

DOI: 10.5846/stxb202108312452

魏杰, 王晶苑, 陈昌华, 温学发. 植物源和土壤有机质源土壤呼吸组分的拆分原理、方法与应用进展. 生态学报, 2022, 42(20): 8508-8520.

Wei J, Wang J Y, Chen C H, Wen X F. Progress in theory, methods and application for partitioning of soil respiration into plant-derived and soil organic matter-derived components. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(20): 8508-8520.

植物源和土壤有机质源土壤呼吸组分的拆分原理、方法与应用进展

魏 杰*, 王晶苑, 陈昌华, 温学发

中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

摘要: 区分土壤呼吸组分并揭示其与环境因素的相关关系, 对于准确评估土壤碳过程及其环境影响机制至关重要。根据底物来源和作用机制的差异, 土壤呼吸主要包括根系呼吸、根际微生物呼吸、凋落物分解、自然条件下和激发效应下土壤有机质(SOM)分解。现有土壤呼吸组分拆分方法可以分为基于植物源 CO₂ 测定或土壤有机质源 CO₂ 测定的差分拆分方法, 以及基于土壤呼吸组分同位素信号差异的拆分方法。土壤呼吸组分拆分研究可以解决不同土壤呼吸组分对环境变化的响应机制、植物光合碳输入与地下土壤呼吸组分的交互作用、土壤呼吸组分变化对土壤碳库周转的影响机制等科学问题, 但其理论假设、观测技术方法、潜在的误差来源等仍需要继续关注并系统研究。

关键词: 土壤呼吸; 植物源; 土壤有机质源; 同位素技术; 组分拆分方法

Progress in theory, methods and application for partitioning of soil respiration into plant-derived and soil organic matter-derived components

WEI Jie*, WANG Jingyuan, CHEN Changhua, WEN Xuefa

Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: It is important to accurately evaluate soil carbon processes and their environmental impact mechanism that partition soil respiration components and discover the response of different components to environmental factors. According to the differences of substrate source and mechanism, soil respiration mainly includes root respiration, rhizosphere microbial respiration, litter decomposition, soil organic matter (SOM) decomposition under the natural conditions and excitation effect. The methods for partitioning soil respiration components can be divided into three kinds, differential partitioning method based on plant-derived CO₂ measurement or SOM-derived CO₂ measurement and the method for partitioning soil respiration components based on the difference of isotopic signals among soil respiration components. The study of partitioning soil respiration components can solve importantly scientific questions, such as the response mechanism of different soil respiration components to the environmental change, the interaction between plant photosynthetic carbon input and soil respiration components, and the influence mechanism of changes in soil respiration components on soil carbon turnover. However, they are still needed to be paid more attention and systematically studied, e.g., the theoretical basis, observation methods and potential error for partitioning soil respiration components.

Key Words: soil respiration; plant-derived CO₂; SOM-derived CO₂; isotope technology; methods for partitioning soil respiration components

基金项目: 国家自然科学基金(41830860, 42077302)

收稿日期: 2021-08-31; 网络出版日期: 2022-06-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weijie@igsnrr.ac.cn

生态系统中,土壤呼吸是仅次于光合作用的第二大碳通量,全球范围内土壤呼吸每年向大气释放约 68—98 Pg C^[1],约占生态系统呼吸总量的 60%—90%,在区域和全球碳循环过程中发挥了重要作用^[2—3]。然而,仅基于土壤呼吸与环境因素的相关关系并不能准确反映土壤碳过程的内在机制,使得区域或全球陆地生态系统碳通量评估存在很大的不确定性,限制了全球变化条件下大气 CO₂变化趋势的预测能力^[4—8]。

土壤呼吸组分包括植物源的根系呼吸、根际微生物呼吸和凋落物分解,以及土壤有机质(SOM)源的自然条件下和激发效应下的 SOM 分解^[4, 9—10]。其中,根系呼吸称为自养呼吸,而根际微生物呼吸、凋落物分解和 SOM 分解称为异养呼吸。不同土壤呼吸组分对温度和降水等非生物因素以及植被类型和物候变化等生物因素的响应研究对于准确评估土壤碳过程及其环境影响机制至关重要^[3, 11—13]。

在野外或室内条件下土壤呼吸组分拆分方法通常可以分为三类^[4, 9, 14—15]:1)基于植物源 CO₂测定的差分拆分方法;2)基于 SOM 源 CO₂测定的差分拆分方法;3)基于植物源和 SOM 源土壤呼吸组分同位素信号差异的拆分方法。区分土壤呼吸组分可以揭示不同土壤呼吸组分对环境变化的响应机制^[11, 16]、植物光合碳输入对土壤呼吸组分的影响机制^[17—18]、土壤呼吸组分对土壤碳库周转速率的影响机制等^[19—22]。然而,由于土壤呼吸组分拆分研究所涉及的基本理论与假设、试验处理方法以及观测技术手段等均存在明显差异,可能导致土壤呼吸组分拆分结果存在系统误差^[23—24],客观需梳理与归纳不同土壤呼吸组分拆分方法的理论假设、技术方法及其应用实践中存在的问题^[25]。

本文系统综述了土壤呼吸组分拆分的基本原理与方法分类,阐述了基于植物源或 SOM 源土壤呼吸组分的差分拆分方法、以及基于土壤呼吸组分同位素信号差异的拆分方法,总结了相关研究的应用实践与进展,梳理并归纳了存在的问题及注意事项。

1 土壤呼吸组分拆分原理及其方法分类

1.1 土壤呼吸组分划分及其拆分原理

土壤呼吸是指未扰动土壤中产生 CO₂的代谢过程,是土壤中不同呼吸过程共同作用的结果^[3]。根据底物来源和作用机制的差异,土壤呼吸主要包括根系呼吸、根际微生物呼吸、凋落物分解、自然条件下和激发效应下 SOM 分解(图 1)^[9, 26—27]。土壤呼吸及其组分的相互关系可以表达为

$$R_t = R_r + R_m + R_l + R_{ns} + R_{ps} \quad (1)$$

其中, R_t 为土壤呼吸, R_r 、 R_m 、 R_l 、 R_{ns} 和 R_{ps} 分别为根系呼吸、根际微生物呼吸、凋落物分解、自然条件下 SOM 分解和激发效应下 SOM 分解。根系呼吸又称为自养呼吸;根际微生物呼吸、凋落物分解、自然条件下和激发效应下 SOM 分解共同组成异养呼吸^[9, 19]。根据科学研究需求,通常将土壤呼吸组分仅拆分为自养呼吸和异养呼吸,计算公式如下

$$R_t = R_a (=R_r) + R_h (=R_m + R_l + R_{ns} + R_{ps}) \quad (2)$$

其中, R_a 为自养呼吸,即 $R_a = R_r$; R_h 为异养呼吸,包括 R_m 、 R_l 、 R_{ns} 和 R_{ps} 。

同时,根系呼吸和根际微生物呼吸是根源的土壤呼吸;根系呼吸、根际微生物呼吸和凋落物分解为植物源的土壤呼吸。自然条件下和激发效应下 SOM 分解为 SOM 源的土壤呼吸。由于根系呼吸和根际微生物呼吸通常难以拆分,可将土壤呼吸组分拆分为植物源的土壤呼吸和 SOM 源的土壤呼吸,计算公式如下

$$R_t = R_p (=R_r + R_m + R_l) + R_s (=R_{ns} + R_{ps}) \quad (3)$$

其中, R_p 为植物源呼吸,包括根源呼吸(R_r 、 R_m)和凋落物分解(R_l); R_s 为 SOM 源呼吸,包括 R_{ns} 和 R_{ps} 。

土壤呼吸组分拆分原理主要基于上述土壤呼吸底物来源的差异,将其中一种或几种呼吸组分单独测定,或者将土壤呼吸与不同组分呼吸进行差分计算得到不同组分的呼吸通量。土壤呼吸组分单独测定的基本原理主要包括基于根管法单独测定活体根呼吸,将根从土壤中分离并测定离体根呼吸,收集凋落物并测定其分解过程,采用壕沟/环割/林窗/刈割等方法切断根系进而测定 SOM 分解等^[28]。在土壤呼吸单独测定的基础

