

DOI: 10.20103/j.stxb.202305241100

赵智慧, 陈俏艳, 程思源, 戴黎聪. 基于 Meta 分析的土壤呼吸对降水改变的非对称响应. 生态学报, 2024, 44(7): 2886-2897.

Zhao Z H, Chen Q Y, Cheng S Y, Dai L C. Asymmetric response of soil respiration to precipitation change based on meta-analysis. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(7): 2886-2897.

基于 Meta 分析的土壤呼吸对降水改变的非对称响应

赵智慧, 陈俏艳, 程思源, 戴黎聪*

海南大学生态与环境学院, 海口 570228

摘要: 气候变暖已经引起全球降水格局改变。土壤呼吸作为陆地生态系统向大气释放 CO₂ 最大的碳库, 对降水变化的响应将进一步影响碳循环, 从而对全球气候变化产生反馈。尽管以往已有大量关于土壤呼吸与降水变化关系的相关研究, 但存在较大争议。因此, 亟待进一步深入探究土壤呼吸对降水改变的响应。基于此, 研究 Meta 分析方法, 整合了来自 Web of Science 英文数据库和中国知网文献数据库 (CNKI) 的 284 篇已发表的论文和 367 组数据, 进而分析全球中低纬度地区土壤呼吸对降水改变的响应。研究结果表明, 土壤呼吸对降水改变的响应呈现出非对称特征, 降水量增加能够提高 16.7% 的土壤呼吸, 而降水量减少则会抑制 17.88% 的土壤呼吸。研究还发现, 不同生态系统和气候区域的土壤呼吸对降水改变的响应存在较大差别。其中, 降水量增加能够提高草地生态系统 22% 的土壤呼吸, 比森林生态系统土壤呼吸高出 12%; 而降水量减少则会削弱草地生态系统 28% 的土壤呼吸, 这要比森林生态系统土壤呼吸还高 16%。与湿润地区相比, 降水量的增加对于干旱地区土壤呼吸的促进作用更加明显。而降水量的减少对于干旱地区和湿润地区土壤呼吸的影响均无显著差异。此外, 本研究也证实了土壤呼吸对不同降水强度和年限的响应也存在差异。在不同降水强度上, 无论增加降水还是减少降水, 重度增减雨的土壤呼吸均改变最大, 即: 重度增减雨 (>75%) > 中度增减雨 (25%—75%) > 轻度增减雨 (<25%); 在不同降水年限上, 长期增雨对土壤呼吸的促进作用尤为突出, 但长期减雨对土壤呼吸影响无显著差异。研究结果可为未来气候情景下陆地生态系统土壤呼吸变化的准确预测以及模型模拟和改进提供重要的科学依据和理论基础。

关键词: 土壤呼吸; 非对称效应; 整合分析; 降水改变; 随机效应模型

Asymmetric response of soil respiration to precipitation change based on meta-analysis

ZHAO Zhihui, CHEN Qiaoyan, CHENG Siyuan, DAI Licong*

College of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou 570228, China

Abstract: Warming has already caused changes in global precipitation patterns. Soil respiration, as the largest carbon reservoir of CO₂ released by terrestrial ecosystems to the atmosphere, will further affect the carbon cycle in response to precipitation changes, thus producing feedback to global climate change. Although there were a lot of studies on the relationship between soil respiration and precipitation change in the past, there are a lot of controversies. Therefore, it is urgent to further explore the response of soil respiration to precipitation change. Here, the meta-analysis method was used to integrate 284 published papers and 367 sets of data from the English database of Web of Science and the China National Knowledge Network Literature Database (CNKI) to analyze the response of soil respiration to precipitation change in middle and low latitudes around the world. The results showed that the response of soil respiration to precipitation change presented asymmetric characteristics, the increase of precipitation increased the soil respiration by 16.7%, while the decrease of precipitation inhibited the soil respiration by 17.88%. The study also found that the responses of soil respiration to

基金项目: 海南大学科研启动基金项目 (RZ2200001133); 国家自然科学基金青年基金 (4220070870); 海南省自然科学基金 (422QN264)

收稿日期: 2023-05-24; **网络出版日期:** 2024-01-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: licongdai1993@163.com

precipitation change in different ecosystems and climate zones were quite different. Among them, the increase of precipitation could improve the soil respiration of grassland ecosystem by 22%, which was 12% higher than that of forest ecosystem. While the decrease of precipitation will weaken the soil respiration of grassland ecosystem by 28%, which was 16% higher than that of forest ecosystem. Compared with humid areas, the increased of precipitation had a greater effect on soil respiration in arid areas. But the decrease of precipitation had no significant difference on soil respiration in arid and humid areas. In addition, this study also indicated that there were differences in the response of soil respiration to different precipitation intensities and years. In different precipitation intensities, regardless of increased precipitation or decreased precipitation, the soil respiration of heavy increased precipitation and decreased precipitation changed the most. that is, heavy increased precipitation and decreased precipitation ($>75\%$), moderate increased precipitation and decreased precipitation ($25\%—75\%$), and slight rainfall decreased and increased ($<25\%$); In different precipitation years, the long-term increased precipitation had the most prominent effect on soil respiration, while long-term decreased precipitation had no significant difference on soil respiration. The results can provide importantly scientific basis and theoretical basis for accurate prediction of soil respiration change of terrestrial ecosystem and improvement of model simulation under future climate scenarios.

Key Words: soil respiration; negative asymmetric effect; integrated analysis; precipitation change; random effects model

全球 CO_2 浓度的不断增加导致气温持续上升。在气候变暖的影响下,全球水循环过程也随之加快,主要表现为降水量的减少和降水在全球范围内的分配更加不均匀以及极端降水事件频发等方面^[1]。在此背景下,全球降水的空间分配格局也发生了变化,集中体现在降水在不同生态系统和气候区的差异、降水强度上差异显著以及降水年际变化明显且具有持续性等方面^[2]。降水格局的改变是全球变化主要内容之一,对土壤呼吸的影响将进一步影响全球气候变化进程^[3-4]。水分是植物和微生物生长和活动的关键指标,也是陆地生态系统和气候区域水文过程的核心要素^[5]。其中,草地生态系统土壤呼吸对降水改变较为敏感^[6-7],干旱地区土壤呼吸对降水变化响应尤为强烈^[8]。而降水强度和年限变化也会影响生态系统过程^[9-10],如碳循环和储存等。因此,剖析土壤呼吸在不同生态系统和气候区的响应差异以及降水强度和降水年限对土壤呼吸的影响具有重要意义。

