

陆地生态系统土壤呼吸时空变异的影响因素研究进展

陈书涛, 胡正华, 张勇, 沈小帅, 史艳姝

(南京信息工程大学环境科学与工程学院, 南京 210044)

摘要: 土壤呼吸是碳循环中的 1 个重要过程, 土壤呼吸作用的过程及其影响因子对理解陆地碳循环极为关键. 本文对迄今为止国内外关于土壤呼吸时空变异性影响因素的一些研究进行综述, 分析了气候、植被、土壤因素对土壤呼吸变异性的影响规律. 以往的研究表明, 气候因素中对土壤呼吸具有重要影响的因子为气温和降水, 植被因素中对土壤呼吸具有重要影响的因子为叶面积指数、凋落物质量、细根生物量, 而土壤因素中的有机碳含量、质地对土壤呼吸具有影响. 气候、植被、土壤因素对土壤呼吸的影响往往表现为综合作用. 温度、降水一方面直接影响土壤中根系和微生物的呼吸速率, 另一方面通过影响植物、微生物生长以及土壤条件从而间接影响土壤呼吸. 要更深入地了解土壤呼吸时空变异性的影响因素, 须解决 4 个方面的主要问题, 分别为: 定量区分土壤呼吸中自养和异养组分, 土壤呼吸观测方法及时间尺度统一, 土壤呼吸与环境因子的同步观测, 加强对湿地生态系统土壤呼吸的观测.

关键词: 陆地生态系统; 土壤呼吸; 变异; 气候; 植被; 土壤

中图分类号: X144 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3301(2011)08-2184-09

Review of the Factors Influencing the Temporal and Spatial Variability of Soil Respiration in Terrestrial Ecosystem

CHEN Shu-tao, HU Zheng-hua, ZHANG Yong, SHEN Xiao-shuai, SHI Yan-shu

(School of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: Soil respiration is an important process in carbon cycling. Understanding the processes and controlling factors of soil respiration are crucial in investigating the terrestrial carbon cycling. This article reviews the investigations about the factors controlling the temporal and spatial variability of soil respiration. The temporal and spatial variability in soil respiration is linked with climate, vegetation and soil factors. Air temperature and precipitation generally contribute great to the variability of soil respiration. Leaf area index (LAI), litter fall and fine root biomass are three plant-related factors that can be employed to explained the variability of soil respiration, while soil carbon content and texture are two soil factors responsible for the variability of soil respiration. Generally, climate, vegetation and soil factors contribute collectively to the temporal and spatial variability of terrestrial soil respiration. Temperature and precipitation, on the one hand, directly affect the root and microbial respiration rates. On the other hand, temperature and precipitation indirectly affect soil respiration by influencing the plant and microbial growth and soil conditions. In order to understand the controlling factors of the temporal and spatial variability of soil respiration, there are four main issues need to be addressed. The issues include quantitatively partitioning the autotrophic and heterotrophic components of soil respiration, standardizing the method and scale of measuring soil respiration, coupling measurements of soil respiration with environmental factors and performing more measurements of soil respiration in wetland ecosystems.

Key words: terrestrial ecosystem; soil respiration; variability; climate; vegetation; soil

土壤呼吸(即土壤 CO_2 排放)是碳循环中 1 个重要过程^[1, 2], 全球每年因土壤呼吸作用向大气中释放的碳的估算值约为 $75 \sim 120 \text{ Pg}^{[3]}$, 其量值仅次于全球陆地总初级生产力(GPP)的估算值^[4]. 目前, 人们对生态系统中“地上”过程的研究已相对较多, 而对“地下”过程的研究尚不透彻^[5~7], 土壤呼吸对生态系统碳平衡具有重要影响, 阐明土壤呼吸作用的过程及其影响因子对理解陆地碳循环极为关键^[8, 9].

由于土壤呼吸作用在全球碳循环中的重要作用, 国内外科学家已就土壤呼吸作用的观测方法、过

程与影响机制、定量评估方面开展了一些研究^[10~14], 取得了一些进展, 增进了对土壤呼吸作用过程与影响因子的认识. Raich 等^[4]指出温度、降水对全球土壤呼吸的时空变异具有重要影响, Ryan 等^[6]认为土壤呼吸的变异受气候因素和植被因素

收稿日期: 2010-09-24; 修订日期: 2010-11-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(41005088); 中国科学院土壤研究所土壤与农业可持续发展国家重点实验室开放基金项目(0812000058); 江苏省高校自然科学基金研究计划项目(10KJB610006)

作者简介: 陈书涛(1978~), 男, 博士, 副教授, 主要研究方向为生态系统碳氮循环与全球变化, E-mail: chenstyf@yahoo.com.cn

的共同驱动, Martin 等^[13]发现土壤呼吸观测点的海拔高度可较好地代表土壤养分、水热和植被状况, 其与土壤呼吸具有线性正相关关系. 虽然人们对土壤呼吸时空变异的影响因素这一问题已进行了一些综述, 但对于土壤呼吸时空变异性的影响因素的认识仍存在局限性, 这些综述仅针对个别研究实例中的某一类因素进行描述, 关于近几十年来土壤呼吸时空变异影响因素的研究成果比较全面的分析评述性文章仍较为鲜见, 一些关键的过程和机制还有待阐明^[15~17].

本文对迄今为止国内外关于土壤呼吸时空变异性影响因素的一些研究进行综述, 分析了气候、植被、土壤因素对土壤呼吸变异性的影响规律, 以期为更准确地认识土壤呼吸这一重要的碳循环过程提供借鉴, 并为更准确地估算陆地生态系统碳收支提供一定理论依据.