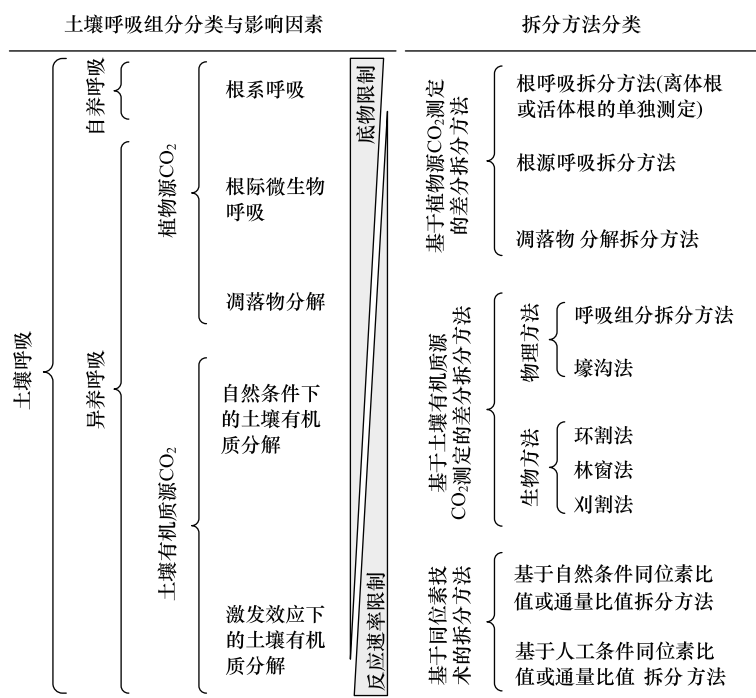


图1 土壤呼吸组分分类与影响因素及其拆分方法分类^[4, 9, 19, 24]

Fig.1 Components and influencing factors of soil respiration and the methods allowing partitioning^[4, 9, 19, 24]

上,结合土壤呼吸,并进行差分拆分计算,即可得到不同组分的土壤呼吸通量^[29]。基于以上基本原理,可以进行不同拆分方法间的综合比较,与环境因素数据相结合,可用解析不同土壤呼吸组分对环境变化的响应机制^[28,30—31]。此外,利用¹³C 自然丰度的差异或者同位素标记等方法,结合同位素线性混合模型即可对不同土壤呼吸组分进行拆分(表1),进而揭示植物光合碳输入与地下土壤呼吸组分的交互作用以及土壤呼吸组分变化对土壤碳库周转的影响机制等科学问题^[32]。

1.2 土壤呼吸组分拆分方法分类

土壤呼吸组分拆分方法研究已在室内和野外条件下开展了广泛应用^[10—11, 33]。根据上述土壤呼吸组分划分及其拆分原理,土壤呼吸组分拆分方法通常可以分为三类(图1,表1):1)基于植物源 CO₂测定的差分拆分方法,即通过测定根系呼吸、根际微生物呼吸和凋落物分解的差分拆分方法^[34];2)基于 SOM 源 CO₂测定的差分拆分方法,即通过物理或生物去除根系呼吸、根际微生物呼吸和凋落物分解而测定 SOM 分解的差分拆分方法^[35—36];3)基于植物源和土壤有机质源土壤呼吸组分同位素信号差异的拆分方法,即基于自然丰度或人工标记的同位素比值或通量比值信号差异的土壤呼吸组分同位素线性混合模型的拆分方法^[32, 37]。

基于植物源 CO₂测定的差分拆分方法和基于 SOM 源 CO₂测定的差分拆分方法类似,均通过计算植物源或 SOM 源 CO₂单独测定获得的通量与土壤呼吸通量的差值来实现。与 SOM 源相比,植物源释放的 CO₂更容易预测,这是因为植物源(特别是根源)呼吸产生的 CO₂与植物的生理过程以及根系的生长、分泌、呼吸等过程密切相关。基于同位素技术的拆分方法的理论基础是采用自然丰度或人工标记的方法使不同土壤呼吸组分之间 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在的明显差异,满足同位素线性混合模型求解条件^[32]。利用回归方法或生态系统尺度碳平衡等模型方法可以将拆分结果外推至更大的空间或时间尺度^[24, 38—39]。

2 土壤呼吸组分拆分方法的优缺点

土壤呼吸组分拆分的试验方法、观测技术以及扰动程度等存在差异,导致基于植物源、SOM 源和同位素技术拆分方法的优缺点明显不同,具体如表1所示。

表 1 土壤呼吸组分拆分方法、基本原理和优缺点
Table 1 Methods, theory, advantages and disadvantages of the methods for soil respiration partition

拆分方法 Partitioning methods	基本原理 Theory	优点 Advantages	缺点 Disadvantages	参考文献 References
基于植物源 CO ₂ 测定的差分拆分方法 Differential partitioning method based on plant-derived CO ₂ measurement	根系/根源呼吸拆分方法 凋落物呼吸拆分方法	野外原位观测, 扰动较小 方法简单、费用低 方法简单、费用低 方法简单, 自然标记	实验要求高, 需要保证根的水分和养分供应 根损伤导致呼吸异常, 导致通量高估或低估 根系凋落物难以估测 仅对某些土壤-植物组合适用, 精确度低, 容易引入空气中的 CO ₂ 污染	[11] [9] [9] [21]
基于土壤有机质源 CO ₂ 测定的差分拆分方法 Differential partitioning method based on SOM-derived CO ₂ measurement	呼吸组分拆分方法 壕沟法 环割法 林窗法 刈割法	方法简单、费用低, 可在各个生态系统中应用 方法简单、费用低、主要在森林和灌木中应用 方法简单, 土壤水分和氮、磷等供应正常, 扰动小 方法简单, 无扰动 方法简单、费用低	¹³ C 或 ¹⁴ C 在不同凋落物间分布不均匀, 计算过程通常基于几项假设 费时费力, 细根和死根很难完全分离, 人为扰动较强 需要考虑死根的影响; 水分、养分和微生物活性等差异可能导致 SOM 分解速率不同 需要考虑死根分解对土壤呼吸的贡献, 根分泌物不同导致 SOM 分解速率不同 水分、养分和微生物活性不同, 地上凋落物分解速率不同 需要考虑死根分解对土壤呼吸的贡献, 水分、养分和微生物活性等不同	[4] [66] [28] [78] [4] [50]
基于同位素技术的拆分方法 Partitioning method based on isotopic technology	基于自然条件同位素比值或通量比值拆分方法 基于人工条件同位素比值或通量比值拆分方法	方法简单, 自然标记 方法简单, 自然标记 方法复杂, 费用高	仅对某些土壤-植物组合适用, 精确度低, 容易引入空气中的 CO ₂ 污染 ¹³ C 或 ¹⁴ C 在植物各器官间分布不均匀, 计算过程通常基于几项假设	[54] [19]

