

土壤呼吸温度敏感性的影响因素和不确定性

杨庆朋^{1,2}, 徐明^{1,*}, 刘洪升¹, 王劲松³, 刘丽香^{1,2}, 迟永刚^{1,2}, 郑云普^{1,2}

(1. 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; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 郴州市苏仙区林业局, 湖南 郴州 432000)

摘要: 土壤呼吸是陆地生态系统碳循环的重要环节之一, 其对温度升高的敏感程度在很大程度上决定着全球气候变化与碳循环之间的反馈关系。为了深刻理解地下生态过程对气候变化的响应和适应, 综述了土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})的影响因子及其内在机制, 并分析了当前研究存在的不确定性。土壤生物、底物质量和底物供应显著调控着土壤呼吸的 Q_{10} 值, 但研究结论仍然有很大差异。温度和水分等环境因子则通过对土壤生物和底物的影响而作用于土壤呼吸的温度敏感性, 一般情况下, 随着温度的升高, 土壤呼吸的 Q_{10} 值下降; 水分过高或过低时 Q_{10} 值降低。从土壤温度测定深度、时空尺度、土壤呼吸不同组分温度敏感性差异、激发效应以及采用方法的不同等方面分析了温度敏感性研究存在的不确定性。并在此基础上, 提出了未来重点研究方向: (1) 土壤呼吸不同组分温度敏感性差异的机理; (2) 底物质量和底物供应对温度敏感性的交互影响; (3) 生物因子对土壤呼吸温度敏感性的影响。

关键词: 土壤呼吸; 温度敏感性; Q_{10} 值; 底物供应; 底物质量

Impact factors and uncertainties of the temperature sensitivity of soil respiration

YANG Qingpeng^{1,2}, XU Ming^{1,*}, LIU Hongsheng¹, WANG Jinsong³, LIU Lixiang^{1,2}, CHI Yonggang^{1,2}, ZHENG Yunpu^{1,2}

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

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

3 Forest Bureau of Suxian District, Hunan Chenzhou 432000, China

Abstract: Soil respiration is one of the most important components of the carbon cycle in terrestrial ecosystems, and its response to temperature change has dramatic effects on the feedback between terrestrial carbon cycle and global warming. Our understanding of the impact of environmental and biological factors on soil respiration has been enhanced greatly recently, however our knowledge on the temperature sensitivity of soil respiration is still very limited. Therefore it is critical to have deeper understanding of the factors that control the temperature sensitivity of soil respiration. In this paper we reviewed the recent studies about the temperature sensitivity of soil respiration. We found that soil organisms, substrate availability and quality had significant effects on the temperature sensitivity of soil respiration, but the results of most studies were incompatible. Activation energy theory suggests that the temperature sensitivity of soil respiration should increase with decreasing substrate quality. However, this hypothesis received dramatic challenge. Based on Michaelis-Menten function, theoretic and experimental results showed that substrate availability had a significant positive effect on temperature sensitivity. Consequently results from previous research indicated that the temperature sensitivity of resistant substrates may be greater than, equivalent to, or less than that of labile substrates. One can not explain the difference among various experiments without taking biological factors into consideration. For example, temperature change has great influence on root biomass, soil microbial population structure and biological diversity, which may alter the response of soil

基金项目: 国外杰出人才择优资助(088S0300S5); 国家自然科学基金项目(30770411)

收稿日期: 2010-03-24; 修订日期: 2010-05-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mingxu@igsrr.ac.cn

respiration to temperature change. Temperature sensitivity is high when root growth and temperature increasing occurred synchronously. Similarly it will be low when they occurred asynchronously. At ecosystem and regional scales, temperature and moisture were main factors affecting the temperature sensitivity of soil respiration, ie Q_{10} value negatively and positively related with temperature and moisture, respectively, except for too dry or too wet conditions.

In addition, we also compared the literatures and pointed out the sources of uncertainties. Because of the time lag and attenuation, the temperature sensitivity of soil respiration strongly depends on the temperature measuring depth. In order to reduce uncertainties, the effect of varying temperature measurement depth must be considered and most appropriate temperature measurement depth must be selected. Research scales should also be taken into consideration. Since soil respiration measured at various temporal and spatial scales reflect diverse processes, its temperature sensitivity was dominated by different factors. The responses of root respiration and microbial respiration to temperature change may be different, which is also a source of uncertainty. For example, some studies found root respiration was more temperature sensitive than microbial respiration when measured during the course of a year, and this high temperature sensitivity was controlled by substrate supply from photosynthesis, which means the proportion of root respiration to microbial respiration is one of the reasons causing higher variability. Rhizosphere priming effect can also obscure the temperature sensitivity of soil respiration. In fact, the rhizosphere priming effect is of key importance to our understanding of soil respiration, because it means that the total soil respiration is not a simple additive function of soil-derived and plant-derived respiration.

Finally, based on our thorough review, three priority areas on temperature sensitivity of soil respiration are proposed as follows: (1) the difference of the temperature sensitivity between root respiration and microbial respiration; (2) interaction effects between substrate quality and substrate availability on the temperature sensitivity; and (3) the influences of biotic factors (plant root and microbial structure) on temperature sensitivity of soil respiration.

Key Words: soil respiration; temperature sensitivity; Q_{10} ; substrate availability; substrate quality

土壤是陆地生态系统最大的碳库,土壤呼吸是将土壤中的有机碳以 CO_2 形式归还到大气的主要途径。由于土壤呼吸与温度之间的非线性关系,土壤碳库的任何细微变化都会对大气二氧化碳(CO_2)含量产生显著影响,因此土壤呼吸研究受到广泛关注^[1-4]。尽管土壤呼吸对陆地生态系统碳循环的重要性已经得到了广泛认可^[5-7],但仍有一些关键问题没有得到很好的解决,其中最具代表性的就是土壤呼吸的温度敏感性问题^[8-12]。土壤呼吸的温度敏感性在很大程度上决定着全球气候变化与碳循环之间的反馈关系。因此,对土壤呼吸温度敏感性的深刻理解不仅可以揭示地下生态过程对气候变化的响应和适应,还有助于改进全球碳循环模型。但是由于地下生态过程自身的复杂性,到目前为止有关土壤呼吸温度敏感性研究仍存在极大的不确定性。

