

DOI: 10.5846/stxb201908281786

杨晶晶, 陈闻, 袁媛, 武杼华, 韩凤朋. 模拟增温对羊草生态系统土壤呼吸速率的影响. 生态学报, 2020, 40(17): 6202-6214.

Yang J J, Chen W, Yuan Y, Wu Z H, Han F P. Effects of simulated warming on soil respiration rate of *Leymus chinensis* grassland ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(17): 6202-6214.

模拟增温对羊草生态系统土壤呼吸速率的影响

杨晶晶¹, 陈 闻¹, 袁 媛¹, 武杼华¹, 韩凤朋^{1,2,*}

¹ 西北农林科技大学资源环境学院, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

² 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

摘要: 草地是陆地生态系统的重要组成部分, 研究草地系统土壤呼吸速率对全球气候变暖的响应, 对预测全球碳循环具有重要作用。采用高度分别为 0.5 m (T1) 和 1.85 m (T2) 的开顶式增温箱 (OTCs) 对羊草生态系统进行模拟增温, 仔细观察羊草的生育期, 在每个生育期的同一天的晨间 t_1 时段 (9:00—11:00)、午间 t_2 时段 (13:30—15:30) 和晚间 t_3 时段 (17:00—19:00) 监测土壤呼吸速率。分析不同增温幅度下土壤呼吸速率的变化规律, 明确影响土壤碳排放的主要因素, 探讨土壤呼吸速率与影响因素间存在的关系。结果显示: 1) 相对于空白对照 C, 模拟增温 T1 和 T2 导致 0—10 cm 土壤温度分别显著提高 1.18 和 2.37℃; 导致 0—10 cm 土壤湿度降低 2.27% 和 4.57%; 2) 在羊草生长阶段, 土壤呼吸速率呈现明显的季节性变化特征, 同一天的 t_1 时段、 t_2 时段和 t_3 时段土壤呼吸速率峰值分别出现在结实期、抽穗期和开花期。非生长阶段土壤呼吸速率无显著差异; 3) 不同处理下土壤呼吸速率与近地表气温、0—10 cm 土壤温度和地下生物量呈指数正相关关系, 与 0—10 cm 的土壤湿度呈显著二次项负相关关系, 与地上生物量表现为二次项正相关关系。研究结果明确了羊草生态系统中土壤碳排放对增温的响应, 可为草原生态系统应对气候变化及可持续发展提供理论依据。

关键词: 土壤呼吸速率; 羊草; 模拟增温; 生物量

Effects of simulated warming on soil respiration rate of *Leymus chinensis* grassland ecosystem

YANG Jingjing¹, CHEN Wen¹, YUAN Yuan¹, WU Zhuhua¹, HAN Fengpeng^{1,2,*}

¹ State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, College of Resources and Environment, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

² Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract: Grasslands are one of the major types of terrestrial ecosystems and their soil respiration makes up one of the largest flux of carbon between their ecosystems and the atmosphere. Therefore, revelation of the responses of their soil respiration to global warming can be vital and will shed light on identifying and predicting the global carbon cycle. To simulate climate change, we used two open-top chambers (OTCs) T1 (0.5 m) and T2 (1.85 m) to manipulate warming *Leymus chinensis* systems and meanwhile observed the growth of *Leymus chinensis*. The soil respiration of these systems in both OTCs was monitored and the soil respiration rate was measured at the time t_1 (9:00—11:00), t_2 (13:30—15:30), and t_3 (17:00—19:00). The change in the soil respiration of heated *Leymus chinensis* systems was investigated to identify the main factors contributing to release of soil carbon to atmosphere and put insight into the relationship between the soil respiration and these main factors. The observations showed that T1 and T2 increased annual surface soil temperature by

基金项目: 国家重点研发计划资助 (2017YFC0504504, 2016YFA0600801); 国家自然科学基金项目 (41471437); 中国科学院“西部青年学者”项目 (XAB2016A04)

收稿日期: 2019-08-28; 网络出版日期: 2020-07-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hanfp@ms.iswc.ac.cn

2.14 and 4.03°C respectively compared to control, but decreased annual soil moisture by 2.27% and 4.57% in the soil depth range between 0 cm and 10 cm. The results demonstrated that the manipulated heating significantly ($p < 0.05$) enhanced soil respiration through growth stages and soil respiration patterns changed over seasons. In grain filling, heading, and blossom stage, peak values of soil respiration rate were observed at t_1 , t_2 and t_3 in the *Leymus chinensis* of the same growth day. The soil respiration rate did not change significantly at non-growth stages. The study also found that the soil respiration rate under different treatments had a positive exponential correlation to near-surface air temperature, surface soil temperature, and below-ground biomass. It also had a negative quadratic correlation with surface soil moisture and a positive quadratic correlation with above-ground biomass. This study reveals the change in release of soil carbon from *Leymus chinensis* systems to atmosphere when they were treated with manipulated warming, which can provide useful information for understanding how grassland ecosystems respond to climate change and sustainable development of animal husbandry.

Key Words: soil respiration rate; *Leymus chinensis*; simulated global warming; biomass

目前,全球气候变化仍然是世界重点关注的问题之一^[1-3]。自工业革命以来(约 1750—2013 年),大气中 CO₂ 浓度上升了 40%,全球气温持续升高,预计到 21 世纪末全球地表温度将会升高 2°C 以内,并且国际上将该预测作为全球公认的一个标准^[2]。地表温度影响陆地生态系统的不同碳循环模式,如土壤异养微生物对有机质的分解作用、自养微生物的固碳作用、植物根系和土壤动物的呼吸以及植被的光合作用等^[3]。全球气温的升高影响着地球关键带不同组分的温度,这使得土壤—植被—大气之间碳平衡过程发生变化。

陆地土壤是地球表面最大的碳库,全球土壤碳库达到 2.2×10^3 — 3×10^3 Pg,为植被碳库的 2—3 倍,是全球大气碳库的 2 倍^[4],而草地生态系统又是陆地生态系统的重要组成部分^[3-4]。因此,草地生态系统土壤碳库对全球气候变暖的响应无疑是当前亟待研究的重要科学问题。土壤呼吸是土壤碳库与大气碳库交换的重要途径,是土壤中的有机体向大气中释放 CO₂ 的一个过程,主要包括三类生物学过程(土壤微生物呼吸、植物根系呼吸和土壤动物呼吸)和一个非生物学过程(含碳矿物质的化学氧化作用)^[5]。土壤呼吸对维持陆地生态系统碳平衡发挥关键作用,目前针对土壤呼吸速率对全球气候变化响应的研究结果存在很大差异。之前研究表明增温能提高土壤呼吸速率,促使土壤释放出更多的 CO₂,进而加剧全球变暖进程^[1, 6-8]。研究学者 Rustad 等^[7]利用元分析方法综合了全球 32 个模拟增温实验站的研究资料,发现 2—9 年的模拟增温试验(0.3—6°C),能显著提高土壤呼吸速率约 20%;谷蕊^[6]等在内蒙古锡林浩特市东部毛登牧场的典型草原(以克氏针茅为主要建群)利用 OTCs 模拟增温增雨处理,结果显示 CO₂ 通量与大气温度、土壤温度之间呈正相关的指数关系,与土壤含水量存在显著正相关的线性关系,而与植被生物量关系不显著。同时也有学者认为气候变暖不会对土壤呼吸速率造成影响,甚至可能导致土壤呼吸速率降低^[8-11],如康静等利用红外辐射器对内蒙古短花针茅荒漠草原生长季(5—10 月)土壤呼吸速率模拟增温,结果发现增温对土壤呼吸速率没有显著影响^[11];Davidson E A 和 Janssens I A 运用碳动力学化学模型表征气候变暖对土壤呼吸速率,得出增温能够抑制土壤中碳的释放过程,降低土壤呼吸速率^[10]。在此研究的基础上,国内许多学者开展了大量关于模拟增温条件下,草地生态系统土壤呼吸与环境因素的相互作用。结果显示增温显著升高了高寒草甸草原气温,增加了高寒草甸草原和荒漠草原的土壤含水量,气温和含水量的变化导致草地生物量增加,最终使得土壤呼吸速率发生改变珊丹等^[12]和高福光等^[13];与此相反王晨晨^[14]研究了以羊草为主的草甸草原,发现模拟增温能够降低土壤含水量,从而对土壤呼吸速率产生更为复杂的影响。

