

DOI: 10.5846/stxb201607261526

黄锦学, 熊德成, 刘小飞, 杨智杰, 谢锦升, 杨玉盛: 增温对土壤有机碳矿化影响的研究综述. 生态学报, 2017, 37(1): - .

Huang J X, Xiong D C, Liu X F, Yang Z J, Xie J S, Yang Y S. Effects of warming on soil organic carbon mineralization: A review. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(1): - .

增温对土壤有机碳矿化影响的研究综述

黄锦学^{1,2}, 熊德成^{1,2}, 刘小飞^{1,2}, 杨智杰^{1,2}, 谢锦升^{1,2}, 杨玉盛^{1,2,*}

1 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

2 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

摘要: 全球变暖的大背景下, 土壤作为陆地生态系统中最大碳汇的载体, 其微小变化都会引起大气 CO₂ 浓度显著的改变。土壤有机碳对气候变化的响应和适应对于预测未来气候变化具有十分重要的作用。然而, 目前增温对土壤有机碳的影响及其影响机制仍存诸多未解决的问题。本文综述了目前土壤有机碳矿化的研究方式及增温对土壤有机碳矿化影响的国内外研究进展。结果发现增温往往会促进土壤有机碳排放, 主要源于土壤微生物代谢活性或群落组成的改变。同时该排放强度因生态系统类型、增温方式和幅度以及增温季节和持续时间的不同而存在巨大差异, 且长期增温反而使土壤微生物产生适应及驯化现象, 从而降低或缓解陆地生态系统对全球变暖的正反馈效应。但这些结果大都基于温带实验, 而原位增温实验对高生产力、多样性丰富的热带亚热带地区的影响是否与温带一致仍待进一步考证。室内模拟实验虽可深入研究温度对土壤有机碳矿化的影响机制, 却无法真实反映野外自然环境。同时, 野外增温方式及室内研究方式的多样均降低不同研究之间的可比性, 进而难以预估由实验方法本身差异引起的结果变异。因此本文在前人研究的基础上提出研究展望, 并提出今后亟需深入研究的方向。

关键词: 野外原位观测; 室内培养; 移地重填; 矿质土壤呼吸; 温度敏感性

Effects of warming on soil organic carbon mineralization: A review

HUANG Jinxue^{1,2}, XIONG Decheng^{1,2}, LIU Xiaofei^{1,2}, YANG Zhijie^{1,2}, XIE Jinsheng^{1,2}, YANG Yusheng^{1,2,*}

1 State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

2 Institute of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: Soil organic carbon is the largest carbon pool of the terrestrial ecosystem. Global warming could affect the size of carbon fluxes and result in a net release of carbon from soil to the atmospheric as CO₂. The response and adaptation of soil organic carbon to climate change play an important role in predicting future effects of climate change. However, there are many unsolved issues regarding the effect of warming on soil organic carbon mineralization and its mechanism. This study reviewed the effects of warming on soil organic carbon mineralization. The results showed that warming could promote soil organic carbon emission, which primarily resulted from changes in soil microbial metabolic activity or microbial community composition. Moreover, there was a large difference in emission intensity with different ecosystem types, warming modes, warming seasons, and the durations of warming. Furthermore, soil microorganisms would acclimate and adapt to long-term warming, thus reduced or alleviated the positive feedback effect of the terrestrial ecosystem on global warming. However, these results were based mainly on temperate regions, and the effect of warming experiments *in situ* for areas with high productivity and rich biodiversity, such as the tropical and subtropical regions, need further research. The method of soil incubation could reveal the influence and mechanism of temperature on soil organic carbon mineralization but cannot simulate real field results. Similarly, different types of field warming, as well as variety in the types of incubation, could

基金项目: 国家重大科学研究计划课题(2014CB954003); 国家自然科学基金(31500408); 国家自然科学基金(31500407)

收稿日期: 2016-07-26; **修订日期:** 2016-12-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: geoyys@fjnu.edu.cn

reduce the comparability among different methods. Moreover, it is difficult to estimate the discrepancy among the results derived from the differences in the methods. Therefore, this review put forward the prospect of an additional study, to provide a theoretical basis for further research concerning the effects of warming on soil organic carbon.

Key Words: field in situ research; incubation; refilled soils; mineral soil respiration; temperature sensitivity

政府间气候变化专门委员会(IPCC)第五次报告明确指出自工业革命以来,人类活动使大气中的温室气体——CO₂浓度大幅增加,与大气 CO₂浓度不断上升相对应的是全球气候变暖,这已是不争的事实。土壤作为陆地生态系统中最大碳汇的载体(1576 Pg)^[1],其储量超过大气和植被碳的总量^[2],因此土壤碳库在全球碳循环与碳平衡中具有十分重要的作用,理解土壤碳积累和稳定的调控机制是预测地球未来气候变化的关键。

土壤呼吸指的是土壤释放 CO₂的过程,主要包括异养呼吸和自养呼吸,其中异养呼吸主要是土壤微生物呼吸,而自养呼吸主要指植物根系呼吸。土壤呼吸的观测主要采用野外原位的方法,但由于野外观测中环境因子的复杂性,如土壤异质性、温度和土壤水分不断变化,难以深入分析确定影响土壤呼吸的机制。研究者们又通过室内培养的方法来剥离各种复杂因素的作用。室内培养方法主要去除根系,并将土壤混匀后以最大限度降低土壤的异质性,并设置一定的温度和土壤湿度对土壤进行培养。由于室内培养中无植物活根的参与,观测到的有机碳排放大都来源于土壤微生物分解有机碳的呼吸,即土壤有机碳的矿化过程。

鉴于土壤有机碳在全球碳循环中的重要地位,每年均有大量的文献报道与土壤有机碳有关的研究,但不同研究所采用的方式不同,导致最终结果可比性大大降低。本研究通过综述国内外土壤有机碳矿化的研究方式并探讨增温对土壤有机碳矿化影响以及温度敏感性问题,深入分析不同研究方法的手段对研究结果可能产生的影响,并以此为基础提出有关的研究展望,以期为进一步研究土壤有机碳对增温的响应提供理论依据。

1 研究方式

1.1 野外原位观测

野外原位观测主要为枯落物添加和去除转移实验(Detritus Input and Removal Treatment, DIRT),该方法主要包括(1)无任何处理的对照;(2)使用挖壕沟的方法排除根系处理;(3)去除凋落物处理;(4)没有地上凋落物和根系的输入处理,而且小区内植物、苔藓以及地衣等也被移除了;(5)双倍凋落物添加处理。其中,无输入小区的土壤呼吸即为矿质土壤呼吸^[3]。矿质土壤呼吸作为土壤呼吸中重要组成部分,占总土壤呼吸50%以上^[4]。因此矿质土壤呼吸对增温的响应极大影响未来全球气候变暖背景下土壤碳对全球变暖的反馈。

当前国内外有关野外原位监测方法已有较为全面的阐述^[5-6],大都发现所有研究方法中,采用 Li-8100 观测是目前较为理想的测定方法。该方法一般以无雨天气 9:00—12:00 的观测值作为当天土壤呼吸的平均水平^[7],并以此外推获得土壤呼吸月变化甚至年变化。但该外推方法会忽略夜间、雨季以及极端天气的呼吸,而极端气候频率的增加会显著影响土壤有机碳的矿化^[8],这将造成高估或者低估矿质土壤呼吸。目前研究中已开始意识到采用 Li-8100 观测土壤呼吸的缺陷^[6],因此有研究采用自主研发的自动观测系统监测土壤呼吸的变化^[9-10],以此来弥补野外原位观测中无法长期监测的不足,如捕捉到突发天气情况如寒潮天气、突发降雨等极端气候的土壤呼吸数据。同时该方法数据的时间分辨率更高^[11],获取的矿质土壤呼吸通量更加精确可靠,并可以最大限度节省人力物力。尽管采用自动观测系统在野外原位观测中具有明显的优势,但因其价格昂贵,若想大范围实现多点同时观测,所需成本高昂,受到极大限制。

