

土壤呼吸对温度升高的适应

陈全胜¹, 李凌浩¹, 韩兴国^{1*}, 董云社², 王智平¹, 熊小刚¹, 阎志丹¹

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

摘要: 土壤呼吸是陆地生态系统碳循环的重要环节之一, 其对温度升高的敏感程度在相当大的程度上决定着全球气候变化与碳循环之间的反馈关系。土壤呼吸对温度升高的适应是个比较普遍的现象, 其表现形式主要为随着温度的持续升高和升温时间的延长, 土壤呼吸对温度升高反应的敏感程度下降。产生这一现象的机制包括影响因子主导地位的转移和温度以外其他因子的协同变化。土壤呼吸对温度升高的适应可以视为碳循环对全球变暖的负反馈效应, 它可能会在一定程度上缓和陆地生态系统对全球气候系统之间的耦合作用, 并且导致土壤呼吸对全球温度升高响应的时空差异。由于目前生态系统模型多数没有考虑土壤呼吸的对温度升高的适应性, 而采用统一的 Q_{10} 值, 其对未来土壤呼吸和未来气候变化幅度的预测可能存在偏差。

关键词: 土壤 CO_2 排放; 全球变暖; 气候变化; Q_{10} ; 温度敏感性; 反馈效应

Acclimatization of soil respiration to warming

CHEN Quan-Sheng¹, LI Ling-Hao¹, HAN Xing-Guo^{1*}, DONG Yun-She², WANG Zhi-Ping¹, XIONG Xiao-Gang¹, YAN Zhi-Dan¹ (1. *Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*; 2. *Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2649~2655.

Abstract: Soil respiration is an important component of carbon cycle of terrestrial ecosystem, and is usually driven by temperature. Feedback between carbon cycle and global climate change is mostly determined by the sensitivity of soil respiration to warming. The sensitivity of soil respiration to warming declines when temperature continually increases, or warming keeps much longer, which is a common phenomenon known as acclimatization. Main mechanisms involve transfer between dominant factors and change of other factors with temperature. There are many factors other than temperature that could impose different effects on soil respiration under certain temperatures, such as water content, soil nutrient, roots, soil microorganism, etc., which could play dominant roles when temperature is high enough. Those factors usually change with temperature, e. g. when temperature increases or warming continues for a prolonged time, soil might become dryer, labile carbon might be decreased, activity of enzyme related to respiration of soil microorganism and roots might be reduced, allocation of photosynthetic production to belowground might be depressed. Acclimatization of soil respiration is a negative feedback of carbon cycle to global warming, which could mitigate the coupling of terrestrial ecosystem and global climate, i. e., CO_2 efflux from soil stimulated by warming would be restricted by the acclimatization in some degree. Because of acclimatization of soil respiration to warming, CO_2 flux from soil responding to global climate change is likely to be complex and highly variable spatially and temporally. Modeling is a necessary approach for predicting or simulating how ecosystem responds to climate change, but most of the currently used models do not take into account of the sensitivity of soil respiration to temperature. A fixed Q_{10} might result in large errors or biases when predicting CO_2 flux from soil and future climate conditions.

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目(30330150); 中国科学院知识创新工程重大资助项目(KZCX1-SW-01-04, KSCX1-08-03); 国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000018603, G1999043407)

收稿日期: 2004-03-04; **修订日期:** 2004-09-15

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和全球变化方面的研究。

*** 通讯作者** Author for correspondance. E-mail: xghan@ns. ibcas. ac. cn

Foundation item: National Natural science Foundation of China(No. 30330150); CAS Project of Knowledge Innovation Program(No. KZCX1-SW-01-04, No. KSCX1-08-03); National Key Basic Research Special Foundation Project(No. G20000018603, No. G1999043407)

Received date: 2004-03-04; **Accepted date:** 2004-09-15

Biography: CHEN Quan-sheng, Ph D., mainly engaged in biogeochemistry and global change.