土壤呼吸作为陆地生态系统中仅次于光合作用的第二大碳通量^[11],被广泛用于表征与土壤碳循环相关的功能^[12]。因此,了解土壤呼吸对降水改变的响应机制对于维持全球碳平衡及其对气候变化的反馈意义重大^[13]。近年来,关于土壤呼吸对降水改变响应方面的研究虽然已有大量报道,但研究结果存在较大差异。以往研究表明,不同生态系统中土壤呼吸对降水变化的响应大致呈线性关系^[14-16]。但也有一部分的研究结果显示,森林和草地土壤呼吸对降水变化响应呈现为高度非线性或者不对称性。其中,草地土壤呼吸对降水变化的响应为负不对称;而在森林生态系统中,中度降水和极端降水变化之间还存在明显差异。在中度降水变化下,森林土壤呼吸表现为正不对称,而在极端降水变化下,森林土壤呼吸表现为负不对称^[10,17]。例如,Wu 等认为土壤细菌丰度与降水变化呈线性相关,而土壤呼吸对降水变化呈负不对称响应^[18]。还有研究表明,土壤呼吸对降水变化是线性关系还是非对称响应主要取决于实验地点降水前的初始水量以及操纵降水水平^[19]。由此可见,对于土壤呼吸与降水改变关系的研究结论仍存在较大争议,有待进一步展开深入化、系统化研究。

总体而言,以往在土壤呼吸对降水改变响应方面开展了诸多研究,并取得了重要进展。然而,仍存在两个方面的不足:其一,研究尺度单一且范围较小。过去研究主要在站点尺度,基于单一站点数据研究单一生态系统和气候区域土壤呼吸对降水改变的响应,缺乏宏观全球尺度的研究。其二,以往研究主要关注降水量改变对土壤呼吸的影响,没有考虑降水特性变异对土壤呼吸的影响,特别是降水强度和降水年限的改变。全球中低纬度土壤呼吸对降水改变产生什么响应? 响应机制如何? 是否存在响应不对称现象? 这些问题目前仍不

清楚。

基于此,本研究采用 Meta 分析方法,通过收集来自 Web of Science 英文数据库和中国知网文献数据库 (CNKI 284 篇已发表的论文中的 367 组数据),研究了土壤呼吸及其影响因素对降水变化的响应,旨在探究全球中低纬度地区土壤呼吸对降水变化(增雨/减雨)的响应特征以及是否存在非对称响应,以期为未来气候情景下陆地生态系统土壤呼吸变化的准确预测以及模型模拟和改进提供重要的科学依据和理论基础。

1 研究方法

1.1 数据收集

本研究基于 Web of Science 英文数据库和中国知网文献数据库 (CNKI) 中已发表文章中的数据进行研究。在英文数据库中以“grassland” OR “forest” OR “ecosystem ” AND “drought region” OR “arid area” AND “humid region” OR “moist area” AND “soil respiration” AND “precipitation change” OR “precipitation reduction” OR “precipitation increase”作为关键词进行检索,在中文数据库通过检索关键词“草地”、“森林”或“生态系统”和“干旱地区”、“湿润地区”和“降水增加”、“降水减少”、“降水改变”和“土壤呼吸”中英文论文共搜索到 284 篇并下载全文。通过以下原则进行文章筛选:1) 研究对象为草地或森林生态系统,研究指标包括土壤呼吸;2) 包含增加降水或减少降水处理,降水处理年限大于 1 年以上的研究工作;3) 文章中图或表报道了均值、样本量、标准差或者标准误。本研究所收集的降水改变对土壤呼吸影响,主要针对不同生态系统、气候区域(湿润地区 ≥ 500 mm 和干旱地区 < 500 mm)、降水强度、降水年限方面。其中,生态系统包括森林生态系统和草地生态系统,这主要因为目前该方面的研究主要集中在这两个生态系统;气候区域包括干旱和湿润地区;降水强度包含轻度降水($< 25\%$)、中度降水($25\%—75\%$)、重度降水($> 75\%$);根据收集的文章并参考以往发表的文献^[9],降水年限分为短期降水(≤ 1 年)、中期降水(2—3 年)长期降水(4—11 年)。本论文总计获得 284 篇文献,包含 367 组研究数据,对于文中已发表的图片数据,采用 WebPlotDigitizer 软件进行数据提取,具体取样点空间分布参看图 1。

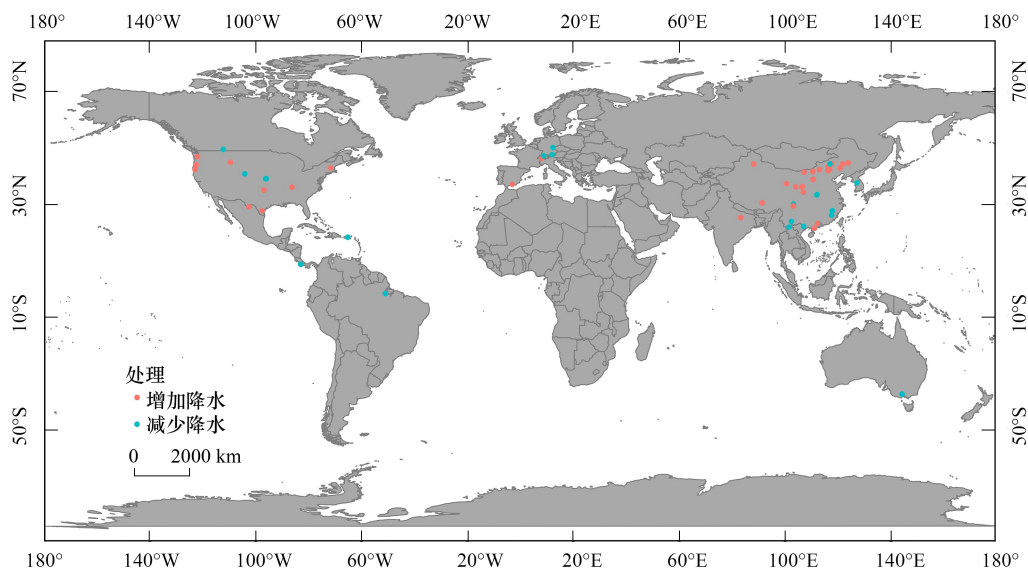


图 1 全球采样点空间分布图

Fig.1 Global sampling point spatial distribution map

1.2 平均效应值及效应值异质性检验方法

(1) 土壤呼吸对单一处理效应值(反应比)的计算:

$$\ln R = \ln \frac{x_e}{x_c} = \ln(x_e) - \ln(x_c) \quad (1)$$

式中, $\ln R$ 为效应值; x_e 和 x_c 分别为处理组和对照组的平均值。当 $\ln R = 0$ 时, 表示降水添加并未引起对照组和处理组土壤呼吸的任何变化, 当 $\ln R < 0$ 时, 则表明降水添加对土壤呼吸存有负向效应, 而当 $\ln R > 0$ 时, 是指降水添加对土壤呼吸产生了正向效应。

(2) 各处理研究组内方差的计算:

$$V_i = \frac{S_a^2}{N_a x_a^2} + \frac{S_b^2}{N_b x_b^2} \quad (2)$$

式中, V_i 为研究组内方差; S_a 与 S_b 分别为处理组和对照组的标准差。

为能够在同一完整的降水梯度上更加容易地比较出土壤呼吸的变化, 本研究把数据库中所有的研究降水变化中值(40%) 当做标准, 利用公式(3)把所有的降水处理标准化至增加亦或是减少同年降水量的 40%^[16]。如若没有同年降水量的数据, 就将平均年降水量来取代。

$$\overline{X_{nt}} = \overline{X_c} + \frac{(\overline{X_t} - \overline{X_c})}{P} \times 40 \quad (3)$$