1.2 室内培养

虽然采用 Li-8100 或自动观测系统可以直观获得土壤呼吸数据,但是难以将影响土壤呼吸的关键因素(如温度、水分以及温度与水分的交互作用等)剥离并确定各因素的影响强度以及土壤各组分(不同团聚体组

分以及土壤机械组成)对土壤呼吸的贡献,这些因素对于预测土壤有机碳对未来气候变化的响应具有十分重要的作用。同时,由土壤异质性引起测定结果的变异可能远远超过环境变化造成的影响,研究者又试图通过室内培养的方法来弥补野外原位观测的不足,但受研究对象和研究目的差异研究者采用的室内培养方式千差万别。如土壤培养对象^[12-14]、预培养时间以及温度^[15-16]、培养温度梯度与模式^[17-18]、培养时间^[13-14]以及培养测定方法^[19-20]等,这些均造成对研究结果变异性的影响不可控以及不同研究结果之间可比性差。

根据培养对象,土壤有机碳室内培养可以分为土柱培养^[17,21]、全土培养^[14,16]以及土壤分组培养^[13,22]等。使用土柱培养一般采用两种方式,一种是用PVC管直接从野外取回原状土^[12,23],另一种是将取回的土壤经过筛分后再回填到PVC管中^[24]。采用原状土培养最大的优点是不破坏土壤的团粒结构,但无法解决土壤异质性的问题,培养结果的精度极大取决于野外采样的数量,若要保证一定精度则工作量将大大增加。采用土壤筛分拌匀后回填的方法则可以使野外环境中土壤的异质性降到最低,但由于土壤回填成土柱造成土层厚度加大,抑制底层土壤呼吸。亦有研究将土壤通过物理分组或化学分组筛分出不同的组分进行培养^[25-26],如通过物理分组(湿筛)获得土壤大团聚体(>250 μm),小团聚体(53—250 μm)和微团聚体(<53 μm)^[13]以及不同机械组成^[26]进行培养;经化学分组(酸解)土壤作为难分解有机碳,并将颗粒有机碳作为可溶性有机碳进行培养^[27]。研究者们试图通过不同的方法分离SOM的组分,并测定不同组分土壤有机碳分解的温度敏感性,以便更好解释和预测全土分解对温度的响应。但是所采用的物理和化学分组一方面造成土壤有机碳损失,另一方面破坏土壤有机碳原有的物理化学结构,这些分组方法皆造成难以定量分离可溶性和稳定性有机碳,导致难以精确估计可溶性和稳定性碳库的温度敏感性。

诸多研究为了使土壤处于稳定状态并激活微生物活性,研究中通常先预培养,但不同研究中所采用的预培养时间和预培养温度不同,预培养的时间长度和温度会影响土壤有机碳对温度的响应。其中预培养时间从3—360 d不等^[28-29],甚至更长。而预培养温度则从零下温度到50℃甚至更高^[15]。预培养时间长度和温度主要会影响底物有效性以及微生物活性^[15-16]。同时,目前室内培养中大都采用恒温培养^[28-29],通过设置不同的温度梯度研究土壤有机碳温度敏感性的变化。但通过室内培养模拟野外温度变化对土壤有机碳的影响^[17-18],结果发现培养的温度模式会影响土壤有机碳对温度的响应,但其中的机制仍需进一步研究。

室内培养的短期实验(<100 d 室内培养)受到研究者的批判^[30],由于测定的土壤有机碳对温度的响应主要是相对易变的土壤碳库^[31],这部分有机碳活性高,占总有机碳比例小,这会掩盖占大比例的难分解碳库对温度的响应,而且呼吸响应的测定在土壤有机碳质量变化前就已经发生^[32]。因此,室内培养实验需要长期观测,以了解增温对难分解碳库的影响。

除此之外,室内培养的测定方法与野外原位类似,一般采用静态气室法和动态气室法^[19],其中静态气室法中有碱吸收法^[33]和静态密闭气室法^[16]。与野外原位测定方法相似的是,在所有方法中能够连续观测的方法可时时获取土壤有机碳矿化动态,但由于能够同时测定的样本数量少,难以满足室内培养的需要;碱吸收法操作简便,但在呼吸速率高时,测定结果会偏低,而当呼吸速率低时则会使测定结果偏高^[34];静态气室法通过测定培养前后CO₂的浓度差获得呼吸速率,并使用气相色谱仪测定CO₂的浓度,使数据更为可靠。

1.3 移地重填

原位观测野外环境中土壤空间异质性大,导致重复变异幅度大,特别在生物多样性丰富的热带亚热带地区尤为如此。此外,不同森林类型土壤所处微气候和微地形均不同,实验观测时间也不相同。因此,时空差异可能导致观测结果之间的可比性降低。而室内培养一般采用恒温恒湿的方法,与野外自然环境差距甚远,研究结果真实性下降,且不适于各类模型及尺度外推。为克服野外原位观测和室内培养的缺陷,黄锦学^[35]采用移地重填的方法,该方法主要采取以下步骤:(1)每个林分在原地条件下分层(0—10, 10—20, 20—40, 40—60 cm)测定土壤紧实度(SC-900, USA);(2)将土壤逐层(0—10, 10—20, 20—40, 40—60 cm)取回,同一土层的土壤经去除大块石头和根系后充分混匀;(3)混合均匀后土壤按40—60、20—40、10—20 cm和0—10 cm逐渐回填至由4块PVC板焊接而成的方型土柱中(50 cm×50 cm×60 cm,图1),并压实,每层土壤回填过程中调节土

壤紧实度使之与野外自然土壤紧实度相近。所有的供试土壤均放置在 15 m×15 m 样方内。该方法虽然使土壤结构受到破坏,但因其极大降低土壤的空间和时间异质性,并使不同土壤处于同一环境条件,使观测到的矿质土壤呼吸重复性得到大幅度提高。



图1 移地重填^[35]

Fig.1 Refilled soils

2 增温对土壤有机碳矿化的影响

全球变暖的大背景下土壤有机碳矿化及其温度敏感性成为研究土壤有机碳分解的主要内容和关键环节^[36]。目前几乎所有关于气候变暖对土壤碳循环的影响研究结果都表明,气候变暖将提高有机质的分解速率,导致土壤碳的缺失。目前有关增温对土壤有机碳的影响,研究者们开展了一系列野外原位增温和室内不同温度梯度培养实验。

2.1 野外增温实验

过去 20 多年全球生态学家在各类生态系统中开展了大量的野外增温实验^[37-38],增温方式主要包括温室和开顶箱增温;土壤加热管道和电缆增温;红外线反射器增温以及红外线辐射器增温。野外土壤长期增温实验被证明对研究土壤有机质分解具有重要意义,这有利于了解土壤碳动态对长期增温的响应。