羊草(*Leymus chinensis*)草甸草原主要位于干旱、半干旱地区,是我国北方草原生态系统的重要组成部分,属于气候变化与人为干扰的敏感区域^[15]。另外羊草是内蒙古典型草原的重要建群植物之一,对恶劣环境表现出较强的适应性并且具有优良的饲用价值。羊草对改善我国北方草原的生态环境和治理盐渍化土壤具有

重大意义,因此羊草生态系统成为中国北方重要的畜牧业基地和生态屏障。但近 50 年来,由于人们对草地资源的开发利用不断扩大,导致草地生态系统环境逐渐恶化,草地的退化显著影响全球的气候变化^[16]。综上关于全球气候变暖对陆地生态系统中土壤碳库以及碳平衡的影响,主要与生态系统及地貌类型、增温季节、增温持续时间、增温幅度及方式、土壤类型和植物的光合产物等多种因素有关^[17-19],这些因素的叠加作用使得气候变暖对土壤呼吸的影响机制异常复杂,所以截止目前土壤中碳的释放过程对增温的响应存在很大的不确定性,且在半干旱草地生态系统中影响土壤呼吸速率的主要影响因素不明确,加之现在对羊草生长季和非生长季的土壤碳通量的变化规律研究报道很少。针对以上问题,本研究就以国际上对未来全球大气升高 2℃ 的共识,利用开顶式增温箱装置(OTCs)模拟增温来研究以典型羊草群落为主的半干旱草地生态系统中土壤呼吸速率变化规律,并分析影响土壤碳通量变化的主要因素,明确在全球变暖的背景下土壤碳通量与影响因素间的关系,以期为中国北方草地生态系统应对未来气候变化提供理论依据。

1 研究材料和方法

1.1 试验地点概况

本试验采用小区定位研究方法,于 2017 年 6 月至 2019 年 3 月在咸阳市杨陵区水土保持研究所(34°16' N,108°07' E,海拔 540 m)进行。该研究区域位于关中平原,属于暖温带季风半湿润大陆性气候,多年平均气温 12.9℃,无霜期 211d,大于 10℃ 积温 4185℃。平均年日照时数为 2163.8h,年辐射总量为 114.86 KJ/cm²。多年平均降雨量为 635.11 mm,降雨量主要集中在 7—9 月份。年平均蒸发量为 800 mm。试验期间实验点的大气温度和降水量变化如图 1,温度的最高值出现在 7 月,最低值出现在 1 月,降水主要集中在 4 月和 7 月。供试土壤类型为壤土(中国土壤分类与代码标准 GB/T 17296—2009)。无灌溉施肥条件。

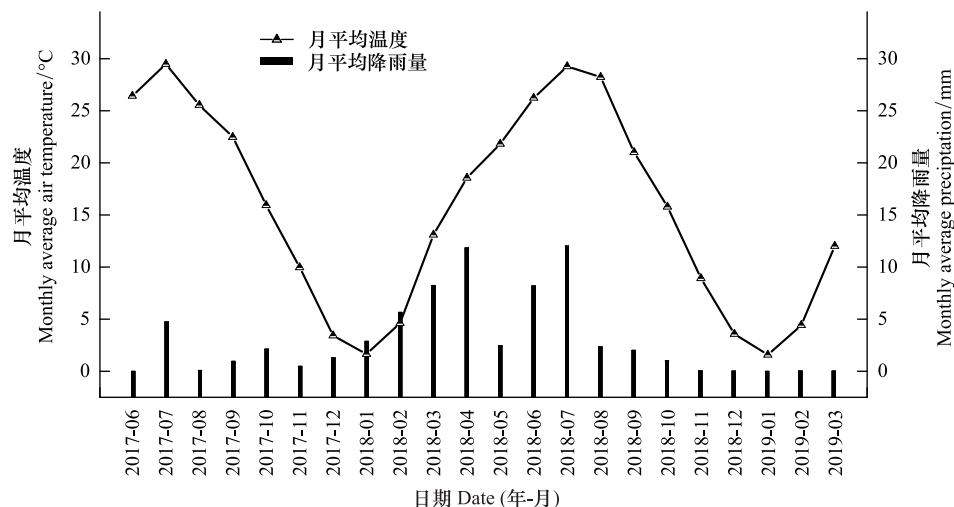


图 1 试验点的月平均大气温度和降水量变化

Fig.1 The change of mean temperature and precipitation on the experimental sites

1.2 试验设计

种植羊草前 7d(即 2017 年 4 月 12 日)随机在不同的 6 个小区采取 0—20 cm 土样混合并带回实验室测定其本底值,其土壤理化性质见表 1。

研究试验小区面积为 2 m×2 m,相邻小区间建造 0.5 m 水泥隔离带,以防止小区之间的相互干扰。供试植物为羊草中科 1 号(中国科学院植物研究所育种),于 2017 年 4 月播种。每个小区的播种量均为 20 克,播种方式采用条播,行距为约 10 cm,种子埋深 2 cm 左右,出苗率可达 80%。羊草生长到 2018 年 2 月底出苗后安装开顶室增温箱(OTCs)装置,此装置由中空的铝合金制成,外壁采用厚度为 6 mm 的透明有机玻璃(透光

率 95%) 制成。其增温原理是 OTCs 内的空气湍流减弱, 风速降低, 使得热量不易散失。加之太阳辐射时红外线对玻璃纤维的穿透性较强^[20], 具有较好的增温效果。

试验设置空白对照组 (C), 小型增温组 (T1) 和大型增温组 (T2), 每组设置 6 个重复并随机分配, 共计 18 个试验小区。T1 组采用的增温箱高度为 0.5 m, 底边长 1.6 m, 顶边长 1.4 m 的六边形开顶增温室, 装置顶部开口向内收敛, 以增加保温效果; T2 组的增温箱为底面边长 2 m 的正方形, 高 1.85 m 的长方体, 南北两侧底部相对位置开窗 20 cm×20 cm 的通风口, 保证内外气体交换, 同时东侧安装有机玻璃材质的拉门, 以方便实验操作。为了实时监测近地表空气温度以确定 OTCs 增温箱的增温效果, 于 2018 年 2 月底在空白对照 (C), 小型增温 T1 和大型增温 T2 各试验地块内均安置纽扣式空气温度记录仪 (频率为 1 次/0.5 h, 上海沃第森电子科技有限公司)。OTCs 的增温效果由实测的气温平均值进行估计。

表 1 试验点土壤的理化特征

Table 1 Soil property in the experimental sites

土壤指标 Soil parameter	测定值 Measured value	土壤指标 Soil parameter	测定值 Measured value
土壤 pH Soil pH	8.45±0.045	土壤速效磷 Soil available phosphorus/(mg/kg)	32.83±2.2
土壤有机质 Soil organic matter/(g/kg)	9.5±0.05	土壤速效钾 Soil available potassium/(mg/kg)	305.73±1.923
土壤全氮 Soil total nitrogen/(g/kg)	0.6±0.012		

1.3 研究方法

1.3.1 土壤呼吸速率监测

土壤呼吸速率测定采用开路式土壤碳通量测量系统 (LI-8100, LI-COR, Lincoln, USA)。

在观测土壤呼吸速率的前 1 个月 (2018 年 2 月初) 于每个试验小区正中央垂直插入一个内径 20 cm, 高 10 cm 的有机玻璃环作为土壤呼吸底座, 其环底端削锋利以便插入土壤, 并保证底座露出地面 3 cm, 测量期间呼吸底座的位置保持不变, 定期去除底座内的杂草。试验期间仔细观察羊草整个生育过程 (表 2), 且在每个生长周期测定土壤呼吸速率, 若某个生育期较长, 则监测频率以 1 次/10d 进行。每次选择晴朗无风无雨的一天在 3 个时间段 t_1 (9:00—11:00)、 t_2 (13:30—15:30) 和 t_3 (17:00—19:00) 都进行监测。

