

水分对土壤呼吸的影响及机理

陈全胜, 李凌浩, 韩兴国*, 阎志丹

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要:土壤呼吸是陆地碳循环的重要环节,在全球变化的背景下,研究水分对土壤呼吸的影响,能为探索陆地生态系统在碳循环方面的源-汇功能和揭示碳的失汇之谜提供有力的证据。综述了水分对土壤呼吸的影响及其机理。土壤呼吸是一个复杂的生态学过程,大气降水对土壤呼吸的影响结果是因时、因地而异,在湿润的生态系统或有干湿交替的生态系统中比较湿润的季节,降水事件对土壤呼吸可能会产生比较明显的抑制现象;而在干旱的生态系统或有干湿交替季节的生态系统中比较干旱的季节里,降水事件可能会强烈地激发土壤呼吸。其对土壤呼吸的影响机理包括水分对土壤孔隙中 CO_2 替代、对 CO_2 扩散的阻滞、对微生物活动的刺激和对微生物生物量的影响等。由于实验方法和标准的不一致以及影响土壤呼吸的因素的多样性,水分量的变化对土壤呼吸的影响难以用一个统一的方程来描述,总的来说,最优的水分状况通常是接近最大田间持水力,当土壤处于过干或过湿状态时,土壤呼吸会受到抑制。水分量的变化对土壤呼吸的影响机制在于可溶性有机质、土壤的通透性、微生物与植物根系生命活动等随土壤水分状况不同而发生相应的改变。关于水分与土壤呼吸的关系研究今后应该主要集中在:(1)水分对根系呼吸和土壤微生物呼吸分别产生的影响;(2)全球变化后水分格局的变化对全球陆地生态系统土壤呼吸格局的潜在影响;(3)人类活动通过直接或间接改变水分状况而对土壤释放 CO_2 的贡献率。

关键词:土壤呼吸;水分;影响机制

Effects of water content on soil respiration and the mechanisms

CHEN Quan-Sheng, LI Ling-Hao, HAN Xing-Guo*, YAN Zhi-Dan (Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(5): 972~978.

Abstract: Soil respiration in terrestrial ecosystem is a significant component of the global carbon cycle, and its contribution to the global carbon budget has been the focus of wide concern. Because water is one of the most important environmental factors, study on the relationship between water and soil respiration could facilitate the research on the role of terrestrial ecosystem in carbon cycle, and could provide evidence on the riddle of missing carbon sink. Soil respiration is a complicated ecological process. Effects of water on soil respiration and the mechanisms were summarized in this paper. The influence of precipitation on soil respiration may vary with time and place. Soil respiration could be restrained by precipitation in humid ecosystems or humid seasons in ecosystems where dry and humid seasons are alternant, while it might be

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(G20000018603, G1999043407);中国科学院知识创新工程重大资助项目(KSCX1-08-03)

收稿日期:2002-03-19; **修订日期:**2002-03-15

* **通讯作者** Author for correspondence, E-mail: xghan@ns.ibcas.an.cn

作者简介:陈全胜(1968~),男,湖北浠水人,博士,主要从事生物地球化学循环和全球变化等研究。

Foundation item: National Key Basic Research Special Foundation Project(G20000018603, G1999043407) and CAS Project of Knowledge Innovation Program(KSCX1-08-03)

Received date: 2002-03-19; **Accepted date:** 2002-03-15

Biography: CHEN Quan-sheng, Ph. D., Main interests are biogeochemistry and global change.

stimulated by precipitation if the conditions were different. The mechanisms are as follows: seeping water displaces CO_2 in soil, restrains diffusion of CO_2 in soil pores, stimulates activity of microorganism and increases microorganism biomass after rainfall. Because different methods were used to measure the water content, and because different factors could influence soil respiration, it is very difficult to describe the effects of water content on soil respiration with the same function. On all accounts, optimum content of water is usually near to field capability. If the soil was extremely dry or wet, soil respiration would be restricted. Mechanisms of water content on soil respiration are that dissolved organic matter, aeration in soil and the energy allocation of microbe and plant are variant with soil moisture. Further studies on relationship between soil respiration and water should focus on (1) separating effects of water on microbes' respiration from those on roots', (2) discerning potential effects of water distribution change on the pattern of soil respiration in terrestrial ecosystem along with global change, and (3) counting contribution of human activity to the CO_2 efflux from soil by changing water content directly or indirectly.

