干至质量恒定,以调查自然条件下赖草和牛枝子地上枯落物生物量分布特征及二者混合物比例。然后,依据分解袋规格(10 cm×10 cm)、样方面积以及枯落物地上生物量分布特征,得出分解袋中枯落物质量为 10 g。

将上述烘干后的枯落物剪短至 5 cm 左右,将赖草、牛枝子(牛枝子为枝和叶均匀的混合物,保证分解袋中比例一致)及二者混合物(4:3)分别称量 10 g,装入网孔大小为 30 目和 250 目 2 种型号的网孔分解袋中^[18](30 目网孔允许全部土壤动物进入参与枯落物分解,250 目网孔仅允许微生物进入参与枯落物分解),为了防止枯落物损失,贴近地表的枯落物网孔为 250 目。每种网孔分解袋有 3 个重复。

首先,在各个分解袋内放入刻有编码的标签,做好记录。然后,将分解袋按 9 行×15 列方式平铺至研究样地中,枯落物网袋之间的间隔为 10 cm,以保证分解袋所在环境条件基本一致。2 个样地总共铺设分解袋 180 个。自放分解袋之日(2017 年 9 月 24 日起),分别于非生长季(2018 年 5 月 21 日和 2019 年 5 月 18 日)、生长季(2018 年 9 月 28 日和 2019 年 9 月 28 日)进行取样,取样 5 次。共取样 180 袋(3 种处理×3 个重复×2 种网孔×2 种生境×5 次取样)。

2.2 枯落物样品收集与分析

每次取分解袋时,按照同样的顺序各从放牧、封育样地中取回样品 36 袋(3 种处理×3 个重复×2 种网孔×2 种生境)。具体取样措施为:首先用毛笔小心刷除粘附在分解袋表面的沙土,将枯落物分解袋装入信封,保存在恒温箱内,带回实验室;然后取出分解袋中枯落物样品,去除沙粒等杂质后置于 65℃ 下烘干至恒重,记录干重;最后,将样品粉碎用于测定灰分含量。

本实验中, 枯落物全碳(%)采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定^[19], 枯落物营养元素中的全氮(%)采用凯氏定氮法测定^[19], 全磷(%)采用钼锑抗比色法测定^[19], 木质素(%)采用由 Van Soest 改进的范式法进行测定^[20]。

2.3 土壤样品采集与分析

在试验结束(2019年9月下旬)于样地采集土壤样品进行环境特征的测定。首先, 在分解袋贴地表处采用地温计测定土壤温度(℃)。然后, 用铝盒取1/3的土壤样品(0—10 cm), 以测定土壤含水量; 最后, 用小铲将其余2/3的土壤样品(0—10 cm)取回放在自封袋中带回实验室。自然风干后的土壤过2 mm土壤筛, 去除树根等杂质, 以测定土壤pH、电导率和粒径; 将土壤研磨后过0.01 mm筛, 以测定土壤全碳(TC)和土壤全氮(TN)。

土壤含水量(%)采用烘干称重法进行测定。土壤pH(2.5:1水土比悬液)和电导率(5:1水土比浸提液; $\mu\text{S}/\text{cm}$)分别采用酸度计法和电极法进行测定。土壤全碳(%)采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定^[19], 全氮(%)采用凯氏定氮法测定(表1)^[19]。土壤粒径采用 Mastersizer 3000 激光衍射粒度分析仪测定。

表1 放牧和封育草地土壤特征

Table 1 Soil properties in the grasslands under grazing and enclosure managements (Mean $\pm$ SD)

指标 Indicators	封育 Enclosure	放牧 Grazing
土壤温度 Temperature/℃	16.67 $\pm$ 0.35b	17.35 $\pm$ 0.45a
土壤含水量 Moisture/%	5.42 $\pm$ 0.69a	2.61 $\pm$ 0.50b
土壤 pH	8.09 $\pm$ 0.04b	8.21 $\pm$ 0.06a
土壤电导率 Electrical conductivity/($\mu\text{S}/\text{cm}$)	129.83 $\pm$ 21.46b	141.95 $\pm$ 8.81a
土壤全氮 Total nitrogen/%	0.06 $\pm$ 0.01a	0.03 $\pm$ 0.01b
土壤全碳 Total carbon/%	1.01 $\pm$ 0.10a	0.41 $\pm$ 0.04b
土壤黏粒 Clay/%	40.43 $\pm$ 3.76a	25.01 $\pm$ 1.71b
土壤粉粒 Silt/%	42.39 $\pm$ 1.29b	53.15 $\pm$ 2.20a
土壤沙粒 Sand/%	17.18 $\pm$ 3.32b	21.85 $\pm$ 2.89a

不同小写字母表示不同生境土壤间差异显著($P<0.05$)

2.4 数据处理与统计分析

枯落物的质量损失率(L_m)及土壤动物对枯落物质量损失的贡献率(P_{fau})计算公式^[21-22]如下:

$$ML_m = \frac{(M_0 - M_t)}{M_0} \times 100\%$$

$$P_{\text{fau}} = \frac{ML_{30} - ML_{250}}{ML_{\text{total}}} \times 100\%$$

式中, M_0 为分解袋埋置前的烘干枯落物质量; M_t 为干枯落物在 t 时刻的残留率; $(ML_{30} - ML_{250})$ 为最近一次采样30孔径与250孔径分解袋质量损失率的差值; (ML_{total}) 为在最终采样时从30孔径中获得的枯落物质量损失率。文中枯落物最终质量残留率 R_m 即为 $(1 - ML_m)$ 。

在分析之前, 对所有重复的测量值和采样时间进行平均。然后通过拟合一个单独的混合指数衰减函数来估计衰减常数^[23](k 值)。其中, k 值越大, 枯落物分解速率越快^[24]:

$$M_t = M_0 e^{-kt}$$

式中, M_t 为枯落物在 t 时刻的质量(g), M_0 为初始质量(g), t 为分解时间, k 为枯落物分解常数。

为了评价封育、放牧对枯落物类型分解的广义效应, 采用双向检验方法分别检验了枯落物的衰减常数(k)和最终残留率(%)方差分析。采用单因素方差检验分解时间下网孔处理与物种差异对枯落物分解的影响, 从基质质量指标中挑选最优子集进行多元线性混合模型拟合。采用 Pearson 相关性系数检验枯落物分解与基质质量之间的关系。固定效应包括放牧和生境处理, 网孔和枯落物类型作为随机效应嵌套在区间内。其

