

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第32卷 第15期 Vol.32 No.15 **2012**

中国生态学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 15 期

2012 年 8 月 (半月刊)

目 次

放牧对青藏高原东部两种典型高寒草地类型凋落物分解的影响.....	张艳博,罗 鹏,孙 庚,等 (4605)
北京地区外来入侵植物分布特征及其影响因素.....	王苏铭,张 楠,于琳倩,等 (4618)
温带混交林碳水通量模拟及其对冠层分层方式的响应——耦合的气孔导度-光合作用-能量平衡模型	施婷婷,高玉芳,袁凤辉,等 (4630)
洞庭湖景观格局变化及其对水文调蓄功能的影响	刘 娜,王克林,段亚锋 (4641)
大辽河口水环境污染生态风险评估.....	于 格,陈 静,张学庆,等 (4651)
标准化方法筛选参照点构建大型底栖动物生物完整性指数	渠晓东,刘志刚,张 远 (4661)
不同年龄段大连群体菲律宾蛤仔 EST-SSR 多样性	虞志飞,闫喜武,张跃环,等 (4673)
基于地统计分析西印度洋黄鳍金枪鱼围网渔获量的空间异质性	杨晓明,戴小杰,朱国平 (4682)
广东罗坑自然保护区鳄蜥生境选择的季节性差异.....	武正军,戴冬亮,宁加佳,等 (4691)
甘肃兴隆山森林演替过程中的土壤理化性质.....	魏 强,凌 雷,柴春山,等 (4700)
短轮伐期毛白杨不同密度林分土壤有机碳和全氮动态.....	赵雪梅,孙向阳,康向阳,等 (4714)
放牧对呼伦贝尔草地植物和土壤生态化学计量学特征的影响.....	丁小慧,官 立,王东波,等 (4722)
UV-B 辐射增强对抗除草剂转基因水稻 CH ₄ 排放的影响	娄运生,周文麟 (4731)
基于核磁共振波谱的盐芥盐胁迫代谢组学分析.....	王新宇,王丽华,于 萍,等 (4737)
广西甘蔗根际高效联合固氮菌的筛选及鉴定.....	胡春锦,林 丽,史国英,等 (4745)
不同稻蟹生产模式对土壤活性有机碳和酶活性的影响.....	安 辉,刘鸣达,王耀晶,等 (4753)
大兴安岭火烧迹地恢复初期土壤微生物群落特征.....	白爱芹,傅伯杰,曲来叶,等 (4762)
川西北冷杉林恢复过程中土壤动物群落动态.....	崔丽巍,刘世荣,刘兴良,等 (4772)
内生真菌角担子菌 B6 对连作西瓜土壤尖孢镰刀菌的影响	肖 逸,戴传超,王兴祥,等 (4784)
西江颗粒直链藻种群生态特征.....	王 超,赖子尼,李跃飞,等 (4793)
大型人工湿地生态可持续性评价.....	张依然,王仁卿,张 建,等 (4803)
孢粉、炭屑揭示的黔西高原 MIS3b 期间古植被、古气候演变	赵增友,袁道先,石胜强,等 (4811)
树干径流对梭梭“肥岛”和“盐岛”效应的作用机制	李从娟,雷加强,徐新文,等 (4819)
豆科作物-小麦轮作方式下旱地小麦花后干物质及养分累积、转移与产量的关系	杨 宁,赵护兵,王朝辉,等 (4827)
一次陆源降雨污水引起血红哈卡藻赤潮的成因.....	刘义豪,宋秀凯,靳 洋,等 (4836)
盐城国家级自然保护区景观格局变化及其驱动力.....	王艳芳,沈永明 (4844)
城市屋顶绿化资源潜力评估及绿化策略分析——以深圳市福田区为例.....	邵天然,李超骥,曾 辉 (4852)
黄河三角洲区域生态经济系统动态耦合过程及趋势.....	王介勇,吴建寨 (4861)
重庆市生态功能区蝴蝶多样性参数	李爱民,邓合黎,马 琦 (4869)
专论与综述	
干旱半干旱区不同环境因素对土壤呼吸影响研究进展.....	王新源,李玉霖,赵学勇,等 (4890)
土壤呼吸的温度敏感性——全球变暖正负反馈的不确定因素.....	栾军伟,刘世荣 (4902)
森林土壤甲烷吸收的主控因子及其对增氮的响应研究进展.....	程淑兰,方华军,于贵瑞,等 (4914)
湖泊氮素氧化及脱氮过程研究进展	范俊楠,赵建伟,朱端卫 (4924)
研究简报	
刈割对人工湿地风车草生长及污水净化效果的影响.....	吕改云,何怀东,杨丹菁,等 (4932)
学术信息与动态	
全球气候变化与粮食安全——2012 年 Planet Under Pressure 国际会议述评	安艺明,赵文武 (4940)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 338 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 35 * 2012-08



封面图说:水杉是中国特有种,国家一级保护植物,有植物王国“活化石”之称,是 1946 年由中国的植物学家在湖北的利川磨刀溪发现的。水杉曾广泛分布于北半球,第四纪冰期以后,水杉属的其他种类全部灭绝,水杉确在中国川、鄂、湘边境地带得以幸存,成为旷世奇珍。水杉耐水,适应力强,生长极为迅速,其树干通直挺拔,高大秀颀,树冠呈圆锥形,姿态优美,枝叶繁茂,入秋后叶色金黄。自发现后被人们在中国南方广泛种植,成为著名的绿化观赏植物,现在中国水杉的子孙已遍及中国和世界 50 多个国家和地区。

彩图提供:陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201107241089

栾军伟, 刘世荣. 土壤呼吸的温度敏感性——全球变暖正负反馈的不确定因素. 生态学报, 2012, 32(15): 4902-4913.

Luan J W, Liu S R. Temperature sensitivity of soil respiration: uncertainties of global warming positive or negative feedback. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(15): 4902-4913.

土壤呼吸的温度敏感性 ——全球变暖正负反馈的不确定因素

栾军伟^{1,2}, 刘世荣^{1,*}

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091;

2. 中国林业科学研究院湿地研究所, 北京 100091)

摘要: 基于模型模拟结果表明, 全球变暖与大气 CO₂ 浓度增加将形成正反馈关系, 这种正反馈效应将明显加速 21 世纪的气候变暖。然而, 这些模拟模型都基于一个重要假设, 即不同平均驻留时间的土壤有机质分解具有相同的温度敏感性 (Q_{10})。这一假设与酶动力学理论相悖, 而且不同学者对不同质量土壤有机质分解温度敏感性的差异的认识存在严重分歧, 所以, 全球变暖与大气 CO₂ 浓度增加的正反馈关系的显著性仍值得商榷。围绕土壤呼吸的温度敏感性问题进行了讨论和评述, 涉及 1) 土壤有机质分解温度敏感性争论的焦点问题; 2) 通过经验模型曲线拟合估计 Q_{10} 值存在的分歧及 Q_{10} 变异的机理解释; 3) 实验室土壤培养实验估计 Q_{10} 值存在的问题; 4) 土壤培养实验中 Q_{10} 值计算方法的改进。进一步深化有关土壤有机质分解温度敏感性不确定性的认识, 将为今后土壤呼吸及其对气候变化响应的相关研究提供参考。

关键词: Q_{10} ; 气候变化; 温度敏感性; 土壤呼吸; 活性有机质; 惰性有机质

Temperature sensitivity of soil respiration: uncertainties of global warming positive or negative feedback

LUAN Junwei^{1,2}, LIU Shirong^{1,*}

1 The Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Forest Ecology and Environment Key Laboratory, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Research Institute of Wetland, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: Several models indicate that a positive feedback of an increasing atmosphere CO₂ concentration to global warming would occur, which will accelerate the global warming in the current century. However, these models' results largely rely on an important hypothesis: Decompositions of soil organic matter with different mean resident time have the same temperature sensitivity (Q_{10}). This hypothesis, however, is contrary to enzyme kinetic theory. Furthermore, a consensus has not yet reached on whether the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition positively, negatively or do not change with different soil organic matter quality. Therefore, the significance of the positive feedback of global warming and the increasing atmosphere CO₂ concentration is still to be explored before this divergence comes to an agreement. In this paper, a review was made on the following issues: 1) controversy issues on the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition, 2) disagreement on Q_{10} estimation based on experiential model curve fitting and the mechanism of Q_{10} variation, 3) issues resulting from soil incubation experiments, 4) a modified method to calculate Q_{10} through soil incubation experiments. Deepening understanding of the uncertainties of temperature sensitivity of soil organic matter

基金项目: 林业公益性行业科研专项 (200804001); 森林增汇技术、碳计量与碳贸易市场机制研究 (201104006); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金 (CAFINT2011C09)

收稿日期: 2011-07-24; 修订日期: 2011-11-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liusr@caf.ac.cn

decomposition is of significance to future research on soil organic matter decomposition and soil respiration response to global warming.