1 土壤呼吸的影响因素概述

通常而言, 土壤呼吸是指土壤中的植物根系、微生物等生物自身生命活动过程中释放的 CO_2 通过土壤表面释放到大气中的过程(图 1). 通常可将土壤呼吸作用较简化地划分为自养呼吸和异养呼吸^[18~21], 在生态系统中自养呼吸和异养呼吸的变异具有同步性^[22]. 环境因子对土壤呼吸的影响方式一方面体现为影响土壤中的生物活动状况, 另一方面体现为影响土壤中 CO_2 传输的物理过程. 影响土壤呼吸的环境因素主要有温度、湿度、植被状况、土壤理化性质等, 表现在土壤呼吸时空变异的宏观层面

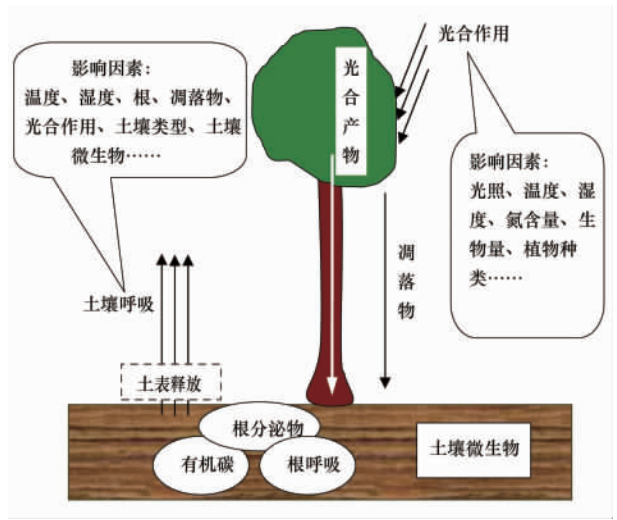


图 1 土壤呼吸来源及碳传输过程示意

Fig. 1 Schematic drawing of the sources of soil respiration and the processes of carbon transportation

上可归纳为气候因素、植被因素和土壤因素(图 2).

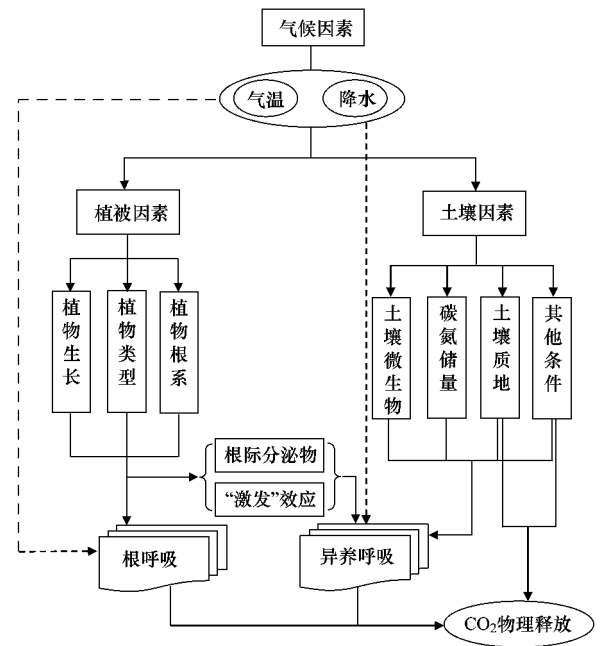


图 2 土壤呼吸时空变异的影响因素

Fig. 2 Factors influencing the temporal and spatial variations in soil respiration

2 气候因素

2.1 气温

大量研究表明, 土壤呼吸与温度之间具有显著的相关关系, 描述二者间关系的方程主要有一级动力学方程(指数方程)、Arrhenius 方程及修正的 Arrhenius 方程^[23]、幂函数方程及修正的幂函数方程^[24]、线性方程等. 指数方程最常用于描述土壤呼吸和温度之间的关系, 其应用较为简便, 并且依据方程可直接计算土壤呼吸的温度敏感系数 Q_{10} . Arrhenius 模型引入了活化能的机制, 指出微生物进行呼吸活动时需要基础启动能量, Lloyd 等^[23]指出: 由于 Arrhenius 模型中低温条件下的活化能较高, 因此它对于低温条件下土壤呼吸速率的估算结果尤为准确.

在微观层面上土壤呼吸与温度之间的关系决定了在宏观层面上土壤呼吸与气温的时空变异也存在联系, 为在全球尺度上了解土壤呼吸与温度的内在联系, Raich 等^[4]收集了 171 个不同测定地点的年土壤呼吸观测值, 并分析了这些观测结果与当地年平均气温的关系, 其结果表明土壤呼吸与年均气温之间的关系可用线性方程描述(表 1). Raich 等^[25]分析了 977 个独立观测的月平均土壤呼吸速率与月

平均气温的关系,结果发现用指数方程可较好地拟合二者之间关系.之后,Raich 等^[26]又进一步从文献[25]的数据源中选取了采用 IRGA 方法测定的土壤呼吸,仍发现指数方程可较好地拟合土壤呼吸与月平均温度的关系.Reichstein 等^[27]针对欧洲及北美地区多个野外观测地点的研究表明,若以日为步长,可采用修正的 Arrhenius 模型描述日平均土壤呼吸速率与气温的关系.Bahn 等^[28]发现欧洲草地生态系统年平均土壤呼吸与年均气温之间的关系也可采用指数方程描述.文献[29,30]认为全球草地及森林生

态系统的土壤呼吸与气温之间的关系均可用线性方程描述.Chen 等^[31]的研究表明,在全球尺度上,农田、草地、森林生态系统中年土壤呼吸量与气温之间的关系均可采用指数方程拟合.Bond-Lamberty 等^[32]发现全球气温的异常往往伴随着全球土壤呼吸量的异常变异,由于气候变暖,全球土壤呼吸量在 1989 ~ 2008 年期间平均每年增加 0.1 Pg C.温度对土壤呼吸区域性变异的影响方式与单个观测点内的影响方式基本一致,两者关系均可采用指数方程拟合,人们对于这一问题的认识具有一致性.

