

DOI: 10.11686/cyxb2018547

<http://cyxb.magtech.com.cn>

张智起, 张立旭, 徐炜, 等. 气候变暖背景下土壤呼吸研究的几个重要问题. 草业学报, 2019, 28(9): 164—173.

Zhang Z Q, Zhang L X, Xu W, *et al.* Several important issues of soil respiration under climate warming. Acta Prataculturae Sinica, 2019, 28(9): 164—173.

气候变暖背景下土壤呼吸研究的几个重要问题

张智起^{1**}, 张立旭^{1**}, 徐炜¹, 汪浩¹, 王金洲¹, 王娓¹, 贺金生^{1,2*}

(1. 北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871; 2. 兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州大学农业农村部草牧业创新重点实验室, 兰州大学草地农业科技学院, 甘肃 兰州 730020)

摘要: 土壤呼吸是土壤有机碳返还至大气的主要形式, 其对气候变暖的响应一直备受关注。近 30 年来, 已有大量增温试验和模型就气候变暖对土壤呼吸的影响及其机制做了详细的探讨。但目前研究主要集中在土壤呼吸对浅层土壤增温的响应, 对深层土壤的关注不足, 且鲜有涉及土壤动物和土壤冻融过程, 这些可能会减弱未来气候变暖背景下的 CO₂ 排放的预测能力。本研究提出几个目前气候变暖背景下土壤呼吸研究亟待解决的问题, 包括: 1) 深层土壤呼吸对增温的响应; 2) 土壤动物对土壤呼吸的贡献及影响; 3) 土壤冻融过程对土壤呼吸的影响。通过综述这 3 个研究领域的现状, 指出了当前该领域研究中存在的不足, 提出了一些具体的改进措施并对今后的研究方向进行了展望, 有助于深入理解土壤呼吸对气候变暖的响应过程和提高陆地生态系统碳循环模型的预测精度。

关键词: CO₂ 排放; 气候变化; 深层土壤; 土壤动物; 土壤冻融

Several important issues of soil respiration under climate warming

ZHANG Zhi-qi^{1**}, ZHANG Li-xu^{1**}, XU Wei¹, WANG Hao¹, WANG Jin-zhou¹, WANG Wei¹, HE Jin-sheng^{1,2*}

1. Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; 2. State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, Key Laboratory of Grassland Livestock Industry Innovation, Ministry of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: Soil respiration (R_s) is a major pathway through which soil organic carbon returns to the atmosphere, and its response to climate warming has always been the focus of attention in global change ecology researches. During the past thirty years, great progress has been made in understanding mechanisms by which climate warming affects R_s and the impacts of warming on R_s , based on numerous temperature-raising experiments and models. However, most studies are focused on the direct effects of topsoil warming on R_s , and little attention has been paid to processes in the subsoil, and even less to the indirect effects of climate warming through soil animals and soil freezing-thawing processes, which could reduce the confidence in predictions of CO₂ emission under climate warming. Thus, this paper proposes several issues urgently require resolution: 1) the response of deep soil respiration to temperature rise; 2) the effects of soil animals on soil respiration; and 3) the effects of soil freezing-thawing processes on soil respiration. For these three questions, this paper summarizes the research advances, identifies the existing knowledge deficiencies, provides details of opportunities

收稿日期: 2018-08-30; 改回日期: 2018-10-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(31700362)资助。

作者简介: 张智起(1995-), 男, 安徽池州人, 在读硕士。E-mail: zhangzhiqi@pku.edu.cn; 张立旭(1993-), 男, 广东汕头人, 硕士。E-mail: zhanglixu@pku.edu.cn。* * 共同第一作者 These authors contributed equally to this work.

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: jshe@pku.edu.cn

for improvement, and presents suggestions for future research directions. This outline will certainly be helpful for understanding the response of soil respiration to warming and as a catalyst for building more precise carbon cycle models of terrestrial ecosystems.

Key words: CO₂ emission; climate change; deep soil; soil animals; soil freezing-thawing

土壤呼吸是指土壤中植物根系、动物和微生物呼吸产生的 CO₂ 由土壤表面进入大气的过程,是陆地生态系统的第二大碳通量^[1-2]。土壤呼吸研究具有很长的历史,其测定最早可追溯到 19 世纪初^[3]。20 世纪初期,研究人员把土壤呼吸作为农业生产上的土壤肥力指标^[4],开始关注土壤呼吸并开展大量室内试验,发现诸多理化因素如土壤温度、土壤含水量、土壤养分含量和土壤孔隙度等均可以影响土壤呼吸速率^[5-6]。20 世纪 50 年代到 80 年代,由于土壤呼吸测定仪器和测定方法的改进^[7],尤其是红外气体分析仪的使用^[8],土壤呼吸的测量精度和准确度得到很大提升。这一时期研究者进一步探究了土壤呼吸各种影响因素的作用机理,突出了土壤温湿度对土壤呼吸的控制作用^[9],发现土壤呼吸与土壤温度指数相关并开始关注土壤呼吸的温度敏感性^[10],也将土壤呼吸区分成根呼吸、凋落物分解、土壤有机质分解等不同组分^[11]。20 世纪 90 年代以来,随着气候变化对生态系统的重要影响受到人们的关注^[12],全世界范围内涌现出大量的控制试验和模型^[13],研究者希望揭示土壤呼吸对气候变化的响应过程,完善陆地生态系统温室气体排放对气候变化的响应和反馈机制。