通常情况下,土壤呼吸的温度敏感性用 Q_{10} 来表示,即温度每增加 10°C 土壤呼吸所增加的倍数。在早期的研究中人们认为 Q_{10} 是一个常数($Q_{10} = 2$),但现在发现这一结论是错误的^[13-14]。 Q_{10} 值不仅在时间和空间上存在着巨大的差异,而且随着地理位置和生态系统类型的改变而变化。文献中报道的土壤呼吸的温度敏感性,即 Q_{10} 值有着很大的变率,从不敏感(Q_{10} 接近或者小于 1)到极度敏感(Q_{10} 值大于 20)^[15-18],这与基于酶动力学的生物反应的典型温度敏感性(大约为 2)形成了鲜明的对比。Davidson^[10] 综述了土壤呼吸的温度敏感性及其与气候变化的反馈,指出土壤呼吸温度敏感性包括表观温度敏感性(各种因素对土壤呼吸温度响应的综合反映)和固有温度敏感性(仅仅由底物分子结构决定的温度敏感性),但遗憾的是目前大多数生态系统和陆地-大气耦合模型仍把 Q_{10} 当作一个常数,这必然会造成大气中 CO_2 浓度的高估或低估。为此,本文将在综述国内外关于土壤呼吸温度敏感性最新研究进展的基础上,明确影响土壤呼吸温度敏感性的主要因素和内在机理,揭示土壤呼吸温度敏感性研究中不确定性来源,展望未来研究方向和研究热点,为揭示地下生态过程对气候变化的响应和适应提供参考。

1 土壤呼吸温度敏感性的影响因素

土壤呼吸包括自养呼吸(根呼吸)和异养呼吸(土壤微生物呼吸)。实际上土壤呼吸产生的 CO_2 是土壤生物(包括植物根系、土壤微生物等)为满足自身生长繁殖以及正常代谢所需能量而产生的副产品,而这些能量的产生则主要来自于土壤生物对呼吸底物(包括来自叶片的光合产物、凋落物和土壤有机质等)的分解。通常,植物根系、土壤微生物的种类和数量决定了对能量的需求,而底物的类型和多少则决定了能量的供应能力。各种环境因子(如温度、水分)不仅影响土壤生物的群落结构和生物量而且还调控着底物的供应状况^[9],对土壤呼吸过程及其温度敏感性产生极其重要的影响。

1.1 土壤生物

土壤生物主要包括土壤微生物、植物根系以及土壤动物等,它们的生理特征、种群结构、群落组成及生物多样性等的变化都可能改变土壤呼吸对温度的响应。以前的研究表明,不同的微生物群落有着其特定的温度适应范围,例如高温时革兰氏阴性菌和真菌数量会降低而革兰氏阳性菌数量则会增加^[19],因此全球变暖造成的土壤微生物群落结构的改变可能会影响到土壤呼吸温度敏感性的变化。不同植物的根系对温度的响应也有所不同,有研究表明一些根系会对温度产生适应,而另一些则对温度变化极其敏感^[20],这必然会造成土壤呼吸温度敏感性的差异。此外土壤生物数量的变化也会影响土壤呼吸的温度敏感性。一般而言,土壤生物数量增加与温度变化一致时会加大温度敏感性。例如 Hanson 等^[21]对橡树林的研究发现,土壤微生物和植物根系的维持呼吸的 Q_{10} 值为 2.5,并认为植物根系的生长会影响到整个土壤呼吸的温度敏感性。Boone 等^[22]的研究发现根呼吸的 Q_{10} 值是 4.6,而土壤微生物呼吸的 Q_{10} 值仅为 2.5,他认为根呼吸如此大的 Q_{10} 值是根生物量的季节性变化和现存根量对温度变化共同响应的结果。当温度变化和土壤生物数量变化不一致时,温度敏感性会降低。有研究表明高温引起的干旱抑制了根系的生长,造成根生物量的急剧减少,此时土壤呼吸受到影响, Q_{10} 值明显下降^[23]。

1.2 底物

土壤呼吸过程中产生的 CO_2 主要来自于呼吸底物的分解,因此底物质量和底物供应会显著影响土壤呼吸及其温度敏感性。目前,关于底物质量对温度敏感性的影响还没形成统一的结论,而底物供应对温度敏感性的影响也刚开始受关注。

1.2.1 底物质量

依据热力学原理,分子结构越复杂的底物,即越难以分解的有机物,具有的活化能就越高,对温度的敏感性也越大^[10,24]。但是目前研究得到的结论或者与之一致^[25-27],或者与之不同^[28-34],总之关于底物质量对 Q_{10} 值的影响目前仍无定论。研究底物质量对土壤呼吸温度敏感性的影响的主要难点是如何准确区分底物质量,因为底物质量和底物供应可能共同作用造成结论的偏差^[35]。

许多研究通过比较实验初期和后期(室内培养实验和野外增温实验)的温度敏感性的差异来说明底物质量对 Q_{10} 值的影响,其基本假设是培养初期底物质量较高,而培养后期底物质量较低。比如 Mellio 等^[32]对北美硬木林的增温实验发现,在 10a 增温中的后 4a,增温对土壤呼吸的刺激效应急剧下降,从而得出了易分解碳库的温度敏感性较高,而难分解的碳库对温度不敏感的结论。Fang 等^[28]在不同温度下进行 108d 的室内培养,发现培养初期和培养后期土壤呼吸的 Q_{10} 差异不大,从而得出了易分解碳库和难分解碳库有着相似温度敏感性的结论。事实上,对于室内的短期培养和野外增温实验,土壤质量可能并没有发生实质的改变而影响到温度敏感性,其中底物供应起着一定的混淆作用。

一些研究采用基础呼吸,即在一定温度下的土壤呼吸来表征底物质量。例如 Fierer 等^[26]在室内控制条件下采用外加有机质的方法发现,培育期内随着基础呼吸速率的逐步下降,凋落物分解的 Q_{10} 越来越高。Mikan 等^[36]对阿拉斯加解冻土壤的研究也表明,两者之间呈明显的负相关关系。尽管如此,但基础呼吸速率是否可以作为底物质量的指标并无定论,因为基础呼吸是土壤各种特性的综合反映,不仅包括土壤有机质,还包括土壤养分状况以及与之紧密相关的微生物群落和微生物活性等^[21],而且基础呼吸本身和 Q_{10} 并不相互独