(3) 单一研究结果的权重值计算公式为:

$$w_i^* = 1/(v_i + r^2) \quad (4)$$

式中, w_i^* 为权重值; v_i 与 r^2 分别为研究组内方差和研究组间方差。

(4) Meta 分析降水增加处理效应的平均效应值计算采用随机效应模型方法, 计算公式为:

$$\bar{y} = \frac{\sum_{i=1}^k w_i^* y_i}{\sum_{i=1}^k w_i^*} \quad (5)$$

式中, $\bar{y}$ 为平均效应值; y_i 为单一研究的效应值。

(5) 平均效应值的总体标准误差计算公式为:

$$SE = \sqrt{\frac{1}{\sum_{i=1}^k w_i^*}} \quad (6)$$

式中, SE 为标准误差; i 和 k 分别为研究结果 i 到 k 。

(6) 用标准误差估算平均效应值的 95% 置信区间, 计算公式为:

$$CI = \bar{y} \pm SE \quad (7)$$

式中, CI 为置信区间。

(7) 效应值数据的整体异质性检验计算:

$$Q_t = \sum_{i=1}^k w_i^* (y_i - \bar{y})^2 \quad (8)$$

式中, Q_t 为异质性检验值。如果数据均质, 那么 Q_t 应服从自由度为 $k-1$ 的卡方分布, 此时无需引入解释变量; 反之则需引入。

1.3 数据统计分析

本研究采用随机效应模型进行 Meta 分析, 分别计算单个研究的效应值和平均效应值。当平均效应值的 95% 置信区间和“0”没有交叉时, 表示降水处理对土壤呼吸有显著影响, 即认为降水处理对土壤呼吸的影响达到显著水平, 大于 0 时表示降水处理对土壤呼吸有正效应, 小于 0 则表示产生负效应; 当该研究的效应值整体异质性较强时, 即 Q_t 值较大时 ($P < 0.05$), 则通过混合效应模型并引用解释变量对异质性展开数据分析, 然后采用发表偏倚性诊断—漏斗图检测该模型的偏倚性, 当 $P > 0.05$ 表示漏斗形状对称, 表示受发表偏倚性影响

小。所有数据分析和作图在 R 语言平台中利用 metafor 程序包完成。

2 结果与分析

2.1 降水改变与土壤呼吸关系

降水改变与土壤呼吸具有较好的二次函数相关关系(图 2)。从图 2 可以看出,增加降水促进土壤呼吸,而减少降水抑制土壤呼吸。同时,随着降水量的不断增加,土壤呼吸呈现逐渐上升趋势,即降水改变与土壤呼吸响应呈现很好的正相关关系。总体而言,在改变相同降水条件下($\pm 40\%$),降水增加引起的土壤呼吸增加量小于降水减少引起的土壤呼吸减少量,即土壤呼吸呈现为负的非对称性。此外,降水量减少同一数量时,湿润地区的土壤呼吸响应更加显著;而降水量增加同一数量时,对于旱地区土壤呼吸促进作用更加突出。

2.2 降水年限变化与土壤呼吸关系

降水年限变化包括降水年限的增加与降水年限的减少。本研究将降水年限分为短期降水(≤ 1 年)、中期降水(2—3 年)上和长期降水(4—11 年)。本研究结果表明,降水年限变化与土壤呼吸也呈现二次函数相关关系(图 3)。在增加降水年限中,土壤呼吸与降水年限表现为正相关关系,即降水年限增加越长,土壤呼吸促进作用越显著,且增加降水年限主要集中在短期降水和中期降水上,长期降水分布较为分散。与之相反,在减少降水年限中,土壤呼吸与降水年限呈现出负相关关系,随着年限的增加,土壤呼吸对降水减少的抑制作用越明显,降水减少也主要广泛分布在短期降水和中期降水上,以减少降水第 5 年作为分界点,随后长期降水呈现零星分布。

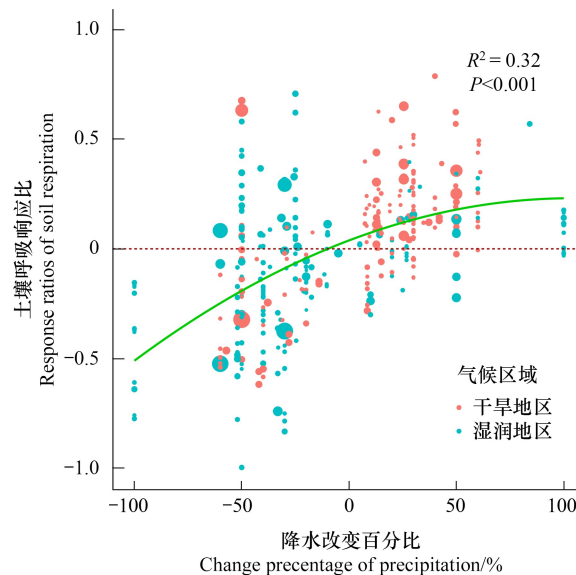


图 2 降水改变与土壤呼吸响应比相关关系

Fig.2 The correlation between precipitation change and soil respiration response ratio

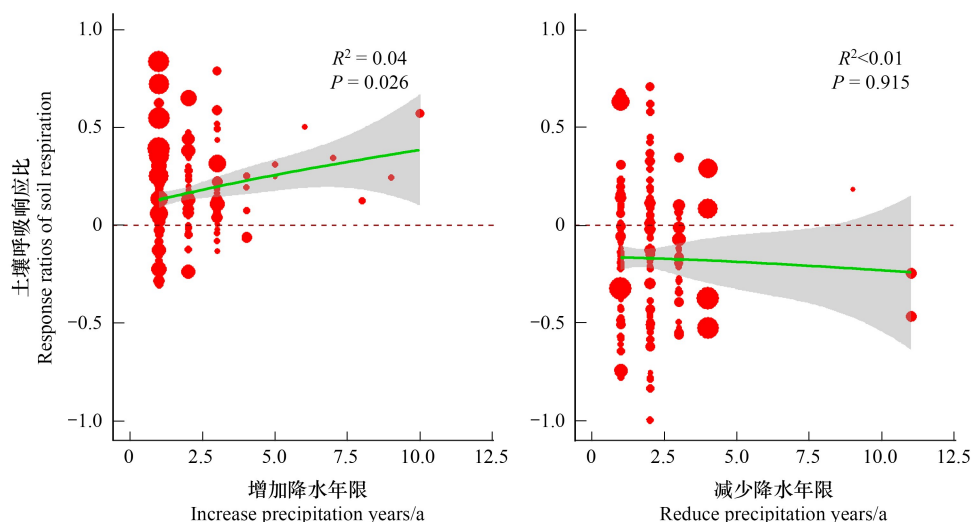


图 3 降水年限变化与土壤呼吸响应关系

Fig.3 The relationship between precipitation years and soil respiration response

2.3 不同生态系统土壤呼吸对降水改变的响应

为了解不同生态系统土壤呼吸对降水改变的响应,本研究比较了森林生态系统和草地生态系统对于降水

改变响应的差异(图4)。研究发现降水增加显著促进了土壤呼吸,降水减少抑制了土壤呼吸,且降水改变在不同生态系统类型土壤呼吸上差别较大。在增加相同降水量情形下,降水增加促进森林生态系统和草地生态系统土壤呼吸,分别提高了10%($n=31, P<0.05$)和21%($n=148, P<0.001$)。很明显,降水增加对草地生态系统的促进作用大于森林生态系统。此外,在同时降水减少条件下,降水减少分别抑制了森林生态系统和草地生态系统10%($n=114, P<0.001$)和27%的土壤呼吸($n=70, P<0.001$)。由此可以看出,相比于森林生态系统,降水减少对草地生态系统土壤呼吸的影响更加突出。