气候变暖是全球变化中的重要部分,2013 年联合国政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change,IPCC)报道至 21 世纪末全球平均温度可能升高 1.5~2.0 °C^[14]。土壤呼吸作为依赖于温度的生化反应过程,势必会对气候变暖产生响应^[15]。增温对土壤呼吸的影响机制,主要可以分为以下 3 类:第一类是增温直接作用于土壤微生物影响土壤呼吸。增温可以通过提高土壤微生物生物量和活性^[16]、改变土壤微生物群落结构^[17]等方式加速土壤呼吸,也可能会引起微生物的驯化^[18]等,降低其对土壤呼吸的促进效果。第二类是增温通过改变底物、养分和水分等环境因子,间接作用于土壤微生物,进而影响土壤呼吸。增温可以直接提高土壤底物及养分可利用性^[19],也可以通过改变植物群落结构^[20]、延长生长季^[21]等方式促进植物生长,导致植物对土壤的有机碳输入增加等,加速土壤呼吸。但也有研究发现,增温会降低土壤湿度^[22],引起土壤底物及养分耗竭^[17]等,从而降低土壤呼吸。第三类是增温通过作用于植物根系影响土壤呼吸。增温可以提高根系活性^[23],也可以通过促进植物生长或者改变植物群落结构^[20]进而提高根系生物量等,加速土壤呼吸。但增温也可能导致部分根系死亡^[23],降低土壤呼吸。Xu 等^[20]在美国高草草地的研究发现,增温可以使植物群落中的 C₃ 植物比例提高,增加了植物地下生产力和对土壤的有机碳输入,导致土壤呼吸速率增加。Chen 等^[24]在青藏高原草甸草原的研究中发现,增温在提高植物生物量的同时也降低了土壤湿度,土壤呼吸速率在增温后未发生明显变化。

尽管土壤呼吸在全球碳循环及其对气候变暖的反馈中至关重要,但在过去几十年里开展的大量研究并未形成土壤呼吸响应气候变暖的一致结论^[25]。全球 66 个土壤呼吸增温试验的整合分析结果显示,增温处理的土壤呼吸速率比对照平均高 9%,但在不同的生态系统类型间存在差异,具体表现为在森林、草地、冻原生态系统中温度升高显著促进土壤呼吸,在灌丛和湿地中温度升高则没有明显促进效果^[26]。另外,在不同时间尺度上,土壤呼吸对增温的响应也有所不同^[17,20,27]。哈佛森林的 26 年增温试验结果显示^[17]:在增温的前 13 年,增温对土壤呼吸的促进效果随着易分解底物的消耗而逐年降低直至无促进作用;在增温的第 13~20 年,难分解底物如木质素等成为土壤呼吸的主要底物,增温处理下的微生物群落结构发生变化,微生物碳利用效率更高,增温再次促进土壤呼吸;在增温的第 20~26 年,增温的促进效果随着难分解底物的耗竭又一次呈现降低趋势。这种不同增温阶段增温对土壤呼吸影响不同的现象,在草地^[20]、苔原^[27]等生态系统中也有发现。此外,不同模型关于增温对土壤呼吸影响的预测结果也存在一定差异。大多数模型认为温度升高会加速土壤呼吸^[28],其中地球系统模型预测到 2100 年土壤可能会丢失近 1/3 的碳^[29],但也有部分模型如气候系统模型等预测结果显示增温不会引起碳流失^[30]。不同模型预测结果存在较大差异的主要原因是不同模型中一些关键参数和重要过程存在很大差异,如不同深度土壤呼吸的温度敏感性^[31]、土壤动物的作用^[32]、土壤冻融过程的影响^[33]等,这些参数和过程还有待进一步明确。

目前,全球已有大量增温试验(图 1)和预测模型对增温影响土壤呼吸的机制做了较为深入的探讨,但仍有一些问题考虑不足,包括:1)深层土壤呼吸对气候变暖的响应;2)土壤动物对土壤呼吸的贡献及影响;3)土壤冻融过程对土壤呼吸的影响,限制了进一步理解土壤呼吸对气候变暖的响应。本研究针对这几个问题进行了探讨,在总结这些研究领域现状的同时,指出了当前这些研究中存在的不足,并提出了一些具体的改进措施,旨在为今后土壤呼吸研究提供方向。

