

DOI: 10.5846/stxb202104160988

陈蔚, 王维东, 蒋嘉瑜, 刘任涛. 半干旱草地植物枯落物碳、氮和磷元素释放对放牧和封育管理的响应. 生态学报, 2022, 42(11): 4401-4414.

Chen W, Wang W D, Jiang J Y, Liu R T. Response of C, N and P release dynamics of plant litter to grazing and enclosure management in semiarid grassland ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(11): 4401-4414.

半干旱草地植物枯落物碳、氮和磷元素释放对放牧和封育管理的响应

陈 蔚, 王维东, 蒋嘉瑜, 刘任涛*

宁夏大学生态环境学院, 西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 银川 750021

摘要: 在半干旱草地, 关于放牧和封育管理对草地植物枯落物分解及其与土壤动物互作关系的研究一直是该区域生态系统物质循环与生态恢复过程研究的重要科学问题。以放牧和封育样地中赖草 (*Leymus secalinus*)、牛枝子 (*Lespedeza potaninii*) 及其混合枯落物为研究对象。于 2017 年 9 月、2018 年 5 月和 9 月、2019 年 5 月和 9 月, 采用 2 种不同孔径 (30 目和 250 目) 网袋量化中小型土壤动物的作用, 调查了宁夏半干旱草地枯落物碳、氮和磷元素分解与土壤动物群落分布及其对放牧和封育样地的响应规律。结果显示: (1) 封育样地中, 枯落物碳元素最终残留率均表现为 3 种枯落物处理间无显著差异; 但 250 目网孔中枯落物氮、磷元素最终残留率和 30 目网孔中氮元素最终残留率均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; 仅 30 目网孔中磷元素最终残留率表现为牛枝子和混合物显著高于赖草, 而前两者间无显著差异。放牧样地中, 250 目网孔的碳、磷元素最终残留率和 30 目网孔中的氮、磷元素最终残留率均表现为牛枝子显著高于混合物, 而赖草居中; 氮元素最终残留率表现为牛枝子显著高于赖草和混合物, 后两者间无显著差异。(2) 土壤动物对枯落物碳、氮和磷元素最终残留率的影响较小; 但不同网孔下混合枯落物氮元素最终残留率均表现为放牧显著低于封育样地, 而赖草和牛枝子枯落物磷元素残留率均表现为放牧显著高于封育样地, 且 30 目网孔中赖草枯落物氮元素残留率表现为放牧显著高于封育样地。(3) Mantel 检验和 PCA 分析进一步表明, 土壤动物多样性分布和土壤理化性质显著影响枯落物碳、氮和磷养分元素释放。研究表明, 半干旱草地枯落物碳、氮和磷元素释放受土壤性质和物种化学特性影响, 放牧与封育管理通过影响网孔中土壤动物分布来调控植物枯落物碳、氮和磷元素释放。放牧干扰显著弱化土壤-土壤动物-枯落物之间的联系, 但同时显著加速了混合枯落物中氮、磷元素的释放。

关键词: 放牧管理; 荒漠草原; 土壤动物; 枯落物元素释放

Response of C, N and P release dynamics of plant litter to grazing and enclosure management in semiarid grassland ecosystem

CHEN Wei, WANG Weidong, JIANG Jiayu, LIU Rentao*

College of Ecology and Environments, Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwestern China, Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystems in Northwestern China of Ministry of Education, Ningxia University, Ningxia 750021, China

Abstract: In semi-arid grassland, plant litter decomposition and its interaction with litter arthropods under grazing and enclosure management play implications on material cycling and ecological restoration process. The litter from *Leymus secalinus*, *Lespedeza potaninii*, and their mixture were selected as samples, and they were set in situ in Ningxia semi-arid grasslands under enclosure and grazing management. This study probed into the distribution of litter arthropod and its relation to the release of C, N and P contents by using two sizes (30-mesh and 250-mesh) litterbag to quantify the role of

基金项目: 宁夏自然科学基金项目 (2021AAC03047)

收稿日期: 2021-04-16; 网络出版日期: 2022-02-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nxliu2012@126.com

small and medium litter arthropod collected in September of 2017, May and September of 2018, as well as May and September of 2019. The results showed that: (1) In the enclosed grassland, there was no significant difference in the final remaining rate of litter C in between *L. potaninii*, *L. secalinus*, and mixture; however, there was significantly greater final remaining rate of litter N and P in the 250-mesh, and that of litter N in the 30-mesh in *L. potaninii* than in *L. secalinus* and mixture; there was significantly greater final remaining rate of litter P in *L. potaninii* and mixture than in *L. secalinus*. In the grazed grassland, there was significantly greater final remaining rate of litter C and P in the 250-mesh, and that of litter N and P in the 30-mesh in *L. potaninii* than in mixture, with intermediate values in *L. secalinus*. Regarding the final remaining rate of N, there were significantly higher values in *L. potaninii* than in *L. secalinus* and mixture, whereas there was no significant difference between *L. secalinus* and mixture. (2) There was little effect of litter arthropods on the final remaining rate of C, N and P in the three plant treatments. However, there was significantly lower final remaining rate of N in mixture from both 30- and 250 mesh in grazed grassland than in enclosed grassland. There was significantly higher remaining rate of P in *L. secalinus* in grazed grassland than in enclosed grassland. (3) The Mantel test and principal components analysis indicated a considerable effect of litter arthropods and soil physicochemical properties on the decomposition of litter C, N and P content. It was suggested that litter C, N and P contents were affected by soil properties and plant chemical properties in semi-arid grassland. The effect of grazing management on litter arthropod distribution induced the differences in C, N and P nutrient release between various species of plant litter. The grazing disturbance could weaken the linkage between litter decomposition, arthropod and soil, while in feedback grazing could promote the litter decomposition of N and P content in mixture.

Key Words: grazing management; desert steppe; litter arthropod; nutrient release

在半干旱区,放牧作为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]。在草地生态系统恢复过程中,枯落物分解是土壤碳素周转和矿质养分循环的重要过程^[3],也是释放矿质养分供植物生长的重要生态过程,并由此影响草地生态系统净生产力^[4]。而封育管理可以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]直接或间接影响枯落物养分释放过程,进而影响到退化草地生态系统的恢复进程。因此,研究放牧和封育管理对枯落物分解过程的影响规律,对于退化草地生态恢复、物质循环过程解析及采取有效的放牧管理措施均具有重要意义。

土壤动物作为枯落物重要的分解者,主要通过直接取食和间接捕食微生物 2 种途径影响枯落物养分元素释放^[8]。目前有诸多关于土壤动物多样性影响枯落物养分释放动态的研究。Peng 等^[9]和王振海等^[10]研究表明中小型土壤动物对枯落物分解及其养分元素释放均表现出显著促进作用。Jiang 等^[11]研究发现,在枯落物基质性质的影响下,土壤动物对不同种枯落物的养分固定和释放模式不同。Pablo 等^[12]发现土壤动物多样性对枯落物碳、氮元素释放主要会受到气候和枯落物质量的调控。综合分析表明,土壤动物会不同程度地促进枯落物分解过程中养分元素的释放,而通过研究土壤动物对枯落物分解的生态功能可以进一步理解生态系统营养循环与能量流动的内在机理。