交互作用和主要效应的显著性被设置为 $\alpha=0.05$ 。在进行参数分析之前,所有数据都进行了正态性检验。在 Origin 2018 和 R 3.6.0 软件中进行作图。

3 结果与分析

3.1 植物枯落物基质质量

从表 2 可以看出,植物 C 含量表现为 3 种枯落物间无显著差异($P>0.05$)。植物 N 含量表现为赖草>混合物>牛枝子($P<0.05$)。植物 P 含量则表现为赖草和混合物显著高于牛枝子($P<0.05$),而前者无显著差异($P>0.05$)。植物木质素含量表现为牛枝子>混合物>赖草($P<0.05$)。

由表 2 可知,植物 C/N 和木质素/N 均表现为牛枝子>混合物>赖草($P<0.05$)。植物 C/P 和 N/P 则表现为牛枝子显著高于赖草,且均与混合物无显著差异($P>0.05$)。

表 2 植物枯落物基质初始含量及初始含量比
Table 2 The initial nutrient concentrations and their ratios in litter substances of different plant species (Mean±SD)

物种 Species	初始含量 Initial nutrient content/%				初始含量比 Initial nutrient content ratio			
	碳含量 C	氮含量 N	磷含量 P	木质素含量 Lignin	碳氮比 C/N	碳磷比 C/P	氮磷比 N/P	木质素氮比 Lignin/N
赖草 <i>L. secalinus</i>	46.29±0.53a	2.00±0.05a	0.30±0.04a	8.56±0.21c	23.19±0.62c	162.64±16.21b	7.05±0.71b	4.29±0.13c
牛枝子 <i>L. potaninii</i>	45.50±1.15a	1.27±0.05c	0.13±0.01b	19.30±0.58a	36.01±1.13a	372.86±37.80a	10.43±1.13a	15.33±0.79a
混合物 Mixture	47.40±0.33a	1.76±0.03b	0.24±0.03a	13.10±0.35b	26.97±0.71b	216.93±31.31ab	8.06±0.65ab	7.45±0.24b

不同小写字母表示不同种类枯落物之间差异显著($P<0.05$)

3.2 基于网孔分解袋的放牧和封育生境中植物枯落物分解特征

通过多因素方差分析(表 3),在相同的分解时间内,30 目和 250 目网孔仅对牛枝子枯落物的最终质量残留率(R_m)产生显著影响($F=6.89, P=0.030$),而放牧和封育生境对牛枝子枯落物最终质量残留率以及分解衰减常数(k)均产生显著影响($F_{R_m}=6.15, P=0.038; F_k=20.35, P=0.002$)。

不同网孔处理下放牧和封育生境中枯落物 R_m 和 k 均存在显著差异(图 1)。放牧样地中,赖草和混合枯落物 R_m 与 k 均表现为不同网孔间无显著差异,而牛枝子枯落物 R_m 表现为 30 目显著低于 250 目网孔($P<0.05$), k 表现为 30 目显著高于 250 目网孔($P<0.05$)。封育样地中,3 种枯落物中 R_m 均表现为不同网孔间无显著差异,而牛枝子枯落物中 k 表现为 30 目显著高于 250 目网孔($P<0.05$),赖草和混合物中均无显著差异。

表 3 生境、网孔和物种对枯落物 k 值和 R_m 影响的多因素方差分析

Table 3 Multivariate ANOVA testing the effects of habitat (H), mesh (M), species (S) and their interaction (H×M, H×S) on R_m and k of plant litter

因子 Factors	最终质量残留率 Final mass remaining rate/%						分解衰减常数 Decomposition decay constant					
	R_m						k					
	赖草 <i>L. secalinus</i>		牛枝子 <i>L. potaninii</i>		混合物 Mixture		赖草 <i>L. secalinus</i>		牛枝子 <i>L. potaninii</i>		混合物 Mixture	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
H	0.26	0.625	6.15	0.038	0.06	0.813	0.24	0.639	20.35	0.002	0.19	0.676
M	1.28	0.291	6.89	0.030	0.89	0.373	1.15	0.314	3.12	0.116	0.19	0.676
H×M	0.28	0.613	1.02	0.341	0.06	0.816	0.09	0.777	0.35	0.573	0.75	0.411
因子 Factors	30 目 30-mesh		250 目 250-mesh		30 目 30-mesh		250 目 250-mesh		30 目 30-mesh		250 目 250-mesh	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
H	0.43	0.526	2.03	0.180	0.93	0.354	1.64	0.225				
S	1.95	0.185	11.73	0.002	5.14	0.024	15.75	<0.001				
H×S	0.30	0.744	2.09	0.166	1.01	0.394	3.46	0.046				

在放牧样地, P_{fau} 表现为牛枝子枯落物显著高于混合物, 赖草居中($P<0.05$)。而在封育样地, 土壤动物贡献率(P_{fau})表现为赖草显著低于牛枝子和混合枯落物, 而后两者间无显著差异(表 4); 3 种类型的枯落物中,