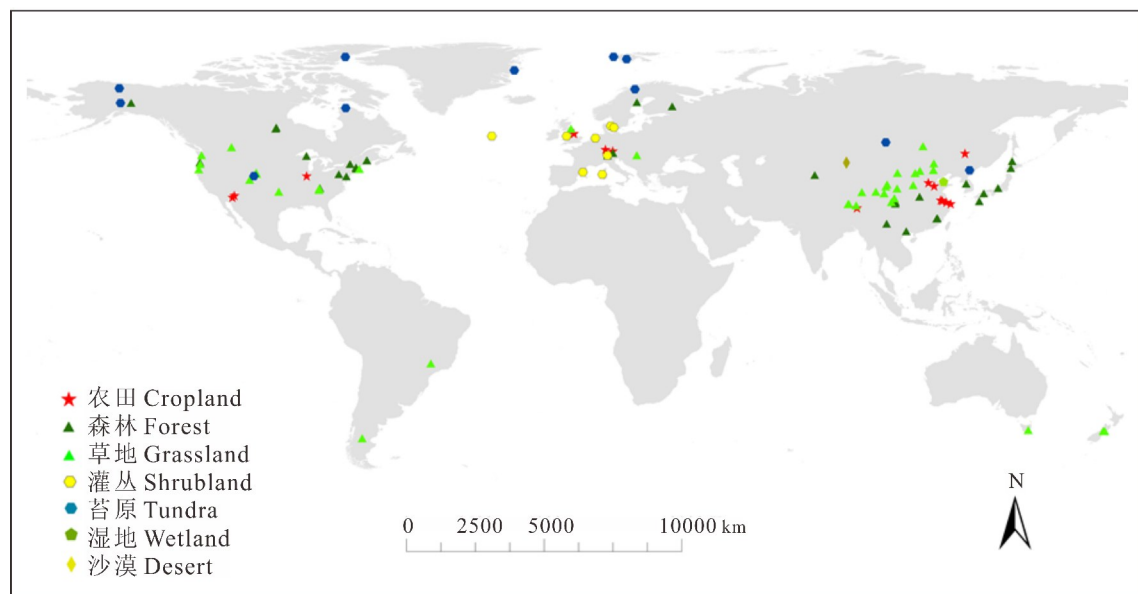


图 1 全球土壤呼吸野外增温试验的分布

Fig. 1 Global distribution of field warming experiments on soil respiration

1 深层土壤呼吸对气候变暖的响应

1.1 深层土壤呼吸的研究现状

深层土壤(0.2~3.0 m)中碳储量高达约 1800 Pg^[34],且多为惰性碳^[35],深层土壤呼吸的轻微变化都可能会导致土壤中大量的碳流失进入大气,影响全球碳循环^[36]。未来深层土壤增温速率可能与表层土壤相近^[14,38],尽管已有研究提出深层土壤呼吸对增温的响应是陆地生态系统温室气体排放对气候变暖反馈的关键所在^[37],但囿于试验成本和操作难度,目前研究增温对深层土壤呼吸影响的试验仍然比较缺乏^[38]。Hicks 等^[38]在温带森林开展的第一个原位全土壤剖面增温试验结果表明,在地表至地下 100 cm 的温度同时升高约 4 °C 时,增温加速了包括深层土壤在内的各层土壤有机碳分解。研究表明,深层土壤及深层土壤有机碳的特殊性,决定了深层土壤呼吸对气候变暖响应的复杂性:一方面,相对于表层土壤,深层土壤有机质结构复杂^[39],增温对其活化效率高,因此应该具有较高的温度敏感性^[31],这意味着深层土壤有机碳可能会对气候变暖产生强烈地响应;另一方面,由于深层土壤具有有机质相对含量和质量低、动植物少、氧气含量低和粘粒含量高等特点,深层土壤的微生物量更少,深层土壤有机碳也更容易与土壤矿物结合形成稳定态有机质^[40-41],这可能会导致深层土壤有机碳不会对增温产生强烈响应。此外,深层土壤呼吸产生的 CO₂ 向地表扩散的过程,受到土壤孔隙中 CO₂ 浓度、土壤孔隙大小和数量、土壤温湿度以及风速等诸多因子的影响^[3],而这方面试验及模型研究的不足加剧了深层土壤呼吸对增温响应的复杂性^[42]。

1.2 深层土壤呼吸对增温的响应

目前,研究深层土壤呼吸对增温的响应主要基于两类试验,即室内培养试验和原位增温试验。1)室内培养试验:室内培养试验通常比较深层土壤有机碳的温度敏感性与浅层土壤是否存在差异,但目前并未得到一致结论。Fierer 等^[43]在美国加州草原的研究中发现,土壤呼吸的温度敏感性随着土壤深度加深而增大。但也有研究发

现,深层土壤有机碳的温度敏感性与表层土壤并无差异^[44]。2)原位增温试验:目前原位增温试验的增温方式主要分为开顶箱式增温、红外灯管加热和地表电缆加热 3 种,试验一般做法是收集增温和对照处理下土壤呼吸释放的 CO_2 ,基于不同深度土壤有机碳的存留时间不同^[37],利用同位素技术确定呼吸底物的来源^[45],计算温度升高后深层土壤有机质的分解量是否增加^[46-47]。Cheng 等^[48]在美国高草草地的研究表明,增温通过增加深层土壤微生物群落的分解功能基因的相对多度,加速深层土壤有机碳分解。这种增温导致深层土壤有机碳分解加速的现象在格陵兰岛地区的半荒漠生态系统、阿拉斯加冻原等地也有发现^[46-47]。

1.3 深层土壤呼吸的未来研究方向

未来深层土壤呼吸对气候变暖的响应探究可以从以下几个方面开展:1)加强原位深层土壤增温试验。目前大部分原位增温试验对土壤的增温效果限于表层土壤且不同深度土壤受热不均匀,有别于未来气候变暖条件下真实的土壤环境^[49]。Hicks 等^[38]的第一个原位深层土壤增温试验结果意味着未来气候变暖条件下会有更多的土壤碳进入大气,对气候变化形成正反馈,这一结果急需在其他生态系统验证。2)进一步明确深层土壤呼吸对增温的响应机制。有研究发现温度升高会引起土壤湿度降低^[50],导致深根系植物和根系分泌物增加等变化^[51],一方面更多的新鲜有机碳输入可能会通过激发效应导致深层土壤有机碳分解加速^[35],另一方面微生物代谢活动增强,更多的微生物代谢产物会与土壤矿物表面相结合形成稳定有机碳被固持在土壤中^[52-53],土壤碳是否会流失存在很大的争议(图 2)。3)完善深层土壤中 CO_2 向地表扩散过程的探究。试验过程中,采用沿土壤剖面设置固定的 CO_2 浓度监测探头^[54]和利用同位素技术区分呼吸产生的 CO_2 的有机质来源^[45]相结合的方法,可以明晰不同深度土壤中 CO_2 的浓度及扩散速率,这为进一步优化关于深层土壤中 CO_2 扩散的模型提供了可能。4)加大对冻原、湿地等富含有机质且对气候变化敏感区域的关注。对于冻原,一般认为温度升高会促使冻土融化、降低冻土层厚度,加速冻原各层土壤有机质分解^[55],但这方面的研究数据仍然缺乏;对于湿地,增温可能会降低其水位,使大量易分解的有机质暴露在空气中被消耗^[56],但也有研究发现湿地中有机质会与土壤中铁、铝等离子结合,形成稳定态有机质而不被分解^[57],湿地中土壤呼吸究竟如何响应气候变暖有待进一步探究。

2 土壤动物对土壤呼吸的贡献及影响

2.1 土壤动物对土壤总呼吸的贡献

土壤动物是指生活中有一段时间在土壤中度过,且对土壤有一定影响的动物,种类多、个体数量大,主要涉及原生动、线形动物、软体动物、节肢动物等,也包括部分哺乳动物中的啮齿目、食虫目等^[58]。土壤动物呼吸是土壤呼吸的重要组成部分之一,贡献了 5%~10% 的土壤呼吸^[59-60]。目前测定土壤动物呼吸的试验多为室内培养试验,常规的做法是将某种特定的土壤动物加入到无菌土壤中直接测定其呼吸^[60],也有利用网袋、杀虫剂等化学制品去除土壤动物,研究土壤动物的呼吸及其对土壤呼吸的影响^[61-62]。Petersen 等^[59]在土壤动物呼吸研究的试验结果整合分析中发现,土壤动物呼吸占土壤呼吸的 10% 左右,且空间异质性大。原位土壤呼吸测定开展的较少,一般做法是用化学制剂(萘、氯化汞等)或者电棒驱除土壤动物,将试验前后的土壤呼吸差值当作土壤动物呼吸^[60]。Jiang 等^[60]在中国亚热带森林中,利用萘液和电棒分别处理土壤,发现土壤动物呼吸占总呼吸的 5% 左右。目前室内培养和原位试验都尚未能准确区分出土壤动物呼吸,一方面是由于土壤动物呼吸速率不高及空间异质性大^[64],另一方面是由于各种试验方法都未能完全去除土壤动物或者会引发微生物活性变化等其他相关效应^[63]。