国内外研究表明,放牧活动可以减少高质量的枯落物量^[13]、加速枯落物破碎^[14]和对土壤动物分布^[15]产生直接影响。而在封育条件下,由于放牧干扰的减少,植被覆盖度提高,光照条件降低^[16],造成土壤动物数量发生改变,这必然影响到枯落物的养分释放过程。但是目前关于放牧和封育管理对于半干旱草地养分释放的影响机制尚不明确,且放牧和封育条件下土壤动物对不同植物组成的枯落物养分释放过程影响的研究较少。因此,通过比较荒漠草原优势植物枯落物养分释放对封育和放牧的响应,利用网孔分解袋法来完全或部分限制土壤动物进入,能够揭示放牧和封育管理对于半干旱草地生物地球化学循环的内在机制,为研究草地封育条件下土壤动物在草地植物枯落物分解过程中的生态作用提供了有效途径。

鉴于此,本研究以宁夏半干旱区植物赖草、牛枝子及其混合枯落物作为研究对象,采用网孔分解袋法研究放牧和封育管理下土壤动物对于不同植物枯落物养分动态变化特征及其影响机制。并且,通过不同功能群(豆科和非豆科)与混合植物枯落物处理,可以深入阐明不同枯落物分解过程对放牧和封育管理的响应规律,同时为草地管理与生态恢复措施提供科学依据。

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 °C, 最低平均气温-8.7 °C (1 月), 最高平均气温 22.4 °C (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 种草地类型。放牧草地: 通常在每年的 6—9 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(*Leymus secalinus*)、猪毛菜(*Salsola collina*)和白草(*Pennisetum centrasiticum*)。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 23 年, 主要植被主要包括猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、山苦荬(*Ixeris chinensis*)、牛枝子(*Lespedeza 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 °C 下 24 h 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。最后, 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, 按照赖草、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^[17](30 目网孔允许中小型节肢动物如螨类、跳虫等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, 按照同样的顺序从放牧、封育样地中取回样品 36 袋(3 种处理×2 种网孔×3 个重复×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, 去除砂粒等杂质后置于 65 °C 下烘干至恒重, 记录干重; 最后, 将样品粉碎用于测定其营养元素含量, 每袋枯落物中每种元素指标重复测量 3 次取平均值。

本实验中, 枯落物全碳(%)采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定^[18], 枯落物营养元素中的全氮(%)采用凯氏定氮法测定^[18], 全磷(%)采用钼锑抗比色法测定^[18], 木质素和纤维素含量采用由 Van Soest 改进的范式法进行测定^[19]。

2.3 土壤动物样本采集与鉴定

将分解袋内的枯落物放置于改良的 Tullgren 干漏斗中,分离提取中小型土壤节肢动物,并保存于浓度为 75% 的酒精溶液中。在体式显微镜(OLYMPUS SZX16)和正置显微镜(MOTICDMB1-223)下进行土壤动物计数和分类鉴定,并参照《中国土壤动物检索图鉴》^[20]和《蜚螨学》^[21]鉴定到科水平。以便计算土壤动物多样性指数。

2.4 土壤样品采集与分析

每次枯落物采样均进行土壤样品的采集。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、电导率和粒径组成;将土壤研磨后过 0.01 mm 筛,以测定土壤全碳(SC)和土壤全氮(SN)。

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^[18],全氮(%)采用凯氏定氮法测定^[18]。土壤粒径采用 Mastersizer 3000 激光衍射粒度分析仪测定。

2.5 数据处理与统计分析

采用土壤动物个体密度、类群数和 Shannon-Wiener 指数(H')来描述动物群落。采用枯落物碳、氮和磷元素相对残留量描述不同分解时间下枯落物养分释放速率。采用土壤动物贡献率描述枯落物养分释放过程中土壤动物的分解作用。计算公式如下^[22-23]:

$$H' = - \sum P_i \ln P_i (i = 1, 2, 3, \dots, S) \quad (1)$$

式中, P_i 为第 i 类群节肢动物的相对密度。 i 为每个枯落物袋内的动物个体数, S 为土壤动物类群数。

$$E = \frac{C_t \times M_t}{C_0 \times M_0} \times 100\% \quad (2)$$

式中, E 为枯落物养分元素残留率, C_0 为养分元素的初始浓度, C_t 为 t 时取样养分浓度, M_0 为初始质量(g), M_t 为 t 时取样时枯落物质量(g)。

$$P_{\text{fau}} = \frac{ML_{30} - ML_{250}}{ML_{\text{total}}} \times 100\% \quad (3)$$

式中, $(ML_{30} - ML_{250})$ 为最终采样时 30 目与 250 目分解袋养分元素损失率的差值, 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。

采用单因素方差检验放牧和封育处理下,植物枯落物中土壤动物随分解时间的多样性分布以及对枯落物分解碳、氮和磷元素释放的影响。采用 Pearson 相关性系数检验放牧和封育条件下不同植物枯落物养分元素与土壤动物多样性之间的关系。采用 Mantel 检验基于放牧和封育管理下环境因子对枯落物养分释放的影响。通过对数转化后的数据采用 PCA 主成分分析检验基于生境差异下放牧和封育管理因子对枯落物养分释放的影响。其中,固定效应包括放牧和封育处理,在分解周期内,枯落物类型和土壤动物处理作为随机效应嵌套在区间内。交互作用和主要效应的显著性为 $\alpha=0.05$ 。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 3.4.0 软件中进行统计分析与作图。

3 结果与分析

3.1 枯落物基质初始含量及样地土壤理化性质

表 1 中,3 种枯落物基质初始含量存在显著差异。初始氮含量表现为赖草显著高于牛枝子,而混合物居中($P<0.05$);初始磷含量表现为赖草和混合物均显著高于牛枝子($P<0.05$),而前者无显著差异;初始木质素和纤维素含量均表现为牛枝子显著高于赖草,而混合枯落物居中($P<0.05$)。

在放牧和封育样地中,土壤理化性质存在显著差异(表 2)。在枯落物分解过程中,土壤含水量、全碳、全

氮、黏粒、粉粒均表现为封育草地显著高于放牧草地,而土壤 pH、电导率以及土壤砂粒含量表现为封育草地显著低于放牧草地($P<0.05$)。

表 1 不同类型植物枯落物基质初始含量
Table 1 The initial quality of different types of plant litter

物种 Species	初始含量 Initial content				
	全碳 Total carbon/%	全氮 Total nitrogen/%	全磷 Total phosphorus/%	木质素 Lignin/%	纤维素 Cellulose/%
赖草 <i>L. secalinus</i>	46.29±0.53a	2.00±0.05a	0.30±0.04a	8.56±0.21c	8.56±0.21c
牛枝子 <i>L. potaninii</i>	45.50±1.15a	1.27±0.05c	0.13±0.01b	19.30±0.58a	19.30±1.43a
混合物 Mixture	47.40±0.33a	1.76±0.03b	0.24±0.03a	13.10±0.35b	13.10±0.86b

不同小写字母表示不同种类枯落物之间差异显著($P<0.05$);图中数据为平均值±标准误

表 2 封育和放牧样地枯落物袋下土壤理化性质
Table 2 The physiochemical properties of soil under litter bags in enclosure and grazing grassland

因素 Factors	封育 Enclosure	放牧 Grazing	因素 Factors	封育 Enclosure	放牧 Grazing
土壤温度 Temperature/°C	16.67±0.35b	17.35±0.45a	土壤全碳 Total carbon/%	1.01±0.10a	0.41±0.04b
土壤含水量 Moisture/%	5.42±0.69a	2.61±0.50b	土壤黏粒 Clay/%	40.43±3.76a	25.01±1.71b
土壤 pH	8.09±0.04b	8.21±0.06a	土壤粉粒 Silt/%	42.39±1.29b	53.15±2.20a
土壤电导率 Electric conductivity/($\mu\text{s}/\text{cm}$)	129.83±1.46b	141.95±8.81a	土壤砂粒 Sand/%	17.18±3.32b	21.85±2.89a
土壤全氮 Total nitrogen/%	0.06±0.01a	0.03±0.01b			