Key words: soil respiration, water content, mechanisms

文章编号:1000-0933(2003)05-0972-07 中图分类号:Q948,S154.1 文献标识码:A

土壤呼吸 (Soil respiration) 是指土壤产生和向大气释放 CO_2 的过程,它包括土壤微生物呼吸、植物根系呼吸、土壤动物呼吸和含碳物质的化学氧化作用等几个生物学和非生物学部分^[1]。土壤呼吸是陆地生态系统碳循环的一个极其重要的环节,除了植被冠层的光合作用之外,土壤表面的二氧化碳排放是陆地生态系统碳收支中最大的通量^[2];由于陆地生态系统在全球 C 收支中起着举足轻重的作用,所以土壤呼吸发生的任何变化都将进一步影响到全球的碳循环;而且,土壤当中出现的生命活动的标志之一就是土壤呼吸,对土壤 CO_2 的释放量测量的准确与否是评价生态系统中生物学过程的关键^[3];此外,通过对土壤呼吸及与之相关联的参数的监测还能够估测出根系和土壤中的微生物如何对气候变化作出反应^[4,5]。

了解土壤呼吸与影响因子之间的关系,对于估计和预测陆地生态系统土壤呼吸变化有着非同寻常的意义。水分是重要的环境因子之一,在全球变化的背景下,研究其对土壤呼吸的影响,能为探索陆地生态系统在碳循环方面的源-汇 (Source-sink) 功能和揭示失踪的碳汇 (Missing carbon sink) 之谜提供有力的证据。已有研究表明,全球气候变化除导致温度发生了变化之外,同时也使得世界水分分布状况发生了巨大改变^[6]。在各类陆地生态系统中,改变水分状况势必会影响到植物根系分布的深度、根系的呼吸、微生物群落的组成等,在这种情形下,土壤呼吸也会发生剧烈的变化,这将对全球的碳循环产生深远的影响^[7]。

现在已有不少关于水分与土壤呼吸的关系及水分对土壤呼吸的影响机制的研究,因为短期的降水过程与水分(主要指土壤水分)量的变化对土壤呼吸的影响有着不同的特点,故作如下分述。

1 大气降水对土壤呼吸的影响

大气降水是指大气中的水分通过雨、雪、雾、露、霜、雹等形式降落到地表的过程。这些不同形式的降水,一方面是土壤水分最主要的来源,另一方面也会促进地上的有机残体向地下运输,使之成为土壤呼吸重要的基质^[8]。随着降水过程中与降水后水分的下渗,降水(尤其是降雨)事件往往使得土壤水分在短期内迅速增加,土壤的通透性、土壤溶液中可溶性有机质的浓度等土壤的理化性质也会发生相应的变化,而且不同植物根系和不同微生物对这些变化作出的反应可能各不相同,降水的不同形式及其强度的大小、历时的长短等都不不可避免地要对土壤 CO_2 排放速率产生或大或小的影响。

Kursar^[9]在巴拿马潮湿的热带半常绿林观察到的现象是,经过一场历时 1.5 h 降水量为 1.7cm 的降雨过后,土壤中产生的 CO_2 量较降水前减少了 29%;Cavelier 和 Peñula^[10]在对 Colombia 一个雾林的土壤呼吸进行研究注意到,被植被枝叶拦截的雾滴会沿着茎干注入或直接滴落到土壤中,这些增加到土壤中的水分会导致随后一天土壤释放 CO_2 的量的减少,而且,如果前一天晚上植物枝叶截获的雾滴越多,第 2 天土壤中 CO_2 的排放量越少;Davidson 等^[11]在研究巴西亚马逊河流域东部的森林和草原的土壤呼吸的过程中也发现,大的降雨事件过后,土壤呼吸会受到明显的抑制。

