

草地生态系统土壤呼吸及其影响因素研究进展

周萍^{1,2}, 刘国彬^{1*}, 薛蕙¹

(1. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:土壤呼吸在全球碳收支中占有重要的地位, 笔者对草地生态系统土壤呼吸在陆地生态系统碳平衡中的作用、土壤呼吸的分类及其影响因素等方面进行了综述。结果表明, 草地生态系统土壤呼吸在不同时间空间各组分所占比例不同, 生物、非生物及人为活动等因素对草地土壤呼吸影响各异, 主要从土壤温度、气候变暖、土壤湿度、降水、干旱化、土壤 C/N 等非生物因素, 叶面积指数、植物光合作用、植被凋落物等生物因素以及人类干扰活动等方面具体阐述这些因素变化对土壤呼吸产生的影响, 并对草地土壤呼吸的 Q_{10} 值及各影响因素间的交互作用进行归纳总结。提出草地生态系统土壤呼吸研究存在的问题和今后重点发展方向, 并对未来草地生态系统土壤呼吸的研究工作做了进一步的展望。

关键词:草地生态系统; 土壤呼吸; 影响因素; 研究进展

中图分类号: S812; Q948.1; S154.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-5759(2009)02-0184-10

21 世纪人类正面临着全球环境及可持续发展的巨大挑战。全球性温室效应、气候变暖等生态问题严重威胁着人类生存和社会经济的发展, 已成为全世界共同关注的焦点之一, CO_2 作为主要的温室气体而倍受关注^[1]。据 IPCC (intergovernmental panel on climate change)^[2] 公布的数据, 大气中 CO_2 浓度现正呈上升趋势。预计到 21 世纪中叶, 大气 CO_2 含量将增加 1 倍。

1978 年 Woodwell^[3] 报道的热带雨林改造为农田使其由碳汇转变为碳源, 引起人们对碳循环研究的重视。目前全球碳循环研究工作主要是估算各碳库的储量及碳库间的交换通量。土壤碳库量为 1 300 ~ 2 000 Pg C, 约占碳总量的 67%^[4], 是仅次于海洋的全球第 2 大有机碳库, 土壤碳库是陆地植被碳库的 2 ~ 3 倍和大气碳库的 2 倍多^[5]。土壤呼吸是土壤碳输出的主要途径, 每年因土壤呼吸排放约 50 ~ 75 Pg C, 约占全球总排放量的 5% ~ 25%^[6], 超过全球陆地生态系统净初级生产力, 也超过由化石燃料等燃烧向大气中排放的 CO_2 量, 其微小变化都可能导致大气 CO_2 浓度较大改变^[7], 进而影响气候变化。因此土壤呼吸作用作为全球气候变化的关键生态过程, 已成为全球碳循环研究的核心问题^[8], 国内外对其进行了广泛研究^[7-9]。

土壤呼吸是土壤生态系统营养循环与能量转化的外在表现, 不仅是碳循环的重要组成部分, 也是土壤有机质矿化速率和异养代谢活性的指示^[10]。土壤呼吸作用, 严格意义上讲是指未受扰动的土壤中由于土壤有机体、根和菌根的呼吸排放 CO_2 的所有代谢作用^[9], 包括根系的自养呼吸、根际和土壤微生物的异养呼吸, 土壤动物的异养呼吸这 3 个活性过程以及含碳矿物质的化学氧化与分解释放作用这一非生物学过程。其中土壤动物呼吸和土壤中的非生物学过程产生的 CO_2 量只占很小比例, 在实际测量或估算中常常被忽略^[11], 通常我们所说的土壤呼吸主要指根呼吸和微生物呼吸。

从全球范围来看, 有关全球陆地生态系统土壤呼吸的研究已涉及到农田、草原、森林、湿地、冻原等生态系统^[12, 13], 且多集中于北美的温带草原^[14] 以及部分印度^[15] 和澳大利亚的热带草原^[16] 等区域, 并取得了一定的研究成果, 对于欧亚大陆温带干旱、半干旱草地涉及较少。并且草地是受人类活动影响最为严重的生态系统之一, 研究草地生态系统的碳循环与其影响因素对于深入理解全球碳循环具有极其重要的意义。笔者就草地生态系统土壤呼吸及其影响因素的研究进展作一论述, 并提出有待于进一步解决的问题。

收稿日期: 2008-05-05; 改回日期: 2008-05-29

基金项目: 中国科学院西部行动计划 (KZCX2-XB2-05), 973 课题 (2007CB407205) 和国家科技支撑课题 (2006BAD09B03) 资助。

作者简介: 周萍 (1981-), 女, 陕西汉中, 博士。E-mail: zhouping04@mails.gucas.ac.cn

* 通讯作者。E-mail: gbliu@ms.iswc.ac.cn

草地作为陆地生态系统的主体生态类型之一^[17],在地球表面分布最为广泛,各类草地总面积为 44.5×10^8 hm^2 ,约占陆地总面积的 25 %^[18],多处于许多不能生长为森林也不适宜开垦为农田的生态环境较严酷的地区^[19],放牧和农垦活动频繁,是目前人类活动影响较为严重的区域。脆弱的生态环境与频繁的人类活动使之较其他生态系统对全球气候与环境变化的响应更为敏感^[20],草地生态系统贮存的碳总量约为 266.3 Pg,占陆地生态系统碳储量的 15.2 %,其中 89.4 %贮存在土壤中,仅有 10.6 %贮存在植被当中^[17]。草地土壤通过土壤呼吸作用向大气释放 CO_2 是草地生态系统碳循环中最主要的一个环节,在区域气候变化及全球碳循环中占有重要的位置^[21]。因此,对于草地生态系统土壤呼吸过程与机制的研究,对于深入理解草地生态系统碳循环过程,以及定量分析碳源汇问题具有十分重要的科学意义。

