

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/stxb201107281108

王新源, 李玉霖, 赵学勇, 毛伟, 崔夺, 曲浩, 连杰, 罗永清. 干旱半干旱区不同环境因素对土壤呼吸影响研究进展. 生态学报, 2012, 32(15): 4890-4901.

Wang X Y, Li Y L, Zhao X Y, Mao W, Cui D, Qu H, Lian J, Luo Y Q. Responses of soil respiration to different environment factors in semi-arid and arid areas. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(15): 4890-4901.

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^{1,2}, 李玉霖^{1,*}, 赵学勇¹, 毛伟^{1,2}, 崔夺^{1,2}, 曲浩^{1,2},
连杰^{1,2}, 罗永清^{1,2}

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 兰州 730000; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 土壤呼吸是全球陆地生态系统碳循环的重要环节,也是全球气候变化的关键生态过程。阐明和探讨影响土壤呼吸的各类环境因素,对准确评估陆地生态系统碳收支具有重要意义。干旱半干旱区是陆地生态系统的重要组成部分,研究该区域影响土壤呼吸的环境因素有助于深入了解干旱半干旱区土壤碳循环过程。

就土壤温度、土壤水分、降水、土壤有机质等非生物因子及植被类型、地上、地下生物量、土壤凋落物等生物因子两个方面对土壤呼吸的影响进行了综述。以干旱半干旱区的研究进展为主要论述对象,在上述因素中重点阐述了土壤温度、水分及其耦合作用下土壤呼吸的响应,并就土壤呼吸的 Q_{10} 值及各影响因素间的交互作用进行归纳总结。在此基础上,说明了土壤温度和水分是影响干旱半干旱区土壤呼吸的主要因素。为了更准确的估算干旱半干旱区土壤呼吸速率,综合分析多种因子的交互影响,提出目前土壤呼吸研究存在的问题和今后重点关注的方向:1)不同尺度下干旱半干旱区土壤呼吸的研究;2)荒漠生态系统土壤呼吸研究;3)非生长季土壤呼吸研究;4)多因素协同作用土壤呼吸模型建立;5)测量方法的改进与完善。

关键词: 土壤呼吸; 非生物因子; 生物因子; 干旱半干旱区; 研究展望

Responses of soil respiration to different environment factors in semi-arid and arid areas

WANG Xinyuan^{1,2}, LI Yulin^{1,*}, ZHAO Xueyong¹, MAO Wei^{1,2}, CUI Duo^{1,2}, QU Hao^{1,2}, LIAN Jie^{1,2}, LUO Yongqing^{1,2}

1 Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Soil respiration, as one of the key ecological processes, plays an important role in terrestrial ecosystems. Quantitative analysis of soil respiration is critical to assessment of ecosystem carbon budget and responses of soils to global climate change. Semi-arid and arid area covers a vast and continuous region and provides special habitats for lives, thus research in environmental factors influence on soil respiration in semi-arid and arid area is contributive to estimating soil carbon storage and understanding the process of carbon cycle. This paper summarizes the impacts of the Non-biotic factors and biotic factors including soil temperature, soil moisture, precipitation, vegetation type, aboveground and underground biomass, leaf area index, and litter on soil respiration. The interaction of the above environmental factors were analyzed with special focuses on soil temperature, moisture and the Q_{10} value of soil respiration based on summarization of related researches. A good deal of literatures and papers indicated that soil temperature and moisture, especially in arid areas, are

基金项目: 国家科技支撑资助项目(2011BAC07B02); 国家自然科学基金资助项目(41071185); 国家重点基础研究发展规划资助项目(2009CB421102)

收稿日期: 2011-07-28; 修订日期: 2012-05-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lyulin@gmail.com

critical factors to soil respiration. Soil respiration is positively responded to temperature in semi-arid ecosystems or other ecosystems in dry and warm years. Compared to temperature, soil moisture plays a prominent role on soil respiration mainly due to stimulating microbial activity, and soil microbes can intensively influence the response of soil respiration. Based on the above analyses, it is suggested that the following issues should be taken into consideration for future researches: 1) spatial and temporal variation of soil respiration in arid or semiarid ecosystems; 2) process of soil respiration in arid or semiarid ecosystems; 3) soil respiration in none-growing season; 4) modeling soil respiration in relation to synergistic interaction of multiple factors; 5) improving and refining measuring methods of soil respiration.

Key Words: soil respiration; non-biotic factors; biotic factors; semi-arid and arid areas; perspectives

以全球变暖为主要特征的气候变化是人类社会关注的热点之一,研究与其密切相关的碳循环机制已成为生态学家日前的核心任务。土壤呼吸是陆地生态系统碳循环的重要环节,是土壤碳素向大气输出的主要途径^[1-2]。据统计,全球土壤碳库量为 1300—2000PgC,占全球碳总储存量的 67%^[3],约是植被碳库的 3 倍、大气碳库的 2 倍^[4]。土壤碳库的较小变动即会显著改变大气中 CO₂ 浓度和土壤碳沉积速率^[5]。因此,以土壤呼吸为主体的土壤碳排放过程成为引起气候变化的重要因素之一^[6]。此外,土壤呼吸还是土壤生态系统物质循环与能量转化的外在表现,对土壤有机质的矿化速率、异养代谢情况、土壤腐殖质和枯枝落叶层中碳代谢、植被地下碳分配和生态系统生产力等有重要指示作用^[7-8]。

干旱半干旱区生态环境脆弱,具有极端的非生物生态因子。温度日较差和年较差大,大气与土壤含水量较低,养分及土壤有机质缺乏,植被分布较为单一,其群落结构与功能简单,类型多以耐旱的灌木和草本为主^[9]。由于干旱半干旱区土壤有机碳含量偏低,土壤呼吸对温度与水分变化极为敏感,因此成为衡量区域气候变化的重要指标之一。就全球范围来看,干旱半干旱区占据陆地表面五分之二以上面积,不仅是陆地生态系统的重要组成部分;同时也是最为脆弱的生态类型。作为干旱半干旱区土壤碳损失主要途径,分析土壤呼吸对各环境因子响应过程,掌握土壤呼吸在不同因素作用下的变化规律,深入探讨该区域土壤呼吸对全球变化的响应强度和机制;对于准确估计碳收支预算,阐明未来气候变化条件下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^[10-11]。基于上述原因,本文对干旱半干旱地区不同环境要素对土壤呼吸的影响特征及规律进行了综述。

1 影响土壤呼吸的因素

土壤呼吸是土壤内的 CO₂ 在浓度梯度驱动下由土层内部向地表扩散的过程,主要由微生物氧化有机物和根系呼吸产生,部分反映了土壤微生物活性和土壤物质代谢强度,是表征土壤质量与肥力的重要生物学指标^[12-15]。研究发现,这一指标与土壤温度、湿度、结构及质地、植被地上地下生物量等密切相关^[16]。干旱区土壤贫瘠,降水稀少,植被种类少、盖度低,土壤呼吸强度及变化规律主要受水分及土壤碳源限制。