2.2 土壤动物对土壤呼吸的影响

土壤动物可以从以下几个方面影响土壤呼吸(图 2):1)改变底物存在形态。土壤动物可以破碎、移动凋落物,增大凋落物的表面积,加速凋落物分解^[63]。Vossbrinck 等^[62]在半干旱草地凋落物的影响因素探究试验中发现土壤动物对凋落物分解贡献率为 14.2%。但也有研究发现,蚯蚓(*Lumbricus*)以及一些土壤动物幼虫可以在肠道内将土壤与腐殖质混合后排泄,形成有机质与土壤矿物相结合的稳定态土壤团聚体,有利于有机碳的固持^[32]。2)改变微生物活性和群落结构。土壤动物可以通过掘穴、移动等方式改变土壤微环境,也可以通过取食、共生等方式与土壤微生物相互作用,改变土壤微生物活性和群落组成^[64],进而影响土壤有机质分解^[67]。3)影响

植物生长。一般来说,有土壤动物活动的土壤孔隙多、养分全^[68],更适合植物生长,而伴随着的植物地上部的碳输入和植物根系生物量的增加^[69],可能会引起土壤呼吸速率增加。此外,也有研究发现,部分食草土壤动物如鼠兔(*Ochotona curzoniae*)会取食植物地上部^[70]和食根土壤动物如食根线虫(*Trichodorus*)会取食植物根系^[71],导致根系生物量、根系分泌物量和根际微生物发生变化,影响根系呼吸,这同时也可能会改变激发效应强度^[72],影响有机质分解。