Key words: soil CO₂ efflux; global warming; climate change; Q_{10} ; sensitivity to temperature; feedback effect

文章编号: 1000-0933(2004)11-2649-07 中图分类号: S154.1, P461, Q142.3 文献标识码: A

全球变暖是全球气候变化的主要趋势之一。自19世纪后期开始,由于化石燃料的燃烧和土地利用的变化,大气中的CO₂等温室气体浓度在持续增加,受其影响,地表气温已经升高了0.4~0.8℃^[1],而且,这一趋势还将延续下去。IPCC根据最新的气候模型预测,到2100年左右,地球表面的温度将平均上升1.4~5.8℃,在高纬度地区的上升幅度甚至可能更大^[1]。温度是调节和控制许多生态学过程的关键因素。由于很多生物地球化学过程与气候变化之间存在着反馈关系,它们对温度变化响应的研究就显得尤为重要。尽管有关这方面的文献已经不少,可是,关于整个生态系统对全球变暖的响应,人们的理解仍然非常有限^[2]。虽然人们已经知道,陆地生态系统碳循环的多个环节直接或间接地受温度调控,这些环节与全球变暖之间的反馈作用对未来气候的变化可能会起到举足轻重的作用^[3,4];同时,陆地生态系统在碳循环方面的源汇功能也会在很大程度上取决于这一反馈关系,但是,由于对陆地生态系统过程理解的不足,到现在为止,仍然不清楚地球系统这种反馈的趋势和强度^[5]。按照京都协议的要求,陆地生态系统与大气之间的碳素交换是需要精确估计的过程之一^[6]。土壤呼吸是陆地生态系统碳循环的重要环节,是陆地生态系统将碳素以CO₂形式归还到大气的主要途径。对于土壤呼吸来说,温度是其主要驱动因子之一,探讨土壤呼吸对温度变化的响应强度及其机制,对于了解未来气候变化的趋势和陆地生态系统在碳循环方面的源汇功能,揭示失踪的碳汇之谜无疑有着非常重要的意义。

1 土壤呼吸对温度升高的适应性现象

过去的许多研究表明,温度升高一般会促进土壤CO₂的排放^[7~18],这是碳循环与全球变暖之间的一个正反馈效应^[3,5,9,14,19,20]。通常,人们采用经验参数 Q_{10} 值,即温度每升高10℃土壤呼吸速率的变化比率,来表示土壤呼吸对温度变化的反应强度,这就是土壤呼吸的温度敏感性^[21],或称土壤呼吸对温度的依赖性^[19]。Boone等^[22]认为,土壤呼吸的温度敏感性在相当大的程度上决定着全球气候变暖对从土壤到大气的CO₂净释放的影响程度。尽管许多生态学模型采用了单一固定的 Q_{10} 值^[23~25],但实际上,有证据表明,土壤呼吸对温度变化的反应并不是一成不变的,在不同的环境条件下,土壤呼吸往往具有不同的温度敏感性。随着温度的升高或增温时间的延长,土壤呼吸速率的增长幅度往往下降甚至停止,其对温度变化的敏感程度降低,表现出所谓的温度适应性(Acclimatization)^[26],齐晔等^[27]又将其称为土壤呼吸的温度饱和性。

1.1 温度升高的情况

虽然土壤呼吸的温度敏感性是反映土壤呼吸与温度之间关系的一种量度,但其本身也是依赖于温度的。Kirschbaum^[14]总结了不同实验室的研究结果,发现所报道的土壤呼吸温度敏感性在低温下都非常高,而在高温下却较为平稳,温度在20℃以上时的 Q_{10} 值一般在2左右,0℃时的 Q_{10} 值却能够高于8。许多野外观测也注意到不同的温度环境下土壤呼吸的温度敏感性,例如Keith等^[28]在对澳大利亚堪培拉以西的一个桉树林的土壤呼吸研究过程中注意到,在没有受到水分限制的条件下,温度高于10℃时得到的 Q_{10} 值为1.4,温度低于10℃时得到的 Q_{10} 为3.1;Davidson等^[29]对北美硬木林的研究过程中发现,温度低的Hemlock群落具有较高的 Q_{10} 值。Luo等^[30]通过对北美高草原的控制加热对比实验研究的结果是,没有加温的实验点的 Q_{10} 值显著高于加温的实验点的 Q_{10} 值。通过对Sorø附近的Zealand岛上山毛榉林的研究,Janssens和Pileggaard^[31]发现土壤呼吸的温度敏感性有着显著的季节变化,且冬季的 Q_{10} (16)要远高于夏季(4.3)。Xu和Qi^[32]研究Sierra Nevada森林的土壤呼吸时也发现,土壤呼吸的温度敏感性在夏季最低,在冬季最高。