2.4 不同气候区土壤呼吸对降水改变的响应

本研究中所包含的气候区为干旱地区和湿润地区。由图5可知,干旱地区和湿润地区土壤呼吸对降水改变响应存在显著差异。在降水量增加同样的情形下,降水增加能够促进湿润地区和干旱地区土壤呼吸,分别提高10%($n=51, P<0.01$)和20%($n=130, P<0.001$)。很明显,降水增加对干旱区的土壤呼吸促进作用更明显;而在降水量减少相同的情况下,降水减少抑制了湿润区和干旱区的土壤呼吸,引起湿润区和干旱区的土壤呼吸分别下降了20%($n=142, P<0.001$)和20%($n=44, P<0.001$)。

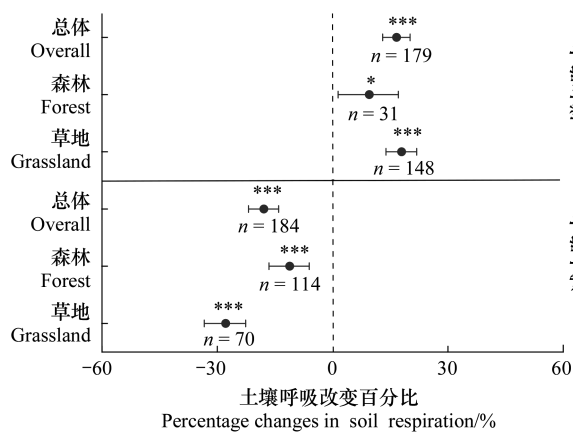


图4 降水改变对不同生态系统类型土壤呼吸影响

Fig.4 The impact of precipitation changes on soil respiration in different ecosystem types

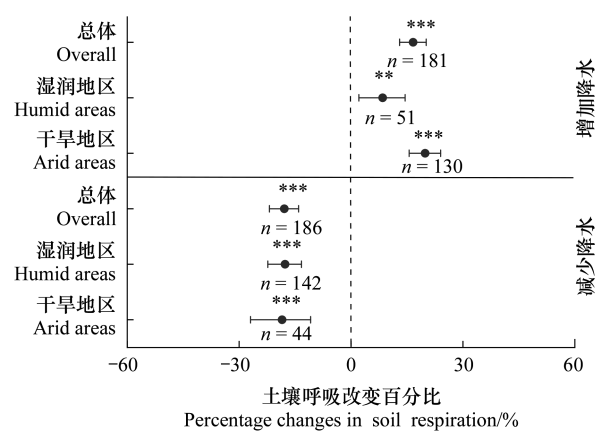


图5 降水改变对不同气候地区土壤呼吸影响

Fig.5 The impact of precipitation changes on soil respiration in different climate regions

2.5 不同降水强度对土壤呼吸的影响

本研究中降水改变强度分为轻度(<25%)、中度(25%—75%)、重度(>75%)三种类型。由图6可知,在同时增加降水的情况下,轻度增雨提高了10%土壤呼吸($n=63, P<0.01$);中度增雨提高了20%的土壤呼吸($n=87, P<0.001$);重度增雨提高了28%的土壤呼吸($n=31, P<0.001$)。土壤呼吸对中度增雨和重度增雨的响应显著性相同($P<0.001$),但重度增雨对土壤呼吸的促进作用更突出,即:重度增雨>中度增雨>轻度增雨。在降水减少相同的情形下,轻度减雨抑制了2%的土壤呼吸量($n=43, P>0.05$);中度减雨抑制了20%的土壤呼吸($n=108, P<0.001$);重度减雨抑制了33%的土壤呼吸($n=35, P<0.001$)。土壤呼吸对中度减雨和重度减雨均达到显著性水平($P<0.001$),但重度减雨对土壤呼吸的抑制作用更强,即:轻度减雨<中度减雨<重度减雨。综上,无论是降水增加还是减少,重度增减雨对土壤呼吸的改变均最大。

2.6 不同降水年限对土壤呼吸的影响

本研究的降水年限分为短期降水(≤ 1 年)、中期降水(2—3年)和长期降水(4—11年)3种类型。由图7可知,降水年限的长短对土壤呼吸响应存在差异。在降水增加相同量的情况下,短期增雨促进了10%的土壤呼吸($n=85, P<0.001$);中期增雨促进了20%的土壤呼吸($n=85, P<0.001$);长期增雨促进了29%的土壤呼吸($n=11, P<0.001$)。土壤呼吸对短期增雨、中期增雨和长期增雨显著性相同($P<0.001$)。但长期增雨对土壤呼吸的促进作用更加显著,即:长期增雨>中期增雨>短期增雨。在降水减少相同量的情景下,短期减雨和中

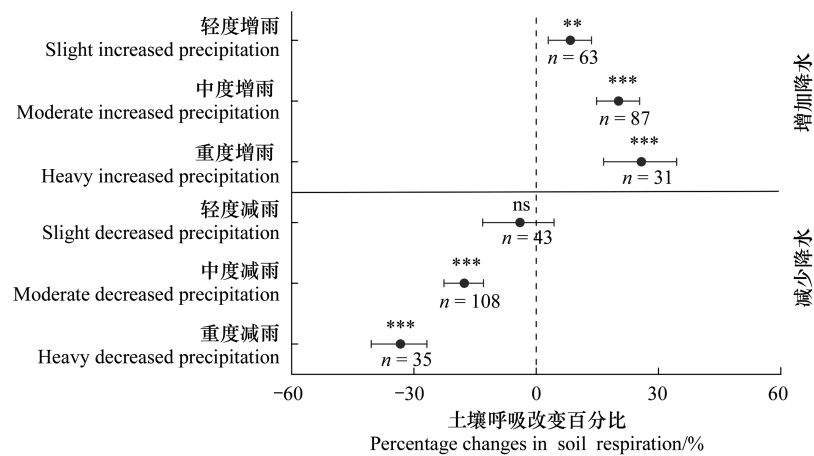


图6 不同降水改变强度对土壤呼吸影响

Fig.6 The impact of different precipitation intensity changes on soil respiration