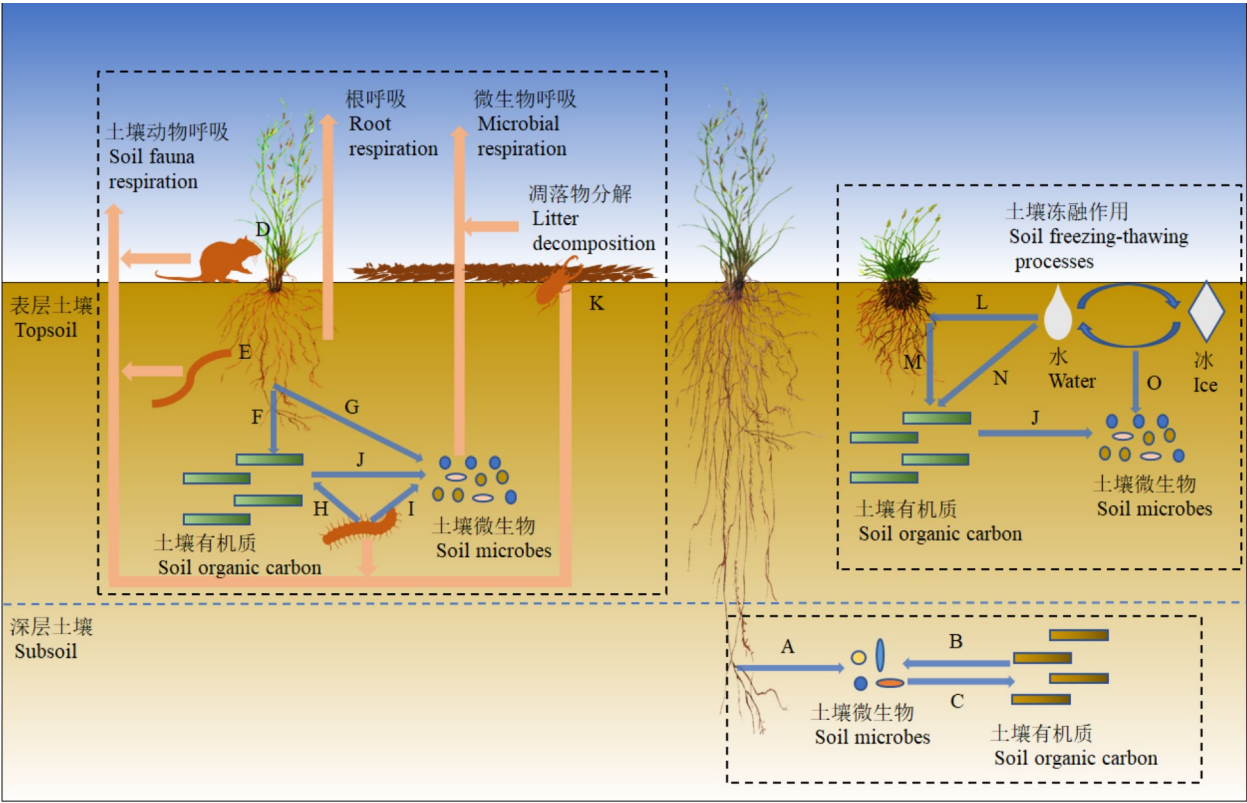


图 2 气候变暖时土壤呼吸研究需要加强关注的重要过程

Fig. 2 Critical processes of soil respiration under climate warming

A:新鲜有机碳的输入 Fresh carbon input; B:激发效应 Priming effect; C:微生物代谢产物与土壤矿物表面相结合形成稳定的有机质 Microbial products bound to soil-mineral surface to form stable organic matter; D:土壤动物取食植物地上部 Plant shoot consumed by soil animals; E:土壤动物取食植物根系 Plant root consumed by soil animals; F:土壤动物影响根系生物量和分泌物量 Soil animals affect root biomass and excretion; G:土壤动物通过植物根系调控根际微生物 Soil animals regulate rhizospheric microorganism via plant root; H:土壤动物改变土壤有机质存在形态 Soil animals change the status of soil organic matter; I:土壤动物改变土壤微生物活性和群落组成 Soil animals change the activity and composition of soil microbes; J:微生物的分解作用 Microbial decomposition; K:土壤动物活动加速凋落物分解 Soil animals accelerate litter decomposition; L:土壤冻融循环导致植物根系死亡 Soil freezing-thawing processes lead to the death of plant root; M:植物根系死亡增加呼吸底物 The death of plant root increases the respiratory substrate; N:土壤冻融过程改变土壤有机质可利用性 Soil freezing-thawing processes change the availability of soil organic matter; O:土壤冻融循环改变微生物活性和群落结构 Soil freezing-thawing processes change the activity and composition of soil microbes.

2.3 未来土壤动物对土壤呼吸影响的研究方向

未来,土壤动物对土壤呼吸影响的探究应包含以下几个方面:1)土壤动物呼吸测定方法的改进及创新。目前不同试验中驱除土壤动物所使用药物的种类及用量、电流量的大小有很大差异,是导致不同试验结果差异很大的原因之一。研究者需要进一步对药物的有效性、药物的合理用量以及电流的合理控制量进行探究,甚至可以研发一些新药物、创造一些新方法,在有效驱除土壤动物的同时,将试验过程中因驱除土壤动物而造成的其他影响降到最低。2)扩大研究的土壤动物范围。目前土壤动物对土壤呼吸影响的研究主要集中在蚯蚓、线虫(Nematoda)等少数物种上^[32],缺乏系统性和科学性,限制了我们对土壤动物作用的深入理解。3)野外观测和室内试验相结

合,量化模型中土壤动物的作用。由于土壤动物的直接、间接作用难以区分^[73]和不同生态类型中土壤动物种类和数量差异大^[74],碳循环模型中土壤动物的作用一直未被量化^[75-76],增大了模型的不确定性。在不同生态系统,开展大量土壤动物对模型关键参数如根系生长、微生物活动、有机质形成和稳定等影响的探究,会有助于这一问题的解决。4)加强增温条件下土壤动物作用于土壤呼吸过程的研究。气候变暖条件下,土壤动物的活动、分布和群落组成等都会改变^[77],土壤动物对土壤呼吸的调控过程也会发生变化,而土壤呼吸对气候变暖的反馈也会作用于土壤动物。气候变暖、土壤动物和土壤呼吸这三者之间的相互作用关系,将是未来土壤动物对土壤呼吸影响的重点和难点。

3 土壤冻融过程对土壤呼吸的影响

3.1 土壤冻融过程对土壤呼吸影响的研究现状

在中高纬及高海拔地区,由于气温的季节或昼夜变化,晚秋和早春常出现土壤反复冻结和融化的现象,即土壤冻融过程^[78]。一般而言,发生冻融现象的区域是重要的温室气体排放源^[79],也是气候变化的敏感区,如青藏高原、北极苔原等地区。尽管已有研究表明冻融过程会对土壤呼吸产生很大影响^[80],但目前这方面的研究还很缺乏。土壤冻融对土壤呼吸影响探究的原位试验,受限于严酷的试验环境和高试验成本开展的非常少。Wang 等^[33]在青藏高原高寒草甸的原位试验发现,土壤冻结会降低土壤呼吸速率,且土壤冻融过程是非生长季土壤呼吸日动态的主导因素。Elberling 等^[80]在苔原的原位试验发现,土壤冻结时期产生的 CO_2 会被固定在土壤中,等到土壤融化时期集中释放出来,形成土壤融化时的 CO_2 排放高峰。目前土壤冻融对土壤呼吸影响探究的室内培养试验,存在着取样量小、冻融循环周期短、冻融循环频率低^[81-83]等缺陷,跟真实的土壤冻融过程有很大差异,难以阐述土壤冻融过程对土壤呼吸的长期影响及累积效应。此外,不同室内培养试验研究结果也存在较大差异^[83],有试验结果表明,土壤冻融期间温差越大、时间越长、频率越高^[84-85],土壤呼吸值也越高。

3.2 土壤冻融过程对土壤呼吸的影响机制

随着气候变暖的加剧,目前部分冻土区正经历着冻土层厚度降低、冻融循环频率加剧等变化^[86],这会对土壤呼吸产生何种影响,一直为研究者所关注。已有的研究表明,土壤冻融过程可以从以下 3 个方面影响土壤呼吸(图 2):1)改变土壤理化性质。土壤冻结会降低土壤水分可利用性和透气性,降低土壤呼吸速率的同时也阻止了土壤中 CO_2 的释放;土壤融化会提高土壤水分和氧气含量,加速土壤呼吸的同时也使被冻结在土壤中的 CO_2 被集中释放出来^[80]。2)改变底物及养分可利用性。一方面,冻融过程往往伴随着土壤团聚体结构的破坏^[87],导致大量活性碳的释放,给微生物提供了大量底物,增加微生物呼吸;另一方面,冻融过程会引起土壤根系尤其是植物细根和部分微生物的死亡^[88-89],导致土壤碳、氮、磷含量提高,加速土壤呼吸。未来气候变暖条件下,冻融循环频率的加快可能会通过作用于底物及养分可利用性进一步促进土壤呼吸。3)改变微生物活性和群落结构。研究发现,多次冻融循环会降低灌丛地土壤的微生物量和物种多样性,也会促使微生物群落结构的变化^[85],间接影响土壤呼吸。