Key Words: Q_{10} ; climate change; temperature sensitivity; soil respiration; labile organic matter; recalcitrant organic matter

许多研究指出,未来全球变暖背景下土壤碳库将有可能减少^[1-3]。从以往未考虑气候与生物反馈作用并依靠静态植被分布与 CO_2 浓度的 GCM 模型^[4],到近来耦合了植被气候反馈效应的 GCM 模型 (HadCM3LC, 土壤单库^[5]或多库模型^[6]) 对未来全球碳循环模拟预测均指出,全球变暖将导致陆地生物圈净碳释放,碳循环反馈作用将明显加速本世纪的气候变暖。然而,这些模型的土壤有机质动态模块都基于一个重要假设:不同平均驻留时间 (MRT) 的土壤有机碳库具有相同的温度敏感性 (Q_{10} 值)。这其中包括目前描述土壤有机质动态最通用的两个生物地球化学模型 CENTURY^[7] 和 ROTH-C 模型^[8],它们均假设不同周转时间的土壤有机质库在分解过程中具有相同的温度敏感性。例如 CENTURY: 快变库,慢变库,惰性库;ROTH-C: 微生物生物量碳,腐殖质,惰性库。由于模型的预测结果很大程度上依赖于土壤有机质分解温度敏感性这一参数及其相关假设,而该假设又与动力学理论相悖,因此,近来关于不同质量土壤有机质分解温度敏感性差异的问题受到了广泛关注,而且出现了严重的结论分歧^[9-12]。土壤有机质分解温度敏感性作为全球变暖与大气 CO_2 浓度反馈环中一个最不确定的因素^[13],决定了气候变暖与大气 CO_2 浓度正反馈的程度^[14]。因此,在土壤有机质分解温度敏感性的诸多问题没有达成共识之前,全球变暖与大气 CO_2 浓度将形成正反馈的显著性仍值得商榷^[15-17]。

土壤呼吸作为陆地生态系统呼吸的重要组成部分,是全球变暖反馈环中主要不确定因素之一^[5]。植物光合作用与温度、光、养分和水相互作用的研究在 20 世纪取得了较大进展,植物光合作用对温度的敏感性已能清楚的表达^[15-16],而作为陆地生态系统呼吸重要组分的土壤呼吸在目前主流生物地球化学模型中仍然利用简单的温度方程表示。尽管自养呼吸模型在有机体尺度上取得了一定进展,而异养呼吸的研究则一直落后于植物生理学的发展^[15],加上自养呼吸与异养呼吸分离技术上的困难^[18],致使大多数土壤呼吸模型仍然依赖于经验回归而很少发展为机理模型^[15]。Arrhenius 方程在描述土壤呼吸时具有一定的理论基础,却仅体现在描述单个化学反应过程上,当描述由十分复杂的化学、物理和生物学过程组成的有机质分解过程时并非十分有效。因此,土壤有机质分解温度敏感性研究滞后成为目前预测全球变暖与大气 CO_2 浓度反馈关系的主要障碍。了解土壤有机质间不同平均驻留时间 (MRTs) 形成的原因及其对气候变化潜在响应的差异,以及正确认识不同质量有机质温度敏感性差异的机理是准确评估未来气候变暖与大气 CO_2 浓度反馈关系的重要基础。

本文围绕当前学术界普遍关注的土壤呼吸温度敏感性问题进行了讨论和评述,包括:(1) 当前有关土壤呼吸温度敏感性的争论焦点;(2) 经验模型曲线拟合存在的问题及 Q_{10} 变异的机理解释;(3) 土壤实验室培养实验中估计 Q_{10} 值存在的问题等,以期为今后研究工作提供参考。

1 关于 Q_{10} 的相关争论

目前文献中出现的“土壤呼吸温度敏感性”、“土壤有机质分解温度敏感性”等术语都用“ Q_{10} ”表示,而事实上这两个温度敏感性存在差异。土壤呼吸由自养呼吸和异养呼吸两个组分组成,这两个组分的温度敏感性可能存在差异^[19-21],因此,土壤有机质分解温度敏感性应当与土壤异养呼吸温度敏感性相对应。关于“温度敏感性”这一词汇,英文文献中出现了“temperature dependence”,“temperature sensitivity”和“temperature response”等属同一概念。

1.1 传统描述土壤呼吸的经验公式

目前常用的经验模型及 Q_{10} 计算方法:

Van't Hoff^[22]

修正的 Van't Hoff

Arrhenius^[23]Fang^[24]Lloyd and Taylor^[25]Gaussian model^[26]

$$\text{Resp} = \alpha e^{\beta T} \quad Q_{10} = e^{10\beta}$$

$$\text{Resp} = R_{\text{basal}} \times Q_{10}^{((T-T_{\text{basal}})/10)}$$

$$Q_{10} = [\text{Resp}_{T_2}/\text{Resp}_{T_1}]^{[10/(T_2-T_1)]}$$

$$\text{Resp} = \alpha e^{-E_a/RT}$$

$$\text{Resp} = a(T - T_{\text{min}})^b$$

$$\text{Resp} = \alpha e^{-E_0/(T-T_0)}$$

$$\text{Resp} = R_0 e^{(aT+bT^2)}$$

式中, Resp 指土壤呼吸, T 指土壤温度, α 、 β 、 R_0 、 R_{basal} 均为拟合参数, E 为活化能。温度敏感性指数 (Q_{10}), 是指温度每升高 10°C , 化学反应速率增加的倍数, 即 $Q_{10} = \frac{R_{T+10}}{R_T}$, 根据这一定义, Q_{10} 均可由描述土壤呼吸的经验模型计算获得。

1.2 Q_{10} 与土壤质量关系的争论

由于多数实验中 (相对短期的) 所得的温度敏感性主要反映了活性部分土壤有机质温度敏感性, 而长期变暖对土壤有机碳库的影响很大程度上取决于难分解部分的温度敏感性^[10], 因此, 活性有机质与惰性有机质温度敏感性是否相同决定了全球变暖反馈模型中所需 Q_{10} 值的数量大小。所以, 关于土壤有机质活性部分和惰性部分分解温度敏感性是否相同或谁高谁低的问题成为近来关注的焦点, 涉及三方面的观点: (1) 活性部分温度敏感性较高^[11,27-28]; (2) 惰性部分温度敏感性较高^[29-36]; (3) 活性和惰性部分温度敏感性差异不显著^[10,37-38]。

该问题最早由 Liski 等^[11] 提出后而得到广泛关注, 他认为活性有机质对全球变暖更加敏感。Liski^[11] 的模型是传统的多库模型, 有机质从一个库迁移到另一个库或通过呼吸释放掉, 周转速率也随之降低。模型中, 除新的凋落物外, 不同库的驻留时间都是常数, 而呼吸速率随温度增加而递增, 因此, 当温度增加时, 库之间的转移就越来越少, 这种固定驻留时间的假设实际上暗示了对温度敏感性的假设^[39]。

Fang 等^[10] 通过实验室培养实验, 根据不同土层深度以及是否去根土壤分别代表不同有机质质量土壤, 得到土壤有机质分解温度敏感性在统计上差异不显著, 因而指出活性和惰性有机质具有相似的温度敏感性。Reichstein^[38] 也通过培养实验得出土壤呼吸温度敏感性不同土层间, 培养前期和后期间均没有明显的差异。然而, (1) 由于短期培养实验中, 所观测到的有机质分解主要来自于有机质活性部分的分解, 虽然不同土层间, 有根、无根土壤间活性有机质含量存在差异, 在短期的培养实验中所获得的温度敏感性难以排除活性部分对温度敏感性的干扰; (2) Fang 的实验结果中, 伴随活性部分的丢失, 土壤有机质分解温度敏感性随培养时间而增加的趋势或许意味着惰性部分具有较高的温度敏感性, 只是从统计学上没有发现其显著性; (3) 统计检验中存在第 II 类错误可能是造成结果间差异不显著的原因^[15]。

