

窦韦强, 肖波, 王彦峰, 等. 黄土高原封禁林地藓结皮呼吸速率对放牧踩踏干扰强度的响应. 应用生态学报, 2022, 33(7): 1783-1790

Dou W-Q, Xiao B, Wang Y-F, et al. Responses of moss biocrusts respiration to simulated grazing and trampling disturbance with different intensities on the fenced forestland of Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(7): 1783-1790

## 黄土高原封禁林地藓结皮呼吸速率对放牧踩踏干扰强度的响应

窦韦强<sup>1</sup> 肖波<sup>2\*</sup> 王彦峰<sup>3</sup> 江子昊<sup>1</sup> 余星兴<sup>2</sup> 李胜龙<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>中国农业大学土地科学与技术学院/农业农村部华北耕地保育重点实验室, 北京 100193; <sup>2</sup>中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; <sup>3</sup>中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000)

**摘要** 放牧踩踏造成的土壤属性变化是引起土壤呼吸速率和碳固排波动的重要原因,但目前有关不同强度放牧踩踏对生物结皮呼吸的影响尚不明确。本研究针对黄土高原风沙土发育的藓结皮,以未干扰为对照,分别进行强度为10%、30%、50%和70%的模拟放牧踩踏干扰,连续测定了藓结皮呼吸速率的变化,分析了藓结皮呼吸速率对不同干扰强度的响应规律。结果表明:1) 适度干扰会激发藓结皮呼吸速率,而重度干扰则会抑制其呼吸速率。与未干扰相比,干扰10%和30%的藓结皮呼吸速率分别增加了41.1%和22.2%,而干扰50%和70%的藓结皮呼吸速率则分别降低了8.9%和15.3%。2) 踩踏干扰显著改变了土壤温度,但对土壤含水量的影响不显著。与未干扰相比,干扰10%和30%的土壤温度分别显著降低了0.4和1.2℃,干扰50%和70%则分别显著增加了1.1和1.0℃。3) 不同干扰强度下藓结皮呼吸速率与土壤温度和含水量分别呈显著指数和线性正相关关系,但与藓结皮基本特性无显著相关关系,土壤温度和水分可分别解释藓结皮呼吸速率动态变化的70.6%~96.3%和49.1%~70.0%。综上,放牧踩踏显著影响了藓结皮呼吸速率,短期适度放牧踩踏会激发藓结皮呼吸速率,而过度放牧踩踏则会抑制其呼吸速率。因此,在未来黄土高原地区土壤碳收支平衡研究中应考虑不同强度放牧踩踏对生物结皮呼吸的影响。

**关键词** 适度放牧; 生物土壤结皮; 土壤呼吸速率; 土壤温度; 土壤含水量

**Responses of moss biocrusts respiration to simulated grazing and trampling disturbance with different intensities on the fenced forestland of Loess Plateau, China.** DOU Wei-qiang<sup>1</sup>, XIAO Bo<sup>2\*</sup>, WANG Yan-feng<sup>3</sup>, JIANG Zi-hao<sup>1</sup>, YU Xing-xing<sup>2</sup>, LI Sheng-long<sup>1</sup> (<sup>1</sup>College of Land Science and Technology, China Agricultural University/Key Laboratory of Arable Land Conservation in North China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100193, China; <sup>2</sup>State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China; <sup>3</sup>Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China).

**Abstract:** The changes in soil properties caused by grazing and trampling are important reasons for the changes in soil respiration rates, carbon fixation, and emission. However, the effects of different intensities of grazing and trampling on biocrusts respiration rate are unclear. In this study, we simulated grazing and trampling disturbances of 10%, 30%, 50%, and 70% intensity on moss biocrusts developed in aeolian sandy soil on Loess Plateau, with undisturbed moss biocrusts serving as a control. The changes in respiration rate of moss biocrusts were monitored continuously, and its responses to different disturbance intensities were analyzed. The results showed that: 1) moderate disturbance stimulated moss biocrusts respiration, while heavy disturbance inhibited that. The respiration rate of moss biocrusts was increased by 41.1% and 22.2% at disturbance intensities of 10% and 30%, but was decreased by 8.9% and 15.3% at disturbance intensities of 50% and 70%, respectively. 2) The trampling disturbance significantly changed soil temperature but did not affect soil water content. In comparison to the control, soil temperature

本文由国家自然科学基金项目(42077010)、中国科学院“西部之光”人才培养引进计划项目(2019)、中央高校基本科研业务费专项资金(2021TC038)和中国农业大学2115人才工程项目(1191-00109011)资助。

2021-12-01 收稿, 2022-04-27 接受。

\* 通讯作者 E-mail: xiaobo@cau.edu.cn

of biocrusts was decreased by 0.4 and 1.2 °C at disturbance intensities of 10% and 30% , but it was increased by 1.1 and 1.0 °C at disturbance intensities of 50% and 70% , respectively. 3) The respiration rate of moss biocrusts showed a significant exponential relationship with soil temperature and a linear positive relationship with soil water content under different disturbance intensities. However , the correlation between respiration rate of moss biocrust and the characteristics of moss biocrust was not significant. Soil temperature and water content could explain 70.6%–96.3% and 49.1%–70.0% of the total variation of respiration rate of moss biocrusts , respectively. In conclusion , grazing and trampling affected the respiration rate of moss biocrusts , with short-term moderate grazing and trampling would have positive effects. On the other hand , excessive grazing and trampling would reduce the rate of moss biocrust respiration. As a result , future studies on soil carbon balance of the Loess Plateau should consider the effects of grazing and trampling on biocrust respiration.

**Key words:** conservative grazing; biological soil crusts; soil respiration rate; soil temperature; soil water content.