1.1 非生物因子

1.1.1 温度

温度是调节和控制许多生态学过程的关键因素,同时也是影响土壤呼吸的决定性因子之一。目前,研究土壤呼吸与温度间相互关系的方程有多种:主要有线性方程^[17-18]、指数方程^[19-20]、Arrhenius 方程^[21-22]、幂函数方程^[23]和逻辑斯蒂方程^[24-25]。其中 Van'tHoff 指数方程能在一定温度区间内很好的描述土壤呼吸变化^[26],较好的揭示 CO₂ 通量的季节变异性;但当温度过高或偏低时,其模拟精度下降明显。Arrhenius 方程引入土壤激活能的概念,能有效减少在极端气候条件下对土壤呼吸估算的误差。根据诸多方程得到的一致性结论是:在一定温度范围内,土壤呼吸强度与土壤温度有显著正相关关系。为了定量的描述土壤呼吸与温度间的关系,土壤呼吸的温度敏感性(Q_{10})成为重要参数被引用。

土壤呼吸的温度敏感性经常被用来预测大气 CO₂ 浓度升高和气候变化影响下生态系统的反馈效应^[27]。

日前,绝大多数模型假设全球的温度敏感度固定,并设定 Q_{10} 值为 2.0 来模拟土壤呼吸过程。如果充分考虑 Q_{10} 的空间异质性,相比先前的模型,陆地生态系统碳循环对全球变暖反馈的趋势和规模均将产生显著的变化^[28]。诸多实验表明: Q_{10} 值的变异性与土壤温度、有机质含量与活性、水分及陆表覆被类型密切相关^[29-32],特别是气候的暖干化对 Q_{10} 值大小影响显著。例如,中国西部属于典型的温带大陆性干旱气候,区域内水热条件较差,生产力和土壤有机碳含量偏低,增加了环境因素对土壤呼吸的制约,因而具有较低的 Q_{10} 值。

荒漠生态系统地表水分含量低,蒸发量大,随温度的升高或增温时间的延长,土壤呼吸速率增长减缓甚至停止,对温度变化的敏感程度降低,表现为温度较低时,土壤呼吸主要受温度变化控制;温度偏高时,土壤呼吸主要受土壤水分等因素影响^[7,33]。这种情况说明土壤呼吸是温度与其它多种因子共同作用的结果。当温度较低时,对于植物根系和土壤微生物来说,温度是限制性因子;随着气温的升高,植物根系与土壤微生物活性对土壤含水量的依赖性不断增加,土壤水分和养分成为限制因子,温度的作用相应下降^[34]。Raich 等统计了干旱区的 6 个实验样地时发现:试验区内土壤呼吸的 Q_{10} 值为 1.39,低于全球陆地生态系统(除湿地外)1.5 的均值^[35];Atkin 等人认为:能量和物质供应的限制可能是导致干旱区土壤呼吸温度敏感性下降的重要因素^[36];张丽华等在中国新疆地区对土壤呼吸速率的日变化进行了长期监测发现:9—11 月间,土壤呼吸速率在每天 8:00 左右为负值,到 10:00,呼吸速率上升为正值,而土壤呼吸速率呈负值的现象在其他时段并未观测到^[37]。由此推断,干旱区土壤呼吸速率为负值的情况可能与该地区的低温相关^[38]。另有报道称:中国东北半干旱草地生态系统土壤呼吸速率在 6 月底达到最大值,有 $2.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,9 月下旬数值最小,仅为 $0.39 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,反映土壤温度是控制土壤呼吸季节变异的重要环境因子^[39]。

1.1.2 土壤水分

土壤水分是影响陆地生态系统 CO_2 通量的重要环境要素,对植被的生长、根系分布、微生物活性等与土壤呼吸密切相关的生物因子起控制作用^[7]。诸多研究显示,水分对土壤呼吸的影响具有复杂性与不确定性,不同生态系统土壤水分与呼吸间分别存在正相关^[40]、负相关及不相关关系^[41]。多数生态系统土壤水分含量在永久萎蔫点与田间持水量之间时与土壤呼吸量显著正相关^[42-45],其主要原因在于随着含水量提高,根系发育良好,根际微生物新陈代谢加强,土壤呼吸增加明显。相较而言,干旱半干旱区生态系统经常受水分条件限制,特别是夏季,偏低的土壤含水量造成微生物活性下降,从而对土壤呼吸产生明显抑制。这种限制主要表现在降低土壤有机质的可利用性和过低水势导致土壤微生物死亡两方面^[46-48]。进一步回归分析表明,干旱区土壤呼吸的季节波动强度和土壤水分显著负相关,低土壤含水量群落土壤呼吸速率的季节变化对土壤水分变化的响应与高土壤含水量群落相比更为敏感,但夏季土壤呼吸的最大值与土壤水分的极值并无固定联系^[49]。Maestre 等人认为:土壤水分含量达到最低值时,随着温度升高土壤 CO_2 通量不断降低^[47-50];也有研究观察到夏季干旱时节,土壤仍具有较高的呼吸速率^[51-52]。这一结果证实沙生植物在极端条件下具有抵御干旱的能力:表现为低含水量土壤中,当植被冠层遭受水分胁迫时,一部分可溶性碳水化合物被分配到根系,以维持较高的根呼吸速率。研究还发现,相比容重与体积,对有机物和土壤结构来说,用土壤基质势表示水分含量更加适宜^[53]。Orchard 和 Cook 发现,当土壤基质势小于 -0.01MPa ,土壤微生物呼吸强度减弱。研究人员将此归因于微生物活性降低^[54]。Orchard 及 Cook 进一步研究证实土壤呼吸强度在基质势由 -0.5 下降至 -1.5MPa 时会下降 50%。引入基质势后,定量描述土壤水分与土壤呼吸的关系显得更加直观^[53]。

1.1.3 温度与水分的协同作用

日前,温度与水分的协同作用受到越来越多的重视。在较为干旱的荒漠生态系统,土壤呼吸主要受温度和水分的共同作用^[49]。李凌浩在研究草原生态系统土壤呼吸时发现约有 70% 的呼吸变量是由温度和土壤水分共同决定^[55];Frank 等对北美中北部各种草地群落多种环境因素进行分析后得出:土壤温度与土壤呼吸间具有最显著的相关性,是影响土壤呼吸速率的主导因子,贡献率达 0.44—0.81。土壤含水量贡献率较小,但仍可达 0.26^[52]。

不同于其它生态系统,干旱区土壤呼吸对温度响应高度依赖于土壤含水量。Dorr 和 Munnich 等经过多年

研究发现,德国山毛榉 Q_{10} 值在干旱年份偏高,湿润年份较低。其主要原因在于湿润年份土壤含水量一直保持在较高水平,限制了氧气的扩散,并使微生物分解能力下降,直接导致 CO_2 产生量减少^[56],碳通量与温度间相关性减弱。但另有许多观点与以上结论不符:Fernandez 等发现当地表温度超过 $15.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,由于受高温及低土壤含水量的限制,寒漠生态系统土壤呼吸下降明显,春季土壤呼吸速率高于夏季^[57];李玉强等对不同类型沙丘土壤微生物呼吸研究发现: Q_{10} 最小值出现在土壤含水量为田间持水量 5% 时,然后随着土壤含水量的增加而升高,达到田间持水量的 95% 后随着土壤含水量的增加而下降^[58];陈全胜等对内蒙古温带典型草原 11 种不同群落进行分析发现,各群落 Q_{10} 值与土壤含水量间存在显著正相关关系^[59];高艳红等研究沙漠地区不同水热条件下土壤呼吸速率时得出类似结论:当土壤含水量较高时,影响土壤呼吸速率的 Q_{10} 值明显增加;当土壤含水量偏低时 Q_{10} 值也随之下降^[60]。对此,Davidson 等总结分析出土壤含水量影响 Q_{10} 值的两方面原因:一方面土壤含水量偏低时,可溶性土壤底物的溶解能力下降^[61];另一方面土壤含水量过高时,溶解氧扩散能力下降。以上两个方面均对土壤微生物呼吸有较强的限制作用。进一步研究表明:当空气温度低于 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,羊草草原土壤呼吸的季节性动态特征与温度的相关性显著强于土壤水分;而高于 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,土壤水分成为主要控制性因子^[55]。此外,张丽华等对梭梭、假木贼、盐穗木群落进行标准化校正后发现:土壤呼吸速率与表层土壤含水量间相关性较差,可能表明土壤水分对土壤呼吸无显著抑制作用,温度仍起主导作用^[37]。考虑到土壤温度与水分均是土壤呼吸的主要驱动因子,两者的相对重要性及具体作用机理仍存在争论^[49-52]。