而有些研究者观察到的情况与以上恰恰相反, Medina 和 Zelwer^[12]观察到, 在热带落叶林的干季, 零星降雨的 1~2d 内, 土壤中产生的 CO_2 会有所增加; 在 Pawnee 矮草草原, Clark 和 Clieman^[13]发现在一场大的降雨过程中, CO_2 的排放量增加了几倍 ($1.02\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 增加到 $13.38\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$); 与此类似, Holt 等^[14]在澳大利亚昆士兰州北部发现, 在旱季, 大的降雨过后, 土壤 CO_2 排放量较降雨之前增加幅度达 300%。

从以上可以看出, 大气降水对土壤呼吸的影响结果是因时、因地而异。在湿润的生态系统或有干湿交替季节的生态系统中比较湿润的季节, 降水事件对土壤呼吸可能会产生明显的抑制现象; 而在干旱的生态系统或有干湿交替季节的生态系统中比较干旱的季节里, 降水事件可能会强烈地激发土壤呼吸。由于目前专门系统地研究大气降水的短期过程对土壤呼吸影响很少, 有关降水事件对土壤呼吸影响的机制还不是很清楚, 现将文献当中的解释归纳如下:

(1) 替代效应 大气降水沿着土壤孔隙下渗或侧渗, 取代土壤孔隙中原先空气所占据的位置, 包括 CO_2 等在内的气体在短时间内从土壤中迅速排出, Anderson^[15]、Orchard 和 Cook^[16]认为这是造成土壤 CO_2 排放量在旱季的雨后迅速增加的一个短时效应(1h 内)。

(2) 阻滞效应 Cavelier 和 Peñala^[9]认为, 水分取代了土壤中 CO_2 占据的位置的同时也使土壤的通透性变差, CO_2 在土壤中的扩散阻力因此增大, 导致雨后实际测定的土壤 CO_2 排放量减少。Rochette 等^[17]指出, 在野外条件下, 降水对土壤中 CO_2 扩散的限制会对土壤 CO_2 排放量产生极为重要影响。

(3) 对微生物活动的刺激效应 降雨过后, 土壤中的水分会迅速增加, 这会促进微生物的活动^[18], 呼吸量因此迅速增大。Anderson^[15]、Orchard 和 Cook^[16]把降雨对微生物活动和土壤中可溶性有机碳分解的促进作用当作另外一个短时效应(1h)。

(4) 微生物生物量激增效应 Anderson^[15]、Orchard 和 Cook^[16]认为, 土壤中的微生物数量会在雨后激增, 这是造成雨后土壤中 CO_2 排放量增加的一个长时效应(1d 以内)。

降水对土壤呼吸的影响是一个极为复杂的过程, 在不同类型的生态系统中, 因为植被类型与覆盖状况不同、土壤理化性质不同、降水前土壤中的水分状况不同、微生物种类的构成不同、大气降水的特点不同, 等等, 大气降水对土壤呼吸的影响结果是不一样的。

2 水分量的变化对土壤呼吸的影响

植物和微生物的许多生命活动需要水分的参与, 所以, 水分对于植物和微生物来说, 是一个非常重要的环境因子。土壤呼吸是植物根系和土壤微生物生命活动的集中体现, 至于水分在土壤呼吸这一过程中所起的作用如何, 不同的研究者在各自特定条件下所得出的结果有着较大差异(表 1)。

有不少研究者曾尝试着将水分与土壤呼吸之间的关系数量化。虽然温度和水分都是与土壤 CO_2 排放量时间动态联系最为密切的因子, 但温度与土壤呼吸之间的关系似乎总是可以用一个指数函数来描述, 而描述水分量的变化对土壤呼吸之间关系的模型有很多, 且它们各不相同, 这些模型有线性的、对数的、二次方的等等^[11], 尽管这些模型有的能够很好地拟合特定条件下的数据, 但是这些模型都缺乏普适性。由此看来, 要将水分量的变化对土壤呼吸的影响精确量化还任重道远。