表 1 土壤呼吸时空变异与环境因子的关系¹⁾

Table 1 Relationship between the temporal and spatial variability of soil respiration and environmental factors							
编号	模型	时间步长	R^2	n	尺度	文献	年份
1	$R_s = 25.6T + 300$	年	0.42	171	全球	[4]	1992
2	$R_s = 0.391P + 155$	年	0.34	171	全球	[4]	1992
3	$R_s = 0.0178TP + 311$	年	0.48	171	全球	[4]	1992
4	$R_s = 18.6T + 0.192P + 175$	年	0.47	171	全球	[4]	1992
5	$R_s = 9.26T + 0.0127TP + 289$	年	0.50	171	全球	[4]	1992
6	$R_s = 9.88T + 0.0344P + 0.0112TP + 268$	年	0.50	171	全球	[4]	1992
7	$\ln(R_s + 1.0) = 0.611 + 0.0379TP/(P + 2.57)$	月	0.45	977	全球	[25]	1995
8	$R_s = 1.33e^{0.0399T} [P/(P + 1.63)]$	月	0.41	977	全球	[25]	1995
9	$\ln(R_s + 1.0) = 0.282 + 0.0271T$	月	0.27	977	全球	[25]	1995
10	$R_s = 0.286 + 0.0568T$	月	0.23	977	全球	[25]	1995
11	$R_s = 1.250e^{0.05452T} [P/(P + 4.259)]$	月	0.62	335	全球	[26]	2002
12	$R_s = (0.6 + 1.29LAI) [W/(0.16W' + W)] e^{(52.4 + 285.0W/W') [0.015625 - 1/(T' + 46)]}$	天	0.62	NA	欧洲、北美	[27]	2003
13	$R_s = 1.31e^{0.0485T} [P/(P + 0.2295)]$	月	0.18	NA	欧洲、北美	[27]	2003
14	$R_s = (0.48 + 0.31LAI) e^{0.03918T} [(P + 0.155)/(P + 0.370)]$	月	0.50	NA	欧洲、北美	[27]	2003
15	$R_s = 6.64 + 2.31\ln(LAI)$	年	0.69	12	欧洲、北美	[3]	2005
16	$R_s = 4.76[1 - e^{(-0.01LIT)}]$	年	0.41	7	欧洲、北美	[3]	2005
17	$R_s = 1.62 + 0.01F_r$	年	0.30	8	欧洲、北美	[3]	2005
18	$R_s = 0.24 + 0.007F_r + 0.38LAI$	年	0.68	7	欧洲、北美	[3]	2005
19	$R_s = 0.2941T + 6.0992$	年	0.143	62	中国	[4]	2008
20	$R_s = 0.0078P - 0.3038$	年	0.418	62	中国	[4]	2008
21	$R_s = 2.5177LIT + 4.7831$	年	0.299	62	中国	[4]	2008
22	$R_s = 1.0738ANPP + 3.2214$	年	0.383	62	中国	[4]	2008
23	$R_s = 179.18e^{0.2274T}$	年	0.57	13	欧洲 ²⁾	[28]	2008
24	$R_s = 196.89e^{0.0013P}$	年	0.29	13	欧洲 ²⁾	[28]	2008
25	$R_s = 1136.6\ln(SOC) - 8217.9$	年	0.64	8	欧洲 ²⁾	[28]	2008
26	$R_s = 226.01e^{0.3674LAI}$	年	0.43	12	欧洲 ²⁾	[28]	2008
27	$R_s = 16.54T + 250.59$	年	0.51	46	全球 ³⁾	[29]	2009
28	$1/R_s = 1.85/P + 0.0000012P - 0.001$	年	0.44	46	全球 ³⁾	[29]	2009
29	$R_s = 1.40e^{0.014T} [P/(P + 0.78)]$	年	0.40	654	全球	[31]	2010
30	$R_s = 1.55e^{0.031T} [P/(P + 0.68)] [SOC/(SOC + 2.23)]$	年	0.60	474	全球	[31]	2010
31	$\sqrt{R_s} = T + T^2 + P + P^2 + T + P + T_{anom} + T \cdot T_{anom} + P_{anom} + P \cdot P_{anom} + L + N_{dep} + Y$	年	0.320 ~ 0.426 ⁴⁾	1112	全球	[32]	2010
32	$R_s = 576 + 24.6T$	年	0.26	294	全球 ³⁾	[30]	2010
33	$R_s = 0.753P + b_1 (P < 813 \text{ mm}); R_s = 0.203P + b_2 (P > 813 \text{ mm})$	年	NA ⁶⁾	294	全球 ³⁾	[30]	2010

1) R_s : 土壤呼吸; T : 气温; P : 降水; W : 土壤含水量; W' : 土壤田间持水量 (取值近似为灌溉 3 d 后土壤所达到的含水量最大值); LAI : 叶面积指数; T' : 土壤温度; F_r : 细根生物量; LIT : 凋落物生物量; SOC : 表土 (模型 25 中为 0 ~ 20 cm 或 0 ~ 25 cm, 模型 30 中为 0 ~ 20 cm) 有机碳储量; $ANPP$: 地上净初级生产量; T_{anom} : 某年气温偏离 1961 ~ 1990 年年平均气温的距平值; P_{anom} : 某年降水量偏离 1961 ~ 1990 年年降水量的距平值; N_{dep} : 年氮沉降量; Y : 年份; 模型 33 中截距取决于年降水量的临界值 813 mm; 2) 仅包括森林生态系统; 3) 仅包括草地生态系统; 4) 回归参数和 R^2 取决于是否包含了异常变异的数据及 LAI ; 5) 仅包括森林生态系统; 6) 未获得数据