2.1.1 增温对土壤呼吸的影响

已有研究表明,模拟土壤增温往往能增加土壤呼吸,但增温导致土壤呼吸增加的幅度因生态系统类型、增温方式和幅度及增温季节和持续时间的不同而存在巨大差异^[37,39]。虽然气候变暖在短时间内可以刺激土壤呼吸产生大量的 CO₂,但增温并不能使土壤呼吸持续增加,即随增温时间的延长土壤微生物对温度的响应产生一定的适应以及驯化现象,从而降低或缓和陆地生态系统对全球变暖的正反馈效应。Melillo 等^[37]利用加热电缆方法对哈佛森林生态系统进行了 10 a 的土壤加热实验发现,由于加热引起的土壤呼吸的增加幅度随着时间推移逐渐降低,并认为这主要是由于土壤中的活性碳逐渐消耗所致。数据整合分析表明,土壤增温前期(1—4 a)土壤呼吸增加 12%—27%,其中森林土壤呼吸增加幅度最大^[40],随着增温时间延长(>4 a)土壤呼吸逐渐恢复至增温前水平,并认为土壤呼吸对温度出现适应现象^[37]。而最近通过壕沟法、数据整合分析和同位素标记法研究都发现多年增温后(>4 a),土壤异养呼吸并没有出现温度适应性现象^[41],从而可能导致异养呼吸持续增加,加剧土壤中碳损失。潘新丽等^[42]通过开顶箱增温方式对川西亚高山针叶林进行 2 a 的模拟增

温研究,发现增温初期土壤呼吸对温度升高比较敏感,但随着增温时间的加长土壤呼吸并没有增加,反而表现出一定的适应性。此外还有研究发现红外加热使高纬度苔原生态系统的灌层碳固定增加了 24%,净碳固定增加了将近 50%^[43],但是相同的增温措施却使高寒草甸土壤碳库减小了 5%^[44]。同时增温时间亦影响土壤呼吸对增温的响应,如白天增温对中国温带草原土壤呼吸无显著影响,而夜间增温使生长季土壤呼吸平均增加 7.1%^[45]。关于土壤呼吸对持续的增温做出降低的响应提出了两个解释,一是不稳定碳的消耗引起异养呼吸的下降^[37],二是微生物进程的热适应会随着微生物群落结构而改变^[46]。

2.1.2 增温对土壤微生物的影响

在气候变暖大背景之下,诸多研究结果显示微生物群落结构已随土壤增温发生变化^[47-48]。不同的是微生物群落面对温度升高具有不一样的适应方式。比如温度升高一般会引起土壤干燥,革兰氏阳性菌有相对较厚的细胞壁,可能比革兰氏阴性菌能更好地适应新环境^[49];真菌比细菌更适应低温环境的生长^[50];而放线菌和革兰氏阴性菌则更能忍受土壤水分低的环境^[51]。

但亦有研究结果显示土壤增温并不会改变土壤微生物的群落组成^[52-53],却使土壤微生物的代谢活性受到影响^[53]。Streit 等^[53]对瑞士阿尔卑斯山林线土壤增温实验的研究结果表明增温 4 a 没有改变微生物区组水平的土壤微生物群落组成,但是增加了土壤微生物 66% 的代谢活性,从而加速土壤呼吸碳损失。Schindlbacher 等^[52]在无雪季节里对成熟云杉林土壤增温 4℃,通过 PLFA 分析和实时定量测定 RNA 基因聚合酶链反应(qPCR)研究微生物群落组成,结果发现土壤变暖对微生物生物量没有影响,同时土壤变暖也没有影响绝大多数的微生物群落的丰度,但是显著增加微生物代谢活动导致碳利用效率的降低。Tucker 等^[54]的研究结果亦表明较高温度下存在较低的微生物生物量碳可能是因为碳利用效率下降。土壤微生物底物利用随它们的代谢、群落组成以及温度的改变而变化^[55]。

长期增温可能改变了土壤微生物的群落,使其效率更高,这可能是由于物种组成的变化,或者原始物种适应,亦或者是各种养分有效性的改变,或者是上面的部分或者全部发生变化^[56]。Rousk 等^[57]在野外连续 3—4 a 的增温实验(+5℃),发现高温条件下细菌生长具有温度适应性,但在全年尺度上这种影响很微弱,遮盖了温度对微生物生长速率的直接影响,增温使微生物活性提高,导致可利用资源质量减少,最终使可溶性底物减少。或与微生物生理机能变化有关,最终导致微生物生物量减少和微生物活性降低。同时,增温可能仅引起土壤中年老有机碳的分解,而不改变土壤微生物群落组成,如 Dawes 等^[58]通过对阿尔卑斯山林线生态系统长达 6 a 的增温实验(+4℃),结果显示增温促进年龄更大的土壤有机碳被微生物利用,并未显著改变微生物群落,而且 6 a 增温未显著影响土壤呼吸的温度敏感性。因此,目前就温度如何控制群落结构组成或者不改变其结构组成而影响土壤有机碳的稳定性仍未有定论,因此还需进一步的研究。

根据野外短期增温实验发现增温促进土壤有机碳矿化,但长期增温则使土壤微生物产生适应。虽然目前研究者们提出多种理论用于解释土壤呼吸的热适应^[62, 64],但这些理论大都基于温度受限制的温带森林或草原地区。与温带生态系统不同,数百万年以来热带和亚热带树种在温度范围相对较窄,接近生物阈值区间内生存进化,因此热带、亚热带生态系统可能更易受气候变暖影响^[65]。由于热带亚热带有关增温的研究还相当缺乏,导致这些理论在热带亚热带森林生态系统中的应用还缺乏数据支撑。而且野外原位增温引起土壤水分降低,可能掩盖了温度本身对土壤有机碳的影响。

2.1.3 增温对土壤酶活性的影响

微生物获取碳大部分依赖于胞外酶活性分离的碳^[49],增温会提高胞外酶活性,这些胞外酶在降解有机质过程中会加速土壤异养呼吸,而这主要是通过提高微生物利用可溶性基质的效率和提高微生物呼吸效率实现^[59]。土壤微生物生长过程中能够分泌一系列酶(与土壤有机质分解相关的酶主要包括脲酶、纤维素水解酶、 β -N-乙酰氨基葡萄糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶、酚氧化酶、过氧化物酶)对于分解土壤有机质有重要作用。如放线菌能够分泌降解化合物的酶,如纤维素酶和几丁质酶,但降解速度缓慢;丝状真菌可以降解复杂分子,如木质素和纤维素。在通气良好的酸性土壤中,真菌引起的有机质积累要比细菌引起的酶促反应更加突出^[60]。

若土壤增温引起微生物群落结构发生变化,则将导致微生物分泌的酶组分也发生相应变化,如美国东北部的森林提高土壤温度会增加水解酶活性^[61]。

除此之外,温度能通过增加底物扩散到土壤-水相中进一步影响碳的动态,这种加速扩散更容易导致微生物接触到有机碳,从而增加微生物的分解^[62]。然而,升高温度也会导致土壤变干,较低的土壤含水量又会限制微生物进入到这些化合物中,因此温度也能间接地通过改变土壤水分来降低微生物的分解作用^[63]。而且温度升高亦影响 pH 值,它通过增加土壤气孔水分中可溶性气体的浓度改变其 pH 值。众所周知,土壤 pH 能影响酶的活化和土壤微生物群落的结构,从而影响土壤有机碳的分解速率^[64]。综上所述,增温后土壤有机碳与土壤微生物以及环境因子的相互作用如何影响土壤有机碳的分解仍是关键研究问题^[36]。

