

张亮, 韩静艳, 王道涵, 等. 草地生态系统土壤呼吸对放牧干扰的响应研究进展[J]. 生态科学, 2017, 36(2): 201–207.

ZHANG Liang, HAN Jingyan, WANG Daohan, et al. Review on responses of soil respiration to stock grazing in grassland ecosystems[J]. Ecological Science, 2017, 36(2): 201–207.

## 草地生态系统土壤呼吸对放牧干扰的响应研究进展

张亮<sup>1</sup>, 韩静艳<sup>1,2</sup>, 王道涵<sup>1</sup>, 王凯<sup>1</sup>, 蒙洋<sup>2</sup>, 邱月<sup>2</sup>, 张学耀<sup>2</sup>,

布仁巴雅尔<sup>3</sup>, 杜森云<sup>3</sup>, 张光明<sup>2</sup>, 闫彩凤<sup>2</sup>, 陈全胜<sup>2\*</sup>

1. 辽宁工程技术大学环境科学与工程学院, 辽宁 阜新 123000

2. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

3. 内蒙古自治区东乌珠穆沁旗生态局, 内蒙古 东乌珠穆沁旗 026300

**【摘要】**草地占地球陆地总表面积的40%,是陆地生态系统的主体类型之一。草地生态系统碳贮量大,土壤呼吸又是陆地生态系统将碳释放到大气的重要环节,这类生态系统土壤呼吸对全球碳循环的贡献不可忽视。研究草地生态系统环境变化和人类活动干扰对土壤呼吸的影响对于估算未来碳循环前景和气候变化具有重要意义。放牧是人类对草地生态系统最重要的利用和干扰方式,在全球变化背景下,近年来草地生态系统土壤呼吸对放牧干扰的响应成为碳循环研究中的一项重要内容。现有研究结果显示,土壤呼吸对放牧干扰的响应具有一定的不确定性,其原因同这一过程所涉及的复杂机制有关。这些机制包括:放牧改变了植物凋落物的产量和质量、植物同化产物的分配和根系生物量、微生物生物量和多样性、与呼吸有关的酶的活性、土壤养分状况、土壤温度和水分状况等。对于土壤呼吸及其组分而言,上述机制有的具有促进作用,有的具有抑制作用,且在不同时间和地点起主导作用的机制各不相同,从而在放牧干扰的作用下,土壤呼吸会呈现出升高、降低或无反应等多种结果。由于根据现有这些不一致的结果,无法精确估算人类的放牧干扰活动对全球碳循环的影响,因此,今后要从土壤呼吸各个组分的区分入手,量化解析放牧干扰对土壤呼吸影响的机制过程及构建机理模型等方面加强该领域的研究。

**关键词:** 草原; 土壤 CO<sub>2</sub> 排放; 畜牧业; 土壤微生物; 根系; 全球变化

doi:10.14108/j.cnki.1008-8873.2017.02.029 中图分类号: Q148 文献标识码: A 文章编号: 1008-8873(2017)02-201-07

## Review on responses of soil respiration to stock grazing in grassland ecosystems

ZHANG Liang<sup>1</sup>, HAN Jingyan<sup>1,2</sup>, WANG Daohan<sup>1</sup>, WANG Kai<sup>1</sup>, MENG Yang<sup>2</sup>, QIU Yue<sup>2</sup>, ZHANG Xueyao<sup>2</sup>, BU Renbayaer<sup>3</sup>, DU Senyun<sup>3</sup>, ZHANG Guangming<sup>2</sup>, YAN Caifeng<sup>2</sup>, CHEN Quansheng<sup>2\*</sup>

1. College of Environmental Sciences and Engineering, Liaoning Technical University, Fuxin 123000, Liaoning, China

2. State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

3. Ecology Bureau of East Ujimqin, Inner Mongolia, East Ujimqin 026300, China

**Abstract:** Grassland, which occupied 40% of the terrestrial surface, is one of the most important terrestrial ecosystems on earth. Contributions of soil respiration in grassland ecosystems to global carbon cycle could not be neglected. Carbon storage in

收稿日期: 2016-09-03; 修订日期: 2017-01-02

基金项目: 国家自然科学基金项目(41373080, 30870421); 森林与土壤生态国家重点实验室开放基金课题(LFSE2013-03); 国家研究基础发展计划(2015CB150802)