土壤呼吸作为陆地生态系统碳循环的重要环节之一,是土壤碳素向大气输出的主要途径,约占陆地生态系统总呼吸的 60%~90%<sup>[1]</sup>。因此,土壤呼吸的微小变化都会显著影响大气 CO<sub>2</sub> 浓度和土壤有机碳的累积效率,进而影响陆地生态系统的碳收支平衡。生物结皮是由藻类、地衣、苔藓等隐花植物和土壤微生物及其他相关生物体通过假根、菌丝体及分泌物等与土壤表层颗粒“胶结”形成的具有代谢活性的特殊地表覆盖层,主要分布于干旱和半干旱气候区,盖度最高可达 60% 以上<sup>[2]</sup>。根据生物结皮发育演替阶段及优势物种组成,其主要分为藻结皮、地衣结皮和藓结皮。其中藓结皮作为发育演替的高级阶段,能较好地适应高温、高盐碱和强辐射等恶劣环境<sup>[3]</sup>,并能提高土壤稳定性、增强土壤抗风蚀水蚀能力及改善土壤肥力等<sup>[4-6]</sup>。更重要的是,藓结皮不仅能通过光合作用固定大气中的 CO<sub>2</sub>,而且能通过呼吸作用向大气释放 CO<sub>2</sub>,从而影响土壤碳释放及区域碳循环。因此,藓结皮是干旱和半干旱气候区土壤碳循环的重要影响因素。

作为干旱和半干旱气候区土壤碳循环的重要组成部分,目前针对生物结皮土壤呼吸的研究主要集中在生物结皮与无结皮呼吸速率的差异、生物结皮呼吸与水热因子间的交互作用以及生物结皮呼吸对气候变化(降雨、增温和氮沉降)的响应等方面<sup>[7-8]</sup>。然而,有关干扰对生物结皮呼吸的影响研究还相对较少。干扰作为生态系统中普遍存在的现象,是指一种突发性、偶然不可预知且显著改变生态系统正常格局的事件,同时在改变景观组分、生态系统结构和功能中具有重要影响<sup>[9]</sup>。一般而言,干扰可分为人为干扰和自然干扰两类,人为干扰包括放牧、踩踏、移除、刈割、机械碾压和犁耕等<sup>[10-11]</sup>,而自然干扰包括火烧、飓风、沙埋及气候变化(降雨、气温)等<sup>[12-13]</sup>。其中,人为干扰中的放牧踩踏对生物结皮生态功能的影响较为显著,如放牧踩踏干扰(以下

简称“干扰”)会造成生物结皮盖度及组分的变化<sup>[14]</sup>,从而直接影响其呼吸速率。此外,干扰在降低生物结皮盖度的同时会改变生物结皮层的渗透性、养分含量和微生物多样性<sup>[15-16]</sup>,进而引起土壤理化性质、水热环境和微生物群落组成及结构的变化,间接影响生物结皮呼吸速率。另外,干扰对生物结皮呼吸速率的影响还可能与其强度有关。根据生态学中经典的“中度干扰假说”理论<sup>[17]</sup>,生物结皮呼吸速率与干扰强度之间可能存在干扰强度阈值,低于该阈值的适度干扰可能会促进生物结皮呼吸速率,而超过该阈值时可能会产生抑制作用,但有关生物结皮呼吸速率对不同干扰强度的响应规律如何,目前研究仍相对较少。因此,准确评估不同干扰强度下的生物结皮呼吸速率对干旱和半干旱气候区土壤碳循环和碳通量的贡献研究具有重要意义。

作为我国典型干旱和半干旱气候区的黄土高原,自 20 世纪 90 年代起实施大面积退耕还林(草)工程,开始封山禁牧。在 20 余年的退耕还林(草)后,大部分退耕地植被恢复良好,生物结皮广泛发育,部分地区覆盖度高达 60%~70%<sup>[18]</sup>,未来退耕地是否可以适度放牧利用,是众多学者和相关政府部门十分关切的问题。基于此,本研究以黄土高原风沙土发育的藓结皮为对象,以不干扰为对照,分别进行强度为 10%、30%、50%和 70%的模拟踩踏干扰处理,并连续测定不同干扰强度下的藓结皮呼吸速率及表层土壤温度和含水量,对比分析不同干扰强度下的藓结皮呼吸速率及其与土壤温度和含水量的关系,以期准确评估黄土高原地区土壤碳收支平衡和未来退耕地的适度放牧利用提供参考依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于黄土高原北部陕西省神木市六道沟

流域(38°46′—38°51′N, 110°21′—110°23′E) 地处神木市以西 14 km, 流域面积约为 6.9 km<sup>2</sup>。该区属于毛乌素沙地向黄土丘陵过渡、森林草原向典型干旱草原的过渡地带, 又属水蚀向风蚀过渡的水蚀风蚀交错带, 是典型的生态脆弱区<sup>[19]</sup>。气候类型为干旱半干旱季风气候, 雨热同季, 年均气温 9~14℃, 年均降雨量和潜在蒸发量分别为 408.5 和 1337.0 mm, 其中 6—9 月降雨量约占全年降雨量的 80.9%, 土壤质地为砂土和砂质壤土。多年退耕还林(草)过程中, 植被恢复良好, 现已发展成以柠条(*Caragana korschinskii*)、沙柳(*Salix psammophila*)、沙蒿(*Artemisia ordosica*)、长芒草(*Stipa bungeana*)等灌草丛为主的植被类群, 同时生物结皮大面积发育, 并以藓结皮为主。