2.2 室内培养实验

目前室内培养实验大都发现温度升高会促进土壤有机碳矿化^[66-67]。温度升高,直接作用使土壤微生物活性增大^[68],微生物呼吸熵增大,从而使放出的 CO₂增多^[69]。当前研究发现微生物主要通过两种机制调控温度对土壤有机碳矿化的影响:(1)增温改变土壤微生物群落的代谢而不改变土壤微生物群落的结构;(2)增温引起微生物群落结构组成发生改变。Nazaries 等^[70]通过室内培养发现增温处理没有影响活性或总微生物群落组成,而是影响微生物代谢活性使土壤有机碳矿化随温度升高而增大。Wixon and Balser^[71]和 Ziegler 等^[72]的研究则发现增温使微生物群落组成发生改变,表明群落组成的相对丰度发生改变,这对土壤有机碳的长期稳定性会产生不同的结果^[71]。北方森林有机土壤中,增温使土壤真菌 PLFA 相对比例增加,造成难分解有机碳最先被矿化^[72],而 Wei 等^[33]则发现增温使革兰氏阳性菌相对丰度增加,革兰氏阴性菌和真菌相对丰度减小。因此增温使土壤微生物群落组成和结构发生变化可能是土壤有机碳分解热适应的基础。

土壤培养实验表明热带微生物的温度最适条件高于相对寒冷气候的地区^[71],且短期培养中温度阈值难以捕捉^[73]。特别地,热带土壤室内培养实验已经表明在温度高达 55℃ 时会提高土壤呼吸速率,远远超过了热带地区预测的升高温度^[73]。Holland 等^[73]对热带地区 4 种类型土壤(有机土、氧化土、始成土和松软土)进行研究,在底物和水分条件不受限制时,土壤微生物在 15—55℃ 范围内培养其呼吸呈指数增长,呼吸速率并没有出现下降情况;Wixon 等^[74]对 3 种不同地带森林土壤(热带森林土壤、温带森林土壤和北方泰加林土壤)室内培养研究发现,当土壤温度升高至 40℃ 时,泰加林土壤微生物停止生长,呼吸速率几乎接近零,温带森林土壤微生物生长缓慢,呼吸速率非常小,而热带森林微生物呼吸速率刚接近最大值。因此,热带森林土壤微生物对温度的适应能力更强,微生物最适宜温度也更高。这些研究结论从土壤酶活性角度也得到证实。有研究指出 β-葡萄糖苷酶与脱氢酶活性随温度升高,70℃ 仍然没达到这两种酶的最适温度;而转化酶、纤维素酶最适温度为 57℃,过氧化氢酶其最适温度可能是 27℃^[75]。

增温对土壤有机碳矿化的影响除了微生物外,还有土壤理化性质。Tian 等^[14]的研究发现温度通过影响可溶性有机碳影响土壤有机碳的矿化。Xu 等^[76]通过数据收集的方法估计土壤理化性质和环境因素对控制土壤有机碳分解的作用,结果发现土壤理化性质控制活性和慢性碳库的分解速率,粘粒含量高、田间持水量高、高 C/N 的土壤分解速率更小,而且根据多因子回归和结构方程模型分析表明粘粒含量是控制土壤有机碳分解的最重要变量,而土壤理化性质或者环境对惰性碳的影响很小。

虽然目前国内外对温度与土壤有机碳矿化之间的关系开展了大量研究,但大都基于室内恒温培养方法。但在自然条件中,随着太阳辐射的昼夜变化,土壤温度亦随之呈周期性变化,目前仅有少数研究采用变温培养的方式研究土壤有机碳矿化^[17-18]。他们的研究结果均发现培养温度模式的变化会影响土壤有机碳的矿化,研究均采用 15—25℃ 之间连续温度变化方式(加权平均温度为 20℃)进行培养,但结果略有不同。其中 Zhu and Cheng^[17]采用恒温和变温培养模拟自然条件下温度对草原土壤和农田土壤有机碳矿化的影响效应,结果发现农田土壤和草原土壤经高变温(加权平均温度 24.5℃)培养 122 d 后有机碳累积矿化量显著高于恒温 25℃,而低变温(加权平均温度 20℃)的与恒温 20℃ 之间无显著差异;Ci 等^[18]则发现由石灰岩母岩发育的森林土壤恒温培养 56 d 后的有机碳累积矿化量显著高于变温培养,而农田土壤则是变温培养的有机碳累积矿

化量显著高于恒温培养。Xu 等^[77]发现变温培养土壤有机碳分解速率受可溶性有机碳含量的影响,表明变温培养可能通过影响底物有效性来影响土壤有机碳的矿化。但他们的研究所用的培养实验时间偏短,且未探明对温度反应敏感的微生物。正是由于培养的温度模式变化对微生物代谢、微生物组成及群落结构的影响还缺乏相关的研究,这不利于深入理解温度模式变化如何影响土壤微生物进而影响土壤有机碳矿化过程。

2.3 温度敏感性

土壤有机碳分解的温度敏感性通常用 Q_{10} 表示,表示温度每升高 10°C ,土壤有机碳分解速率增加的倍数,是预测未来土壤碳动态的关键参数。Peng 等^[78]通过综合 161 个野外测定数据定量中国不同生态系统土壤呼吸的温度敏感性,结果发现不同的生态系统类型拥有不同的 Q_{10} ,即苔原带和高山草甸带的 Q_{10} 最大(3.1),常绿阔叶林的 Q_{10} 仅为前者的一半左右(1.8)。Zheng 等^[79]通过收集中国 34 个生态系统(分布于中国主要气候带)土壤呼吸的 Q_{10} ,跨度从高山到温带再到热带,结果发现中国各生态系统中土壤呼吸的 Q_{10} 的范围在 1.3—4.8 之间。不仅不同的生态系统具有不同的 Q_{10} ,在同一种生态系统中,不同植被类型亦具有不同的 Q_{10} ^[79]。而且不同季节的土壤有机碳分解的 Q_{10} 也不同,Lipson 等^[80]分别在夏季和冬季取高山草甸土进行室内培养,结果发现夏季土壤微生物呼吸的 Q_{10} 大于冬季的。由以上可知, Q_{10} 值不仅在空间和时间上存在较大差异,而且会随着生态系统类型以及地理位置的改变而发生变化。同时,在一定范围内,湿度也强烈地影响土壤呼吸强度从而也会引起 Q_{10} 值的变化^[81]。

全球范围内的土壤增温实验土壤温度升高 $0.3\text{—}6.0^{\circ}\text{C}$ (平均 2.4°C),土壤呼吸速率平均升高 20%, Q_{10} 值大约为 2.1^[82]。一般在早期增温中,温度升高对土壤有机碳分解的影响比较显著。例如土壤有机碳分解在开始具有较高的温度敏感性,随着时间的推进敏感性降低,这可通过高温下土壤有机质分解产生了适应性来解释^[46]。但亦有研究表明温度升高后土壤有机碳分解的变化可以通过土壤有机碳组分的变化来解释,而不需要引入温度敏感性改变的假设或者土壤有机碳分解的适应性^[83]。