期减雨都抑制了20%的土壤呼吸($P < 0.001$);而长期减雨抑制了21%的土壤呼吸($n = 8, P > 0.05$)。由此可见,轻度减雨、中度减雨和重度减雨对土壤呼吸的抑制作用并没有显著差异,但减少降水对短期减雨和中期减雨的显著性比较强,对长期减雨不明显。

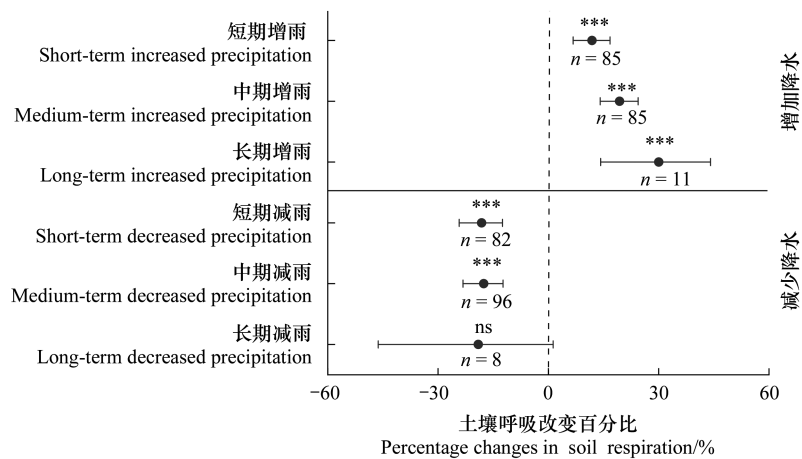


图7 不同降水年限对土壤呼吸影响

Fig.7 The impact of different precipitation years on soil respiration

2.7 降水年限改变和土壤呼吸关系的异质性检验

由表1可知,降水年限改变和土壤呼吸关系的组间平方和(SS)为183308.605,自由度(df)为8,均方(MS)为22913.576,组内平方和(SS)为4005803.988,自由度(df)为76,均方(MS)为52707.947。整体平方和为4189112.593,自由度(df)为84,检验统计量(F)为.435,显著性水平(P-value)为.897,能够看出显著性水平(P-value) > 0.05,可以认为方差(ANOVA)齐。方差齐则可以进行下一步的方差分析。

3 讨论

3.1 不同生态系统土壤呼吸对降水变化的响应

土壤呼吸不仅是全球碳循环的关键过程,还是陆地生态系统碳收支中最大的碳通量。近年来,关于陆地生态系统土壤呼吸对降水改变响应的相关研究已有大量报道^[6-8,15]。在生态系统中,草地和森林是两种极其

重要的植被类型,占全球陆地总面积的三分之二,两者的土壤呼吸对降水变化响应是否有所不同是当下研究热点^[17]。先前研究均表明,降水增加能够促进土壤呼吸,尤其是草地生态系统^[5,7,16]。这与本研究结论相一致,即在降水增加相同的条件下,草地生态系统土壤呼吸对降水改变的响应大于森林生态系统。这主要是由于草地生态系统较为干旱,增加降水可以显著提高水分有效性,促进植物根系和土壤微生物的活性^[20],从而提高土壤呼吸;与此同时,还能够促进草地植物对地下碳分配^[21]。而森林生态系统本身就具有良好的持水能力,土壤水分并不是其主要驱动因子,且森林中土壤湿度相对比较高,使得微生物和根系生物量受降水影响比较小^[22],降水增加只能轻微促进森林土壤呼吸且不显著。

表 1 降水改变年限和土壤呼吸关系的单因素方差分析

Table 1 One-way ANOVA analysis of the relationship between precipitation change years and soil respiration

方差分析 Analysis of Variance	平方和 Sum of squares	自由度 Degree of freedom	均方 Mean square	检验统计量 Formula test	显著性水平 Probability-value
组间 Inter group	183308.605	8	22913.576	0.435	0.897
组内 Inter class	4005803.988	76	52707.947		
总数 Total	4189112.593	84			

方差分析:ANOVA,平方和:SS,自由写:df,均方:MS,检验统计量:F,显著性水平:P-value

此外,本研究还发现,在降水减少相同的情形下,降水减少对森林生态系统土壤呼吸的抑制作用小于草地生态系统,这与 Luo 等研究结果相似^[23]。这主要归因于土壤质地的不同。森林的土壤质地较好,具有较强的持水能力,能够缓解适度减少降水对植物潜在负面影响^[24];而草地生态系统土壤质地比较粗,土壤持水能力比较差,而且土壤孔隙多,这导致土壤中原有水分快速淋溶或者蒸发,使得根系生物量减少,造成根系死亡率高和分解率低^[25],严重抑制土壤呼吸。整体来看,草地和森林两种生态系统对降水改变的响应呈现为非对称响应。这可能主要由于土壤水分、微生物和根系活动对降水减少的敏感性高于对降水增加的敏感性^[26-27]。

3.2 不同气候区域土壤呼吸对降水变化的响应

土壤呼吸对降水变化的响应不仅会受土壤本身的理化性质、土壤结构和植被类型的影响,还受气候区域类型影响^[28]。本研究结果显示,降水增加相同的情况下,干旱地区土壤呼吸对降水改变响应大于湿润地区,这与以往研究结果相一致^[29-30]。这主要是因为干旱地区,水分是影响植被生长的主要限制因子^[31],降水增加可以使土壤水分含量增多,提高植物和微生物活性,促进植物根系生长和凋落物的积累^[32],进而提升根系对土壤呼吸的贡献^[33]。相比于干旱地区,降水增加对湿润地区土壤呼吸促进作用并不突出,这是由于湿润地区本身水分比较充足,增加降水可以快速使其达到饱和状态,甚至水分过多会导致土壤透气性极差,降低氧气含量,从而抑制植物和微生物生长^[34]。此外,本研究还发现,与湿润地区相比,降水减少对干旱地区土壤呼吸的抑制作用并不显著,这可能是由于干旱地区植物和微生物长期受土壤水分的限制,已经产生一定的抵抗力和适应性^[35],其土壤微生物会采取休眠或部分死亡策略应对干旱胁迫^[36],进而导致干旱地区土壤呼吸对减少降水并不敏感^[37]。而湿润地区多为森林生态系统,先前长期生存在水分较为充足的环境下,减少降水会其无法短时间内适应环境,进而导致土壤微生物量降低,根系生物量或地下碳分配减少^[38],从而抑制住土壤呼吸。