事实上, 根据酶动力学理论, 低质量有机质具有更高的活化能, 应当具有更高的温度敏感性^[29]。因此, 上述的两种结论都与酶动力学理论相悖, 早期利用经验模型曲线拟合证明有机质质量与温度敏感性的负相关关系方法中存在的问题将在 2.3 中进行讨论。近来, Leifeld 和 Fuhrer^[34] 通过物理分离方法测量了不同组分的有机质分解温度敏感性, 表明 Q_{10} 随底物质量的下降而增加, 但物理组分分离方法的破坏性极大的改变了土壤物理性质^[13,40]。同时, 用 HCl 对样品进行处理使微生物对物理保护性有机质的获取更加容易, 进而增加了易分解底物的数量^[13], 所以这种方法在野外实验应用中存在问题。Planter 等^[41] 近来也强调了区分活性和惰性有机质温度敏感性仍存在困难。Fang 等^[42] 指出, 由于目前实验手段没有能力区分土壤有机质库各组分及其温度敏感性, 因而基于热动力学理论所得出的低质量的有机质具有更高的温度敏感性的假设仍未通过实验验证。尽管近来一些实验室培养实验得出了证据^[33,43], 但这些实验是通过测定密闭室 CO_2 浓度来计算温度敏感性, 由于培养过程中密闭室内 CO_2 浓度增加会抑制 CO_2 的进一步排放因而有可能低估高质量土壤有机质的 Q_{10} 值^[42]。最近的几项研究为动力学理论提供了经验数据: Vanhala^[35] 利用 C_3 、 C_4 植物 ^{13}C 同位素含量

差异对改种玉米 5a 后与对照地农田土壤进行的培养试验,结果表明新固定的有机质敏感性低;Conant^[30]根据土壤培养不同阶段所消耗的有机质质量的不同,定义不同温度培养下消耗同一部分有机质所消耗时间的比值为时间温度敏感性,也得出低质量土壤有机质具有更高的温度敏感性;Hartley 和 Ineson^[36]的最新研究发现土壤有机质分解温度敏感性随培养时间增长而显著增加,也为低质量土壤有机碳温度敏感性较高提供了证据。

1.3 自养(根际)呼吸与异养呼吸敏感性差异

土壤呼吸由自养呼吸和异养呼吸两个组分组成,这两个组分的温度敏感性差异也得到了广泛关注。模拟全球碳循环过程中,自养呼吸与异养呼吸温度敏感性有无差异决定了区分土壤呼吸中这两个重要组分的必要性。Boone^[19]早期野外试验证明根呼吸温度敏感性高于异养呼吸,但由于没有考虑光合作用对底物的供给以及植物物候学特征,所以计算的季节 Q_{10} (长期的表面温度敏感性)高估了根呼吸的温度敏感性^[15]。Luan 等对长期栎树林演替序列的研究则表明,在不考虑演替阶段情况下异养呼吸温度敏感性显著高于自养呼吸。Bååth 和 Wallander^[44]通过微宇宙模拟试验,计算有根、无根有根菌微生物和无根无根菌微生物的 3 组箱室内土壤呼吸温度敏感性,发现三者间没有显著差异,并指出土壤异养呼吸和根呼吸具有相同的温度敏感性。Hartley 等^[21]通过对玉米和小麦作物实验室增温试验,发现土壤表面温度敏感性与根际呼吸占总呼吸的比例呈显著负相关,从而认为异养呼吸具有更高的温度敏感性。上述研究表明,自养呼吸和异养呼吸两个组分温度敏感性的差异问题也尚未达成共识。一方面,异养呼吸的温度敏感性具有很大的变异性;另一方面,不同植物间、不同地区相同植物间根呼吸的温度敏感性是否存在差异尚无系统研究,这有可能共同导致了当前实验结论的差异。土壤自养呼吸受树木季节性地下碳分配过程的强烈影响^[45],导致对自养呼吸温度敏感性的估计存在巨大变异。

1.4 土壤呼吸对增温实验响应具有短命现象的理论解释

近来有研究发现增温试验中,土壤表面碳通量的增加存在短命现象^[46]。起初认为主要是碳库中惰性成分的增多引起的^[47],后来则认为这是由于微生物对变暖的温度适应,即表现为土壤呼吸温度敏感性降低^[46]。这种分解者生理学上的适应,暗示着在长期变暖情景下不会导致土壤碳库的显著丢失,进而不会出现全球变暖与大气 CO_2 浓度增加的正反馈响应,或者至少在一定程度上可以抵消这种正反馈。而 Kirschbaum^[48]利用一个简单的两库模型对 Luo^[46]的数据重新分析后,认为易分解底物的损耗同样可以解释 Luo 的试验结果,即底物可用性随持续增温而降低,导致了土壤呼吸降低^[49]。Hartley 和 Ineson^[36]也指出,活性组分库的大小决定了最初土壤呼吸对增温正响应减弱的速率,这表明活性有机碳库的动态控制了土壤呼吸的表面“热适应”,因此,即使相对长期的土壤增温试验研究(1—5a)也仅仅提供了活性库大小方面的信息,而难以估测长期潜在的碳损失。另外,指数方程拟合会获得固定的 Q_{10} 值,而其它经验模型从数学模型本身来讲,其温度敏感性都随温度增加而降低^[24,50],所以如果用其它经验模型计算 Q_{10} 值,即使没有“温度适应”也可以解释增温后 Q_{10} 降低的现象。Melillo^[28]则通过有机质库中存在两个对温度响应有差异的库来解释这一现象,即一个对温度更敏感的由多醣、聚糖、多聚糖等组成的有机质复合体和一个对温度相对不敏感的由一些芬芳环结构组成的有机质复合体。事实上,Fang 等^[42]认为碳库含量的部分变化已足以说明目前所观测到的结果,所以不需要通过借助活性有机质与惰性有机质间温度敏感性的差异来解释增温实验所观测到的结果。因而,活性土壤有机质的快速丢失和惰性库在短期实验时间尺度上微弱的响应共同解释了目前增温实验的结果^[12]。Bradford 等^[51]借用生理学中热适应的概念(指温度持续增加导致的每单位微生物生物量土壤异养呼吸速率的降低量,温度降低亦然),并通过对中纬度地区森林为期 15a 以上的土壤增温实验进行分析认为,活性碳库、微生物生物量的减少、以及微生物呼吸的热适应共同解释了长期增温实验后土壤呼吸降至增温前水平的现象。然而,与非淹水区土壤相比,沼泽地中土壤有机碳惰性特征决定于其厌氧环境,因而近来在北方泥炭地长达 8a 的持续增温实验中并未发现以往长期增温实验中所发现的土壤碳释放对增温响应的短命现象^[52]。这一定程度上说明了土壤有机质分解对气候变化响应的复杂性。