从土壤呼吸产生的生理学机制看,草地土壤呼吸主要包括自氧呼吸和异氧呼吸,自养呼吸为根系呼吸,异养呼吸为土壤微生物呼吸(土壤动物呼吸忽略不计)^[22]。根系呼吸的测定主要集中在森林生态系统,Epron 等^[23]在研究 30 年生的山毛榉(*Fagus sylvatica*)林时,认为根系呼吸占整个土壤呼吸的 60 %。Hogberg 等^[24]用环剥试验法研究樟子松(*Pinus sylvestris*)林土壤呼吸的 54 %来自于根系呼吸。也有研究认为根系呼吸在整个土壤呼吸中所占的比例占 23 %~33 %^[25]。而微生物呼吸占土壤呼吸的 70 %左右^[26],土壤微生物在不同生态系统和不同环境条件下其驱动力大小及作用特点有较大的差异。要全面地了解土壤微生物在碳循环中的作用特点,有必要在不同生态系统中开展综合研究,明确土壤微生物对环境变化的反馈机制等。

草地生态系统土壤呼吸是一种复杂的生物学过程,受多因素影响,表现出明显的昼夜、月份、年际变化。其生物学过程的影响因包括植被类型、净生态系统生产力、地上和地下生物量的分配、叶面积指数、枯落物、种群和群落的相互作用^[27]和土壤动物^[28]等;非生物学过程的因子包括土壤温度、土壤湿度、降水、土壤 C 和 N 含量、土壤孔隙度、土壤-植被-大气系统间的 CO_2 浓度梯度^[29]、pH 值^[30]和风速^[31]等;人为因素包括土地利用、施肥和采伐^[32]等。

1 非生物因素

1.1 温度因素

温度是影响植物生长、发育和功能的重要环境因子,是调节许多陆地生态系统生物地球化学过程的关键因素之一^[34]。草地土壤呼吸对温度变化响应的研究备受瞩目^[33]。土壤呼吸与土壤温度具有良好的相关性,其响应方程有多种类型,包括线性方程^[13]、指数方程^[35]、Arrhenius 方程^[36]、幂函数方程^[37]和逻辑斯缔方程^[38]等。贾丙瑞等^[39]对放牧羊草样地土壤呼吸速率与温度的相关性研究得出土壤呼吸速率与大气温度、地表温度以及 5 cm 地温都具有较好的指数相关性,尤以与 5 cm 地温指数相关性最好。

据 IPCC 最新预测,到 2100 年全球平均气温将升高 1.8~4.0^[40],而土壤呼吸对温度的变化相当敏感,因此土壤呼吸的温度敏感性研究得到广泛关注。土壤呼吸的温度敏感性通常利用 Q_{10} 描述,并通过下式确定 Q_{10} 值: $Q_{10} = e^{10b}$,式中, b 为温度反应系数,即温度每升高 10 $^{\circ}\text{C}$,土壤呼吸增加的倍数,该模型在低温时的拟合效果明显好于高温时的拟合效果^[41]。这说明温度较低时,根系和土壤微生物的代谢活动主要受温度变化控制,温度较高时,温度不再是限制因子,根系和土壤微生物的生命活动很容易受到其他因素的影响和制约。有研究表明,温度每升高 1 $^{\circ}\text{C}$,全球陆地土壤将分解释放 1.1~3.4 Pg C 的 CO_2 到大气中^[42]。 Q_{10} 值的微小变化就可能引起对土壤呼吸评价的很大变化,从而导致对未来土壤 C 损失量预测的重大误差。因此充分理解温度及其他因素对土壤呼吸敏感性的影响是预测未来气候变化下的土壤 C 平衡的关键。但是,土壤呼吸各分室对温度的敏感性不同^[43],且土壤呼吸温度敏感性存在着相当大的时空变化,这可能与温度以外的土壤理化性质等因素的空间分异有关。然而迄今为止,除了温度以外还有哪些因素影响及其如何影响 Q_{10} 值仍然没有明确的结论。目前所报道的众多 Q_{10} 值存在着一定的差异,Raich 和 Schlesinger^[44]经过综合研究发现其中值为 2.4,高纬度地区大于低纬度地区,温带草原 Q_{10} 值为 2.0~3.0。