表 2 羊草主要生育期

Table 2 The entire growth stage of *Leymus chinensis*

日期 Date	生育期 Growth stage	日期 Date	生育期 Growth stage
2018—03—22	返青期	2018—06—14	开花期
2018—04—19	分蘖期	2018—07—24	结实期
2018—05—09	拔节期	2018—08—09	果后营养期
2018—05—30	抽穗期	2018—10—29	枯黄期

1.3.2 土壤温度和湿度的测定

为了揭示增温对土壤温度和湿度的影响。我们在测定土壤呼吸速率的同时, 每个小区内 0—10 cm 土壤温度由 LI-8100 系统自带的热电偶探针测定, 0—10 cm 土壤湿度数据通过湿度检测仪 (Moisture Meter, type HH2, Ver4.3) 获得。

1.3.3 羊草生物量的测定

在每个生育期都测定地下根系生物量和地上生物量, 采用土钻法 (内径为 10 cm) 在试验样地中采集 0—20 cm 的土芯, 挑出根系用清水冲洗干净, 将干净的根样置于 75℃ 烘箱中至恒重称量; 测定地上生物量时选取同一样地布设 0.25 m×0.25 m 样方, 在每个生育期将羊草整个地上部分剪下装入牛皮纸袋中, 于 105℃ 下杀青 40 min, 85℃ 烘干至恒重, 称重得到地上生物量。

1.3.4 Q_{10} 值的计算

在土壤呼吸研究中,温度敏感性 Q_{10} 是一个非常重要的参数,代表温度每升高 10°C ,土壤呼吸增加的倍数;计算公式为 $Q_{10} = e^{10b}$,其中 b 为温度反应系数。

1.4 数据统计分析

利用 Excel 2013 对试验数据整理计算,采用 SPSS(ver20.0) 软件用单因素方差分析(one-way ANOVA) 检验地表气温、土壤温湿度和土壤呼吸速率的差异显著性,并用 Origin(ver9.2) 软件绘图。运用 Person 相关分析方法分析 CO_2 排放通量与其主要影响因素的相关性,并将这些影响因素与土壤呼吸速率通过回归进行拟合,用 Excel 2013 对分析结果作图。

2 结果与分析

2.1 温度和湿度对增温的响应

通过测定发现,C,T1 和 T2 的日均气温存在显著差异($F=14.68, P<0.01$),T1 和 T2 箱内近地表平均气温相比对照点(C)分别提高了 2.14°C 和 4.03°C ($P<0.01$;图 2)。羊草生长季内 T1 和 T2 显著提高地表气温 2.37°C 和 4.48°C ;非生长季内显著增加地表气温 1.68°C 和 3.14°C 。

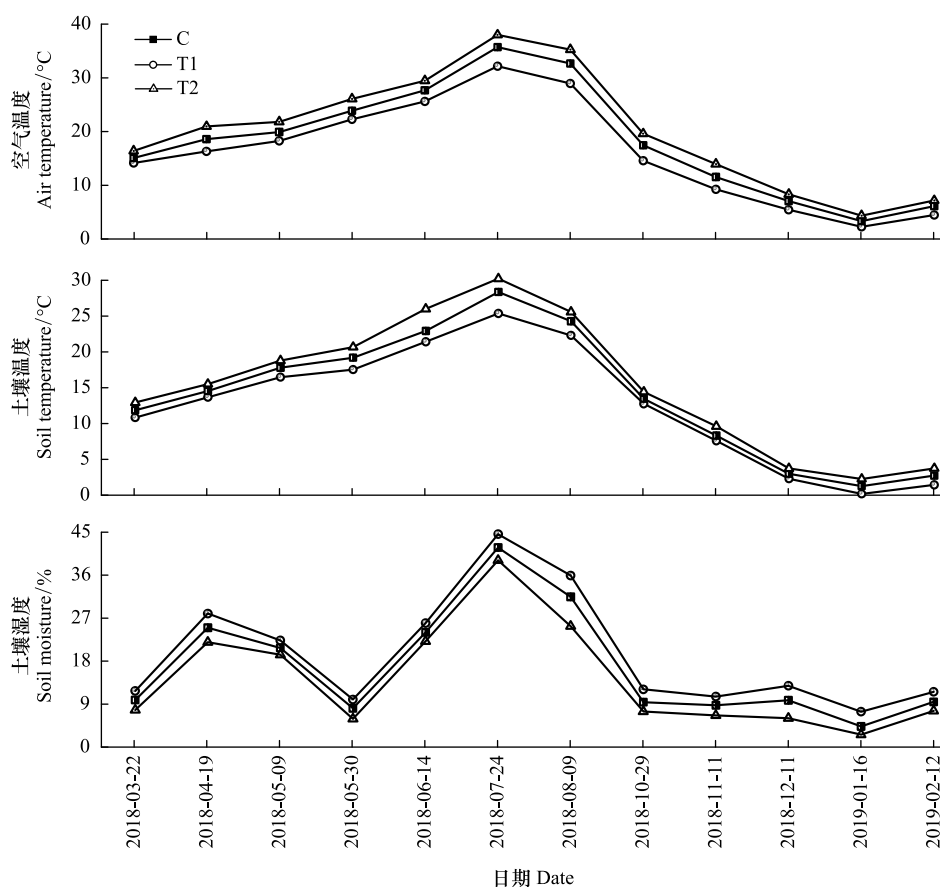


图 2 不同处理下地表空气温度、0—10 cm 土壤温度和 0—10 cm 土壤湿度

Fig.2 Air temperature, soil temperature of 0—10 cm and soil moisture of 0—10 cm under different treatments

C:空白对照,control;T1:模拟增温 2.14°C ,manipulate warming 2.14°C ;T2:模拟增温 4.03°C ,manipulate warming 4.03°C

经过 OTCs 装置增温后,样地内 0—10 cm 平均土壤温度和湿度发生明显变化(图 2)。结果表明:土壤温度的变化存在明显的季节变异趋势,整个试验期间土壤温度介于 $1.58\text{—}28.56^{\circ}\text{C}$,与 C 相比,T1 和 T2 样地中 0—10 cm 平均土壤温度增幅分别 1.18°C 和 2.37°C ($P<0.01$);土壤湿度的变异范围为 $3.82\%\text{—}41.54\%$,C,T1

和 T2 样地中 0—10 cm 平均土壤湿度分别为 18.935, 16.66% 和 14.35%; 相比于 C, T1 和 T2 导致 0—10 cm 土壤湿度分别降低了 2.27% 和 4.57% ($P < 0.05$), 7 月中旬的土壤湿度较其他月份高, 与当地降雨量的季节性有关。

2.2 土壤呼吸速率对增温的响应

不同的处理下(C, T1, T2)羊草群落在 t_1 、 t_2 和 t_3 时间段内土壤呼吸速率随生育期的推进均表现出较为一致的单峰模式(图 3)。在 t_1 时间段(图 3), 由返青期至结实期, 三种处理(C, T1, T2)的土壤呼吸速率缓慢增加, 结实期达到最大值, 分别为 $3.625, 4.485, 4.91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 结实期至枯黄期, 土壤呼吸速率急剧下降, 至枯黄期达到最小值; 进入到非生长时期, 增温处理对土壤呼吸速率的影响不显著(图 3)。在 t_2 时间段, C、T1 和 T2 土壤呼吸速率峰值均出现在抽穗期, 分别为 $3.48, 3.765, 4.51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 除了在枯黄期变化剧烈, 土壤呼吸速率在其他生长期变化均较缓慢; 到非生长季阶段增温相比于 C 对土壤呼吸速率差异不显著。在 t_3 时间段, 土壤呼吸速率的最大值出现在开花期, 分别为 $2.95, 3.10, 3.40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 开花期后土壤呼吸速率逐渐降