1.2 长期增温的情况

一般,短期的升温往往会强烈促进土壤呼吸,但随着增温时间的延长,土壤呼吸对温度变化响应的敏感程度也会下降,升高温度对土壤呼吸速率的影响不大。例如,Rustad等^[2]对涉及苔原、森林、草原等32个生态系统的长期升温实验表明,在早期的3a里,温度变化与土壤呼吸速率之间的关系表现为强烈的正相关,但到了第4年和第5年,温度升高对土壤呼吸的影响不显著。Melillo等^[33]对美国Massachusetts一个硬木林的10a升温实验研究中,在前6a里,升温平均能导致28%的土壤呼吸增长量,在后4a里,升温对土壤呼吸的刺激作用显著降低,到了第10年,升温点的土壤呼吸量甚至同对照点之间没有显著差别。更有甚者,Peterjohn等^[34]对一硬木林的实验研究中,在第1年里,温度升高能促进土壤呼吸的增加,相对于对照点,升温能增加40%的土壤呼吸量。一年刚过,升温点的土壤呼吸速率就出现了显著下降。Lin等^[35]对花旗松林(Douglas-fir forest)、Rustad等^[36]对云杉林(Spruce fir forest)和McHale等^[37]对硬木林(Hardwood forest)的研究结果也都表现出了与上述实验类似的特点。

2 土壤呼吸对温度升高产生适应现象的机制

从以上现象来看,由于土壤呼吸温度适应性的存在,土壤呼吸与温度之间的正反馈关系在一定程度上受到了制约。产生这一现象的机制有很多概括起来,不外乎因子主导地位的转移和温度以外其他因子的协同变化。

2.1 主导因子的变化

除了温度之外,对土壤呼吸能够产生影响的因子有多种,其中包括水分、土壤养分、光照、生物条件等,这些因子在一定条件下可以调控土壤呼吸对温度变化反应的敏感程度^[38]。在温度较低的情况下,对于植物根系和土壤微生物的活动来说,温度是限制因子。随着温度的升高,温度的限制逐渐得到解除,植物根系和微生物的活性随温度上升到一定程度后,其他因子则有可能转而成为主导因子或限制性因子,植物根系和微生物需要作出必要的生理调整,从而对温度的效应产生限制、修饰或掩盖作用^[17],使土壤呼吸的温度敏感程度降低,导致土壤呼吸温度适应现象的产生。例如,陈全胜等^[18, 39]的研究结果和Qi等^[21]的研究结果都表明,水分能对有些地区土壤呼吸的温度敏感性产生重要影响。Xu和Qi^[32]、Kutsch和Kappen^[40]也认为他们研究中 Q_{10} 的季节变化很大程度上是由于水分变化所引起的。

2.2 温度与其他因子的协同变化

温度升高还可能促使其他因子的变化,进而导致土壤呼吸温度敏感性的降低。

(1)温度升高会促进植物的蒸腾与土壤水分的蒸发 尽管有些研究预测,随着地球表面温度升高,全球降水也会增加,但全球多数地方夏季的土壤水分预计会有所下降,在中高纬度地区更是如此。一方面,高纬度地区增加的降水主要集中在冬季^[41, 42],由于增加的降水多以径流的方式流失,所以降水的增加无益于夏季的土壤湿度。另一方面,由于夏季的温度的升高会带来蒸发和蒸腾的加剧,因此,一些模型估测,全球变暖会导致夏季土壤干燥度的增大^[41, 42]。由于过高或过低的水分状况都能限制温度对土壤呼吸的作用^[43],土壤水分的变化自然会影响到土壤呼吸对温度升高响应的敏感程度,并在一定条件下导致土壤呼吸对温度升高的适应。

(2)土壤呼吸基质数量和质量的改变 土壤碳库不同组份的分解对温度的敏感程度不一致^[33]。例如,糖类比较容易被微生物作为能量来源,是土壤碳库中比较活跃的部分;而具有环状结构的芳香族物质往往很难被微生物利用,是土壤碳库中比较迟钝的部分。一些研究表明,在温度升高的初期,土壤微生物呼吸因为温度升高的刺激而耗竭大量活性较大的碳(Labile C)^[44, 45],一旦土壤中这些易于分解的活性较大的碳被分解掉,随着温度的进一步升高或升温时间的延长,土壤微生物获取基质困难,从而就可能出现土壤呼吸对温度升高响应迟钝的情况^[2]。一些研究表明,用于快速周转的碳一旦耗竭,土壤呼吸对温度变化将不再敏感^[46]。这也是土壤呼吸对温度升高的反应还存在许多不确定性的原因之一^[47]。因此,土壤碳库,尤其是活性碳库的存量在很大程度上影响着温度对土壤呼吸的效应。