根据微生物利用情况,通常将土壤有机碳分为易变性有机碳,难分解有机碳和惰性碳。它们在总碳库中的比例不同,分别占总初始碳库 4.7%、22.4%和 72.9%左右^[84]。目前使用的研究局限于周转相当快的 SOM 部分,但增温对 SOM 的影响更大的不确定性来源于周转达数十年的 SOM 部分,这部分碳库在大部分的矿质土壤中受到各种有机-矿物相互作用而不被微生物快速分解,有机矿物相互作用包括吸附作用、有机金属络合作用和团聚体保护等^[40]。周转时间在数十年的碳组分具有更高的 Q_{10} ,暗示这部分土壤碳在未来气候变暖的条件下将成为大气 CO_2 的来源^[36,84]。Lin 等^[85]的研究发现周转时间达数十年的土壤有机碳(>23 年的一种土壤以及>55 年的另一种土壤)分解的温度敏感性显著高于快速周转的有机碳(<23 年)。而且在 360 d 的培养中数十年的土壤有机碳对总 CO_2 损失量的贡献达到 35%—59%。这些结果表明在未来气候变暖中,周转时间达数十年的土壤有机碳更敏感,而且将使大量的土壤有机碳库排放到大气中。因此了解慢速碳库对气候变化的响应对预测土壤有机碳长期储量的变化具有十分重要的作用^[86]。

土壤有机碳中不同组分对温度的响应不同,其中对不同质地土壤有机碳而言,粘土土壤有机碳的温度敏感性大于砂土土壤^[87]。Zhou 等^[88]亦发现相同的结果,其研究通过室内培养三种不同粘粒含量的土壤(砂壤土、黏壤土、粉质粘土),发现 CO_2 的排放量表现为黏壤土>粉壤土>砂壤土,温度敏感性亦表现为黏壤土>粉壤土>砂壤土,但该研究认为土壤有机碳温度敏感性主要受到底物有效性的影响,而不是土壤粘粒含量的影响。同时,亦有研究不同颗粒大小团聚体中土壤有机碳的温度敏感性,如 Arevalo 等^[25]的研究结果表明山杨土壤有机碳的温度敏感性随着团聚体粒径的减小而增大;Chevallier 等^[89]则研究土壤团聚体中受物理保护的碳的温度敏感性,其研究发现当土壤大团聚体破碎后,土壤有机碳的 Q_{10} 略微下降,虽然其中有许多大团聚体保护的碳,而这主要的原因可能是大团聚体保护的有机碳的 Q_{10} 为 1。但有研究表明基于分离土壤有机碳得到的有机碳矿化的温度敏感性可能不适于有机碳丰富的北方森林土壤^[90],这暗示着分离土壤有机碳可能适于有机碳比较贫瘠的地方。

目前为止有关土壤有机碳分解的温度敏感性仍存在许多争议的地方^[62],特别是可溶性有机碳和难分解

性有机碳之间温度敏感性的高低。根据动力学理论,当土壤有机碳的活化能越高时,温度升高后其反应速率增加得越快,反应速率对温度也就越敏感。Xu 等^[28]的研究结果均表明温度敏感性随土壤有机碳难分解性的增加而增加。一般情况下,土壤中难分解有机质需要的活化能比可溶性有机质的高,也就意味着,难分解有机质分解的温度敏感性在温度升高的情况下比可溶性有机质来的高。Conant 等^[91]和 Lefèvre 等^[29]的研究结果均支持了该结论,他们的研究发现有机质分解的温度敏感性随有机质可溶性降低而升高,即难分解的有机质 Q_{10} 值高于可溶性有机质。由于土壤中难分解有机质含量比可溶性有机质高的多,意味着土壤有机碳在未来将损失更多的碳。目前诸多研究结果均与此相似,均发现难分解有机碳分解的温度敏感性高于可溶性有机碳^[92-93];但也有反对该观点的结论,如 Davidson and Janssens^[62]与 Davidson 等^[94],他们的研究中就认为可溶性有机碳的温度敏感性比稳定性有机碳高。除此之外,亦有研究认为二者的温度敏感性相同^[21,95]。与此相类似的是,研究中发现温度升高对难分解有机碳的分解具显著促进作用^[96]或无作用^[97]。产生以上结果一方面由于土壤有机碳库的时空异质性,研究方法和统计方法的不同,使得各个研究得出相同或截然不同的结果,亦造成目前有关可溶性碳库和难分解碳库之间的温度敏感性高低关系具极大不确定性。

另一方面,影响土壤有机碳分解速率和温度敏感性的因素主要受土壤有机碳质量和数量控制^[63],而且土壤有机碳来源复杂,并不是生物化学或动力学中分子一致的单一库^[98],造成研究中常常无法通过实验方法完全定量分离可溶性有机碳和难分解有机碳^[27],因此研究者们通过各种物理化学分组方法以区分可溶性有机碳和难分解有机碳,如使用不同底物浓度的土壤有机碳进行区分^[99];有机层土壤和亚表层矿质土来区分^[21,93],其中有有机层比矿质层中含有较多的可溶性有机碳;或通过物理化学分组方法,即提取颗粒有机碳和加酸水解后代替为难分解有机碳^[27,49]。还有通过短期培养区分,他们认为在短期培养中释放的 CO_2 基本来自可溶性有机碳^[100-101],抑或是通过培养初期耗尽可溶性有机碳后,观察培养后期温度升高难分解有机碳的温度敏感性^[102]。虽然各研究采用不同的方法以区分可溶性有机碳和难分解有机碳,但这二者之间并无明确的区分分界,造成不同研究之间可溶性有机碳和难分解有机碳的温度敏感性缺乏可比性。

诸多研究表明土壤底物有效性亦会影响土壤有机碳的温度敏感性^[16],而且该结果适用于如高山森林、草地等生态系统中。Fissore 等^[16]通过室内培养研究底物供应对土壤有机碳分解的温度敏感性的作用,其研究结果发现当底物供应量高时,土壤有机碳的温度敏感性为 2.5,而当底物耗尽时, Q_{10} 为 1.4,该结果表明高山森林土壤中底物供应对于决定土壤有机碳分解对温度的响应具有十分重要的作用。Larionova 等^[103]则发现易分解有机碳底物浓度和随温度而变化的底物释放是控制土壤呼吸温度敏感性的重要因素。而 Hamdi 等^[104]土壤有机碳的温度敏感性主要控制因素是可溶性有机碳的数量而不是土壤呼吸中微生物对温度的适应。

除此之外,土壤有机碳常常受到各种环境限制的影响,如物理保护、化学保护、洪水以及冰冻等,使得土壤有机碳常常产生不同的表观温度敏感性。例如有研究表明大团聚体中土壤有机碳周转比小团聚体的快的多^[105],但也有研究结果显示大团聚体和小团聚体的土壤有机碳周转并没有显著差异^[106]。因此,团聚体对土壤有机碳的保护作用使土壤有机碳矿化速率对温度的响应变得更加复杂多变而难以估测。土壤有机碳矿化潜力和温度敏感性主要受有机碳质量以及由团聚体和吸附作用获得的物理保护^[25]。高温能减少矿物表面有机碳的吸附作用,导致碳有效性增加。相反,高温也能使土壤有机碳获得保护避免分解,同时降低碳的有效性^[107]。Marschner and Bredow^[108]都发现温度的升高会促使系统朝着一个更充分利用非吸附反应物的方向进行,并且温度对需要更多的能量来解除吸附反应具有更大的影响;升温也使扩散和溶解加强,这两者提高了对微生物的底物有效性,也加强了土壤碳的淋溶损失。

3 研究展望

增温对土壤有机碳矿化的影响表现出不同的变化,这一过程主要受研究方法、生态系统类型、土壤有机碳性质等因素的影响。有关原位增温对土壤有机碳影响的结果和理论大都基于温带的研究,结果发现短期增温实验会显著促进土壤有机碳的排放,而长期增温则使土壤微生物通过改变其自身结构或调节代谢过程产生适