## 1.2 模拟放牧踩踏干扰试验设计

试验于 2021 年 6—8 月进行, 此时处于生长季, 降雨和光照充足, 藓结皮发育良好, 生理活性高。因此, 根据野外实际调查结果, 于 2021 年 6 月 10 日在研究区风沙土上选择地势较为平坦、远离植物灌丛的藓结皮开阔地作为试验样地, 藓结皮厚度为(12.93±1.33) mm, 盖度为 85.2%±6.3%, 藓生物量为(0.551±0.203) g·cm<sup>-2</sup>, 藓植株密度为(142.6±75.1) 株·cm<sup>-2</sup>。采用随机区组试验设计, 共设置 5 种干扰强度处理, 分别为不干扰(CK)、干扰 10%、30%、50%和 70%, 干扰强度定义为模拟放牧踩踏面积与样方总面积之比。每处理 3 个重复, 共 15 个小区, 小区面积 1 m×1 m, 每个小区间隔 1 m。

于 2021 年 6 月 25 日进行模拟放牧踩踏干扰处理。采用自行设计加工的近似动物蹄印状工具, 将其近似为一个椭圆, 测量出长轴(*a*)和短轴(*b*), 利用公式  $S = \pi ab/4$  计算出蹄印面积(30 cm<sup>2</sup>), 并利用踩踏干扰面积除以蹄印面积得到每种干扰强度的踩踏次数。5 种干扰强度的踩踏次数分别为 0、33、100、

167 和 233 次, 干扰力度以成年羊只的平均体重(30 kg 左右)为参考<sup>[20]</sup>, 对各处理样方进行均匀踩踏。不同干扰强度处理后的藓结皮状况如图 1 所示。

## 1.3 测定指标与方法

**1.3.1 土壤呼吸速率、表层土壤温度和含水量** 于 2021 年 6 月 25 日干扰完成后在所有样方中随机安装 1 个直径 20 cm、高度 12 cm 的土壤呼吸环, 插入土壤中 9 cm, 露出地面 3 cm。测量前清理样方内的植物和枯枝落叶, 为减少土壤呼吸环安装对土壤结构的影响, 安装完成后稳定一周再进行测量。以徐冰鑫等<sup>[21]</sup>和王博等<sup>[22]</sup>每日测量土壤呼吸速率的区间为参考, 于 2021 年 7 月 1 日—31 日每天 9:00—10:00 使用便携式土壤碳通量分析仪(LI-8100A)的短期调查室(8100-103)对每种干扰强度的藓结皮呼吸速率进行连续测定(避光条件, 测定时间 2 min)。

测定藓结皮呼吸速率的同时, 使用便携式土壤碳通量分析仪自带的土壤温湿度探头同步测定表层 5 cm 的土壤温度和含水量。

**1.3.2 藓结皮基本特性** 干扰处理 1 个月后, 采用游标卡尺测定各处理结皮厚度; 采用烘干法测定藓生物量; 采用网格法测定结皮盖度; 利用镊子夹取单位面积内的苔藓植株计数测定藓植株密度; 采用 10 cm×10 cm 的培养皿(面积为 0.01 m<sup>2</sup>) 在每个样方中随机取 3 个样, 即每种干扰强度测定 9 个重复, 通过镊子夹取计数获得总藓植株个数, 最后通过总藓植株个数与单位面积的比值获得藓植株密度。不同干扰强度处理后的藓结皮基本特性见表 1。

## 1.4 数据处理

所有数据均采用 Excel 2019 软件进行整理分析, 并通过 SPSS Statistics 24 正态分布检验后, 进行单因素方差分析和多重比较(LSD), 利用 OriginPro 2021 软件进行图表绘制和数据拟合。图表中数据为平均值±标准差。

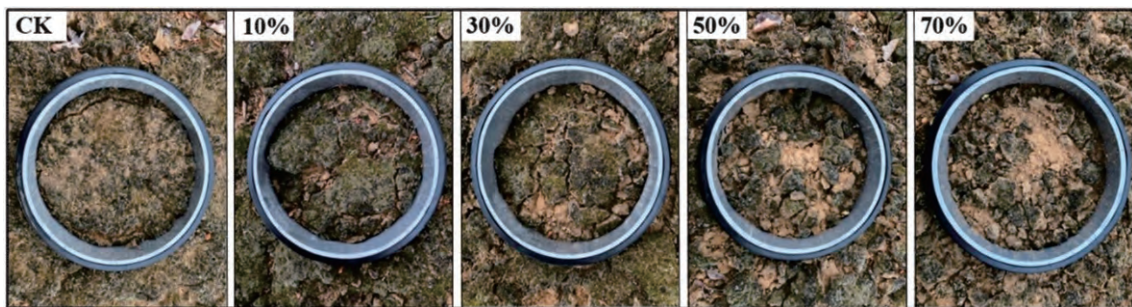


图 1 不同干扰强度处理后的藓结皮状况

Fig.1 Condition of moss biocrusts with different intensities of disturbance.

CK: 不干扰 Undisturbed; 10%~70%: 干扰强度 Disturbance intensity. 下同 The same below.