1.2 水分因素

1.2.1 土壤水分因素 土壤水分是影响草地生态系统 CO_2 通量重要影响因子,不仅影响根系呼吸和微生物呼

吸,同时还影响 CO_2 在土壤中的传输,尤其当土壤水分成为胁迫因子时,可能取代温度而成为主要控制因子^[39],王庚辰等^[45]对温带半干旱草地群落的研究结果也表明这一点。土壤水分过低会限制微生物呼吸和根系呼吸,而土壤水分过高会阻塞土壤空隙,减少土壤中的 CO_2 浓度,限制 CO_2 的释放,导致土壤呼吸强度减弱^[46]。土壤呼吸在一定范围内随土壤湿度增大而增强,在接近田间持水量的一定范围内,土壤呼吸量最高,在饱和或永久萎蔫含水量时,呼吸作用停滞。土壤水分也是控制凋落物分解速率及其分解过程的重要因素^[47],是好氧微生物活性最主要的控制因素^[48]。一般认为含水量在最大持水量的 40%~80% 时土壤微生物对有机物分解能力最大。对于干旱条件(旱地)和淹水条件(水田)下有机物分解速率问题则存在分歧,大多数学者认为淹水条件下有机物分解更慢,但也有相反的结论^[49]。

1.2.2 降水因素 降水可以通过影响土壤中生物活动、根系生长需水量、土壤含水量及土壤温度来影响土壤呼吸。在湿润的生态系统或有干湿交替的生态系统中比较湿润的季节,降水对土壤呼吸可能产生较明显的抑制现象,而在干旱的生态系统或干湿交替的生态系统中比较干旱的季节,降水可能会强烈地激发土壤呼吸,一个可能原因是降水激活了土壤微生物的活性,增加了微生物的种群数量,进而增强了其分解活动,另一个可能原因是降雨增加了根系的呼吸。Davidson 等^[50]在研究巴西亚马逊河流域东部草原土壤呼吸的过程中发现,大的降雨事件过后土壤呼吸会受到明显的抑制。而 Holt 等^[51]在澳大利亚昆士兰州北部发现,在旱季大的降雨过后,土壤 CO_2 排放量较降雨之前增加幅度达 300%,生态系统 CO_2 量明显增大,从而抑制土壤呼吸作用。土壤呼吸量在降雨发生后减小的可能原因是降水导致土壤温度降低;此外,降雨会降低 CO_2 在土壤中大孔径中的传输速率,降雨也会改变土壤的物理性质,如粘土含量、土壤紧密度等,也会导致土壤 CO_2 通量降低。生长季末脉冲性降水会显著促进生态系统呼吸的结果与在地中海气候条件下的加利福尼亚一年生草地^[52]和有季节性干旱的新西兰丛生草地^[53]的结果相似。西藏高原也表现出类似的结果。因此,脉冲性降水可能会促进生态系统的碳排放,降低生态系统的碳吸收。

1.3 季节因素

理解土壤呼吸的季节动态对于估算生态系统的碳收支,模拟气候变化对土壤碳固存及估算植物的地下碳分配均具有重要的意义^[54]。土壤呼吸具有明显的季节变化动态:一年中一般在 7-8 月份最高,从 11-翌年 4 月份最低且相对稳定^[55]。夏季是土壤动物、微生物活动以及植物根系呼吸较为频繁的时期,陈四清等^[56]的研究表明, CO_2 排放速率的季节变化趋势与地上生物量,尤其与绿色部分的季节动态有一定同步性。所以夏季的土壤 CO_2 释放量在全年中会占有很大的比例,对一个地区、气候带以及全球 CO_2 的浓度的变化会有较大的影响。

现有草地土壤呼吸的研究多集中在生长季,且对年土壤呼吸量的估算大多基于冬季土壤呼吸为 0 的假设^[57]。而有关非主要生长季的研究相对较少,非主要生长季的土壤呼吸虽明显小于主要生长季,冬季土壤呼吸占年土壤呼吸量的 14%~30%^[58]。冬季由于积雪能够防止土壤冻结,维持了微生物较高的活力,显著地影响着生态系统的碳平衡^[59]。随着全球变暖,尤其是冬季增温和雪覆盖的减少,冬季土壤呼吸对区域和全球碳循环的贡献显得更为重要。草地群落非主要生长季土壤呼吸排放速率不仅与植物生长季存在较大差异,且部分时段甚至表现出与植物生长季不同的通量方向,对于非主要生长季土壤呼吸出现负值的原因,可能是由于冬季气温与土壤温度均很低,土壤微生物和根系呼吸基本停止,土壤空气中没有 CO_2 的累积,致使土壤空气与大气 CO_2 失衡,在大气与土壤 CO_2 浓度差的驱动下,大气中的 CO_2 向土壤扩散,从而被土壤固定^[60]。非生长季呼吸负通量现象的出现却给了我们一个提示:以往单纯利用生长季的观测资料来估算整个年份的总呼吸量将会使所得结果较实际偏大。提高非生长季土壤呼吸通量的观测频率,加强其机制的深入探讨将有助于我们对草地土壤年呼吸量的准确估算,也还会在一定程度上消除由于陆地生态系统 CO_2 源汇估算不准确所带来的碳失踪汇问题。

在植物非生长季,土壤呼吸通量则更多地受到温度条件的限制,这是因为土壤呼吸的适宜温度范围一般为 10~30。而在植物非生长季,冬季寒冷漫长,气温以及土壤温度普遍低于这一范围,此时土壤中微生物和植物根系的活动都受到温度条件的强烈制约,温度条件的微小变化在土壤呼吸上都会明显地表现出来。此外,在植物

非生长季,植物根系生物量较低,根系呼吸所占的比例较小,土壤呼吸基本上是以土壤微生物的代谢呼吸为主,而土壤微生物活性主要取决于温度条件的变化^[61]。这与李凌浩等^[62]对温带草地生态系统气温较低时段土壤呼吸的研究结果相一致。因此,在不同年份非生长季,温度条件与土壤呼吸的相关关系更密切,温度条件的变化多能解释土壤呼吸速率变化的 70% 以上。