作者简介: 张亮(1990—), 男, 吉林人, 硕士研究生, 主要从事水土保持与荒漠化研究, E-mail: zhangliang\_2020@126.com

\*通信作者: 陈全胜, 湖北浠水人, 男, 博士, 副研究员, 主要从事全球变化研究, E-mail: cqs@ibacs.ac.cn

grassland ecosystems is huge, and its soil respiration is an important part of carbon cycle. Researches on responses of soil respiration to environmental change and human disturbance in grassland ecosystems play an essential role in estimation of global carbon budget and predication of climatic change. As stock grazing is one of the most important disturbances in grassland ecosystems, its effects on soil respiration are one of the main contents of researches on carbon cycles. Previous studies showed that responses of soil respiration to grazing disturbance were not consistent. This inconsistent results from many complicated mechanisms, which involved a lot of biological and environmental factors, including productivity and quality of litter, allocation of assimilative masses, root biomass, microbe biomass and biodiversity, enzyme related to respiration, nutrient condition, soil temperature and moisture, and so on, are closely related to grazing intensity. Some of these changes might accelerate soil respiration while some might inhibit soil respiration. For the leading mechanisms may change with time and place, different results of increase, decrease, and lost response of soil respiration to grazing presented in similar studies. Because of those inconsistent results, researchers could not estimate the effects of grazing disturbance on global carbon cycle. Henceforth, studies on contributions from various ways of effects of grazing on soil respiration and its components, and mechanism model construction should be put in force with more concerning on the complicated processes and different components of soil respiration.

**Key words:** grassland; soil CO<sub>2</sub> efflux; stock raising; soil microbe; root; global change

## 1 前言

全球草地面积高达  $3.142 \times 10^{12} \text{ hm}^2$ , 占地球陆地总表面积的 40%<sup>[1]</sup>, 是陆地生态系统主体类型之一。草地的碳贮量是全球总碳贮量的 10% 左右<sup>[2]</sup>, 因此, 草地生态系统碳的输入与输出的变化将会对全球碳平衡及气候产生重要影响。由于多分布于干旱、低温或盐碱等环境比较恶劣的地区, 所以草地生态系统一般比较脆弱, 对人类活动的干扰极为敏感<sup>[3]</sup>。放牧是人类对草地生态系统最主要的利用和干扰方式。虽然关于放牧干扰对草地生态系统的碳平衡和碳贮量影响方面的研究不少, 但无法得出人类的放牧干扰活动与草地碳平衡之间是否存在有某种确定性关系<sup>[4-6]</sup>。其中重要的原因在于, 人们对放牧活动所引起的土壤碳贮量和碳平衡变化过程中各个环节了解不够, 以致还无法对放牧活动导致草地生态系统碳贮量的变化及其后果进行准确估算和预测。因此, 加强放牧干扰情况下碳循环各个环节的研究尤为必要。

土壤呼吸是陆地生态系统碳循环的一个重要组成部分<sup>[7]</sup>, 其通量高达  $(68-77) \times 10^{15} \text{ gC yr}^{-1}$ <sup>[8]</sup>, 远高于陆地生态系统净第一性生产力(NPP)。同时, 土壤呼吸还是生态系统健康的重要标志之一, 它主要由植物根系呼吸和土壤微生物呼吸组成, 表征着地下生物活动的状况, 极易受到环境变化和人类活动的影响。人类活动和环境变化导致土壤呼吸产生的任何变化都有可能通过大气 CO<sub>2</sub> 的温室效应致使全球气候发生重大变化。研究土壤呼吸与人类活动及环境变化的关系, 对于揭示碳循环的变化规律和预

测未来气候变化有着极为重要的科学意义。自全球变化研究的热潮兴起之后, 土壤呼吸与温度、水分、氮素有效性及土地利用变化等因素之间的关系一直为人们所重视。鉴于草地生态系统拥有巨大的土壤碳贮量且对环境变化和人类活动干扰高度敏感, 研究草地生态系统土壤呼吸对人类放牧活动的响应状况及其机制, 能为估算草地生态系统在人类干扰情况下对全球气候变化的贡献以及草地生态系统适应性管理提供基础数据和理论依据。

## 2 放牧对草地生态系统土壤呼吸影响的复杂性

放牧对草地生态系统土壤呼吸的影响极其复杂<sup>[9]</sup>。根据现有的研究, 在人类放牧活动干扰的影响下, 草地生态系统的土壤呼吸并没有呈现出一致性的反应规律。不同的研究者在不同的时间和不同的地点得出了放牧干扰活动使得土壤呼吸升高、降低或无明显变化等结果<sup>[10,11]</sup>。现将这些结果分类陈述如下:

### 2.1 促进土壤呼吸

部分研究结果表明, 放牧干扰会促使草地生态系统土壤呼吸升高。例如, Frank 等<sup>[12]</sup>在北美混合草草原的研究结果中, 生长季放牧草地的平均土壤碳排放量为  $4.3 \text{ g CO}_2\text{-C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ , 而非放牧草地的平均土壤碳排放量为  $3.5 \text{ g CO}_2\text{-C m}^{-2}\text{d}^{-1}$ , 说明放牧草地的土壤呼吸要明显高于非放牧草地的土壤呼吸。Frank 等<sup>[13]</sup>在美国北部大平原的另一项研究和 Chen 等<sup>[14]</sup>在青藏高原草甸草原的研究同样显示, 放牧地点的土壤呼吸要高于无放牧地点的土壤呼吸。