立^[9] ,因此他们所采用的方法受到诸多质疑^[8]。

也有学者培养不同层次的土壤来研究温度敏感性 ,其基本假设是形成时间较晚的表层土壤比形成时间较早的深层土壤的底物质量要高。例如 Fierer 等^[37]对表层土壤和次表层土壤的室内培养实验发现 ,次表层土壤呼吸的温度敏感性($Q_{10} = 3.9$)显著大于表层的温度敏感性($Q_{10} = 3.0$) ,其可能的原因是次表层土壤的质量低于表层土壤的质量。Karhu 等^[35]也同样证实了随着土壤深度的增加 ,底物质量下降而土壤呼吸的 Q_{10} 值增加。但是 Fang 等^[28]培养不同层次的森林矿质土壤 ,却未发现土壤呼吸的 Q_{10} 存在显著差异。研究结果的不一致可能是以下原因造成的:(1) 不同层次土壤质量的差异不同;(2) 深层次土壤更易受底物供应的限制从而混淆了底物质量对温度敏感性的影响。

也有学者采用物理或化学方法分离不同质量的有机质。例如 Leifeld 等^[25]用物理(过 $63\mu\text{m}$ 筛)和化学(用盐酸酸解)的方法将土样区分为 $\geq 63\mu\text{m}$, $< 63\mu\text{m}$ 和 $< 63\mu\text{m}$ 且不溶于酸三部分 ,发现最难分解的有机质($< 63\mu\text{m}$ 且不溶于酸)具有最高的温度敏感性 ,而且 Q_{10} 值和 CO_2 的产生呈负相关。虽然用物理和化学手段区分有机质质量得到的结论与基于热力学原理得到的结论一致 ,但是该方法对土壤的破坏比较大 ,并不能很好的代表实际土壤呼吸的温度敏感性。

碳同位素提供了一个非破坏性方法 ,但是采用该方法 ,得到的结论也不尽相同。Vanhala 等^[38]从农田(5a 前谷子被玉米取代)采集土壤样品 ,培养后发现土壤呼吸的 Q_{10} 值为 3.4—3.6 ,其中来自于玉米的易分解碳的 Q_{10} 为 2.4—2.9 ,而来自于谷子的难分解碳为 3.6。同样 ,热带森林转变为菠萝园以后 ,Waldrop 和 Firestone^[39]研究发现高温时土壤呼吸中包括更多的难分解碳。此外 ,Bol 等^[40]和 Biasi 等^[19]的研究也得到了类似的结论 ,这些研究都表明气候变暖会加速土壤中难分解碳的分解。但是 Conen 等^[29]的与之类似的实验并没有发现易分解碳和难分解碳的温度敏感性的差别。

采用模型模拟的方法得出的结果也不相同。例如 ,Liski 等^[41]采用土壤有机碳周转和净初级生产力结合起来的模型研究发现 ,相比于易分解的凋落物而言 ,土壤有机质的温度敏感性更低。而 Knorr 等^[5]用三库模型拟合室内培养实验数据 ,假定不同碳库有着相同的基础呼吸和不同的活化能 ,模拟结果发现难分解碳比易分解碳具有更高的温度敏感性。但是他的结论也被质疑 ,Fang 等^[42]认为其不同碳库有着相同的基础呼吸的假设是不成立的 ,假设基础呼吸随着不同碳库变化 ,则会发现难分解碳和易分解碳有着相似的温度敏感性。模型模拟得出的结论存在如此大的差异的潜在原因是模型的基本假设不同 ,因此采用更为合理、可信的假设是必须的。

1.2.2 底物供应

底物的供应能力会随温度的改变而变化 ,因此底物供应会影响土壤呼吸的温度敏感性。底物供应不足时 ,土壤呼吸会受到明显抑制。根据 Michaelis-Menten 方程 $R = V_{\text{max}} \times C / (K_m + C)$,当底物供应不足时 ,即底物的浓度(C)和米氏常数(K_m)相当时 ,酶最大反应速率(V_{max})和 K_m 的温度敏感性相互抵消 ,从而降低了整个反应的温度敏感性;而当 C 不受限制时 ,即 C 远大于 K_m 时 , K_m 所起作用微乎其微 ,此时反应的温度敏感性主要取决于 V_{max} 的温度敏感性^[9,43]。野外试验 ,室内培养实验以及模型模拟都证实了底物供应对土壤呼吸温度敏感性的影响。

自然状态下 ,底物的供应能力常伴随着温度的改变而变化 ,因此会影响土壤呼吸的温度敏感性。例如 Yuste 等^[44]发现落叶硬木林的季节 Q_{10} 值大于临近的常绿林 ,认为主要原因是前者地下碳分配(即底物供应)的季节变化率高与后者。当温度敏感性依据两个月的间隔来计算时 ,硬木林和针叶林有着几乎一致的 Q_{10} 值 ,但是当全年数据联合起来分析时 ,硬木林则表现出更大的 Q_{10} 值 ,表明在相同的温度变化范围内 ,底物供应的季节变化越大 ,土壤呼吸的季节温度敏感性就越大。

室内试验也证实了底物供应与土壤呼吸温度敏感性紧密相关。比如 Gershenson 等^[43]最近的研究表明提高底物的供应能力 ,土壤呼吸的 Q_{10} 值明显增加 ,这和 Michaelis-Menten 方程的机理解释是一致的。此外他还发现提高底物的供应能力后 , Q_{10} 值的增加幅度和土壤固有的底物供应能力呈反比 ,表明土壤固有的底物供应

能力越强,其表现温度敏感性越接近其固有温度敏感性。Karhu 等^[35]的研究也发现了这一现象,在其 495d 的培养实验中发现,与前期土壤呼吸的 Q_{10} 值相比,培养后期的 Q_{10} 值显著下降,而且下降的幅度与土壤固有的底物供应能力呈反比。

不仅野外试验和室内培养证实了这一现象,模型模拟也发现底物供应会混淆土壤呼吸的温度敏感性。Gu 等^[45]使用多库土壤碳模型,研究发现当底物供应与温度变化一致时,土壤呼吸的温度敏感性会加大。事实上该温度敏感性不仅反映了固有温度敏感性还反映了底物供应的变化。因此不区分底物供应对土壤呼吸温度敏感性的影响,就会对土壤呼吸固有温度敏感性的估计造成偏差。当温度与底物供应变化一致时,土壤呼吸温度敏感性被高估,当温度与底物供应变化不一致时,土壤呼吸温度敏感性则被低估。