2.2 降水

土壤水分状况可用绝对或相对体积含水量和水分潜势描述^[33]。相对于温度对土壤呼吸的影响而言, 土壤水分条件对土壤呼吸的影响更为复杂一些, 水分不仅影响生物酶活性和生理过程, 而且影响气体扩散。通常认为, 很高和很低的土壤含水量会抑制土壤生物活性, 而湿度大的土壤 O_2 扩散速率会降低, 因此, 湿度很大和很小的土壤中呼吸速率均会受影响^[34, 35]。有研究表明, 在土壤温度相对稳定的旱地, 土壤呼吸与湿度的经验关系可以表示为: $R_s = 1 - e^{-aW+c}$, 式中, R_s 为土壤呼吸速率, W 为土壤湿度, a 、 c 为常数^[36, 37]。土壤湿度对土壤呼吸的影响方式不仅仅体现在自身的影响, 还表现在影响 Q_{10} 值^[38]。尽管到目前为止还没有确定的结论来阐述土壤湿度对 Q_{10} 值的影响机制, 但有研究证明, 随土壤湿度的增加, Q_{10} 值呈现出线性增加的趋势^[39]。此外, 降雨还有可能表现为短期效应, 促使土壤中“驻留”的 CO_2 释放出来, Lee 等^[40] 发现降雨后的较短时间内土壤呼吸会出现脉冲排放。

Raich 等^[4] 将全球尺度上的年土壤呼吸量与年降水量之间的关系用线性方程描述。而 Raich 等^[25, 26] 则用双曲线函数描述月土壤呼吸量与月降水量之间的关系。Reichstein 等^[27] 用双曲线函数描述每天土壤呼吸量与水分含量的关系, 并用双曲线函数描述月土壤呼吸量与月降水量的关系。陈光水等^[41] 发现中国森林土壤呼吸年通量与年均气温和年均降水量均呈显著的线性正相关关系。Wang 等^[29] 进一步用修正的双曲线函数拟合以年为时间步长的草地生态系统土壤呼吸量与年降水量的关系, Chen 等^[31] 将年土壤呼吸量与年降水量之间的关系也用双曲线函数表示。Wang 等^[30] 发现森林土壤呼吸与降水量之间的关系可用线性方程拟合, 但两者之间存在一个影响阈值, 当年降水量 < 813 mm 时线性方程的斜率明显比降水量 > 813 mm 时的斜率大。而 Bond-lamberty 等^[32] 则认为年土壤呼吸量与年降水量之间为二次函数的关系。由这些研究可见, 当降水量较低时, 水分是土壤呼吸的限制因子, 在一定降水范围内, 土壤呼吸随降水量增加而增大, 当降水量较高时, 水分的限制作用减小, 其他因素可能会占据更重要的作用, 水分增加对于土壤呼吸的促进作用减弱。

2.3 温度、降水的交互作用

由于土壤温度和湿度对土壤呼吸均有明显的影响^[42], 人们常常用两因素的耦合方程描述土壤呼吸

作用。Raich 等^[4] 用二元线性方程拟合土壤呼吸与气温、降水的关系, Raich 等^[25, 26]、Chen 等^[31] 则考虑温度的指数影响函数和降水的双曲线影响函数的交互作用描述土壤呼吸作用, Reichstein 等^[27] 在考虑降水对土壤呼吸的影响时, 设定了一个最低的降水阈值, 采用了修正的双曲线函数与温度指数影响函数耦合。Bond-lamberty 等^[32] 将降水与温度对土壤呼吸的影响效应叠加来拟合土壤呼吸, 并考虑温度和降水的距平值来进一步提高拟合精度。

在影响土壤呼吸变异的所有因素中, 温度和降水是 2 个最重要的因素, 在经典的生态学理论中, 温度和降水还往往成为决定植被区系和土壤类型的重要因素。温度和降水不仅仅影响植物和微生物的生理过程, 而且对土壤中气体的扩散也有影响^[38]。又由于温度、降水数据可以从实际野外观测场或邻近的标准气象观测场获取, 因而, 人们在描述土壤呼吸时空变异时, 这 2 个因素成为首先考虑的因素。在早期的研究中, 在没有植物和土壤要素同步测定数据的情况下, 采用基于温度、降水的气候模型也较好地模拟了全球尺度上的土壤呼吸变异。例如, Raich 等^[26] 基于温度和降水的土壤呼吸模型能够解释全球月平均土壤呼吸 62% 的变异。

3 植物因素

有大量证据表明, 植物活动是土壤呼吸的一个关键影响因素^[43]。除植物凋落物是异养呼吸的一个重要源之外, 植物还通过根呼吸和为土壤微生物提供根际分泌物影响土壤呼吸过程(图 1), 此外, 根际分泌物对土壤碳库的分解还具有“激发效应”, 能促进较稳定的有机碳的分解^[44-47]。Kuzyakov 等^[48] 指出植物光合作用固定的碳再通过土壤呼吸形式排出的时间从几小时(草本植物)到几天(树木)不等。如果忽视植物-土壤呼吸之间的内在联系, 则可能导致对土壤呼吸温度敏感性的高估^[49]。

在模拟土壤呼吸的变异时, 叶面积指数(LAI)、凋落物质量、细根生物量常被用作特征变量。Reichstein 等^[27] 发现在不同站点测定的土壤呼吸与植被最大叶面积指数、凋落物质量、叶片生物量这 3 个指标均呈极显著的正相关关系, 他们将最大叶面积指数作为影响基础土壤呼吸的关键指标。针对欧洲、美洲地区非扰动生态系统的研究结果表明, 土壤呼吸与叶面积指数呈对数关系, 与凋落物质量呈指数函数关系, 而与细根生物量呈线性关系^[3], 利用细根生物量和叶面积指数建立的逐步回归方程可拟

合土壤呼吸 68% 的变异. 陈光水等^[41]发现中国森林土壤呼吸年通量随凋落物质量和地上部分净初级生产力的增加而呈线性增加的趋势. Bahn 等^[28]发现在欧洲草地生态系统观测到的土壤呼吸与叶面积指数之间呈指数关系. 而 Bond-Lamberty 等^[32]则认为全球土壤呼吸随叶面积指数增加而呈现线性增加的趋势. 这些研究结果表明, 无论在区域尺度还是全球尺度上, 土壤呼吸速度均随叶面积指数的增大而增大, 叶面积指数作为表征植物光合作用能力的一个关键指标, 它与土壤呼吸的内在联系体现了输送到地下的植物光合产物对土壤呼吸具有重要影响.