## 2.2 抑制土壤呼吸

更多的研究结果表明, 放牧对草地生态系统的土壤呼吸具有明显的抑制作用。Knapp 等<sup>[13]</sup>通过对美国 Kanza 高草草原放牧及附近无牧区域比较发现, 放牧使得土壤呼吸通量降低了 30%。也是在美国 Kanza 高草草原, Johnson 和 Matchett<sup>[15]</sup>的研究结果表明, 与围封对照样地相比较, 放牧使土壤呼吸通量降低了将近 50%。这与李文等<sup>[16]</sup>和谢勇等<sup>[17]</sup>对青藏高原草甸草原上研究的结果相类似。Bahn 等<sup>[18]</sup>通过欧洲草甸的放牧实验得出了放牧会降低土壤呼吸的结果。贾丙瑞等<sup>[19]</sup>在内蒙古锡林郭勒盟羊草草原为期 2 年的研究结果也与此一致。Cao 等<sup>[20]</sup>对青藏高原亚高山草甸的两个观测点的研究得出的结果是, 轻牧处理草地的土壤呼吸大约是重牧处理草地土壤呼吸的两倍。陈海军等<sup>[21]</sup>在呼伦贝尔草甸草原通过样线调查的方法发现, 土壤呼吸会受到放牧强度一定程度的影响, 放牧地段的土壤呼吸速率要略低于无牧地段。邓钰等<sup>[22]</sup>在呼伦贝尔草甸草原, 通过设立 6 个不同放牧梯度的方法观察到, 土壤呼吸随着放牧强度的增加而呈现出总体降低趋势。Wang 等<sup>[23]</sup>对短花针茅草原、王明君等<sup>[24]</sup>对草甸草原、Hou 等<sup>[25]</sup>对荒漠草原、朱慧森等<sup>[26]</sup>对低地草甸、胡新振等<sup>[27]</sup>对高寒草原土壤呼吸的研究也得出了类似的结果。

## 2.3 对土壤呼吸无显著影响

同时, 还有研究结果表明, 放牧干扰对土壤呼吸几乎没有影响。Lecain 等<sup>[28]</sup>在美国混合草草原得到了放牧强度对土壤呼吸没有显著影响的结果。LeCain 等<sup>[1]</sup>在美国矮草草原的研究结果同样显示, 放牧强度对土壤呼吸没有产生明显的影响。Lin 等<sup>[29]</sup>在青藏高原开展了三年的放牧和加温实验研究, 结果表明放牧对土壤呼吸的影响不显著。徐海红等<sup>[30]</sup>对内蒙古苏尼特右旗荒漠草原短花针茅群落的研究结果也表明, 纵观整个生长季, 自由放牧与划区轮牧对土壤呼吸的影响均不大。Fu 等<sup>[31]</sup>对青藏高原三个地点设置的放牧和不放牧对比研究发现, 放牧对土壤呼吸也没有产生显著影响。

以上说明, 土壤呼吸对人类放牧干扰活动的响应具有不确定性。这种不确定性还表现在, 即使在同一项研究中, 其结果还可能与季节有关或因植物的生长时期的不同而有差异。例如, 徐海红等<sup>[30]</sup>的研究虽然得出了自由放牧与划区轮牧对土壤呼吸几乎

没有显著影响的结论, 但在他们的研究中, 不同季节的放牧对土壤呼吸的影响却不尽相同。生长季初期, 土壤呼吸几乎不受放牧的影响, 但在干旱的 7 月份和 8 月份, 自由放牧显著降低了土壤呼吸, 9 月份后, 自由放牧和划区轮牧区域的土壤呼吸却显著低于围封对照区域。还有的研究结果因植被类型不同或地点不同而不同。例如, 杨阳等<sup>[32]</sup>通过以居民点或饮水点为中心的样线调查法发现, 在荒漠草原轻度和中度放牧能促使土壤呼吸速率增加, 但在典型草原和草甸草原, 各种放牧梯度对土壤呼吸速率几乎没有太大的影响。

## 3 放牧对土壤呼吸的影响机制

放牧干扰情况下草地生态系统土壤呼吸为什么会呈现出如此复杂的变化? 不同的研究者将他们得到的结果归因于不同的机制, 这些机制涉及放牧干扰对植物的生物量及其分配、凋落物产量和质量、植物根系性状、微生物多样性和生物量、土壤酶活性以及土壤理化性质等的调控来对土壤呼吸及其组产生或促进或抑制的作用。下面是对这些不同影响机制的分述:

### 3.1 凋落物的产量和质量

在放牧(特别是过度放牧)条件下, 由于牲畜的啃食, 植物地上的生物量一部分被移除, 同时由于光合速率降低, 现存生物量因之减少, 以致凋落物的产量下降。在加拿大 Alberta 的放牧实验研究中, Mapfumo 等<sup>[33]</sup>发现, 放牧对牧草的移除作用导致了草地地表凋落物量显著降低。许多研究者在世界上其他地方都得到了类似的结果<sup>[24]</sup>。凋落物是土壤有机质的重要来源。按照 Vanveen 和 Paul 的研究结果, 草地每年有 50%的凋落物要进入土壤<sup>[34]</sup>。凋落物中 80%以上为易分解物质<sup>[35-36]</sup>。土壤有机质, 特别是其中易分解物质是土壤微生物呼吸的主要底物。放牧导致凋落物量降低, 也就意味着土壤微生物呼吸底物来源的减少, 这是放牧促使土壤呼吸降低的重要机制之一。

微生物对植物凋落物的分解速度依赖于 C:N 比和木质素含量, 凋落物的质量一般用 C:N 比和木质素含量来表示。放牧除了会通过凋落物量来对土壤呼吸产生影响之外, 还会通过对凋落物质量的调控来影响土壤呼吸。一般情况下, 放牧比较有利于能够快速生长的植物物种, 这些物种多将同化产物用

于快速生长,而不是用于产生木质素和酚类等防御性物质,因而这些物种在高强度放牧的草地中很容易取得优势地位,其产生的凋落物因具有较低 C:N 比和较低木质素含量而易于被微生物分解;而低强度放牧草地的情况正好相反<sup>[37]</sup>。在放牧的影响下,草地凋落物 C:N 比降低<sup>[28]</sup>,不仅使得凋落物分解速度加快,并且使得土壤所获得的新有机质 C:N 比有所降低,进而导致微生物对土壤有机质分解速度提高。对于放牧干扰条件下的土壤呼吸而言,这是与凋落物量影响相反的一个效应。

### 3.2 植物生物量分配及根系生物量、根分泌物

植物的光合同化产物分配对根系呼吸起着重要作用。放牧使得分配于根系的光合同化产物减少,进而导致根系生物量降低<sup>[15,38]</sup>,这是放牧条件下土壤呼吸速率降低的另一个重要机制。一方面,牲畜的啃食去叶直接降低了植被冠层的光合作用<sup>[38]</sup>,使得同化产物减少。另一方面,在放牧干扰情况下,一些植物物种会通过迅速生出光合器官来适应牲畜的啃食去叶<sup>[39-41]</sup>,因此需要较大比例占用本来就不多的光合同化产物。这样,植物根系生长就从氮限制转而成为碳限制,植物在碳氮比降低的同时,根系生物量也出现下降趋势<sup>[15,38]</sup>。研究者在不同的地方通过各种方法也证实,放牧会显著降低根系生物量<sup>[20,37,42]</sup>。根系呼吸是土壤呼吸的重要部分,它由维持呼吸、生长呼吸和离子交换呼吸所组成。根系呼吸在土壤呼吸中占有较大比例,通常为 40~50%<sup>[43]</sup>。放牧情况下根系生物量的减少往往意味着根系呼吸的降低。因此,一些研究者将他们在研究中所发现的放牧情况下土壤呼吸通量降低的现象,部分或主要地归因于放牧所致根系生物量的降低<sup>[15,20]</sup>。

同时,放牧情况下植物向根系分配的光合产物减少还会导致根际分泌物减少<sup>[38,44]</sup>。根际分泌物是根际微生物呼吸底物的主要组成部分,因此,根际分泌物减少势必引起根际微生物活动减少,进而导致根际微生物呼吸速率降低。另外,在根系生物量降低和根际沉积减少的同时,由于分配于根系的光合产物减少,部分根系因得不到足够的碳水化合物而出现死亡现象。根系死亡会导致根系呼吸减少,但会给土壤微生物提供碳源作为呼吸作用的底物,进而促进土壤微生物呼吸<sup>[38]</sup>。

### 3.3 粪便归还

放牧条件下,动物粪便的归还也是影响土壤呼

吸的重要原因<sup>[20]</sup>。先前的研究表明,动物向草地土壤归还的粪便带有大量的活性有机质和 N<sup>[45]</sup>,这会使微生物呼吸作用的底物来源更加丰富,进而激发微生物的活性和增加养分的循环速度<sup>[31,46-47]</sup>。Jiang<sup>[48]</sup>等在内蒙古荒漠草原的研究结果表明,草地上牲畜粪斑块和尿斑块上的土壤 CO<sub>2</sub> 排放速率均显著高于对照。牲畜粪便导致土壤微生物呼吸增加,这一效应与放牧所引起的凋落物减少和根系生物量及根系分泌物降低导致土壤呼吸降低的作用相反。