2.1 基于植物源 CO₂测定的差分拆分方法

基于植物源 CO₂测定的差分拆分方法中,活体根单独测定方法允许在野外原位条件下直接观测,并且有效地解决了切根导致的根系呼吸扰动^[40-42];但如果将根放入根管之前没有完全移除根系附着的土壤,则会引入根际微生物呼吸和 SOM 分解,进而导致根系呼吸通量被高估^[14, 43]。离体根方法操作简单,通常采用水洗或抖动的方式去除根际土壤;但根切除后的短时间内,根系呼吸速率迅速增加 1.5 倍—3 倍,然后突然降低^[9],且无法排除菌根呼吸的影响^[44-45]。凋落物主要包括地上枯倒木和枯枝落叶以及地下根系凋落物和死根,由于凋落物输入量更易于计算,凋落物分解拆分方法要比根系呼吸或根源呼吸测定方法简单得多;然而,由于死根的输入难以准确估算,导致凋落物分解拆分方法的计算过程存在不确定性。

2.2 基于土壤有机质源 CO₂测定的差分拆分方法

基于 SOM 源 CO₂测定的差分拆分方法中呼吸组分分别观测的拆分方法操作简单且费用较低,但物理分离过程扰动和根系损伤较大,同时各组分的有效分离非常困难,观测的时间跨度显著影响各组分呼吸通量的相对贡献影响^[46]。由于土壤有机质和其它植物凋落物分解同时受控于环境和活根等生物因素,而壕沟法对以上影响因素均有明显干扰,因此,只能粗略估算土壤呼吸中根源 CO₂和 SOM 源 CO₂的相对贡献^[35, 47]。与壕沟法相比,环割法最大的优势在于土壤温度和湿度在短期内与周围土壤相同,但是环割样地土壤微生物碳和溶解有机碳的含量明显降低,随着根系分泌物的减少,根际激发效应导致的 SOM 分解也会快速降低^[21];此外,死根的微生物分解使得土壤 CO₂通量增加。林窗法中正常样地和林窗样地的土壤水分、温度以及氮和磷等养分循环均存在明显差异,显著影响碳循环过程,进而影响不同组分的呼吸通量^[48-49]。刈割法短时间内不会对土壤水分和养分产生明显影响,但刈割之前运输到根的光合产物可能被用于根系呼吸和根际凋落物分解,根源 CO₂对土壤呼吸的相对贡献并没有完全被排除;此外,很多植物在生长季结束前优先将大量碳水化合物储存在根系中,这部分碳同样会被用于根系呼吸^[50-51]。

2.3 基于同位素技术的拆分方法

基于自然条件同位素比值和通量比值的拆分方法以植物碳库作为标记物,在土壤呼吸组分拆分过程具有非破坏性等优点。但也存在一些明显的不足,包括:很少有 C₃植物种植于 C₄土壤上,植物光合和后羧化过程中¹³C 分馏效应的影响因素比较多(温度、水分、光照和植物特性等)导致引入误差,CO₂在土壤中的扩散过程存在分馏,大气 CO₂(-8.5‰ ≤ δ¹³C ≤ -7.5‰)进入观测系统影响 CO₂ δ¹³C 观测结果,以及土壤呼吸组分拆分的准确性等^[32, 52]。基于人工条件同位素比值和通量比值的拆分方法通常假设新合成的碳会快速通过植物体进入地下部分,但由于植物种类和生长阶段的差异,这个假设并不是总能成立;如果脉冲标记实验结束过早,可能导致冠层呼吸和根系呼吸相对贡献的错误结论。标记完成后,示踪剂在不同化合物中的分布并不均匀,通常蔗糖等非结构性碳水化合物中¹³C/¹⁴C 含量相对较高。呼吸过程优先利用非结构性碳水化合物可能导致呼吸通量的高估^[34, 53]。连续标记需要长期保持¹³CO₂/¹⁴CO₂供应,并维持箱体温度湿度条件,因此,连续标记所需费用和技术要求均较高。此外,将土壤有机碳源 CO₂与大气进行拆分非常困难,很大程度上限制了连续标记方法在野外原位条件下的应用^[54]。

3 应用实践与研究进展

以往研究重点关注了多种土壤呼吸拆分方法的综合比较、不同土壤呼吸组分对环境变化的响应机制、植物光合碳输入对土壤呼吸组分的影响机制、以及不同土壤呼吸组分对土壤碳库周转的影响机制等。

3.1 多种拆分方法的综合比较

不同土壤呼吸组分拆分方法的结果在总体上是一致的,但由于不同拆分方法涉及的假设条件不同,需要明确不同方法间存在的潜在偏差,并进一步进行修正^[19, 25, 28, 55]。随着土壤呼吸组分拆分相关研究的逐步增加,多种拆分方法的综合比较有助于验证不同方法的一些基本假设,以期在全球变化的背景下更好地理解地下碳循环过程。现有的任何一种土壤呼吸组分拆分方法均存在明显的优缺点,很难确定哪一种拆分方法最理

想(表 1)。基于植物源 CO_2 测定的差分拆分方法(基于根系呼吸、根际微生物呼吸和凋落物分解的拆分方法)和基于 SOM 源 CO_2 测定的差分拆分方法(基于物理或生物去除根系方法)均可实现对不同组分 CO_2 及其 $\delta^{13}\text{C}$ 的直接观测,方法相对简单且费用低,可在各个生态系统中开展应用^[11, 21]。但由于以上方法均需要对样方或观测样地进行破坏性的人为处理,不可避免地会对温度和水分等非生物因素或植物体内光合产物分配和光合能力等生物因素产生影响,导致不同组分呼吸通量估算存在很大不确定性,是潜在误差的重要来源。基于同位素技术的拆分方法有效地避免了人为扰动对土壤呼吸组分的影响,特别是基于 ^{13}C 自然丰度的拆分方法和基于 FACE 人工标记的拆分方法扰动非常小,但方法相对复杂且费用较高^[33-34]。

基于对生态系统和土壤呼吸的扰动程度以及不同生态系统和方法难易程度等的普适性,可以初步选择最适用于土壤呼吸组分拆分的方法。Kuzakov 通过对比分析基于植物源、SOM 源和同位素技术的拆分方法发现,基于根系生物量与土壤呼吸通量的线性回归方程可以直接计算根系呼吸 CO_2 通量^[9, 56],此方法带来的扰动最小且普适性最高;其次为基于同位素技术的 ^{14}C 自然丰度的拆分方法和 FACE 人工标记的拆分方法;再次为基于 SOM 源的林窗法、环割法和刈割法等;由于扰动程度最高,同时普适性最低,基于植物源的离体根方法拆分的可靠性最低。在方法梳理的基础上,Kuzakov 和 Gavrichkova 采用基于 SOM 源的环割法和基于同位素技术的 ^{13}C 自然丰度方法以及 ^{13}C 或 ^{14}C 脉冲标记方法,评估了光合作用碳水化合物对地下碳通量的相关关系^[19]。结果发现, ^{13}C 或 ^{14}C 脉冲标记是最适宜的,可以明确解析植物体内碳分配的时间滞后效应和土壤呼吸 CO_2 的动态特征,有助于估算新合成的碳在地上和地下碳库中的平均停留时间^[19]。虽然同位素方法已在室内或野外条件下土壤呼吸组分拆分研究中广泛应用^[32, 34],但是不同土壤呼吸组分之间激发效应的启动机制仍不明确,并且量化自然条件下激发效应的相关研究较少,很难进行相关背景下的整合分析。