1.3 环境因子

温度和水分是影响土壤呼吸及其温度敏感性的最主要的环境因子,两者都可以通过直接和间接作用影响土壤呼吸的温度敏感性。

1.3.1 温度

温度会显著影响酶的活性。低温时,酶的活性受到限制,随着温度的增加活性增强,当超过最适温度后,酶活性急剧下降,甚至降解。由于根呼吸和土壤微生物呼吸都需要酶的参与,因此温度会影响到土壤呼吸及其温度敏感性。许多实验表明土壤呼吸的温度敏感性随温度的增加而下降,这可以用 Arrhenius 方程来解释。Arrhenius 方程表明反应要进行需要一个“推力”,即活化能。随着温度的增加,会有越来越多的分子达到或超过了自身的活化能,反应会加快,但是达到活化能的分子增加的速率会随着温度的增加而相对减少^[10],表现在实验中就是 Q_{10} 值随着温度的升高而降低。此外温度也可以直接影响植物根系的生长和微生物的增殖,这进一步加大了温度对土壤呼吸温度敏感性影响的复杂性。温度不仅可以直接影响酶的活性和土壤生物,而且可以通过间接的途径即底物供应对土壤呼吸温度敏感性产生影响。温度通过底物供应作用于温度敏感性可用 Michaelis-Menten 方程来解释,由于 K_m 具有温度敏感性,所以温度升高时 K_m 变大,其起的相对作用变大,此时整个反应的温度敏感性就变小;反之,温度降低时,此时整个反应的温度敏感性则变大^[43]。此外温度也可以通过影响水分而作用于底物供应,从而对温度敏感性产生影响,同样可以用 Michaelis-Menten 方程来解释。野外实验,室内培养以及整合分析等都发现了温度对土壤呼吸的温度敏感性的影响。

一些野外实验发现冬季 Q_{10} 值高,而夏季 Q_{10} 值低^[16-17, 46]。例如 Xu 和 Qi^[16]使用箱式法测定土壤呼吸,研究发现土壤呼吸的 Q_{10} 值从 1.05 到 2.29 变化,温度敏感性表现为夏季低冬季高,即与土壤温度呈显著负相关。最近的对不同土地利用类型下土壤呼吸的研究也发现这一现象,月际 Q_{10} 值呈现明显的季节变化,森林从 1.25 到 3.23 变化,草地从 1.35 到 3.48 变动,农田从 1.21 到 3.68 变动,均表现为夏季低而冬季高^[46]。野外实验发现的 Q_{10} 值随温度升高而降低是温度通过直接和间接途径共同作用的结果,尤其是通过影响底物供应的间接途径。

许多室内实验发现在土壤水分不受限制的情况下,土壤呼吸的温度敏感性随着温度的增加而下降,这主要是温度的直接作用造成的。比如 Leifeld 等^[25]对采集自农田和草地的土壤样品在不同温度下连续培养发现,在 25—35℃ 时 Q_{10} 值为 2.8,而在 15—25℃ 时 Q_{10} 值为 5.2。有学者沿欧洲大陆气候样带取 7 个欧洲赤松林下土壤腐殖质样品,在同一水分条件不同温度下进行 14 周室内培养,发现在 10—15℃,土壤呼吸的 Q_{10} 超过 5,但在 25℃ 附近 Q_{10} 约为 1^[47]。Karhu^[35], Xiang 和 Freeman^[48]的室内培养实验也证实了高温时温度敏感性下降。尽管如此,也有研究发现土壤呼吸的温度敏感性随着温度的增加而增加。比如 Klimek^[49]室内培养发现温度与土壤呼吸的温度敏感性成正比。

已发表的整合分析数据也发现土壤呼吸的温度敏感性随着温度的升高而降低。比如 Kirschbaum^[50]通过整合室内培养实验得出,在低温条件下,土壤异养呼吸的 Q_{10} 值要比高温条件下土壤异养呼吸的 Q_{10} 值高,并提出一个 Q_{10} 值与温度的经验方程 $Q_{10} = \exp [2415 / (t + 32)^2]$ ^[50-51]。Chen 和 Tian^[52]通过对寒温带、温带、亚热带和热带 38 个地点的土壤呼吸数据进行整合分析,结果表明 3 个温度带的 Q_{10} 值均随着土壤温度的升高

而降低,而且寒温带土壤的 Q_{10} 随温度升高而下降的速度要比温带、亚热带和热带土壤快。Peng 等^[53]、Zheng 等^[54] 对中国不同生态系统的土壤呼吸研究进行整合分析也得到了类似的结论。

1.3.2 水分

与温度类似,水分也会通过直接和间接的途径影响土壤呼吸及其温度敏感性。在极端干旱条件下,植物气孔关闭,树叶脱落,根系死亡,微生物进入休眠期或者形成孢子以适应干旱条件,这些情况都会导致呼吸的降低进而影响土壤呼吸对温度的敏感程度。但大多数情况下,水分会通过对基质扩散的影响而作用于土壤呼吸温度敏感性。微生物产生的胞外酶以及利用的有机物的扩散都需要在液相中进行,因此当含水量低时,会降低胞外酶和呼吸底物的扩散以及微生物的移动,从而降低了微生物与呼吸底物的接触机会,最终影响到土壤呼吸及其对温度的响应。在干旱时期所观察到的土壤呼吸温度敏感性较低^[23, 55-56] 多是由于土壤水膜变薄限制了胞外酶和底物的扩散。而在水分条件较适宜时由于可溶性物质的扩散并不受土壤水分的限制,相反温度还加快了物质扩散,因此土壤呼吸的温度敏感性就较高^[57]。但是当土壤含水量过高时,土壤的大空隙则会充满水,此时氧气的扩散受到限制,根据 Michaelis-Menten 方程,土壤呼吸的温度敏感性也会下降。

多数野外研究表明土壤呼吸的 Q_{10} 具有一定的水分依赖性,但是不同生态系统中水分对 Q_{10} 值的影响方向和程度又有很大的差别。一般而言,土壤干旱会降低土壤呼吸的温度敏感性,一定范围内随着土壤含水量的增加,土壤呼吸对温度的敏感性增加^[11, 17, 55-58]。例如, Jassal 等^[55] 对冷杉林的研究发现,当 4cm 深的土壤含水量低于 $0.11\text{m}^3\text{m}^{-3}$ 时,土壤呼吸和温度解耦,导致 Q_{10} 值明显低于 2。McCulley 等^[57] 的研究表明,灌溉显著增加了土壤呼吸的温度敏感性。但是当土壤含水量超过某个阈值,土壤呼吸的温度敏感性反而会降低。比如在中国东北森林生态系统的研究就发现土壤水分过高降低了土壤呼吸的温度敏感性^[59]。