3.3 不同降水强度对土壤呼吸的影响

本研究通过整合全球中低纬度的数据发现,不同强度的增雨都能促进土壤呼吸,即土壤呼吸与增雨强度表现为正相关关系,这与 Dong^[39]和 Wang^[40]的研究结论相同。但也有研究表明,轻度增雨并不能促进土壤呼吸^[41],这可能是由于轻度增雨仅轻微润湿了土壤表层,并没有渗透到深层土壤,并且由于蒸发作用,水分迅速流失,对植物根系和微生物呼吸速率影响较小^[42]。同时,增雨强度对土壤呼吸影响还受根系类型影响^[43]。一般来说,浅根植物根系靠近地表,对短期增雨能够快速做出响应,而深根植物需要较长时间通过根系将深层土壤水分重新分配到干燥的表层^[44],因此,对短期增雨不敏感。以往研究表明,中度增雨能够促进土壤根系生长^[45]和微生物活性^[46],进而提高土壤呼吸速率,这也与本研究结果相符。与之相反的是,有学者提出,重

度增雨会抑制土壤呼吸^[47],出现这种现象的原因可能是因为重度增雨会导致土壤水分过于饱和,使得土壤透气性较差、微生物代谢活动受阻并限制了 CO₂ 的传输^[48],进而削弱土壤呼吸。此外,本研究还发现,在减少降水中,轻度减雨对土壤呼吸并没有显著影响,这与 Fay 等研究结论相同^[49];而中度减雨和重度减雨对土壤呼吸抑制作用较为明显。轻度减雨对土壤呼吸速率影响较小是因为土壤呼吸对适度干旱已经产生了一定的适应性^[50];而中度减雨和重度减雨却会造成土壤含水量降低,过低的土壤含水量会引起可溶性底物无法扩散,进而阻碍植物生长和微生物活性,导致 CO₂ 排放量减少^[51],最终抑制土壤呼吸。

3.4 不同降水年限对土壤呼吸的影响

土壤呼吸对降水改变的响应与降水持续年限密切相关,且不同降水年限对土壤呼吸的响应存在较大差别^[52]。研究的整合分析结论得到了先前研究的支持,即:在同时增加降水的情况下,降水年限越长,其对土壤呼吸的促进作用越显著^[53–54]。这主要是因为增加降水年限可以持续提高植物生产力和微生物活性,从而加快碳吸收能力,使土壤呼吸始终保持上升状态^[55]。此外,本研究还发现在减少降水情形下,短期减雨和中期减雨均显著抑制土壤呼吸,而长期减雨对土壤呼吸影响很小,这与在西双版纳热带雨林连续进行多年减雨实验结果基本一致^[56]。这主要是由于以下几个方面的原因:首先,研究区域的土壤条件^[57]、植被类型^[58]和水热状况^[59]不同会导致实验结果存在显著差异。例如:张京磊通过模拟长期减少降水对暖温带锐齿栎林土壤呼吸的影响发现:长期减少降水能够增加栎林的自养呼吸^[60]。这是因为栎林是当地最优物种,其对水分胁迫具有很好的适应能力^[61]。其次,还有可能是因为土壤呼吸是由自养呼吸(根系活动)和异养呼吸(土壤有机质分解)^[38]组成,且这两者对长期减雨的响应并不一致,但在诸多研究中都没有对此进行明确的区分,进而造成不同的研究结果。此外,还有可能与研究区域土壤湿度较高有关,湿度较高的地区土壤呼吸对含水量变化不显著^[51],或者长期减雨对微生物的生理功能影响具有一定的滞后性^[62]。与之相反的是,一些研究结果表明:长期减雨会抑制土壤呼吸^[63–64]。出现此现象的原因主要归因于:长期减少降水会使土壤一直处于缺水状态,不仅限制了土壤水分和有机质的扩散和分解^[65],还会阻碍土壤 CO₂ 的传输以及严重影响植物地下部分和微生物生命活动^[66],从而抑制土壤呼吸。因此,未来全球气候变化背景下,应当加强土壤呼吸对减雨持续年限的响应研究,以便更加准确的预测土壤 CO₂ 的释放。

4 结论

本研究采用 Meta 分析方法,整合来自 Web of Science 英文数据库和中国知网文献数据库(CNKI)284 篇已发表的论文中的 367 组数据,分析了全球中低纬度地区土壤呼吸对降水改变的响应,获得以下结论:

1) 土壤呼吸对降水改变的响应呈现出非对称特征。降水增加能够促进土壤呼吸,而减少降水会抑制土壤呼吸。在降水变化量相同的情形下,降水增加引起的土壤呼吸增加量低于降水减少引起的土壤呼吸减少量。

2) 土壤呼吸对降水改变的响应在草地生态系统和森林生态系统中存在差异。草地土壤呼吸对降水改变的响应大于森林。降水量增加引起草地生态系统土壤呼吸提高 22%,比森林生态系统高 12%;而降水量的减少引起草地生态系统土壤呼吸减少 28%,比森林生态系统高 16%。

3) 相同降水条件下,干旱地区土壤呼吸对降水改变的响应小于湿润地区。对于不同降水强度,无论是增加降水还是减少降水,重度增减雨土壤呼吸皆改变最大。此外,在降水增加相同时,不同降水年限对土壤呼吸的影响表现为:长期增雨>中期增雨>短期增雨;但在降水减少相同时,不同降水年限对土壤呼吸的抑制作用并没有显著差异。

本研究结果存在两个局限性。一方面,以往研究主要集中在全球的中纬度和低纬度地区,高纬度地区的研究相对较少,从而导致我们收集的数据主要分布在中低纬度,结论也只能适用于中低纬度,并未能扩展到全球。然而,高纬度寒区土壤呼吸对降水(水分)的响应很可能不同于中低纬度地区。因此,在未来的研究中需要进一步研究高纬度寒区降水变化对土壤呼吸的影响。另一方面,由于先前研究主要集中在草地和森林生态