基于同位素技术的同位素二元混合模型或三元混合模型拆分方法已在土壤呼吸组分拆分研究中广泛开展,但不同模型的计算结果可能存在明显差异^[24, 57]。Albanito 等分别采用两元混合模型和三元混合模型将地中海温带森林土壤表层 CO_2 通量拆分为根源 CO_2 、凋落物源 CO_2 和 SOM 源 CO_2 ,并与传统自养组分和异养组分进行了对比分析^[33]。基于两元混合模型拆分的结果显示,自养呼吸和异养呼吸分别占总呼吸的 56% 和 44%;而基于三元混合模型拆分的结果显示,根系、凋落物和土壤碳对总呼吸的贡献分别为 30%、33% 和 37%,即自养呼吸和异养呼吸分别占总呼吸的 30% 和 70%。

3.2 不同土壤呼吸组分对环境变化的响应机制

土壤呼吸组分对温度、降水、氮沉降和酸沉降等环境因素的响应不同,明确植物源和 SOM 源 CO_2 对环境因素的响应机制有助于准确评估土壤碳过程及其量级^[7]。不同植被类型的温度敏感性(Q_{10})存在显著性差异(变化范围:1.44—3.27),表现为:针叶林>阔叶林;落叶林>常绿林;春季落叶林的根生长活动比常绿林剧烈,使得落叶林的土壤呼吸由异养呼吸为主导转变为以自养呼吸为主导,而呼吸成分的改变导致了较高的温度敏感性^[58, 59]。不同气候区的 Q_{10} 同样存在显著性差异(变化范围:2.25—2.65),在湿度较大的区域 Q_{10} 相对较低,而干旱区 Q_{10} 相对较高^[59]。研究表明,植物源呼吸和 SOM 源分解的温度敏感性不同^[60-61]或者没有明显差异^[62-63]。温度变化与太阳辐射等环境因素的变化常常掩盖光合作用对根源 CO_2 的影响,土壤温度下降 6℃ 后,根系呼吸和 SOM 分解的结果表明,SOM 源的 CO_2 随温度逐渐降低,而根源 CO_2 对温度变化不敏感。虽然根系活性增加可以通过激发效应促进 SOM 分解,但是 SOM 分解受地上部分光合产物供应等生物因素的影响较弱,土壤温度和湿度等非生物因素可能是异养呼吸时间和空间变异的主要影响因素^[16, 21]。近年来,越来越多的研究表明,不同土壤呼吸组分之间的相互作用可能对各自的通量贡献有促进或抑制作用^[64]。由于全球 CO_2 浓度增加和温度升高引起的 NPP 增加,并不一定转化为更高的土壤碳存储,反而可能由于植物活性增强而使得新的 SOM 或旧的 SOM 分解增加^[21-22, 63]。

降水是土壤呼吸的另外一个重要影响因素,其对植物源呼吸和 SOM 源分解的影响存在显著差异。目前的气候模型预测,世界许多地区的降水数量和分布将发生显著变化。在未来的气候变化情景下,预计许多地区干旱的频率和强度将会增加^[65],进而影响不同土壤呼吸组分的碳过程。研究发现,相对于环境降水处理,

干旱使根系呼吸的温度敏感性(Q_{10} 值)增加了 45.0%,而 SOM 分解的温度敏感性仅增加了 14.1%。干旱加剧了水分对 CO_2 排放的限制作用,特别是微生物呼吸对 CO_2 排放的限制作用,导致温度与根系呼吸的关系更加紧密^[16]。华南亚热带森林土壤根系呼吸和 SOM 分解对干旱的响应显著不同,在排除穿透雨的条件下,土壤根系呼吸显著降低,而 SOM 分解几乎不受影响,导致根系呼吸对土壤呼吸的贡献比例由对照的 33.1%降低至 16.3%。这可能是由于试验干旱显著降低了土壤微生物碳和细根生物量,复湿后土壤微生物碳恢复较快,但细根生物量恢复缓慢^[11, 66]。干旱的温带阔叶常绿林的研究结果显示,穿透雨减少 40%的前提下,根系呼吸通量从 $(2.5 \pm 0.1) \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 降低到 $(1.5 \pm 0.1) \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,但是对 SOM 分解几乎没有影响^[47]。

氮沉降对不同土壤呼吸组分的影响显著不同^[67]。Zeng 等对 3 种草地(非退化、中度退化和重度退化)开展了连续 3 年的田间试验,设置了 6 种氮添加水平,结果表明,在非退化和中度退化草地中,随着氮添加量的增加,根系呼吸呈增加趋势,而凋落物和 SOM 分解以及土壤呼吸呈减少趋势;重度退化草地的根系呼吸、凋落物和 SOM 分解呼吸以及土壤呼吸在低氮水平下呈增加趋势,在高氮水平下呈降低趋势^[35]。在未退化草地中,氮的添加主要通过直接增加根系呼吸以及降低凋落物和 SOM 分解来影响土壤湿度。相反,在中度退化草地,氮添加通过增加地上生物量间接影响根系呼吸。在严重退化的草地上,地上生物量的增加间接影响了凋落物和 SOM 分解。农田生态系统的研究发现,施氮提高了根系呼吸的 Q_{10} 值,但降低了土壤呼吸以及凋落物和 SOM 分解的 Q_{10} 值,氮肥对农田土壤凋落物和 SOM 分解的促进作用大于对根系呼吸的促进作用^[68]。

酸沉降会影响植物根系状况、凋落物性质、土壤微生物群落结构和功能以及土壤酶活性,由于呼吸底物对酸沉降的反馈方式和响应机制存在差异,导致不同组分呼吸受酸沉降的影响程度明显不同^[69–70]。随着酸沉降程度增加,植物的细根生物量显著减少,进而导致根系呼吸降低^[69]。土壤酸化显著影响土壤碳氮循环过程,比如:有机质矿化、氨化作用和硝化作用等,进而影响凋落物分解和微生物呼吸^[4, 71]。酸沉降增加对于不同土壤呼吸组分贡献比例的变化特征的研究结果并不一致,Chen 等研究发现,酸沉降导致土壤呼吸中异养呼吸的相对贡献增加,而自养呼吸的相对贡献降低^[72];而 Li 等研究发现,随着酸沉降强度增加,异养呼吸的相对贡献降低,表明土壤微生物对土壤环境变化的响应强于根系^[69]。目前关于不同组分土壤呼吸对于酸沉降强度的响应机制及其对于土壤温度和湿度变化的相关关系等研究较少,未来的工作应集中于不同组分土壤呼吸对于短期或长期酸沉降响应的差异及其相对贡献的量化研究,进而对酸沉降条件下土壤碳循环过程模型的改进提供基础数据^[69, 73]。

3.3 植物光合碳输入对土壤呼吸组分的影响机制

植物光合碳输入是土壤呼吸底物的主要来源,植物源或 SOM 源 CO_2 的产生与释放均直接或间接受控于地上碳输入的量级^[10, 17]。根系呼吸与地上碳输入紧密相关,光合作用活跃的植物器官中同化物的供应显著影响根系呼吸^[18, 22],并且在一定程度上掩盖了其土壤温度和湿度的相关关系。通常高冠层同化能力导致根系呼吸底物供应增加而促进根系呼吸,而这可能会被误认为是温度增加所导致的,使得根系呼吸的温度敏感性被高估^[62, 74]。根系呼吸和根系分泌物的增加则需要更多的地上碳供应,用以维持根的生长和生存。随着植物生长年龄增加,根系呼吸强度相对降低,地上输入地下的碳量逐渐降低^[75]。根系生长和呼吸所需底物大多来源于新合成的光合产物,可能同时受控于环境和物候条件的变化以及碳供应或需求权衡。