(3)温度升高促进活性碳库向钝性或缓性(保护性)碳库转移 这是促使土壤中活性碳源减少的另一途径。通常,土壤碳库由连续的处于不同状态的有机质所组成^[48],而且具有等级结构的土壤团聚体(团粒结构)也往往具有不同的稳定程度,也就是说,土壤中的碳一般具有不同的物理或化学稳定性。这些具有不同稳定性的碳除了不断被微生物分解矿化之外,彼此之间还可以相互转化,在某种条件下,一旦不稳定状态向稳定状态转化的速度超过了稳定状态向不稳定状态转化的速度,土壤微生物可利用的活性碳源也会相应减少,进而导致土壤呼吸的温度敏感性降低。Thornley和Cannell^[49]通过模型模拟土壤碳的物理化学反应过程,结果显示,在温度升高的情况下,土壤呼吸在短期内虽然有所增加,但从长期来看,土壤碳的稳定性程度有所提高。

(4)温度升高一般也会促进氮的矿化作用^[2, 50~57] 例如,Melillo等^[33]的研究中,升温显著增加了土壤中氮素的矿化速率(10a共增加了41g/m²),但是并没有增加气态氮的丧失,也没有增加有机或无机氮的渗漏,这样,生态系统中可被生物利用的氮素就会有所增加。由于自然陆地生态系统一般是氮素限制的^[58],土壤中可利用氮素含量增加,C:N降低,植物获取氮素相对容易,植物向地下分配光合产物的比例便会相应减小,一方面,这直接导致了植物根系呼吸的降低,另一方面,植物根系分泌物的减少不仅限制了根际微生物进行呼吸作用的基质来源,而且根系分泌物对土壤有机碳分解的激发作用(Priming effect)也会有所降低。另外,受光合产物分配比例的影响,根系的伸长活动受到一定程度的抑制,其对土壤团聚体的机械破坏也相应减少,不利于受物理保护的土壤有机碳的释放。

(5)土壤呼吸的温度敏感性 不仅反映了生物的活性,同时,也在一定程度上表示参与呼吸活动的生物数量和多样性的变化。Schleser^[59]、Kirschbaum^[14]和Trumbore等^[60]曾将不同生态系统之间和不同温度条件下 Q_{10} 的差异部分归因于不同来源的土壤呼吸具有不同的温度敏感性;Boone等^[22]通过去除根系的方法证明了根系和根际微生物呼吸的 Q_{10} 要高于散土中的 Q_{10} 。由于土壤中的生命系统能够对环境变化进行自我调节,土壤呼吸不同来源对温度的敏感程度有差别,随着温度变化而变化的生物数量和多样性也可能导致土壤呼吸对温度升高适应现象的产生。另外,低温情况下,优势微生物的数量较少,丰富度较小,其对温度变化敏感,随着温度的升高,参与呼吸的微生物种类和数量也随之增加,这自然就会导致远比单个细胞对温度反应要高得多的 Q_{10} ^[31]。在温度较高时,对土壤呼吸有贡献的微生物的数量和丰富度已经达到了一定程度,温度的变化对它们再难以产生显著的影响,此时也会出现较低的土壤呼吸温度敏感性。

(6)与呼吸作用有关的酶的活性的变化:土壤呼吸的主要组成部分为植物根系呼吸和土壤微生物呼吸。无论哪一种呼吸,其本质仍然是万种数据化反应,是生命活动的形式和表现,其对温度的反应必然存在一个相对最适范围。在较高温度情况下,如果一些与生物呼吸作用有关的酶的活性有所降低或者被高温杀死^[31, 61],那么,土壤呼吸对温度变化的敏感程度将会下降。