1.5 利用自然环境梯度研究有机质分解对气候变暖响应存在的问题

通过研究自然环境梯度下不同系统碳库对气候因子响应的差异来评估全球变暖的影响是碳循环研究的

重要手段^[53]。Raich 和 Schlesinger^[54]最初利用以往文献数据测量的土壤呼吸,估计不同生态系统有机质分解的温度敏感性,由于土壤呼吸包含了自养和异养两个组分,而这两个组分的敏感性可能存在差异^[19,44],因而所得的温度敏感性不能代表有机质分解的温度敏感性。另一方面,任何处于稳定态的系统,全年土壤呼吸平均速率一定与 C 输入速率相当^[54],因而,年土壤呼吸速率和净初级生产力呈线性相关,但是有机质分解的温度敏感性到底高于还是低于净初级生产力的温度敏感性尚未定论^[2]。Giardina 和 Ryan^[55]通过分析全球范围内 82 个地点的土壤有机碳分解数据,发现土壤有机质分解速率与样地年均温间没有相关性,据此指出森林土壤有机质分解速率不受温度对微生物活性限制的控制,温度增加不会引起森林土壤分解速率的增加。这一结论受到了广泛的质疑:(1)有机质分解是多因子综合影响的结果(气候、粘粒矿物质、化学特征、微生物活性、干扰等)^[56],Giardina 和 Ryan 的结论是基于对单个因子的研究得出,且可能存在取样不合理及统计上的第 II 类错误;(2)目前有机碳库分解的即时温度响应反映了不同动力学特征的有机碳底物的相对丰富度,这些底物的相对丰富度是不同气候和干扰历史下环境因子对分解限制的产物;模型是基于一个均质土壤碳库的假设来估算周转时间,忽略了土壤有机质碳库中存在不同驻留时间(从几十年到上千年)有机质的事实,因而会对模拟结果造成难以估测的影响^[9];(3)在实验室培养实验中,由于样品处理时进行了过筛、混合等操作,造成无法与野外结果进行比较;一些土壤中少量的、易分解的碳可能在一年的培养结束前就已耗尽,因此,不同样品间所计算的周转时间可能反映的是不同的底物供应效应,而非温度敏感性,也可能反映了不同的取样深度;(4)由于土壤条件是适应特定地区长期气候环境条件所形成的产物,因此,基于自然环境温度梯度下不同生态系统土壤碳库的模拟结果得出的结论,很难揭示土壤碳库对瞬时温度扰动的响应^[57]。

Kirschbaum^[2]通过综合分析以往野外观测的文献数据,发现土壤有机质分解温度敏感性与年均温呈负相关关系,这意味着全球变暖背景下土壤有机碳库的丢失速率将随地区年均温的降低而增加。而 Dalias 等^[31]认为,这可能是由于高纬度与低纬度地区计算 Q_{10} 时的温度范围不同所致,前者表现为相对较低的温度范围。但是,通过综合分析以往室内培养实验研究^[58]的文献数据,以及近来在大陆尺度上取样进行室内标准培养实验^[59-60]同样可以得出了上述结论。显然,高纬度地区低的温度范围并不是造成这种负相关关系的真正原因,而微生物对区域温度的生理适应或许可以解释这一现象^[58-59]。个别实验结果没有发现上述规律可能解释为取样点之间年均温差异不足以影响土壤有机质质量^[61]。

2 经验模型的若干问题及 Q_{10} 变异的机理解释

2.1 基于模型模拟的土壤有机质分解温度敏感性的比较

关于描述土壤有机质分解温度敏感性的最优经验模型,至今尚未达成共识^[24-25,58]。造成这一原因首先是经验模型构建所利用的数据不同,其次是数学分析及模型评价标准的问题^[50]。以往最常用的检验模型拟合优劣的标准是 r^2 或残差平方和^[24-25,58],除非对模型参数值的分布及模型相应输出值的分布进行估计,否则模型预测的可靠程度无法衡量。残差平方和或贝叶斯概率都难以评价不同模型对土壤异养呼吸温度敏感性的效果,但是,马尔科夫链蒙特卡罗方法为比较不同模型模拟的可靠程度提供了更加有效的评价方法。通过利用以上 3 种评价模型模拟效果优劣方法的比较,Tuomi^[50]指出高斯模型在描述土壤异养呼吸温度敏感性时最为可靠。

2.2 经验模型拟合曲线问题的争论

近来围绕经验模型中的参数问题提出了不少质疑,首先是拟合过程中指数方程前的参数 a 应当作为常数还是变量的问题^[12,37]。从数学角度来看, a 与 E_a (活化能)都不是独立的, a 作为常数还是变量将影响拟合后所得的 E_a 。由于 a 被定义为在活化能为 0 时的理论反应速率常数,显然,不同的底物条件就会出现不同的 a 值^[39]。Knorr 等^[12]在其三库模型中假定参数 a 值不变,得出惰性有机质分解温度敏感性高于活性有机质,但 Fang 等^[42]假定参数 a 与活化能都能变化并重新对 Konrr 的数据进行拟合后却没有得到相同的结论,进而指出碳库含量的部分变化已足以说明目前所观测到的结果,所以不需要通过活性有机质与惰性有机质间温度敏感性的差异来解释增温实验所观测到的结果^[42]。Reichstein^[37]也质疑 Konrr 的结论,重新分析 Kätterer^[58]的

数据(按照不同的数据选择标准得出不同的结果,如排除短期培养实验)后同样没有得出 Konrr 的结论,指出其结论有可能是人为造成的^[9]。Knorr^[62]则对以上质疑进行辩解指出,允许 a 和 E_a 都可变,增加了模型的自由度却没有改进其拟合效果,且会造成不同的 $K(T)$ 曲线有可能相交,在相交的温度下将出现最初活性有机质转变为稳定的有机质这种自相矛盾的结果。不管怎样,在模型拟合过程中把分解速率及温度敏感性的变异都归因于活化能的变化似乎过分强调了化合物间活化能的差异^[9]。因此,用 Arrhenius 方程拟合分解过程时,在争论 a 是否应当作为常数的同时,也提出来温度敏感性应当仅仅依赖于 E_a 还是同时也依赖于 a 的观点^[31-32,63]。在许多观测数据的拟合中,研究发现参数 a 与 b 存在相关关系^[33,63],指数方程中的参数 a 可以视作土壤有机质质量,而 b 作为温度敏感性。Fierer 等根据 a 与 b 的负相关关系,指出凋落物分解温度敏感性与凋落物质量呈负相关^[33]。但是,Reichstein 等认为这种负相关可能是统计模型自身的特征,有必要说明这种负相关是否显著高于统计模型本身存在的负相关关系^[37]。由于实验中每对参数 a 与 b 都来自于不同数据集的拟合结果,Fierer 等认为 Reichstein 所说的系统自相关性不存在^[33,59],因此,仅仅通过曲线拟合很难确定有机质分解温度敏感性的归因。

另外,Davidson^[9]指出,许多研究^[10-12,33]都依赖于曲线拟合来阐明有机质分解的温度敏感性,模型假设的依据以及统计检验对拟合参数差异显著性的检验能力成为疑问。例如,Fang 的研究中就有可能出现统计检验中的第Ⅱ类错误。曲线拟合的另一个局限是,它关注所测得的表面温度敏感性与估计的实验定义的土壤碳库的平均驻留时间之间的关系,而不是试图区分底物分解的内在温度敏感性和表面温度敏感性^[9]。所以,无论实验室培养还是野外增温实验中,数据曲线拟合都不可能解决关于温度敏感性内在机制的争论问题^[9]。正因如此,无论是实测数据还是土壤碳模拟模型都不能阐明一个沿土壤有机质质量谱库一致的表面温度敏感性。如果土壤异养呼吸温度敏感性是通过野外长期测定及模拟获得,土壤水分含量低时限制了可溶性底物的扩散,土壤水分含量高时又限制了氧气的扩散,这两方面都影响了土壤微生物呼吸^[15]。土壤水分的季节变异总是与温度对土壤呼吸的影响相混淆^[64],底物可用性的快速变化在独立于温度之外也将明显影响土壤呼吸^[16],例如:干湿交替,树木环割,割草及遮阴。从这个角度上讲,通过经验公式获得温度敏感性是不可靠的。

2.3 Q_{10} 变异的机理解释

如果说经验模型获得的温度敏感性为表面温度敏感性,对于土壤有机质分解的内在温度敏感性还知之甚少。有学者对于表面温度敏感性变异性的调控机理进行了探讨。植物呼吸酶遵循简单的米氏动力学方程

(Michaelis-Menten (MM) kinetics):
$$\text{Resp} = \frac{V_{\max} \times C}{K_m + C}$$

式中, $V_{\max}$ 是给定温度下最大酶活性, K_m 是给定温度下反应酶和底物亲和力的半饱和常数, C 是酶活点的底物浓度^[65]。 $V_{\max}$ 和 K_m 都是温度制约的,因此它们的温度敏感性将相互抵消。只有当 C 与 K_m 大约相当时, K_m 才是一个重要的因子;当 $C \gg K_m$ 时, K_m 及其温度敏感性将不再重要,此时呼吸对温度的响应主要反映了 $V_{\max}$ 的温度敏感性^[15]。米氏方程可以用简单的 Q_{10} 方程表示如下:

$$\text{Resp} = \frac{V_{\max} \times Q_{10(V_{\max})}^{(T-T_{\text{ref}})/10} \times C}{[K_m \times Q_{10(K_m)}^{(T-T_{\text{ref}})/10}] + C}$$