系统,因而本研究主要探讨了土壤呼吸对降水改变在这两个生态系统中的差异。但地球上除了草地生态系统和森林生态系统,还有湿地等其它生态系统,需要进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate Change 2022-Impacts, Adaptation and Vulnerability. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2023.
- [2] Chen H P, Sun J Q. Changes in climate extreme events in China associated with warming. *International Journal of Climatology*, 2015, 35(10): 2735-2751.
- [3] Heimann M, Reichstein M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 2008, 451(7176): 289-292.
- [4] Wilcox K R, Blair J M, Smith M D, Knapp A K. Does ecosystem sensitivity to precipitation at the site-level conform to regional-scale predictions? *Ecology*, 2016, 97(3): 561-568.
- [5] Niu F R, Chen J, Xiong P F, Wang Z, Zhang H, Xu B C. Responses of soil respiration to rainfall pulses in a natural grassland community on the semi-arid Loess Plateau of China. *CATENA*, 2019, 178: 199-208.
- [6] Wilcox K R, Shi Z, Gherardi L A, Lemoine N P, Koerner S E, Hoover D L, Bork E, Byrne K M, Cahill J Jr, Collins S L, Evans S, Gilgen A K, Holub P, Jiang L F, Knapp A K, LeCain D, Liang J Y, Garcia-Palacios P, Peñuelas J, Pockman W T, Smith M D, Sun S H, White S R, Yahdjian L, Zhu K, Luo Y Q. Asymmetric responses of primary productivity to precipitation extremes: a synthesis of grassland precipitation manipulation experiments. *Global Change Biology*, 2017, 23(10): 4376-4385.
- [7] Yang Z L, Wei Y Y, Fu G Y, Song H Q, Li G Y, Xiao R. Asymmetric effect of increased and decreased precipitation in different periods on soil and heterotrophic respiration in a semiarid grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 291: 108039.
- [8] Miao Y, Han H Y, Du Y, Zhang Q, Jiang L, Hui D F, Wan S Q. Nonlinear responses of soil respiration to precipitation changes in a semiarid temperate steppe. *Scientific Reports*, 2017, 7: 45782.
- [9] 赵东敏. 不同降水强度对黄土高原半干旱草地土壤呼吸和植被净初级生产力的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2016.
- [10] Estiarte M, Vicca S, Peñuelas J, Bahn M, Beier C, Emmett B A, Fay P A, Hanson P J, Hasibeder R, Kigel J, Kröel-Dulay G, Larsen K S, Lellei-Kovács E, Limousin J M, Ogaya R, Ourcival J M, Reinsch S, Sala O E, Schmidt I K, Sternberg M, Tielbörger K, Tietema A, Janssens I A. Few multiyear precipitation-reduction experiments find a shift in the productivity-precipitation relationship. *Global Change Biology*, 2016, 22(7): 2570-2581.
- [11] Wang Y D, Wang Z L, Wang H M, Guo C C, Bao W K. Rainfall pulse primarily drives litterfall respiration and its contribution to soil respiration in a young exotic pine plantation in subtropical China. *Canadian Journal of Forest Research*, 2012, 42(4): 657-666.
- [12] Nikitin D A, Semenov M V, Chernov T I, Ksenofontova N A, Zhelezova A D, Ivanova E A, Khitrov N B, Stepanov A L. Microbiological indicators of soil ecological functions: a review. *Eurasian Soil Science*, 2022, 55(2): 221-234.
- [13] Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A, Totterdell I J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408(6809): 184-187.
- [14] Liu L L, Wang X, Lajeunesse M J, Miao G F, Piao S L, Wan S Q, Wu Y X, Wang Z H, Yang S, Li P, Deng M F. A cross-biome synthesis of soil respiration and its determinants under simulated precipitation changes. *Global Change Biology*, 2016, 22(4): 1394-1405.
- [15] Wu Z T, Dijkstra P, Koch G W, Peñuelas J, Hungate B A. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 927-942.
- [16] Fiala K, Tüma I, Holub P. Effect of manipulated rainfall on root production and plant belowground dry mass of different grassland ecosystems. *Ecosystems*, 2009, 12(6): 906-914.
- [17] Du Y E, Wang Y P, Su F L, Jiang J, Wang C, Yu M X, Yan J H. The response of soil respiration to precipitation change is asymmetric and differs between grasslands and forests. *Global Change Biology*, 2020, 26(10): 6015-6024.
- [18] Wu F, Wang Y Q, Wang J T. Asymmetric responses of soil bacterial community and soil respiration to precipitation changes: a global meta-analysis. *Land Degradation & Development*, 2023, 34(7): 1887-1896.
- [19] 郭文章, 井长青, 王公鑫, 侯志雄, 赵苇康. 天山北坡荒漠草原土壤呼吸和生态系统呼吸对降水的响应. *草地学报*, 2021, 29(9): 2031-2039.
- [20] Liu W X, Zhang Z, Wan S Q. Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global Change Biology*, 2009, 15(1): 184-195.
- [21] Zak D R, Pregitzer K S, Curtis P S, Teeri J A, Fogel R, Randlett D L. Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil*, 1993, 151(1): 105-117.

- [22] Wang W, Chen W L, Wang S P. Forest soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components: global patterns and responses to temperature and precipitation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(8): 1236-1244.
- [23] Luo Y Q, Jiang L F, Niu S L, Zhou X H. Nonlinear responses of land ecosystems to variation in precipitation. *New Phytologist*, 2017, 214(1): 5-7.
- [24] 史作民, 程瑞梅, 刘世荣, 蒋有绪. 河南宝天曼化香林特征及物种多样性. *山地学报*, 2005, 23(3): 374-380.
- [25] Jensen K D, Beier C, Michelsen A, Emmett B A. Effects of experimental drought on microbial processes in two temperate heathlands at contrasting water conditions. *Applied Soil Ecology*, 2003, 24(2): 165-176.
- [26] Yang H J, Li Y, Wu M Y, Zhang Z, Li L H, Wan S Q. Plant community responses to nitrogen addition and increased precipitation: the importance of water availability and species traits. *Global Change Biology*, 2011, 17(9): 2936-2944.
- [27] Curiel Yuste J, Baldocchi D D, Gershenson A, Goldstein A, Misson L, Wong S. Microbial soil respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Global Change Biology*, 2007, 13(9): 2018-2035.
- [28] Vicca S, Bahn M, Estiarte M, van Loon E E, Vargas R, Alberti G, Ambus P, Arain M A, Beier C, Bentley L P, Borken W, Buchmann N, Collins S L, de Dato G, Dukes J S, Escobar C, Fay P, Guidolotti G, Hanson P J, Kahmen A, Kröel-Dulay G, Ladreiter-Knauss T, Larsen K S, Lellei-Kovacs E, Lebrija-Trejos E, Maestre F T, Marhan S, Marshall M, Meir P, Miao Y, Muhr J, Niklaus P A, Ogaya R, Peñuelas J, Poll C, Rustad L E, Savage K, Schindlbacher A, Schmidt I K, Smith A R, Sotta E D, Suseela V, Tietema A, van Gestel N, van Straaten O, Wan S, Weber U, Janssens I A. Can Current moisture responses predict soil CO₂ efflux under altered precipitation regimes? A synthesis of manipulation experiments. *Biogeosciences*, 2014, 11(11): 2991-3013.
- [29] Knapp A K, Smith M D. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 2001, 291(5503): 481-484.
- [30] Knapp A K, Ciais P, Smith M D. Reconciling inconsistencies in precipitation-productivity relationships: implications for climate change. *New Phytologist*, 2017, 214(1): 41-47.
- [31] Wildung R E, Garland T R, Buschbom R L. The interdependent effects of soil temperature and water content on soil respiration rate and plant root decomposition in arid grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1975, 7(6): 373-378.
- [32] Rango A, Tartowski S L, Laliberte A, Wainwright J, Parsons A. Islands of hydrologically enhanced biotic productivity in natural and managed arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 2006, 65(2): 235-252.
- [33] Campos X, Germino M J, de Graaff M A. Enhanced precipitation promotes decomposition and soil C stabilization in semiarid ecosystems, but seasonal timing of wetting matters. *Plant and Soil*, 2017, 416(1): 427-436.
- [34] Knapp A K, Beier C, Briske D D, Classen A T, Luo Y Q, Reichstein M, Smith M D, Smith S D, Bell J E, Fay P A, Heisler J L, Leavitt S W, Sherry R, Smith B, Weng E S. Consequences of more extreme precipitation regimes for terrestrial ecosystems. *BioScience*, 2008, 58(9): 811-821.
- [35] Susanne V. Drought, change and resilience in South Africa's arid and semi-arid rangelands. *South African Journal of Science*, 2009, 105(1/2): 29-33.
- [36] Xiang S R, Doyle A, Holden P A, Schimel J P. Drying and rewetting effects on C and N mineralization and microbial activity in surface and subsurface California grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(9): 2281-2289.
- [37] Davidson E A, Verchot L V, Cattáneo J H, Ackerman I L, Carvalho J E M. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 53-69.
- [38] 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.
- [39] Dong Y S, Qi Y C, Liu J Y, Geng Y B, Manfred D, Yang X H, Liu L X. Variation characteristics of soil respiration fluxes in four types of grassland communities under different precipitation intensity. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(6): 583-591.
- [40] Wang Y T, Xie Y Z, Rapson G, Ma H B, Jing L, Zhang Y, Zhang J, Li J P. Increased precipitation enhances soil respiration in a semi-arid grassland on the Loess Plateau, China. *PeerJ*, 2021, 9: e10729.
- [41] Jiang H, Deng Q, Zhou G, Hui D, Zhang D, Liu S, Chu G, Li J. Responses of soil respiration and its temperature/moisture sensitivity to precipitation in three subtropical forests in Southern China. *Biogeosciences*, 2013, 10(6): 3963-3982.
- [42] Xu Q, Liu S R, Wan X, Jiang C Q, Song X F, Wang J X. Effects of rainfall on soil moisture and water movement in a subalpine dark coniferous forest in southwestern China. *Hydrological Processes*, 2012, 26(25): 3800-3809.
- [43] 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.
- [44] Ogle K, Reynolds J F. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays. *Oecologia*, 2004, 141(2): 282-294.
- [45] Parton W, Morgan J, Smith D, Del Grosso S, Prihodko L, LeCain D, Kelly R, Lutz S. Impact of precipitation dynamics on net ecosystem