应。虽然已有不同的理论提出以解释这一适应过程,但研究者们还未达成共识。同时,由于增温对热带亚热带地区土壤有机碳的影响,尚缺乏有力的直接证据,这将难以估计未来气候变暖对热带亚热带地区生态系统的影响,因此亟需在热带亚热带地区开展增温实验。采用移地重填的方法可以收集不同生态系统的土壤,消除时空异质性,非常值得用于开展增温实验。同时,野外增温方式及室内研究方式的多样均会造成不同研究之间的可比性降低,由实验方法本身的差异造成难以预估结果变异。目前已有研究通过收集数据利用综合分析采用不同模型估算土壤有机碳温度敏感性^[109],却忽略研究方式的多样性对结果的影响。今后研究需通过整合分析现有研究方式对土壤有机碳温度敏感性的影响,并找寻最适方法使不同研究结果之间具有可比性,以利于找出其中的规律。除此之外,未来气候变暖的背景下引起降水输入和凋落物输入质与量的变化,再叠加气候变暖,使得土壤有机碳未来的去向变得更加难以估测。因此今后研究中需开展增温与其他因素交互作用的实验,以明晰多因素产生的叠加效应或抵消作用。

参考文献 (References):

- [1] Eswaran H, Van Den Berg E, Reich P. Organic carbon in soils of the world. *Soil Science Society of America Journal*, 1993, 57(1): 192-194.
- [2] Scharlemann J P, Tanner E V, Hiederer R, Kapos V. Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool. *Carbon Management*, 2014, 5(1): 81-91.
- [3] Rousk J, Frey S D. Revisiting the hypothesis that fungal-to-bacterial dominance characterizes turnover of soil organic matter and nutrients. *Ecological Monographs*, 2015, 85(3): 457-472.
- [4] Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, Parri I D, Jarvis P G, Valentini R. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology*, 2002, 8(9): 851-866.
- [5] Jensen L S, Mueller T, Tate K R, Ross D J, Magid J, Nielsen N E. Soil surface CO₂ flux as an index of soil respiration in situ: a comparison of two chamber methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(10/11): 1297-1306.
- [6] 魏书精, 罗碧珍, 魏书威, 孙龙, 正敏, 胡海清. 森林生态系统土壤呼吸测定方法研究进展. *生态环境学报*, 2014, 23(3): 504-514.
- [7] Sheng H, Yang Y S, Yang Z J, Chen G S, Xie J S, Guo J F, Zou S Q. The dynamic response of soil respiration to land-use changes in subtropical China. *Global Change Biology*, 2010, 16(3): 1107-1121.
- [8] Mi J, Li J J, Chen D M, Xie Y C, Bai Y F. Predominant control of moisture on soil organic carbon mineralization across a broad range of arid and semiarid ecosystems on the Mongolia plateau. *Landscape Ecology*, 2015, 30(9): 1683-1699.
- [9] Liang N S, Inoue G, Fujinuma Y. A multichannel automated chamber system for continuous measurement of forest soil CO₂ efflux. *Tree Physiology*, 2003, 23(12): 825-832.
- [10] Koskinen M, Minkinen K, Ojanen P, Kämäräinen M, Laurila T, Lohila A. Measurements of CO₂ exchange with an automated chamber system throughout the year: challenges in measuring night-time respiration on porous peat soil. *Biogeosciences*, 2014, 11(2): 347-363.
- [11] Rey A. Mind the gap: non-biological processes contributing to soil CO₂ efflux. *Global Change Biology*, 2015, 21(5): 1752-1761.
- [12] Sun S H, Liu J J, Chang S X. Temperature sensitivity of soil carbon and nitrogen mineralization: impacts of nitrogen species and land use type. *Plant and Soil*, 2013, 372(1/2): 597-608.
- [13] Rabbi S M F, Wilson B R, Lockwood P V, Daniel H, Young I M. Aggregate hierarchy and carbon mineralization in two Oxisols of New South Wales, Australia. *Soil and Tillage Research*, 2015, 146: 193-203.
- [14] Tian Q X, He H B, Cheng W X, Bai Z, Wang Y, Zhang X D. Factors controlling soil organic carbon stability along a temperate forest altitudinal gradient. *Scientific Reports*, 2016, 6: 18783.
- [15] Hamdi S, Chevallier T, Aïssa N B, Hammouda M, Gallali T, Chotte J L, Bernoux M. Short-term temperature dependence of heterotrophic soil respiration after one-month of pre-incubation at different temperatures. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(9): 1752-1758.
- [16] Fissore C, Giardina C P, Kolka R K. Reduced substrate supply limits the temperature response of soil organic carbon decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 67: 306-311.
- [17] Zhu B, Cheng W X. Constant and diurnally-varying temperature regimes lead to different temperature sensitivities of soil organic carbon decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(4): 866-869.
- [18] Ci E, Al-Kaisi M M, Wang L G, Ding C H, Xie D T. Soil organic carbon mineralization as affected by cyclical temperature fluctuations in a karst region of southwestern China. *Pedosphere*, 2015, 25(4): 512-523.
- [19] Mondini C, Sinicco T, Cayuela M L, Sanchez-Monedero M A. A simple automated system for measuring soil respiration by gas chromatography. *Talanta*, 2010, 81(3): 849-855.