2.1 水分与土壤呼吸之间的关系难以定性和定量其可能有关的因素

(1) 水分的表示方法多, 取样标准不一致 在土壤呼吸与水分之间的关系研究中, 所用到的水分多数为土壤水分, 而土壤水分状况的表示方法通常有多种, 如质量含水量(又称重量含水量)、体积含水量、相对含水量、水分充填孔隙百分率、基质势、渗透指数、潜水位深度等等。因为这些水分指标各自表征的土壤水分特征的侧重点不同, 在研究土壤水分与土壤呼吸之间的关系时, 研究者往往根据具体的情况需要采用其中一项或几项指标。如, Oberauer 等^[30]用到的水分指标是潜水位深度; Keith 等^[18]采用的是质量含水量, 取样深度为 0~5、5~10、10~20cm, Davidson 等^[11]采用的是体积含水量和水势, 取样深度为 0~30cm 等等。由于大气降水是土壤水分最主要的来源, 也有在大的时空尺度上直接采用降水量作为衡量水分指标的, 如 Raich 和 Schlesinger^[2]用平均年降水量来研究土壤呼吸同水分之间的关系, 也有采用蒸散量作为水分指标的, 如 Brook 等^[19]用回归分析的方法对全球陆地生态系统生长季土壤中 CO_2 浓度梯度与气候因子之间进行研究, 认为实际蒸散率(AET)是表征土壤中 CO_2 浓度梯度最理想的参量。至于在土壤呼吸的研究中

采用那种水分指标作为参量比较好,目前还没有统一的认识,测量土壤水分时取样深度为多少也没有统一的标准,因此,采用不同的指标和不同的标准,不仅使土壤呼吸与土壤水分之间的关系难于定性及定量,而且也不便于不同研究者在不同地域、不同时间的研究的结果之间进行比较与整合。

表 1 土壤呼吸与水分量的变化之间的相关关系

Table 1 Correlations between soil respiration and water content

| 地点 Place | 生态系统或群落类型 Type of ecosystem or community | 土壤呼吸与水分的关系 Correlation between soil respiration and water content | 来源 Source |
|---|---|--|---|
| South Wisconsin, USA | Prairie, Corn (tilled), Corn (not tilled) | 正相关,但不显著 ^① , $R^2 = 0.04 \sim 0.20$, $P > 0.05$ | Wagai 等 ^[19] |
| Eastern Washington, USA | Arid Grassland | 正相关,暮春、初夏极显著 ^② , $R^2 = 0.83$, $P < 0.01$ | Wildung 等 ^[20] |
| Florida, USA | Slash Pine Plantation | 无明显关系 ^③ | Fang 等 ^[3] |
| Maine, USA | Northern Hardwood Forests | 区域水平上无显著关系 ^④ | Simmons 等 ^[21] |
| Massachusetts, USA | Temperate Mixed Hardwood Forest | 8、9月正相关 ^⑤ , $R^2 = 0.48$, $P < 0.05$; 其余月份负相关 ^⑥ , $R^2 = 0.22$, $P < 0.01$ 与凋落物层水分正相关 ^⑦ , $R^2 = 0.70$, $P < 0.01$; 与土壤水分无明显关系 | Davidson 等 ^[22] |
| Skogaby, Sweden | Norway Spruce Stand Deforestation, | | Gärdenärs ^[23] |
| Southern Alps, Italy | Grassland use, Subsequent Norway spruce afforestation | 与土壤水分无明显关系 ^⑧ , $P > 0.1$ | Thuille 等 ^[24] |
| Schlewig-Holstein, Germany | Agroecosystem | 正相关 ^⑩ , $R^2 = 0.51$, $S = 0.56$ | Kutesch and Kappen ^[25] |
| Pará State, Brazil | Forest | 负相关 ^⑩ , $R^2 = 0.31$ (水势); $R^2 = 0.31$ (体积含水量) ^⑫ , $p < 0.01$ | Davidson 等 ^[11] |
| | Pasture | 负相关 ^⑬ , $R^2 = 0.62$ (水势) ^⑭ , $R^2 = 0.54$ (体积含水量) ^⑮ , $p < 0.01$ | |
| Xilin River Basin, China | <i>Leymus Chinensis</i> Grassland | 正相关 ^⑩ , $R^2 = 0.2547$ | 李凌浩等 ^[26] Li <i>et al.</i> |
| Xilin River Basin, China | <i>Stipa Grandis</i> Steppe | 与土壤水分的常用对数正相关 ^⑰ , $R = 0.92$, $p < 0.01$ | 陈四清等 ^[27] Chen <i>et al.</i> |
| The east mid- subtropical zone, China | <i>Phyllostachys</i> <i>pubescens</i> forest <i>Camellia sinensis</i> = plantation | 正相关 ^⑱ , $R = 0.46$, $p < 0.05$ 无明显关系 ^⑲ 正相关 ^⑳ $R = 0.54$, $p < 0.01$ | 黄承才等 ^[28] Huang <i>et al.</i> |
| North California, USA | Yong ponderosa pine plantation | 当体积含水量 $<19\%$ 时正相关 ^㉑ , $R^2 = 0.54$, $p \approx 0$; 当体积含水量 $>19\%$ 时 负相关 ^㉒ , $R^2 = 0.74$, $p \approx 0$ | Xu and Qi ^[29] |