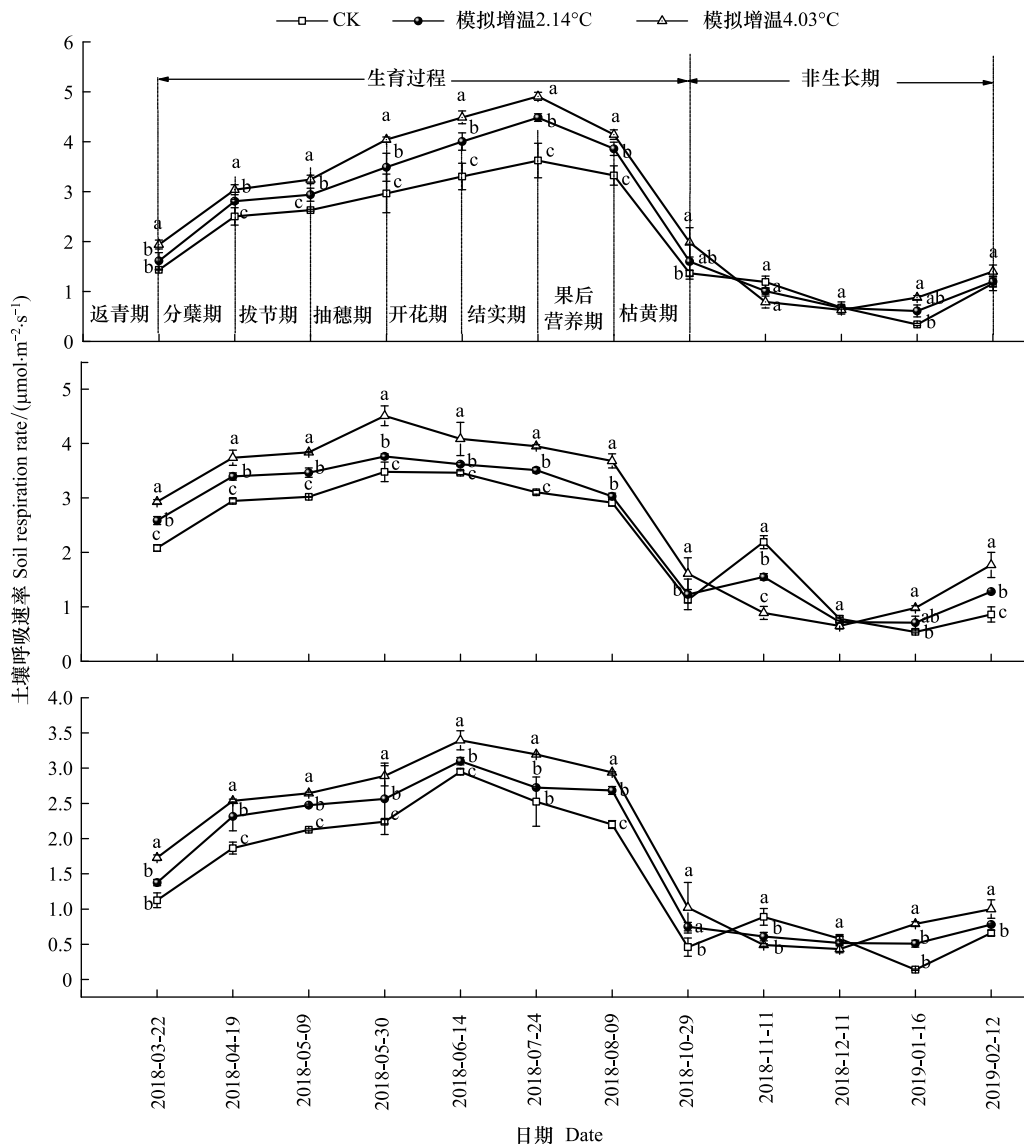


图 3 不同处理下在时间段 t_1 、 t_2 和 t_3 的平均土壤呼吸速率(平均值 $\pm$ 标准差)

Fig.3 Average soil respiration rate of t_1 , t_2 and t_3 at under different treatments (mean $\pm$ standard error)

图中小写字母代表不同处理下具有差异显著, $P < 0.05$

低,至枯黄期急剧减小并达到最小值;最后到羊草非生长季,土壤呼吸速率对增温的响应不明显。从整体上来看,与空白对照组(C)相比,T1 和 T2 处理能显著提高 t_1 时间段内平均土壤呼吸速率 15.68% 和 28.43% ($P < 0.05$);显著提高 t_2 时间段内平均土壤呼吸速率 9.0% 和 23.07% ($P < 0.05$);显著提高 t_3 时间段内平均土壤呼吸速率 14.86% 和 29.73% ($P < 0.05$)。

2.3 增温对土壤呼吸温度敏感性的影响

测量的土壤呼吸速率与 0—10 cm 土壤温度进行相关性分析(表 3),结果表明:C、T1 和 T2 三组的土壤呼吸速率分别与土壤温度呈现出显著的相关性。在生长季阶段, Q_{10} 值表现为 C(1.81) > T1(1.45) > T2(1.30);而在非生长阶段,C、T1 和 T2 的 Q_{10} 值分别为 1.83、1.82 和 1.82,无显著差异(图 4)。

2.4 土壤呼吸与温度和土壤湿度的关系

2.4.1 土壤呼吸速率与环境因子的相关性分析:

土壤呼吸速率与地表大气温度(T_a)、0—10 cm 土壤温度(T_s)和 0—10 cm 土壤湿度(V_s)的相关性分析结果见表 3。空白对照 C、小型增温 T1 和大型增温 T2 三组中,土壤呼吸速率与 T_a 和 T_s 均表现出极显著正相关($P < 0.01$),其土壤呼吸速率与 T_a 的相关系数分别为 0.858、0.809 和 0.636;与 T_s 相关系数分别为 0.942、0.775 和 0.699,这表明与 T_a 相比, T_s 对土壤呼吸速率的贡献较高。在 C、T1 和 T2 处理下土壤呼吸速率与 V_s 表现出极显著的负相关($P < 0.01$),二者的相关系数分别为 -0.872、-0.770 和 -0.545。土壤呼吸速率与这三种环境因子(T_a , T_s , V_s) 1 的相关性系数随增温幅度的上升呈现出递减的趋势(表 3)。

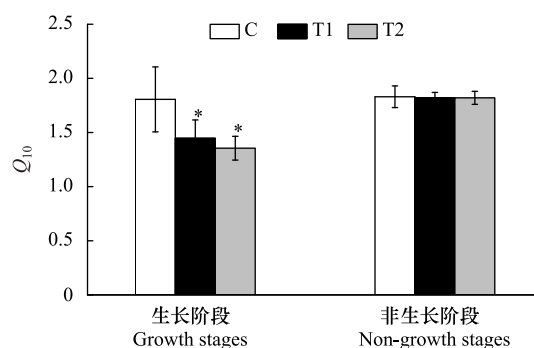


图 4 不同处理下生长阶段和非生长阶段 Q_{10} 值

Fig. 4 Q_{10} at growth stages and non-growth stages under different treatments

* 表示增温处理与对照差异显著, $P < 0.05$

表 3 土壤呼吸速率与环境因子的相关性分析

Table 3 Analysis of correlations between soil respiration rate and the environmental factors

环境因子 Environmental factors	处理 Treatment	相关系数 Coefficient	样本数量 Sample size	P
近地表气温(T_a)	C	0.858 **	24	0.000
Near-surface air temperature/°C	T1	0.809 **	24	0.000
	T2	0.636 **	24	0.000
0—10 cm 土壤温度(T_s)	C	0.942 **	24	0.000
0—10 cm Soil temperature/°C	T1	0.775 **	24	0.000
	T2	0.699 **	24	0.000
0—10 cm 土壤湿度(V_s)	C	-0.872 **	24	0.000
0—10 cm Soil moisture/%	T1	-0.770 **	24	0.000
	T2	-0.545 **	24	0.000