不同小写字母表示不同种类枯落物之间差异显著($P<0.05$);图中数据为平均值±标准误

3.2 封育和放牧样地枯落物土壤动物群落组成多样性分布

由表 3 可知,不同生境下不同种植物枯落物中土壤动物组成具有显著差异。3 种处理的枯落物均表现为封育样地中的土壤动物类群数显著高于放牧样地。封育管理下,牛枝子中有 14 个类群,其中优势类群、常见类群和稀有类群分别为 5、6 和 3 类,优势类群为腐食性的垂盾甲螨属、矮蒲螨科、绒螨科和棘跳科,以及捕食性的镰螯螨科;赖草中有 17 个类群,其中优势类群、常见类群和稀有类群分别为 3、10 和 4 类,优势类群为腐食性的垂盾甲螨属和矮蒲螨科,以及捕食性的镰螯螨科;混合枯落物中有 17 个类群,其中优势类群、常见类群和稀有类群分别为 3、12 和 2 类,优势类群为垂盾甲螨属和矮蒲螨科,以及捕食性的肉食螨科。

放牧管理下,牛枝子枯落物中有 12 个类群,其中优势类群、常见类群和稀有类群分别为 3、4 和 5 类,优势类群为腐食性的垂盾甲螨属和矮蒲螨科,以及捕食性的镰螯螨科;赖草中有 11 个类群,其中优势类群、常见类群和稀有类群分别为 2、6 和 3 类,优势类群为腐食性的垂盾甲螨属和矮蒲螨科。混合枯落物中有 10 个类群,其中优势类群、常见类群和稀有类群分别为 3、3 和 4 类,优势类群为腐食性的垂盾甲螨属和矮蒲螨科,以及捕食性的镰螯螨科。

3.3 基于网孔分解袋的封育和放牧样地中枯落物养分元素变化特征

通过多因素方差分析(表 4),封育和放牧生境对赖草中氮和磷元素残留率($F_N=6.212, P=0.037; F_P=10.612, P=0.012$)以及牛枝子枯落物的磷元素残留率($F_P=5.582, P=0.041$)、混合枯落物的氮元素残留率($F_N=24.178, P<0.001$)产生显著影响。土壤动物仅对牛枝子枯落物中碳元素残留率($F_N=13.651, P=0.006$)产生显著影响,而土壤动物和生境处理的交互作用仅对牛枝子枯落物中碳和氮元素残留率($F_C=13.547, P=0.006; F_N=5.605, P=0.045$)产生显著影响。

封育和放牧生境中有无土壤动物参与对枯落物碳元素释放量的影响较小(图 1)。但两种网孔处理下的混合枯落物氮元素残留率均表现为封育显著高于放牧样地,而赖草磷元素残留率均表现为放牧显著高于封育样地。且有中小型土壤动物参与的赖草氮元素残留率和牛枝子磷元素残留率均表现为放牧显著高于封育样地。

表 3 放牧和封育生境下不同种枯落物土壤节肢动物个体数

物种 Species	放牧 Grazing			封育 Enclosure		
	牛枝子	赖草	混合物	牛枝子	赖草	混合物
	<i>L. potaninii</i>	<i>L. secalinus</i>	Mixture	<i>L. potaninii</i>	<i>L. secalinus</i>	Mixture
垂盾甲螨属 <i>Scutovertex</i>	134(50.57)	206(47.25)	235(58.57)	80(19.95)	120(25.97)	95(24.61)
镰螯螨科 Tydeidae	36(13.58)	28(6.42)	74(18.50)	92(22.94)	62(13.42)	27(6.99)
腾岛螨科 Teneriffidae	6(2.26)	19(4.36)	10(2.50)	30(7.48)	29(6.28)	21(5.44)
肉食螨科 Cheyletidae	20(7.55)	41(9.40)	10(2.50)	23(5.74)	37(8.01)	50(12.95)
巨螯螨科 Macrochelidae		8(1.83)		5(1.25)	21(4.55)	28(7.25)
矮蒲螨科 Pygmephoridae	53(20.00)	117(26.83)	62(15.50)	53(13.22)	79(17.10)	49(12.69)
隐颚螨科 Cryptognathidea		7(1.61)	5(1.25)	5(1.25)	9(1.95)	16(4.15)
吸螨科 Bdellidae		2(0.46)	1(0.25)	5(1.25)	5(1.08)	11(2.85)
厚厉螨科 Pachylaelapidae	2(0.75)		1(0.25)	1(0.25)		4(1.04)
绒螨科 Trombidiidae	5(1.89)	6(1.38)		47(11.72)	31(6.71)	25(6.48)
圆跳科 Sminthuridae				1(0.26)		
跳虫科 Poduridae					2(0.43)	4(1.04)
棘跳科 Onychiuridae		1(0.25)		50(12.47)	36(7.79)	38(9.84)
球角跳科 Hypogastruridae	2(0.75)	1(0.23)		6(1.50)	11(2.38)	7(1.81)
等节跳科 Isotomidae				3(0.75)	9(1.95)	5(1.30)
鳞啮科 Lepidopsocidae						2(0.43)
逍遥蛛科 Philodromidae						3(0.65)
双翅目幼虫 Diptera larve	1(0.38)					1(0.26)
半翅目幼虫 Hemiptera larve	2(0.75)					
鳞翅目幼虫 Lepidoptera larve	1(0.38)		1(0.25)			1(0.22)
鞘翅目幼虫 Cpleoptera larve	3(1.13)	1(0.23)		1(0.25)	5(1.09)	4(1.04)

在封育样地,碳和氮元素释放量的土壤动物贡献率(P_{fau})表现为3种枯落物间均无显著差异(表5),磷元素释放量的 P_{fau} 表现为牛枝子显著高于赖草和混合枯落物,而后两者间无显著差异($P<0.05$)。而在放牧样地,碳元素释放量的 P_{fau} 表现为3种枯落物间均无显著差异($P>0.05$);氮元素释放量的 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($P<0.05$);而磷元素释放量的 P_{fau} 表现为牛枝子显著高于赖草和混合枯落物,而后两者间无显著差异($P<0.05$)。3种类型的枯落物中,赖草枯落物中氮元素释放量的 P_{fau} 表现为封育显著高于放牧样地($P<0.05$),而牛枝子和混合枯落物中磷元素释放量的 P_{fau} 均表现为放牧显著高于封育($P<0.05$)。

表 4 生境、土壤动物对枯落物碳、氮和磷元素残留率影响的多因素方差分析

Table 4 Multivariate ANOVA testing the effects of habitat (H), mesh (M) and their interaction (H×M) on litter C, N and P remaining rate

物种 Species	因素 Factors	C		N		P	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
赖草 <i>L. secalinus</i>	H	5.214	0.052	6.212	0.037	10.612	0.012
	M	0.016	0.904	0.259	0.625	0.143	0.715
	H×M	3.503	0.098	2.028	0.192	1.577	0.245
牛枝子 <i>L. potaninii</i>	H	2.484	0.154	0.472	0.511	5.852	0.041
	M	13.651	0.006	0.286	0.607	0.692	0.430
	H×M	13.547	0.006	5.605	0.045	1.708	0.228
混合物 Mixture	H	1.106	0.324	24.178	<0.001	0.200	0.667
	M	0.840	0.386	2.531	0.150	0.066	0.803
	H×M	0.191	0.673	0.047	0.834	0.256	0.627