植物光合碳输入增加促进凋落物和根系分泌物释放,对新鲜植物残体分解产生激发效应,进而导致凋落物和 SOM 分解加快。土壤中易分解有机质主要包括植物和微生物残体以及根系分泌物、粘液、根毛、脱落的根表皮细胞和菌根连接体等根际沉积物。其中,植物和微生物残体以及根际沉积物中的可溶性糖可以被菌根和根际微生物迅速利用,从而促进根源 CO_2 的产生和释放^[76–77]。Subke 等通过凋落物袋培养实验发现,根际的光合碳输入显著促进了凋落物的分解,森林土壤中自养生物活性和土壤分解过程之间存在紧密的耦合,表明植物和土壤过程不能单独处理^[78]。在最初的研究中,环割法作为一种能够分离根系呼吸和 SOM 分解的有效方法^[79–80]。然而,由于此方法并未将土壤呼吸中的根系呼吸与 SOM 分解分离开来,在根际激发效应存在的条件下,环割法在土壤呼吸组分拆分中具有很大的不确定性。随着光合产物向根系的运输中断,根系呼吸

和 SOM 分解来源的 CO_2 都大幅度减少,在很大程度上限制了二者之间的交互作用^[26]。基于 meta 分析对全球变化条件下土壤呼吸的研究结果显示,根系呼吸、凋落物和 SOM 分解在土壤呼吸中所占的比例密切相关,冠层光合碳同化速率高的植物并不一定储存更多的碳,而更可能在植物体内快速运输并通过根系呼吸重新释放到大气中。

3.4 土壤呼吸组分变化对土壤碳库周转的影响机制

土壤碳库主要来自植物源和 SOM 源,二者之间非常重要的区别在于碳库的周转速率及其在土壤中的储存时间,如果碳库处于稳定状态(碳库的输入量等于碳库的分解量),周转速率由单位时间的碳输入量与碳的总输入量的比值计算获得。根系呼吸作用是植物-土壤系统中储存时间最短的,持续时间为几分钟至数小时^[34, 74]。根系分泌物和根际沉积物的周转时间仅次于根系的呼吸作用,一般为几个小时。凋落物和植物残体通常需要几周到几个月才能完全分解。氮含量高而木质素含量极低的植物残体分解时间较短;高木质素含量和高纤维素含量的植物残留物(例如针叶树的针叶)分解时间较长,通常需要 2—4 年^[81]。微生物来源的 SOM 周转时间最长,受土壤黏粒含量和气候影响,最长需要几十到几百年甚至更长的时间^[19, 82]。

除植物源和 SOM 源之间的差异外,土壤团聚体的形成是不同土壤呼吸组分碳库周转速率的重要影响因素,并在很大程度上改变其原来的分解过程。土壤团聚体对有机碳具有固定和保护作用,团聚体数量和稳定性在一定程度上决定了土壤有机碳库的大小及稳定性^[20, 83—84],进而影响土壤碳库周转速率和储存时间。通常,大团聚体(>0.25mm)性质不稳定,其储存的土壤有机碳是暂时的;而微团聚体(<0.25mm)比较稳定,其储存的有机碳普遍较老,且周转慢^[85—86]。从全球来看,土壤有机碳的相对分布与深度的关系略强于与气候的关系,与绝对数量的关系则相反。总有机碳含量随降水量和粘粒含量的增加而升高,随温度的升高而降低。这些控制因素的重要性随着深度而变化,浅层主要受气候影响,深层主要受粘土含量影响,这可能是由于深层土壤中周转速率较慢的木质素等有机碳组分的比例增加所导致的^[87—88]。

4 存在问题与研究展望

土壤呼吸组分的拆分原理和假设、观测技术和方法以及潜在误差来源均是土壤呼吸组分拆分研究中需要注意的事项且仍需深入研究。

4.1 拆分理论和方法

由于现有认知和技术水平限制,土壤呼吸组分拆分原理和假设仍然存在很多不确定性。基于植物源 CO_2 测定的差分拆分方法存在的难点主要包括根系与菌根难以拆分以及地下根系凋落物和死根对凋落物分解的相对贡献难以量化。植物根系与菌根形成的共生体难以拆分,导致根系呼吸观测存在不同程度的误差。菌根是植物根系与土壤真菌形成的互惠共生体,目前已知陆地上有 90% 以上的维管植物形成菌根^[44—45, 89]。菌根主要以外生菌根和丛枝菌根为主,其中,外生菌根主要为根外菌丝,部分植物体内存在根内菌丝;丛枝菌根通常包括根外菌丝和根内的丛枝结构^[90]。采用抖动、手动或水洗的方法很难将根外菌丝完全清除,而根内菌丝则更难清理。由于菌根真菌进入根系内部,甚至进入根系的细胞内,几乎不可能将其从根中拆分,因此,根源呼吸中的根系呼吸和根际微生物呼吸拆分仍然面临挑战。凋落物主要包括地上枯倒木和枯枝落叶以及地下根系凋落物和死根,其中,地上枯倒木和枯枝落叶的生物量易于计算,而地下根系凋落物和死根输入对凋落物分解过程的贡献难以准确估算,导致凋落物分解拆分方法的计算结果存在一定程度的不确定性。

基于 SOM 源 CO_2 测定的差分拆分方法存在的难点主要在于不同土壤呼吸组分之间激发效应的启动机制仍然缺乏了解,并且量化自然条件下的激发效应相关研究较少,很难进行相关背景下的整合分析。同时,基于同位素技术的拆分方法存在的难点主要在于基于自然条件同位素比值和通量比值的拆分方法需要严格控制大气 CO_2 进入观测系统,以免影响 CO_2 $\delta^{13}\text{C}$ 观测结果和土壤呼吸组分拆分的准确性。值得注意的是根际环境微小的变化就会导致根系呼吸、有机组分的量和组成、微生物种群和活性等显著变化,而现有的土壤呼吸组分拆分方法均存在不同程度的人为干扰,进而改变环境条件,因此,拆分过程中得到的土壤呼吸组分 CO_2 通量并

不能完全代表自然条下的各组分的 CO_2 通量。

4.2 观测技术和方法

现有的土壤呼吸观测技术和方法以箱式通量法为主^[91], 通量梯度法为辅助。箱式通量法主要包括基于根管的根系呼吸观测方法和基于气室的地表 CO_2 观测方法(土壤呼吸、凋落物分解或 SOM 分解)。对于长时间的原位根系呼吸观测实验, 需要定期在试管中加水, 但由于根系呼吸高度依赖养分吸收, 仍然可能导致根系呼吸通量的低估^[92]。土壤箱式通量观测要求待测气体传输只受扩散过程影响, 且全部扩散至气室箱体内, 同时测定过程不能影响 CO_2 的产生和传输过程, 否则测定的 CO_2 释放量并不能代表呼吸通量。土壤通量梯度观测方法通量计算必须满足标量物质守恒方程和非克第一定律, 其成立需要一定的前提假设。首先, 土壤通量梯度法的前提假设是分子扩散是土壤气体传输的主要途径。气体通量能通过土壤气体浓度梯度和孔隙中的有效扩散系数来计算。因此如果土壤湿度过大, 或土壤中的化学成分与跟气体发生化学反应, 就会影响这一前提假设^[93]。其次, 气体的传输方向要能保证单向传输, 即土壤剖面在水平位置上没有较大的差异, 不会产生明显的侧向传输。