1.1.4 降水

诸多证据表明:对于荒漠生态系统,即使少量的降水事件也能极大的影响土壤生化过程。降水通过强烈促进土壤微生物活性,迅速提高土壤呼吸效率^[62-66]。特别是夏季发生于半干旱地区的阵发性降水能够强烈的激发土壤中 CO_2 的释放量,提升土壤 N 循环速率^[67]。Parker 等认为热带沙漠地区土壤呼吸最适温度大约是 $41\text{ }^{\circ}\text{C}$,不连续的、阵发性的降水对于干旱地区土壤微生物活性有明显的激发作用^[68];张丽华等人通过人工模拟降水,观测准葛尔盆地两种荒漠群落土壤呼吸速率变化规律,结果表明:降水后,荒漠区群落土壤呼吸速率表现出先降低再增加随后又降低的变化规律,且土壤 CO_2 释放的最大速率发生在温度最高而土壤湿度适中的时刻^[69]。诸多研究表明:偶然性的降水事件对于干旱区碳循环机制及生态系统的结构与功能有重要控制作用^[70-72]。Huxman 等总结前人经验,认为降水能够迅速改变干旱区生态系统土壤碳平衡状况。首先:在干旱时期,土壤空隙中储存有大量来自于土壤无机碳分解和微生物活动释放出的 CO_2 ,降水经渗漏填充到土壤空隙中,原本储藏其中的 CO_2 被释放出来,导致土壤呼吸速率爆发式增长;第二:降水通过改善土壤水分状况,促进土壤有机碳分解,加快呼吸底物流通,从而提高土壤呼吸速率^[62,73]。Lee 等研究发现:降雨后土壤呼吸增加的 CO_2 量占温带落叶林每年释放 CO_2 通量的 16%—21%^[38];Fierer 等的研究表明:二次脉冲式降水对土壤呼吸的刺激作用较首次显著提高,说明在半干旱草地生态系统,土壤再湿润加速了土壤有机质的矿化作用,从而促使土地 C 流失^[74]。但 Sarah Bachman 的研究结果与此并不一致:二次降水对土壤呼吸的激发效应较首次下降 40% 左右^[75]。此外,有报道认为干旱地区阵发性降水对土壤呼吸的影响十分有限。Degens 和 Sparling 发现 6 次干-湿循环后土壤呼吸速率变化不明显,沙质土壤有机碳矿化率保持稳定,土壤有机碳难以分解^[76]。

1.1.5 土壤有机质与土壤质地

在土壤-大气碳循环系统中,土壤有机质的分解与植被向土壤输入的碳是支持整个系统碳循环的关键变量。研究表明,土壤呼吸与土壤有机质组分密切相关,不同成分的土壤有机质对土壤呼吸的贡献率有显著差异。CENTURY 模型将土壤呼吸的 80% 归结于活性组分的分解,其余 20% 为中间组分的贡献^[77]。土壤微生物种群数量及土壤呼吸均受有机质活性组分的影响,土壤有机质含量与土壤呼吸速率成正相关关系^[78]。

干旱区常见的土壤盐渍化现象对土壤呼吸作用影响显著。谢静霞等研究发现在中国西北的盐漠地区,土壤呼吸速率在夜间呈负值,这种现象与自然条件下盐碱化土壤较强的 CO_2 吸收能力有关^[79]。进一步测量发现,古尔班通古特沙漠南缘盐生荒漠生长季土壤呼吸速率平均仅 $0.08\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,反映干旱环境中高盐碱和高钙含量对土壤呼吸的抑制。但也有研究表明,土壤有机质含量对土壤呼吸影响较小。有报道称,半

干旱地区土壤呼吸与土壤有效 K 含量呈显著正相关,而同土壤有机碳、有效 N、P 之间无显著相关关系^[80]。Maestre 和 Cortina 的研究证实了这一结论:半干旱地区土壤呼吸强度与土壤有机质间无显著差异^[50]。

土壤质地影响土壤有机质积累及营养物质分解,同时与土层的持水能力密切相关^[81-82]。质地优良的土壤,土层中粘土和粉砂质土比重大,土壤持水能力强,土壤有机质含量及分解速率大于土质低劣的土壤,因而具有较高的呼吸速率^[83]。Fernandez 等人发现,相对质地优良的土地,荒漠生态系统在条件恶劣的沙质土地具有更高的生产力^[57]。这与 Noy-Meir 提出的 ITH (Inverse Texture Hypothesis) 相一致^[84]。根据 ITH 中的内容,当年降水量大于或在 300—500mm 之间时,生长于质地良好土壤的植被生产力高;年降水量低于 300—500mm 区间时,沙质土壤的生产力较高。诸多位于干旱地区的研究得到了类似的结论^[85-88]。

1.2 生物因子

土壤中 CO₂ 的释放过程大多与生物效应相关,除去有机质矿化等对土壤呼吸贡献很少的非生物过程,土壤呼吸的实质是土壤微生物、土壤动物和植物根系呼吸的总和^[13]。由于土壤微生物的活动依赖于地上生物量与根系有机质的输入,并且植物根系也是土壤呼吸的重要发生系统,因此植被、微生物等相关生物因子成为影响土壤呼吸的重要环境要素^[89]。

1.2.1 植被类型

土壤呼吸速率的变动与植被类型密切相关,不同种类的植被通过多种途径影响土壤呼吸^[32]。Raich 等总结了前人研究成果后指出,在全球范围内,热带森林、温带森林和热带草原有着最高的土壤呼吸强度;其次是耕作农田、温带草原和寒带森林;沙漠灌丛、沼泽和湿地以及苔原有着最低的土壤呼吸速率^[90]。一般来说,裸子植物比被子植物有较低的根呼吸速率^[91],生长在相同土壤上针叶林的土壤呼吸速率比邻近的阔叶林低 10% 左右^[92-93]。分布于干旱区的植被类型主要有沙漠灌木、多年生禾本和 1 年生草本植物等。同一区域内,物种丰富度高,以乔灌木、多年禾本科植物为优势群落的生态系统具有较高的土壤呼吸速率;而土地退化严重,植被稀少,优势种多为 1 年生草本植物的生态系统土壤呼吸速率偏低。因此,生长季日均土壤呼吸速率非沙漠化草地>轻度沙漠化草地>中度沙漠化草地>重度沙漠化草地>严重沙漠化草地。同时,荒漠生态系统多种灌木和一年生植物根系类型与分布存在较大差异,较深根系能够利用更深层的地下水以维持生理机能,但深根结构同时降低植被对土表水分的依赖性,从而大幅度削弱降水对深根群落区土壤呼吸的调控作用^[62,94-96]。