室内培养实验也发现了水分对 Q_{10} 的影响。多数研究表明土壤含水量适宜时温度敏感性最高,而土壤含水量较低和较高时温度敏感性下降^[60-62]。例如, Bowden 等^[62] 在室内对温带混交硬木林地上凋落物和矿质土壤进行培养发现在温度 5—25℃,田间持水量 20%—100% 时,凋落物呼吸和矿质土壤呼吸的 Q_{10} 值在高水分和低水分时较低。但也有学者发现水分对 Q_{10} 影响不大。例如 Klimek 等^[49] 在田间持水量 15%、50% 和 100% 3 个不同水分水平下培养土壤,研究发现水分低和水分高时都显著抑制了土壤呼吸,但是对土壤呼吸温度敏感性的影响并不显著。另外,高纬地区土壤呼吸的 Q_{10} 值远远偏离了基于酶动力学的 Q_{10} 值, Oquist 等^[63] 对采集自北方森林以及泥炭生态系统的土样进行室内培养发现,冰冻造成液态水的利用性下降是 Q_{10} 值偏离的主要原因。

2 温度敏感性的其它不确定性

土壤呼吸温度敏感性研究的不确定性不仅在于其复杂的影响因素和各因素间的交互作用,还在于其它一些因子,包括土壤温度的测定深度、时空尺度、不同组分温度敏感性的差异以及研究方法的不同等。

2.1 土壤温度测定深度

通常情况下,尤其是野外实验,一般通过测定的地表 CO_2 通量和某一特定深度的土壤温度来拟合土壤呼吸温度敏感性。而土壤温度的变化幅度和滞后于气温的时间都随着土壤深度而变化,这必然会造成温度敏感性的极大变率,甚至有研究发现 Q_{10} 值能高达 798.7^[15]。尽管 Lloyd 和 Taylor^[13]、Davidson 等^[64] 在 20 世纪 90 年代就提及了土壤温度测定点的深度可能对温度敏感性造成一定的影响,但是并没有具体量化。近几年虽然一些学者对相关问题给予了一定的关注,但是还存在极大的不确定性。几乎所有的相关研究^[15-16, 58-59, 65-68] 都发现土壤呼吸温度敏感性随着深度的增加而增加,但是大量的野外实验测定土壤温度的深度不尽相同,这就给不同样点间土壤呼吸温度敏感性的比较和大尺度模型模拟带来一定的偏差。因此使用温度作为一个独立变量来预测土壤呼吸时,为了减小误差,寻求一个合适的温度测量点是一个大的挑战。Pavelka 等^[15] 指出,对草地生态系统来说,最适合的温度测量点是表层温度,因为土壤表层温度和土壤呼吸之间有着最好的回归系数,而 Gaumont-Guay 等^[58] 则建议土壤呼吸对土壤温度的响应曲线有着最少的滞后时的土壤温度测定深度为最佳深度。

2.2 时空尺度

时空尺度的不同会给土壤呼吸温度敏感性的比较带来一定的困难。由于不同的时空尺度所代表的地下过程并非完全相同,因此在用模型模拟未来气候变化时要依据不同的研究目的采用相应的时空尺度,以减少不确定性。通常情况下,季节尺度上得出的 Q_{10} 值不仅是温度对酶活性控制的体现,也是对根的生长动态和微生物群落变化的体现。此外,其它变量比如土壤含水量和底物供应在季节尺度上也潜在的影响着土壤呼吸及其温度敏感性^[58]。相反在短的时间尺度上,比如日时间尺度,植物根系的生长和微生物群落几乎没有什么变化,土壤含水量的变化也比较小,因此日时间尺度和季节时间尺度所得到的 Q_{10} 值反映的是不同的地下生态过程对温度的响应。所以在比较温度敏感性或者利用 Q_{10} 值估算碳收支时必须注意尺度问题。比如当长时间尺度的 Q_{10} 值与短时间尺度的 Q_{10} 值差异比较大时^[17,58],利用长时间尺度拟合出的 Q_{10} 值来模拟短时间尺度的土壤通量,显然会造成很大的误差。

在不同的空间尺度上,影响土壤呼吸及其温度敏感性的主导因子也有所不同。例如在景观尺度上 Craine 等^[69] 研究发现土壤微生物呼吸的温度敏感性与底物质量和 pH 值紧密相关,在大陆尺度上, Fierer 等^[70] 也发现了温度敏感性和底物质量的关系。但是,到目前为止大部分的土壤呼吸研究还局限在样地尺度上,尽管从一些整合分析研究中可以得到一些大尺度上关于土壤呼吸温度敏感性的信息,但是采用方法不同,测定过程的差异等会带来一定的不确定性。大尺度土壤呼吸温度敏感性的研究还相对较少,还存在很大的不确定性,需要深入研究。

2.3 呼吸组分间的差异和激发效应的影响

土壤呼吸包括根呼吸和微生物呼吸,而根呼吸和微生物呼吸本身具有不同的温度敏感性,因此土壤呼吸中根呼吸和微生物呼吸比例的差异也是产生不确定性的原因之一。比如 Boone 通过对温带森林土壤呼吸(有根和无根)的研究,发现相比于土壤微生物呼吸和凋落物分解,根呼吸对温度更加敏感^[22]。在桦树和石楠^[71]、云杉林^[72]和混交林^[73]中相似的结果也被观测到,甚至有研究发现根呼吸 Q_{10} 值接近土壤微生物呼吸 Q_{10} 的两倍^[74]。尽管如此,有学者认为在这些研究中植物物候的变化和光合作用的底物供应可能被忽略,从而导致了根呼吸温度敏感性的高估^[9,75]。也有研究发现土壤微生物呼吸的温度敏感性要高于根呼吸。Hartley^[76]对农田生态系统的研究发现,根呼吸对整个地下土壤呼吸的贡献比例和土壤呼吸 Q_{10} 值之间呈负相关,即土壤微生物呼吸比根呼吸对升温更敏感。