### 3.4 微生物生物量和多样性

研究表明,放牧通常会导致土壤微生物生物量降低。例如, Fu 等<sup>[49]</sup>在青藏高原三个实验地点通过围封和不围封对比研究发现,放牧降低了土壤微生物 C 和土壤微生物 N。Li 等<sup>[9]</sup>在黄土高原也发现,对于 0—20 cm 的微生物生物量,放牧点要显著低于围封点。放牧导致土壤微生物量减少的主要原因在于,放牧致使凋落物数量和根系分泌物减少了,土壤微生物生长所需的各项资源也因之减少,从而造成了土壤微生物生物量的降低,这势必使得土壤微生物呼吸减少。Cao 等<sup>[20]</sup>认为这是他们在青藏高原亚高山草甸重牧处理比轻牧处理土壤呼吸低的重要原因之一。

除此之外,放牧还会通过凋落物的质量来影响土壤微生物多样性<sup>[37]</sup>。在较高放牧强度下,如前所述,植物凋落物往往具有较低的 C:N 比和较低的木质素含量,因而有利于细菌的生长;而在较低放牧强度下,植物凋落物不仅 C:N 比较高,木质素含量也较高,因此有利于真菌的生长。在放牧活动的影响下,如果土壤供应的底物数量和质量的变化滞后于土壤微生物多样性的变化,土壤微生物的呼吸也会相应减少。

### 3.5 与土壤呼吸有关的酶

土壤酶参与着土壤有机质分解和养分循环<sup>[50]</sup>,在土壤的生物化学过程中起着重要作用<sup>[45]</sup>。尽管土壤酶产生于微生物、植物和动物体内,但部分酶可以脱离活的细胞,被土壤吸附并固定在粘粒或腐殖质胶体中<sup>[45]</sup>。其中,脱氢酶、 $\beta$ -半乳糖苷酶、淀粉酶、几丁质酶、纤维素酶等都是参与土壤有机物质分解的酶。一些研究表明,长时间的放牧活动会降低其中一些酶的活性。例如, Prieto 等<sup>[45]</sup>曾报道,在放牧干扰的影响下,由于植被覆盖度和土壤有机质的减

少,  $\beta$ -半乳糖苷酶活性也随之显著降低, 表明放牧活动致使这些酶活性的降低会直接抑制土壤的微生物呼吸, 进而降低土壤有机质的周转速率。

### 3.6 土壤物理性质

放牧引起的温度升降也是影响放牧点土壤呼吸变化的重要原因<sup>[9]</sup>。在放牧活动的影响下, 一方面牲畜采食的去叶作用降低了植被冠层的覆盖度<sup>[38]</sup>, 另一方面凋落物的减少也使得凋落物对地面的覆盖降低。由于以上两个原因, 地面得到的太阳辐射增加, 土壤温度因之上升。温度是土壤呼吸最重要的驱动因子, 绝大多数研究表明, 土壤呼吸会随着温度的升高而上升<sup>[51]</sup>。因此, 在放牧活动的影响下, 植被冠层和凋落物减少导致草地表层土壤温度升高, 可能是促使土壤呼吸增加的一个重要机制。

放牧影响土壤呼吸的途径还有一个就是通过对土壤水分的调节。土壤的水分含量取决于其水分的收支平衡过程。放牧既有降低土壤水分含量的过程, 也有增加土壤水分含量的过程。凋落物在草地土壤水分收支平衡中非常重要。由于凋落物能起到缓冲降水的冲击、阻滞地表径流等作用, 从而能增加土壤的水分含量。放牧减少了地表凋落物, 这也就意味着进入草地生态系统土壤水分减少了, 土壤会因此变干<sup>[33]</sup>。同时由于冠层和凋落物覆盖度降低, 地面温度升高, 地面的蒸发作用加强, 这会导致土壤水分的丧失<sup>[38]</sup>。Li 等<sup>[9]</sup>将他们研究中放牧区域早春和晚秋土壤水分含量的降低归因于此。土壤呼吸对土壤水分含量变化的反应非常复杂<sup>[52]</sup>。如果土壤水分含量过高, 超过了饱和持水量, 土壤呼吸会随着土壤水分的增加而下降; 当土壤水分低于萎蔫系数时, 土壤呼吸会随着土壤水分的增加而上升。鉴于世界范围内放牧生态系统多数是受水分限制的, 故土壤变干也是许多已有报道中放牧促使草地生态系统土壤呼吸降低的一个重要机制。

但是, 放牧致使叶面积减少, 植物的蒸腾作用减弱, 这会在一定程度上减缓放牧地点土壤水分的损失。Li 等<sup>[9]</sup>的研究中, 夏季放牧地土壤水分含量比围封地高, 他们认为可能是由此引起的。Bremer 等<sup>[38]</sup>的研究中, 放牧并没有引起水分明显的变化, 可能的原因是引起土壤水分降低和增加的两个作用相互抵消了。