1.4 干旱化

干旱化问题作为严重的自然灾害之一,早在 20 世纪 30 年代就受到关注^[63]。近年来,气候变暖对干旱及干旱化发生和发展的影响及全球和区域尺度上由增暖所引起的干旱化日趋严重的事实已被揭示^[64],已有研究表明对干旱化的客观表征需要综合降水和气温的共同影响。且干旱化对于草地生态系统碳收支及土壤呼吸有较强的影响,但这方面的研究还较少。

2 生物因素

土壤呼吸强度除受环境因子控制外,还可能受到其他生物因素,如叶面积指数、植被和凋落物等的影响。

2.1 叶面积指数

叶面积指数是衡量植被覆盖度的指标之一,与植被类型有关,反映植被的生物生产力状况^[65]。叶面积指数大小可以直接影响到植被覆盖下土壤的微气候^[66],也是影响土壤呼吸的重要因素。叶面积指数的季节性变化会导致土壤呼吸模式的变化,Sims 和 Bradford^[67]选取 20 d 的日平均土壤 CO₂ 通量值和同步测量的叶面积指数值进行线性回归后发现二者存在显著相关性。Frank^[68]也发现日平均土壤呼吸与叶面积指数和生物量的年变化趋势一致且正相关。

2.2 植物光合作用

植物光合作用对土壤呼吸作用有驱动作用^[69],能促进根系和根际微生物活动。一般草地根际呼吸作用对土壤呼吸作用的贡献可达 51% ~ 89%^[70]。草地植物群落的光合作用速率最大值出现在太阳辐射较强的正午 12:00 时,这与土壤呼吸的峰值出现时间接近,可能此时温度和光合作用共同驱动土壤呼吸作用,而在温度和光合作用较低的凌晨,根系活动和呼吸微弱,土壤呼吸作用主要受温度影响,因此草地出现最低值的时差较峰值短。

2.3 凋落物

凋落物层作为生态系统中独特的结构层次,它对生态系统的环境、土壤和植被均有一定的塑造作用。研究表明凋落物的蓄积会导致由土壤呼吸释放的 CO₂ 量增加,这一点应引起人们的关注^[71]。首先,凋落物层的微生物控制着土壤中主要的生物化学过程。表层土壤最具生物活性,表层土壤较下层土壤经历着更为剧烈的温度和湿度变化,而且更容易受到分解物和根系分泌物的影响。其次,凋落物作为土壤有机质输入的主要来源,是真菌或微生物进行生命活动的物质基础,而且对土壤的温度、湿度也会产生影响,进而影响到土壤呼吸。草地生态系统地表凋落物层有减缓土壤向大气排放 CO₂ 的作用。

3 人为活动因素

近些年,由于人类活动的加剧,土壤释放的 CO₂ 量超过了 NPP (net primary productivity) 及凋落量,人类活动造成的全球土壤有机碳储量下降已使大气中的 CO₂ 浓度提高了近 140 $\mu\text{L/L}$ ^[72],明显改变着陆地生态系统的土壤呼吸特征。

3.1 土地利用方式

影响土壤呼吸速率的因素很多,吴建国等^[73]发现同一区域不同土地利用方式土壤呼吸的差异很大。灌丛和草本群落组织化水平较低,抵御外界干扰的能力较低,受人为干扰的影响较大,其土壤日平均呼吸速率相对于其他群落偏高。草地开垦会使土壤中碳素量减少,毁林或改变林地利用现状也会造成 20% ~ 50% 的有机碳损失^[74]。据估计,过去因自然生态系统转化为耕地已使土壤碳库减少了 38 Pg C,20 世纪 80 年代因土地利用变化引起的碳排放量约为 1.6 \pm 0.7 Pg C/年^[75]。另一方面,耕地转变为草地会有利于土壤有机质的积累,土壤免耕能有效抑制土壤湿度状况的改变,减缓土壤有机质的分解速度,提高土壤有机碳含量^[76]。

3.2 草地开垦

草地开垦是影响草原土壤碳储量最为剧烈的人类活动因素,开垦过程会破坏致密的根系层,使土壤深层的有机碳暴露于空气中,加速土壤呼吸过程^[77]。草地开垦为农田后会损失掉原来土壤碳库总量的 30%~50%,这种损失大部分是由土壤呼吸排放造成的。由于土壤呼吸损失的碳主要发生在开垦后的最初几年,20年后趋于稳定^[78]。Buyanovsky 等^[79]发现,天然草场开垦种植小麦以后土壤呼吸量也随之增加。Schlesinger^[78]估计 1850-1980 年由于开垦导致的草原生态系统碳损失约为 10 Pg。其中,温带草原土壤碳损失量为 15.7 Pg,占同期全球陆地生态系统土壤碳损失总量的约 40%。