* 土壤呼吸与水分的关系栏中水分表示方式未加说明的为质量含水量 If not especially emphasized in the column of correlation between soil respiration and water content, water content is gravimetric

①Positive, but not significant; ②Positive, very significant in late spring and early summer; ③No significant correlation; ④No significant correlation in local region; ⑤Positive in Aug. and Sep.; ⑥Negative in other months; ⑦Positive with litter-fall moisture; ⑧No significant correlation with soil moisture; ⑨No significant correlation; ⑩Positive; ⑪Negative; ⑫Volumetric water content; ⑬Negative; ⑭Matricial potential; ⑮Volumetric water content; ⑯Positive; ⑰Positive with logarithm of soil moisture; ⑱Positive; ⑲Not significant; ⑳Positive; ㉑Positive when soil moisture $< 19\%$; ㉒Negative when soil moisture $> 19\%$

万方数据

(2) 实验中水分在特定范围或在较小范围内变化对土壤呼吸的影响不显著 Kucera 和 Kirkham^[32]指

出,只有在土壤水分达到土壤微生物永久性萎蔫点或者超过了田间持水力的情况下,土壤 CO_2 释放量才会减少。如果所观测到的水分的变化没有超出极端范围,不足以影响微生物与植物根系的活动,则难以侦测出水分对土壤呼吸的影响。此外,实验中观察到的水分变化范围如果太小,土壤呼吸受水分变化的影响也可能被其他因子的影响或系统误差所掩盖。

(3) 参与影响的因素多,影响机制复杂 能够对土壤呼吸产生影响的因子有很多,其中包括温度、水分、近地面大气环流状况、土壤孔隙度、土壤养分、植物和微生物的生物多样性等等,而且,这些因素往往又是相互作用、相互影响、共同对土壤呼吸起作用。在不同的地点、不同的时段以及不同的时空尺度上,居于主导地位的因素可能不一样,而且,当土壤的湿度不同时,影响和决定土壤呼吸的机制也会有所变化。因此,水分因子的潜在影响也就很难显现出来,或者,在这种情况下,水分对土壤呼吸的影响难以用一个简单的方程来描述。