** 表示增温处理与对照差异显著, $P < 0.01$

2.4.2 土壤呼吸速率与环境因子的回归分析

土壤呼吸速率与大气温度(T_a)、0—10 cm 土壤温度(T_s)及 0—10 cm 土壤湿度(V_s)之间的关系见图 5,对应拟合方程的具体参数见表 4。不同的处理下,土壤呼吸速率与环境因子 T_a 和 T_s 的回归模式为指数函数时,其具有较好的拟合优度;且土壤呼吸速率与 V_s 的回归模式为二次多项式时,其拟合优度最好(表 4)。此外随着增温幅度的上升,拟合优度 R^2 和 F 值都表现出较明显的降低趋势, P 值则有增大的趋势,表明该模式的拟合优度和显著性均随着增温幅度的增大而减小。

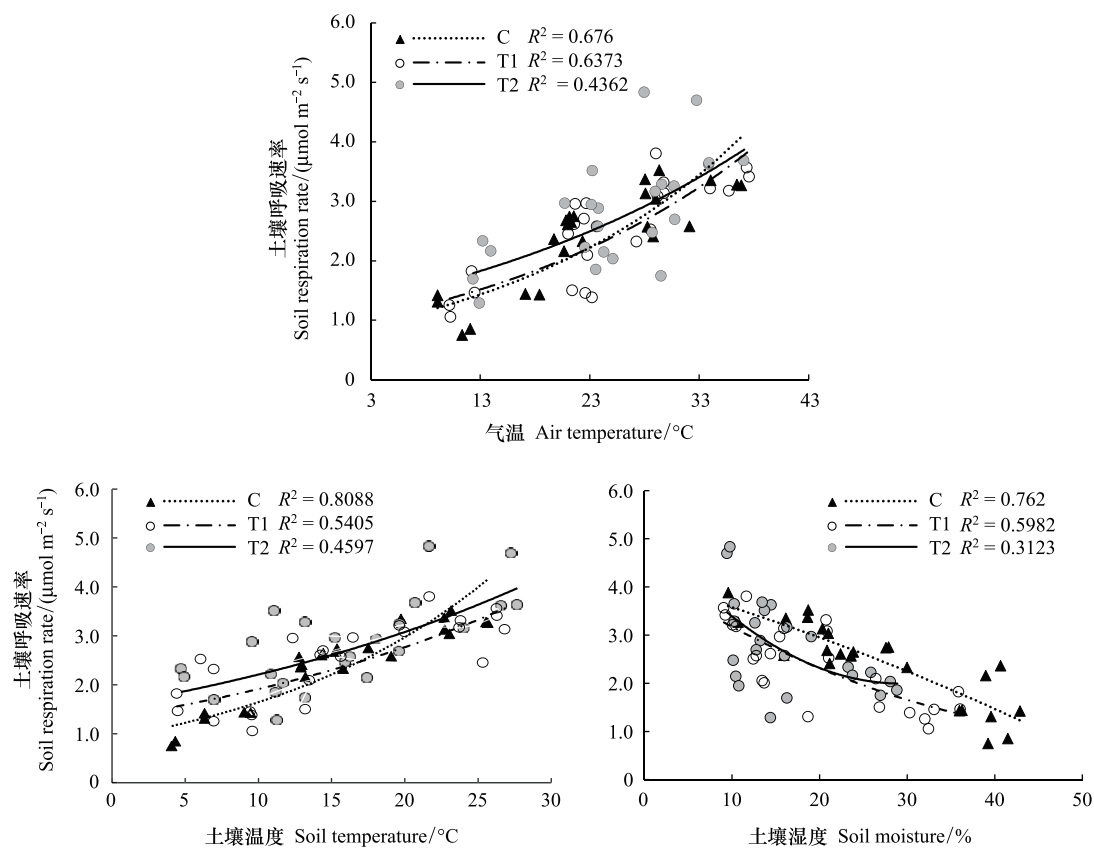


图 5 土壤呼吸速率与环境因子间的曲线拟合

Fig.5 Curve fitting between soil respiration rate and different environmental factors

2.5 土壤呼吸速率与生物量的关系

2.5.1 增温对羊草生物量的影响

羊草的整个生育期间,地下根系生物量和地上生物量均在结实期最高,在返青期最低。生物量表现出 T2>T1>C 的规律。T1 样地中根系生物量相比于 C 未达到显著性差异,但 T2 样地中的地下根系生物量在开花期、结实期和果后营养期具有显著差异(图 6, $P<0.05$),其他各生育期的变化并不明显。地上生物量也呈现出结实期最高,返青期最低的规律,相比于 C,T1 和 T2 对生长初期的地上生物量影响很小,随着生育期的推进,在羊草的开花期、结实期、果后营养期和枯黄期均达到显著性差异(图 6, $P<0.05$),表明短期增温会促进生物量生产并且受增温持续时间的限制。

表 4 不同处理下土壤呼吸速率与环境因子间的拟合模式

Table 4 Regression models between the soil respiration rate and the environmental factors under different treatments					
环境因子 Environmental factors	处理 Treatment	回归模式 Regression model	拟合优度 R^2	F	P
近地表气温(T_a) Near-surface air temperature/°C	C	$y = 0.8098e^{0.04398x}$	0.676	45.920	0.000
	T1	$y = 0.9273e^{0.03798x}$	0.637	38.648	0.000
	T2	$y = 1.21963e^{0.0311x}$	0.436	17.020	0.000
0—10 cm 土壤温度(T_s) 0—10 cm Soil temperature/°C	C	$y = 0.9109e^{0.0591x}$	0.809	93.056	0.000
	T1	$y = 1.3237e^{0.0369x}$	0.540	25.877	0.000
	T2	$y = 1.7004e^{0.0304x}$	0.460	18.707	0.000
0—10 cm 土壤湿度(V_s) 0—10 cm Soil moisture/%	C	$y = -0.0004x^2 - 0.0511x + 4.1279$	0.762	33.605	0.000
	T1	$y = 0.001x^2 - 0.1172x + 4.243$	0.598	15.634	0.000
	T2	$y = -0.0037x^2 - 0.2197x + 5.2148$	0.312	4.769	0.020

y: 土壤呼吸速率, Soil respiration; x: 近地表气温、土壤温度或土壤湿度, Near-surface, 0—10 cm soil temperature or 0—10 cm soil moisture

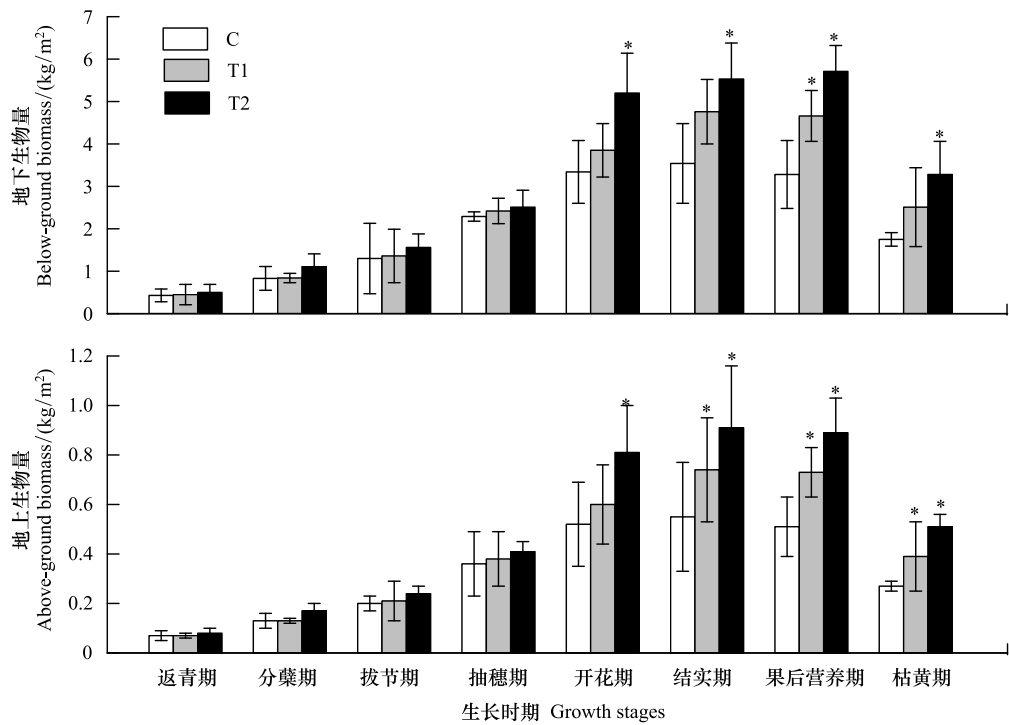


图 6 不同处理下地下根系生物量和地上生物量的变化 (平均值±标准差)
Fig.6 Effects of experimental warming on below-ground biomass and above-ground biomass (mean±SE)