3.3 土壤冻融对土壤呼吸影响的未来研究方向

未来关于土壤冻融对土壤呼吸影响的探究可以从以下几个方面着手:1)加强土壤冻融时期土壤呼吸的原位监测。随着土壤呼吸测定仪器的发展,低温环境下土壤呼吸的高频率自动监测已经可以实现^[33],而目前该类仪器的使用尚未推广。2)合理设计室内冻融模拟试验。室内模拟冻融试验可以采用大型原状土柱^[56],试验期间的温度变化范围、冻融循环频率以及冻融持续周期也应尽量接近真实的土壤冻融过程,使试验结果更可信。3)加强遥感和同位素技术的使用。遥感技术可以在大尺度上获取土壤冻融时期的水热数据,对我们了解土壤冻融时期土壤的水热变化状况和掌握土壤冻融现象发生的区域很有必要;同位素技术可以帮助我们在样点水平确定土壤呼吸的 CO_2 来源,有助于明确冻融过程对土壤呼吸的影响机制。

4 结论

研究土壤呼吸对增温的响应,对于理解陆地生态系统温室气体排放及其对气候变暖的反馈至关重要。加大

对深层土壤的关注,考虑土壤动物的贡献及土壤动物和土壤冻融过程对土壤呼吸的影响,可以进一步揭示增温对土壤呼吸的影响过程,提高未来气候变暖背景下的 CO_2 排放的预测能力。但全球变化不仅限于气候变暖,还包括降水格局的改变、大气氮沉降和土地利用方式的变化等,而土壤呼吸也只是陆地生态系统温室气体排放的重要环节之一。探究全球变化对温室气体排放的影响,需要考虑各种全球变化因子的综合作用和更多的温室气体排放过程。

致谢:感谢北京大学城市与环境学院朱彪研究员和贺金生教授课题组成员对论文写作提出的宝贵意见。

参考文献 References:

- [1] Cheng L F, He Z B, Du J, *et al.* Response of soil carbon cycling to climate warming: Challenges and perspectives. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(11): 183—194.
陈龙飞, 何志斌, 杜军, 等. 土壤碳循环主要过程对气候变暖响应的研究进展. *草业学报*, 2015, 24(11): 183—194.
- [2] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 2010, 464: 579—582.
- [3] Fang J Y, Wang W. Soil respiration as a key belowground process: Issues and perspectives. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(3): 345—347.
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.
- [4] Russell E J, Appleyard A. The atmosphere of the soil: Its composition and the causes of variation. *Journal of Agricultural Science*, 1915, 7(1): 1—48.
- [5] Greaves J E, Carter E G. Influence of moisture on the bacterial activities of the soil. *Soil Science*, 1920, 10(5): 361—387.
- [6] Lebedjantzev A N. Drying of soil, as one of the natural factors in maintaining soil fertility. *Soil Science*, 1924, 18(6): 419—447.
- [7] De Jong E, Schappert H J V. Calculation of soil respiration and activity from CO_2 profiles in the soil. *Soil science*, 1972, 113(5): 328—333.
- [8] Golley F B, Odum H T, Wilson R F. The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. *Ecology*, 1962, 43(1): 9—19.
- [9] Bunt J S, Rovira A D. Oxygen uptake and carbon dioxide evolution of heat-sterilized soil. *Nature*, 1954, 173: 1242.
- [10] Drobnik J. The effect of temperature on soil respiration. *Folia Microbiologica*, 1962, 7(2): 132—140.
- [11] Coleman D C. Compartmental analysis of “Total Soil Respiration”: An exploratory study. *Oikos*, 1973, 24(3): 361—366.
- [12] Mooney H A, Drake B G, Luxmoore R J, *et al.* Predicting ecosystem responses to elevated CO_2 concentrations: What has been learned from laboratory experiments on plant physiology and field observations? *Bioscience*, 1991, 41(2): 96—104.
- [13] Luo Y Q, Zhou X H. *Soil respiration and the environment*. California: Elsevier Academic Press, 2006.
- [14] Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate change 2013: The physical science basis//Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Geneva: Cambridge University Press, 2013.
- [15] Liu S H, Fang J Y. Effects of factors of soil respiration and the temperature's effects of soil respiration in the global scale. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(5): 469—476.
刘绍辉, 方精云. 土壤呼吸的影响因素及全球尺度下温度的影响. *生态学报*, 1997, 17(5): 469—476.
- [16] Li D J, Zhou X H, Wu L Y, *et al.* Contrasting responses of heterotrophic and autotrophic respiration to experimental warming in a winter annual-dominated prairie. *Global Change Biology*, 2013, 19(11): 3553—3564.
- [17] Melillo J M, Frey S D, Deangelis K M, *et al.* Long-term pattern and magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world. *Science*, 2017, 358: 101—105.
- [18] Zhou J Z, Xue K, Xie J P, *et al.* Microbial mediation of carbon-cycle feedbacks to climate warming. *Nature Climate Change*, 2011, 2(2): 106—110.
- [19] Melillo J M. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298: 2173—2176.
- [20] Xu X, Shi Z, Li D J, *et al.* Plant community structure regulates responses of prairie soil respiration to decadal experimental warming. *Global Change Biology*, 2015, 21(10): 3846—3853.
- [21] Norby R J, Hartz-Rubin J S, Verbrugge M J. Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO_2 enrichment. *Global Change Biology*, 2003, 9(12): 1792—1801.
- [22] Suseela V, Dukes J S. The responses of soil and rhizosphere respiration to simulated climatic changes vary by season. *Ecolo-*