H:生境 Habitat; M:网孔 Mesh; H×M:生境×网孔 Habitat×Mesh

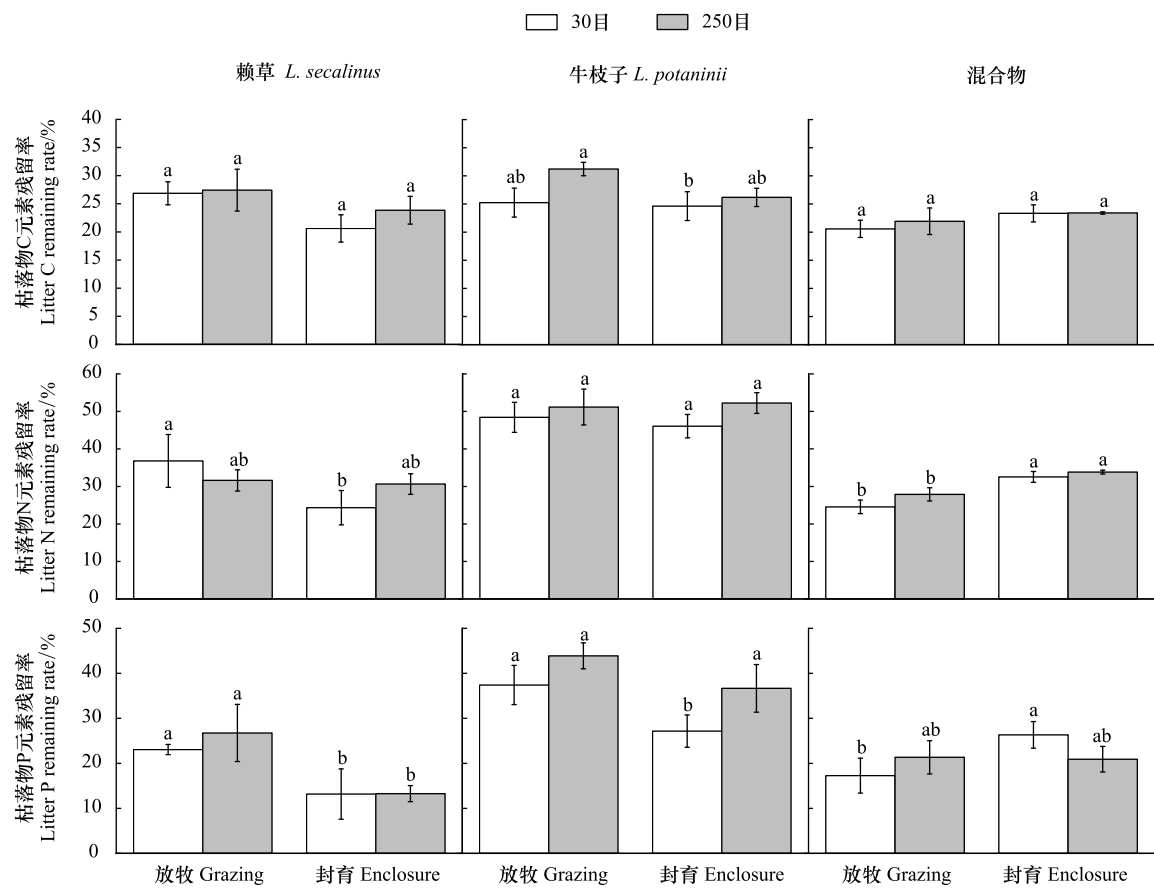


图 1 放牧和封育生境下不同网孔枯落物碳、氮和磷元素残留率

Fig.1 C, N and P remaining rate 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 ($P < 0.05$)

表 5 放牧和封育生境下 3 种枯落物中土壤动物对碳、氮和磷元素释放的贡献率

指标 Indicators		最终质量损失率/% Final mass loss rate/%		土壤动物贡献率/% Contributions of litter arthropod P_{fau}
		30 目 30 mesh	250 目 250 mesh	
C	放牧 Grazing			
	赖草 <i>L. secalinus</i>	74.25±2.42	74.25±2.06	1.44±1.96a
	混合物 Mixture	79.42±1.53	78.07±2.36	1.55±4.49a
	牛枝子 <i>L. potaninii</i>	74.75±2.57	68.79±1.20	7.87±3.77a
	封育 Enclosure			
	赖草 <i>L. secalinus</i>	79.38±2.56	76.14±2.47	4.08±2.90a
N	混合物 Mixture	77.69±0.96	76.59±0.20	1.38±1.47a
	牛枝子 <i>L. potaninii</i>	75.38±2.56	73.82±1.62	1.82±4.14a
	放牧 Grazing			
	赖草 <i>L. secalinus</i>	64.26±3.25	68.39±2.82	-6.72±1.57b
	混合物 Mixture	75.45±1.80	72.13±1.76	4.23±3.18a
	牛枝子 <i>L. potaninii</i>	51.58±3.99	48.83±4.78	5.58±2.13a
P	封育 Enclosure			
	赖草 <i>L. secalinus</i>	73.27±2.84	69.36±2.75	5.28±2.13a
	混合物 Mixture	67.47±1.44	66.16±0.49	1.85±3.21a

续表

	指标 Indicators	最终质量损失率/% Final mass loss rate/%		土壤动物贡献率/% Contributions of litter arthropod P_{fau}
		30 目 30 mesh	250 目 250 mesh	
P	牛枝子 <i>L. potaninii</i>	53.93±3.12	50.94±0.63	5.04±2.30a
	放牧 Grazing			
	赖草 <i>L. secalinus</i>	76.93±1.12	73.25±6.34	4.54±2.40b
	混合物 Mixture	82.73±3.88	78.65±3.69	4.89±1.42b
	牛枝子 <i>L. potaninii</i>	62.59±4.35	56.11±2.87	9.78±2.09ab
	封育 Enclosure			
	赖草 <i>L. secalinus</i>	84.16±3.50	86.73±1.79	-3.59±2.57c
	混合物 Mixture	77.73±3.90	79.08±2.83	-2.64±1.09c
	牛枝子 <i>L. potaninii</i>	72.83±3.58	63.34±5.30	12.08±2.24a

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 基于物种组成的封育和放牧样地中枯落物元素分解变化特征

通过多因素方差分析 (表 6), 枯落物种类对不同网孔下植物枯落物氮元素 ($F_{30} = 18.395, P<0.001; F_{250} = 24.181, P<0.001$) 以及磷元素释放量 ($F_{30} = 4.267, P = 0.04; F_{250} = 15.353, P<0.001$) 的影响均显著。而封育和放牧生境对仅微生物参与的枯落物碳元素和磷元素 ($F_c = 5.157, P = 0.031; F_p = 4.404, P = 0.048$) 的影响显著。封育和放牧生境与枯落物种类的交互作用对有中小型土壤动物参与的枯落物氮元素和仅微生物参与的枯落物碳元素的影响显著 ($F_N = 3.540, P = 0.042; F_C = 1.670, P = 0.020$)。

不同物种处理下封育和放牧生境中的碳、氮和磷元素残留率均存在显著差异 (图 2)。封育样地中, 仅微生物参与的枯落物氮和磷元素残留率表现为牛枝子显著高于赖草和混合物, 后两者间无显著差异 ($P<0.05$)。中小型土壤动物参与的枯落物氮元素残留率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 ($P<0.05$), 磷元素残留率表现为牛枝子和混合物显著高于赖草, 而前两者间无显著差异 ($P<0.05$)。放牧样地中, 仅微生物参与的枯落物碳和磷元素残留率均表现为牛枝子显著高于混合物, 而赖草居中 ($P<0.05$); 氮元素残留率表现为牛枝子显著高于赖草和混合物, 后两者间无显著差异 ($P<0.05$)。而中小型土壤动物参与的枯落物氮和磷元素残留率表现为牛枝子显著高于混合物, 而赖草居中 ($P<0.05$)。