2.5.2 土壤呼吸速率与生物量的相关性分析

运用 SPSS 统计分析,将整个观测期间不同处理样地内土壤呼吸速率与生物量进行相关性分析发现 (表 5),不管是地下生物量(BGB)还是地上生物量(AGB),土壤呼吸速率都与之表现出较显著的正相关关系 ($P<0.05$)。在对照点 C、增温样地 T1 和 T2,土壤呼吸速率与 BGB 的相关系数分别为 0.842、0.739 和 0.679;与 AGB 的相关系数分别为 0.845、0.740 和 0.703,说明随着增温幅度的升高,土壤呼吸速率与生物量的相关性逐渐减弱,且与 AGB 的相关性更好。

表 5 不同处理下土壤呼吸速率与生物量的相关性分析
Table 5 Analysis of correlations between soil respiration rate and biomass under different treatments

生物量 Biomass	处理 Treatment	相关系数 Coefficient	样本数量 Sample size	P
地下生物量(BGB) Below-ground biomass/(kg/m ²)	C	0.842 **	8	0.009
	T1	0.739 *	8	0.036
	T2	0.679	8	0.064
地上生物量(AGB) Above-ground biomass/(kg/m ²)	C	0.845 **	8	0.008
	T1	0.740 *	8	0.037
	T2	0.703	8	0.052

2.5.3 土壤呼吸速率与生物量的回归分析

不同处理下土壤呼吸速率(y)与地下生物量(x)的关系 (图 7) 均符合形式 $y=ae^{bx}$ 的指数关系,但与地上生物量呈现出 $y=ax^2+bx+c$ (a 、 b 和 c 为方程的回归参数) (图 7)。如表 6 所示,回归系数 R^2 和 F 值均随着增温幅度的上升而减小, P 值又表现出不断上升的趋势,表明该模式下随着增温幅度的升高,拟合优度和显著性均减小。

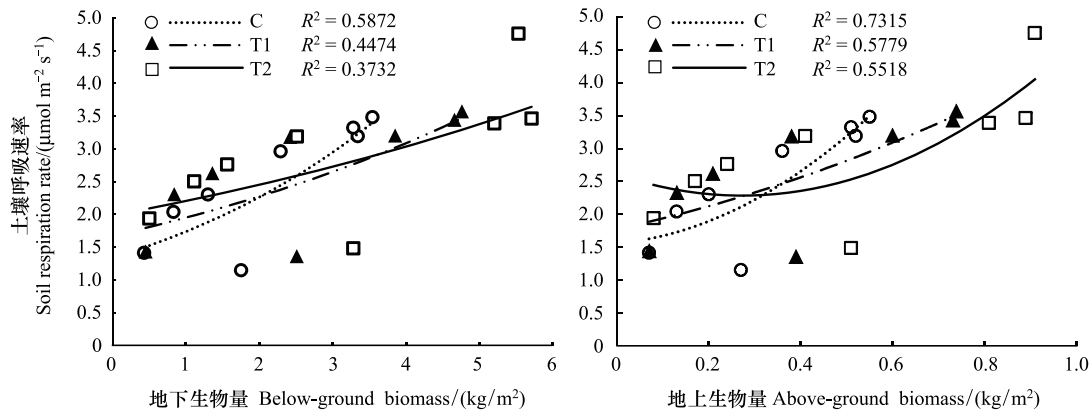


图7 土壤呼吸速率与生物量间的曲线拟合

Fig.7 Curve fitting between soil respiration rate and biomass

表6 不同处理下土壤呼吸速率与生物量的拟合模式

Table 6 Regression models between the soil respiration rate and biomass under different treatments					
生物量 Biomass	处理 Treatment	回归模式 Regression model	拟合优度 R^2	F	P
地下生物量 (BGB) Below-ground biomass/(kg/m ²)	C	$y = 1.3345e^{0.264x}$	0.5872	8.503	0.027
	T1	$y = 1.6738e^{0.153x}$	0.4474	4.857	0.070
	T2	$y = 1.9815e^{0.1065x}$	0.3732	3.572	0.108
地上生物量 (AGB) Above-ground biomass/(kg/m ²)	C	$y = 5.2452x^2 + 0.6499x + 1.5535$	0.7315	6.808	0.037
	T1	$y = 4.3495x^2 - 2.3661x + 2.6056$	0.5779	3.423	0.116
	T2	$y = 1.1208x^2 + 1.5215x + 1.773$	0.5518	3.078	0.134

3 讨论

3.1 增温对土壤呼吸速率及其温度敏感性的影响

草地生态系统中土壤碳排放过程受多种因素的制约,但主要影响因素是地表空气温度、土壤温度和土壤湿度^[20-21]。本试验结果表明增温能显著提高羊草群落不同生长时期土壤呼吸速率,并且增温幅度越高,效果越明显。这与王铭等提出植物根系呼吸速率随着土壤温度升高而呈现出指数型增加的结果一致^[20],主要原因是 1) 增温会通过增加蒸发和蒸腾作用形成暖干的趋势使得土壤湿度降低,本研究中与 C 相比,T1 和 T2 分别降低了土壤湿度 2.27% 和 4.57% (图 1),在土壤空隙中加快了土壤呼吸所需氧气的传输,在这种通气性较好的环境下增强了微生物呼吸以及根呼吸^[21-22]; 2) 增温导致地下根系和地上生物量升高,进而影响土壤中枯落物和碎屑的数量促进土壤微生物活动,增加微生物体内氧化酶活性,进而提高土壤有机质分解速率^[23];因此增温能够加快植物根系呼吸速率。我们研究结果发现 T1 和 T2 在 t_2 (13:30—15:30) 时间段相较于 t_1 (9:00—11:00) 和 t_3 (17:00—19:00) 时间段,对土壤呼吸的贡献率略微减少(t_1 时段提高 15.68% 和 28.43%; t_2 时段提高 9.0% 和 23.07%; t_3 时间段提高 14.86% 和 29.73%,图 3),这与午间(t_2 时间段)较大幅度的增温有关,午间高温会限制羊草细胞中的原生质体开始降解,根呼吸对温度的响应变弱,使草地群落遭受干旱胁迫,出现土壤呼吸速率降低的现象^[24-25]。

随着羊草的整个生育期结束以后进入到非生长阶段,研究结果显示 t_1 , t_2 和 t_3 这三个时间段内 C, T1 和 T2 之间的差异不显著,其原因为 11 月—2 月地上的羊草生物量减少,加之根生长具有一个最适的温度,本研究中经过近一年的增温会产生热胁迫下,对呼吸产物需求的减少会造成呼吸的进一步降低^[26],因此尽管增温会刺激羊草的自养呼吸,从而使土壤产生大量的 CO₂;但随着增温时间的延长,根呼吸对温度的变化产生一定的

适应性和驯化现象^[27],最终导致对照组和增温组的土壤呼吸速率差异不显著。

t_1 时间段内土壤呼吸速率与温度的变化趋势一致,是由于结实期羊草生长发育最为旺盛,光合作用强烈,作物的光合产物以较快的速度向土壤输送^[28],温度成为土壤呼吸速率的主导因子。 t_2 时段内土壤呼吸速率峰值出现在抽穗期,这是因为气温高于 t_1 和 t_3 ,对照组最高气温可达到32℃;试验组增温幅度可达到4.5℃,过高的温度便成了限制羊草群落土壤呼吸的主要因素。晚间 t_3 时段土壤呼吸速率在开花期达到最大值,这可能是此时段的气温较 t_1 和 t_2 低,温度和水分或成为限制羊草群落土壤呼吸的主要因素^[29]。