3 土壤呼吸的温度适应性对碳循环产生的影响

3.1 缓和陆地生态系统的碳循环同全球气候变化之间的耦合作用

精确估测生态系统过程对全球变化的贡献对于预测未来环境变化非常必要。目前,有许多的模型都估测了碳循环对全球变化的响应。基于碳循环与全球变暖的正反馈效应的模拟结果表明,到2050年左右,土壤呼吸释放的 CO_2 开始超过陆地植被固定的 CO_2 ,陆地生态系统就会由原来微弱的净碳汇转变为一个强烈的净碳源,在全球变暖的驱动下,陆地生态系统土壤碳贮量减少^[5, 47]。 Q_{10} 模型(指数模型)被广泛应用于拟合或预测土壤呼吸对温度变化的反应上^[21, 31, 62~64]。如果目前全球的土壤呼吸速率为 68 Pg C/a ^[9],不考虑土壤呼吸的对温度升高的适应性,采用TEM模型中的 Q_{10} ($Q_{10}=2$)^[65],且未来100a内升高的温度按照IPCC所预测的最高温度 5.8°C 计算^[1],那么, Q_{10} 模型预测结果表明,到2100年左右,通过土壤呼吸,陆地生态系统的碳素损失将超过 100 Pg C/a (图1)。目前,通过化石燃料的燃烧,每年排放到大气中的 CO_2 为 5.4 Pg C/a 左右,通过土地利用变化每年排放到大气中的 CO_2 达 1.6 Pg C/a ^[66],可见, Q_{10} 模型预测的土壤呼吸增加值将远远超出当前人类活动所释放 CO_2 的总和。但是,由于土壤呼吸对温度升高的适应,在全球气候变暖之时,土壤呼吸的温度敏感性会有所降低,将来通过土壤所释放的 CO_2 的增加量可能会低于这一数值,也就是说,全球变暖所导致的土壤碳损失未必有预测的那么大。由于目前大尺度上对全球碳平衡的估测主要是通过模型算出的,而许多模型对植物和土壤的呼吸所采用的统一的 Q_{10} ,并没有反映土壤呼吸对温度升高的适应性,这也许是当前未探明的失踪的碳汇之谜所产生的原因之一吧。与此同时,全球变暖的速度也可能并不像一些研究者,如 Cox 等^[5]所预测的那样加速。Luo等^[30]认为,土壤呼吸对温度升高的适应性会在一定程度上缓和陆地生态系统对全球变暖的反馈效应。所以,在模拟和预测土壤呼吸对未来气候变化的响应时必须考虑土壤呼吸对温度升高的适应性,尤其是利用短期实验的结果来预测土壤呼吸的长期动态时更要如此,否则,便会使得出的结果存在较大的误差。

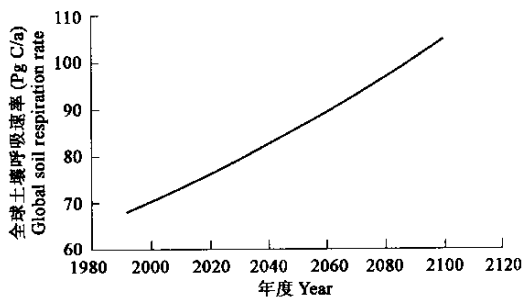


图1 不考虑对温度升高的适应性下全球土壤呼吸与气候变暖之间的关系

Fig. 1 Relationship between global soil respiration and climatic warming regardless of the acclimatization

3.2 导致土壤碳素排放对全球变暖反应的时空差异

一方面,由于土壤呼吸对温度升高适应性的存在和水分、土壤养分、光照和生物条件等在时空上分布的不均匀性,土壤呼吸温度敏感性势必有着时间和空间上的差异,这会导致土壤呼吸对全球变暖的反应产生时空差异^[2]。另一方面,全球气候变化在时间和空间上的不均一性也会在一定程度上影响土壤呼吸对全球变暖的响应。

从空间上来看,Schleser^[59]、Kirschbaum^[14]和Luo等^[30]都曾根据各自的实验结果推测,在高纬度寒冷地区生态系统的土壤呼吸对全球变暖的响应强度较大,如果这些地区土壤中有大量的有机碳^[67],并且,高纬度地区变暖的程度较高^[1],变暖势必造成高纬度生态系统的碳素大量释放到大气当中。实际上,有一些研究表明北方生态系统已经从碳汇转变成碳源^[68, 69]。比较而言,土壤含碳量较低、土壤水分过高或过低的地区容易出现土壤呼吸的温度适应性,所以,全球变暖对这些地区(如荒漠地区)土壤中碳素的释放的影响可能会相对小一些。

从时间上来看,许多陆地生态系统的温度和水分状况也存在着显著的季节变化,土壤呼吸对温度升高的适应往往会导致夏季土壤呼吸的温度敏感性低于冬季,这已被一些实验所证实^[31, 32, 40],因此,土壤呼吸对全球变暖的反应自然也就存在着季节差异,也就是说,全球变暖对冬季土壤呼吸的影响可能会比夏季大。

4 结语

土壤呼吸对温度升高适应的现象非常普遍。产生这一现象的原因主要包括主导因子地位的转变和影响因子之间的协同变化,这在一定程度上可以看作是碳循环对全球变暖的负反馈机制。土壤呼吸对温度升高的适应性可能会导致碳循环对全球变暖响应程度的时空差异。由于当前的生态学模型较少考虑土壤呼吸的这一特性,为了避免对陆地生态系统源汇功能及其空间分布状况的估计和对未来气候变化的预测所产生的偏差,今后在研究碳循环与气候变化的耦合作用时, Q_{10} 与其他因子之间的关系应当是重点研究的内容之一。