表 1 不同干扰强度下的藓结皮基本特性  
Table 1 Basic properties of moss biocrusts under different intensities of disturbance ( mean±SD , n = 9)

干扰强度 Disturbance intensity	结皮厚度 Biocrusts thickness ( mm )	结皮盖度 Biocrusts coverage ( % )	藓生物量 Moss biomass ( g · cm <sup>-2</sup> )	藓植株密度 Moss density ( plants · cm <sup>-2</sup> )
CK	12.93±1.33ab	85.2±6.3a	0.55±0.20a	142.6±75.1a
10%	13.77±1.65a	72.8±8.6b	0.57±0.09a	151.5±27.8a
30%	11.85±2.06bc	50.0±8.9c	0.23±0.08b	56.5±18.6b
50%	11.29±0.95c	34.4±6.9d	0.21±0.06b	48.7±44.1b
70%	9.93±0.90d	28.0±11.0d	0.11±0.04b	22.1±11.6c

CK: 不干扰 Undisturbed. 同列不同小写字母表示差异显著 ( P < 0.05 )  
Different small letters in the same column meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

土壤呼吸速率与土壤温度的关系利用指数回归模型拟合<sup>[6]</sup>形式如下:

$$R_s = R_0 e^{bT} \quad (1)$$

式中:  $R_s$  表示土壤呼吸速率 (  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  );  $R_0$  表示温度为 0 °C 的土壤呼吸速率 (  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  );  $T$  表示表层 5 cm 土壤温度 ( °C );  $b$  表示温度反应系数。

$Q_{10}$  用来表示土壤呼吸对温度变化的敏感程度, 即温度每升高 10 °C 时土壤呼吸速率的增量, 公式如下:

$$Q_{10} = e^{10b} \quad (2)$$

土壤呼吸速率与土壤含水量的关系使用线性模型拟合<sup>[23]</sup>形式如下:

$$R_s = aW + b \quad (3)$$

式中:  $W$  表示表层 5 cm 的土壤含水量 ( % ),  $a$ 、 $b$  均为常数。

## 2 结果与分析

### 2.1 试验期间气温和降雨量变化

试验期间天气大多晴朗, 气温波动幅度不大, 平均温度为 24.6 °C; 期间共降雨 13 次, 且以小型降雨 ( < 10 mm ) 为主 ( 图 2 )。

### 2.2 不同干扰强度对藓结皮呼吸速率的影响

由图 3 可知, 不同干扰强度下的藓结皮呼吸速率基本表现出一致性, 呈先升高后降低趋势, 其均值、最大值、最小值和中位值分别为 1.77~2.95、3.76~5.43、0.32~0.76 和 1.56~3.11  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。干扰显著改变了藓结皮呼吸速率, 且随干扰强度增加, 藓结皮呼吸速率呈先升高后降低趋势。不同干扰强度藓结皮呼吸速率的均值表现为干扰 10% > 30% > CK > 50% > 70%。与 CK 相比, 干扰 10% 和 30% 显著增加了藓结皮呼吸速率, 增幅分别为 41.1% 和 22.2%, 而干扰 50% 和 70% 则降低了藓结皮呼吸速率, 降幅分别为 8.9% 和 15.3%, 表明适度干扰会

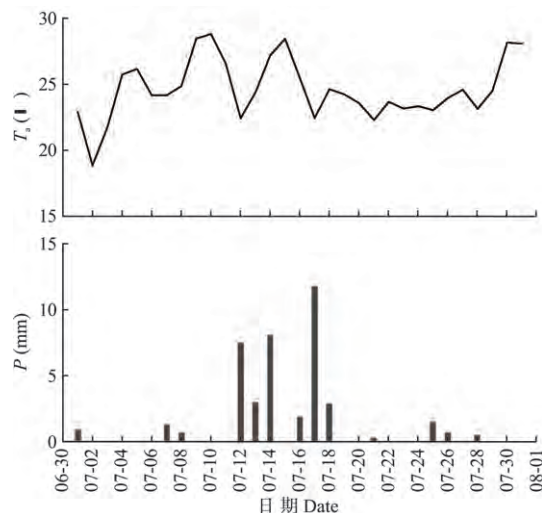


图 2 气温和降雨量的变化趋势  
Fig.2 Change trends of air temperature and precipitation.  
 $T_a$ : 气温 Air temperature;  $P$ : 降雨量 Precipitation.

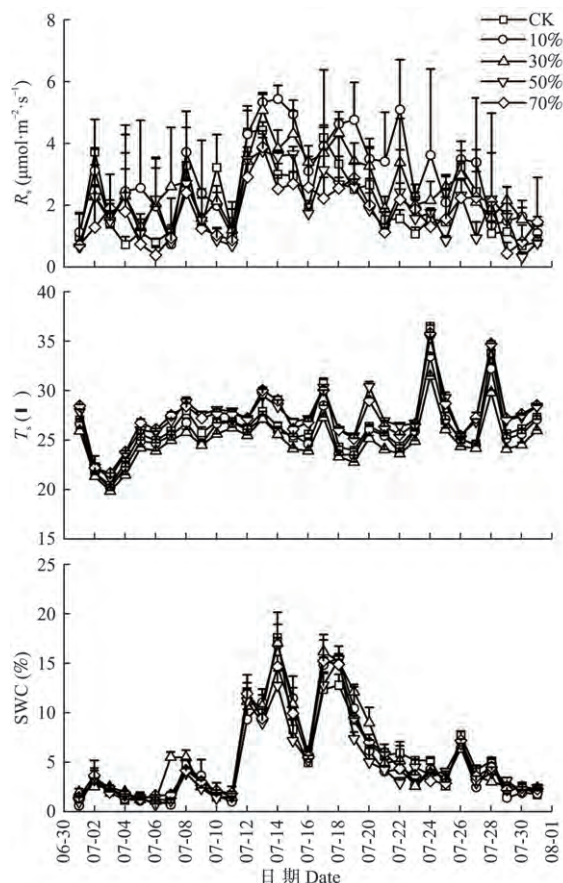


图 3 不同干扰强度下藓结皮呼吸速率、土壤温度和含水量的变化趋势  
Fig.3 Change trends of respiration rate of moss biocrusts, soil temperature, and water content under different intensities of disturbance.

$R_s$ : 藓结皮呼吸速率 Respiration rate of moss biocrusts;  $T_s$ : 土壤温度 Soil temperature; SWC: 土壤含水量 Soil water content. 下同 The same below.