3.3 施肥

施肥可以缓解营养元素缺乏对植物生长的不利影响,肥通常会增加土壤表层和深层的 C、N、P 含量,改变土壤的化学元素组成,增加土壤呼吸的底物,而且还可以增加土壤中根系的生物量,进而促进微生物分解活动和根系的呼吸^[80]。对施肥和未施肥草地 CO₂ 的 通量进行比较,尽管其他条件相同,但草地在施肥后总体上会增加土壤呼吸速度。但也有研究发现施肥会导致天然草地土壤呼吸下降,且其细根和粗根的生产力也明显变小^[81]。不同地点、不同植被类型、施肥时间长短等都会对土壤呼吸产生不同的效果^[82]。

土壤呼吸的主要碳源是土壤有机质,施入有机肥通常会改善土壤理化和生物学性质^[83],当土壤中的有机质含量、根系生物量、微生物活性增加时,其土壤呼吸速度就会显著增加^[84]。对土壤中碳的变化,还要考虑不同土壤粒级中碳的变化,因为不同土壤粒级碳的代谢周转不同,如果高 CO₂ 浓度显著增加 < 53 μm 部分土壤碳浓度,土壤有积累碳的趋势,因为这部分土壤颗粒碳相对更为稳定,不易分解或周转时间长。但许多试验结果都发现新输入的碳都存在于 > 53 μm 土壤颗粒部分^[85]。这很可能与试验时间不够长有关,因为土壤有机质转化过程就是由植物残体到腐殖质一个漫长的阶段,因此要确定大气 CO₂ 浓度升高对土壤碳库的影响还需长期定位试验。

施用矿质肥料会抑制天然草地的土壤呼吸作用。但也有研究认为,施用矿质肥料对土壤呼吸量的大小影响不显著^[86]。土壤中氮素不足会影响植物的光合作用,向土壤中施加氮肥会增加土壤的含氮量,进而降低土壤中的 C/N。土壤中氮的变化可能影响微生物的活性,最终影响土壤 CO₂ 的排放。在我国温带草原发现土壤呼吸与土壤全氮含量、C/N 显著正相关。也有研究表明,施氮抑制土壤呼吸作用,原因可能是由于氮素与碳的亲合性降低了碳素的可利用性,进而会对微生物的代谢活动产生阻碍,减缓了 CO₂ 的排放。氮肥的施用效应与土壤呼吸量的关系较为复杂,随着氮沉降的研究备受关注,氮素可能会成为植物生长的一个限制性因素^[87],适量的养分促进植物生长,而养分过量则会抑制植物生长。

4 各影响因素间的相互作用

多数研究表明,草地生态系统土壤呼吸速率的变化受温度与水分共同调控^[39]。多种因素及其交互作用影响着土壤呼吸速率。总之,土壤呼吸是一个比较复杂的过程,虽然有规律可循,但是很多时候由于因子间交互作用而表现偏离,对其准确估算需要找出关键因子,并综合分析其他因子的影响^[33,47]。

5 存在问题及发展方向

就研究的地域而言,草地生态系统土壤呼吸研究主要集中在中纬度地区,高寒草地和热带亚热带草地生态系统土壤呼吸的研究相对比较少,我国土壤呼吸的研究主要集中在东部地区特定的草地和森林生态系统,而西部地区土壤呼吸以及土壤呼吸沿海拔梯度、人类干扰下土地利用方式变化对土壤呼吸的研究报道并不多见。草地生态系统土壤呼吸对陆地生态系统的潜在影响尚不明确,长期的 CO₂ 浓度的增加对生态系统影响的持续性尚不明确。土壤呼吸的发生系统通常被认为是一个黑箱,土壤微生物与土壤动物在系统中所发挥的功能和根际微生态系统土壤呼吸的相关生理过程还不清楚。对于草地生态系统土壤呼吸测定方法标准也不统一,碳循环模式的计算结果存在较大的差异。在数据共享的理念和管理机制上与欧美之间存在相当大的差距。开展土壤异养呼吸的空间分布方面的研究并积极研发适合国内不同地域、不同生态系统的测定仪器,制定统一的测定方法和测定标准也是迫切需要解决的问题。

目前,土壤呼吸研究正趋向宏观模拟^[88]和微观分析^[89]2个方向发展。宏观方面,需要确定参与碳循环的各个碳库尤其是陆地生态系统碳库源汇的转化,并强化遥感和地理信息系统技术在草地生态系统土壤呼吸及区域碳平衡研究中的应用,以实现陆地生态系统源/汇在时间和空间格局上的快速评估。在微观方面,正如 Killham 和 Yeomans^[90]所言,精确区分根呼吸产生的 CO₂ 和土壤碳矿化产生的 CO₂ 是个难点,且已经成为定量研究根圈碳通量的最大挑战之一。此外,不同研究方法间的对比研究较少,这也是以后需要加强研究的一个重要方面。

6 研究展望

1) 在研究碳循环与气候变化的耦合作用时,加强 Q₁₀ 与其他影响因子之间的关系研究,以避免对草地生态系统源汇功能及其空间分布状况的估计和对未来气候变化的预测所产生的偏差。2) 加强典型物候期和不同季节典型天气土壤呼吸的测定,建立全球系统观测体系,为土壤 CO₂ 通量估算和全球气候变化预测提供可靠数据支持。3) 完善和补充草地生态系统碳平衡研究,加强土地利用/土地覆被变化对土壤呼吸影响的研究。4) 加强对不同生物和非生物生态环境影响因子的同步测定,特别重视生物因子对非生物因子的调节作用。5) 加强模拟试验和模式研究。迫切需要长期和连续的草地生态系统土壤呼吸过程的准确观测数据,为土壤呼吸过程模型的建立和验证及全球陆地生态系统碳汇潜力和碳平衡提供科学依据。