虽然人们针对土壤呼吸的变异与植被因子之间的关系进行了一些研究工作, 但仍存在一些问题, 首先, 与土壤呼吸同步观测的植被因子数据源相对较少, 影响数据分析的精确性. 以往的土壤呼吸观测中, 温度、降水是常规观测指标, 而很多观测点未考虑植被因素的观测. 例如, 在实际的分析过程中, Bond-Lamberty 等^[32]通过全球 10 km 尺度叶面积指数数据库获得的数据往往难以与土壤呼吸观测点的数据进行精确匹配, 相比气温、降水而言, 植物的区域性变异更大, 这必然会影响土壤呼吸与植被因子的关联性分析. 在某些土壤呼吸与植物因子指标同步观测的研究中, 由于观测样本的局限性, 也阻碍了模拟结果在更大尺度上的分析和验证^[3, 28]. 类似的问题还包括针对凋落物和植物根系的观测, 特别是植物根系的测定更为复杂, 一方面定位观测表土根系生物量需耗费大量时间, 另一方面区分细根与粗根生物量也难以精确定量. 针对植物因子的同步观测是今后土壤呼吸研究中值得关注的的一个重要方面^[50].

4 土壤因素

以往很多研究表明, 土壤呼吸与土壤因素密切相关. 土壤中活性碳库直接为微生物提供分解底物, 其大小直接影响土壤呼吸的量值. 土壤质地与土壤中气体的扩散速率存在内在联系, 质地既影响根系和微生物呼吸过程中 O_2 的获取又影响生物呼吸产生的 CO_2 的释放速率. 此外, 土壤氮素条件也对土壤呼吸有影响, 针对全球 36 个氮沉降试验点进行的大样本研究表明, 外源氮添加到土壤中会降低土壤异养呼吸速率, 并导致总土壤呼吸量的减少, 其减少量随外源氮添加量的增加而增大^[51]. Grandy 等^[52]认为土壤中可利用态氮的增加会降低氧化酶活性, 从而抑制单宁及其衍生物的分解, 由此, 土壤中的单

宁衍生物得以积聚. 在多种土壤指标中, 土壤有机碳储量是与土壤呼吸有重要关联的变量. Smith^[53]报道了南极洲 Marion 岛上代表陆地生态系统不同生境的土壤呼吸与土壤有机碳含量之间的显著线性正相关性. Rodeghiero 等^[54]发现意大利北部阿尔卑斯山 11 个森林类型 10℃ 时的土壤呼吸与土壤有机碳含量之间存在显著的线性正相关性关系. Bahn 等^[28]发现欧洲草地土壤呼吸随表土有机碳含量的增加而呈对数形式增加. Chen 等^[31]报道全球尺度上土壤呼吸与有机碳含量之间的关系表现为双曲线函数. 这些结果均表明土壤呼吸随观测地点的有机碳含量增加而增加, 由于观测样本区域尺度的不同, 可能会造成模拟两者间关系的方程形式的差异. 当有机碳含量较低时, 碳营养为土壤呼吸的限制因子, 随观测区域增大, 有机碳呈现出更大的变异性, 在具有更充足的有机碳储存的地区, 有机碳对呼吸作用的促进作用相对弱化.

Reichstein 等^[27]认为, 土壤呼吸与有机碳含量的相关性取决于土壤中易分解与难分解组分的比例以及植物根际分泌物与凋落物的激发效应^[55, 56]. Merbold 等^[57]发现赞比亚 Kataba 森林保护区未扰动林地土壤呼吸的空间变异与 10 cm 土层土壤有机碳含量正相关, 而在扰动林地则未发现类似两者之间的正相关关系. 实际上, 土壤有机碳储量不仅与易分解组分含量存在相关性, 而且土壤有机碳储量较高的地区植被生产力也较高^[3, 28]. 但在野外测定时, 土壤有机碳采样标准的缺乏可能会掩盖土壤呼吸与有机碳含量之间的内在联系, 特别是在森林土壤中, 矿质层与有机质层的精确估算存在一定难度, 这也在一定程度上造成了研究误差^[4, 54].

5 多因素综合影响

气候、植被、土壤因素对土壤呼吸的影响往往表现为综合作用. Bahn 等^[58]发现矫正到 10℃ 土壤温度下的土壤呼吸速率能以指数方程解释 35 个站点年土壤呼吸 94% 的变异, 并且模拟值和观察值之比的量值取决于观测站点潜在蒸散的量值. 温度、降水一方面直接影响土壤中根系和微生物的呼吸速率, 另一方面通过影响植物、微生物生长以及土壤条件从而间接影响土壤呼吸^[59]. 对于植物而言, 处于不同气候带中的植被区系表现出不同的土壤呼吸模式, 同时, 不同地形、管理方式下的植被区系与土壤呼吸的内在联系也不尽相同. 土壤条件则更为复杂, 与气候、植被、动物、人类活动均有密切联系. 总体而

言,气候、植被、土壤三因素对土壤呼吸表现为共同作用,通过单因素的模拟难以准确了解土壤呼吸的变异规律^[32]。此外,由于土壤呼吸与 GPP、生态系统呼吸等碳通量过程具有类似的影响因子,因而他们之间的变异具有同步性^[60]。

在因子选择方面,气候因素中的温度、降水作为 2 个易于观测并且对土壤呼吸有重要影响的指标已成为人们普遍认同的表征土壤呼吸时空变异规律的因子;在多种植被因子中, LAI 相对容易测定和模拟,可作为表征植被生长状况的特征变量,通过分析研究,能够便于人们发现植被生长与土壤呼吸的内在联系。植物凋落物质量及根系生物量两因子与土壤呼吸的直接相关性很大,在森林和草地生态系统中,关于植物凋落物质量及根系生物量的测定数据较多,但与土壤呼吸同步测定的数据仍较少。在今后的研究中,将植被因子考虑到土壤呼吸的长期定位观测中更有利于更精确地阐释土壤呼吸的变异。土壤中的有机碳含量与植被生产力和气候条件有关,生产力越高、气候越寒冷的地区越有利于有机碳的积累。土壤中气体扩散速率既受土壤质地影响又与温度、水分条件有关。