箱式通量观测方法和土壤通量梯度观测方法中常用 Keeling plot 方法计算 $\delta^{13}\text{C}$ 值。在没有扩散分馏的情况下, 从土壤表面或从不同深度土层直接观测得到的 CO_2 及其 $\delta^{13}\text{C}$ 的真实通量^[23, 94]。从 20 世纪 50 年代开始, Keeling plot 方法已被用于估算生态系统、土壤和植物的呼吸碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ ^[95]。理论上, Keeling plot 方法截取自气井, 而不是气室, 必须进行调整以考虑扩散分馏。然而, 在自然界中, 很少能观测到 4.4‰ 的理论值^[96], 实际上, 由于土壤表面附近经常发生的平流湍流, 可能不会发生完全的扩散分馏^[97]。表征表观分馏因子的变化, 即从气室或气井样品中估算的 $\delta^{13}\text{C}$ 与源样品 $\delta^{13}\text{C}_{\text{Rs}}$ 的真实值之间的差异, 是土壤呼吸分组研究中持续存在的挑战。

4.3 潜在的误差来源

土壤呼吸组分拆分潜在的误差来源主要来源于生物因素、土壤化学因素和地质因素的影响。由于植物同化能力增强导致根系呼吸底物供应增加而促进根系呼吸, 而这可能会被误认为是温度增加所导致的, 使得根系呼吸的温度敏感性被高估。此外, 土壤中蚯蚓和线虫等土壤动物活动直接增加了土壤 CO_2 释放量, 并通过改变土壤理化属性间接影响 SOM 分解和土壤呼吸通量。降水和灌溉等环境因素显著改变了土壤 CO_2 释放过程, 使得很大一部分土壤呼吸不能通过地表进入大气, 而是储存在土壤中。此外, 土壤 CO_2 与 H_2O 结合形成碳酸根或碳酸氢根离子, 可能随地下径流向下迁移或侧向运输, 导致观测得到的 CO_2 通量与真实土壤呼吸产生较大偏差^[98-99]。溶解有机碳和无机碳随降水或灌溉进行横向迁移可能是生态系统重要的碳损失过程, 进而影响土壤呼吸^[100]。来源于地壳深部、甚至地幔的内源性 CO_2 (岩浆、地热等) 大量存在, 而其对土壤 CO_2 排放通量的贡献很少被考虑进来^[100]。

参考文献 (References):

- [1] Hashimoto S, Carvalhais N, Ito A, Migliavacca M, Nishina K, Reichstein M. Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database. *Biogeosciences*, 2015, 12(13): 4121-4132.
- [2] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 2010, 464(7288): 579-582.
- [3] Bond-Lamberty B, Bailey V L, Chen M, Gough C M, Vargas R. Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades. *Nature*, 2018, 560(7716): 80-83.
- [4] 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.
- [5] Wang Y F, Hao Y B, Cui X Y, Zhao H T, Xu C Y, Zhou X Q, Xu Z H. Responses of soil respiration and its components to drought stress. *Journal of Soils and Sediments*, 2014, 14(1): 99-109.
- [6] Chen C H, Wei J, Wen X F, Sun X M, Guo Q J. Photosynthetic carbon isotope discrimination and effects on daytime NEE partitioning in a subtropical mixed conifer plantation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 272-273: 143-155.
- [7] Bond-Lamberty B, Wang C K, Gower S T. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration?. *Global*

- Change Biology, 2004, 10(10): 1756-1766.
- [8] Wang C K, Yang J Y. Rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in six Chinese temperate forests. *Global Change Biology*, 2007, 13(1): 123-131.
- [9] Kuzyakov Y. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(3): 425-448.
- [10] Pries C H, Angert A, Castanha C, Hilman B, Torn M S. Using respiration quotients to track changing sources of soil respiration seasonally and with experimental warming. *Biogeosciences*, 2020, 17(12): 3045-3055.
- [11] Huang S D, Ye G F, Lin J, Chen K T, Xu X, Ruan H H, Tan F L, Chen H Y H. Autotrophic and heterotrophic soil respiration responds asymmetrically to drought in a subtropical forest in the Southeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 123: 242-249.
- [12] Meng B, Ochoa-Hueso R, Li J Q, Zhong S Z, Yao Y, Yang X C, Collins S L, Sun W. Nonlinear decoupling of autotrophic and heterotrophic soil respiration in response to drought duration and N addition in a meadow steppe. *Biology and Fertility of Soils*, 2021, 57(2): 281-291.
- [13] 陈敏鹏, 夏旭, 李银坤, 梅旭荣. 土壤呼吸组分分离技术研究进展. *生态学报*, 2013, 33(22): 7067-7077.
- [14] Tu K, Dawson T. Partitioning ecosystem respiration using stable carbon isotope analyses of CO₂//Flanagan L B, Ehleringer J R, Pataki D E, eds. *Stable Isotopes and Biosphere Atmosphere Interactions*. Berkeley: Academic Press, 2005: 125-153.
- [15] Liu Q, Fu Y H, Liu Y W, Janssens I A, Piao S L. Simulating the onset of spring vegetation growth across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, 2018, 24(3): 1342-1356.
- [16] Sun S Q, Lei H Q, Chang S X. Drought differentially affects autotrophic and heterotrophic soil respiration rates and their temperature sensitivity. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55(3): 275-283.
- [17] Studer M S, Siegwolf R T W, Abiven S. Carbon transfer, partitioning and residence time in the plant-soil system; a comparison of two ¹³CO₂ labelling techniques. *Biogeosciences*, 2014, 11(6): 1637-1648.
- [18] Subke J A, Vallack H W, Magnusson T, Keel S G, Metcalfe D B, Höglberg P, Ineson P. Short-term dynamics of abiotic and biotic soil ¹³CO₂ effluxes after *in situ* ¹³CO₂ pulse labelling of a boreal pine forest. *New Phytologist*, 2009, 183(2): 349-357.
- [19] Kuzyakov Y, Gavrichkova O. REVIEW: Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls. *Global Change Biology*, 2010, 16(12): 3386-3406.
- [20] Peng X H, Zhu Q H, Zhang Z B, Hallett P D. Combined turnover of carbon and soil aggregates using rare earth oxides and isotopically labelled carbon as tracers. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 109: 81-94.
- [21] Subke J A, Inglima I, Peressotti A, Vedove G D, Cotrufo M F. A new technique to measure soil CO₂ efflux at constant CO₂ concentration. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(6): 1013-1015.
- [22] Ingrisch J, Karlowsky S, Hasibeder R, Gleixner G, Bahn M. Drought and recovery effects on belowground respiration dynamics and the partitioning of recent carbon in managed and abandoned grassland. *Global Change Biology*, 2020, 26(8): 4366-4378.
- [23] Midwood A J, Millard P. Challenges in measuring the δ¹³C of the soil surface CO₂ efflux. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2011, 25(1): 232-242.
- [24] Zhao X, Liang N S, Zeng J Y, Mohti A. A simple model for partitioning forest soil respiration based on root allometry. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 152: 108067.
- [25] Baggs E M. Partitioning the components of soil respiration: a research challenge. *Plant and Soil*, 2006, 284(1/2): 1-5.
- [26] Kuzyakov Y, Larionova A A. Root and rhizomicrobial respiration: a review of approaches to estimate respiration by autotrophic and heterotrophic organisms in soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2005, 168(4): 503-520.
- [27] Raich J W, Mora G. Estimating root plus Rhizosphere contributions to soil respiration in annual croplands. *Soil Science Society of America Journal*, 2005, 69(3): 634-639.
- [28] Bond-Lamberty B, Bronson D, Bladyka E, Gower S T. A comparison of trenched plot techniques for partitioning soil respiration. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(10): 2108-2114.
- [29] Li X D, Fu H, Guo D, Li X D, Wan C G. Partitioning soil respiration and assessing the carbon balance in a *Setaria italica* (L.) Beauv. Cropland on the Loess Plateau, Northern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(2): 337-346.
- [30] Savage K E, Davidson E A, Abramoff R Z, Finzi A C, Giasson M A. Partitioning soil respiration: quantifying the artifacts of the trenching method. *Biogeochemistry*, 2018, 140(1): 53-63.
- [31] 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.
- [32] Ogle K, Pendall E. Isotope partitioning of soil respiration: a Bayesian solution to accommodate multiple sources of variability. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2015, 120(2): 221-236.