- gy, 2013, 94(2): 403–413.
- [23] Melillo J M, Butler S, Johnson J, *et al.* Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108(23): 9508–9512.
- [24] Chen J, Luo Y, Xia J, *et al.* Differential responses of ecosystem respiration components to experimental warming in a meadow grassland on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 220: 21–29.
- [25] Fang Y J, Hou X Y, Shi H X, *et al.* Effect of carbon cycling in grassland ecosystems on climate warming. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(3): 294–302.
范月君, 侯向阳, 石红霄, 等. 气候变暖对草地生态系统碳循环的影响. *草业学报*, 2012, 21(3): 294–302.
- [26] Lu M, Zhou X H, Yang Q, *et al.* Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis. *Ecology*, 2013, 94(3): 726–738.
- [27] Sistla S A, Moore J C, Simpson R T, *et al.* Long-term warming restructures arctic tundra without changing net soil carbon storage. *Nature*, 2013, 497: 615–618.
- [28] Friedlingstein P, Cox P M, Betts R A, *et al.* Climate-carbon cycle feedback analysis: Results from the (CMIP)-M-4 model intercomparison. *Journal of Climate*, 2006, 19: 3337–3353.
- [29] Friedlingstein P, Meinshausen M, Arora V K, *et al.* Uncertainties in CMIP5 climate projections due to carbon cycle feedbacks. *Journal of Climate*, 2014, 27(2): 511–526.
- [30] Fung I Y, Doney S C, Lindsay K, *et al.* Evolution of carbon sinks in a changing climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(32): 11201–11206.
- [31] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440: 165–173.
- [32] Filser J, Faber J H, Tiunov A V, *et al.* Soil fauna: Key to new carbon models. *Soil*, 2016, 2(4): 565–582.
- [33] Wang Y, Liu H Y, Chung H, *et al.* Non-growing-season soil respiration is controlled by freezing and thawing processes in the summer monsoon-dominated Tibetan Alpine grassland. *Global Biogeochemical Cycles*, 2014, 28(10): 1081–1095.
- [34] Jobbagy E G, Jackson R B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 2000, 10(2): 423–436.
- [35] Fontaine S, Barot S, Barré P, *et al.* Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 2007, 450: 277–280.
- [36] Wang Q, Wang Y, Wang S, *et al.* Fresh carbon and nitrogen inputs alter organic carbon mineralization and microbial community in forest deep soil layers. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 72: 145–151.
- [37] Hopkins F M, Torn M S, Trumbore S E. Warming accelerates decomposition of decades-old carbon in forest soils. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109(26): 1753–1761.
- [38] Hicks P C E, Castanha C, Porras R C, *et al.* The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science*, 2017, 355: 1420–1423.
- [39] Schoning I, Kogelknabner I. Chemical composition of young and old carbon pools throughout Cambisol and Luvisol profiles under forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(8): 2411–2424.
- [40] Fierer N, Schimel J P, Holden P A. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(1): 167–176.
- [41] Zhang H, Ye C L, Wang Y, *et al.* Characteristics of soil microbial respiration and its response to temperature change in different soil depths in Yunwu Mountain grassland. *Pratacultural Science*, 2017, 34(2): 224–230.
张浩, 叶成龙, 王益, 等. 云雾山草原不同深度土壤的呼吸特征及其对温度变化的响应. *草业科学*, 2017, 34(2): 224–230.
- [42] Wang C, Yang Z J, Cheng G S, *et al.* Research on the flux of carbon dioxide in soil vertical profile. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 2010, 5(4): 85–92.
王超, 杨智杰, 陈光水, 等. 土壤垂直剖面的 CO₂ 通量研究. *亚热带资源与环境学报*, 2010, 5(4): 85–92.
- [43] Fierer N, Allen A S, Schimel J P, *et al.* Controls on microbial CO₂ production: A comparison of surface and subsurface soil horizons. *Global change biology*, 2003, 9(9): 1322–1332.
- [44] Fang C M, Smith P, Moncrieff J B, *et al.* Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature*, 2005, 433: 57–59.
- [45] Gaudinski J B, Trumbore S E, Davidson E A, *et al.* Soil carbon cycling in a temperate forest: Radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes. *Biogeochemistry*, 2001, 52(1): 113–114.
- [46] Lupascu M, Welker J M, Seibt U, *et al.* High arctic wetting reduces permafrost carbon feedbacks to climate warming. *Nature Climate Change*, 2014, 4(1): 51–55.
- [47] Hicks P C E, Schuur E A G, Natali S M, *et al.* Old soil carbon losses increase with ecosystem respiration in experimen-