6 问题与展望

到目前为止,关于土壤呼吸的野外观测试验已经进行了 40 年余年,但对这一重要的碳通量过程仍没有完全研究透彻,这主要与土壤呼吸本身的复杂性和生态系统的多样性有关。在全球变化背景下,人们对生态系统地下过程的研究也愈加重视,土壤呼吸的研究也从最初的零星试验观测逐渐转向大尺度的区域性模拟研究,逐渐增多的定位观测数据大大提高了人们模拟土壤呼吸时空变异的精确性。但在以往的土壤呼吸研究中仍存在问题,这制约着土壤呼吸时空变异规律与陆地生态系统碳源/汇的准确评估。这些问题主要表现如下 4 个方面。

(1) 土壤呼吸中自养和异养组分难以准确区分。由于生态系统的多样性以及地下过程的复杂性,至今还没有在野外条件下精确定量区分土壤自养呼吸和异养呼吸并且简单通用的方法,目前人们使用的同位素法和非同位素法均存在各自的弊端^[61, 62]。如果不能对土壤 CO₂ 产生源进行定量,则难以从机制上阐明土壤呼吸的变异规律及环境因子如何影响土壤呼吸的各个组分。

(2) 观测方法及时间尺度的不统一。目前观测土壤呼吸主要采用红外自动气体通量分析仪法、静

态箱-气相色谱法、碱液吸收法,这些方法的采样装置、采样频次、测定时段均存在差异,比如:红外自动气体通量分析仪法主要采用直径 20 cm 的圆形采样底座,而静态箱-气相色谱法的底座既有圆形又有方形,尺寸也相差很大^[63];不同观测方法的时间尺度也有差异^[64],通常红外自动气体通量分析仪(如 LI-6400 土壤呼吸作用测定系统)观测的是几分钟之内的土壤呼吸速率,静态箱-气相色谱法测定的是数十分钟内的土壤呼吸速率,碱液吸收法测定的是 24 h 的平均土壤呼吸速率^[61]。观测方法及时间尺度的不统一增加了模拟土壤呼吸的不确定性,并且人为的扰动更会增加测定误差^[65-68]。从观测时长来看,至少 1 a 的观测数据可基本反映季节变化趋势,可用于土壤呼吸区域性变异的模拟。

(3) 土壤呼吸与环境因子的同步观测。以往的土壤呼吸观测大多只观测呼吸通量及水热因子,而关于植被、土壤因子的同步观测则相对较少^[69]。某些变量(如 LAI、有机碳储量)只能通过已有的数据库反演获取,估算结果具有很大的不确定性。即使是相对比较精确的气象数据也由于受到海拔、地形的影响而存在与土壤呼吸观测点不完全匹配的现象。因此,选择典型土壤呼吸样地进行观测时,有必要考虑气候、植被、土壤因子的同步观测。

(4) 湿地生态系统的土壤呼吸观测较少。以往的土壤呼吸观测多集中于陆生生态系统,而针对湿地生态系统的研究相对较少,特别是缺乏以年为尺度的观测。由于处于淹水或半淹水状态中,湿地土壤呼吸往往呈现出不同的规律^[70, 71]。尤其是对于亚洲种植水稻的人工湿地而言,关于土壤呼吸变异的影响因素的研究还不够深入^[72]。

研究土壤呼吸这一重要的生态系统碳循环过程最终要归结为建立有效的模拟模型,上述 4 个问题的解决将有助于更清晰地认识土壤呼吸时空变异的影响因素,并为建立更精确的土壤呼吸模拟模型提供可靠依据。进一步而言,在积累大量野外观测数据的基础上,对土壤呼吸的模拟可采用基于经验的半机制模型,也可采用基于过程的机制模型(图 3)。经验模型的样本量必须充足,满足大样本分析的条件^[73];而机制模型则要考虑土壤 CO₂ 的产生过程^[74, 75]。在土壤呼吸研究从“点”到“面”的升尺度理论探索过程中,准确区分土壤呼吸组分,标准、规范和全面的野外观测,以及增加湿地土壤呼吸观测数据将有助于全球性土壤呼吸数据库的建立,从而能够为研究和模拟土壤呼吸提供更可靠的资料。

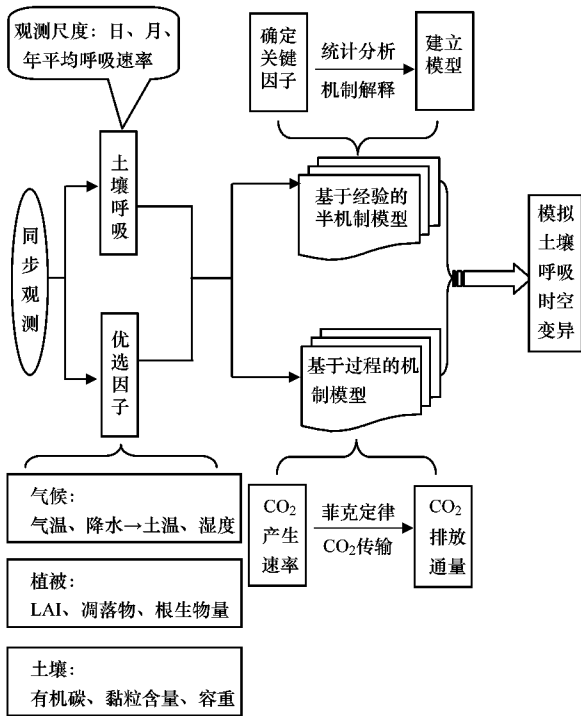


图3 模拟土壤呼吸时空变异的示意

Fig. 3 Schematic drawing of modeling the temporal and spatial variability of soil respiration

参考文献:

[1] Singh J S, Gupta S R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems [J]. The Botanical Review, 1977, **43** (4): 449-528.