- [20] Laudicina V A, Benhua S, Dennis P G, Badalucco L, Rushton S P, Newsham K K, O'Donnell A G, Partley L P, Hopkins D W. Responses to increases in temperature of heterotrophic micro-organisms in soils from the maritime Antarctic. *Polar Biology*, 2015, 38(8): 1153-1160.
- [21] 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.
- [22] Jagadamma S, Mayes M A, Steinweg J M, Schaeffer S M. Substrate quality alters the microbial mineralization of added substrate and soil organic carbon. *Biogeosciences*, 2014, 11(17): 4665-4678.
- [23] Phillips R L, Wick A F, Liebig M A, West M S, Daniels W L. Biogenic emissions of CO₂ and N₂O at multiple depths increase exponentially during a simulated soil thaw for a northern prairie Mollisol. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 45: 14-22.
- [24] Guo X B, Drury C F, Reynolds W D, Yang X M, Fan R Q. Nitrous oxide and carbon dioxide emissions from aerobic and anaerobic incubations: effect of core length. *Soil Science Society of America Journal*, 2013, 77(3): 817-829.
- [25] Arevalo C B M, Chang S X, Bhatti J S, Sidders D. Mineralization potential and temperature sensitivity of soil organic carbon under different land uses in the parkland region of Alberta, Canada. *Soil Science Society of America Journal*, 2012, 76(1): 241-251.
- [26] Ding F, Huang Y, Sun W J, Jiang G F, Chen Y. Decomposition of organic carbon in fine soil particles is likely more sensitive to warming than in coarse particles: an incubation study with temperate grassland and forest soils in northern China. *PLoS One*, 2014, 9(7): e103801.
- [27] 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.
- [28] Xu X, Zhou Y, Ruan H H, Luo Y Q, Wang J S. Temperature sensitivity increases with soil organic carbon recalcitrance along an elevational gradient in the Wuyi Mountains, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(10): 1811-1815.
- [29] Lefèvre R, Barré P, Moyano F E, Christensen B T, Bardoux G, Eglin T, Girardin C, Houot S, Kätterer T, Van Oort F, Chenu C. Higher temperature sensitivity for stable than for labile soil organic carbon-evidence from incubations of long-term bare fallow soils. *Global Change Biology*, 2014, 20(2): 633-640.
- [30] Von Lützow M, Kögel-Knabner I. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition -what do we know? *Biology and Fertility of Soils*, 2009, 46(1): 1-15.
- [31] Leifeld J, Fuhrer J. The temperature response of CO₂ production from bulk soils and soil fractions is related to soil organic matter quality. *Biogeochemistry*, 2005, 75(3): 433-453.
- [32] Ågren G I, Bosatta E. Reconciling differences in predictions of temperature response of soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(1): 129-132.
- [33] Wei H, Guenet B, Vicca S, Nunan N, Abdelgawad H, Pouteau V, Shen W J, Janssens I A. Thermal acclimation of organic matter decomposition in an artificial forest soil is related to shifts in microbial community structure. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 71: 1-12.
- [34] 闫美杰, 时伟字, 杜盛. 土壤呼吸测定方法述评与展望. *水土保持研究*, 2010, 17(6): 148-152, 157-157.
- [35] 黄锦学. 增温对中亚热带阔叶林和针叶林土壤有机碳矿化的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2016.
- [36] Wagai R, Kishimoto-Mo A W, Yonemura S, Shirato Y, Hiradate S, Yagasaki Y. Linking temperature sensitivity of soil organic matter decomposition to its molecular structure, accessibility, and microbial physiology. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 1114-1125.
- [37] 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.
- [38] Peng F, You Q G, Xu M H, Zhou X H, Wang J, Guo J, Xue X. Effects of experimental warming on soil respiration and its components in an alpine meadow in the permafrost region of the Qinghai-Tibet Plateau. *European Journal of Soil Science*, 2015, 66(1): 145-154.
- [39] Bronson D R, Gower S T, Tanner M, Linder S, Van Herk I. Response of soil surface CO₂ flux in a boreal forest to ecosystem warming. *Global Change Biology*, 2008, 14(4): 856-867.
- [40] Lu M, Zhou X H, Yang Q, Li H, Luo Y Q, Fang C M, Chen J K, Yang X, Li B. Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis. *Ecology*, 2013, 94(3): 726-738.
- [41] Wang X, Liu L L, Piao S L, Janssens I A, Tang J W, Lin W X, Chi Y G, Wang J, Xu S. Soil respiration under climate warming: differential response of heterotrophic and autotrophic respiration. *Global Change Biology*, 2014, 20(10): 3229-3237.
- [42] 潘新丽, 林波, 刘庆. 模拟增温对川西亚高山人工林土壤有机碳含量和土壤呼吸的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(8): 1637-1643.
- [43] Marchand F L, Nijs I, de Boeck H J, Kockelbergh F, Mertens S, Beyens L. Increased turnover but little change in the carbon balance of high-arctic tundra exposed to whole growing season warming. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2004, 36(3): 298-307.
- [44] Saleska S R, Shaw M R, Fischer M L, Dunne J A, Still C J, Holman M L, Harte J. Plant community composition mediates both large transient decline and predicted long-term recovery of soil carbon under climate warming. *Global Biogeochemical Cycles*, 2002, 16(4): 3-13-18.
- [45] Xia J Y, Niu S L, Wan S Q. Response of ecosystem carbon exchange to warming and nitrogen addition during two hydrologically contrasting growing

- seasons in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 2009, 15(6): 1544-1556.
- [46] 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.
- [47] Biasi C, Rusalimova O, Meyer H, Kaiser C, Wanek W, Barsukov P, Junger H, Richter A. Temperature-dependent shift from labile to recalcitrant carbon sources of arctic heterotrophs. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2005, 19(11): 1401-1408.
- [48] Frey S D, Drijber R, Smith H, Melillo J. Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(11): 2904-2907.
- [49] Billings S A, Ballantyne F. How interactions between microbial resource demands, soil organic matter stoichiometry, and substrate reactivity determine the direction and magnitude of soil respiratory responses to warming. *Global Change Biology*, 2013, 19(1): 90-102.
- [50] Pietikäinen J, Pettersson M, Bååth E. Comparison of temperature effects on soil respiration and bacterial and fungal growth rates. *FEMS Microbiology Ecology*, 2005, 52(1): 49-58.
- [51] Paz C G, Rodríguez T T, Behan-Pelletier V M, Hill S B, Vidal-Torrado P, Cooper M, van Straaten P, Oertli J J, Wood C W, Hossner L R, Rasmussen W. Field water cycle // Chesworth W, ed. *Encyclopedia of Soil Science*. Netherlands: Springer, 2008.
- [52] Schindlbacher A, Rodler A, Kuffner M, Kitzler B, Sessitsch A, Zechmeister-Boltenstern S. Experimental warming effects on the microbial community of a temperate mountain forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(7): 1417-1425.
- [53] Streit K, Hagedorn F, Hiltbrunner D, Portmann M, Saurer M, Buchmann N, Wild B, Richter A, Wipf S, Siegwolf R T W. Soil warming alters microbial substrate use in alpine soils. *Global Change Biology*, 2013, 20(4): 1327-1338.
- [54] Tucker C L, Bell J, Pendall E, Ogle K. Does declining carbon-use efficiency explain thermal acclimation of soil respiration with warming? *Global Change Biology*, 2013, 19(1): 252-263.
- [55] Schimel J P, Mikan C. Changing microbial substrate use in Arctic tundra soils through a freeze-thaw cycle. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(8): 1411-1418.
- [56] Frey S D, Lee J, Melillo J M, Six J. The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate. *Nature Climate Change*, 2013, 3(4): 395-398.
- [57] Rousk J, Frey S D, Bååth E. Temperature adaptation of bacterial communities in experimentally warmed forest soils. *Global Change Biology*, 2012, 18(10): 3252-3258.
- [58] Dawes M A, Hagedorn F, Handa I T, Streit K, Ekblad A, Rixen C, Körner C, Hattenschwiler S. An alpine treeline in a carbon dioxide-rich world: synthesis of a nine-year free-air carbon dioxide enrichment study. *Oecologia*, 2013, 171(3): 623-637.
- [59] Wallenstein M D, Burns R G. extracellular enzyme activities and organic matter degradation in soil: a complex community driven process// Dick R P, ed. *Methods of Soil Enzymology*. Madison, Wisconsin, USA: Soil Science Society of America Inc, 2011: 35-40.
- [60] 林先贵. 土壤微生物研究原理与方法. 北京: 高等教育出版社, 2010.
- [61] Stone M M, Weiss M S, Goodale C L, Adams M B, Fernandez I J, German D P, Allison S D. Temperature sensitivity of soil enzyme kinetics under N-fertilization in two temperate forests. *Global Change Biology*, 2012, 18(3): 1173-1184.
- [62] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440(7081): 165-173.
- [63] Grant R F, Rochette P. Soil microbial respiration at different water potentials and temperatures: theory and mathematical modeling. *Soil Science Society of America Journal*, 1994, 58(6): 1681-1690.
- [64] Kleber M. What is recalcitrant soil organic matter? *Environmental Chemistry*, 2010, 7(4): 320-332.
- [65] Wright S J, Muller-Landau H C, Schipper J A N. The future of tropical species on a warmer planet. *Conservation Biology*, 2009, 23(6): 1418-1426.
- [66] Xu X K, Inubushi K, Sakamoto K. Effect of vegetations and temperature on microbial biomass carbon and metabolic quotients of temperate volcanic forest soils. *Geoderma*, 2006, 136(1/2): 310-319.
- [67] Laudicina V A, Novara A, Barbera V, Egli M, Badalucco L. Long-term tillage and cropping system effects on chemical and biochemical characteristics of soil organic matter in a mediterranean semiarid environment. *Land Degradation & Development*, 2015, 26(1): 45-53.
- [68] Verburg P S J, Van Loon W K P, Lükewille A. The CLIMEX soil-heating experiment: soil response after 2 years of treatment. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, 28(3): 271-276.
- [69] 米亮, 王光华, 金剑, 刘巨东, 刘晓冰. 黑土微生物呼吸及群落功能多样性对温度的响应. *应用生态学报*, 2010, 21(6): 1485-1491.
- [70] Nazaries L, Tottey W, Robinson L, Khachane A, Al-Soud W A, Sorenson S, Singh B K. Shifts in the microbial community structure explain the response of soil respiration to land-use change but not to climate warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 89: 123-134.
- [71] Wixon D L, Balser T C. Toward conceptual clarity: PLFA in warmed soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 769-774.