- tally thawed tundra. *Nature Climate Change*, 2016, 6(2): 214–218.
- [48] Cheng L, Zhang N F, Yuan M T, *et al.* Warming enhances old organic carbon decomposition through altering functional microbial communities. *The ISME Journal*, 2017, 11(8): 1825–1835.
- [49] Crowther T W, Todd-Brown K E O, Rowe C W, *et al.* Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature*, 2016, 540: 104–108.
- [50] Wu Z, Dijkstra P, Koch G W, *et al.* Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 927–942.
- [51] Liu H Y, Mi Z R, Lin L, *et al.* Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(16): 4051–4056.
- [52] Vogel C, Mueller C W, Höschel C, *et al.* Submicron structures provide preferential spots for carbon and nitrogen sequestration in soils. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 2947.
- [53] Keiluweit M, Bougoure J J, Nico P S, *et al.* Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nature Climate Change*, 2015, 5(6): 588–595.
- [54] Desutter T M, Sauer T J, Parkin T B, *et al.* A subsurface closed-loop system for soil carbon dioxide concentrations. *Soil Science Society of American Journal*, 2008, 72(1): 126–134.
- [55] Chen L Y, Liang J Y, Qin S Q, *et al.* Determinants of carbon release from the active layer and permafrost deposits on the Tibetan Plateau. *Nature Communications*, 2016, 7: 13046.
- [56] Wang H, Yu L F, Zhang Z H, *et al.* Molecular mechanisms of water table lowering and nitrogen deposition in affecting greenhouse gas emissions from a Tibetan alpine wetland. *Global Change Biology*, 2017, 23(2): 815–829.
- [57] Wang Y, Wang H, He J S, *et al.* Iron-mediated soil carbon response to water-table decline in an alpine wetland. *Nature Communications*, 2017, 8(4): 15972.
- [58] Yin W Y. Review of soil zoology and its prospect. *Bulletin of Biology*, 2001, 36(8): 1–3.
尹文英. 土壤动物学研究的回顾与展望. *生物学通报*, 2001, 36(8): 1–3.
- [59] Petersen H, Luxton M. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, 1982, 39(3): 288–388.
- [60] Jiang Y, Wang B, Niu X, *et al.* Contribution of soil fauna respiration to CO₂ flux in subtropical Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forests: A comparison of different soil treatment methods. *Environmental Earth Sciences*, 2016, 75(13): 1–11.
- [61] Fu S L, Ferris H, Brown D, *et al.* Does the positive feedback effect of nematodes on the biomass and activity of their bacteria prey vary with nematode species and population size? *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(11): 1979–1987.
- [62] Vossbrinck C R, Coleman D C, Woolley T A. Abiotic and biotic factors in litter decomposition in a semiarid grassland. *Ecology*, 1979, 60(2): 265–271.
- [63] Wang X L, Yin X Q, Song B, *et al.* Main species litter decomposition and function of soil fauna in *Leymus chinensis* grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(6): 143–149.
王星丽, 殷秀琴, 宋博, 等. 羊草草原主要凋落物分解及土壤动物的作用. *草业学报*, 2011, 20(6): 143–149.
- [64] Gonzalez G, Ley R E, Schmidt S K, *et al.* Soil ecological interactions: Comparisons between tropical and subalpine forests. *Oecologia*, 2001, 128(4): 549–556.
- [65] Li Z A, Zou B, Ding Y Z, *et al.* Key factors of forest litter decomposition and research progress. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(6): 77–83.
李志安, 邹碧, 丁永桢, 等. 森林凋落物分解重要影响因子及其研究进展. *生态学杂志*, 2004, 23(6): 77–83.
- [66] Crowther T W, Boddy L, Jones T H. Outcomes of fungal interactions are determined by soil invertebrate grazers. *Ecology Letters*, 2011, 14(11): 1134–1142.
- [67] Filser J. The role of collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia*, 2002, 46(3/4): 234–245.
- [68] Brown G G. How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Plant and Soil*, 1995, 170(1): 209–231.
- [69] Arnone J A, Zaller J G. Earthworm effects on native grassland root system dynamics under natural and increased rainfall. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 152.
- [70] Zhou X R, Guo Z G, Guo X H. The role of plateau pika and plateau zokor in alpine meadow. *Pratacultural Science*, 2010, 27(5): 38–44.
周雪荣, 郭正刚, 郭兴华. 高原鼠兔和高原鼢鼠在高寒草甸中的作用. *草业科学*, 2010, 27(5): 38–44.
- [71] Bonkowski M, Villenave C, Griffiths B. Rhizosphere fauna: The functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant and Soil*, 2009, 321(1/2): 213–233.

- [72] Kuzyakov Y. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1363–1371.
- [73] Wall D H. Sustaining biodiversity and ecosystem services in soils and sediments. Washington: Island Press, 2004.
- [74] De Deyn G B, Van der Putten W H. Linking aboveground and belowground diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 2005, 20(11): 625–633.
- [75] Gholz H L, Wedin D A, Smitherman S M, *et al.* Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: Toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, 2000, 6(7): 751–765.
- [76] Schmidt M W, Torn M S, Abiven S, *et al.* Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 2011, 478: 49–56.
- [77] Wall D H, Bradford M A, John M G, *et al.* Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology*, 2008, 14(11): 2661–2677.
- [78] Liu S, Yu G R, Qian Z S, *et al.* The thawing-freezings processes and soil moisture distribution of the steppe in central Mongolian Plateau. *Acta Pedologica Sinica*, 2009, 46(1): 48–53.
刘帅, 于贵瑞, 浅沼顺, 等. 蒙古高原中部草地土壤冻融过程及土壤含水量分布. *土壤学报*, 2009, 46(1): 48–53.
- [79] Qin Y, Yi S H, Li N J, *et al.* Advances in studies of carbon cycling on alpine grassland of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(6): 275–285.
秦彧, 宜树华, 李乃杰, 等. 青藏高原草地生态系统碳循环研究进展. *草业学报*, 2012, 21(6): 275–285.
- [80] Elberling B, Brandt K K. Uncoupling of microbial CO₂ production and release in frozen soil and its implications for field studies of arctic C cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(2): 263–272.
- [81] Sun H, Qin J H, Wu Y. Freeze-thaw cycles and their impacts on ecological process: A review. *Soil*, 2008, 40(4): 505–509.
孙辉, 秦纪洪, 吴杨. 土壤冻融交替生态效应研究进展. *土壤*, 2008, 40(4): 505–509.
- [82] Goldberg S D, Muhr J, Borken W, *et al.* Fluxes of climate-relevant trace gases between a norway spruce forest soil and atmosphere during repeated freeze-thaw cycles in mesocosms. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2010, 171(5): 729–739.
- [83] Wu X, Shen Z Y. Effects of freezing-thawing cycle on greenhouse gases production and emission from soil: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(7): 1432–1439.
伍星, 沈珍瑶. 冻融作用对土壤温室气体产生与排放的影响. *生态学杂志*, 2010, 29(7): 1432–1439.
- [84] Feng X J, Nielsen L L, Simpson M J. Responses of soil organic matter and microorganisms to freeze-thaw cycles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(8): 2027–2037.
- [85] Larsen K S, Jonasson S, Michelsen A. Repeated freeze-thaw cycles and their effects on biological processes in two arctic ecosystem types. *Applied Soil Ecology*, 2002, 21(3): 187–195.
- [86] Lin L, Wang Q B, Zhang Z H, *et al.* Warming enhances soil freezing and thawing circles in the non-growing season in a Tibetan alpine grassland. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis (Natural Science Edition)*, 2017, 53(1): 171–178.
林笠, 王其兵, 张振华, 等. 温暖化加剧青藏高原高寒草甸土非生长季冻融循环. *北京大学学报(自然科学版)*, 2017, 53(1): 171–178.
- [87] Oztas T, Fayetorbay F. Effect of freezing and thawing processes on soil aggregate stability. *Catena*, 2003, 52(1): 1–8.
- [88] Sharma S, Szele Z, Schilling R, *et al.* Influence of freeze-thaw stress on the structure and function of microbial communities and denitrifying populations in soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(3): 2148–2154.
- [89] Cleavitt N L C L, Fahey T J F J, Groffman P M G M, *et al.* Effects of soil freezing on fine roots in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, 38(1): 82–91.