表 6 生境、物种对枯落物碳、氮和磷元素残留率影响的多因素方差分析

Table 6 Multivariate ANOVA testing the effects of habitat (H), species (S) and their interaction (H×S) on litter C, N and P remaining rate

网孔 Mesh	因素 Factors	C		N		P	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
30 目	H	0.259	0.620	1.142	0.992	1.347	0.268
30 mesh	S	1.174	0.342	18.395	<0.001	4.267	0.040
	H×S	2.517	0.122	3.54	0.042	1.387	0.287
250 目	H	5.157	0.031	2.315	0.989	4.404	0.048
250 mesh	S	5.476	0.168	24.181	<0.001	15.353	<0.001
	H×S	1.670	0.020	1.825	0.203	1.261	0.318

H: 生境 Habitat; S: 物种 Species; H×S: 生境×物种 Habitat×Species

3.5 枯落物养分释放与土壤动物分布及环境因素的关系

通过 Mantel 检验发现 (图 3), 封育样地中, 枯落物碳元素释放量与土壤 pH、电导率以及土壤动物密度存在强相关性, 与土壤全碳、全氮含量以及土壤动物丰富度存在弱相关性; 而枯落物氮元素释放量仅与 pH 存在强相关性, 与土壤电导率存在弱相关性; 枯落物磷元素释放量与 pH、土壤砂粒含量存在强相关性, 与土壤动物密度、土壤电导率、黏粒以及粉粒存在弱相关性。放牧样地中, 枯落物碳元素释放量与土壤 pH、含水量以及土壤动物 Shannon-Wiener 指数存在强相关性, 与土壤动物丰富度存在弱相关性; 而枯落物氮元素释放量与 pH、

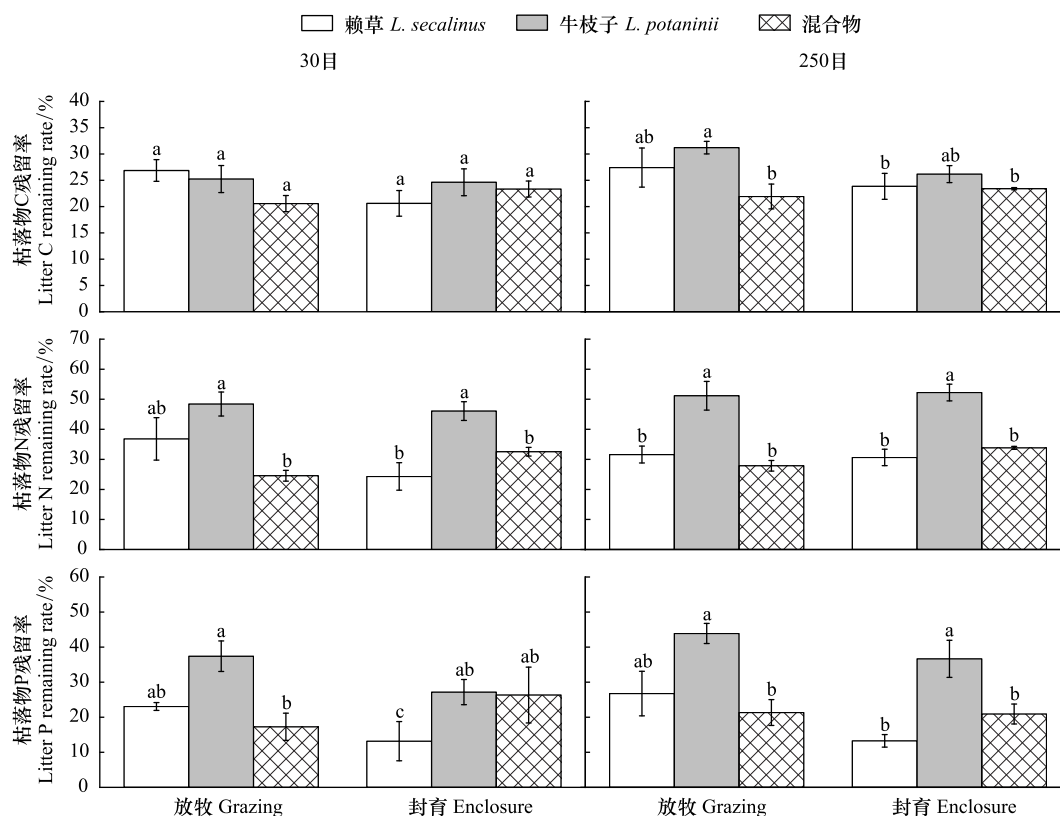


图2 放牧和封育生境下不同物种枯落物碳、氮和磷元素残留率

Fig.2 C, N and P remaining rate of 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 ($P < 0.05$)

含水量以及土壤黏粒含量存在强相关性;枯落物磷元素释放量与 pH、土壤粉粒以及砂粒含量存在强相关性。

通过将封育和放牧样地中枯落物养分释放、土壤动物多样性以及土壤理化性质在内的 14 个因素进行 PCA 分析,并剔除了 $ASV < 0.05$ 的指标。由图 4 发现,枯落物碳残留量与土壤动物 Shannon-wiener 指数、类群数以及土壤氮含量、pH、电导率、黏粒以及砂粒在 PC1 中贡献最多 (54.3%)。PC2 中枯落物氮残留量与土壤动物密度以及土壤含水量、粉粒的贡献最多 (25.0%)。封育样地的 PC1 和 PC2 得分均显著高于放牧样地 (Wilcoxon 秩和检验, $P < 0.001$)。

4 讨论

4.1 基于网孔分解袋的放牧和封育管理对植物枯落物碳、氮和磷元素释放的影响

基于不同网孔分解袋处理研究枯落物元素释放量与土壤动物的关系,可以有效明确中小型土壤动物在半干旱区生态系统中的生态作用^[24]。本研究中,土壤动物对枯落物养分元素最终残留率的影响较小(表 3),表明在半干旱地区土壤动物对枯落物中元素的最终释放量这一节点上的作用有限,这与湿润地区的释放效果不同^[25]。同时亦说明在荒漠草原生态系统中物种组成“单一”的土壤动物多样性对枯落物元素释放量的生态效应较弱^[26]。但是通过 5 次取样的枯落物元素释放率变化特征和土壤动物多样性分布的 Mantel 检验和 PCA 分析发现(图 3;图 4),枯落物碳、氮和磷元素释放与土壤动物分布存在显著相关。众多研究表明,土壤动物主要通过两个方面影响枯落物元素释放:1)腐食性土壤动物(如垂盾甲螨属等)可以取食枯落物直接促进元素的释放^[24,27];2)土壤动物还可以通过复杂的土壤微食物网间接连接土壤动物与枯落物分解,进而会影响枯落物元素释放过程^[28]。综合本研究结果表明,半干旱荒漠草原生态系统中土壤动物对枯落物元素释放的调