由此可见,实际反应中的温度敏感性是由 $V_{\max}$ 、 K_m 的温度敏感性及 C 的浓度三方面决定的,这一定程度上解释了培养实验或野外实验中对温度响应不敏感或不同底物下敏感性没有差异的现象, $V_{\max}$ 与 K_m 敏感性的相互抵消也可以合理解释目前观测到的土壤呼吸温度敏感性环境适应现象^[9]。Larionova 等^[13]通过实验对米氏方程中的假设进行了检验,指出野外条件下土壤呼吸表面温度敏感性变异的原因在于易分解碳底物浓度的差异。当易分解底物向土壤释放这一过程对温度不敏感时,例如,不受温度制约的季节性凋落物输入,干湿交替事件都可以显著的增加有效底物的供应。在野外情况下,相对于实验室培养实验,米氏方程中的抵消效应将显得更加重要^[13]。

Ågren 和 Wetterstedt^[14]同样根据米氏方程,指出土壤有机质分解的温度敏感性是由 3 个影响酶反应过程

(分解者吸附底物至其表面的速率,底物扩散至分解者表面的速率,底物变为可用性底物的速率)中的一个或两个所决定。并定义 Q_{10} 为:

$$Q_{10} = e^{10\partial \ln \text{Resp} / \partial T}$$

其中,Resp 由米氏方程描述:

$$\text{Resp} = \frac{\mu c(b)}{K + c(b)}$$

2.4 野外观测数据中 Q_{10} 变异值得关注的问题

2.4.1 底物季节供应的变化造成 Q_{10} 变化

Q_{10} 值存在季节和年际性变异^[66],近来许多研究广泛关注于底物供应对控制土壤呼吸及其温度敏感性方面的影响^[67-68]。Verburg 等^[69]在实验中将温度和水分保持恒定不变,发现土壤呼吸的季节变异部分来源于底物供应的季节变异,如果温度和底物供应正相关,所观测到的表面温度敏感性将增加,这反映了呼吸和底物供应季节性的真正温度敏感性。Gu 等^[70]利用土壤多库模型阐明了这一问题,当温度与活性碳库的时间变异相一致时,土壤呼吸温度敏感性将被高估,相反,则被低估。土壤呼吸通量是由可用性底物供给的数量及温度和其它限制因素共同决定的^[70]。土壤底物供给随测量温度变化,会使温度敏感性的估计产生偏差,而这种估计的偏差在野外测定条件下尤为如此,因为大多数生态系统的落叶期发生在秋季,即在一年中较冷的季节增加了底物供给量。即使在全年中底物供给比较均匀的系统,仍会因为可用底物在较暖月损耗的更快一些而产生估计偏差。因此,这些活性碳库与温度变化的相互作用定将造成温度敏感性估计的偏差^[70]。

2.4.2 限制土壤呼吸表面温度敏感性、内在温度敏感性的因素

阐明土壤有机质分解的温度敏感性存在多方面困难,因为土壤有机化合物的多样性及复杂性表现出不同的动力学特性,而这种动力学特性恰恰决定了土壤分解的内在温度敏感性,即作为阐明土壤有机质分解温度敏感性的理论机制。然而,某些环境因子限制或掩盖了土壤有机质分解的内在温度敏感性,从而导致大量研究中观测到较低的表面温度敏感性^[9],这一现象不容忽视。通常人们认为难分解有机质的温度敏感性对于全球变暖的正反馈是无关紧要的,即使这部分有机质分解加速,它对当时 CO_2 通量的贡献都是极小的。而事实上,由于这部分有机质在土壤碳库中占有相当大的比例,即使分解速率很小的变化都有可能造成土壤有机碳库的巨大变化^[9]。另外,目前限制有机质分解的环境因子是否会随气候变化而消失或减弱,这种消失或减弱是否会导致较高的有机质分解内在温度敏感性?这些问题的回答将对评价生物圈对全球变暖的响应与反馈研究更有意义^[9]。因此,研究那些限制有机质分解的环境因子的温度依赖性将显得更加重要。Davidson 和 Janssens 将这些环境因子概括为:(1) 气候与管理对土壤团聚体形成的影响;(2) 温度对土壤有机质矿质表面的吸附与解吸附作用的影响;(3) 气候驱动的水分平衡决定了土壤水膜厚度进而决定了可溶性有机底物的扩散过程;(4) 气候驱动下湿地泥炭地的洪水决定了分解过程的氧气供应;(5) 永冻层的融化将使具有各种动力学特征的有机质暴露于空气中等^[9]。

3 实验室培养实验

3.1 实验室土壤培养实验的几种手段及问题

实验室培养实验是阐明土壤有机质分解温度敏感性的重要手段,然而,培养实验中存在的诸多问题阻碍了人们正确理解土壤有机质分解温度敏感性。目前有关实验室培养手段主要有两类,短期高频变温培养和固定平行温度培养实验^[10, 27, 36, 38, 60, 72-73]。

短期高频变温培养,如 Fang, Reichstein, Hartley 和 Ineson 都运用此法^[10, 36, 38],其优点在于可以避免微生物的温度适应。Fang^[10]和 Reichstein^[38]利用与 Hartley 和 Ineson^[36]类似的方法进行实验室培养,结论却不一致。Hartley 和 Ineson^[36]得出了随培养时间温度敏感性增强的结论,可能由以下几个原因造成:首先,与 Fang 的实验相比,Hartley 利用了相对较窄的温度培养范围来观测 CO_2 对温度变化的响应,这个范围也正是自然界的范围。第二,与 Reichstein 的研究相比,在进行土壤呼吸测量时,较慢的温度波动使整个土壤样品具有相同的温度。第三,实验中应用高精度的培养系统为检测以前难以检测到的差异提供了可能。但由于 Hartley 和

Ineson 的实验结果来源于单一的土壤类型,结果能否外推到理化性质不同的其它土壤类型还有待进一步研究。另外,Chen 等^[71]通过对采自不同生态系统的土壤进行一系列培养方法的比较研究表明,温度变化速率、平衡时间、箱室关闭时间和土壤样品量等对 Q_{10} 值的估计均未产生影响,但他们发现,温度变程为 2℃ 和 7℃ 时估计的 Q_{10} 值之间存在显著差异,这表明培养方法对于 Q_{10} 值的估计仍存在影响。

固定平行温度培养实验,对实验设备要求较低,操作容易,但由于较高温度下培养的样品活性库损失更快,所以随培养时间增加会导致不同样品间底物可用性产生差异^[38]。因此,在计算 Q_{10} 时,获得不同培养温度下呼吸速率的比值可能将低估培养后期的 Q_{10} 值,以往很多培养实验中都存在这样的问题^[27,60,72-73]。由于随着培养继续不同培养温度下底物可用性将产生差异,较高温度下培养的样品活性库损失更快^[38],此时两个培养温度下同一时刻消耗的底物实际上是不等同的,因此,基于高温下较惰性物质的矿化速率与低温下较活性物质的矿化速率的比值所获得的土壤呼吸温度敏感性显然被低估^[31],且随培养时间加长而被低估的程度增强。因此在未考虑以上情况下,根据培养时间增长温度敏感性降低而得出惰性有机质温度敏感性较低的结论并不可靠。

另外,实验室培养实验中还存以下问题:(1) 长期实验室培养实验由于没有新的碳输入,会导致微生物饥饿以及微生物适应效率的改变,影响呼吸熵(CO_2 生产和 O_2 损耗比),改变微生物群落结构^[37],后者已在环割试验中得到证实^[68];(2) 许多实验靠测定密闭室 CO_2 浓度计算温度敏感性,而密闭室内高 CO_2 浓度会抑制 CO_2 排放,所以有可能低估高质量土壤有机质的 Q_{10} 值^[42];(3) 培养实验中土壤样品经常经过预处理(过筛、混合、除根),改变了土壤环境,所以使实验结果与生态系统水平上的观测存在差异^[74]。

