

降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的影响: 进展与展望

李新鸽¹ 韩广轩^{2*} 朱连奇¹ 陈超男¹

(¹河南大学环境与规划学院, 河南开封 475004; ²中国科学院烟台海岸带研究所, 中国科学院海岸带环境过程与生态修复重点实验室, 山东烟台 264003)

摘要 土壤呼吸是全球陆地生态系统碳循环重要组成部分, 降雨作为扰动因子对土壤呼吸动态的改变将直接影响全球碳平衡。探讨降雨对土壤呼吸的作用机制是陆地生态系统碳循环和碳收支研究的重要内容。本文综述了近年来国内外学者关于降雨引起的干湿交替对土壤呼吸影响机制的研究进展, 阐述了土壤水分对土壤呼吸的影响及其机理。土壤水分在适宜范围内促进土壤呼吸, 过高或过低均抑制土壤呼吸; 降雨引起的干湿交替通过改变土壤水分影响土壤呼吸。一方面, 干旱条件下, 降雨引起的干湿交替主要通过短时间置换土壤中 CO₂、增加土壤微生物呼吸底物、提高微生物活性、增强凋落物分解速率等途径提高土壤呼吸速率。另一方面, 湿度较高的土壤经过短时间降雨迅速达到水分饱和或积水状态, 降雨引发的干湿交替通过限制 O₂ 进入土壤, 形成厌氧环境, 抑制微生物和根系呼吸。此外, 降雨引发的干湿交替还通过地表积水淹没部分植株, 降低植物叶面积, 减少光合产物, 显著抑制根系呼吸。为更准确估算降雨变化影响土壤呼吸对陆地生态系统碳平衡的干扰, 提出了未来降雨对土壤呼吸影响研究需重点关注的 3 个方面: (1) 降雨对土壤呼吸影响的微生物响应机制; (2) 区分土壤自养呼吸和异养呼吸对降雨的响应机制; (3) 降雨对土壤呼吸影响模型研究。

关键词 土壤呼吸; 土壤水分; 干湿交替; 土壤水分饱和

Effects of drying-wetting cycle caused by rainfall on soil respiration: Progress and prospect. LI Xin-ge¹, HAN Guang-xuan^{2*}, ZHU Lian-qi¹, CHEN Chao-nan¹ (¹College of Environment and Planning, Henan University, Kaifeng 475004, Henan, China; ²Key Laboratory of Coastal Zone Environmental Processes and Ecological Remediation, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong, China).

Abstract: Soil respiration is an important part of the carbon cycle in terrestrial ecosystems. The changes of soil respiration caused by rainfall directly affect global carbon balance. Therefore, it is important to explore the mechanism underlying the effects of rainfall on soil respiration, which is necessary for understanding the carbon cycle and carbon budget of terrestrial ecosystems. Here, we summarized the research progress on the mechanism of drying-wetting cycle caused by rainfall on soil respiration. Soil respiration can be promoted at intermediate moisture conditions, but suppressed in both wetter and drier conditions. Drying-wetting cycles caused by rainfall affect soil respiration by changing soil moisture. On one hand, under the condition of drought, drying-wetting cycle caused by rainfall improve soil respiration rate by short-term replacement of CO₂ in soil, increases of soil microbial respiratory substrate, increases of microbial activity, and enhancement of litter decomposition. On the other hand, soils with high moisture could reach saturation more quickly or even be waterlogged after a short period of rainfall. Drying-wetting cycle caused by rainfall can significantly suppress soil respiration through restricting the entrance of O₂

国家自然科学基金项目(41671089)资助。

收稿日期: 2018-05-07 接受日期: 2018-09-30

* 通讯作者 E-mail: gxhan@yic.ac.cn

to the soil, forming an anaerobic environment, and inhibiting microbial and root respiration. In addition, drying-wetting cycle caused by rainfall could significantly inhibit root respiration by flooding part of the plant, reducing plant leaf area and photosynthetic products. In order to accurately estimate the interference of soil respiration on carbon budget of terrestrial ecosystems, future studies on the effects of rainfall on soil respiration should focus on three aspects: (1) microbiological response mechanisms underlying the effects of rainfall on soil respiration; (2) differentiating response mechanisms of soil autotrophic respiration and heterotrophic respiration to rainfall; and (3) modeling the effect of rainfall on soil respiration.