激发藓结皮呼吸速率,而重度干扰则会抑制其呼吸速率。单因素方差分析表明,不同干扰强度的藓结皮呼吸速率存在显著差异,其中干扰 10% 显著高于 CK、干扰 50% 和 70%; 干扰 30% 显著高于干扰 50% 和 70% (图 4)。

### 2.3 不同干扰强度对土壤温度和含水量的影响

由图 3 和图 4 可知,试验期间不同干扰强度的土壤温度和含水量变化呈现一致性,土壤温度呈多峰变化趋势,其均值、最大值、最小值和中位值分别为 24.5 ~ 26.8、27.3 ~ 30.9、19.8 ~ 21.6 和 24.5 ~ 27.2 °C; 而土壤含水量则呈先升高后降低趋势,其均值、最大值、最小值和中位值分别为 4.7% ~ 5.7%、15.2% ~ 17.6%、0.6% ~ 1.3% 和 3.6% ~ 4.9%。单因素方差分析表明,与 CK 相比,干扰 10% 的平均土壤温度降低了 0.4 °C,但差异不显著,而干扰 30% 的平均土壤温度显著降低了 1.2 °C,干扰 50% 和 70% 的平均土壤温度则分别显著增加了 1.1 和 1.0 °C。

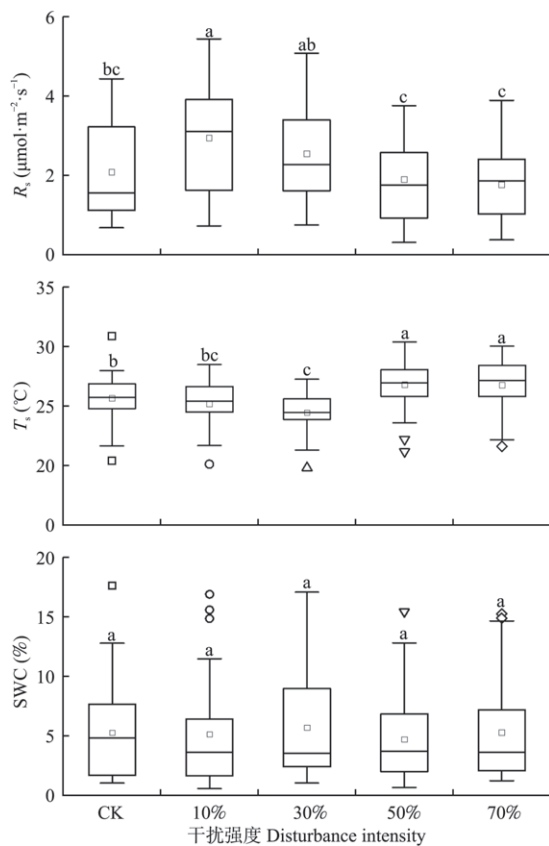


图 4 不同干扰强度下藓结皮的呼吸速率、土壤温度和含水量差异

**Fig.4** Differences in respiration rate of moss biocrusts, soil temperature, and water content among different intensities of disturbance.

不同小写字母表示干扰强度间差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different small letters meant significant difference among disturbance intensities at 0.05 level.

不同干扰强度的平均土壤温度表现为干扰 50% > 70% > CK > 10% > 30%, 表明干扰会明显改变土壤温度,且改变幅度与干扰强度有关。然而,不同干扰强度下的土壤含水量差异不显著。

### 2.4 不同干扰强度下藓结皮呼吸速率的影响因素

通过指数回归模型拟合发现(图 5),5 种干扰强度下藓结皮呼吸速率随土壤温度升高呈指数增加,两者呈显著指数正相关关系,土壤温度可解释藓结皮呼吸速率动态变化的 70.6% ~ 96.3%。5 种干扰强度下藓结皮呼吸速率的温度敏感性系数 ( $Q_{10}$ ) 为 1.23 ~ 1.31,其中干扰 10% 的藓结皮呼吸速率对土壤温度变化最敏感,而未干扰下的藓结皮呼吸速率对土壤温度变化的敏感性最低。通过线性模型拟合发现,不同干扰强度下藓结皮呼吸速率随土壤含水量增加而快速线性增长,两者呈显著线性正相关关系,土壤含水量可解释藓结皮呼吸速率动态变化的 49.1% ~ 70.0% (图 5)。相关性分析表明,不同干扰强度下藓结皮呼吸速率与藓结皮特性基本不存在显著相关性(表 2)。因此,不同干扰强度下土壤温度和含水量是影响藓结皮呼吸速率的主要因素。

## 3 讨论

### 3.1 不同踩踏干扰强度对藓结皮呼吸速率的影响

生物结皮呼吸作为干旱和半干旱气候区土壤碳

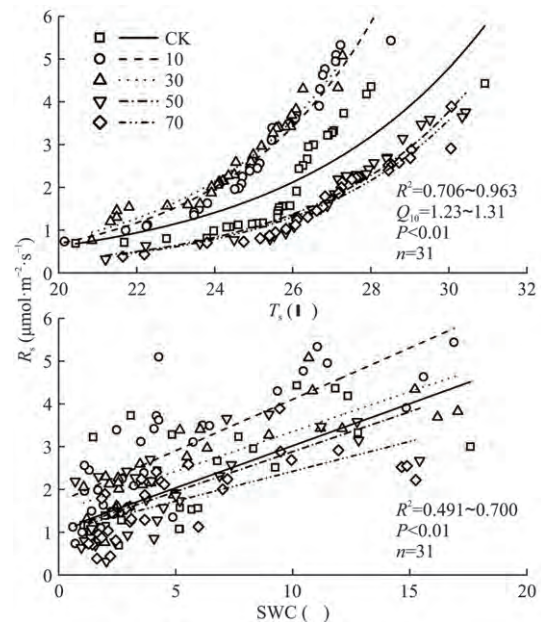


图 5 不同干扰强度下藓结皮呼吸速率与土壤温度和含水量的关系

**Fig.5** Relationships between the respiration rate of moss biocrusts and soil temperature and water content under different intensities of disturbance.