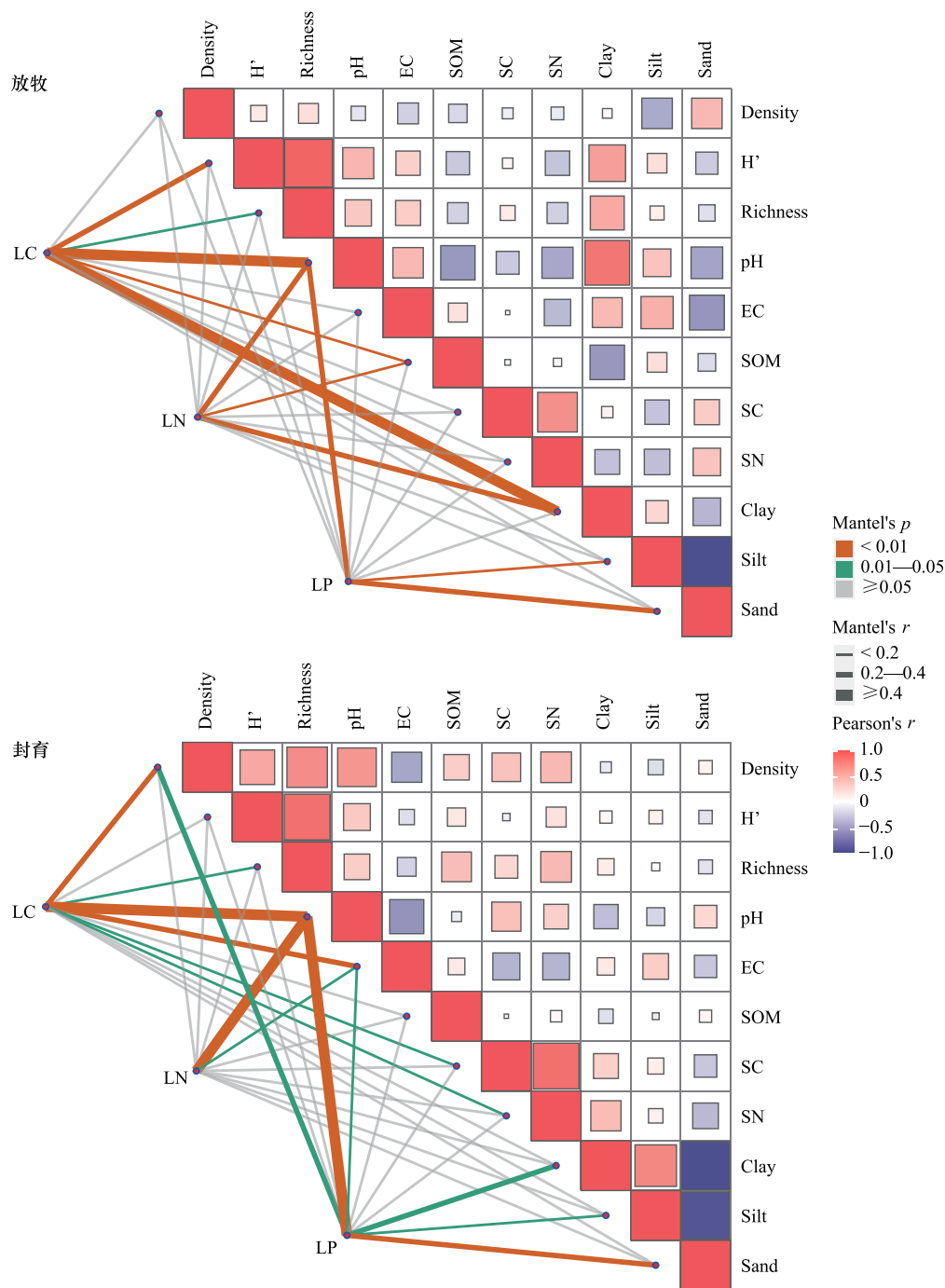


图3 放牧和封育下枯落物碳、氮和磷元素释放与环境因子的关系

Fig.3 The mantel test with the litter arthropods diversity and environment factors under enclosure and grazing management

Density 土壤动物密度 Density of litter arthropods; Richness: 土壤动物类群数 Richness of litter arthropods; H': Shannon-wiener 指数 Shannon-wiener index; SM: 土壤含水量 Soil moisture; pH: 土壤 pH Soil pH; EC: 土壤电导率 Soil electric conductivity; TC: 土壤全碳 Soil total carbon; TN: 土壤全氮 Soil total nitrogen; Clay: 土壤黏粒 Soil clay; Silt: 土壤粉粒 Soil silt; Sand: 土壤砂粒 Soil sand; LC: 枯落物全碳 Litter total carbon; LN: 枯落物全氮 Litter total nitrogen; LP: 枯落物全磷 Litter total phosphorus

控可能更多来自其间接作用的影响,即土壤环境潜在变化影响土壤微食物网结构而间接改变枯落物元素释放过程,但由于这一分解过程过于缓慢而整体上对枯落物养分元素最终残留率产生的影响较小。同时,本研究进一步表明研究枯落物的分解过程在整个时间尺度上应该是连续性的^[9]。

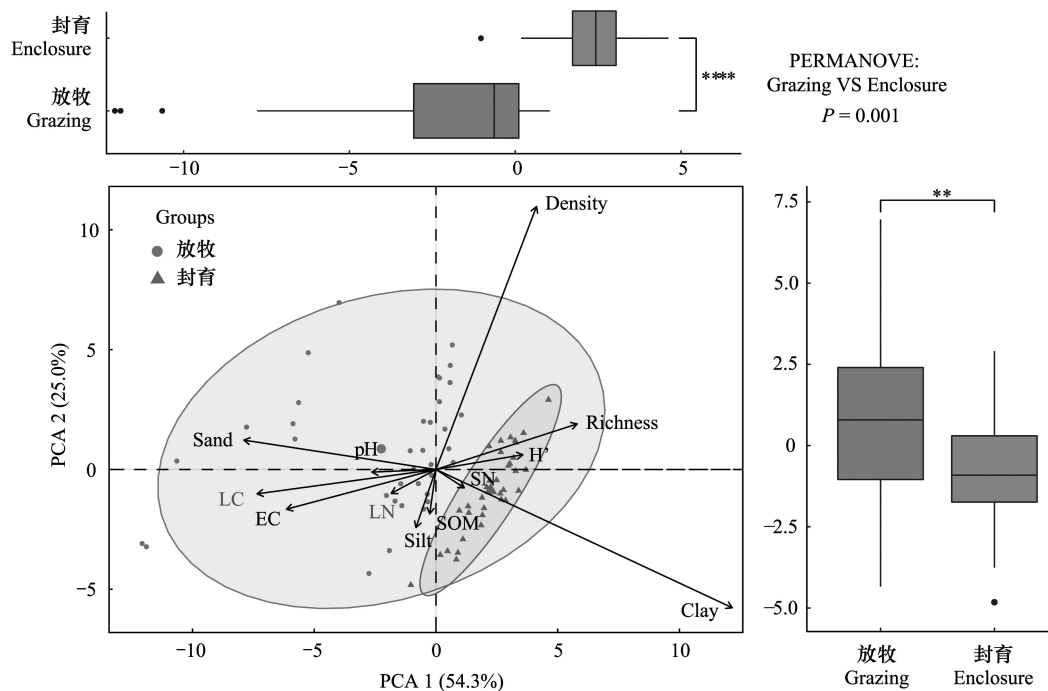


图 4 封育和放牧处理下枯落物养分释放与环境因子的主成分分析

Fig.4 Principal components analysis of litter nutrient release with environment factors under grazing and enclosure management