参考文献:

- [1] Rodhe A. Comparison of the contribution of various gases to the greenhouse effect[J]. Science, 1990, 248:1217-1219.
- [2] IPCC(intergovernmental panel on climate change), WGI (working group 1). Climate Chang[M]. England: Cambridge University Press, 1990. 365-366.
- [3] Woodwell G M. The biota and world carbon budget[J]. Science, 1978, 199:141-146.
- [4] Jenkinson D S, Adams D E, Wild A. Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming[J]. Nature, 1991, 351:304-306.
- [5] Bolin B, Degens E T. The global biogeochemical carbon cycle[J]. Geophysical Research Letters, 2001, 8:555-558.
- [6] Raich J W, Potter C S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils[J]. Global Biogeochemistry Cycles, 1995, 9:23-36.
- [7] 刘绍辉,方精云. 土壤呼吸的影响及全球尺度下温度的影响[J]. 生态学报, 1997, 17(5):469-476.
- [8] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle[J]. Biogeochemistry, 2000, 48:7-20.
- [9] Singh J S, Gupta S R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems[J]. Botany Review, 1997, 43:449-528.
- [10] Ewel K C, Cropper J W P, Gholz H L. Soil CO₂ evolution in Florida slash pine plantations[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1987, 17:325-329.
- [11] 齐志勇,王宏燕,王江丽,等. 陆地生态系统土壤呼吸的研究进展[J]. 农业系统科学与综合研究, 2003, 19(2):116-119.
- [12] Aslam T, Choudhary M A, Saggat S. Influence of land use management on CO₂ emissions from a silt loam soil in New Zealand[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2000, 77:257-262.
- [13] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate[J]. Tellus, 1992, 44:81-99.
- [14] Frank A B, Liebig M A, Hanson J D. Soil carbon dioxide in northern semiarid grasslands[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2002, 34:1235-1241.
- [15] Pati D P, Behera N, Dash M C. Microbial and root contribution to total soil metabolism in a tropical grassland soil from Orissa[J]. India Review of Ecology Biology Soil, 1983, 20(2):183-190.
- [16] Holt J A, Hodgen M J, Lamb D. Soil respiration in a seasonally dry tropics near Townsville, North Queensland[J]. Soil Research, 1990, 28:737-745.
- [17] 赵有益,龙瑞军,林慧龙,等. 草地生态系统安全及其评价研究[J]. 草业学报, 2008, 17(2):143-150.
- [18] Graetz. Changes in land use and land cover[A]. A Global Perspective[C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 125-145.

- [19] 张新时. 草地的生态经济功能及其范式[J]. 科技导报, 2000, 8:3-5.
- [20] Smith S D, Travis E, Huzman, *et al.* Elevated CO₂ increases. Productivity and invadive species success in an arid ecosystem[J]. Nature, 2000, 408:79-81.
- [21] Craine J M, Wedin D A. Determinants of growing season soil CO₂ flux in a Minnesota grassland[J]. Biogeochemistry, 2002, 59:303-313.
- [22] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations[J]. Biogeochemistry, 2000, 8:115-146.
- [23] Epron D, Farque L, Lucot E, *et al.* Soil CO₂ efflux in a beech forest, the contribution of root respiration[J]. Analysis of Forest Science, 1999, 56:289-295.
- [24] Hogberg P, Nordgren A, Buchmann N, *et al.* Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration[J]. Nature, 2001, 411:789-792.
- [25] Bowden R D. Contributions of above-ground litter, below-ground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1993, 23:1402-1407.
- [26] 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[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1998, 30:961-968.
- [27] Boone R D, Nadelhoer K J, Canary J D, *et al.* Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration[J]. Nature, 1998, 396:570-572.
- [28] Komulainen M, Mikola J. Soil processes as influenced by heavymetals and the composition of soil fauna[J]. Journal of Applied Ecology, 1995, 32:234-241.
- [29] 李玉宁, 王关玉, 李伟. 土壤呼吸作用和全球碳循环[J]. 地学前缘, 2002, 9(2):351-357.
- [30] Vanhala P. Seasonal variation in the soil respiration rate in coniferous forest soils[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2002, 34:1375-1379.
- [31] William GB, Hutrya L, Patterson D C, *et al.* Wind induced error in the measurement of soil respiration using closed dynamic chambers[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2005, 131:225-232.
- [32] Zhang Q F, Justice C O, Desanker P V. Impacts of simulated shifting cultivation on deforestation and the carbon stocks of the forests of central Africa[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2002, 90:203-209.
- [33] Morison J L, Lawlor D W. Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth[J]. Plant Cell Environ, 1999, 22:659-682.
- [34] 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 等. 典型温带草原群落土壤呼吸温度敏感性与土壤水分的关系[J]. 生态学报, 2004, 24(4):831-836.
- [35] Knapp A K, Conard S L, Blair J M. Determinants of soil CO₂ flux from a sub-humid grass land effect of fire and fire history[J]. Ecological Applications, 1998, 8:760-770.
- [36] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration[J]. Functional Ecology, 1994, 8:315-323.
- [37] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2001, 33:155-165.
- [38] Grace J, Rayment M. Respiration in the balance[J]. Nature, 2000, 404:819-820.
- [39] 贾丙瑞, 周广胜, 王风玉. 放牧与围栏羊草草原生态系统土壤呼吸作用比较[J]. 生态学报, 2004, 15(9):1611-1615.
- [40] IPCC (intergovernmental panel on climate change). Climate Change[M]: Washington: The Physical Science press, 2007. 25-28.
- [41] Fierer N, Craine J M, Mclauchlan K, *et al.* Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition[J]. Ecology, 2005, 86(2):320-326.
- [42] Batjes N H. Total carbon and nitrogen in the soils of the world[J]. Europe Journal of Soils Science, 1996, 47:151-163.
- [43] Kirschbaum M U. The temperature dependence of soil organic matter decomposition and the effect of global warming on soil organic C storage[J]. Soil Biological Biochemistry, 1995, 27:753-760.
- [44] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate[J]. Tel-