1.2.2 地上生物量与光合作用

Rochette 和 Flanagan 等研究发现土壤呼吸的物质基础来源于光合作用^[97-98]。因此,植物的光合作用对土壤呼吸具有促进作用。作为光合作用直接影响的产物,植被的地上生物量及根系生物量分布情况对土壤呼吸的强度起重要作用。一般来说,植被生物量与土壤呼吸强度呈正相关,是控制植被碳储存和循环的重要环境因子^[99]。Bachman 通过模拟降水与加强光合作用(利用 CO₂ 浓度上升),分析两种不同环境要素对土壤呼吸的影响,结果发现干旱区草地生态系统土壤呼吸与衡量光合作用的重要间接指标总初级生产力(GPP)间差异不显著。不考虑降水影响,当 GPP 长期处于较高水平时,土壤呼吸强度出现滞后性加强,呈现出一定的正相关性^[75]。

1.2.3 土壤生物及植被根呼吸

土壤生物主要包括土壤微生物、土壤动物等,与植被的根系共同组成为土壤呼吸提供物质基础的地下生物体系。其中土壤微生物对环境因子的变化十分敏感,外界因素的微弱波动即会引起微生物数量和活性巨大变化。干旱半干旱区由于其极端的水热条件,这一特征尤为突出^[100]。土壤微生物活性的增加主要反映在土壤呼吸速率提高以及随着碳元素的增加土壤固氮能力加强^[101]。为了定量的表示微生物量的大小和活性,研究人员引入土壤呼吸熵的概念,即某一时刻 CO₂ 释放速率与土壤微生物碳(MBC)的比值或基础呼吸与微生物碳之间的比率^[102]。土壤呼吸熵越低,表明土壤质量越高,生境越稳定;相反,则说明该区域土壤受到环境因子的胁迫^[103]。

温度与土壤水分是影响土壤微生物活性的重要环境要素。土壤微生物在一定温度范围内,活性大小与土壤温度变化趋势接近,其机理在于生物酶活性与温度存在显著相关性,温度过高或偏低均会造成生物酶失活,致使微生物活性明显下降。Wang 等的研究发现,土壤微生物呼吸强度在生长季同土壤温度呈显著正相关,而根呼吸速率与温度的变化并不一致^[39]。这一结论说明致使土壤微生物呼吸和根呼吸季节变异性的作用机制存在差异。而土壤水分作为干旱区生化过程重要控制因素,是微生物活动的物质基础,但水分激发下荒漠生态系统土壤微生物对生态系统碳交换贡献率仍难以准确评估。其原因主要包括两个方面:一是微生物呼吸活跃期受季节影响显著,其持续时间过短,不足以准确测量;二是干旱区辐射高,蒸发量大,土表微生物生存环境水分流失迅速,土壤碳交换过程极易受水分胁迫^[62]。

植被根呼吸在土壤总呼吸中占有很高的比例^[104],且具有时间变异性。根呼吸速率的变化不仅受温度影响,且与植被的生理活性密切相关。普遍认为,根呼吸速率的日变化规律主要受土壤温度和植物光合作用共同控制,任何影响光合作用的环境因子均可间接的改变根呼吸速率^[45,105]。Hanson 通过同位素示踪技术研究发现,植被的根系呼吸分别占全年及整个生长季土壤呼吸的 45.8% 和 60.4%,根系呼吸在生长季所占百分比明显高于非生长期^[106]。在中国半干旱典型草地生态系统,根呼吸对土壤呼吸的贡献率为 15%—37%,远低于其他类型草地生态系统^[107-108],其原因可能与该地区的放牧活动有关。刘立新等分析锡林河流域羊草、大针茅等群落呼吸速率,计算出内蒙古温带半干旱草原根呼吸占土壤呼吸的比例介于 25%—45% 之间,平均值为 35.66%^[109]。

对于干旱半干旱地区,根呼吸对有效碳的消耗有助于植物应对水分胁迫,提高存活率^[110]。研究发现:植被受干旱胁迫时,光合产物向根系分配的比例逐渐增加,而茎叶等器官获得的光合有机碳相应减少^[111-112]。当土壤表层水分缺乏时,增加植物根系的碳分配比例有助于促进根系生长,加强深层土壤水分的利用,从而提高植物在长期干旱胁迫下的存活率^[110]。

1.2.4 叶面积指数及凋落物

叶面积指数是指一块地上作物叶片的总面积与占地面积的比值,能较好的指示植被的地上生产力状况。作为表征植物光合能力的重要指标,叶面积指数与土壤呼吸间存在密切联系。Frank 研究发现,CO₂ 日平均通量与植被叶面积指数和地上生物量变化趋势一致,有显著正相关关系^[113];Bahn 等认为欧洲草地生态系统土壤呼吸与叶面积指数间存在指数正相关^[114]。相比叶面积指数,凋落物对土壤呼吸的影响显得更为直观。凋落物的积蓄会加大土壤呼吸作用,提升 CO₂ 通量^[115]。干旱半干旱区土壤有机质含量偏低,凋落物聚集区域呼吸速率显著高于其它地区,这主要归因于植被凋落物是土壤有机质的重要物质来源,微生物及土壤动物进行代谢活动的基础^[116-117]。也有研究发现,草地生态系统地表凋落物层有减缓土壤向大气排放 CO₂ 的作用。

2 问题与展望

土壤呼吸作用是陆地碳素流向大气碳库的主要路径^[2],是预测和研究全球变化的重要科学手段。多年研究确定了影响干旱半干旱区土壤呼吸的关键因子,并较好的分析了各因素间的协同关系。但目前关于干旱半干旱区土壤呼吸的具体控制机理和定量计算方面仍存在较大的不确定性,需要进一步的研究与关注。

(1) 对于干旱半干旱区不同时空尺度下土壤呼吸作用的研究不足,存在较大的局限性。不同时空尺度荒漠生态系统土壤呼吸作用对环境因子的响应机制具有明显的空间异质性与时间变异性。目前,对于干旱半干旱区土壤呼吸的研究多集中于生长季节短期效应与微小空间尺度上动态规律方面;而对中大尺度,如区域荒漠生态系统土壤呼吸作用动态变化需要进一步了解。另外,全球和地区尺度气候变化条件下对土壤呼吸通量改变的预测及绝对量的测定是困难的,模拟土壤空间异质性的方程和模型缺乏^[12,16]。考虑各类环境因素的空间异质性对精确测量土壤呼吸强度有重要作用,今后应加大 3S(GS, GIS, GPS)技术的应用,有利于准确、长期监测区域尺度土壤呼吸动态规律。

(2) 荒漠生态系统土壤呼吸作用研究相对缺乏。全世界荒漠生态系统面积约 4200 万 km²^[118],分布于干旱半干旱区,受环境因素和人为干扰严重,生态系统极为脆弱,是全球碳循环过程的重要组成部分^[119]。目

前,相对森林等生产力高、碳储量大的生态系统,关于荒漠生态系统的长期观测与研究十分有限,严重制约区域尺度上碳收支准确估测。因此,加强该区域土壤呼吸作用的研究频次,建立覆盖整个荒漠生态系统的长期野外观测平台,旨在掌握土壤呼吸与环境各因素间变化规律,为国家制定合理的碳排放政策提供依据。