根呼吸和土壤微生物呼吸并不能截然分开,根的分泌物会影响到根际微生物呼吸,从而产生激发效应^[77-78]。激发效应也会对土壤呼吸温度敏感性产生影响,这进一步加大了温度敏感性研究的复杂性和不确定性。例如 Bader 等^[79]的温室盆栽实验表明,在一年的实验时段里,激发效应有正有负,方向随研究时段变化,在没栽棉白杨的对照实验中,土壤呼吸对温度变化十分敏感,而由于根际激发效应的强烈影响,在栽有棉白杨的处理实验中,土壤呼吸对温度变化并不敏感。

2.4 实验方法的不同和解释的不同

不同的研究方法会对结果造成一定的偏差,在一定程度上导致了结果的不确定性。比如室内培养中采用平行培养和连续培养其结果是不同的。目前研究土壤呼吸温度敏感性的室内培养方法有两种,即平行培养^[40]与连续培养^[28]。Leifeld 等^[25]对同样的样品进行平行培养和连续培养,发现平行培养显著低估了土壤呼吸的温度敏感性,其主要原因是随着培养时间的延长,在特定温度下土壤产生的 CO_2 不同,这会对温度敏感性的评估造成偏差。而连续培养的方法不仅避免了由于有着不同的分解速率而造成的样品质量不同带来的偏差,而且避免了微生物群落对特定温度产生适应所造成的偏差^[80]。

类似的实验结果对其不同的解释可以得到截然不同的结论,这进一步加大了温度敏感性研究的不确定性。比如 Fang^[28]和 Leifeld^[25]所做连续培养实验类似,都发现培养初期(底物质量较高)和培养后期(底物质量较低)土壤异养呼吸的 Q_{10} 差异不大,但 Fang^[28]等得出了易分解碳库和难分解碳库有着相似的温度敏感性的结论,而 Leifeld^[25]等认为在该培养时段里土壤呼吸可能来自同一碳库,即土壤质量并没有发生实质变化。

因此采用室内短期培养的方法来研究底物质量与土壤呼吸温度敏感性关系时应当慎重。

3 研究展望

鉴于土壤呼吸温度敏感性在气候变化和全球碳循环研究中的重要意义以及当前研究所存在的不确定性,未来迫切需要开展以下研究。

(1) 土壤呼吸不同组分温度敏感性差异的机理: 根呼吸和微生物呼吸是土壤呼吸的重要组成成分, 其在全球碳循环研究中起着极其重要的作用。根呼吸和土壤微生物呼吸对温度的敏感性是否相同目前仍无定论, 激发效应使得这一问题更加复杂, 有关过程和机理仍不清楚, 需要进一步深入研究。

(2) 底物质量和底物供应对温度敏感性的影响: 底物质量对土壤呼吸的温度敏感性的影响是目前研究的热点, 但到目前为止仍没有一致的结论。原因之一是底物质量的定义和区分, 其次是无法区分底物质量和供应间的影响及其交互作用。未来有关温度敏感性的研究要想取得实质性的进展, 必须先克服了这两个问题。

(3) 生物因子对土壤呼吸温度敏感性的影响: 目前土壤呼吸温度敏感性的研究多集中在底物以及环境因子上, 对生物因素关注较少。作为 CO₂ 产生的主体, 生物对温度敏感性的影响起着举足轻重的作用。在未来全球变暖的背景下, 各种生态系统的结构和土壤微生物的种群等会做出相应的变化, 它们是否会对温度升高产生适应以及是否会对土壤呼吸温度敏感性产生影响, 这些都是亟待解决的问题。

致谢: 中国科学院地理科学与资源研究所张扬建研究员和黄枚副研究员对本文写作给予帮助, 特此致谢。

References:

- [1] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 1992, 44(2): 81-99.
- [2] Fang J Y, Wang W. Soil respiration as a key belowground process: issues and perspectives. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(3): 345-347.
- [3] Han G X, Zhou G S. Review of spatial and temporal variations of soil respiration and driving mechanisms. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(1): 197-205.
- [4] Chen Q S, Li L H, Han X G, Dong Y S, Wang Z P, Xiong X G, Yan Z D. Acclimatization of soil respiration to warming. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2649-2655.
- [5] Knorr W, Prentice I C, House J I, Holland E A. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature*, 2005, 433(7023): 298-301.
- [6] 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.
- [7] Wang W, Wang T, Peng S S, Fang J Y. Review of winter CO₂ efflux from soils: a key process of CO₂ exchange between soil and atmosphere. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(3): 394-402.
- [8] Liu H S, Liu H J, Wang Z P, Xu M, Han X G, Li L H. The temperature sensitivity of soil respiration. *Progress in Geography*, 2008, 27(4): 51-60.
- [9] Davidson E A, Janssens I A, Luo Y Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10} . *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 154-164.
- [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] Reichstein M, Subke J A, Angeli A C, Tenhunen J D. Does the temperature sensitivity of decomposition of soil organic matter depend upon water content, soil horizon, or incubation time?. *Global Change Biology*, 2005, 11(10): 1754-1767.
- [12] von Lützow M, Kögel-Knabner I. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition-what do we know?. *Biology and Fertility of Soils*, 2009, 46(1): 1-15.
- [13] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8(3): 315-323.
- [14] Atkin O K, Tjoelker M G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, 2003, 8(7): 343-351.
- [15] Pavelka M, Acosta M, Marek M V, Kutsch W, Janous D. Dependence of the Q_{10} values on the depth of the soil temperature measuring point. *Plant and Soil*, 2007, 292(1/2): 171-179.
- [16] Xu M, Qi Y. Spatial and seasonal variations of Q_{10} determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 2001, 15(3): 687-696.