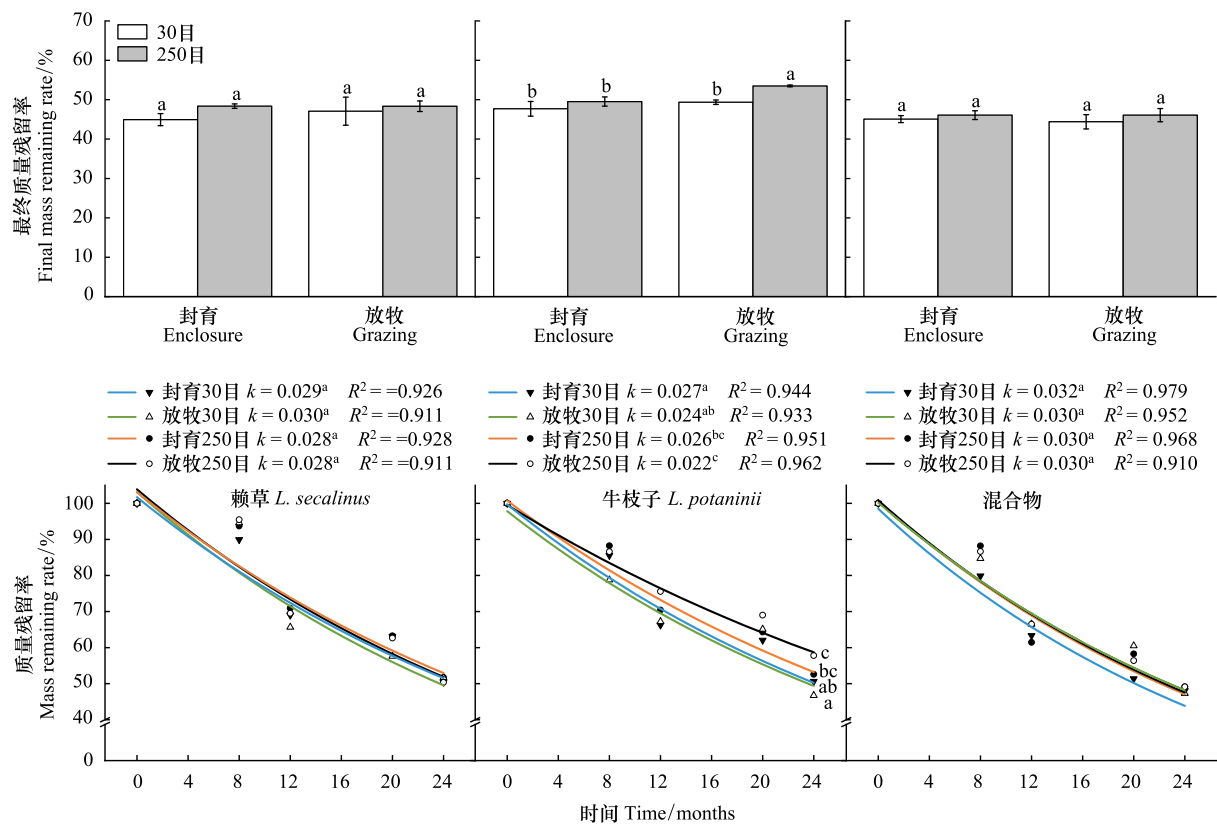


图1 放牧和封育生境下不同网孔枯落物袋 R_m 和 k

Fig.1 R_m and k of plant litter from different mesh-size litterbags in grasslands under grazing and enclosure management

不同小写字母表示不同生境不同网孔枯落物之间差异显著 ($P<0.05$)。 R_m 最终质量残留率 Final mass remaining rate; k 分解衰减常数 Decomposition decay constant

赖草和牛枝子枯落物中的 P_{fau} 表现为放牧和封育样地间均无显著差异,而混合枯落物的 P_{fau} 则表现为放牧显著低于封育 ($P<0.05$)。

表4 放牧和封育生境下3种枯落物中土壤动物贡献率

Table 4 Contribution rate of litter arthropods to three plant litter decomposition under grazing and enclosure managements

指标 Indicators	最终质量损失率 Final mass loss rate/%		土壤动物贡献率/% P_{fau}
	30-mesh	250-mesh	
放牧 Grazing			
赖草 <i>L. secalinus</i>	52.91±3.57	51.66±1.34	5.83±0.89ab
混合物 Mixture	54.91±0.88	53.91±1.11	4.01±0.59b
牛枝子 <i>L. potaninii</i>	50.63±0.55	46.50±0.22	8.14±1.07a
封育 Enclosure			
赖草 <i>L. secalinus</i>	55.06±1.51	51.62±0.56	6.07±0.66ab
混合物 Mixture	55.60±1.80	53.92±1.69	7.73±1.21a
牛枝子 <i>L. potaninii</i>	52.30±1.85	50.47±1.16	7.23±1.04a

不同小写字母表示同一分解时间差异显著, $P<0.05$. P_{fau} 土壤动物贡献率 the contribution of litter arthropods

3.3 基于物种组成的放牧和封育生境中植物枯落物分解特征

通过多因素方差分析(表3),在相同的分解时间内,枯落物种类对不同网孔下植物枯落物 k 的影响均显著 ($F_{30\text{目}}=5.14, P=0.024; F_{250\text{目}}=15.75, P<0.001$), 且对 250 目网孔中枯落物 R_m 影响显著 ($F=11.73, P=$

0.002)。但放牧和封育生境对不同网孔下枯落物的 k 以及 R_m 的影响均不显著。放牧和封育生境与枯落物种类的交互作用仅对 250 目网孔中枯落物的 k 的影响显著。

不同物种处理下放牧和封育生境中的 R_m 和 k 均存在显著差异。250 目网孔中,放牧样地的枯落物 R_m 表现为牛枝子显著高于赖草和混合物,而后两者间无显著差异(图 2; $P<0.05$);而封育和放牧样地中 k 均表现为混合物显著高于牛枝子,赖草居中,且牛枝子枯落物 k 表现为封育样地显著高于放牧样地(图 2; $P<0.05$)。而在 30 目网孔中,封育和放牧生境下不同枯落物 R_m 均无显著差异(图 2; $P>0.05$), k 表现为封育和放牧样地的赖草和混合物显著高于牛枝子枯落物,而前两者间无显著差异,且牛枝子枯落物 k 表现为封育样地显著高于放牧样地(图 2; $P<0.05$)。