(3) 关于干旱区非生长季土壤呼吸的研究还相对较少。目前,半干旱地区草地生态系统土壤呼吸的研究多集中于夏季,非生长季的研究不足,而冬季积雪能够有效防止土壤冻结,保持土壤水分,维持微生物活性,显著影响生态系统碳平衡。随着全球变暖,冬季增温明显,积雪面积减少,土壤呼吸在非生长季对全球碳循环的影响更加突出。因此,提高非生长季土壤呼吸通量的观测频率,加强其机制的深入探讨将有助于对土壤年呼吸量的准确估算,也还会在一定程度上消除由于陆地生态系统 CO_2 源汇估算不准确所带来的碳失踪汇问题^[7]。

(4) 多因子耦合的土壤呼吸模型和研究还不成熟。土壤呼吸作为复杂的酶促生化反应受到多种因素的共同作用。目前,关于土壤呼吸的大多数模型考虑的影响因子停留在土壤温度和湿度上面,缺乏把生物因子和时空变异性等因素作为变量的模型,从而很难揭示土壤呼吸作用与控制其时空变化之间的内在规律^[120]。土壤呼吸研究迫切需要一个建立在长期时间序列,连续、完整,既能反映土壤呼吸时间变异性;又能反映其空间异质性的模型^[121]。

(5) 仪器设备和测量方法的改进与更新。随着土壤呼吸研究的发展,土壤呼吸的测量方法也在不断的改进与完善,但各种方法均存在不可避免的缺陷。这些实际工作条件的限制和研究者测定方法之间的差异,很可能成为在全球水平估计碳循环和碳库产生不确定性的主要错误源^[122]。目前,土壤根系呼吸及微生物呼吸等各主要组分间区分的方法和技术还不成熟,根去除法和成分综合法误差较大,同位素标记法在理论上比较合理,但存在成本过高,数据处理较难的缺点。综合来看,现今的任务在于改进技术,更新设备,精确测定土壤呼吸强度,准确区分土壤各呼吸组分,从而掌握土壤呼吸机理,正确估算全球碳平衡。

References:

- [1] Schimel D S. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 1995, 1(1): 77-99.
- [2] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 7-20.
- [3] Jenkinson D S, Adams D E, Wild A. Model estimates of CO_2 emissions from soil in response to global warming. *Nature*, 1991, 351(6324): 304-306.
- [4] Granier A, Ceschia E, Damesin C, Dufrêne E, Epron D, Gross P, Lebaube S, Dantec V L, Goff N L, Lemoine D, Lucot E, Ottorini J M, Pontailler J Y, Saugier B. The carbon balance of a young Beech forest. *Functional Ecology*, 2000, 14(3): 312-325.
- [5] Davidson E A, Trumbore S E, Amundson R. Biogeochemistry: soil warming and organic carbon content. *Nature*, 2000, 408(6814): 789-790.
- [6] Wang G X, Chen G D, Shen Y P. Soil organic carbon pool of grasslands on the Tibetan Plateau and its global implication. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2002, 24(6): 693-700.
- [7] Zhou P, Liu G B, Xue S. Review of soil respiration and the impact factors on grassland ecosystem. *Acta Prataculturae Sinica*, 2009, 18(2): 184-193.
- [8] Yang Y S, Dong P, Xie J S, Chen G S, Gao R, Li L, Wang X G, Guo J F. Soil respiration of forest ecosystems and its response to global change. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3): 583-591.
- [9] Li F, Zhao J, Zhao C Y, Zhang X Q. Succession of potential vegetation in arid and semi-arid area of China. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(3): 689-697.
- [10] Han G X, Zhou G S, Xu Z Z. Research and prospects for soil respiration of farmland ecosystems in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(3): 719-733.
- [11] Chen Q S, Li L H, Han X G, Dong Y S, Wang Z P, Xiong X G, Yan Z D. Acclimatization of soil respiration to warming. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2649-2655.
- [12] Peng S L, Li Y L, Ren H, Zhao P. Progress in research on soil respiration under the global change. *Advance in Earth Sciences*, 2002, 17(5): 705-713.
- [13] Liu S H, Fang J Y. Effect factors of soil respiration and the temperature's effects on soil respiration in the global scale. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(5): 469-476.

- [14] Liebig M A, Doran J W, Gardner J C. Evaluation of a field test kit for measuring selected soil quality indicators. *Agronomy Journal*, 1996, 88 (4): 683-686.
- [15] Luizão FJ, Proctor J, Thompson J, Luizão R, Marrs D H, Scott D A, Viana V. Rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil; soil and litter process response to artificial gaps. *Forest Ecology and Management*, 1998, 102(2/3): 291-303.
- [16] Tang J W, Baldocchi D D. Spatial-temporal variation in soil respiration in an oak-grass savanna ecosystem in California and its partitioning into autotrophic and heterotrophic components. *Biogeochemistry*, 2005, 73(1): 183-207.
- [17] Fan S M, Goulden M L, Munger J W, Daube B C, Bakwin P S, Wofsy S C, Amthor J S, Fitzjarrald D R, Moore K E, Moore T R. Environmental controls on the photosynthesis and respiration of a boreal lichen woodland: a growing season of whole-ecosystem exchange measurements by eddy-correlation. *Oecologia*, 1995, 102(4): 443-452.
- [18] Chimner R A. Soil respiration rates of tropical peat lands in Micronesia and Hawaii. *Wetlands*, 2004, 24(1): 51-56.
- [19] Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(11/12): 1625-1635.
- [20] Sánchez M L, Ozores M I, López M J, Colle R, de Torre B, García M A, Pérez I. Soil CO₂ fluxes beneath barley on the central Spanish plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 118(1/2): 85-95.
- [21] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8(3): 315-323.
- [22] Thierron V, Laudelout H. Contribution of root respiration to total CO₂ efflux from the soil of a deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, 26(7): 1142-1148.
- [23] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(2): 155-165.
- [24] Jenkinson D S, Andrew S P S, Lynch J M, Goss M J, Tinker P B. The turnover of organic carbon and nitrogen in soil. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 1990, 329(1255): 361-368.
- [25] Rodeghiero M, Cescatti A. Main determinants of forest soil respiration along an elevation temperature gradient in the Italian Alps. *Global Change Biology*, 2005, 11(7): 1024-1041.
- [26] Vant' Hoff J H. *Etudes De Dynamique Chimique*. Amsterdam: Frederik Muller & Co, 1884.
- [27] Cao M K, Woodward F I. Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change. *Nature*, 1998, 393(6682): 249-252.
- [28] Jones C D, Cox P, Huntingford C. Uncertainty in climate-carbon-cycle projections associated with the sensitivity of soil respiration to temperature. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology*, 2003, 55(2): 642-648.
- [29] Luo Y Q, Wan S Q, Hui D F, Wallace L L. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001, 413(6856): 622-625.
- [30] Wan S Q, Luo Y Q. Substrate regulation of soil respiration in a tall grass prairie: Results of a clipping and shading experiment. *Global Biogeochemistry Cycle*, 2003, 17(2): 23.1-23.12.
- [31] Hui D F, Luo Y Q. Evaluation of soil CO₂ production and transport in Duke Forest using a process-based modeling approach. *Global Biogeochemistry Cycles*, 2004, 18: GB4029.
- [32] Raich J W, Tufekcioglu A. Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 71-90.
- [33] Oechel W C, Vourlitis G L, Hastings S J, Zulueta R C, Hinzman L, Kane D. Acclimation of ecosystem CO₂ exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature*, 2000, 406(6799): 978-981.
- [34] Liu W X, Zhang Z, Wan S Q. Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global Change Biology*, 2009, 15(1): 184-195.
- [35] Raich J W, Potter C S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemistry Cycles*, 1995, 9(1): 23-36.
- [36] Atkin O K, Edwards E J, Loveys B R. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 141-154.
- [37] Zhang L H, Chen Y N, Li W H, Zhao R F, Ge H T. Soil respiration in desert ecosystems of the arid region. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (5): 1911-1922.
- [38] Lee M S, Nakane K, Nakatsubo T, Mo W H, Koizumi H. Effects of rainfall events on soil CO₂ flux in a cool temperate deciduous broad-leaved forest. *Ecological Research*, 2002, 17(3): 401-409.
- [39] Wang W, Guo J X. The contribution of root respiration to soil CO₂ efflux in *Puccinellia tenuiflora* dominated community in a semi-arid meadow steppe. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51(6): 697-703.
- [40] Jia B R, Zhou G S, Wang F Y, Wang Y H, Weng E S. Effects of grazing on soil respiration of *leymus chinensis* steppe. *Climatic Change*, 2007, 82(1/2): 211-223.