[2] Schimel D S. Terrestrial ecosystems and the carbon-cycle [J]. Global Change Biology, 1995, **1** (1): 77-91.

[3] Hibbard K A, Law B E, Reichstein M, *et al.* An analysis of soil respiration across northern hemisphere temperate ecosystems [J]. Biogeochemistry, 2005, **73** (1): 29-70.

[4] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate [J]. Tellus, 1992, **44B** (2): 81-89.

[5] Bardgett R D, Bowman W D, Kaufmann R, *et al.* A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology [J]. Trends in Ecology and Evolution, 2005, **20** (1): 634-641.

[6] Ryan M G, Law B E. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration [J]. Biogeochemistry, 2005, **73** (1): 3-27.

[7] Trumbore S. Carbon respired by terrestrial ecosystems- recent progress and challenges [J]. Global Change Biology, 2006, **12** (2): 141-153.

[8] Canadell J G, Quéré C L, Raupach M R, *et al.* Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 2007, **104** (47): 18866-18870.

[9] Houghton R A. Balancing the global carbon budget [J]. Annual

Review of Earth and Planetary Sciences, 2007, **35** (1): 313-347.

[10] Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in Picea abies stands [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000, **32** (11): 1625-1635.

[11] Jenkinson D S, Adams D E, Wild A. Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming [J]. Nature, 1991, **351** (6322): 304-306.

[12] Raich J W, Tufekcioglu A. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls [J]. Biogeochemistry, 2000, **48** (1): 71-90.

[13] Martin J G, Bolstad P V. Variation of soil respiration at three spatial scales: Components within measurements, intra-site variation and patterns on the landscape [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009, **41** (3): 530-543.

[14] Wang X H, Piao S L, Ciais P. Are ecological gradients in seasonal Q₁₀ of soil respiration explained by climate or by vegetation seasonality [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, **42** (10): 1728-1734.

[15] Trumbore S E, Chadwick O A, Amundson R. Rapid exchange between soil carbon and atmospheric carbon dioxide driven by temperature change [J]. Science, 1996, **272** (5256): 393-396.

[16] Davidson E A, Janssens I A, Luo Y Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q₁₀ [J]. Global Change Biology, 2006, **12** (2): 154-164.

[17] 方精云, 王妮. 作为地下过程的土壤呼吸: 我们理解了多少? [J]. 植物生态学报, 2007, **31** (3): 345-347.

[18] Kuzyakov Y, Bol R. Using natural ¹³C abundances to differentiate between three CO₂ sources during incubation of a grassland soil amended with slurry and sugar [J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2004, **167** (6): 669-677.

[19] Kuzyakov Y. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, **38** (3): 425-448.

[20] Kuzyakov Y, Bol R. Sources and mechanisms of priming effect induced in two grassland soils amended with slurry and sugar [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, **38** (4): 747-758.

[21] Höglberg P, Nordgren A, Buchmann N, *et al.* Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration [J]. Nature, 2001, **411** (6839): 789-792.

[22] Bond-lamberty B, Wang C K, Gower S. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? [J]. Global Change Biology, 2004, **10** (10): 1756-1766.

[23] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration [J]. Functional Ecology, 1994, **8** (3): 315-323.

[24] Kucera C, Kirkham D. Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri [J]. Ecology, 1971, **52** (5): 912-915.

[25] Raich J W, Potter C S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils [J]. Global Biogeochemical Cycles, 1995, **9** (1): 23-26.