放牧干扰下土壤其他物理性质的改变也是影响

草地土壤呼吸的重要原因。一些研究表明, 牲畜的践踏作用使得土壤表层容重增加<sup>[9,45,24]</sup>。容重反应了土壤的结构状况。放牧干扰下土壤容重的增加意味着土壤空隙度的降低, 这会直接对  $O_2$  和  $CO_2$  等气体的扩散产生限制。 $O_2$  是植物根系和微生物进行有氧呼吸的必要条件, 而  $CO_2$  则是植物根系和微生物呼吸的产物。因此, 放牧干扰致使土壤容重增加, 土壤空隙度降低, 也会起到抑制土壤呼吸的作用。

总之, 放牧干扰下的土壤呼吸是多种机制综合作用的结果。而在不同的时间和地点, 这些机制对土壤呼吸的贡献大小可能并不一致, 进而导致土壤呼吸对放牧干扰反应的不确定性。

## 4 问题与前景展望

综上所述, 草地生态系统的土壤呼吸在全球碳循环和碳平衡中占有重要地位, 它与环境因子及人类活动干扰之间的关系对大气  $CO_2$  浓度变化有着潜在的影响, 因此在全球变化背景下, 研究草地生态系统土壤呼吸与其组分对放牧干扰的反应及其机制有助于人们对未来气候变化的理解。然而从过去的研究来看, 由于技术与数据分析手段的局限, 导致不少相关研究还存在着如下的问题和不足:

(1)没有严格区分根系呼吸与土壤微生物呼吸各自对放牧干扰的反应。植物根系呼吸与土壤微生物呼吸的底物来源各不相同。根系呼吸的底物来自植物光合作用产物向根系分配的部分, 而土壤微生物呼吸的底物则来源于土壤有机质, 当进行呼吸的时候, 它们各自对环境因子和干扰的反应也可能并不相同。Boone 等<sup>[53]</sup>通过添加根系的方法已经证明, 根系呼吸的温度敏感性要高于土壤微生物呼吸的温度敏感性。虽然可以采用趋势法、根系去除法、同位素标记法等方法区分根系呼吸与土壤微生物呼吸各自对土壤总呼吸的贡献<sup>[43]</sup>, 但现有的关于土壤呼吸对放牧干扰反应的研究中将二者区分开来的报道极少。

(2)相关机制过程的定量化研究不够。从以上分析来看, 放牧活动对土壤呼吸的影响具有很大的不确定性, 其根源在于影响机制的复杂性。这些机制包括, 放牧通过对植物根系生物量、微生物生物量及其多样性、土壤呼吸底物的来源、环境因子等的调控来来影响土壤呼吸。一方面, 这些机制有的对土壤呼吸及其组分具有促进作用, 有的具有抑制作

用,在不同的时间和地点起主导作用的机制各不相同;另一方面,这些机制之间还存在着极其复杂的相互作用。过去的研究多数也只是关心放牧活动引起土壤呼吸变化的结果,对上述机制也多是在讨论中涉及,极少有专门的研究将这些机制解析开来,并将它们对土壤呼吸各组分的绝对与相对贡献进行定量化分析。

因为存在上述两个问题,根据现有的研究结果很难对全球范围内放牧活动对草地生态系统土壤碳排放的影响进行准确估算和预测。为了解决这些问题,今后的研究有必要从土壤呼吸各个组分入手,更加准确地区分土壤呼吸各组分,将放牧条件下各因素对土壤呼吸各组分的绝对和相对贡献数量化,并分析引起这些贡献变化的条件和原因,在此基础上,才有可能建立一个统一的可以用于预测的放牧干扰对土壤呼吸影响的机制模型。由于  $^{13}\text{C}$  同位素标记法可以在原位不对土壤产生任何扰动的前提下对土壤呼吸两个组分进行区分,而结构方程模型可以用于定量解析各个机制。在全球变化背景下,采用这两个方法研究放牧强度对草原生态系统土壤呼吸的影响及其机制,将为预测人类活动对草原生态系统碳循环和全球气候的影响提供一个可靠依据。