本研究发现,土壤动物所介导的枯落物元素释放过程受到封育和放牧的影响(表 3),且这种影响在放牧干扰下更加深刻。分析其主要原因在于放牧干扰会直接导致 pH 和土壤结构变化而显著降低土壤动物多样性(表 2;图 3),从而导致放牧显著减弱了枯落物分解与土壤动物间的直接联系^[29],削弱了枯落物的养分元素释放进程。本研究中放牧和封育管理对枯落物中碳元素释放的影响较小,但显著影响氮和磷元素释放(表 3)。碳元素的矿化为土壤生物活动提供能量来源,在一定程度上反映了枯落物分解过程中的生物活性^[30]。但碳元素作为 2 种试验物种的主要成分(表 1),容易受到非生物(如降水、光照等)和生物(土壤动物、微生物)等理化性质的共同影响(图 3)^[24,31],这可能削弱了放牧干扰所带来的直接影响。并且,30 目网孔中赖草枯落物氮元素残留率表现为放牧显著高于封育,分析原因在于放牧导致样地中土壤性质如含水量等变化而降低了 N 元素释放(图 3)。有研究表明,土壤水分降低会减缓枯落物的淋溶速率^[32];同时会显著威胁弹尾目等对土壤湿润度依赖较高的腐食性节肢动物生存^[33]。但 2 种网孔下的混合枯落物中氮元素残留率均表现为放牧显著低于封育样地,这表明放牧干扰以及土壤动物活动显著促进了混合枯落物氮元素释放(图 1)。一方面,食草动物的排泄活动会有效促进土壤和枯落物中微生物活性的增加^[16];另一方面,干扰所带来的土壤扰动和低肥力环境会促使更多的土壤微生物向稳定的枯落物环境中迁移,与混合枯落物中的多样化资源以及土壤动物群落构建复杂的微食物网,从而反过来抵抗放牧干扰所带来的不利影响^[34]。另外,放牧干扰会影响混合效应进而促进混合枯落物分解。混合枯落物分解过程中会发生种间相邻凋落物的养分传递,而高质(高 C/N;低木质素含量)高量(4:3 比例)的赖草凋落物在释放过程中会通过水膜渗透或者菌丝连接将养分传递给相邻性质较差的牛枝子凋落物,放牧所介导的分解者分布格局会间接加强凋落物环境中的养分转移效率^[21],从而有效促进混合枯落物中氮元素的释放。本研究中,2 种网孔处理下的赖草和牛枝子枯落物磷元素残留率均表现为放牧显著高于封育(图 1)。有研究显示,磷释放的直接影响更多是取决于微生物活性和土壤环境^[35]。而在本研究中,放牧显著降低了土壤肥力(表 2),不利于土壤生物的繁殖^[36],这也同样解释了磷元素受到土壤动物多样性的影响并不显著(图 3)。

通过分解袋法量化土壤动物的贡献率有助于深入了解植物枯落物养分释放过程的内在机理。本研究中,

土壤动物促进了枯落物碳元素养分释放(表5)。龙健等^[37]的研究发现土壤动物的破碎作用优先作用于枯落物中的淋溶性碳水化合物,这更加有利于淋溶和微生物的分解。但放牧样地中赖草枯落物的氮元素养分释放土壤动物贡献率为-6.72(表5),这表明土壤动物对半干旱区赖草枯落物的氮素分解以负效应占主导,此时枯落物分解可能主要受其它因素如微生物等的调控^[38]。有研究表明,放牧有利于活化土壤微生物,从而有助于枯落物中氮元素富集^[38]。同时,赖草枯落物中难分解物质较少,其养分分解更多的依赖于微生物作用,这会导致富集效果更显著^[39]。本研究中,放牧样地显著促进了赖草和混合物中磷元素释放,但在封育样地中表现为抑制作用(表5)。可能的原因在于放牧干扰显著降低了土壤动物类群和多样性分布(表3),反而会促进枯落物中微生物多样性的增加,有利于赖草和混合枯落物的磷元素释放^[40]。而牛枝子枯落物中土壤动物贡献率在放牧和封育样地中差异较小,原因在于土壤动物对难分解枯落物的促进作用更显著^[26]。

4.2 基于物种组成差异的放牧和封育管理对植物枯落物碳、氮和磷元素释放的影响

研究表明,不同种枯落物往往由于化学组成不同,以及土壤动物的取食习性,从而造成元素释放速率存在显著差异^[41]。本研究中,通过对枯落物碳、氮和磷元素相对残留率分析发现,不同种枯落物在有无中小型土壤动物参与下的元素释放速率存在显著差异,表明物种差异同样显著影响半干旱区优势枯落物的元素分解(图2,表6)。其中,仅微生物参与的枯落物碳元素残留率在放牧和封育样地中的差异不显著,3种枯落物的初始碳元素均无显著差异(表1),且与碳元素在枯落物中的主要存在形式相关^[34]。而中小型土壤动物参与的牛枝子枯落物中碳元素残留率显著高于赖草和混合枯落物,原因在于没有土壤动物的破碎作用,低质量枯落物的分解显著降低。在放牧和封育样地中,氮元素释放均表现为牛枝子显著高于赖草和混合枯落物(图2,表6),主要原因在于与赖草枯落物化学组成不同,牛枝子中的木质素、纤维素等难分解物质含量较高(表1),不利于土壤生物区系的分解^[42]。而混合枯落物中氮元素的释放与枯落物物种之间的元素转移有密切关系。氮含量差异较大的混合枯落物分解会造成高质量枯落物氮含量向低质量枯落物转移,这种氮元素的转移主要以氨基酸的形式通过真菌内生菌作用的^[24],从而会直接促进稳定环境下混合枯落物氮元素的分解。不同于封育管理,放牧干扰会导致土壤中氮含量显著减少(表2),而土壤肥力的显著降低可能会在释放初期促进混合枯落物的相邻效应,从而间接加强枯落物元素释放^[43],同时放牧样地中食草动物的活动有效活化了向枯落物而不是土壤中转移的微生物群,这进而促进了枯落物的混合效应^[44]。磷元素残留率在放牧样地表现为牛枝子显著高于混合物,赖草居中。原因在于磷同样作为限制性元素,能够为枯落物元素释放过程中的微生物提供大量的三磷酸腺苷,有利于微生物进行代谢活动^[45],这与氮元素释放过程相一致。不同的是,放牧样地中混合枯落物磷分解速率最快,表明相比于单一物种,资源的异质性变化不仅通过生物多样性间接缓解外来干扰所造成的影响^[34],且显著促进了混合枯落物的磷元素释放。综合分析表明,放牧和封育管理下,枯落物化学组成深刻影响养分元素的释放,而放牧干扰可以通过调控混合枯落物中的分解者格局影响相邻效应,间接改变枯落物间的元素传递进而促进释放。

本研究中,土壤动物多样性对单一枯落物的碳和氮元素的释放具有更强的促进作用(表5,图3),可能的原因在于枯落物中磷元素主要作为微生物生存代谢的重要来源,主要通过土壤动物的间接取食而存在相关联系,这与碳、磷元素释放效应不同^[42]。这一发现仍有待于进一步深入探索。但通过PCA分析进一步发现,土壤养分同样作为抑制或促进枯落物元素释放的重要调节因子,能够为土壤动物等分解者提供一个平衡的营养池,从而间接影响枯落物元素释放^[44]。但研究发现放牧和封育样地中枯落物碳、氮和磷元素释放的影响规律存在显著差异。有研究表明,放牧干扰对土壤微生境的破坏直接造成土壤动物多样性的显著变化,简化了土壤食物网,减弱了单一枯落物-土壤动物-土壤之间的联系^[46],这与本研究结果相吻合。两种生境同样促进了枯落物养分元素释放(图1;图2),但是放牧可能更多的来自于食草动物对枯落物分解的直接作用,如践踏效应以及排泄行为加速或缓解枯落物的元素释放,而封育样地相对有利和稳定的土壤环境则适合土壤动物定殖,进而通过土壤微食物网结构改变而影响枯落物的分解和元素释放过程^[47]。