- [26] Raich J W, Potter C S, Bhagawati D. Interannual variability in global soil respiration, 1980-1994 [J]. *Global Change Biology*, 2002, **8**(1): 800-812.
- [27] Reichstein M, Freibauer R A, Tenhunen A, *et al.* Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, **17**(4): doi: 10.1029/2003GB002035.
- [28] Bahn M, Rodeghiero M, Anderson-Dun M, *et al.* Soil respiration in European grasslands in relation to climate and assimilate supply [J]. *Ecosystems*, 2008, **11**(8): 1352-1367.
- [29] Wang W, Fang J Y. Soil respiration and human effects on global grasslands [J]. *Global and Planetary Change*, 2009, **67**(1): 20-28.
- [30] 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 [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, **42**(8): 1236-1244.
- [31] Chen S T, Huang Y, Zou J W. Modeling interannual variability of global soil respiration from climate and soil properties [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2010, **150**(4): 590-605.
- [32] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record [J]. *Nature*, 2010, **464**(7288): 579-582.
- [33] Rodrigo A, Recous S, Neel C, *et al.* Modelling temperature and moisture effects on C-N transformations in soils: comparison of nine models [J]. *Ecological Modeling*, 1997, **102**(2-3): 325-329.
- [34] Orchard V A, Cook F J. Relationship between soil respiration and soil moisture [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1983, **15**(4): 447-453.
- [35] Reichstein M, Beer C. Soil respiration across scales: The importance of a model- data integration framework for data interpretation [J]. *Journal of plant nutrition and soil science*, 2008, **171**(3): 344-354.
- [36] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, **33**(2): 155-165.
- [37] Hui D, Luo Y. Evaluation of soil CO₂ production and transport in Duke Forest using a process-based modeling approach [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, **18**(4): 4029-4041.
- [38] Almagro M, López J, Querejeta J I, *et al.* Temperature dependence of soil CO₂ efflux is strongly modulated by seasonal patterns of moisture availability in a Mediterranean ecosystem [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, **41**(3): 594-605.
- [39] Qi Y, Xu M, Wu J G. Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget: nonlinearity begets surprises [J]. *Ecological Modelling*, 2002, **153**(1): 131-142.
- [40] Lee X H, Wu H J, Sigler J. Rapid and transient response of soil respiration to rain [J]. *Global Change Biology*, 2004, **10**(6): 1017-1026.
- [41] 陈光水, 杨玉盛, 吕萍萍, 等. 中国森林土壤呼吸模式 [J]. *生态学报*, 2008, **28**(4): 1748-1761.
- [42] Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent of confounded factors controlling soil respiration in a temperature mixed hardwood forest [J]. *Global Change Biology*, 1998, **4**(2): 217-227.
- [43] Höglberg P, Read D J. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, **21**(10): 548-554.
- [44] Kuzyakov Y, Cheng W X. Photosynthesis controls of CO₂ efflux from maize rhizosphere [J]. *Plant and Soil*, 2004, **263**(1): 85-99.
- [45] Kuzyakov Y, Friedel J K, Stahr K. Review of mechanisms and quantification of priming effects [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, **32**(11-12): 1485-1498.
- [46] Kuzyakov Y, Kretzschmar A, Stahr K. Contribution of *Lolium perenne* rhizodeposition to carbon turnover of pasture soil [J]. *Plant and Soil*, 1999, **213**(1-2): 127-136.
- [47] Kuzyakov Y. Review: Factors affecting rhizosphere priming effects [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2002, **165**(4): 382-396.
- [48] Kuzyakov Y, Gavrichkova O. Time lag between photosynthesis and CO₂ efflux from soil: a review [J]. *Global Change Biology*. 2010, **16**(12): 3386-3406.
- [49] Curiel Y J, Janssens I A, Carrara A, *et al.* Annual Q_{10} of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity [J]. *Global Change Biology*, 2004, **10**(2): 161-169.
- [50] Bahn M, Janssens I A, Reichstein M, *et al.* Soil respiration across scales: towards an integration of patterns and processes [J]. *New Phytologist*, 2010, **186**(2): 292-296.
- [51] Janssens I A, Dieleman W, Luyssaert S, *et al.* Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition [J]. *Nature Geoscience*, 2010, **3**(5): 315-322.
- [52] Grandy A S, Sinsabaugh R L, Neff J C, *et al.* Nitrogen deposition effects on soil organic matter chemistry are linked to variation in enzymes, ecosystems and size fractions [J]. *Biogeochemistry*, 2008, **91**(1): 37-49.
- [53] Smith V R. Soil respiration and its determinants on a sub-Antarctic island [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, **35**(1): 77-91.
- [54] Rodeghiero M, Cescatti A. Main determinants of forest soil respiration along an elevation/temperature gradient in the Italian Alps [J]. *Global Change Biology*, 2005, **11**(7): 1024-1041.
- [55] Gu L, Post W M, King A W. Fast labile carbon turnover obscures sensitivity of heterotrophic respiration from soil to temperature: a model analysis [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, **18**(1): 1022-1032.
- [56] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change [J]. *Nature*, 2006, **440**(7081): 165-173.
- [57] Merbold L, Ziegler W, Mukelabai M M, *et al.* Spatial and temporal variation of CO₂ efflux along a disturbance gradient in a

miombo woodland in Western Zambia [J]. Biogeosciences Discussion, 2010, 7(4) : 5757-5800.

[58] Bahn M, Reichstein M, Davidson E A, *et al.* Soil respiration at mean annual temperature predicts annual total across vegetation types and biomes [J]. Biogeosciences, 2010, 7(7) : 2147-2157.

[59] Dornbush M E, Raich J W. Soil temperature, not aboveground plant productivity, best predicts intra-annual variations of soil respiration in central Iowa grasslands [J]. Ecosystems, 2006, 9(6) : 909-920.

[60] Bond-Lamberty B, Thomson A. A global database of soil respiration data [J]. Biogeosciences, 2010, 7(6) : 1915-1926.

[61] Kuzyakov Y. Separating microbial respiration of exudates from root respiration in non-sterile soils: A comparison of four methods [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(11) : 1619-1629.

[62] Kuzyakov Y, Larionova A A. Root and rhizomicrobial respiration: A review of approaches to estimate respiration by autotrophic and heterotrophic organisms in soil [J]. Journal Plant Nutrition and Soil Science, 2005, 168(4) : 503-520.

[63] 陈书涛, 朱大威, 牛传坡, 等. 管理措施对农田生态系统土壤呼吸的影响 [J]. 环境科学, 2009, 30(10) : 2858-2865.

[64] Davidson E A, Savage K, Verchot L V, *et al.* Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2002, 113(1) : 21-37.

[65] Bekku Y, Koizumi H, Oikawa T, *et al.* Examination of four methods for measuring soil respiration [J]. Applied Soil Ecology, 1997, 5(3) : 247-254.

[66] Hutchinson G L, Livingston G P. Vents and Seals in non-steady-state chambers used for measuring gas exchange between soil and the atmosphere [J]. European Journal of Soil Science, 2001, 52(4) : 675-682.

[67] Davidson E A, Savage K, Verchot L V, *et al.* Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2002, 113(1-4) : 21-37.

[68] Pumpanen J, Kolari P, Ilvesniemi H, *et al.* Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2004, 123(3-4) : 159-176.

[69] Hutchinson G L, Livingston G P, Healy R W, *et al.* Chamber measurement of surface-atmosphere trace gas exchange: Numerical evaluation of dependence on soil, interfacial layer and source/sink properties [J]. Journal of Geophysical Research, 2000, 105(D7) : 8865-8875.

[70] Miyata A, Leuning R, Denmead O T, *et al.* Carbon dioxide and methane fluxes from an intermittently flooded paddy field [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2000, 102(4) : 287-303.

[71] Trumbore S. Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics [J]. Ecological Applications, 2000, 10(2) : 399-411.

[72] Brinson M M, Lugo A E, Brown S. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1981, 12(1) : 123-161.

[73] 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 [J]. 植物生态学报, 2009, 33(1) : 197-205.

[74] Fang C, Moncrieff J B. A model for soil CO₂ production and transport I: Model development [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1999, 95(4) : 225-236.

[75] 周广胜, 贾丙瑞, 韩广轩, 等. 土壤呼吸作用普适性评估模型构建的设想 [J]. 中国科学 C 辑: 生命科学, 2008, 38(3) : 293-302.