## 参考文献

- LECAIN D R, MORGAN J A, SCHUMAN G E, et al. Carbon exchange and species composition of grazed pastures and exclosures in the shortgrass steppe of Colorado[J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2002, 93(1-3): 421-435.
- PARTON W J, SCURLOCK J M O, OJIMA D S, et al. Impact of climate-change on grassland production and soil carbon worldwide[J]. *Global Change Biology*, 1995, 1(1): 13-22.
- 钟清, 齐玉春, 董云社, 等. 草地生态系统氮循环关键过程对全球变化及人类活动的响应与机制[J]. *草业学报*, 2014, 23(6): 279-292.
- DERNER J D, BRISKE D D, BOUTTON T W. Does grazing mediate soil carbon and nitrogen accumulation beneath  $\text{C}_4$  perennial grasses along an environmental gradient[J]? *Plant and Soil*, 1997, 191(2): 147-156.
- MILCHUNAS D G, LAUENROTH W K. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments[J]. *Ecological Monographs*, 1993, 63(4): 327-366.
- REEDER J D, SCHUMAN G E. Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands[J]. *Environmental Pollution*, 2002, 116(3): 457-463.
- RAICH J W, SCHLESINGER W H. The global carbon-dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate[J]. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology*, 1992, 44(2): 81-99.
- SCHLESINGER W H, ANDREWS J A. Soil respiration and the global carbon cycle[J]. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 7-20.
- LI X D, ZHANG C P, FU H, et al. Grazing exclusion alters soil microbial respiration, root respiration and the soil carbon balance in grasslands of the Loess Plateau, northern China[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2013, 59(6): 877-887.
- CHEN J B, CHEN X J, WAN X L, et al. Stocking rate and grazing season modify soil respiration on the Loess Plateau, China[J]. *Rangeland Ecology & Management*, 2015, 68(1): 48-53.
- SARI STARK M K M, LARS GANZERT, MARJA TIROLA, et al. Grazing intensity in subarctic tundra affects the temperature adaptation of soil microbial communities[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 84: 147-157.
- FRANK A B, LIEBIG M A, HANSON J D. Soil carbon dioxide fluxes in northern semiarid grasslands[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, 34(9): 1235-1241.
- KNAPP A K, CONARD S L, BLAIR J M. Determinants of soil  $\text{CO}_2$  flux from a sub-humid grassland: Effect of fire and fire history[J]. *Ecological Applications*, 1998, 8(3): 760-770.
- CHEN J, ZHOU X, WANG J, et al. Grazing exclusion reduced soil respiration but increased its temperature sensitivity in a meadow grassland on the tibetan plateau[J]. *Ecology & Evolution*, 2016, 6(3): 1-13.
- JOHNSON L C, MATCHETT J R. Fire and grazing regulate belowground processes in tallgrass prairie[J]. *Ecology*, 2001, 82(12): 3377-3389.
- 李文, 曹文侠, 刘皓栋, 等. 不同放牧管理模式对高寒草甸草原土壤呼吸特征的影响[J]. *草业学报*, 2015, 24(10): 22-32.
- 谢勇, 初晓辉, 陈功, 等. 管理模式对青藏高原南缘亚高山草甸土壤呼吸的影响[J]. *云南农业大学学报 (自然科学)*, 2016, 36(5): 823-829.
- BAHN M, RODEGHIRO M, ANDERSON-DUNN M, et al. Soil respiration in European grasslands in relation to climate and assimilate supply[J]. *Ecosystems*, 2008, 11(8): 1352-1367.
- 贾丙瑞, 周广胜, 王风玉, 等. 放牧与围栏羊草草原土壤呼吸作用及其影响因子[J]. *环境科学*, 2005, 26(6): 1-7.
- CAO G M, TANG Y H, MO W H, et al. Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan Plateau[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36(2): 237-243.
- 陈海军, 王明玖, 韩国栋, 等. 不同强度放牧对贝加尔针茅草原土壤微生物和土壤呼吸的影响[J]. *干旱区资源与环境*, 2008, 22(4): 165-169.
- 邓钰, 柳小妮, 闫瑞瑞, 等. 呼伦贝尔草甸草原土壤呼吸