表 2 不同干扰强度下藓结皮呼吸速率与藓结皮基本特性的相关系数

Table 2 Correlation coefficients of respiration rate and basic properties of moss biocrusts under different intensities of disturbance

干扰强度 Disturbance intensity	结皮厚度 Biocrusts thickness	结皮盖度 Biocrusts coverage	藓生物量 Moss biomass	藓植株密度 Moss density
CK	0.383	0.158	0.970*	0.161
10%	0.065	0.605	0.919	0.150
30%	0.341	0.432	0.918	0.352
50%	0.018	0.300	0.088	0.431
70%	0.515	0.088	0.968	0.997*

\*  $P < 0.05$ .

通量的重要组成部分,是一个极其复杂的生态过程,其速率的变化受多种生物与非生物因子的共同影响。踩踏干扰作为生态系统中普遍存在的现象,对藓结皮呼吸速率的影响不容忽视。本研究结果表明,不同干扰强度下藓结皮呼吸速率存在显著差异,干扰 10%和 30%的藓结皮呼吸速率与未干扰相比分别增加了 41.1%和 22.2%,表明适度干扰会激发藓结皮呼吸速率,这与李玉强等<sup>[24]</sup>在科尔沁沙地得到轻度放牧会刺激土壤呼吸速率的结论类似。可能是因为:1) 适度干扰虽然降低了藓结皮盖度,但增加了结皮层的透气性,有利于土壤  $\text{CO}_2$  等气体的扩散<sup>[25]</sup>; 2) 适度干扰可能有利于改善土壤微生物的生存环境,提高土壤细菌、放线菌以及总微生物丰度和群落结构多样性<sup>[26]</sup>,进而导致异养呼吸速率的增加; 3) 适度干扰下藓结皮的土壤可溶性有机碳、易氧化有机碳等活性有机碳组分可能会增加,这将加剧土壤有机碳的矿化速率,导致土壤呼吸速率升高<sup>[14]</sup>。然而,随着干扰强度的增加,藓结皮的呼吸速率开始下降,这可能与重度干扰下藓结皮的土壤属性变化有关。Lange 等<sup>[27]</sup>研究表明,重度干扰会增加土壤容重,降低土壤孔隙度,进而阻碍土壤  $\text{CO}_2$  气体的扩散。同时,大气中的  $\text{O}_2$  不能顺利进入土壤,抑制了好氧微生物的活动,导致异养呼吸速率下降<sup>[16]</sup>。此外,重度干扰下藓结皮表层破碎严重,在强烈风蚀作用下表层土壤有机碳极易发生损失,这可能也是导致其呼吸速率下降的重要原因<sup>[24]</sup>。

### 3.2 不同踩踏干扰强度下土壤温度和水分对藓结皮呼吸速率的影响

土壤温度是影响干旱和半干旱气候区生物结皮呼吸速率的主要非生物因子之一。一般而言,土壤温度与生物结皮呼吸速率呈正相关关系,土壤呼吸速率随土壤温度的升高而快速增加。本研究也表明,不同干扰强度下藓结皮呼吸速率随土壤温度的

增加呈快速指数增长,土壤温度可解释不同干扰强度下藓结皮呼吸速率 70.6%~96.3%的动态变化。这可能是因为土壤温度增加会提高土壤微生物的活性,加速土壤有机质分解,进而导致土壤呼吸速率的增加<sup>[28]</sup>。如 Yao 等<sup>[6]</sup>研究表明,藓结皮呼吸速率随土壤温度的升高而快速增加,土壤温度可解释藓结皮呼吸速率 43.8%~70.7%的动态变化; Zhang 等<sup>[29]</sup>研究表明,土壤呼吸速率与土壤温度呈显著指数正相关关系,土壤温度可解释其呼吸速率 61.1%~83.4%的动态变化; Maestre 等<sup>[30]</sup>研究表明,半干旱区增温会显著提高生物结皮覆盖土壤  $\text{CO}_2$  的排放。此外,  $Q_{10}$  描述了土壤呼吸对土壤温度的敏感性,其值越低,说明土壤呼吸对气候变化的响应越不敏感。本研究中,不同干扰强度下藓结皮呼吸的  $Q_{10}$  值为 1.23~1.31,这与 Zhang 等<sup>[28]</sup>研究得到荒漠生态系统的  $Q_{10}$  值为 1.33 的结论一致。然而, Castillo-Monroy 等<sup>[31]</sup>研究发现,不同盖度生物结皮呼吸的  $Q_{10}$  值为 1.65~1.80; Escobar 等<sup>[32]</sup>研究表明,生物结皮呼吸的  $Q_{10}$  值为 1.5~2.2,这都高于本研究结果,说明干扰可能会降低生物结皮呼吸对气候变暖的敏感性。