Key words: soil respiration; soil moisture; drying-wetting cycle; soil water saturation.

近一个世纪以来,气候变暖导致全球年降雨量不断增加(Houghton *et al.*, 2001),降雨的季节分配也呈秋冬增多、夏季减少的趋势(Dai *et al.*, 2010)。根据气候模型预测显示,未来全球或区域降雨格局将继续发生变化,极端降雨和干旱延长事件频率和幅度预计会不断升高(IPCC, 2013)。研究表明,离散的且具有很大大不可预测性的降雨事件可能是陆地生态系统功能和结构的一个重要驱动因子(Ehleringer *et al.*, 1998)。降雨事件的发生将直接导致土壤水分的变化,使土壤经历频繁的干湿交替过程(drying-wetting cycle),这一过程会改变土壤团聚体、微生物活性和群落结构,进而显著影响土壤生物地球化学过程,对陆地生态系统碳循环过程响应降雨变化具有重要意义(Zhu *et al.*, 2013; Lourdes *et al.*, 2015)。土壤呼吸是土壤参与陆地生态系统碳循环的重要组成部分,是土壤碳素从陆地生态系统输入大气碳库的主要途径(Jenkinson *et al.*, 1991; Schimel *et al.*, 2006)。土壤呼吸速率的轻微变化会影响土壤中碳的累积量和大气中CO₂浓度,从而影响陆地生态系统碳源/汇功能,对全球气候变化起正反馈效应(Luo *et al.*, 2006)。因此,随着未来降雨模式的变化,全球或区域降雨波动引发的土壤干湿交替过程将直接影响土壤呼吸动态,对陆地生态系统碳收支和碳源/汇的评估产生重要影响(Craigne *et al.*, 1999)。开展全球变暖背景下降雨模式变化对土壤呼吸影响研究具有十分重要的理论和现实意义。

土壤经历长期干旱后,降雨引发的干湿交替会加速土壤的碳矿化过程、影响微生物的活性和群落结构,使土壤呼吸迅速增加(McIntyre *et al.*, 2009; Bowling *et al.*, 2011; Yan *et al.*, 2014; Rey *et al.*, 2017),因此,在干旱和半干旱地区降雨引发的干湿交替导致的土壤碳释放是年土壤碳释放量的重要组成部分(Wu *et al.*, 2005; Waring *et al.*, 2016),显著影

响土壤碳储存(Wang *et al.*, 2015; Rey *et al.*, 2017)。在土壤水分状况较好的温带和亚热带森林,降雨引发的干湿交替显著降低土壤呼吸速率(Wang *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2014)。此外,当土壤水分较高时,短时间降雨还可能使土壤水分饱和甚至积水,降雨引发的干湿交替通过限制大气中O₂在土壤中扩散,并减少微生物活动和土壤CO₂的产生(Jimenez *et al.*, 2012; McNicol *et al.*, 2014; Vidon *et al.*, 2016),进而抑制土壤呼吸(Luo *et al.*, 2006; Fissore *et al.*, 2009)。由此看来,降雨对土壤呼吸的影响具有较大的不确定性,降雨引发的干湿交替过程对土壤呼吸的激发和抑制效应会显著改变陆地生态系统碳储量,影响土壤呼吸时空特征及碳通量估算的准确性(Austin *et al.*, 2004)。

本文综述了近年来国内外关于土壤呼吸对降雨引发的干湿交替响应的研究成果,总结了:(1)土壤呼吸对土壤水分响应的过程与规律;(2)土壤干旱条件下降雨引发的干湿交替对土壤呼吸的作用与机制;(3)降雨造成土壤饱和或积水对土壤呼吸的影响及机理。在此基础上,对未来降雨对土壤呼吸影响的重点研究方向进行展望,提出了未来研究应予以重视的几个科学问题,以期为更准确预测和评估土壤呼吸及土壤碳循环过程对未来降雨模式变化的响应提供参考。

1 土壤水分对土壤呼吸的影响

1.1 土壤水分对土壤呼吸的影响

土壤水分是植物和微生物利用水分的直接来源,土壤水分变化引起的干湿交替能显著影响土壤呼吸动态(Luo *et al.*, 2006)。研究发现,较低的土壤水分会通过限制根系和微生物的水分利用降低根系和微生物的活性(Yoon *et al.*, 2014; Hu *et al.*, 2016)以及减少微生物呼吸的有机底物(陈荣荣等, 2016)等显著抑制土壤呼吸。后随土壤水分增加,土壤的