本研究结果显示,羊草生长季阶段,增温导致土壤呼吸敏感性(Q_{10})降低,这与前人的研究结果一致^[29-30],如Niinisto等研究发现芬兰东部的针叶林在增温处理1.8—3.1℃后, Q_{10} 降低了2.7%—12.7%^[29],分析原因包括:(1)温度的升高加速了土壤碳库中呼吸底物的耗竭,降低了呼吸底物的有效性,导致 Q_{10} 变小^[31-32]; (2)温度上升后,对土壤呼吸速率贡献的微生物数量达到某一定值,因此 Q_{10} 会降低^[33-34]。羊草非生长季阶段,增温处理对 Q_{10} 无影响,这可能与进入11月份,土壤呼吸底物只来源于地上生物量和凋落物的分解,增加土壤有机碳的含量,从而提高底物的有效性,有效性越高, Q_{10} 值越小;增温又会降低土壤呼吸敏感性,两者共同作用导致 Q_{10} 值无明显变化^[35]。

3.2 土壤呼吸速率与地表气温和土壤温度的关系

温度是影响土壤—植物—大气之间碳交换的关键因子,主要通过改变微生物的量及活性等影响土壤中 CO_2 的排放速率^[36]。本研究中,不同处理下土壤呼吸速率与地表气温之间表现出明显的正相关关系(图3)。原因是土壤微生物的活动主要发生在表层,所以近地表气温的变化直接影响到微生物的活动;其次作物的生理生长也与土壤呼吸速率存在密切的关联,气温升高,作物的光合作用增强,羊草的一部分光合产物向下运输到根系,以根系分泌物的形式延伸到土壤中,这些分泌物被土壤中的微生物所分解^[37],最终以 CO_2 气体的形式进入到大气中。因此不同的增温处理内气温的升高会促进土壤呼吸速率,即向大气中释放更多的碳。

草地系统中释放的 CO_2 主要来源于土壤,而土壤温度又是作为影响碳循环过程的关键因素。本研究中 CO_2 通量与0—10 cm土壤温度符合正相关指数关系(表4),这是由于羊草群落的地下生物量主要以繁茂的根茎为主,其多数分布在0—10 cm的土层中,且沿着水平方向伸展,增温可以促进植物的增长速率,进而提高羊草的净第一生产力和固碳能力,导致凋落物的产生量和质量提高,使得真菌和微生物的生命活动加强^[38],最终影响到土壤呼吸作用。

3.3 土壤呼吸速率与土壤湿度的关系

刘立新等^[39]在退化羊草草原和自然放牧羊草草原中同时对土壤呼吸速率进行观测分析,发现表层土壤的含水量(0—10 cm)对呼吸速率变异的解释率达到了85.0%—89.0%。李凌浩^[40]在典型草原区发现:羊草草原70%的 CO_2 排放通量是由近地表气温和土壤湿度共同决定的,但温度对土壤呼吸速率的影响要次于湿度。本研究中C、T1和T2在整个羊草生长期的平均土壤湿度分别为18.93%、16.66%和14.35%(表3),各处理间存在显著差异。土壤呼吸速率与0—10 cm土壤湿度呈现出负相关关系,这是因为在草地生态系统中,1)土壤水分成为继温度后限制的羊草生长状况的第二主导因子,增温加速了蒸发过程导致土壤湿度降低,且土壤水分的减少会导致土壤养分的有效性降低,让胞外酶和呼吸产物的扩散以及微生物的移动性大大减弱,这就减少了微生物和呼吸产物的接触机会^[41];最终使得土壤呼吸速率降低;2)土壤水分可直接参与土壤微生物活动和植物根系呼吸等生理代谢过程,增温引起土壤湿度降低影响到羊草叶片水势和相对水分含量,造成羊草叶片气孔关闭、碳固定能力减弱和生存状况变差,从而影响羊草根系的生长和活性,使得土壤呼吸速率的减少^[42-43];最终导致增温条件下土壤中 CO_2 通量与土壤湿度呈现出显著负相关关系。

3.4 土壤呼吸速率与生物量的关系

羊草群落作为土壤碳指标的主要来源,可通过调节土壤微环境和输入的枯落物数量和质量,影响细根的生物量和根系分泌物的分泌过程进而影响土壤异养呼吸和根源呼吸碳释放过程。首先增温改变了羊草群落的小气候环境,同时一定程度上满足了植物对热量的需求,从而增温通过加快植物的生长发育和提高生物

量生产增加输入到土壤中凋落物和死亡细根的数量,导致土壤微生物数量和活性改变^[44],最终加快土壤呼吸速率。其次增温条件下羊草根系一方面通过调控光合产物分配和根系分泌物分泌过程将更多的生物量分配到叶片^[45],其光合速率和分蘖能力增强,增加对叶生物量的投入,增加了地上生物量,刺激了土壤呼吸作用;另一方面增温主要通过促进地下根系的生产、周转和死亡过程,提高光合产物向地下根系的分配从而使土壤呼吸各组分显著增加^[46];这种地上部分及地下根系部分的相互作用共同影响着土壤碳循环过程,最终导致土壤呼吸速率与生物量呈现正相关关系。

4 结论

羊草整个生育期的土壤呼吸速率对增温 T1 和 T2 均存在显著响应,即增温显著提高土壤呼吸速率,且增温幅度越大,平均土壤呼吸速率就越高。随羊草生育期的推进,同一天的 t_1 (9:00—11:00), t_2 (13:30—15:30) 和 t_3 (17:00—19:00) 三个时间段测定土壤呼吸速率,其变化规律并不一致, t_1 , t_2 和 t_3 各时段的土壤呼吸速率峰值分别出现在结实期,抽穗期和开花期。生长季时段 T1 和 T2 降低了土壤呼吸的温度敏感性 Q_{10} ,非生长季时段,增温对 Q_{10} 值无显著影响。

羊草群落中的土壤呼吸速率与近地表气温 (T_a)、0—10 cm 土壤温度 (T_s) 以及 0—10 cm 土壤湿度 (V_s) 具有良好的相关性,而与地下 (BGB) 和地上生物量 (AGB) 的相关性较弱。其中,土壤呼吸与 T_a 、 T_s 和 BGB 呈 $y = ae^{bx}$ 关系,与 V_s 呈 $y = -ax^2 + bx + c$ 关系,而与 AGB 呈 $y = -ax^2 + bx + c$ 关系 (a , b 和 c 为方程的回归参数)。随着增温幅度的上升,土壤呼吸速率与环境因子的相关性系数以及回归方程的拟合优度均呈现出减小的趋势。本试验模拟气候变暖背景下草地土壤呼吸速率的变化,探讨了影响 CO_2 排放通量的主要影响因素及呈现出的函数关系,在未来的进一步研究中应该涉及至土壤动物、微生物等生物因素以及土壤养分、pH 等化学因素对土壤—植被—大气之间碳循环过程的影响。

参考文献 (References):