本研究结果表明,不同干扰强度下藓结皮呼吸速率与土壤含水量呈显著线性正相关关系,即随着土壤含水量的增加藓结皮呼吸速率迅速升高。这可能是因为土壤含水量增加会刺激土壤微生物活性<sup>[33]</sup>、破坏土壤团聚体结构<sup>[34]</sup>、增加土壤微生物胞内有机渗透物的释放<sup>[35]</sup>,同时,促进光合产物向下运输,增加土壤呼吸基质<sup>[36]</sup>,最终导致藓结皮呼吸速率迅速升高。如 Xu 等<sup>[37]</sup>研究表明,随土壤含水量增加土壤呼吸速率呈快速线性增长。但也有研究表明,土壤含水量超过某一阈值时,生物结皮呼吸速率反而会下降。这是因为土壤含水量过高造成的土壤水分饱和或积水会通过堵塞土壤孔隙形成厌氧环境,从而抑制土壤呼吸<sup>[38]</sup>。如窦韦强等<sup>[39]</sup>研究表明,藓结皮呼吸速率在低含水量时具有正效应,而在高含水量时具有负效应。

### 3.3 不同踩踏干扰强度下影响藓结皮呼吸速率的其他因素

除土壤温度和含水量外,生物结皮基本属性、土壤养分及土壤微生物群落组成和多样性也可能影响藓结皮呼吸速率。然而本研究结果表明,不同干扰强度下藓结皮呼吸速率与藓结皮特性基本不存在显著相关性,这可能与不同地区生物结皮的物种组成和发育状况的差异有关<sup>[40]</sup>。此外,土壤养分及土壤微生物的变化也可能会影响藓结皮呼吸速率,而本

研究只涉及了放牧踩踏干扰的机械扰动,未涉及牛羊排泄粪便等其他放牧环节,排泄物的输入可能会对土壤养分及土壤微生物产生重要影响,进而影响藓结皮呼吸速率。因此,未来可进一步开展放牧踩踏干扰下土壤养分和土壤微生物变化对藓结皮呼吸速率的影响研究。值得注意的是,位于干旱和半干旱气候区的黄土高原经过二十多年的退耕还林(草)后,广泛发育的生物结皮已经成为该区生态系统组成和地表景观的重要特征,对该区土壤碳氮循环起着至关重要的作用。虽然本研究表明适度干扰会激发藓结皮呼吸速率,可能会加剧该区生态系统土壤碳损失,提高大气 CO<sub>2</sub> 浓度,加剧温室效应,但其未必会成为潜在碳源,因为藓结皮本身具有重要的光合潜力,其净光合速率相当于一些高等植物<sup>[40]</sup>,从长期来看结果可能会不一样,尤其是适度干扰后藓结皮易于恢复,其较高的光合固碳能力可能会抵消前期呼吸速率增加产生的碳损失,使碳源逐渐转变为碳汇<sup>[41]</sup>。因此,适度干扰后长期恢复过程中藓结皮的碳源/汇功能还需进一步深入研究。

#### 4 结 论

短期适度放牧踩踏将激发藓结皮呼吸速率,而过度放牧踩踏则会抑制其呼吸速率。放牧踩踏对土壤温度有显著影响,但对土壤含水量的影响不显著。不同强度踩踏干扰下土壤温度和含水量是影响藓结皮呼吸速率动态变化的主要因素,二者对藓结皮呼吸速率均具有正效应。综上,实施合理强度的放牧且进行科学管理可能不会使藓结皮成为潜在碳源,但持续过度放牧将降低藓结皮的固碳能力,最终导致生态系统恶化。因此,未来黄土高原地区封禁林地制定合理的放牧制度前提下可考虑实施适度的放牧利用。本研究对整个干旱和半干旱生态系统中封禁林地的合理利用具有重要的参考价值。

#### 参考文献

- [1] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 2010, **464**: 579-582
- [2] Su YG, Wu L, Zhou ZB, et al. Carbon flux in deserts depends on soil cover type: A case study in the Gurbantunggute Desert, North China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, **58**: 332-340
- [3] 杨延哲,张侃侃,杨永胜,等. 毛乌素沙地苔藓结皮的野外人工培育技术. *水土保持通报*, 2016, **36**(2): 165-170
- [4] 李胜龙,肖波,孙福海. 黄土高原干旱半干旱区生物

- 结皮覆盖土壤水汽吸附与凝结特征. *农业工程学报*, 2020, **36**(15): 111-119
- [5] Xiao B, Bowker MA. Moss-biocrusts strongly decrease soil surface albedo, altering land-surface energy balance in a dryland ecosystem. *Science of the Total Environment*, 2020, **741**: 140425
- [6] Yao XM, Bowker MA, Xiao B. Estimation of annual CO<sub>2</sub> efflux of moss biocrust through measuring and simulating its respiration rate in a semiarid climate. *Geoderma*, 2020, **376**: 114560
- [7] 管超,张鹏,李新荣. 腾格里沙漠东南缘生物结皮土壤呼吸对水热因子变化的响应. *植物生态学报*, 2017, **41**(3): 301-310
- [8] 吴林,苏延桂,张元明. 模拟降水对古尔班通古特沙漠生物结皮表观土壤碳通量的影响. *生态学报*, 2012, **32**(13): 4103-4113
- [9] 杨杰峰,张曼胤,康晓明,等. 人为干扰对滨海湿地生态系统的影响. *湿地科学与管理*, 2016, **12**(1): 42-45
- [10] 阚雨晨,黄欣颖,王宇通,等. 干扰对草地碳循环影响的研究与展望. *草业科学*, 2012, **29**(12): 1855-1861
- [11] White PS, Jentsch A. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany*, 2001, **62**: 399-449
- [12] 刘昊,赵宁,曹喆,等. 干扰对草地植被与土壤的影响之研究进展. *中国农学通报*, 2008, **24**(5): 8-16
- [13] Guan C, Zhang P, Zhao CM, et al. Effects of warming and rainfall pulses on soil respiration in a biological soil crust-dominated desert ecosystem. *Geoderma*, 2021, **381**: 114683
- [14] 杨雪芹,许明祥,赵允格,等. 黄土丘陵区踩踏干扰对生物土壤结皮有机碳组分及碳矿化潜力的影响. *应用生态学报*, 2018, **29**(4): 1283-1290
- [15] 冯伟,叶菁. 踩踏干扰下生物结皮的水分入参与水土保持效应. *水土保持研究*, 2016, **23**(1): 34-37
- [16] Mrtensson L, Olsson PA. Reductions in microbial biomass along disturbance gradients in a semi-natural grassland. *Applied Soil Ecology*, 2012, **62**: 8-13
- [17] 陶冶,张元明. 3种荒漠植物群落物种组成与丰富度的季节变化及地上生物量特征. *草业学报*, 2011, **20**(6): 1-11
- [18] 肖波,赵允格,邵明安. 陕北水蚀风蚀交错区两种生物结皮对土壤理化性质的影响. *生态学报*, 2007, **27**(11): 4662-4670
- [19] 傅子涓,王云强,安芷生. 黄土区小流域土壤容重和饱和导水率的时空动态特征. *农业工程学报*, 2015, **31**(13): 128-134
- [20] 包天莉,赵允格,高丽倩,等. 踩踏干扰下生物结皮土壤可培养微生物数量. *中国沙漠*, 2019, **39**(1): 119-126
- [21] 徐冰鑫,胡宜刚,张志山,等. 模拟增温对荒漠生物土壤结皮-土壤系统 CO<sub>2</sub>、CH<sub>4</sub> 和 N<sub>2</sub>O 通量的影响. *植物生态学报*, 2014, **38**(8): 809-820
- [22] 王博,段玉玺,王伟峰,等. 库布齐沙漠东部不同生物结皮发育阶段土壤温室气体通量. *应用生态学报*, 2019, **30**(3): 857-866