- [41] Reth S, Reichstein M, Falge E. The effect of soil water content, soil temperature, soil pH-value and the root mass on soil CO₂ efflux-A modified model. *Plant and Soil*, 2005, 268(1): 21-23.
- [42] Thierron V, Laudelout H. Contribution of root respiration to total CO₂ efflux from the soil of a deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, 26(7): 1142-1148.
- [43] Davidson E A, Belk E, 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(2): 217-227.
- [44] Liu X Z, Wan S Q, Su B, Hui D F, Luo Y Q. Response of soil CO₂ efflux to water manipulation in a tall grass prairie ecosystem. *Plant and Soil*, 2002, 240(2): 213-223.
- [45] Höglberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor A F S, Ekblad A, Höglberg M N, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read D J. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 2001, 411(6839): 789-792.
- [46] Conant R T, Dalla-Betta P, Klopatek C C, Klopatek J M. Controls on soil respiration in semiarid soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(6): 945-951.
- [47] Sims P L, Singh J S. The structure and function of ten western North American grasslands. III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use. *Journal of Ecology*, 1978, 66(2): 573-597.
- [48] Burke I C, Lauenroth W K, Vinton M A, Hook P B, Kelly R H, Epstein H E, Aguiar M R, Robles M D, Aguilera M O, Murphy K L, Gill R A. Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry*, 1998, 42(1/2): 121-143.
- [49] Wildung R E, Garland T R, Buschbom R L. The interdependent effects of soil temperature and water content on soil respiration rate and plant root decomposition in arid grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1975, 7(6): 373-378.
- [50] Maestre F T, Cortina J. Small-scale spatial variation in soil CO₂ efflux in a Mediterranean semiarid steppe. *Applied Soil Ecology*, 2003, 23(3): 199-209.
- [51] Casals P, Romanyà J, Cortina J, Bottnar P, Couteaux M M, Vallejo V R. CO₂ efflux from a Mediterranean semi-arid forest soil. I. Seasonality and effects of stoniness. *Biogeochemistry*, 2000, 48(3): 261-281.
- [52] Frank A B, Liebige M A, Hanson J D. Soil carbon dioxide fluxes in northern semiarid grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1235-1241.
- [53] Orchard V A, Cook F J, Corderoy D M. Field and laboratory studies on the relationships between soil respiration and moisture for two soils of contrasting fertility status. *Pedobiologia*, 1992, 36(1): 21-33.
- [54] Orchard V A, Cook F J. Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry*, 1983, 15(4): 447-453.
- [55] Li L H, Wang Q B, Bai Y F, Zhou G S, Xing X R. Soil respiration of a *leymus chinensis* grassland stand in the Xilin river basin as affected by overgrazing and climate. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2000, 24(6): 680-686.
- [56] Dörr H, Münnich K O. Annual variation in soil respiration in selected areas of the temperate zone. *Tellus*, 1987, 39(1/2): 114-121.
- [57] Fernandez D P, Neff J C, Belnap J, Reynolds R L. Soil respiration in the cold desert environment of the Colorado Plateau (USA): abiotic regulators and thresholds. *Biogeochemistry*, 2006, 78(3): 247-265.
- [58] Li Y Q, Zhao H L, Zhao X Y, Zhang T H, Yi X Y. Effects of soil temperature and moisture on soil respiration in different sand dune types. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2006, 20(3): 154-158.
- [59] Chen Q S, Li L H, Han X G, Yan Z D, Wang Y F, Zhang Y, Xiong X G, Chen S P, Zhang L X, Gao Y Z, Tang F, Yang J, Dong Y S. 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(4): 831-836.
- [60] Gao Y H, Zhang Z S, Liu L C, Jia R L. Effects of heat and water factors on soil respiration in desert area. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(11): 5995-6001.
- [61] Davidson E A, Janssens I A, Luo Y Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10} . *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 154-164.
- [62] Huxman T E, Snyder K A, Tissue D, Leffler A J, Ogle K, Pockman W T, Sandquist D R, Potts D L, Schwinning S. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 254-268.
- [63] Jin Z, Qi Y C, Dong Y S. Diurnal and seasonal dynamics of soil respiration in desert shrub land of *Artemisia Ordosica* on Ordos Plateau of Inner Mongolia, China. *Journal of Forestry research*, 2007, 18(3): 231-235.
- [64] Franzluebbers A J, Haney R L, Honeycutt C W, Schomberg H H, Hons F M. Flush of carbon dioxide following rewetting of dried soil relates to active organic pools. *Soil Science Society of America Journal*, 2000, 64(2): 613-623.
- [65] Borken W, Davidson E A, Savage K, Gaudinski J, Trumbore S E. Drying and wetting effects on carbon dioxide release from organic horizons. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67(6): 1888-1896.