- 及其影响因子对不同放牧强度的响应[J]. 草业学报, 2013, 22(2): 22–29.
- [23] WANG Zhongwu, JIAO Shuying, HAN Guodong, et al. Soil respiration response to different stocking rates on *Stipa breviflora* Griseb desert steppe[J]. Journal of Inner Mongolia University, 2009, 40(2): 186–193.
- [24] 王明君, 赵萌莉, 崔国文, 等. 放牧对草甸草原植被和土壤的影响[J]. 草地学报, 2010, 18(6): 758–762.
- [25] HOU X, WANG Z, MICHAEL S P, et al. The response of grassland productivity, soil carbon content and soil respiration rates to different grazing regimes in a desert steppe in northern China[J]. The Rangeland Journal, 2014, 36(6): 573–582.
- [26] 朱慧森, 李刚, 董宽虎, 等. 放牧对赖草草地土壤呼吸日、季动态的影响[J]. 植物学报, 2015, 50(5): 605–613.
- [27] 胡新振, 陈建纲, 袁子茹, 等. 桑科草原不同草地利用方式土壤呼吸的动态研究[J]. 草原与草坪, 2016, 36(1): 89–96.
- [28] LECAIN D R, MORGAN J A, SCHUMAN G E, et al. Carbon exchange rates in grazed and ungrazed pastures of Wyoming[J]. Journal of Range Management, 2000, 53(2): 199–206.
- [29] LIN X W, ZHANG Z H, WANG S P, et al. Response of ecosystem respiration to warming and grazing during the growing seasons in the alpine meadow on the Tibetan Plateau[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2011, 151(7): 792–802.
- [30] 徐海红, 侯向阳, 那日苏. 不同放牧制度下短花针茅荒漠草原土壤呼吸动态研究[J]. 草业学报, 2011, 20(2): 219–226.
- [31] FU G, ZHANG X, YU C, et al. Response of soil respiration to grazing in an alpine meadow at three elevations in Tibet[J]. The Scientific World Journal, 2014, 20: 265142.
- [32] 杨阳, 韩国栋, 李元恒, 等. 内蒙古不同草原类型土壤呼吸对放牧强度及水热因子的响应[J]. 草业学报, 2012, 21(6): 8–14.
- [33] MAPFUMO E, NAETH M A, BARON V S, et al. Grazing impacts on litter and roots: Perennial versus annual grasses[J]. Journal of Range Management, 2002, 55(1): 16–22.
- [34] VANVEEN J A, PAUL E A. Organic-carbon dynamics in grassland soils. 1. Background information and computer-simulation[J]. Canadian Journal of Soil Science, 1981, 61(2): 185–201.
- [35] JENKINSON D S. Studies on the decomposition of plant material in soil. The effects of plant cover and soil type on the loss of carbon from  $^{14}\text{C}$  labeled ryegrass decomposing under field conditions[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 1966, 28: 424–434.
- [36] PARTON W J, RASMUSSEN P E. Long-term effects of crop management in wheat-fallow. 2. Century model simulations[J]. Soil Science Society of America Journal, 1994, 58(2): 530–536.
- [37] KLUMPP K, FONTAINE S, ATTARD E, et al. Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. Journal of Ecology, 2009, 97(5): 876–885.
- [38] BREMER D J, HAM J M, OWENSBY C E, et al. Responses of soil respiration to clipping and grazing in a tallgrass prairie[J]. Journal of Environmental Quality, 1998, 27(6): 1539–1548.
- [39] BRISKE D D, BOUTTON T W, WANG Z. Contribution of flexible allocation priorities to herbivory tolerance in  $\text{C}_4$  perennial grasses: An evaluation with  $^{13}\text{C}$  labeling[J]. Oecologia, 1996, 105(2): 151–159.
- [40] COUGHENOUR M B. Graminoid responses to grazing by large herbivores - Adaptations, Exaptations, and Interacting processes[J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1985, 72(4): 852–863.
- [41] MCNAUGHTON S J. Compensatory plant-growth as a response to herbivory[J]. Oikos, 1983, 40(3): 329–336.
- [42] GAO Y Z, GIESE M, LIN S, et al. Belowground net primary productivity and biomass allocation of a grassland in Inner Mongolia is affected by grazing intensity[J]. Plant and Soil, 2008, 307(1/2): 41–50.
- [43] HANSON P J, EDWARDS N T, GARTEN C T, et al. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations[J]. Biogeochemistry, 2000, 48(1): 115–146.
- [44] BILBAO R, GARCIA P, RODRIGO R, et al. Analysis of the results obtained in a biomass downdraft gasifier[J]. Biomass for Energy, Industry and Environment, 1992, 811–815.
- [45] PRIETO L H, BERTILLER M B, CARRERA A L, et al. Soil enzyme and microbial activities in a grazing ecosystem of Patagonian Monte, Argentina[J]. Geoderma, 2011, 162(3–4): 281–287.
- [46] AUGUSTINE D J, MCNAUGHTON S J, FRANK D A. Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem[J]. Ecological Applications, 2003, 13(5): 1325–1337.
- [47] BARDGETT R D, WARDLE D A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities[J]. Ecology, 2003, 84(9): 2258–2268.
- [48] JIANG Y Y, TANG S M, WANG C J, et al. Contribution of urine and dung patches from grazing sheep to methane and carbon dioxide fluxes in an Inner Mongolian desert grassland[J]. Asian-Australasian Journal of Animal Sciences, 2012, 25(2): 207–212.
- [49] FU G, SHEN Z X, ZHANG X Z, et al. Response of microbial biomass to grazing in an alpine meadow along an elevation gradient on the Tibetan Plateau[J]. European Journal of Soil Biology, 2012, 52: 27–29.
- [50] MAKOI J H J R, NDAKIDEMI P A. Selected soil enzymes: Examples of their potential roles in the ecosystem[J]. African Journal of Biotechnology, 2008, 7(3): 181–191.
- [51] 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 等. 水分对土壤呼吸的影响及机理[J]. 生态学报, 2003, 23(5): 972–978.
- [52] 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 等. 土壤呼吸对温度升高的适应[J]. 生态学报, 2004, 24(11): 2649–2655.
- [53] BOONE R D, NADELHOFFER K J, CANARY J D, et al. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration[J]. Nature, 1998, 396(6711): 570–572.