- lus, 1992, 44:81-89.
- [45] 王庚辰, 杜睿, 孔琴心, 等. 中国温带草原土壤呼吸特征的实验研究[J]. 科学通报, 2004, 49(7):692-696.
- [46] Bouma T J, Nielsen K L, Eissenstat D M. Estimating respiration of roots in soil: Interactions with soil CO₂, soil temperature and soil water content[J]. Plant and Soil, 1997, 195:221-232.
- [47] Schnell S, King G M. Responses of methanotrophic activity in soils and cultures to water stress[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1996, 62:3203-3209.
- [48] Liang C, Das K C, McClendon R W. The influence of temperature and moisture contents regimes on the aerobic microbial activity of a bio solids composting blend[J]. Bioresource Technology, 2003, 86:131-137.
- [49] Gullledge J, Joshua P, Schimel. Moisture control over atmospheric CH₄ consumption and CO₂ production in diverse Alaskan soils[J]. Soil Biology & Biochemistry, 1998, 30(8):1127-1132.
- [50] Davidson E A, Verchot L V, Cattanio J H, et al. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia[J]. Biochemistry, 2000, 48:53-69.
- [51] Holt J A, Hodgen M J, Lamb D. Soil respiration in the seasonally dry tropics near Townsville. North Queensland[J]. Australian Journal of Soil Research, 1990, 28(5):737-745.
- [52] Atkin O K, Edwards E J, Loveys B R. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming[J]. New Phytol, 2000, 147:141-154.
- [53] Espeleta J F, Eissenstat D M, Graham J H. Citrus root responses to localized drying soil: A new approach to studying mycorrhizal effects on the roots of mature trees[J]. Plant Soil, 1998, 206(1):1-10.
- [54] Giardina C P, Ryan M G. Total belowground carbon allocation in a fast growing Eucalyptus plantation estimated using a carbon balance approach[J]. Ecosystem, 2002, 5:487-499.
- [55] 黄承才, 葛滢, 常杰, 等. 中亚热带东部三种主要木本群落土壤呼吸的研究[J]. 生态学报, 1999, 19(3):324-328.
- [56] 陈四清, 崔晓勇, 周广胜, 等. 内蒙古锡林河流域大针毛草原土壤呼吸和凋落物分解的 CO₂ 排放速率研究[J]. 植物学报, 1999, 41(6):645-650.
- [57] Fahnestock J T, Jones M H, Brooks P D. Winter and early spring CO₂ efflux from tundra communities of northern Alaska. Journal of Geophysica[J]. Research Atmosphere, 1998, 103:29023-29027.
- [58] Jones H G. The ecology of snow-covered systems: A brief overview of nutrient cycling and life in the cold[J]. Hydrological Processes, 1999, 13:2135-2147.
- [59] Decker K L, Wang D, Waite C. Snow removal and ambient air temperature effects on forest soil temperatures in northern Vermont[J]. Soil Science Society of American Journal, 2003, 67:1234-1242.
- [60] 张金霞, 曹广民, 周党卫, 等. 高寒矮蒿草甸大气 - 土壤 - 植被 - 动物系统碳素储量及碳素循环[J]. 生态学报, 2003, 23(4):627-634.
- [61] 张金霞, 曹广民, 周党卫, 等. 退化草地暗沃寒冻锥形土 CO₂ 释放的日变化和季节变化动态[J]. 土壤学报, 2001, 38(1):31-40.
- [62] 李凌浩, 王其兵, 白永飞, 等. 锡林河流域羊草草原群落土壤呼吸及其影响因子的研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(6):680-686.
- [63] 竺可桢. 华北之干旱及其前因后果[A]. 竺可桢文集[C]. 北京:科学出版社, 1979. 1-91.
- [64] Dai A G, Trenberth K T, Qian T T. A global dataset of Palmer drought severity index for 1870-2002: Relationship with soil moisture and effects of surface warming[J]. Journal of Hydrometeor, 2004, 5:1117-1130.
- [65] Sims P L, Bradford J A. Carbon dioxide fluxes in a southern plains prairie[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2001, 109:117-134.
- [66] Raich J W, Wtufekcioglu A. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls[J]. Biogeochemistry, 2000, 48:71-90.
- [67] Sims P L, Bradford J A. Carbon dioxide fluxes in a southern plains prairie[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2001, 109:117-134.