2.2 几种水分对土壤呼吸影响的机制

(1) 土壤溶解性有机质的变化 土壤中溶解性有机 C 是土壤微生物活动能量的主要来源^[11],土壤水分的变化可能会使土壤溶液中溶解的有机碳总量发生变化,当土壤水分含量过低,土壤溶液中可溶性有机 C 的扩散受到妨碍,此时的细菌等微生物因而处于饥饿环境之中。Linn 和 Doran^[33]将水分低于某一最适状态时土壤水膜上可溶性有机 C 的限制归结为土壤呼吸量下降的原因。

(2) 植物和微生物能量的分配 当土壤水分含量发生变化时,植物和微生物会适当调整能量的用途。例如,一旦土壤水势降低,土壤微生物为了防止发生萎蔫现象,就会将能量转移到生产适当的溶质上去^[34],从而减少 CO_2 的产生。

(3) 对土壤通透性、植物根系与微生物活动的影响 土壤水分含量的高低对土壤孔隙的通透性有很大影响, O_2 是植物根系和土壤微生物进行有氧呼吸的必要条件,过高的土壤含水量会限制土壤中的 O_2 的扩散^[33, 35~38],此时土壤处于嫌气状态,植物根系和好氧微生物的活动受到抑制,土壤有机质的分解速率降低,土壤中产生的 CO_2 减少。Oberbauer 等^[30]发现,在北极苔原,当潜水位下降至水平面以下,土壤的通气状况得到改良时,土壤呼吸量随着潜水位的下降而增加。如人们对沼泽、泥碳地和其他类型过湿地的排水,往往会引起土壤呼吸量的增加,其道理也就在此。

对土壤呼吸来说,最优的土壤水分状况通常是接近最大田间持水力,因为此时土壤中的大孔隙多数被空气所充填,这有利于 O_2 的扩散^[11],而且小孔隙的空间大多被水分所占据,便于可溶性基质进行扩散;当土壤处于过干或过湿状态时,土壤呼吸会受到抑制^[32, 39]。

3 问题与展望

土壤呼吸是个非常复杂的生态学过程,深刻了解和充分认识水分对土壤呼吸的影响,对揭示和掌握土壤呼吸的规律有着极为重要的意义。虽然人们在水分与土壤呼吸的研究方面已经做了大量的工作,但是下面的有关工作还有待开展和完善:

(1) 水分对根系呼吸和土壤微生物呼吸分别产生的影响 植物根系呼吸与土壤微生物呼吸都是土壤呼吸的重要内容, Gullledge 和 Schimel^[40]认为,这两者对水分变化有着不同的反应,但是,迄今为止,还十分缺乏这方面的直接验证。区分水分对植物根系呼吸的影响和对微生物的影响,对于弄清水分影响土壤呼吸的机理将有很大的帮助。

(2) 全球变化后水分格局的变化对全球土壤呼吸格局的潜在影响 在过去的几十年里全球的降水格局已经发生了很大的变化,北半球中纬度地区降雨量增大,亚热带地区降水量下降,南半球的降水量均增大^[6];随着温度的升高,高纬度地区和高寒地区的冻土层的深度也会增加,这会使地下水和土壤水分的分布深度发生变化。研究全球变化后土壤呼吸对水分格局变化的响应对于预测陆地生态系统功能变迁有重要意义。

(3) 人类活动通过改变土壤水分状况而对土壤释放 CO_2 的贡献率 人类的许多活动都可以直接和间接地改变土壤水分状况,进而对土壤碳呼吸产生影响,如间接方式有砍伐森林、开垦土地、放牧、割草等,这些活动使地表植被和土壤结构发生很大的变化,土壤水分的循环和运动会因此受到较大的影响;直接改

变土壤水分状况的方式主要有人工降水、灌溉、排水等。研究人类活动通过改变土壤水分状况而对土壤释放 CO₂ 所产生的影响,将有助于人们在利用自然资源的过程中调节和控制自身的行动,达到与自然和谐共处的目的。

References:

- [1] Singh J S and Gupta S R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The Botanical Review*, 1977, **43**: 449~528.
- [2] Raich J W and Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, **44(B)**: 81~99.
- [3] Fang C, Moncrieff J B, Gholz H L, *et al.* Soil CO₂ efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant and Soil*, 1998, **205**: 135~146.
- [4] Schlesinger W S and Cleve K V. Relationships between CO₂ evolution from soil, substrate temperature, and substrate moisture in four mature forest types in interior Alaska. *Can. J. For. Res.*, 1985, **15**: 97~106.
- [5] Thierron V and Laudelout H. Contribution of root respiration to total CO₂ efflux from the soil of a deciduous forest. *Can. J. For. Res.*, 1996, **26**: 1142~1148.
- [6] Houghton J T, Jenkins G J and Ephraums J J. Climate change: The IPCC scientific assessments. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- [7] Billings W D. Carbon balance of Alaskan tundra and taiga ecosystems: past, present and future. *Quat. Sci. Rev.*, 1987, **6**: 165~177.
- [8] Gupta S R and Singh J S. Soil respiration in a tropical grassland. *Soil Biol. Biochem.*, 1981, **13**: 261~268.
- [9] Kursar T A. Elevation of soil respiration and soil CO₂ concentration in a low land moist forest in Panama. *Plant and Soil*, 1989, **113**: 21~29.
- [10] Cavelier J, and Peñuela M C. Soil respiration in the cloud forest and dry deciduous forest of Serrania de Macuria, Colombia. *Biotropica*, 1990, **22(4)**: 346~352.
- [11] Davidson E A, Verchot L V, Cattáneo J H, *et al.* Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biochemistry*, 2000, **48**: 53~69.
- [12] Medina E, and Zelwer M. Soil respiration in tropical plant communities. In: P. M. Golley and F. B. Golley, Eds. *Proceedings of the second international symposium of tropical ecology*. Athens, Georgia: University of Georgia Press, 1972. 245~269.
- [13] Clark F E, Coleman D C. Secondary productivity below ground in Pawnee grassland. US/IBP *Grassland Biome Tech. Rep. No. 169*. Colorado state Univ., Fort Collins, 1972. 23.
- [14] Holt J A, Hodgen M J, Lamb D. Soil respiration in the seasonally dry tropics near Townsville, North Queensland. *Australian Journal of Soil Research*, 1990, **28(5)**: 737~745.
- [15] Anderson, J M. Carbon dioxide evolution from two temperate deciduous woodland soils. *Journal of Applied Ecology*, 1973, **10**: 361~375.
- [16] Orchard V A and Cook. F J. Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry*, 1983, **22**: 153~160.
- [17] Rochette P, Desjardins R L, and Pattey E. Spatial and temporal variability of soil respiration in agricultural fields. *Can. J. For. Sci.*, 1991, **71**: 189~196.
- [18] Keith H, Jacobsen K L and Raison R J. Effects of soil phosphorus availability, temperature and moisture on soil respiration in *Eucalytus pauciflora* forest. *Plant and Soil*, 1997, **190**: 127~141.
- [19] Wagai R, Brye K R, Gower S T, *et al.* Land use and environmental factors influencing soil surface CO₂ Flux and microbial biomass in natural and managed ecosystems in Southern Wisconsin. *Soil Bio. Biochem.*, 1998, **30(12)**: 1501~1509.
- [20] Wildung R E, Garland T R and Buschom R L. The interdependent effect of soil respiration rate and plant root decomposition in arid grassland soils. *Soil Bio. Biochem.*, 1975, **7**: 373~378.
- [21] Simmons J A., Fernandez I J, Briggs R D, *et al.* Forest floor carbon pools and fluxes along a regional climate gradient in the USA. *Forest Ecology and Management*, 1996, **84**: 81~95.
- [22] Davidson E A., Belk E and Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors

- controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 1998, **4**: 217~227.
- [23] Gårdenäs A I. Soil respiration fluxes measured along a hydrological gradient in a Norway spruce stand in south Sweden (Skogaby). *Plant and Soil*, 2000, **221**: 273~280.
- [24] Thuille A, Buchmann N and Schulze E. Carbon stocks and soil respiration rates during deforestation grassland use and subsequent Norway spruce afforestation in Southern Alps, Italy. *Tree Physiology*, 2000, **20**: 849~857.
- [25] Kutesch W L and Kappen L. Aspects of carbon and nitrogen cycling in soils of Bornhöved Lake district. II. Modelling the influence of temperature increase on soil respiration and organic carbon content in arable soils under different managements. *Biogeochemistry*, 1997, **39**: 207~224.
- [26] Li L H, Wang Q B, Bai Y F, *et al.* Soil respiration of *Leymus Chinensis* grassland stand in the Xilin River Basin as affected by over-grazing and climate. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2000, **24**: 680~686.
- [27] Chen S Q, Cui X Y, Zhou G S, *et al.* Study on the CO₂-release rate of soil respiration and litter decomposition in *stipa grandis* steppe in Xilin River Basin, Inner Mongolia, *Acta Botanica Sinica*, 1999, **41**: 645~650.
- [28] Huang C C, Ge Y, Chang J, *et al.* Studies on the soil respiration of three woody plant communities in the East Mid-subtropical Zone, China. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(3): 324~328.
- [29] Xu M, and Qi Y. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology*, 2001, **7**: 667~677.
- [30] Oberbauer S F, Gillespie C T, Cheng W, *et al.* Environmental effects on CO₂ efflux from riparian tundra in the northern foothills of the Brooks Range, Alaska, U. S. A. *Oecologia*, 1992, **92**: 568~577.
- [31] Brook G A, Folkoff M E and Box E O. A world model of soil carbon dioxide, Earth Surface Process and Landforms. New York: Springer-Verlag, 1983, **8**: 79~88.
- [32] Kucera C L and Kirkham D R. Soil respiration studies in tall grass prairie in Missouri. *Ecology*, 1971, **52**: 912~915.
- [33] Linn D M and Doran J W. Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1984, **48**: 1267~1272.
- [34] Rosacker L L, and Kieff T L. biomass and adenylate energy charge of a grassland soil during drying. *Soil Biology and Biochemistry*, 1990, **22**: 1121~1127.
- [35] Doran J W, Mielk I N and Power J F. Microbial activity as regulated by soil water-filled pore space. In: *Ecology of soil microorganisms in the microhabitat environments*. Transactions of the 14th Int. Congress of soil Sci., 1991. Symposium III-3: 94~99.
- [36] Skopp J, Jawson M D and Doran D W. Steady-state aerobic microbial activity as a function of soil water content. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1990, **54**: 1619~1625.
- [37] Papendick R I and Campbell G S. Theory and measurement of water potential. In: Parr J F, Gardner W R and Elliot L F, Eds. *water potential relations in soil Microbiology*. Soil Science Society of America Special Publications Number 9: 1-22, Madison, WI, U. S. A., 1981.
- [38] Davidson E A, Belk E and Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 1998, **4**: 217~227.
- [39] Edwards N T. Effects of temperature and moisture on carbon dioxide evolution in a mixed deciduous forest floor. *Soil Sci. Am. Pro.*, 1975, **39**: 361~365.
- [40] Gullledge J and Schimel J P. Controls on soil carbon dioxide and methane fluxes in a variety of Taiga Forest stands in Interior Alaska. *Ecosystems*, 2000, **3**: 269~282.

参考文献:

- [26] 李凌浩, 王其兵, 白永飞, 等. 锡林河流域羊草草原群落土壤呼吸及其影响因子的研究. *植物生态学报*, 2000, **24**: 680~686.
- [27] 陈四清, 崔骁勇, 周广胜, 等. 内蒙古锡林河流域大针茅草原土壤呼吸和凋落物分解的 CO₂ 排放速率研究. *植物学报*, 1999, **41**: 645~650.
- [28] 黄承才, 葛滢, 常杰, 等. 中亚热带东部三种主要木本群落土壤呼吸的研究. *生态学报*, 1999, **19**(3): 324~328.