- productivity. *Global Change Biology*, 2012, 18(3): 915-927.
- [46] Inglima I, Alberti G, Bertolini T, Vaccari F P, Gioli B, Miglietta F, Cotrufo M F, Peressotti A. Precipitation pulses enhance respiration of Mediterranean ecosystems: the balance between organic and inorganic components of increased soil CO₂ efflux. *Global Change Biology*, 2009, 15(5): 1289-1301.
- [47] 赵慢. 土壤呼吸对极端降水响应的模拟研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [48] Fay P, Kaufman D M, Nippert J, Carlisle J, Harper C W. Changes in grassland ecosystem function due to extreme rainfall events: implications for responses to climate change. *Global Change Biology*, 2008, 14(7): 1600-1608.
- [49] Fay P A, Carlisle J D, Knapp A K, Blair J M, Collins S L. Altering rainfall timing and quantity in a mesic grassland ecosystem: design and performance of rainfall manipulation shelters. *Ecosystems*, 2000, 3(3): 308-319.
- [50] 杨青霄, 田大栓, 曾辉, 牛书丽. 降水格局改变背景下土壤呼吸变化的主要影响因素及其调控过程. *植物生态学报*, 2017, 41(12): 1239-1250.
- [51] Han G X, Sun B Y, Chu X J, Xing Q H, Song W M, Xia J Y. Precipitation events reduce soil respiration in a coastal wetland based on four-year continuous field measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 256/257: 292-303.
- [52] Morris Kendalynn A, Shoshanah H, Robert C, Pennington Stephanie C, Ben B. Soil respiration response to simulated precipitation change depends on ecosystem type and study duration. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2022, 127(11): e2022JG006887.
- [53] Yan L M, Chen S P, Xia J Y, Luo Y Q. Precipitation regime shift enhanced the rain pulse effect on soil respiration in a semi-arid steppe. *PLoS One*, 2014, 9(8): e104217.
- [54] Guan C, Zhang P, Zhao C M, Li X R. Effects of warming and rainfall pulses on soil respiration in a biological soil crust-dominated desert ecosystem. *Geoderma*, 2021, 381: 114683.
- [55] Zhang J J, Ru J Y, Song J A, Li H, Li X M, Ma Y F, Li Z, Hao Y F, Chi Z S, Hui D F, Wan S Q. Increased precipitation and nitrogen addition accelerate the temporal increase in soil respiration during 8-year old-field grassland succession. *Global Change Biology*, 2022, 28(12): 3944-3959.
- [56] Zhou L G, Liu Y T, Zhang Y P, Sha L Q, Song Q H, Zhou W J, Balasubramanian D, Palingamoorthy G, Gao J B, Lin Y X, Li J, Zhou R W, Zar Myo S T, Tang X H, Zhang J, Zhang P, Wang S S, Grace J. Soil respiration after six years of continuous drought stress in the tropical rainforest in Southwest China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 138: 107564.
- [57] Cable J M, Ogle K, Williams D G, Weltzin J F, Huxman T E. Soil texture drives responses of soil respiration to precipitation pulses in the Sonoran Desert: implications for climate change. *Ecosystems*, 2008, 11(6): 961-979.
- [58] Han G X, Xing Q H, Luo Y Q, Rafique R, Yu J B, Mikle N. Vegetation types alter soil respiration and its temperature sensitivity at the field scale in an estuary wetland. *PLoS One*, 2014, 9(3): e91182.
- [59] Zhao C Z, Wang Y J, Qiu Y, Xie Z K, Zhang Y B. Response of soil respiration to hydrothermal effects of gravel-sand mulch in arid regions of the Loess Plateau, China. *Soil and Tillage Research*, 2023, 231: 105733.
- [60] 张京磊. 模拟降水减少对暖温带锐齿栎林土壤呼吸的影响及其调控机制[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2021.
- [61] Luan J W, Liu S R, Zhu X L, Wang J X, Liu K. Roles of biotic and abiotic variables in determining spatial variation of soil respiration in secondary oak and planted pine forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 44(1): 143-150.
- [62] Wei H, Peng C, Yang B, et al. Contrasting soil bacterial community, diversity, and function in two forests in China. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1693.
- [63] Borken W, Savage K, Davidson E A, Trumbore S E. Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 177-193.
- [64] Metcalfe D B, Meir P, Aragão L E O C, Malhi Y, da Costa A C L, Braga A, Gonçalves P H L, de Athaydes J, de Almeida S S, Williams M. Factors controlling spatio-temporal variation in carbon dioxide efflux from surface litter, roots, and soil organic matter at four rain forest sites in the eastern Amazon. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2007, 112(G4): 3-8.
- [65] Ren C J, Chen J, Lu X J, Doughty R, Zhao F Z, Zhong Z K, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Responses of soil total microbial biomass and community compositions to rainfall reductions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 4-10.
- [66] Zhang X, Zhang Y P, Sha L Q, Wu C S, Tan Z H, Song Q H, Liu Y T, Dong L Y. Effects of continuous drought stress on soil respiration in a tropical rainforest in southwest China. *Plant and Soil*, 2015, 394(1): 343-353.