最后需要说明的是,由于一些负反馈机制的存在,土壤呼吸对温度升高的适应性可以部分减少因全球变暖的激发而增加的碳排放量,使气候变化与碳循环的耦合作用在一定程度上有所减弱,今后全球变暖的程度也许会出现一定程度的缓和,但这并不意味着全球变暖与土壤呼吸之间的关系可以忽略。因为,从目前的观察来看,几乎所有关于土壤呼吸温度敏感性的研究所得到的 Q_{10} 都高于1,这说明土壤呼吸与全球变暖之间的正反馈关系仍然处于主导地位,其对陆地生态系统的潜在影响还需要进一步研究。

步研究。

References:

[1] Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, *et al.*, editors. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.

[2] Rustad LE, Norby RJ, Mitchell MJ, *et al.* A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, **126**:543~562.

[3] Woodwell GM, Mackenzie FT, Houghton RA, *et al.* Biotic feedbacks in the warming of the earth. *Climatic Change*, 1998, **40**:495~518.

[4] Woodwell GM, Mackenzie FT. *Biotic Feedbacks in the Global Climatic System: Will the Warming Feed the Warming?* Oxford Univ. Press, 1995. 3~21.

[5] Cox PM, Betts RA, Jones CD, *et al.* Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedback in a coupled climate model. *Nature*, 2000. **408**:184~187.

[6] Valentini R, Matteucci G, Dolman AJ, *et al.* Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 2000. **404**:861~865.

[7] Schlesinger WH, Andrews JA. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 2000, **48**:7~20.

[8] Singh JS, Gupta SR. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The Botanical Review*, 1977, **43**:449~528.

[9] Raich JW, Schlesinger WH. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992. **44**(B):81~99.

[10] Huang CC, 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**:324~328.

[11] Li LH, Wang QB, Bai YF, *et al.* Soil respiration of *Leymus chinensis* grassland stand in the XilinRiver Basin as affected by over-grazing and climate. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2000. **24**:680~686.

[12] Liu S, Fang J, Makoto K. Soil respiration of mountainous temperate forests in Beijing, China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1998, **22**:119~126.

[13] Wu ZM, Zeng QB, Li YD, *et al.* A preliminary research on the carbon storage and CO₂ release of tropical forest soils in Jianfengling, Hainan Island, China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1997. **21**:416~423.

[14] Kirschbaum MUE. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology & Biochemistry*, 1995. **27**:753~760.

[15] Lloyd J A TJ. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994. **8**:315~323.

[16] Zhang Y, Li LH, Wang YF, *et al.* Comparison of Soil Respiration in Two Grass-Dominated Communities in the Xilin River Basin: Correlations and Controls. *Acta Botanica Sinica*, 2003, **45**(9):1024~1029.

[17] Chen QS, Li LH, Han XG, *et al.* Responses of soil respiration to temperature in eleven communities in Xilingol Grassland, Inner Mongolia. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2003. **27**(4):441~447.

[18] Chen QS, Li LH, Han XG, *et al.* Influence of temperature and soil moisture on soil respiration of a degraded steppe community in the Xilin River basin of Inner Mongolia. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2003,**27**(2):202~209.

[19] Fang C, Moncrieff JB. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, **33**:1551~1565.

[20] Lenton TM. Land and ocean carbon cycle feedback effects on global warming in a simple earth system model. *Tellus*, 2000, **52**(B):1159~1188.

[21] Qi Y, Xu M, Wu J. Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget; nonlinearity begets surprise. *Ecological Modeling*, 2002, **153**:131~142.

[22] Boone RD, Nadelhoffer KJ, Canary JD, *et al.* Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 1998, **396**:570~572.

[23] Fung IY, Tucker CJ, Prentice KC. Application of advanced very high resolution vegetation index to study atmosphere-biosphere exchange of CO₂. *Journal of Geophysical Research*, 1987,**92**:2999~3015.

[24] Kicklighter DW, Melillo JM, Peterjohn WT, *et al.* Aspects of spatial and temporal aggregation in estimating regional carbon dioxide fluxes from temperate forest soils. *Journal of Geophysical Research*, 1994, **99**:1303~1315.

[25] Xiao XMM, 万方数据, Kicklighter DW, *et al.* Transient climate change and net ecosystem production of the terrestrial biosphere. *Global Biogeochemical Cycles*, 1998,**12**:345~360.