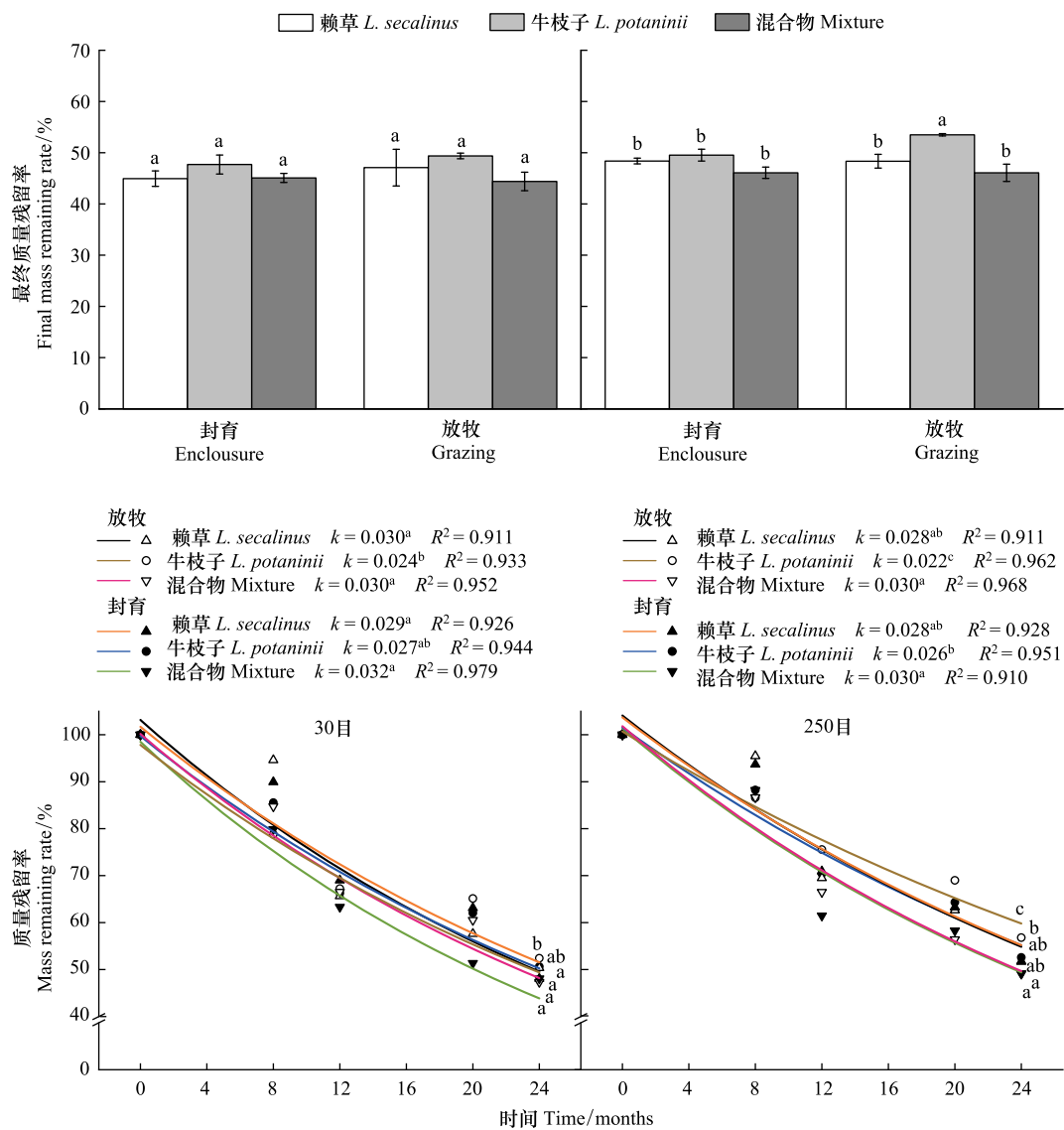


图 2 放牧和封育生境下不同物种枯落物 R_m 和 k

Fig.2 R_m and k of three plant litter under grazing and enclosure management

不同小写字母表示不同物种枯落物之间差异显著 ($P < 0.05$)

3.4 植物枯落物分解特征与枯落物初始质量的关系

由图 3 可以发现,枯落物 R_m 与枯落物 N、P 含量呈负相关,而与木质素/N 呈正相关 ($P < 0.05$),且与枯落物 C/P 呈显著正相关 ($P < 0.01$)。枯落物 k 与枯落物 N/P 呈负相关 ($P < 0.05$),与木质素含量呈显著负相关