3.2 平行温度培养实验中 Q_{10} 值计算问题及建议

针对以上讨论的问题,初步提出了平行温度培养实验中 Q_{10} 值计算方法的改进方案:实验条件是两个温度模式下培养相同土壤样品,如:10℃ 和 20℃。首先作出两种温度模式下有机质随时间分解速率图及有机质分解累积图(图 1), Q_{10} 的计算不以某一时刻为衡量,而以某一有机质分解累积量为衡量。在任意累积释放 CO_2 量时,分别对应两个温度模式下时间 t_1 和 t_2 ,假设这两个温度模式下的土壤样品呼吸时释放出 CO_2 具有相同的底物供应背景值,在时间 t_1 和 t_2 时分别对应两个温度模式下呼吸量瞬时值为 R_{20t_1} 和 R_{10t_2} ,此时对应的这部分土壤有机质的温度敏感性可由下式计算: $Q_{10} = R_{20t_1} / R_{10t_2}$,暂且可将其定义为 $Q_{\text{cum}10}$,指某一 CO_2 释放累积量时对应的土壤有机质分解温度敏感性。以上假设的成立还需满足另外两个重要假设:(1) 在不同温度条件下,参与反应的微生物类群理论上是相同的;(2) 在不同温度条件下,参与分解的有机质组分的化学特性在时间顺序上都是由易分解到难分解。这种计算方法所获得的 Q_{10} 值便消除了底物供给差异造成的低估。类似方法(依据相同¹⁴C 损失比例)很早就 Dalias^[31] 的实验中提到,但没有得到足够的重视。近来 Conant^[30] 也根据类似假设通过消耗相同部分有机质的时间比的差异,证明了惰性有机质分解温度敏感性高于活性有

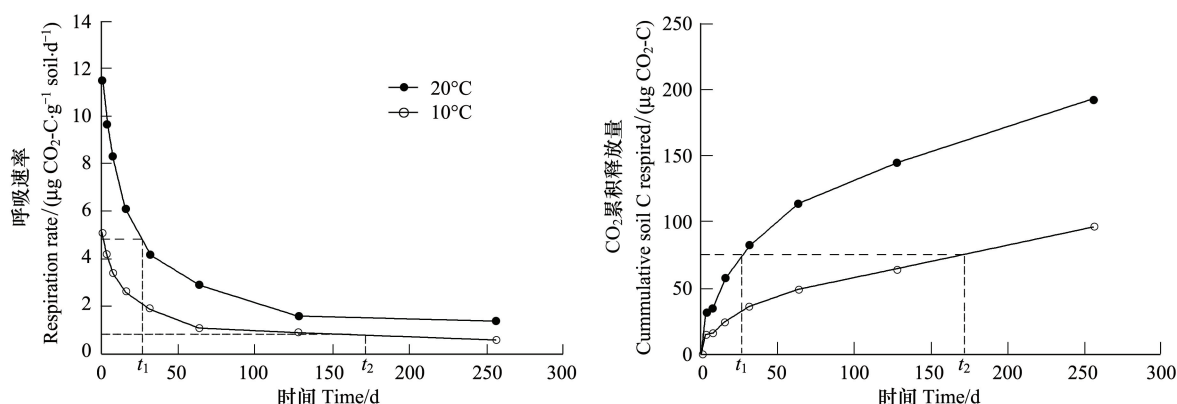


图 1 平行温度(10℃ 和 20℃)培养实验土壤有机质分解速率及 CO_2 释放量累积示意图

Fig. 1 Respiration rate and cumulative soil C respired incubated in 10℃ and 20℃

机质。

4 展望

在土壤有机质分解温度敏感性问题尚未达成共识之前,全球变暖与大气 CO₂ 浓度增加正负反馈关系仍难下结论。受目前实验手段及拟合技术等限制,阐明土壤有机质分解温度敏感性的调控机理尚存在一定难度。然而,有机质组分物理分离技术、同位素技术以及核磁共振技术等的发展和应用将为这一问题的解决提供更加有利的条件。

关于土壤有机质质量与温度敏感性呈正相关还是负相关存在两方面的意义。一方面,目前研究趋势表明,惰性有机质分解温度敏感性较大,并在很大程度上决定了气候变化的正反馈效果,如果这一结论得到充分证实,在以后地下碳循环研究中区分来自新固定的有机质和难分解的有机质释放的 C 比区分微生物还是植物释放的 C 将更加重要^[36]。另一方面,虽然越来越多的证据表明,土壤有机质分解温度敏感性与土壤质量呈负相关,但这并非十分重要,其原因在于:(1)表面温度敏感性往往由于环境因子的限制而不能得到表达,这种环境因子对温度的敏感性一定程度上比质量差异的温度敏感性差异更加重要;(2)土壤有机质作为一个连续的质量谱,仅仅通过将模型中单个 Q_{10} 修正为两个甚至 3 个不同的 Q_{10} 值也仅仅是对模型的简单改进,并不能从根本上阐明有机质分解的机理及解决模拟精度问题,所以建立一个敏感性与质量关系的谱,是从本质上改进模型模拟效果的关键。因此,强调土壤有机质分解温度敏感性在全球变暖正反馈环节中重要性的同时,还应当关注限制土壤有机质分解内在温度敏感性表达的环境因子的温度敏感性,这些环境限制因子的消失将会对全球碳循环造成巨大影响。事实上,观测到的呼吸与温度的关系是由一系列综合因素共同影响的,因此,土壤呼吸的温度敏感性不可能通过实际测量获得。任何可测的温度响应函数都不能预测未来气候变化对土壤呼吸的影响,所以想要真正提高和改进目前对土壤呼吸与环境变化响应的理解,还必须更好地综合分析底物供应与土壤生物间的关系,以及它们对于土壤非生物状况变化的长期响应^[75]。

References:

- [1] Jenkinson D S, Adams D E, Wild A. Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming. *Nature*, 1991, 351 (6324): 304-306.
- [2] Kirschbaum M U F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27 (6): 753-760.
- [3] Schimel D S, Braswell B H, Holland E A, McKeown R, Ojima D S, Painter T H, Parton W J, Townsend A R. Climatic, edaphic, and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 1994, 8: 279-293.
- [4] Enting I, Wigley T, Heimann, M. Future Emissions and Concentrations of Carbon Dioxide; Key Ocean/Atmosphere/Land Analyses (Technical Paper 31, Division of Atmospheric Research, CSIRO, Melbourne). In: 1994.
- [5] Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A, Totterdell I J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408 (6809): 184-187.
- [6] Jones C, McConnell C, Coleman K, Cox P, Falloon P, Jenkinson D, Powlson D. Global Climate Change and Soil Carbon Stocks; Predictions from Two Contrasting Models for the Turnover of Organic Carbon in Soil. *Global Change Biology*, 2004, 11: 154-166.
- [7] Parton W J, Schimel D S, Cole C V, Ojima D S. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains Grasslands. *Soil Science Society of America Journal*, 1987, 51: 1173-1179.
- [8] Jenkinson D S. The turnover of organic carbon and nitrogen in soil. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1990, 329: 361-368.
- [9] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440: 165-173.
- [10] Fang C, Smith P, Moncrieff J B, Smith J U. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature*, 2005, 433 (7021): 57-59.
- [11] Liski J, Ilvesniemi H, Mäkelä A, C. J W. CO₂ emissions from soil in response to climatic warming are overestimated — The decomposition of old organic matter is tolerant to temperature. *Ambio*, 1999, 28: 171-174.
- [12] Knorr W, Prentice I C, House J I, Holland E A. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature*, 2005, 433 (7023): 298-301.
- [13] Larionova A A, Yevdokimov I V, Bykhovets S S. Temperature response of soil respiration is dependent on concentration of readily decomposable C.