- [17] 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.
- [18] Zhou T , Shi P J , Hui D F , Luo Y Q. Global pattern of temperature sensitivity of soil heterotrophic respiration (Q_{10}) and its implications for carbon-climate feedback. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* ,2009 ,114: G02016 ,doi: 10. 1029/2008JG000850.
- [19] Biasi C , Rusalimova O , Meyer H , Kaiser C , Wanek W , Barsukov P , Junger H , Richter A. Temperature-dependent shift from labile to recalcitrant carbon sources of arctic heterotrophs. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* ,2005 ,19(11) : 1401-1408.
- [20] Loveys B R , Atkinson L J , Sherlock D J , Roberts R L , Fitter AH , Atkin O K. Thermal acclimation of leaf and root respiration: an investigation comparing inherently fast-and slow-growing plant species. *Global Change Biology* ,2003 ,9(6) : 895-910.
- [21] Hanson P J , O'Neill E G , Chambers M L S , Riggs J S , Joslin J D , Wolfe M H , Wullschlegler S D. Soil respiration and litter decomposition// Hanson P J , Wullschlegler S D , eds. *North American Temperate Deciduous Forest Responses to Changing Precipitation Regimes*. New York: Springer-Verlag ,2003: 163-189.
- [22] Boone R D , Nadelhoffer K J , Canary J D , Kaye J P. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature* ,1998 ,396(6711) : 570-572.
- [23] Nikolova P S , Raspe S , Andersen C P , Maimiero R , Blaschke H , Matyssek R , Häberle K H. Effects of the extreme drought in 2003 on soil respiration in a mixed forest. *European Journal of Forest Research* ,2009 ,128(2) : 87-98.
- [24] Bosatta E , Ågren G I. Soil organic matter quality interpreted thermodynamically. *Soil Biology and Biochemistry* ,1999 ,31(13) : 1889-1891.
- [25] Leifeld J , Fuhrer J. The temperature response of CO_2 production from bulk soils and soil fractions is related to soil organic matter quality. *Biogeochemistry* ,2005 ,75(3) : 433-453.
- [26] Fierer N , Craine J M , McLaughlan K , Schimel J P. Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition. *Ecology* ,2005 ,86(2) : 320-326.
- [27] Hartley I P , Ineson P. Substrate quality and the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* ,2008 ,40(7) : 1567-1574.
- [28] Fang C M , Smith P , Moncrieff J B , Smith J U. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature* ,2005 ,433(7021) : 57-59.
- [29] Conen F , Leifeld J , Seth B , Alewell C. Warming mineralises young and old soil carbon equally. *Biogeosciences* ,2006 ,3(4) : 515-519.
- [30] Luo Y Q , Wan S Q , Hui D F , Wallace L L. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature* ,2001 ,413(6856) : 622-625.
- [31] Ågren G I. Temperature dependence of old soil organic matter. *Ambio* ,2000 ,29(1) : 55-55.
- [32] 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.
- [33] Rey A , Jarvis P. Modelling the effect of temperature on carbon mineralization rates across a network of European forest sites (FORCAST) . *Global Change Biology* ,2006 ,12(10) : 1894-1908.
- [34] Giardina C P , Ryan M G. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature* ,2000 ,404(6780) : 858-861.
- [35] Karhu K , Fritze H , Tuomi M , Vanhala P , Spetz P , Kitunen V , Liski J. Temperature sensitivity of organic matter decomposition in two boreal forest soil profiles. *Soil Biology and Biochemistry* ,2010 ,42(1) : 72-82.
- [36] Mikan C J , Schimel J P , Doyle A P. Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology and Biochemistry* ,2002 ,34(11) : 1785-1795.
- [37] Fierer N , Allen A S , Schimel J P , Holden P A. Controls on microbial CO_2 production: a comparison of surface and subsurface soil horizons. *Global Change Biology* ,2003 ,9(9) : 1322-1332.
- [38] Vanhala P , Karhu K , Tuomi M , Sonninen E , Jungner H , Fritze H , Liski J. Old soil carbon is more temperature sensitive than the young in an agricultural field. *Soil Biology and Biochemistry* ,2007 ,39(11) : 2967-2970.
- [39] Waldrop M P , Firestone M K. Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions. *Biogeochemistry* ,2004 ,67(2) : 235-248.
- [40] Bol R , Bolger T , Cully R , Little D. Recalcitrant soil organic materials mineralize more efficiently at higher temperatures. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* ,2003 ,166(3) : 300-307.
- [41] Liski J , Ilvesniemi H , Mäkelä A , Westman C J. CO_2 emissions from soil in response to climatic warming are overestimated-the decomposition of old soil organic matter is tolerant of temperature. *Ambio* ,1999 ,28: 171-174.
- [42] Fang C , Smith P , Smith J U. Is resistant soil organic matter more sensitive to temperature than the labile organic matter?. *Biogeosciences* ,2006 ,3: 65-68.