($P<0.01$),与木质素/N、C/N、C/P 均呈极显著负相关($P<0.001$),而与 N、P 含量呈极显著正相关($P<0.001$)。

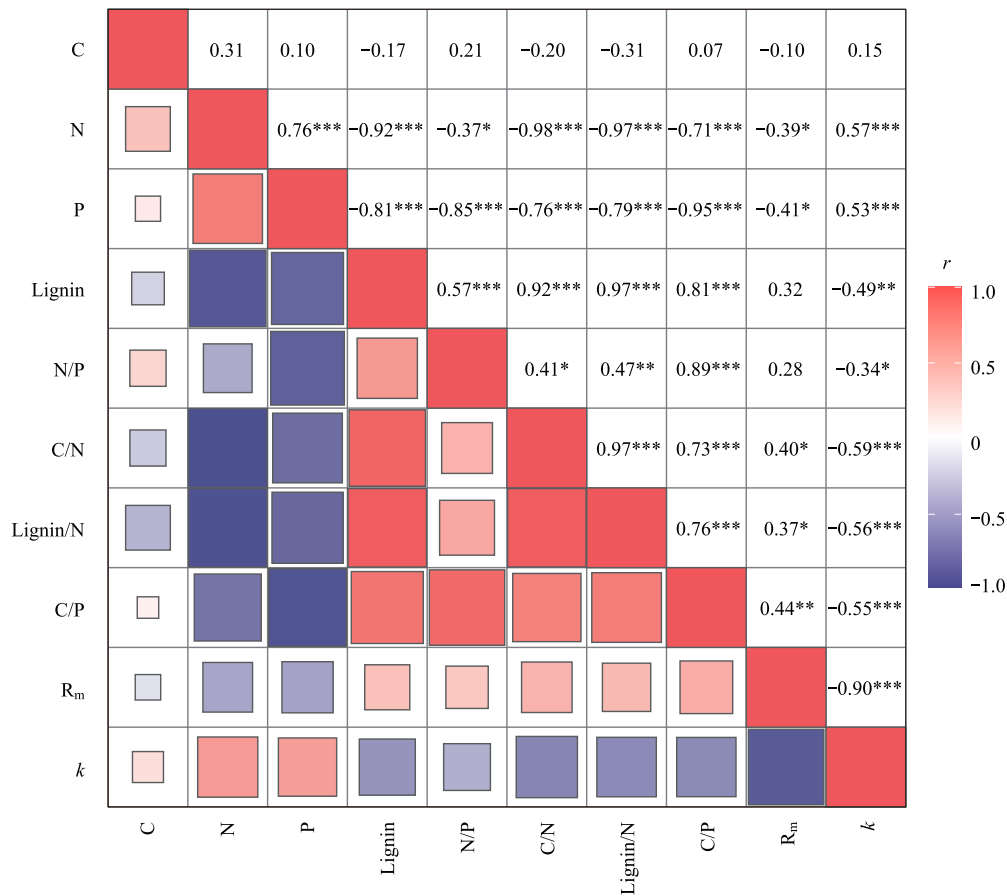


图3 植物枯落物分解与初始基质质量之间的相关性分析

Fig.3 Correlation analysis between the litter decomposition and initial litter quality

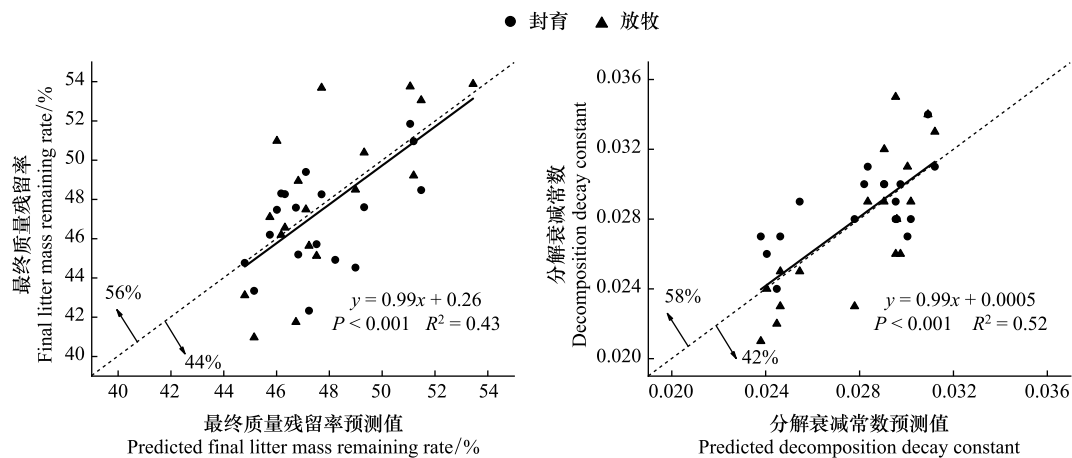
C 初始全碳含量 Initial total carbon content; N 初始全氮含量 Initial total nitrogen content; P 初始全磷含量 Initial total phosphorus content; Lignin 初始木质素含量 Initial lignin content; N/P 初始氮磷比 Initial nitrogen phosphorus ratio; C/N 初始碳氮比 Initial carbon nitrogen ratio; Lignin/N 初始木质素氮比 Initial lignin nitrogen ratio; C/P 初始碳磷比 Initial carbon phosphorus ratio。* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$

通过多元线性模型拟合发现(图4),混合效应下枯落物分解最终质量残留率拟合度较低(截距=0.26),而分解衰减常数具有较高的拟合度(截距=0.0005)。同时,在枯落物残留率的拟合模型中,所有数据点的56%在1:1直线的左侧,仅44%的点在右侧。在分解衰减常数的拟合模型中,所有数据点的58%在1:1直线的左侧,仅42%的点在右侧。

4 讨论

4.1 基于网孔分解袋的封育和放牧管理对植物枯落物分解的影响

枯落物分解袋法是目前研究不同体型土壤动物对枯落物分解影响普遍采用的方法。本研究中,网孔处理对3种枯落物分解过程无显著影响(表3),这与图1研究结果一致。表明在半干旱地区土壤动物对枯落物分解作用有限,不足以影响整个枯落物分解过程^[25]。例如,在冬季土壤动物如双翅目、鳞翅目和鞘翅目等进入冬眠,对于枯落物分解作用较小^[26]。另外,土壤动物的破碎作用往往优先,与之相比体型更小的微生物则通过产生相关分解酶(蛋白质酶、木质素降解酶等)直接有效的提高枯落物分解率^[27]。总得来说,土壤动物的存在一定程度上影响枯落物质量损失,但并未影响分解的总体变化趋势。这与Frouz等^[28]的研究一致。而网孔处理对牛枝子枯落物最终质量残留率存在显著影响,研究发现牛枝子的土壤动物贡献率较高(图1,表4),

图4 放牧和封育处理下枯落物 R_m 和 k 的多元混合线性模型Fig.4 Multivariate mixed linear model of R_m and k of plant litter under grazing and enclosure management

红色实线表示预测值与观测值的线性拟合方程。虚线表示 1:1 下的直线

这可能是牛枝子较难分解(木质素含量高达 19.30),其对土壤动物破碎的需求更大,且最终取样时间在夏季,处于土壤动物活动期^[29],这使得土壤动物在这一时期对牛枝子枯落物影响较大。