- Biogeosciences, 2007, 4 (6): 1073-1081.
- [14] Ågren G I, Wetterstedt J M. What determines the temperature response of soil organic matter decomposition? *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39 (7): 1794-1798.
- [15] Davidson E A, Janssens I A, Luo Y. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10} . *Global Change Biology*, 2006, 12 (2): 154-164.
- [16] Kirschbaum M U F. The temperature dependence of organic-matter decomposition-still a topic of debate. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38 (9): 2510-2518.
- [17] Kirschbaum M U F. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry*, 2000, 48: 21-51.
- [18] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, Andrews J A. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 2000, 48 (1): 115-146.
- [19] Boone R D, Nadelhoffer K J, Canary J D, Kaye J P. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 1998, 396 (6711): 570-572.
- [20] Grogan P, Jonasson S. Temperature and substrate controls on intra-annual variation in ecosystem respiration in two subarctic vegetation types. *Global change biology*, 2005, 11 (3): 465-475.
- [21] Hartley I P, Heinemeyer A, Evans S P, Ineson P. The effect of soil warming on bulk soil vs. rhizosphere respiration. *Global Change Biology*, 2007, 13 (12): 2654-2667.
- [22] Van't Hoff J H. Lectures on Theoretical and Physical Chemistry. Part I. Chemical Dynamics. London: Edward Arnold; 1898.
- [23] Arrhenius S. Über die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Säuren. *Zeitschrift für Physik Chemie*, 1889, 4: 226-248.
- [24] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO_2 efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33: 155-165.
- [25] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8: 315-323.
- [26] O'Connell A. Microbial decomposition (respiration) of litter in eucalypt forests of south-western Australia: an empirical model based on laboratory incubations. *Soil Biology and Biochemistry*, 1990, 22: 153-160.
- [27] Rey A, Jarvis P. Modelling the effect of temperature on carbon mineralization rates across a network of European forest sites (FORCAST). *Global Change Biology*, 2006, 12 (10): 1894-1908.
- [28] Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. Soil Warming and Carbon-Cycle Feedbacks to the Climate System. *Science*, 2002, 298 (5601): 2173-2176.
- [29] Bosatta E, Ågren G I. Soil organic matter quality interpreted thermodynamically. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31 (13): 1889-1891.
- [30] Conant R T, Drijber R A, Haddix M L, Parton W J, Paul E A, Plante A F, Six J, Steinweg J M. Sensitivity of organic matter decomposition to warming varies with its quality. *Global Change Biology*, 2008, 14 (4): 868-877.
- [31] Dalias P, Anderson J M, Bottner P, Couteaux M M. Temperature responses of carbon mineralization in conifer forest soils from different regional climates incubated under standard laboratory conditions. *Global Change Biology*, 2001, 7 (2): 181-192.
- [32] Dalias P, Anderson J M, Bottner P, Couteaux M M. Long-term effects of temperature on carbon mineralisation processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33 (7/8): 1049-1057.
- [33] Fierer N, Craine J M, McLauchlan K, Schimel J P. Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition. *Ecology*, 2005, 86 (2): 320-326.
- [34] Leifeld J, Fuhrer J. The temperature response of CO_2 production from bulk soils and soil fractions is related to soil organic matter quality. *Biogeochemistry*, 2005, 75: 433-453.
- [35] Vanhala P, Karhu K, Tuomi M, Sonninen E, Jungner H, Fritze H, Liski J. Old soil carbon is more temperature sensitive than the young in an agricultural field. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39 (11): 2967-2970.
- [36] Hartley I P, Ineson P. Substrate quality and the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40: 1567-1574.
- [37] Reichstein M, Kätterer T, Andr  n O, Ciais P, Schulze E D, Cramer W, Papale D, Valentini R. Does the temperature sensitivity of decomposition vary with soil organic matter quality? *Biogeosciences Discuss*, 2005, 2 (4): 737-747.
- [38] Reichstein M, Subke J A, Angeli A C, Tenhunen J D. Does the temperature sensitivity of decomposition of soil organic matter depend upon water content, soil horizon, or incubation time? *Global Change Biology*, 2005, 11 (10): 1754-1767.
- [39] Ågren G I. Temperature dependence of old soil organic matter. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 2000, 29 (1): 55-55.
- [40] Conen F, Leifeld J, Seth B, Alewell C. Warming mineralizes young and old carbon equally. *Biogeosciences*, 2006, 3: 515-519.

- [41] Plante A F, Conant R T, Carlson J, Greenwood R, Shulman J M, Haddix M L, Paul E A. Decomposition temperature sensitivity of isolated soil organic matter fractions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42 (11): 1991-1996.
- [42] Fang C, Smith P, Smith J U. Is resistant soil organic matter more sensitive to temperature than the labile organic matter?. *Biogeosciences*, 2006, (3): 65-68.
- [43] Fierer N, Allen A S, Schimel J P, Holden P A. Controls on microbial CO₂ production: a comparison of surface and subsurface soil horizons. *Global Change Biology*, 2003, 9 (9): 1322-1332.
- [44] Bååth E, Wallander H. Soil and rhizosphere microorganisms have the same Q_{10} for respiration in a model system. *Global Change Biology*, 2003, 9 (12): 1788-1791.
- [45] Högberg P. Is tree root respiration more sensitive than heterotrophic respiration to changes in soil temperature? *New Phytologist*, 2010, 188 (1): 9-10.
- [46] Luo Y, Wan S, Hui D, Wallace L L. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001, 413 (6856): 622-625.
- [47] Peterjohn W T, Melillo J M, Steudler P A, Newkirk K M, Bowles F P, Aber J D. Responses of Trace Gas Fluxes and N Availability to Experimentally Elevated Soil Temperatures. *Ecological Applications*, 1994, 4 (3): 617-625.
- [48] Kirschbaum M U F. Soil respiration under prolonged soil warming: are rate reductions caused by acclimation or substrate loss? *Global Change Biology*, 2004, 10 (11): 1870-1877.
- [49] Hartley I P, Heinemeyer A, Ineson P. Effects of three years of soil warming and shading on the rate of soil respiration: substrate availability and not thermal acclimation mediates observed response. *Global Change Biology*, 2007, 13 (8): 1761-1770.
- [50] Tuomi M, Vanhala P, Karhu K, Fritze H, Liski J. Heterotrophic soil respiration-Comparison of different models describing its temperature dependence. *Ecological Modelling*, 2008, 211 (1/2): 182-190.
- [51] Bradford M A, Davies C A, Frey S D, Maddox T R, Melillo J M, Mohan J E, Reynolds J F, Treseder K K, Wallenstein M D. Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecology Letters*, 2008, 11 (12): 1316-1327.
- [52] Dorrepaal E, Toet S, van Logtestijn R S P, Swart E, van de Weg M J, Callaghan T V, Aerts R. Carbon respiration from subsurface peat accelerated by climate warming in the subarctic. *Nature*, 2009, 460 (7255): 616-619.
- [53] Garten jr C T, Post W M, Hanson P J, Cooper L W. Forest soil carbon inventories and dynamics along an elevation gradient in the southern appallation mountains. *Biogeochemistry*, 1999, 45 (2): 115-145.
- [54] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relation to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, 44B: 81-99.
- [55] Giardina C P, Ryan M G. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 2000, 404 (6780): 858-861.
- [56] Davidson E A, Trumbore S E, Amundson R. Biogeochemistry: Soil warming and organic carbon content. *Nature*, 2000, 408 (6814): 789-790.
- [57] Eliasson P E, McMurtrie R E, Pepper D A, Stromgren M, Linder S, Agren G I. The response of heterotrophic CO₂ flux to soil warming. *Global Change Biology*, 2005, 11 (1): 167-181.
- [58] Kätterer T, Reichstein M, Andrén O, Lomander A. Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analyzed with different models. *Biology and Fertility of Soils*, 1998, 27 (3): 258-262.
- [59] Fierer N, Benjamin P, Colman, Joshua P, Schimel, Jackson a R B. Predicting the temperature dependence of microbial respiration in soil: A continental-scale analysis. *Global Biogeochemical Cycles*, 2006, 20: GB3026, doi:3010.1029/2005GB002644.
- [60] Fissore C, Christian P, Giardina Randall K, Kolka Carl C, Trettin Gary M, King Martin F, Jurgensen Christopher D, Barton S, McDowell D. Temperature and vegetation effects on soil organic carbon quality along a forested mean annual temperature gradient in North America. *Global Change Biology*, 2008 (14):193-205.
- [61] Vanhala P, Karhu K, Tuomi M, Björklöf K, Fritze H, Liskia J. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in southern and northern areas of the boreal forest zone. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40 (7): 1758-1764.
- [62] Knorr W, Prentice I C, House J I, Holland E A. On the available evidence for the temperature dependence of soil organic carbon. *Biogeosciences Discussions*, 2005, 2: 749-755.
- [63] Hyvönen R, Ågren G I, Dalas P. Analysing temperature response of decomposition of organic matter. *Global Change Biology*, 2005, 11 (5): 770-778.
- [64] Xu M, 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 (6): 667-677.
- [65] Michaelis L, Menten M L. Die kinetik der invertin wirkung. *Biochemisches Zeitschrift*, 1913, 49: 334-336.
- [66] Chen B, Liu S, Ge J, Chu J. Annual and seasonal variations of Q_{10} soil respiration in the sub-alpine forests of the Eastern Qinghai-Tibet Plateau,