- [43] Gershenson A , Bader N E , Cheng W X. Effects of substrate availability on the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. *Global Change Biology* , 2009 , 15(1) : 176-183.
- [44] Yuste J C , Janssens I A , Carrara A , Ceulemans R. Annual Q_{10} of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology* , 2004 , 10(2) : 161-169.
- [45] Gu L H , Post W M , King A W. Fast labile carbon turnover obscures sensitivity of heterotrophic respiration from soil to temperature: a model analysis. *Global Biogeochemical Cycles* , 2004 , 18: GB1022 , doi: 10. 1029/2003GB002119.
- [46] Wang X G , Zhua B , Gao M R , Wang Y Q , Zheng X H. Seasonal variations in soil respiration and temperature sensitivity under three land-use types in hilly areas of the Sichuan Basin. *Australian Journal of Soil Research* , 2008 , 46(8) : 727-734.
- [47] Niklińska M , Maryański M , Laskowski R. Effect of temperature on humus respiration rate and nitrogen mineralization: implications for global climate change. *Biogeochemistry* , 1999 , 44(3) : 239-257.
- [48] Xiang W , Freeman C. Annual variation of temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition in North peatlands: implications for thermal responses of carbon cycling to global warming. *Environmental Geology* , 2009 , 58(3) : 499-508.
- [49] Klimek B , Choczyński M , Juszkiewicz A. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) roots and soil moisture did not affect soil thermal sensitivity. *European Journal of Soil Biology* , 2009 , 45(5/6) : 442-447.
- [50] Kirschbaum M U F. The temperature dependence of soil organic-matter decomposition , and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* , 1995 , 27(6) : 753-760.
- [51] Kirschbaum M U F. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming?. *Biogeochemistry* , 2000 , 48(1) : 21-51.
- [52] Chen H , Tian H Q. Does a general temperature-dependent Q_{10} model of soil respiration exist at biome and global scale?. *Journal of Integrative Plant Biology* , 2005 , 47(11) : 1288-1302.
- [53] Peng S S , Piao S L , Wang T , Sun J Y , Shen Z H. Temperature sensitivity of soil respiration in different ecosystems in China. *Soil Biology and Biochemistry* , 2009 , 41(5) : 1008-1014.
- [54] Zheng Z M , Yu G R , Fu Y L , Wang Y S , Sun X M , Wang Y H. Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: a trans-China based case study. *Soil Biology and Biochemistry* , 2009 , 41(7) : 1531-1540.
- [55] Jassal R S , Black T A , Novak M D , Gaumont-Guay D , Nesic Z. Effect of soil water stress on soil respiration and its temperature sensitivity in an 18-year-old temperate Douglas-fir stand. *Global Change Biology* , 2008 , 14(6) : 1305-1318.
- [56] Almagro M , López J , Querejeta J I , Martínez-Mena M. Temperature dependence of soil CO_2 efflux is strongly modulated by seasonal patterns of moisture availability in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* , 2009 , 41(3) : 594-605.
- [57] McCulley R L , Boutton T W , Archer S R. Soil respiration in a subtropical savanna parkland: response to water additions. *Soil Science Society of America Journal* , 2007 , 71(3) : 820-828.
- [58] Gaumont-Guay D , Black T A , Griffis T J , Barr A G , Jassal R S , Nesic Z. Interpreting the dependence of soil respiration on soil temperature and water content in a boreal aspen stand. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2006 , 140(1/4) : 220-235.
- [59] Wang C K , Yang J Y , Zhang Q Z. Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology* , 2006 , 12(11) : 2103-2114.
- [60] Smith V R. Moisture , carbon and inorganic nutrient controls of soil respiration at a sub-Antarctic island. *Soil Biology and Biochemistry* , 2005 , 37(1) : 81-91.
- [61] Conant R T , Dalla-Betta P , Klopatek C C , Klopatek J M. Controls on soil respiration in semiarid soils. *Soil Biology and Biochemistry* , 2004 , 36(6) : 945-951.
- [62] Bowden R D , Newkirk K M , Rullo G M. Carbon dioxide and methane fluxes by a forest soil under laboratory-controlled moisture and temperature conditions. *Soil Biology and Biochemistry* , 1998 , 30(12) : 1591-1597.
- [63] Öquist M G , Sparman T , Klemetsson L , Drotz S H , Grip H , Schleucher J , Nilsson M. Water availability controls microbial temperature responses in frozen soil CO_2 production. *Global Change Biology* , 2009 , 15(11) : 2715-2722.
- [64] Davidson E A , Belk E , Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology* , 1998 , 4(2) : 217-227.
- [65] Hirano T , Kim H , Tanaka Y. Long-term half-hourly measurement of soil CO_2 concentration and soil respiration in a temperate deciduous forest. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* , 2003 , 108: 4631 , doi: 10. 1029/2003JD003766.
- [66] Tang J W , Baldocchi D D , Qi Y , Xu L K. Assessing soil CO_2 efflux using continuous measurements of CO_2 profiles in soils with small solid-state sensors. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2003 , 118(3/4) : 207-220.
- [67] Khomik M , Arain M A , McCaughey J H. Temporal and spatial variability of soil respiration in a boreal mixed wood forest. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2006 , 140(1/4) : 244-256.

- [68] Graf A, Weihermüller L, Huisman J A, Herbst M, Bauer J, Vereecken H. Measurement depth effects on the apparent temperature sensitivity of soil respiration in field studies. *Biogeosciences*, 2008, 5: 1175–1188.
- [69] Craine J, Spurr R, McLauchlan K, Fierer N. Landscape-level variation in temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(2): 373–375.
- [70] Fierer N, Colman B P, Schimel J P, Jackson R B. Predicting the temperature dependence of microbial respiration in soil: a continental-scale analysis. *Global Biogeochemical Cycles*, 2006, 20: GB3026, doi: 10.1029/2005GB002644.
- [71] Grogan P, Jonasson S. Temperature and substrate controls on intra-annual variation in ecosystem respiration in two subarctic vegetation types. *Global Change Biology*, 2005, 11(3): 465–475.
- [72] Gaumont-Guay D, Black T A, Barr A G, Jassal R S, Nesic Z. Biophysical controls on rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in a boreal black spruce stand. *Tree Physiology*, 2008, 28(2): 161–171.
- [73] Ruehr N K, Buchmann N. Soil respiration fluxes in a temperate mixed forest: seasonality and temperature sensitivities differ among microbial and root-rhizosphere respiration. *Tree Physiology*, 2010, 30(2): 165–176.
- [74] Schindlbacher A, Zechmeister-Boltenstern S, Kitzler B, Jandl R. Experimental forest soil warming: response of autotrophic and heterotrophic soil respiration to a short-term 10°C temperature rise. *Plant and Soil*, 2008, 303(1/2): 323–330.
- [75] Bhupinderpal S, Nordgren A, Löfvenius M O, Höglberg M N, Mellander P E, Höglberg P. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant Cell and Environment*, 2003, 26(8): 1287–1296.
- [76] Hartley I P, Heinemeyer A, Evans S P, Ineson P. The effect of soil warming on bulk soil vs. rhizosphere respiration. *Global Change Biology*, 2007, 13(12): 2654–2667.
- [77] Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 45(2): 115–131.
- [78] Crow S E, Lajtha K, Bowden R D, Yano Y, Brant J B, Caldwell B A, Sulzman E W. Increased coniferous needle inputs accelerate decomposition of soil carbon in an old-growth forest. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(10): 2224–2232.
- [79] Bader N E, Cheng W X. Rhizosphere priming effect of *Populus fremontii* obscures the temperature sensitivity of soil organic carbon respiration. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(2): 600–606.
- [80] Leifeld J. Comments on “Recalcitrant soil organic materials mineralize more efficiently at higher temperatures” by R. Bol, T. Bolger, R. Cully, and D. Little. *J. Plant Nutr. Soil Sci* 166, 300–307 (2003). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2003, 166(6): 777–778.

参考文献:

- [2] 方精云, 王妮. 作为地下过程的土壤呼吸: 我们理解了多少?. *植物生态学报*, 2007, 31(3): 345–347.
- [3] 韩广轩, 周广胜. 土壤呼吸作用时空动态变化及其影响机制研究与展望. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 197–205.
- [4] 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 董云社, 王智平, 熊小刚, 阎志丹. 土壤呼吸对温度升高的适应. *生态学报*, 2004, 24(11): 2649–2655.
- [7] 王妮, 汪涛, 彭书时, 方精云. 冬季土壤呼吸: 不可忽视的地气 CO₂ 交换过程. *植物生态学报*, 2007, 31(3): 394–402.
- [8] 刘洪升, 刘华杰, 王智平, 徐明, 韩兴国, 李凌浩. 土壤呼吸的温度敏感性. *地理科学进展*, 2008, 27(4): 51–60.