- [33] Albanito F, McAllister J L, Cescatti A, Smith P, Robinson D. Dual-chamber measurements of $\delta^{13}\text{C}$ of soil-respired CO_2 partitioned using a field-based three end-member model. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 47: 106-115.
- [34] Liu Y, Li P, Wang T, Liu Q, Wang W. Root respiration and belowground carbon allocation respond to drought stress in a perennial grass (*Bothriochloa ischaemum*). *CATENA*, 2020, 188: 104449.
- [35] Zeng W J, Chen J B, Liu H Y, Wang W. Soil respiration and its autotrophic and heterotrophic components in response to nitrogen addition among different degraded temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 255-265.
- [36] Yi Z G, Fu S L, Yi W M, Zhou G Y, Mo J M, Zhang D Q, Ding M M, Wang X M, Zhou L X. Partitioning soil respiration of subtropical forests with different successional stages in south China. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243(2/3): 178-186.
- [37] Risk D, Nickerson N, Phillips C L, Kellman L, Moroni M. Drought alters respired $\delta^{13}\text{C}$ from autotrophic, but not heterotrophic soil respiration. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 50: 26-32.
- [38] Eliasson P E, McMurtrie R E, Pepper D A, Strömgren M, Linder S, Ågren G I. The response of heterotrophic CO_2 flux to soil warming. *Global Change Biology*, 2005, 11(1): 167-181.
- [39] Rodeghiero M, Cescatti A. Indirect partitioning of soil respiration in a series of evergreen forest ecosystems. *Plant and Soil*, 2006, 284(1/2): 7-22.
- [40] Jia S X, McLaughlin N B, Gu J C, Li X P, Wang Z Q. Relationships between root respiration rate and root morphology, chemistry and anatomy in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica*. *Tree Physiology*, 2013, 33(6): 579-589.
- [41] Lai Z R, Lu S, Zhang Y Q, Wu B, Qin S G, Feng W, Liu J B, Fa K Y. Diel patterns of fine root respiration in a dryland shrub, measured *in situ* over different phenological stages. *Journal of Forest Research*, 2016, 21(1): 31-42.
- [42] Sun L J, Ataka M, Kominami Y, Yoshimura K. Relationship between fine-root exudation and respiration of two *Quercus* species in a Japanese temperate forest. *Tree Physiology*, 2017, 37(8): 1011-1020.
- [43] Pickles B J, Wilhelm R, Asay A K, Hahn A S, Simard S W, Mohn W W. Transfer of ^{13}C between paired Douglas-fir seedlings reveals plant kinship effects and uptake of exudates by ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 2017, 214(1): 400-411.
- [44] 何新华, 段英华, 陈应龙, 徐明岗. 中国菌根研究 60 年: 过去、现在和将来. *中国科学: 生命科学*, 2012, 42(6): 431-454.
- [45] Klein T, Siegwolf R T W, Körner C. Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science*, 2016, 352(6283): 342-344.
- [46] Saprnov D V, Kuzyakov Y V. Separation of root and microbial respiration: comparison of three methods. *Eurasian Soil Science*, 2007, 40(7): 775-784.
- [47] Hinko-Najera N, Fest B, Livesley S J, Arndt S K. Reduced throughfall decreases autotrophic respiration, but not heterotrophic respiration in a dry temperate broadleaved evergreen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 200: 66-77.
- [48] Nakane K, Kohno T, Horikoshi T. Root respiration rate before and just after clear-felling in a mature, deciduous, broad-leaved forest. *Ecological Research*, 1996, 11(2): 111-119.
- [49] Suchewaboripont V, Ando M, Iimura Y, Yoshitake S, Ohtsuka T. The effect of canopy structure on soil respiration in an old-growth beech-oak forest in central Japan. *Ecological Research*, 2015, 30(5): 867-877.
- [50] Zhou X H, Wan S Q, Luo Y Q. Source components and interannual variability of soil CO_2 efflux under experimental warming and clipping in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, 2010, 13(4): 761-775.
- [51] 蒙程, 牛书丽, 常文静, 全权, 曾辉. 增温和刈割对高寒草甸土壤呼吸及其组分的影响. *生态学报*, 2020, 40(18): 6405-6415.
- [52] Tucker C L, Young J M, Williams D G, Ogle K. Process-based isotope partitioning of winter soil respiration in a subalpine ecosystem reveals importance of rhizospheric respiration. *Biogeochemistry*, 2014, 121(2): 389-408.
- [53] Jing Z B, Cheng J M, Chen A. Assessment of vegetative ecological characteristics and the succession process during three decades of grazing exclusion in a continental steppe grassland. *Ecological Engineering*, 2013, 57: 162-169.
- [54] Luo Y, Zang H D, Yu Z Y, Chen Z Y, Gunina A, Kuzyakov Y, Xu J M, Zhang K L, Brookes P C. Priming effects in biochar enriched soils using a three-source-partitioning approach: ^{14}C labelling and ^{13}C natural abundance. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 106: 28-35.
- [55] Subke J A, Inglema I, Cotrufo M F. Trends and methodological impacts in soil CO_2 efflux partitioning: a metaanalytical review. *Global Change Biology*, 2006, 12(6): 921-943.
- [56] Hill P, Marshall C, Harmens H, Jones D L, Farrar J. Carbon sequestration: Do N inputs and elevated atmospheric CO_2 alter soil solution chemistry and respiratory C losses?. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus*, 2004, 4(6): 177-186.
- [57] Midwood A J, Thornton B, Millard P. Measuring the ^{13}C content of soil-respired CO_2 using a novel open chamber system. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2008, 22(13): 2073-2081.
- [58] Griffiths T J, Black T A, Gaumont-Guay D, Drewitt G B, Nesic Z, Barr A G, Morgenstern K, Kljun N. Seasonal variation and partitioning of ecosystem respiration in a southern boreal aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 125(3/4): 207-223.