- China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42 (10): 1735-1742.
- [67] Wan S, Luo Y. Substrate regulation of soil respiration in a tallgrass prairie: Results of a clipping and shading experiment. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, 17; doi:10.1029/2002GB001971.
- [68] Höglberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor A F S, Ekblad A, Höglberg M N, Nyberg G, Ottosson-Lofvenius M, Read D J. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 2001, 411 (6839): 789-792.
- [69] Verburg PSJ, Arnone JA III, Evans RD e. Net ecosystem C exchange in two model grassland ecosystems. *Global Change Biology*, 2004, 10: 498-508.
- [70] Gu L W M Post, King A W. Fast labile carbon turnover obscures sensitivity of heterotrophic respiration from soil to temperature: A model analysis,. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18; GB1022.
- [71] Chen X, Tang J, Jiang L, Li B, Chen J, Fang C. Evaluating the impacts of incubation procedures on estimated Q_{10} values of soil respiration. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 42 (12): 2282-2288.
- [72] Marschner B, Bredow A. Temperature effects on release and ecologically relevant properties of dissolved organic carbon in sterilised and biologically active soil samples. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34: 459-466.
- [73] Reichstein M, Bednorz F, Broll G, Kätterer T. Temperature dependence of carbon mineralisation: conclusions from a long-term incubation of subalpine soil samples. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32: 947-958.
- [74] Reichstein M, Bednorz F, Broll G et al. Temperature dependence of carbon mineralization: conclusions from a long-term incubation of subalpine soil samples. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, (32): 947-958.
- [75] Subke J A, Bahn M. On the temperature sensitivity of soil respiration: Can we use the immeasurable to predict the unknown?. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42 (9): 1653-1656.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.32 ,No.15 August ,2012(Semimonthly)

CONTENTS

Effects of grazing on litter decomposition in two alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibet Plateau	ZHANG Yanbo, LUO Peng, SUN Geng, et al (4605)
Distribution pattern and their influencing factors of invasive alien plants in Beijing	WANG Suming, ZHANG Nan, YU Linqian, et al (4618)
Simulation of CO ₂ and H ₂ O fluxes over temperate mixed forest and sensitivity analysis of layered methods: stomatal conductance-photosynthesis-energy balance coupled model	SHI Tingting, GAO Yufang, YUAN Fenghui, et al (4630)
Analysis on the responses of flood storage capacity of Dongting Lake to the changes of landscape patterns in Dongting Lake area	LIU Na, WANG KeLin, DUAN Yafeng (4641)
Integrated water risk assessment in Daliao River estuary area	YU Ge, CHEN Jing, ZHANG Xueqing, et al (4651)
Discussion on the standardized method of reference sites selection for establishing the Benthic-Index of Biotic Integrity	QU Xiaodong, LIU Zhigang, ZHANG Yuan (4661)
Genetic diversity analysis of different age of a Dalian population of the Manila clam <i>Ruditapes philippinarum</i> by EST-SSR	YU Zhifei, YAN Xiwu, ZHANG Yuehuan, et al (4673)
Geostatistical analysis of spatial heterogeneity of yellowfin tuna (<i>Thunnus albacares</i>) purse seine catch in the western Indian Ocean	YANG Xiaoming, DAI Xiaojie, ZHU Guoping (4682)
Seasonal differences in habitat selection of the Crocodile lizard (<i>Shinisaurus crocodilurus</i>) in Luokeng Nature Reserve, Guangdong	WU Zhengjun, DAI Dongliang, NIN Jiajia, et al (4691)
Soil physical and chemical properties in forest succession process in Xinglong Mountain of Gansu	WEI Qiang, LING Lei, CHAI Chunshan, et al (4700)
Dynamics of soil organic carbon and total nitrogen contents in short-rotation triploid <i>Populus tomentosa</i> plantations	ZHAO Xuemei, SUN Xiangyang, KANG Xiangyang, et al (4714)
Grazing effects on eco-stoichiometry of plant and soil in Hulunbeir, Inner Mongolia	DING Xiaohui, GONG Li, WANG Dongbo, et al (4722)
Effect of elevated ultraviolet-B (UV-B) radiation on CH ₄ emission in herbicide resistant transgenic rice from a paddy soil	LOU Yunsheng, ZHOU Wenlin (4731)
NMR spectroscopy based metabolomic analysis of <i>Thellungiella salsuginea</i> under salt stress	WANG Xinyu, WANG Lihua, YU Ping, et al (4737)
Screening and identification of associative nitrogen fixation bacteria in rhizosphere of sugarcane in Guangxi	HU Chunjin, LIN Li, SHI Guoying, et al (4745)
Effects of different rice-crab production modes on soil labile organic carbon and enzyme activities	AN Hui, LIU Mingda, WANG Yaojing, et al (4753)
The characteristics of soil microbial communities at burned forest sites for the Great Xingan Mountains	BAI Aiqin, FU Bojie, QU Laiye, et al (4762)
Changes of soil faunal communities during the restoration progress of <i>Abies faxoniana</i> Forests in Northwestern Sichuan	CUI Liwei, LIU Shirong, LIU Xingliang, et al (4772)
The effects of the endophytic fungus <i>Ceratobasidium stevensii</i> B6 on <i>Fusarium oxysporum</i> in a continuously cropped watermelon field	XIAO Yi, DAI Chuanchao, WANG Xingxiang, et al (4784)
Population ecology of <i>Aulacoseira granulata</i> in Xijiang River	WANG Chao, LAI Zini, LI Yuefei, et al (4793)
Evaluation of ecosystem sustainability for large-scale constructed wetlands	ZHANG Yiran, WANG Renqing, ZHANG Jian, et al (4803)
MIS3b vegetation and climate changes based on pollen and charcoal on Qianxi Plateau	ZHAO Zengyou, YUAN Daoxian, SHI Shengqiang, et al (4811)
The effects of stemflow on the formation of "Fertile Island" and "Salt Island" for <i>Haloxylon ammodendron</i> Bge	LI Congjuan, LEI Jiaqiang, XU Xinwen, et al (4819)
Accumulation and translocation of dry matter and nutrients of wheat rotated with legumes and its relation to grain yield in a dryland area	YANG Ning, ZHAO Hubing, WANG Zhaohui, et al (4827)
Occurrence characteristics of <i>akashiwo sanguinea</i> bloom caused by land source rainwater	LIU Yihao, SONG Xiukai, JIN Yang, et al (4836)
Analysis on landscape pattern change and its driving forces of Yancheng National Natural Reserve	WANG Yanfang, SHEN Yongming (4844)
Resource potential assessment of urban roof greening and development strategies: a case study in Futian central district, Shenzhen, China	SHAO Tianran, LI Chaosu, ZENG Hui (4852)
Analysis of the dynamic coupling processes and trend of regional eco-economic system development in the Yellow River Delta	WANG Jieyong, WU Jianzhai (4861)
The diversity parameters of butterfly for ecological function divisions in Chongqing	LI Aimin, DENG Heli, MA Qi (4869)
Review and Monograph	
Responses of soil respiration to different environment factors in semi-arid and arid areas	WANG Xinyuan, LI Yulin, ZHAO Xueyong, et al (4890)
Temperature sensitivity of soil respiration: uncertainties of global warming positive or negative feedback	LUAN Junwei, LIU Shirong (4902)
The primary factors controlling methane uptake from forest soils and their responses to increased atmospheric nitrogen deposition: a review	CHENG Shulan, FANG Huajun, YU Guirui, et al (4914)
The research progresses on biological oxidation and removal of nitrogen in lakes	FAN Junnan, ZHAO Jianwei, ZHU Duanwei (4924)
Scientific Note	
Cutting effects on growth and wastewater purification of <i>Cyperus alternifolius</i> in constructed wetland	LÜ Gaiyun, HE Huaidong, YANG Danjing, et al (4932)

《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 15 期 (2012 年 8 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 15 (August, 2012)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元