- [23] 董雄德,刘恺,李若雨,等.不同土地利用方式下土壤呼吸对极端降水脉冲的响应.东北林业大学学报,2019,47(12):67-72
- [24] 李玉强,赵哈林,赵学勇,等.不同强度放牧后自然恢复的沙质草地土壤呼吸、碳平衡与碳储量.草业学报,2006,15(5):25-31
- [25] Bao TL, Gao LQ, Wang SS, et al. Moderate disturbance increases the PLFA diversity and biomass of the microbial community in biocrusts in the Loess Plateau region of China. *Plant and Soil*, 2020, **451**: 499-513
- [26] Bao TL, Zhao YG, Yang XQ, et al. Effects of disturbance on soil microbial abundance in biological soil crusts on the Loess Plateau, China. *Journal of Arid Environments*, 2019, **163**: 59-67
- [27] Lange OL, Meyer A, Zellner H, et al. Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: Field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Functional Ecology*, 1994, **8**: 253-264
- [28] Zhang ZS, Li XR, Nowak RS, et al. Effect of sand-stabilizing shrubs on soil respiration in a temperate desert. *Plant and Soil*, 2013, **367**: 449-463
- [29] Zhang YY, Zhao WZ, Fu L, et al. Land use conversion influences soil respiration across a desert-oasis ecoregion in Northwest China, with consideration of cold season CO<sub>2</sub> efflux and its significance. *Catena*, 2020, **188**: 104460
- [30] Maestre FT, Escolar C, de Guevara ML, et al. Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology*, 2013, **19**: 3835-3847
- [31] Castillo-Monroy AP, Maestre FT, Rey A, et al. Biological soil crust microsites are the main contributor to soil respiration in a semiarid ecosystem. *Ecosystems*, 2011, **14**: 835-847
- [32] Escolar C, Maestre FT, Rey A. Biocrusts modulate warming and rainfall exclusion effects on soil respiration in a semi-arid grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, **80**: 9-17
- [33] 李炳垠,卜崇峰,李宜坪,等.毛乌素沙地生物结皮覆盖土壤碳通量日动态特征及其影响因子.水土保持研究,2018,25(4):174-180
- [34] Zhu MX, De Boeck HJ, Xu H, et al. Seasonal variations in the response of soil respiration to rainfall events in a riparian poplar plantation. *Science of the Total Environment*, 2020, **747**: 141222
- [35] Chen LD, Gong J, Fu BJ, et al. Effect of land use conversion on soil organic carbon sequestration in the loess hilly area, Loess Plateau of China. *Ecological Research*, 2007, **22**: 641-648
- [36] Huang G, Li Y, Su YG. Effects of increasing precipitation on soil microbial community composition and soil respiration in a temperate desert, Northwestern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, **83**: 52-56
- [37] Xu WF, Li XL, Liu W, et al. Spatial patterns of soil and ecosystem respiration regulated by biological and environmental variables along a precipitation gradient in semi-arid grasslands in China. *Ecological Research*, 2016, **31**: 505-513
- [38] Yang ZL, Wei YY, Fu GY, et al. Asymmetric effect of increased and decreased precipitation in different periods on soil and heterotrophic respiration in a semi-arid grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, **291**: 108039
- [39] 窦韦强,田乐乐,肖波,等.黄土高原藓结皮土壤呼吸速率对降雨量变化的响应.生态学报,2022,42(5):1703-1715
- [40] Miralles I, Ladrón-de-Guevara M, Chamizo S, et al. Soil CO<sub>2</sub> exchange controlled by the interaction of biocrust successional stage and environmental variables in two semiarid ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, **124**: 11-23
- [41] Thomas AD. Impact of grazing intensity on seasonal variations in soil organic carbon and soil CO<sub>2</sub> efflux in two semiarid grasslands in southern Botswana. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2012, **367**: 3076-3086

作者简介 窦韦强,男,1994年生,博士研究生。主要从事干旱和半干旱气候区生物土壤结皮碳循环研究。E-mail: dwq18513262537@126.com

责任编辑 张凤丽