- [26] Oechel WC, Vourlitis GL, Hastings SJ, *et al.* Acclimation of ecosystem CO₂ exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature*, 2000, **406**:978~981.
- [27] Qi Y, Tang J, Xu M. Biospheric models in global change research (Ⅱ): Respiration and decomposition. In: Wu J, Han X, Huang J eds. *Lectures in modern ecology (Ⅱ): from basic science to environmental issues*. Beijing: Chinese Scientific & Technological Press, 2002. 205~212.
- [28] Keith H, Jacobsen KL, Raison RJ. Effects of soil phosphorus availability, temperature and moisture on soil respiration in *Eucalyptus pauciflora* forest. *Plant and Soil*, 1997, **190**: 127~141.
- [29] Davidson EA, Belk E, Boone RD. 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.
- [30] Luo Y, Wan S, Hui D, *et al.* Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001, **413**: 622~625.
- [31] Janssens I, Pileggaard K. Large seasonal change in Q₁₀ of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology*, 2003, **9**: 911~918.
- [32] Xu M, Qi Y. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variation in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology*, 2001, **7**: 667~677.
- [33] Melillo JM, Steadler PA, Aber JD, *et al.* Soil warming and Carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, **298**(13): 2173~2176.
- [34] Peterjohn WT, Melillo JM, Steudler PA, *et al.* Responses of trace gas fluxes and N availability to experimentally elevated soil temperature. *Ecological Applications*, 1994, **4**: 617~625.
- [35] Lin G, Ehleringer JR, Rygielwicz PT, *et al.* Elevated CO₂ and temperature impacts on different components of soil CO₂ efflux in Douglas-fir terracosms. *Global Change Biology*, 1999, **5**: 157~168.
- [36] Rustad LE, Fernandez IJ. Experimental soil warming effects on CO₂ and CH₄ flux from a low elevation spruce-fir forest soil in Maine, USA. *Global Change Biology*, 1998, **4**(6):597~605.
- [37] McHale PJ, Mitchell MJ, Bowles FP. Soil warming in a northern hardwood forest; trace gas fluxes and leaf litter decomposition. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, **28**:1365~1372.
- [38] Chen QS, Li LH, Han XG, *et al.* Sensitivity of soil respiration to temperature. *Advances in Plant Sciences*, 2003, **5**:215~521.
- [39] Chen QS, Li LH, Han XG, *et al.* Temperature Sensitivity of Soil Respiration in Relation to Soil Moisture in 11 Communities of Typical Temperate Steppe in Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**: 831~836.
- [40] Kutsch WL, Kappen L. Aspects of carbon and nitrogen cycling in soils of the Bornhoved 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**:207~24.
- [41] Dai A, Wigley TML, Boville BA, *et al.* Climates of the 20th and 21st centuries simulated by the NCAR Climate System Mode. *Journal of Climate*, 2001, **14**:485~519.
- [42] Dai A, Meehl GA, Washington WM, *et al.* Ensemble simulation of 21st century climate changes: business as usual vs. CO₂ stabilization. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2001, **82**:2377~2388.
- [43] Zhang J. Effects of global climate change on C and N circulation in natural soils. *Scientia Geographica Sinica*, 1998, **18**:463~471.
- [44] Rastetter EB, McKane RB, Shaver GR, *et al.* Analysis of CO₂, temperature, and moisture effects on carbon storage in Alaskan arctic tundra using a general ecosystem model. In: Oechel WC, T. Callaghan, T. Gilmanov, *et al.* eds. *Global change and Arctic terrestrial ecosystems*. New York: Springer, 1997. 437~451.
- [45] Christensen TR, Johnasson S, Callaghan TV, *et al.* On the potential CO₂ release from tundra soils in a changing climate. *Application of Soil Ecology*, 1999, **11**:127~134.
- [46] Giardina CP, Ryan MG. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 2000, **404**: 858~861.
- [47] Jones CD, Cox PM. Constraints on the temperature sensitivity of global soil respiration from the observed interannual variability in atmospheric CO₂. *Atmospheric Science Letters*, 2001, **2**:166~172.
- [48] Carpenter SR. Decay of heterogeneous detritus: a general model. *Journal of Theoretical Biology*, 1981, **89**:539~547.
- [49] Thornley JHM, Cannell MGR. Soil carbon storage response to temperature: an Hypothesis. *Annal of Botany*, 2001, **87**:591~598.
- [50] Van Cleve K, Oliver LK, Schlentner P, *et al.* Productivity and nutrient cycling in taiga forest ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 1983, **13**:747~766.
- [51] Van Cleve K, Oechel WC, Hom JL. Response of black spruce (*Picea mariana*) ecosystems to soil temperature modifications in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, **20**:1530~1535.