5 结论

综合分析表明,枯落物物种特性是影响单一枯落物氮、磷元素分解的主要因素,中小型土壤动物通过影响元素释放过程显著驱动了难分解枯落物的分解。受枯落物物种特性和生物及非生物因素的共同作用,放牧通过混合非加性效应显著加速了混合枯落物中氮、磷元素的释放。封育管理创造相对稳定且适合土壤动物定殖的土壤环境,从而通过土壤微食物网促进枯落物的元素释放;而放牧干扰破坏了土壤环境,显著弱化土壤-土壤动物-枯落物之间的联系,不利于土壤生物生存,其主要通过践踏效应以及排泄行为促进枯落物碳、氮和磷元素释放。

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. Influence of grazing exclusion on soil macro-invertebrate 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 Monographs*, 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(1): 167-205.
- [8] Cárcamo H A, Prescott C E, Chanway C P, Abe T A. Do soil fauna increase rates of litter breakdown and nitrogen release in forests of British Columbia, Canada? *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, 31(7): 1195-1204.
- [9] Peng Y, Yang W Q, Yue K, Tan B, Wu F Z. Impacts of soil fauna on nitrogen and phosphorus release during litter decomposition were differently controlled by plant species and ecosystem type. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30(3): 921-930.
- [10] 王振海, 殷秀琴, 张成蒙. 土壤动物在长白山臭冷杉凋落物分解中的作用. *林业科学*, 2016, 52(7): 59-67.
- [11] Jiang Y F, Yin X Q, Wang F B. The influence of litter mixing on decomposition and soil fauna assemblages in a *Pinus koraiensis* mixed broad-leaved forest of the Changbai Mountains, China. *European Journal of Soil Biology*, 2013, 55: 28-39.
- [12] García-Palacios P, Maestre F T, Kattge J, Wall D H. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters*, 2013, 16(8): 1045-1053.
- [13] Yi S, Xiong Z H, 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.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] Austin A T, Vivanco L. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, 2006, 442(7102): 555-558.
- [17] 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.
- [18] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [19] 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. GB/T 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.
- [20] 尹文英. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998.
- [21] 李隆术, 李云瑞. 蜚蠊学. 重庆: 重庆出版社, 1988.
- [22] 常海涛, 刘佳楠, 赵娟, 张静, 罗雅曦, 刘任涛, 左小安. 乌拉特荒漠草原红砂(*Reaumuria soongorica*)灌丛林地地面节肢动物群落季节分

- 布特征. 生态学报, 2020, 40(9): 3121-3130.
- [23] Wardle D A, Bonner K I, Barker G M. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology*, 2002, 16(5): 585-595.
- [24] 李宜浓, 周晓梅, 张乃莉, 马克平. 陆地生态系统混合凋落物分解研究进展. 生态学报, 2016, 36(16): 4977-4987.
- [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] 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.
- [27] Van Straalen N M. Production and biomass turnover in two populations of forest floor collembola. *Netherlands Journal of Zoology*, 1989, 39(3): 156-168.
- [28] Wolkovich E M. Nonnative grass litter enhances grazing arthropod assemblages by increasing native shrub growth. *Ecology*, 2010, 91(3): 756-766.
- [29] Wang B, Wu L J, Chen D M, Wu Y, Hu S J, Li L H, Bai Y F. Grazing simplifies soil micro-food webs and decouples their relationships with ecosystem functions in grasslands. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 960-970.
- [30] Maisto G, De Marco A, Meola A, Sessa L, De Santo A V. Nutrient dynamics in litter mixtures of four Mediterranean maquis species decomposing in situ. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(3): 520-530.
- [31] 曾昭霞, 王克林, 曾馥平, 宋同清, 刘孝利, 宋希娟. 桂西北喀斯特区原生林与次生林凋落叶降解和养分释放. 生态学报, 2012, 32(9): 2720-2728.
- [32] Fan D D, Kong W D, Wang F, Yue L Y, Li X Z. Fencing decreases microbial diversity but increases abundance in grassland soils on the Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 2020, 31(17): 2577-2590.
- [33] Lindberg N, Bengtsson J. Recovery of forest soil fauna diversity and composition after repeated summer droughts. *Oikos*, 2006, 114(3): 494-506.
- [34] 张全军, 张广帅, 万松贤, 刘宇, 夏少霞, 李雅, 许策, 于秀波. 鄱阳湖植食越冬候鸟粪便对洲滩湿地藁草枯落物分解过程及碳、氮、磷释放的影响. 湖泊科学, 2019, 31(3): 814-824.
- [35] 武海涛, 吕宪国, 杨青, 姜明, 佟守正. 三江平原典型湿地枯落物早期分解过程及影响因素. 生态学报, 2007, 27(10): 4027-4035.
- [36] Stevens B M, Sonderegger D L, Johnson N C. Microbial community structure across grazing treatments and environmental gradients in the Serengeti. *Soil Ecology Letters*, 2020(6). DOI: 10.1007/s42832-021-0118-y.
- [37] 龙健, 张明江, 赵畅, 吴求生, 吴劲楠, 黄博聪, 张菊梅. 土壤动物对茂兰喀斯特森林凋落物分解过程中元素释放的作用. 生态学杂志, 2019, 38(9): 2671-2682.
- [38] Wang J Z, Wang D L, Li C Q, Seastedt T R, Liang C Z, Wang L, Sun W, Liang M W, Li Y. Feces nitrogen release induced by different large herbivores in a dry grassland. *Ecological Applications*, 2018, 28(1): 201-211.
- [39] 赵娟, 刘任涛, 刘佳楠, 常海涛, 张安宁, 陈蔚. 宁夏荒漠草原枯落物分解过程中植物营养元素变化特征. 生态环境学报, 2019, 28(3): 481-487.
- [40] 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.
- [41] 张林海, 曾从盛, 张文娟, 王天鹅, 仝川. 闽江河口湿地枯落物分解及主要影响因子. 应用生态学报, 2012, 23(9): 2404-2410.
- [42] 林成芳, 彭建勤, 洪慧滨, 杨智杰, 杨玉盛. 氮、磷养分有效性对森林凋落物分解的影响研究进展. 生态学报, 2017, 37(1): 54-62.
- [43] Liu P, Huang J H, Sun O J, Han X G. Litter decomposition and nutrient release as affected by soil nitrogen availability and litter quality in a semiarid grassland ecosystem. *Oecologia*, 2010, 162(3): 771-780.
- [44] Kooch Y, Moghimi N, Wirth S, Noghre N. Effects of grazing management on leaf litter decomposition and soil microbial activities in northern Iranian rangeland. *Geoderma*, 2020, 361: 114100.
- [45] 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(7): 1927-1935.
- [46] Wang B, Wu L J, Chen D M, Wu Y, Hu S J, Li L H, Bai Y F. Grazing simplifies soil micro-food webs and decouples their relationships with ecosystem functions in grasslands. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 960-970.
- [47] Semmartin M, Garibaldi L A, Chaneton E J. Grazing history effects on above- and below-ground litter decomposition and nutrient cycling in two co-occurring grasses. *Plant and Soil*, 2008, 303(1/2): 177-189.