- [59] 游桂莹, 张志渊, 张仁铎. 全球陆地生态系统光合作用与呼吸作用的温度敏感性. *生态学报*, 2018, 38(23): 8392-8399.
- [60] Pregitzer K S, King J S, Burton A J, Brown S E. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 105-115.
- [61] Epron D, Le Dantec V, Dufrene E, Granier A. Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiology*, 2001, 21(2/3): 145-152.
- [62] Irvine J, Law B E, Kurpius M R. Coupling of canopy gas exchange with root and rhizosphere respiration in a semi-arid forest. *Biogeochemistry*, 2005, 73(1): 271-282.
- [63] 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.
- [64] Kuzyakov Y, Biryukova O, Kuznetsova T, Mölter K, Kandeler E, Stahr K. Carbon partitioning in plant and soil, carbon dioxide fluxes and enzyme activities as affected by cutting ryegrass. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, 35(5): 348-358.
- [65] IPCC. Climate change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [66] Balogh J, Papp M, Pintér K, Fóti S, Posta K, Eugster W, Nagy Z. Autotrophic component of soil respiration is repressed by drought more than the heterotrophic one in dry grasslands. *Biogeosciences*, 2016, 13(18): 5171-5182.
- [67] Zhou L Y, Zhou X H, Zhang B C, Lu M, Luo Y Q, Liu L L, Li B. Different responses of soil respiration and its components to nitrogen addition among biomes: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2014, 20(7): 2332-2343.
- [68] Chen Z M, Xu Y H, He Y J, Zhou X H, Fan J L, Yu H Y, Ding W X. Nitrogen fertilization stimulated soil heterotrophic but not autotrophic respiration in cropland soils: a greater role of organic over inorganic fertilizer. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 253-264.
- [69] Li Y F, Wang Y Q, Wang Y J, Wang B. Effects of simulated acid rain on soil respiration and its component in a mixed coniferous-broadleaved forest of the three gorges reservoir area in Southwest China. *Forest Ecosystems*, 2019, 6(1): 32.
- [70] Liang G H, Hui D F, Wu X Y, Wu J P, Liu J X, Zhou G Y, Zhang D Q. Effects of simulated acid rain on soil respiration and its components in a subtropical mixed conifer and broadleaf forest in southern China. *Environmental Science: Processes & Impacts*, 2016, 18(2): 246-255.
- [71] Xu H Q, Zhang J E, Ouyang Y, Lin L, Quan G M, Zhao B L, Yu J Y. Effects of simulated acid rain on microbial characteristics in a lateritic red soil. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(22): 18260-18266.
- [72] Chen S T, Zhang X, Liu Y F, Hu Z H, Shen X S, Ren J Q. Simulated acid rain changed the proportion of heterotrophic respiration in soil respiration in a subtropical secondary forest. *Applied Soil Ecology*, 2015, 86: 148-157.
- [73] Song W M, Chen S P, Wu B, Zhu Y J, Zhou Y D, Lu Q, Lin G H. Simulated rain addition modifies diurnal patterns and temperature sensitivities of autotrophic and heterotrophic soil respiration in an arid desert ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 82: 143-152.
- [74] Ekblad A, Höglberg P. Natural abundance of ¹³C in CO₂ respired from forest soils reveals speed of link between tree photosynthesis and root respiration. *Oecologia*, 2001, 127(3): 305-308.
- [75] Carbone M S, Czimczik C I, Keenan T F, Murakami P F, Pederson N, Schaberg P G, Xu X M, Richardson A D. Age, allocation and availability of nonstructural carbon in mature red maple trees. *New Phytologist*, 2013, 200(4): 1145-1155.
- [76] Kuzyakov Y, Leinweber P, Saprionov D, Eckhardt K U. Qualitative assessment of rhizodeposits in non-sterile soil by analytical pyrolysis. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2003, 166(6): 719-723.
- [77] Schilling G, Gransee A, Deuhel A, Ležovič G, Ruppel S. Phosphorus availability, root exudates, and microbial activity in the rhizosphere. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 1998, 161(4): 465-478.
- [78] Subke J A, Voke N R, Leronni V, Garnett M H, Ineson P. Dynamics and pathways of autotrophic and heterotrophic soil CO₂ efflux revealed by forest girdling. *Journal of Ecology*, 2011, 99(1): 186-193.
- [79] 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.
- [80] Maurer G E, Chan A M, Trahan N A, Moore D J P, Bowling D R. Carbon isotopic composition of forest soil respiration in the decade following bark beetle and stem girdling disturbances in the Rocky Mountains. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(7): 1513-1523.
- [81] Angst G, Mueller K E, Eissenstat D M, Trumbore S, Freeman K H, Hobbie S E, Chorover J, Oleksyn J, Reich P B, Mueller C W. Soil organic carbon stability in forests: distinct effects of tree species identity and traits. *Global Change Biology*, 2019, 25(4): 1529-1546.
- [82] Varney R M, Chadburn S E, Friedlingstein P, Burke E J, Koven C D, Hugelius G, Cox P M. A spatial emergent constraint on the sensitivity of soil carbon turnover to global warming. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 5544.
- [83] Dorji T, Field D J, Odeh I O A. Soil aggregate stability and aggregate-associated organic carbon under different land use or land cover types. *Soil Use and Management*, 2020, 36(2): 308-319.
- [84] Li J Y, Yuan X L, Ge L, Li Q, Li Z G, Wang L, Liu Y. Rhizosphere effects promote soil aggregate stability and associated organic carbon

- sequestration in rocky areas of desertification. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 304: 107126.
- [85] Six J, Ogle S M, Breidt F J, Conant R T, Mosier A R, Paustian K. The potential to mitigate global warming with no - tillage management is only realized when practised in the long term. *Global Change Biology*, 2004, 10(2): 155-160.
- [86] Prasad K S K, Veerendra M, Mahajan N C, Mrunalini K, Sirisha L, Reddy T V, Naresh R. Water-Stable aggregates and soil organic carbon fractions in a sub-tropical RWCS under variable tillage and precision nutrient management: a review. *International Journal of Chemical Studies*, 2019, 7(3): 2228-2240.
- [87] Jobbágy E G, Jackson R B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 2000, 10(2): 423-436.
- [88] Najera F, Dippold M A, Boy J, Seguel O, Koester M, Stock S, Merino C, Kuzyakov Y, Matus F. Effects of drying/rewetting on soil aggregate dynamics and implications for organic matter turnover. *Biology and Fertility of Soils*, 2020, 56(7): 893-905.
- [89] Van Der Heijden M G A. Underground networking. *Science*, 2016, 352(6283): 290-291.
- [90] Bonfante P, Genre A. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 2010, 1(1): 48.
- [91] 魏杰, 陈昌华, 王晶苑, 温学发. 箱式通量观测技术和方法的理论假设及其应用进展. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 318-329.
- [92] Bahn M, Knapp M, Garajova Z, Pfahring N, Cernusca A. Root respiration in temperate mountain grasslands differing in land use. *Global Change Biology*, 2006, 12(6): 995-1006.
- [93] Goffin S, Aubinet M, Maier M, Plain C, Schack-Kirchner H, Longdoz B. Characterization of the soil CO₂ production and its carbon isotope composition in forest soil layers using the flux-gradient approach. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 188: 45-57.
- [94] Van Asperen H, Warneke T, Sabbatini S, Höpker M, Nicolini G, Chiti T, Papale D, Böhm M, Notholt J. Diel variation in isotopic composition of soil respiratory CO₂ fluxes: The role of non-steady state conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 234-235: 95-105.
- [95] Keeling C D. The concentration and isotopic abundances of atmospheric carbon dioxide in rural areas. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1958, 13(4): 322-334.
- [96] Kayler Z E, Ganio L, Hauck M, Pypker T G, Sulzman E W, Mix A C, Bond B J. Bias and uncertainty of $\delta^{13}\text{C}$ isotopic mixing models. *Oecologia*, 2010, 163(1): 227-234.
- [97] Bowling D R, Massman W J, Schaeffer S M, Burns S P, Monson R K, Williams M W. Biological and physical influences on the carbon isotope content of CO₂ in a subalpine forest snowpack, Niwot Ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, 2009, 95(1): 37-59.
- [98] Rey A, Etiope G, Beilelli-Marchesini L, Papale D, Valentini R. Geologic carbon sources may confound ecosystem carbon balance estimates: evidence from a semiarid steppe in the southeast of Spain. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2012, 117(G3): G03034.
- [99] Roland M, Serrano-Ortiz P, Kowalski A S, Godd  ris Y, S  nchez-Ca  ete E P, Ciais P, Domingo F, Cuezva S, Sanchez-Moral S, Longdoz B, Yakir D, Van Grieken R, Schott J, Cardell C, Janssens I A. Atmospheric turbulence triggers pronounced diel pattern in karst carbonate geochemistry. *Biogeosciences*, 2013, 10(7): 5009-5017.
- [100] Rey A. Mind the gap: non-biological processes contributing to soil CO₂ efflux. *Global Change Biology*, 2015, 21(5): 1752-1761.