- [68] Frank A B. Carbon dioxide fluxes over a grazed prairie and seeded pasture in the Northern Great Plains[J]. Environment Pollution , 2002 , 116 : 397-403.
- [69] Tang J , Baldocchi D D , Xu L. Tree photosynthesis modulates soil respiration on a diurnal time scale[J]. Global Change Biology ,2005 ,11 :1298-1304.
- [70] Domanski G , Kuzyakov Y , Siniakina S. Carbon flows in the rhizosphere of ryegrass (*Lolium perenne*) [J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science ,2001 ,164 : 381-387.
- [71] 韩大勇,杨允菲,李建东. 1981 - 2005 年松嫩平原羊草草地植被生态对比分析[J]. 草业学报,2007,16(3):9-14.
- [72] Schlesinger W H , Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle[J]. Biogeochemistry , 2000 ,48 :7-20.
- [73] 吴建国,张小全,徐德应. 六盘山林区几种土地利用方式土壤呼吸时间格局[J]. 环境科学,2003,24(6):23-32.
- [74] 金峰,杨浩,赵其国. 土壤有机碳储量及影响因素研究进展[J]. 土壤,2000,1:11-17.
- [75] 于贵瑞. 全球变化与陆地生态系统碳循环和碳蓄积[M]. 北京:北京气象出版社,2003.
- [76] Buyanovsky G A , Kucera C L , Wagner G H. Comparative analyses of carbon dynamics in native and cultivated ecosystems[J]. Ecology ,1987 ,68 :2023-2031.
- [77] Anderson D W , Coleman D C. The dynamics of organic matter in grassland soils[J]. Journal of Soil and Water Conservation , 1985 ,40 :211-216.
- [78] Schlesinger W H , An overview of the global carbon cycle[A]. Soils and Global Change[M]. Boca Ranton , Florida : CRC Prss , 1995. 9-25.
- [79] Buyanovsky G A , Kucera C L , Wagner G H. Comparative analyses of carbon dynamics in native and cultivated ecosystems[J]. Ecology ,1987 ,68 :2023-2031.
- [80] 李小坤,鲁剑巍,陈防. 牧草施肥研究进展[J]. 草业学报,2008,17(2):136-142.
- [81] De Jong E , Schappert H J , MacDonald K B. Carbon dioxide evolution from virgin and cultivated soil as affected by management practices and climate[J]. Soil Science ,1974 ,54 :299-307.
- [82] Chapin F S , Vitousek P M , Van Cleve K. The nature of nutrient limitation in plant communities[J]. American Naturalist , 1986 ,127 :48-58.
- [83] Sikora L J , McCoy J L. Attempts to determine available carbon in soils[J]. Biology and Fertility of Soils , 1990 ,9 :19-24.
- [84] Bazzaz F A , Williams W E. Atmospheric CO₂ concentrations within a mixed forest : Implications for seedling growth[J]. Ecology ,1991 ,72(1) :12-16.
- [85] Xie Z , Cadisch G , Edwards G , *et al.* Carbon dynamics in a temperate grassland soil after 9 years exposure to elevated CO₂[J]. Soil Biology & Biochemistry ,2005 ,37(7) :1387-1395.
- [86] 高志强,刘纪远,曹明奎,等. 土地利用和气候变化对农牧过渡区生态系统生产力和碳循环的影响[J]. 中国科学 D 辑. 地球科学,2004,34(10):946-957.
- [87] Olga I , George P K , *et al.* Effects of nitrogen addition on nitrogen metabolism and carbon reserves in the temperate sea grass *Posidonia oceanica*[J]. Journal of Experimental Biology and Ecology ,2004 ,303 :97-114.
- [88] James W R , Christopher S P , Dwipen B. Inter-annual variability in global soil respiration[J]. Global Biology Change ,2002 , 8 :800-812.
- [89] Kuzyakov Y. Theoretical background for partitioning of root and rhizomicrobial respiration by ¹³C of microbial biomass[J]. European Journal of Soil Biology ,2005 ,7(2) :10-16.
- [90] Killham K , Yeomans C. Rhizosphere carbon flow measurement and implications :from isotopes to reporter genes[J]. Plant and Soil ,2001 ,232 :91-96.

Review of soil respiration and the impact factors on grassland ecosystem

ZHOU Ping^{1,2}, LIU Guo-bin¹, XUE Sha¹

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Northwest A & F University, Yangling 712100, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract : Soil respiration plays an important part in the balance of the global carbon budget. This paper reviews the function of the global carbon balance, the classification of soil respiration, and the impact factors on grassland ecosystems. The ratios of each proportion of grassland ecosystem soil respiration differed because of different spatial and temporal scales. This respiration also responded differently to biotic, abiotic, and human activity factors. The abiotic impact factors included soil temperature (potentially important with climate warming), soil water content, precipitation, aridification and carbon/nitrogen elements. The biotic impact factors involved leaf area index, photosynthesis, litters, and human activities included land use change, grassland reclamation and fertilizer use. The Q_{10} of soil respiration, key controlling factors and interaction among different impact factors are discussed. In conclusion, soil respiration of the grassland ecosystem is a complex biochemical process. The complex biochemical process is controlled by certain major factors and regulated by interactions among multi-factors. This summary, highlights existing problems of grassland ecosystem soil respiration and suggests future directions for progress together with some future topics for research.

Key words : grassland ecosystem; soil respiration; affected factors; review