[52] Emmer IM, Tietema A. Temperature-dependent nitrogen transformation in acid oak-beach forest litter in the Netherlands. *Plant and Soil*, 1990, **122**:193~196.

[53] Bonan GB, Van Cleve K. Soil temperature, nitrogen mineralization, and carbon source-sink relationships in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1991, **22**:629~639.

[54] Goncalves JLM, Caryle JC. Modeling the influence of moisture and temperature on net nitrogen mineralization in a forested sandy soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 1994, **26**:1557~1664.

[55] MacDonald NW, Zak DR, Pregitzer KS. Temperature effects on kinetics of microbial respiration and net nitrogen and sulfur mineralization. *Soil Science Society of America Journal*, 1995, **59**:233~240.

[56] Hobbie SE. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs*, 1996, **66**:503~522.

[57] Reich PB, Grigal DF, Aber JD, *et al.* Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology*, 1997, **78**:335~347.

[58] Vitousek PM, Aber J, Howarth RW, *et al.* Human alteration of the global nitrogen cycle: causes and consequences. *Ecological Applications*, 1997,**7**:737~750.

[59] Schleser GH. The response of CO₂ evolution from soils to global temperature changes. *Z. Natureforsch.*, 1982, **37**:287~291.

[60] Trumbore SE, Chadwick OA, Amundson R. Rapid exchange between soil carbon and atmospheric carbon dioxide driven by temperature change. *Science*, 1996, **272**:393~396.

[61] Fang C, Moncrieff JB. The dependence of soil efflux on temperature. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, **33**:155~165.

[62] Heimann M, Keeling CD, Tucker CJ. A three-dimensional model of atmospheric CO₂ transport based on observed winds: 3 seasonal cycle and synoptic timescale variations. In: Peterson DH. *Aspect of climatic variability in the Pacific and the Western Americas*, *Geophys. Monogr.*, no. 55. Washington D. C. : American Geophysical Union, 1989.

[63] Raich JW, Rastetter EB, Melillo JM, *et al.* Potential net primary productivity in South America: application of a global model. *Ecological Applications*, 1991, **1**:399~429.

[64] Schimel D, Melillo J, Tian H, *et al.* Contribution of increasing CO₂ and climate to carbon storage by ecosystems in the United States. *Science*, 2000,**287**:2004~2006.

[65] Raich JW, Rasteltter EB, Melillo JM, *et al.* Potential net primary productivity in south America: application of a global model. *Ecological Application*, 1991,**1**(4):399~429.

[66] Houghton RA, Skole DL. Carbon. In: Turner B L Clark WC, Kates R W, *et al.* *The Earth as Transformed by Human Action*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 393~408.

[67] Lal R, Levine E, Stewart BA, *et al.* Soil management and the greenhouse effect. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. , 1995.

[68] Parton WJ, Scurlock JMO, Ojima DS, *et al.* Impact of climate change on grassland production and soil carbon world wide. *Global Change Biology*, 1995,**1**:13~22.

[69] Oechel WC, Hastings SJ, Vourlitis G, *et al* Recent change of arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Nature*, 1993, **361**:520~523.

参考文献:

[10] 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**:324~328.

[11] 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.

[12] 刘绍辉, 方精云, 清田信. 北京山地温带森林的土壤呼吸. *植物生态学报*, 1998, **22**:119~126.

[13] 吴仲民, 曾庆波, 李意德, 等. 尖峰岭热带森林土壤C 储量和CO₂ 排放量的初步研究. *植物生态学报*, 1997, **21**:416~423.

[17] 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 等. 温带草原 11 个植物群落夏秋土壤呼吸对气温变化的响应. *植物生态学报*, 2003, **27**(4):441~447.

[18] 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 等. 水热条件对锡林河流域典型草原退化群落土壤呼吸的影响. *植物生态学报*, 2003, **27**(2):202~209.

[27] 齐晔, 唐剑武, 徐明. 全球变化研究中的生物圈模型(II):呼吸与分解. 见: 邬建国, 韩兴国, 黄建辉主编. 现代生态学讲座(二) 基础研究与环境问题. 北京: 中国科学技术出版社, 2002. 205~212.

[38] 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 等. 土壤呼吸的温度敏感性. *植物科学进展*, 2003, **5**:215~221.

[39] 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 等. 典型温带草原群落土壤呼吸温度敏感性与土壤水分的关系. *生态学报*, 2004, **24**: 831~836.

[43] 张金屯. 全球气候变化对自然土壤碳、氮循环的影响. *地理科学*, 1998, **18**:463~471.