- [66] Austin A T, Yahdjian L, Stark J M, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta D A, Schaeffer S M. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 221-235.
- [67] Saetre P, Stark J M. Microbial dynamic sand carbon and nitrogen cycling following rewetting of soils beneath two semi-arid plant species. *Oecologia*, 2005, 142(2): 247-260.
- [68] Parker L W, Miller J, Steinberger Y, Whitford W G. Soil respiration in a Chihuahuan desert range land. *Soil Biology and Biochemistry*, 1983, 15(3): 303-309.
- [69] Zhang L H, Chen Y N, Li W H, Zhao R F, Hua Y H. Responses of soil respiration to artificial rainfall in two desert communities in Junngar Basin. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(6): 19-28.
- [70] Ehleringer J R, Schwinning S, Gebauer R. Water-use in arid land ecosystems//Press M C, Scholes J D, Barker M G, eds. *Physiological Plant Ecology*. Oxford: Blackwell, 1999:347-365.
- [71] Huxman T E, Cable J M, Ignace D D, Eilts J A, English N B, Weltzin J, Williams D G. Response of net ecosystem gas exchange to a simulated precipitation pulse in a semiarid grass land; the role of native versus non-native grasses and soil texture. *Oecologia*, 2004, 141(2): 295-305.
- [72] Weltzin J F, Tissue D T. Resource pulses in arid environments-patterns of rain, patterns of life. *NewPhytologist*, 2003, 157(2): 171-173.
- [73] Adu J K, Oades J M. Physical factors influencing decomposition of organic materials in soil aggregates. *Soil Biology and Biochemistry*, 1978, 10(2): 109-115.
- [74] Fierer N, Schimel J P. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67(3): 798-805.
- [75] Bachman S, Heisler-White J L, Pendall E, Williams D G, Morgan J A, Newcomb J. Elevated carbon dioxide alters impacts of precipitation pulses on ecosystem photosynthesis and respiration in a semi-arid grassland. *Oecologia*, 2010, 162(3): 791-802.
- [76] Degens B P, Sparling G P. Repeated wet-dry cycles do not accelerate the mineralization of organic C involved in the macro-aggregation of a sandy loam soil. *Plant and Soil*, 1995, 175(2): 197-203.
- [77] 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 Biogeochemistry Cycles*, 1994, 8(3): 279-293.
- [78] Bazzaz F A, Williams W E. Atmospheric CO₂ concentrations within a mixed forest; Implications for seedling growth. *Ecology*, 1991, 72(1): 12-16.
- [79] Xie J X, Li Y, Zhai C X, Li C H, Lan Z D. CO₂ absorption by alkaline soils and its implication to the global carbon cycle. *Environmental Geology*, 2009, 56(5): 953-961.
- [80] Zhang L H, Chen Y N, Li W H, Zhao R F. Abiotic regulators of soil respiration in desert ecosystems. *Environmental Geology*, 2009, 57(8): 1855-1864.
- [81] Zhang D Q, Shi P L, Zhang X Z. Some advance in the main factors controlling soil respiration. *Advance in Earth Science*, 2005, 20(7): 778-785.
- [82] Jenny H. *The Soil Resource: Origin and Behavior*. New York: Springer-Verlag, 1980.
- [83] Schimel D S, Stillwell M A, Woodmansee R G. Biogeochemistry of C, N, and P, in a soil catena of the short grass steppe. *Ecology*, 1985, 66(1): 276-282.
- [84] Noy-Meir I. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 25-51.
- [85] Sala O E, Parton W J, Joyce L A, Lauenroth W K. Primary production of the central Grassland region of the United States. *Ecology*, 1988, 69(1): 40-45.
- [86] Dodd M B, Lauenroth W K. The influence of soil texture on the soil water dynamics and vegetation structure of a short grass steppe ecosystem. *Plant Ecology*, 1997, 133(1): 13-28.
- [87] Epstein H E, Lauenroth W K, Burke I C. Effects of temperature and soil texture on A NPP in the US Great Plains. *Ecology*, 1997, 78(8): 2628-2631.
- [88] Lane D R, Coffin D P, Lauenroth W K. Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. *Journal of Vegetation Science*, 2000, 11(3): 359-368.
- [89] Reinke J J, Adriano D C, Mcleod K W. Effects of litter alteration on carbon dioxide evolution from a South Carolina pine forest floor. *Soil Science Society of America Journal*, 1981, 45(3): 620-623.
- [90] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 1992, 44(2): 81-99.
- [91] Burton A J, Pregitzer K S, Ruess R W, Hendrick R L, Allen M E. Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia*, 2002, 131(4): 559-568.

- [92] Weber M G. Forest soil respiration after cutting and burning in immature aspen ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 1990, 31(1/2): 1-14.
- [93] Hudgens D E, Yavitt J B. Land-use effects on soil methane and carbon dioxide fluxes in forests near Ithaca, New York. *Ecoscience*, 1997, 4(2): 214-222.
- [94] Davis S D, Mooney H A. Comparative water relations of adjacent California shrub and grassland communities. *Oecologia*, 1985, 66(4): 522-529.
- [95] Schwinning S, Davis K, Richardson L, Ehleringer J R. Deuterium enriched irrigation indicates different forms of rain use in shrub/grass species of the Colorado Plateau. *Oecologia*, 2002, 130(3): 345-355.
- [96] Ogle K, Reynolds J F. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresh olds, and delays. *Oecologia*, 2004, 141(2): 282-294.
- [97] Rochette P, Flanagan L B. Quantifying rhizosphere respiration in a corn crop under field conditions. *Soil Science Society of America Journal*, 1997, 61(2): 466-474.
- [98] Lohila A, Aurela M, Regina K, Laurila T. Soil and total ecosystem respiration in agricultural fields: effect of soil and crop type. *Plant and Soil*, 2003, 25(1): 303-317.
- [99] Wardle D A. *Communities and Ecosystems, Linking the Aboveground and Belowground Components*. Princeton: Princeton University Press, 2002: 392.
- [100] Striegl R G, Wickland K P. Effects of a clear cut harvest on soil respiration in a jack pine-lichen woodland. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, 28(4): 534-539.
- [101] Schaeffer S M, Evans R D. Pulse additions of soil carbon and nitrogen affect soil nitrogen dynamics in an arid Colorado Plateau shrub land. *Oecologia*, 2005, 145(3): 425-433.
- [102] Anderson T H, Domsch K H. Application of ecophysiological quotients ($q\text{CO}_2$ and $q\text{D}$) on microbial biomasses from soils of different cropping histories. *Soil Biology and Biochemistry*, 1990, 22(2): 251-255.
- [103] Huang Y M, An S S, Xue H. Responses of soil microbial biomass C and N and respiratory quotient ($q\text{CO}_2$) to revegetation on the Loess Hilly-Gully. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(6): 2811-2818.
- [104] Kelting D L, Burger J A, Edwards G S. Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root-free soil respiration in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30(7): 961-968.
- [105] Kuzyakov Y. Separating microbial respiration of exudates from root respiration in non-sterile soils: a comparison of four methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(11): 1621-1631.
- [106] 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.
- [107] Kucera C L, Kirkham D R. Soil respiration studies in tall grass prairie in Missouri. *Ecology*, 1971, 52(5): 912-915.
- [108] Gupta S R, Singh J S. Soil respiration in a tropical grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 1981, 13(4): 261-268.
- [109] Liu L X, Dong Y S, Qi Y C, Zhou L X. Study of distinguish root respiration from total soil respiration by root exclusion method in the temperate semi-arid grassland in Inner Mongolia, China. *Environmental Science*, 2007, 28(4): 689-694.
- [110] Sisson W B. Carbon balance of *Panicum coloratum* during drought and non-drought in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology*, 1989, 77(3): 799-810.
- [111] Nicolas M E, Lambers H, Simpson R J, Dalling M J. Effect of drought on metabolism and partitioning of carbon in two wheat varieties differing in drought tolerance. *Annals of Botany*, 1985, 55(5): 727-742.
- [112] Huang B R, Gao H W. Root physiological characteristics associated with drought resistance in tall fescue cultivars. *Crop Science*, 2000, 40(1): 196-203.
- [113] Frank A B. Carbon dioxide fluxes over a grazed prairie and seeded pasture in the Northern Great Plains. *Environmental Pollution*, 2002, 116(3): 397-403.
- [114] Bahn M, Rodeghiero M, Anderson-Dunn M, Dore S, Gimeno C, Drösler M, Williams M, Ammann C, Berninger F, Flechard C, Jones S, Balzarolo M, Kumar S, Newesely C, Priwitzer T, Raschi A, Siegwolf R, Susiluoto S, Tenhunen J, Wohlfahrt G, Cernusca A. Soil respiration in European grasslands in relation to climate and assimilate supply. *Ecosystems*, 2008, 11(8): 1352-1367.
- [115] Han D Y, Yang Y F, Li J D. Temporal changes of a community of *Leymus chinensis* meadow in the Songnen Plain. *Acta Prataculturae Sinica*, 2007, 16(3): 9-14.
- [116] 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.
- [117] Sulzman E W, Brant J B, Bowden R D, Lajtha K. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil

- CO₂ efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochemistry*, 2005, 73(1): 231-256.
- [118] Sun H L. *China Ecosystems*. Beijing: Science Press, 2005.
- [119] Bao F, Zhou G S. Review of research advances in soil respiration of grassland in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(6): 713-726.
- [120] Han G X, Zhou G S. Review of spatial and temporal variations of soil respiration and driving mechanisms. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(1): 197-205.
- [121] 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.
- [122] Yim M H, Joo S J, Nakane K. Comparison of field methods for measuring soil respiration: a static alkali absorption method and two dynamic closed chamber methods. *Forest Ecology and Management*, 2002, 170(1/3): 189-197.