研究发现,放牧和封育管理对于赖草和混合枯落物分解的影响并不显著,但显著影响牛枝子枯落物分解(表 3)。本研究中,牛枝子枯落物中 k 表现为封育样地显著高于放牧样地(图 1)。这表明相较于放牧管理,封育促进了牛枝子枯落物的分解。这与众多研究^[30-31]相悖,放牧管理一方面通过践踏效应促进了枯落物的破碎,另一方面牲畜的粪尿排泄为土壤动物(特别是腐食性和粪食性)的繁殖和定居提供良好的条件,从而有利于枯落物分解。但这与 Shariff 等^[32]的研究相一致。主要原因在于区域尺度上,温度、湿度等局部尺度的环境因子对枯落物分解具有深刻的影响^[4,33]。可以发现,封育样地中植被的恢复导致地表覆盖度增加,土壤温度显著降低,土壤水分有效性显著增加(表 1)。而肖玲等^[34]的研究发现,土壤水分作为半干旱区土壤生物生存的限制性因子,不仅会影响枯落物的分解过程,同样深刻影响土壤生物多样性,这一定程度上有利于封育对枯落物分解的促进作用。放牧活动会造成土壤微生境极不稳定,而在封育管理下植被恢复所形成的更加稳定的立地条件,往往更适合枯落物中土壤动物生存和定殖^[14]。

通过枯落物分解袋法可以有效量化土壤动物在枯落物分解中的贡献,进而深入了解放牧和封育管理下土壤动物在不同种枯落物分解中的作用。本研究中,3 种枯落物的土壤动物贡献率均大于 0,这表明土壤动物对半干旱区枯落物的分解具有促进作用^[35]。在研究样地的前期研究结果发现,蜚蠊目作为半干旱区枯落物分解主要的土壤节肢动物类群,其中一部分植食性或腐食性类群通过采食和破碎的形式促进枯落物的分解^[36],一部分食真菌或是细菌类群通过选择性取食可以有效抑制微生物之间的竞争,从而具有更高的微生物多样性和更有效的分解能力^[37]。研究发现,分解较慢的牛枝子枯落物中土壤动物贡献率在封育($P_{\text{fau}} = 7.23$)和放牧($P_{\text{fau}} = 8.14$)样地中较高。这与 Gergocs 等^[37]的研究一致,相对于优质枯落物,中小型土壤动物对难降解枯落物的促进作用往往更强,这也进一步说明微生物对于枯落物(尤其是难降解的)的分解作用需要建立在土壤动物破碎作用的基础上。且放牧条件下增加了践踏破碎作用,使得这种作用更加显著,这也解释了放牧和封育样地中牛枝子枯落物在 30 目网孔的分解作用显著高于 250 目。本次研究结果显著低于武海涛等^[38]在三江平原湿地的研究结果,原因可能在于半干旱区独特的环境条件如较高的紫外线辐射和较低的土壤含水量限制了中小型土壤动物的数量和多样性^[39]。研究中,封育样地中混合枯落物土壤动物贡献率显著高于放牧样地,但其枯落物分解并未出现显著差异。可能的原因在于虽然放牧干扰一定程度上降低了混合物中土壤动物多样性,但捕食者的减少和食草动物的排泄行为增加了土壤中微生物多样性,从而促进了混合枯落物的分

解^[40]。同样在 Bonanomi 等^[41]的研究发现,混合枯落物相比于单一枯落物,具有更广泛的分解者和更密集的食物网结构,这一定程度上有效抵御了放牧干扰所造成的影响,从而导致放牧和封育生境下枯落物分解未出现显著差异。而赖草和牛枝子枯落物在不同生境中的土壤动物贡献率均无显著差异,这表明封育和放牧并不能直接通过影响赖草和牛枝子枯落物中土壤动物来影响枯落物分解。研究表明,封育和放牧管理下,土壤动物深刻影响混合枯落物的分解,且对低质量枯落物(牛枝子)的分解效果更强。

4.2 基于物种组成差异的封育和放牧管理对植物枯落物分解的影响

众多研究表明,基质特性往往是影响小尺度的枯落物分解的决定性因素,初始基质特性是不同种枯落物化学属性的重要体现^[42]。本研究中,不同种枯落物在 250 目和 30 目网孔分解下均存在显著差异(表 3),表明物种差异显著影响半干旱区优势枯落物的分解,这与赵娟等^[43]的研究一致。30 目和 250 目网孔中,赖草和混合物在封育和放牧样地间 R_m 和 k 均无显著差异,而牛枝子枯落物的 k 均显著低于赖草和混合物(图 2)。原因在于牛枝子枯落物的初始 P 和 C/N 含量显著低于赖草和牛枝子。初始 P、C/P 含量显著影响枯落物的分解(图 3),足够的 P 含量能够为枯落物分解过程中的微生物提供大量的三磷酸腺苷(ATP),有利于微生物进行代谢活动,加速枯落物分解^[44]。另外,Taylor 等^[45]研究显示,枯落物中木质素含量>20%时,C/N 可以作为枯落物分解速率的理想指标。其中,牛枝子枯落物的 C/N>30 时,表明 N 将成为土壤有机质中的限制因素,此时 C/N 增加会限制牛枝子枯落物的分解,从而导致不同网孔下禾本科的赖草枯落物分解速率显著高于豆科的牛枝子。另外,混合枯落物与赖草的 R_m 无显著差异,但其 k 要高于赖草枯落物,主要原因在于枯落物自身理化性质可以通过在枯落物类型之间转移营养物质,或通过影响土壤生物活性来间接影响整体分解率和混合物中各组分枯落物的衰变率,由此混合枯落物在分解过程中会表现出不同组分间的协同或者拮抗作用,且研究显示大多数混合枯落物分解会产生一种“非加性”协同效应^[46]。本研究中,混合枯落物中存在一种协同的非加性混合效应。