- [72] Ziegler S E, Billings S A, Lane C S, Li J W, Fogel M L. Warming alters routing of labile and slower-turnover carbon through distinct microbial groups in boreal forest organic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 60: 23-32.
- [73] Holland E A, Neff J C, Townsend A R, McKeown B. Uncertainties in the temperature sensitivity of decomposition in tropical and subtropical ecosystems; implications for models. *Global Biogeochemical Cycles*, 2000, 14(4): 1137-1151.
- [74] Wixon D L, Balser T C. Complexity, climate change and soil carbon: a systems approach to microbial temperature response. *Systems Research and Behavioral Science*, 2009, 26(5): 601-620.
- [75] Trasar-Cepeda C, Gil-Sotres F, Leirós M C. Thermodynamic parameters of enzymes in grassland soils from Galicia, NW Spain. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(1): 311-319.
- [76] Xu X, Shi Z, Li D J, Rey A, Ruan H H, Craine J M, Liang J Y, Zhou J Z, Luo Y Q. Soil properties control decomposition of soil organic carbon: Results from data-assimilation analysis. *Geoderma*, 2016, 262: 235-242.
- [77] Xu X, Luo Y Q, Zhou J Z. Carbon quality and the temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition in a tallgrass prairie. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 50: 142-148.
- [78] Peng S S, Piao S L, Wang T, Sun J Y, Shen Z H. Temperature sensitivity of soil respiration in different ecosystems in China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(5): 1008-1014.
- [79] Zheng Z M, Yu G R, Fu Y L, Wang Y S, Sun X M, Wang Y H. Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: A trans-China based case study. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(7): 1531-1540.
- [80] Lipson D A, Schadt C W, Schmidt S K. Changes in soil microbial community structure and function in an alpine dry meadow following spring snow melt. *Microbial Ecology*, 2002, 43(3): 307-314.
- [81] Rustad L E, Huntington T G, Boone R D. Controls on soil respiration: implications for climate change. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 1-6.
- [82] Rustad L, Campbell J, Marion G, Norby R J, Mitchell M, Hartley A E, Cornelissen J H C, Gurevitch J, GCTE-NEWS. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126(4): 543-562.
- [83] 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.
- [84] Li D J, Schädel C, Haddix M L, Paul E A, Conant R, Li J M, Zhou J Z, Luo Y Q. Differential responses of soil organic carbon fractions to warming: results from an analysis with data assimilation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 67: 24-30.
- [85] Lin J J, Zhu B, Cheng W X. Decadally cycling soil carbon is more sensitive to warming than faster-cycling soil carbon. *Global Change Biology*, 2015, 21(12): 4602-4612.
- [86] Hartley I P, Ineson P. Substrate quality and the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(7): 1567-1574.
- [87] Frøseth R B, Bleken M A. Effect of low temperature and soil type on the decomposition rate of soil organic carbon and clover leaves, and related priming effect. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 80: 156-166.
- [88] Zhou P, Li Y, Ren X E, Xiao H A, Tong C L, Ge T D, Brookes P C, Shen J L, Wu J S. Organic carbon mineralization responses to temperature increases in subtropical paddy soils. *Journal of Soils and Sediments*, 2014, 14(1): 1-9.
- [89] Chevallier T, Hmaid K, Kouakoua E, Bernoux M, Gallali T, Toucet J, Jolivet C, Deleporte P, Barthès B G. Physical protection of soil carbon in macroaggregates does not reduce the temperature dependence of soil CO₂ emissions. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2015, 178(4): 592-600.
- [90] Laganière J, Podrebarac F, Billings S A, Edwards K A, Ziegler S E. A warmer climate reduces the bioreactivity of isolated boreal forest soil horizons without increasing the temperature sensitivity of respiratory CO₂ loss. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 84: 177-188.
- [91] Conant R T, Ryan M G, Ågren G I, Birge H E, Davidson E A, Eliasson P E, Evans S E, Frey S D, Giardina C P, Hopkins F M, Hyvönen R, Kirschbaum M U, F, Lavaljee J M, Leifeld J, Parton W J, Megan S J, Wallenstein M D, Wetterstedt J Å M, Bradford M A. Temperature and soil organic matter decomposition rates-synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biology*, 2011, 17(11): 3392-3404.
- [92] Xu W H, Li W, Jiang P, Wang H, Bai E. Distinct temperature sensitivity of soil carbon decomposition in forest organic layer and mineral soil. *Scientific Reports*, 2014, 4: 6512.
- [93] 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.
- [94] 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.
- [95] Fang C M, 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.
- [96] Fang C, Moncrieff J B, Gholz H L, Clark K L. Soil CO₂ efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant and Soil*, 1998, 205(2): 135-146.
- [97] 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.
- [98] Dungait J A J, Hopkins D W, Gregory A S, Whitmore A P. Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Global Change Biology*, 2012, 18(6): 1781-1796.
- [99] Ma Y C, Piao S L, Sun Z Z, Lin X, Wang T, Yue C, Yang Y. Stand ages regulate the response of soil respiration to temperature in a *Larix principis-rupprechtii* plantation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 184: 179-187.
- [100] Franzluebbers A J, Haney R L, Honeycutt C W, Arshad M A, Schomberg H H, Hons F M. Climatic influences on active fractions of soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(7/8): 1103-1111.
- [101] Gershenson A, Bader N E, Cheng W X. Effects of substrate availability on the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. *Global Change Biology*, 2009, 15(1): 176-183.
- [102] Conant R T, Steinweg J M, Haddix M L, Paul E A, Plante A F, Six J. Experimental warming shows that decomposition temperature sensitivity increases with soil organic matter recalcitrance. *Ecology*, 2008, 89(9): 2384-2391.
- [103] 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.
- [104] Hamdi S, Chevallier T, Bernoux M. Testing the application of an agronomic concept to microbiology: A degree-day model to express cumulative CO₂ emission from soils. *European Journal of Agronomy*, 2012, 43: 18-23.
- [105] Besnard E, Chenu C, Balesdent J, Puget P, Arrouays D. Fate of particulate organic matter in soil aggregates during cultivation. *European Journal of Soil Science*, 1996, 47(4): 495-503.
- [106] Razafimbelo T M, Albrecht A, Oliver R, Chevallier T, Chapuis-Lardy L, Feller C. Aggregate associated-C and physical protection in a tropical clayey soil under Malagasy conventional and no-tillage systems. *Soil and Tillage Research*, 2008, 98(2): 140-149.
- [107] Thornley J H M, Cannell M G R. Soil Carbon Storage Response to Temperature: an Hypothesis. *Annals of Botany*, 2001, 87(5): 591-598.
- [108] 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(4): 459-466.
- [109] Hamdi S, Moyano F, Sall S, Bernoux M, Chevallier T. Synthesis analysis of the temperature sensitivity of soil respiration from laboratory studies in relation to incubation methods and soil conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 58: 115-126.