参考文献:

- [6] 王根绪,程国栋,沈永平. 青藏高原草地土壤有机碳库及其全球意义. *冰川冻土*, 2002, 24(6): 693-700.
- [7] 周萍,刘国彬,薛荭. 草地生态系统土壤呼吸及其影响因素研究进展. *草业学报*, 2009, 18(2): 184-193.
- [8] 杨玉盛,董彬,谢锦升,陈光水,高人,李灵,王小国,郭剑芬. 森林土壤呼吸及其对全球变化的响应. *生态学报*, 2004, 24(3): 583-591.
- [10] 韩广轩,周广胜,许振柱. 中国农田生态系统土壤呼吸作用研究与展望. *植物生态学报*, 2008, 32(3): 719-733.
- [11] 陈全胜,李凌浩,韩兴国,董云社,王智平,熊小刚,阎志丹. 土壤呼吸对温度升高的适应. *生态学报*, 2004, 24(11): 2649-2655.
- [12] 彭少麟,李跃林,任海,赵平. 全球变化条件下的土壤呼吸效应. *地球科学进展*, 2002, 17(5): 705-713.
- [13] 刘绍辉,方精云. 土壤呼吸的影响因素及全球尺度下温度的影响. *生态学报*, 1997, 17(5): 469-476.
- [55] 李凌浩,王其兵,白永飞,周广胜,邢雪荣. 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(6): 680-686.
- [58] 李玉强,赵哈林,赵学勇,张铜会,移小勇. 土壤温度和水分对不同类型沙丘土壤呼吸的影响. *干旱区资源与环境*, 2006, 20(3): 154-158.
- [59] 陈全胜,李凌浩,韩兴国,阎志丹,王艳芬,张焱,熊小刚,陈世苹,张丽霞,高英志,唐芳,杨晶,董云社. 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(4): 831-836.
- [60] 高艳红,张志山,刘立超,贾荣亮. 水热因子对沙漠地区土壤呼吸的影响. *生态学报*, 2009, 29(11): 5995-6001.
- [69] 张丽华,陈亚宁,李卫红,赵锐锋,花永辉. 准噶尔盆地两种荒漠群落土壤呼吸速率对人工降水的响应. *生态学报*, 2009, 29(6): 19-28.
- [81] 张东秋,石培礼,张宪洲. 土壤呼吸主要影响因素的研究进展. *地球科学进展*, 2005, 20(7): 778-785.
- [103] 黄懿梅,安韶山,薛虹. 黄土丘陵区草地土壤微生物 C、N 及呼吸熵对植被恢复的响应. *生态学报*, 2009, 29(6): 2811-2818.
- [109] 刘立新,董云社,齐玉春,周凌晔. 应用根去除法对内蒙古温带半干旱草原根系呼吸与土壤总呼吸的区分研究. *环境科学*, 2007, 28(4): 689-694.
- [115] 韩大勇,杨允菲,李建东. 1981—2005 年松嫩平原羊草草地植被生态对比分析. *草业学报*, 2007, 16(3): 9-14.
- [118] 孙鸿烈. *中国生态系统*. 北京: 科学出版社, 2005.
- [119] 鲍芳,周广胜. 中国草原土壤呼吸作用研究进展. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 713-726.
- [120] 韩广轩,周广胜. 土壤呼吸作用时空动态变化及其影响机制研究与展望. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 197-205.

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	4605
Distribution pattern and their influencing factors of invasive alien plants in Beijing	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	4630
Analysis on the responses of flood storage capacity of Dongting Lake to the changes of landscape patterns in Dongting Lake area	4641
Integrated water risk assessment in Daliao River estuary area	4651
Discussion on the standardized method of reference sites selection for establishing the Benthic-Index of Biotic Integrity	4661
Genetic diversity analysis of different age of a Dalian population of the Manila clam <i>Ruditapes philippinarum</i> by EST-SSR	4673
Geostatistical analysis of spatial heterogeneity of yellowfin tuna (<i>Thunnus albacares</i>) purse seine catch in the western Indian Ocean	4682
Seasonal differences in habitat selection of the Crocodile lizard (<i>Shinisaurus crocodilurus</i>) in Luokeng Nature Reserve, Guangdong	4691
Soil physical and chemical properties in forest succession process in Xinglong Mountain of Gansu	4700
Dynamics of soil organic carbon and total nitrogen contents in short-rotation triploid <i>Populus tomentosa</i> plantations	4714
Grazing effects on eco-stoichiometry of plant and soil in Hulunbeir, Inner Mongolia	4722
Effect of elevated ultraviolet-B (UV-B) radiation on CH ₄ emission in herbicide resistant transgenic rice from a paddy soil	4731
NMR spectroscopy based metabolomic analysis of <i>Thellungiella salsuginea</i> under salt stress	4737
Screening and identification of associative nitrogen fixation bacteria in rhizosphere of sugarcane in Guangxi	4745
Effects of different rice-crab production modes on soil labile organic carbon and enzyme activities	4753
The characteristics of soil microbial communities at burned forest sites for the Great Xingan Mountains	4762
Changes of soil faunal communities during the restoration progress of <i>Abies faxoniana</i> Forests in Northwestern Sichuan	4772
The effects of the endophytic fungus <i>Ceratobasidium stevensii</i> B6 on <i>Fusarium oxysporum</i> in a continuously cropped watermelon field	4784
Population ecology of <i>Aulacoseira granulata</i> in Xijiang River	4793
Evaluation of ecosystem sustainability for large-scale constructed wetlands	4803
MIS3b vegetation and climate changes based on pollen and charcoal on Qianxi Plateau	4811
The effects of stemflow on the formation of "Fertile Island" and "Salt Island" for <i>Haloxylon ammodendron</i> Bge	4819
Accumulation and translocation of dry matter and nutrients of wheat rotated with legumes and its relation to grain yield in a dryland area	4827
Occurrence characteristics of <i>akashiwo sanguinea</i> bloom caused by land source rainwater	4836
Analysis on landscape pattern change and its driving forces of Yancheng National Natural Reserve	4844
Resource potential assessment of urban roof greening and development strategies: a case study in Futian central district, Shenzhen, China	4852
Analysis of the dynamic coupling processes and trend of regional eco-economic system development in the Yellow River Delta	4861
The diversity parameters of butterfly for ecological function divisions in Chongqing	4869
Review and Monograph	
Responses of soil respiration to different environment factors in semi-arid and arid areas	4890
Temperature sensitivity of soil respiration: uncertainties of global warming positive or negative feedback	4902
The primary factors controlling methane uptake from forest soils and their responses to increased atmospheric nitrogen deposition: a review	4914
The research progresses on biological oxidation and removal of nitrogen in lakes	4924
Scientific Note	
Cutting effects on growth and wastewater purification of <i>Cyperus alternifolius</i> in constructed wetland	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@csbg.net	Distributed by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010)64034563 E-mail: journal@csbg.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