本研究中,枯落物中 k 与初始 N 含量存在显著正相关关系,而与初始 N/P、木质素/N 和 R_m 均存在显著负相关关系(图 3),这与 Berg 等^[47]的研究一致,枯落物分解过程中微生物需要利用 N 进行矿化作用^[48]。而枯落物残留率越高,会抑制枯落物的分解过程,从而表现为 R_m 与 k 呈极显著负相关关系。研究表明,半干旱区不同枯落物分解具有显著差异,基质质量显著影响枯落物的分解,且放牧管理对不同物种枯落物分解的影响并不显著。有研究表明,在小尺度的枯落物分解过程中,枯落物基质质量往往是枯落物分解的决定性因素^[42]。且土壤动物对枯落物分解的作用取决于枯落物的质量,往往枯落物质量不仅仅由一种元素或元素比影响,而是由多种元素共同作用^[10]。本研究中,通过多元线性混合模型拟合发现预测值和实际测量值具有较高的拟合度,其中, k 的拟合方程截距较小,拟合程度更高。表明枯落物分解过程中, k 受到初始基质质量的共同作用的影响更大,这与图 3 中的 Pearson 相关性结果相一致。另外,拟合模型发现 R_m 和 k 的数据测量值均高于试验预测值。可能的原因在于还有其他因素如淋溶作用^[49]、光照^[50]的影响,这从 R_m 和 k 的拟合决定系数较小可以看到($R^2=0.43$; $R^2=0.52$)。可以看到,枯落物分解受到多种元素的作用,且无机环境与生物的协同作用促进枯落物的分解。

5 结论

(1)放牧和封育管理对赖草和混合枯落物分解的影响并不显著,但封育促进了牛枝子枯落物分解。(2)土壤动物有效调控混合枯落物的分解,且对低质量枯落物(牛枝子)的分解效果更强。(3)无论是在放牧还是封育管理下,植物物种差异显著影响枯落物的分解,赖草比牛枝子枯落物分解速率更快,而混合枯落物通过具有协同作用的“非加性”效应可以加速分解。研究表明,放牧与封育管理通过影响网孔中土壤动物分布来调控半干旱区草地植物枯落物的分解,封育能够有效促进半干旱草地低质量枯落物(牛枝子)的分解。

参考文献(References):

- [1] Gremer J R, Bradford J B, Munson S M, Duniway M C. Desert grassland responses to climate and soil moisture suggest divergent vulnerabilities

- across the southwestern United States. *Global Change Biology*, 2015, 21(11): 4049-4062.
- [2] Liu R T, Zhao H L, Zhao X Y. Influences of grazing exclusion on soil macroinvertebrate diversity in degraded sandy grassland (Inner Mongolia, China). *Polish Journal of Ecology*. 2012, 60(2): 375-385.
- [3] Stoler A B, Relyea R A. Reviewing the role of plant litter inputs to forested wetland ecosystems: leafing through the literature. *Ecological Society of America*. 2020, 90(2): e01400.
- [4] Bradford M A, Berg B, Maynard D S, Wieder W R, Wood S A. Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, 2016, 104(1): 229-238.
- [5] Palmer S C F, Hester A J, Elston D A, Gordon I J, Hartley S E. The Perils of Having Tasty Neighbors: Grazing Impacts of Large Herbivores at Vegetation Boundaries. *Ecology*, 2003, 84(11): 2877-2890.
- [6] Liang D F, Niu K C, Zhang S T. Interacting effects of yak dung deposition and litter quality on litter mass loss and nitrogen dynamics in Tibetan alpine grassland. *Grass and Forage Science*, 2018, 73(1): 123-131.
- [7] Rosenthal G, Schrautzer J, Eichberg C. Low-intensity grazing with domestic herbivores: A tool for maintaining and restoring plant diversity in temperate Europe. *Tuexenia*, 2012, 32: 167-205.
- [8] Porazinska D L, Bardgett R D, Blaauw M B, Hunt H W, Parsons A N, Seastedt T R, Wall D H. Relationships at the aboveground-below ground interface: plants, soil biota and soil processes. *Ecological Monographs*, 2003, 73(3): 377-395.
- [9] Bardgett R D, Walker L R. Impact of coloniser plant species on the development of decomposer microbial communities following deglaciation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(3): 555-559.
- [10] 欧阳林梅, 王纯, 王维奇, 全川. 互花米草与短叶荩草枯落物分解过程中碳氮磷化学计量学特征. *生态学报*, 2013, 33(2): 389-394.
- [11] Song X X, Cai J T, Meng H X, Ding S W, Wang L, Liu B, Chang Q, Zhao X, Li Z Q, Wang D L. Defoliation and neighbouring legume plants accelerate leaf and root litter decomposition of *Leymus chinensis* dominating grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2020, 302: 107074.
- [12] Yi S, He Z X, Hou F J, Wang Z F, Chang S H. Grazing increases litter decomposition rate but decreases nitrogen release rate in an alpine meadow. *Biogeosciences*, 2018, 15(13): 4233-4243.
- [13] Ludvíková V, Pavlů V V, Gaisler J, Hejman M, Pavlů L. Long term defoliation by cattle grazing with and without trampling differently affects soil penetration resistance and plant species composition in *Agrostis capillaris* grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2014, 197: 204-211.
- [14] Zhu H, Wang D L, Wang L, Bai Y G, Fang J, Liu J. The effects of large herbivore grazing on meadow steppe plant and insect diversity. *Journal of Applied Ecology*, 2012, 49(5): 1075-1083.
- [15] Austin A T, Vivanco L. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, 2006, 442(7102): 555-558.
- [16] Murphy K L, Klopatek J M, Klopatek C C. The Effects of Litter Quality and Climate on Decomposition along an Elevational Gradient. *Ecological Applications*, 1998, 8(4): 1061-1071.
- [17] Koller R, Robin C, Bonkowski M, Ruess L, Scheu S. Litter quality as driving factor for plant nutrition via grazing of protozoa on soil microorganisms. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, 85(2): 241-250.
- [18] 包剑利, 殷秀琴, 李晓强. 长白山牛皮杜鹃凋落物分解及土壤动物的作用. *生态学报*, 2015, 35(10): 3320-3328.
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析 (第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [20] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GBT 20805-2006 饲料中酸性洗涤木质素 (ADL) 的测定. 北京: 中国标准出版社, 2007.
- [21] González G, Seastedt T R. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. *Ecology*. 2001, 82(4): 955-964.
- [22] Song X X, Wang Z K, Tang X L, Xu D L, Liu B T, Mei J H, Huang S L, Huang G. The contributions of soil mesofauna to leaf and root litter decomposition of dominant plant species in grassland. *Applied Soil Ecology*. 2020, 155: 103651.
- [23] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 1963, 44(2): 322-331.
- [24] Chuan X Z, Carlyle C N, Bork E W, Chang S C, Hewins D B. Long-Term Grazing Accelerated Litter Decomposition in Northern Temperate Grasslands. *Ecosystems*, 2018, 21(7): 1321-1334.
- [25] 武海涛, 吕宪国, 杨青, 姜明. 土壤动物主要生态特征与生态功能研究进展. *土壤学报*, 2006, 43(2): 314-323.
- [26] Beck R, Mcneely R, Thomas M, Bailey C. Seasonal and yearlong grazing in the northern Chihuahuan Desert: Impacts of forage and cow-calf production. *New Mexico State University*. 2007, 793-802.
- [27] Krishna M P, Mohan M. Litter decomposition in forest ecosystems: a review. *Energy Ecology and Environment*, 2017, 2(4): 236-249.
- [28] Frouz J, Roubířková A, Heděšec P, Tajovský K. Do soil fauna really hasten litter decomposition? A meta-analysis of enclosure studies. *European Journal of Soil Biology*, 2015, 68: 18-24.