- [1] 唐国勇, 张春华, 刘方炎, 李昆, 马艳. 季节非对称升温对喀斯特土壤 CO_2 释放的影响. 环境科学, 2018, 39(4): 1962-1970.
- [2] Allen S K, Plattner G K, Nauels A, Xia Y, Stocker T F. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. An overview of the Working Group I contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [3] 张晓静, 关德新, 吴家兵, 王安志, 袁凤辉. 土壤温、湿度对长白山阔叶红松林不同土壤层呼吸速率的影响. 东北林业大学学报, 2010, 38(11): 68-70, 104-104.
- [4] 柳小妮, 张德望, 王红霞, 任正超, 韩天虎, 孙斌, 潘东荣, 王波. 基于 GIS 的中国 2 大草地分类系统类的兼容性分析. 草业学报, 2019, 28(6): 1-18.
- [5] Schimel S D. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. Global Change Biology, 1995, 1(1): 77-91.
- [6] 谷蕊, 潮洛濛, 张立欣, 苏力德, 万志强, 闫玉龙, 陈雅丽, 高清竹. 水热因子对克氏针茅草原土壤呼吸及其土壤温度敏感性的影响. 草业学报, 2015, 24(4): 21-29.
- [7] Rustad L, Campbell J, Marion G, Norby R, Mitchell M, Hartley A, Cornelissen J, 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.
- [8] Chen J, Luo Y Q, Xia J Y, Shi Z, Jiang L F, Niu S L, Zhou X H, Cao J J. Differential responses of ecosystem respiration components to experimental warming in a meadow grassland on the Tibetan Plateau. Agricultural and Forest Meteorology, 2016, 220: 21-29.
- [9] 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.
- [10] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. Nature, 2006, 440(7081): 165-173.
- [11] 康静, 任海燕, 王悦骅, 韩梦琪, 靳宇曦, 闫宝龙, 韩国栋. 短花针茅荒漠草原土壤呼吸对长期增温和氮素添加的响应. 干旱区资源与环境, 2019, 33(5): 151-157.
- [12] 珊丹, 韩国栋, 赵萌莉, 王珍, 韩雄, 高福光. 控制性增温和施氮对荒漠草原土壤呼吸的影响. 干旱区资源与环境, 2009, 23(9): 106-112.
- [13] 高福光, 韩国栋, 石凤翎, 王珍, 李元恒, 李娜, 张利枝. 短花针茅生殖物候和光合作用对增温和施氮的响应. 内蒙古农业大学学报, 2010, 31(2): 104-108.
- [14] 王晨晨. 模拟增温和氮素添加对内蒙古荒漠草原土壤呼吸和植物群落的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2014.

- [15] Zhao L, Xu S X, Li Y N, Tang Y H, Zhao X Q, Gu S, Du M Y, Yu G R. Relations between carbon dioxide fluxes and environmental factors of *Kobresia humilis* meadows and *Potentilla fruticosa* meadows. *Frontiers of Biology in China*, 2007, 2(3): 324-332.
- [16] 韩芳, 牛建明, 刘明涛, 那日苏, 张艳楠, 王海. 气候变化对内蒙古荒漠草原牧草气候生产力的影响. *中国草地学报*, 2010, 32(5): 57-65.
- [17] 姜大膀, 富元海. 2℃全球变暖背景下中国未来气候变化预估. *大气科学*, 2012, 36(2): 234-246.
- [18] 胡宜刚. 气候变化和放牧对青藏高原高寒草甸生态系统温室气体通量影响的研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2010.
- [19] 李林芝, 张德罡, 辛晓平, 闫玉春, 杨桂霞, 李瑾, 王旭. 呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草的光合特性. *生态学报*, 2009, 29(10): 5271-5279.
- [20] 王铭, 刘兴土, 李秀军, 张继涛, 王国栋, 鲁新蕊, 李晓宇. 松嫩平原西部草甸草原典型植物群落土壤呼吸动态及影响因素. *应用生态学报*, 2014, 25(1): 45-52.
- [21] 石福孙, 吴宁, 罗鹏. 川西北高山草甸植物群落结构及生物量对温度升高的响应. *生态学报*, 2008, 28(11): 5286-5293.
- [22] Lamb E G, Han S, Lanoil B D, Henry G H R, Brummell M E, Banerjee S, Siciliano S D. A high arctic soil ecosystem resists long-term environmental manipulations. *Global Change Biology*, 2011, 17(10): 3187-3194.
- [23] 孟磊, 丁维新, 蔡祖聪. 长期施肥潮土土壤呼吸的温度和水分效应. *生态环境*, 2008, 17(2): 693-698.
- [24] Kim J, Verma S B. Carbon dioxide exchange in a temperate grassland ecosystem. *Boundary-Layer Meteorology*, 1990, 52(1/2): 135-149.
- [25] 邓爱娟, 申双和, 张雪松, 李永秀, 谢轶嵩. 华北平原地区麦田土壤呼吸特征. *生态学报*, 2009, 28(11): 2286-2292.
- [26] Carey J C, Tang J, Templer P H, Kroeger K D, Crowther T W, Burton A J, Dukes J S, Emmett B, Frey S D, Heskell M A, Jiang L F, Machmuller M B, Mohan J, Panetta A M, Reich P B, Reinsch S, Wang X, Allison S D, Bamminger C, Bridgman S, Collins S L, de Dato G, Eddy W C, Enquist B J, Estiarte M, Harte J, Henderson A, Johnson B R, Larsen K S, Luo Y Q, Marhan S, Melillo J M, Peñuelas J, Pfeifer-Meister L, Poll C, Rastetter E, Reinmann A B, Reynolds L L, Schmidt I K, Shaver G R, Strong A L, Suseela V, Tietema A. Temperature response of soil respiration largely unaltered with experimental warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(48): 13797-13802.
- [27] Li Y Y, Zhou G Y, Huang W J, Liu J X, Fang X. Potential effects of warming on soil respiration and carbon sequestration in a subtropical forest. *Plant and Soil*, 2016, 409(1/2): 247-257.
- [28] Wan S Q, Norby R J, Ledford J, Weltzin J F. Responses of soil respiration to elevated CO₂, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology*, 2007, 13(11): 2411-2424.
- [29] Niinistö S M, Silvola J, Kellomäki S. Soil CO₂ efflux in a boreal pine forest under atmospheric CO₂ enrichment and air warming. *Global Change Biology*, 2004, 10(8): 1363-1376.
- [30] 杨庆朋, 徐明, 刘洪升, 王劲松, 刘丽香, 迟永刚, 郑云普. 土壤呼吸温度敏感性的影响因素和不确定性. *生态学报*, 2011, 31(8): 2301-2311.
- [31] Janssens I A, Pilegaard K. Large seasonal changes in Q_{10} of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology*, 2003, 9(6): 911-918.
- [32] Konnerup D, Betancourt-Portela J M, Villamil C, Parra J P. Nitrous oxide and methane emissions from the restored mangrove ecosystem of the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2014, 140: 43-51.
- [33] 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.
- [34] Yuste J C, Ma S, Baldocchi D D. Plant-soil interactions and acclimation to temperature of microbial-mediated soil respiration may affect predictions of soil CO₂ efflux. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1/3): 127-138.
- [35] Rinnan R, Michelsen A, Bååth E, Jonasson S. Fifteen years of climate change manipulations alter soil microbial communities in a subarctic heath ecosystem. *Global Change Biology*, 2007, 13(1): 28-39.
- [36] 张卫健, 许泉, 王绪奎, 卞新民. 气温上升对草地土壤微生物群落结构的影响. *生态学报*, 2004, 24(8): 1742-1747.
- [37] Kuzyakov Y. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(3): 425-448.
- [38] 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.
- [39] 刘立新, 董云社, 齐玉春. 草地生态系统土壤呼吸研究进展. *地理科学进展*, 2004, 23(4): 35-42.
- [40] 李凌浩, 王其兵, 白永飞. 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.
- [41] 杨毅, 黄玫, 刘洪升, 刘华杰. 土壤呼吸的温度敏感性和适应性研究进展. *自然资源学报*, 2011, 26(10): 1811-1820.
- [42] Setia R, Marschner P, Baldock J, Chittleborough D, Verma V. Relationships between carbon dioxide emission and soil properties in salt-affected landscapes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(3): 667-674.
- [43] Bonanomi G, Capodilupo M, Incerti G, Mazzoleni S. Nitrogen transfer in litter mixture enhances decomposition rate, temperature sensitivity, and C quality changes. *Plant and Soil*, 2014, 381(1/2): 307-321.
- [44] 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, 251(2): 303-317.
- [45] Carrillo Y, Pendall E, Dijkstra F A, Morgan J A, Newcomb J M. Response of soil organic matter pools to elevated CO₂ and warming in a semi-arid grassland. *Plant and Soil*, 2011, 347(1/2): 339-350.
- [46] 尹华军, 赖挺, 程新颖, 蒋先敏, 刘庆. 增温对川西亚高山针叶林内不同光环境下红桦和岷江冷杉幼苗生长和生理的影响. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1072-1083.