- [29] 刘佳楠, 赵娟, 常海涛, 张安宁, 陈蔚, 刘任涛. 基于网孔分解袋法的荒漠草原柠条枯落物分解过程中的养分变化. 草业科学, 2019, 36(06): 1624-1633.
- [30] Heggenes J, Odland A, Chevalier T, Ahlberg J, Berg A, Larsson H, Bjerketvedt D K. Herbivore grazing-or trampling? Trampling effects by a large ungulate in cold high- latitude ecosystems. Ecology and Evolution, 2017, 7(16): 6423-6431.
- [31] Xie T T, Shan L S, Su P X. Drought conditions alter litter decomposition and nutrient release of litter types in an agroforestry system of China. Ecology and Evolution. 2020, 10(15): 8018-8029.
- [32] Shariff A R, Biondini M E, Grygiel C E. Grazing Intensity Effects on Litter Decomposition and Soil Nitrogen Mineralization. Journal of Range Management, 1994, 47(6): 444-449.
- [33] Zhang D Q, Hui D F, Luo Y Q, Zhou G Y. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. Journal of Plant Ecology, 2008, 1(2): 85-93.
- [34] 肖玲, 马燕天, 甘志伟, 蔡润发, 李卓琳, 葛刚, 吴兰. 土壤动物对鄱阳湖湿地冬季凋落物分解过程的影响. 湖泊科学, 2020, 32(02): 395-405.
- [35] Milcu A, Manning P. All size classes of soil fauna and litter quality control the acceleration of litter decay in its home environment. Oikos, 2011, 120(9): 1366-1370.
- [36] 张安宁, 刘任涛, 刘佳楠, 赵娟, 常海涛, 陈蔚. 干旱风沙区柠条枯落物对土壤节肢动物群落的影响. 生态学杂志, 2020, 39(07): 2383-2391.
- [37] Gergoes V, Hufnagel L. The effect of microarthropods on litter decomposition depends on litter quality. European Journal of Soil Biology, 2016: 24-30.
- [38] 武海涛, 吕宪国, 杨青, 蒋海东. 土壤动物对三江平原典型毛果苔草湿地枯落物分解的影响. 生态与农村环境学报, 2006(03): 5-10.
- [39] 杨志敏, 哈斯塔米尔, 刘新民. 放牧对内蒙古草原大针茅枯落物中土壤动物组成及其分解功能的影响. 应用生态学报, 2016, 27(9): 2864-2874.
- [40] Yang C T, Zhang Y, Hou F J, Millner J P, Wang Z F, Chang S H. Grazing activity increases decomposition of yak dung and litter in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet plateau. Plant and Soil, 2019, 444(1/2): 239-250.
- [41] Bonanomi G, Incerti G, Antignani V, Capodilupo M, Mazzoleni S. Decomposition and nutrient dynamics in mixed litter of Mediterranean species. Plant and Soil, 2010, 331(1/2): 481-496.
- [42] Swift M J, Heal O W, Anderson J M. Decomposition in terrestrial ecosystems. Oxford: Blackwell. 1979.
- [43] 赵娟, 刘佳楠, 常海涛, 张安宁, 陈蔚, 刘任涛. 宁夏荒漠草原优势植物枯落物分解特征及其影响因素. 草地学报, 2019, 27(01): 80-87.
- [44] 陈婷, 郝敏, 孔范龙, 李悦, 庞立华. 枯落物分解及其影响因素. 生态学杂志, 2016, 35(07): 1927-1935.
- [45] Taylor B R, Parkinson D, Parsons W F J. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay-rates: A microcosm test. Ecology, 1989, 70(1): 97-104.
- [46] Wang W B, Zhang Q, Sun X M, Chen D S, Insam H, Koide R T, Zhang S G. Effects of mixed-species litter on bacterial and fungal lignocellulose degradation functions during litter decomposition. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 141: 107690.
- [47] Berg B, Hannus K, Popoff T, Theander O. Changes in organic chemical components of needle litter during decomposition: long- term decomposition in a Scots pine forest. Canadian Journal of Botany, 1982, 60(8): 1310-1319.
- [48] Keuskamp J A, Hefting M M, Dingemans B J J, Verhoeven J T A, Feller I C. Effects of nutrient enrichment on mangrove leaf litter decomposition. Science of The Total Environment, 2015, 508: 402-410.
- [49] 李学斌, 陈林, 吴秀玲, 宋乃平, 李昕. 荒漠草原 4 种典型植物群落枯落物分解速率及影响因素. 生态学报, 2015, 35(12): 4105-4114.
- [50] Lin Y, King J Y. Effects of UV Exposure and Litter Position on Decomposition in a California Grassland. Ecosystems, 2014, 17(1): 158-168.