通气状况改变,根系和微生物活性增强,微生物呼吸利用的有机底物增多(Luo *et al.*, 2006; Fissore *et al.*, 2009),土壤呼吸速率上升,土壤水分对土壤呼吸的抑制作用减弱。当土壤水分继续增加到一定程度时(小于田间持水量),根系和微生物活性达到最大,土壤的通气状况良好,土壤呼吸保持较高的速率,土壤呼吸不受土壤水分的限制,此时土壤水分条件为土壤呼吸最适土壤水分。而当土壤水分大于田间持水量,土壤达到饱和或积水状态时,较高土壤水分使土壤透气性变差,根系和微生物呼吸的 O_2 利用受到限制(McIntyre *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2014),同时土壤呼吸代谢的 CO_2 气体在土体中扩散速率显著下降(陈亮等, 2016),土壤呼吸受到明显抑制,且土壤水分对土壤呼吸的抑制作用随着土壤水分的升高而增强(杜珊珊等, 2016)。因此,整体上土壤水分与土壤呼吸的关系呈倒“U”曲线,当土壤含水量较低时,土壤呼吸随土壤水分升高而增加,当土壤水分继续升高大于土壤呼吸最适土壤水分时,土壤呼吸随土壤水分升高而降低,土壤水分过多或过低均显著抑制土壤呼吸(图 1a)。

1.2 降雨改变土壤水分进而影响土壤呼吸

降雨改变土壤水分引起的干湿交替能显著影响土壤呼吸动态(陈全胜等, 2003; Austin *et al.*, 2004)(图 1b)。一方面,降雨通过瞬时改变土壤透气性(Nielsen *et al.*, 2015)影响土壤呼吸动态;另一方面,降雨通过提高土壤含水量、改变地表水文状况影响土壤呼吸动态(禹朴家等, 2012; 陈亮等, 2016)。此外,降雨造成土壤干湿交替过程对土壤呼吸的影响与降雨前土壤的水分状况有关(张红星等, 2008; 禹朴家等, 2012)。土壤水分相对亏缺时,降雨造成的土壤干湿交替过程使土壤呼吸速率先随土壤水分的增大而急剧增加,后期随土壤水分的减少而降低(Almagro *et al.*, 2009; Rey *et al.*, 2017),土壤呼吸与土壤水分的变化呈正相关(Anderson, 1973; 肖波等, 2017)。当土壤水分含量相对较高时,极端降雨使土壤迅速达到饱和或积水状态,降雨造成的土壤干湿交替过程前期使土壤处于厌氧环境,显著抑制土壤 CO_2 释放(McIntyre *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2014),后期随土壤含水量降低,土壤通气条件改善, O_2 的利用率提高,土壤呼吸速率随着土壤含水量降低而逐渐升高(Batson *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2015)。同时,减少降雨也能显著提高土壤呼吸速率(Cleveland *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2015)。

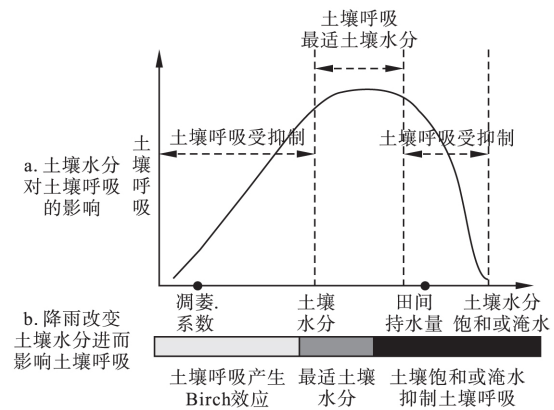


图 1 土壤水分 (a) 及降雨引起的土壤水分改变 (b) 对土壤呼吸的影响示意图

Fig.1 Effect of changes of soil moisture (a) and rainfall-induced changes of soil moisture (b) on soil respiration

2 土壤干旱条件下降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的影响及其机理

2.1 土壤干旱条件下降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的影响

研究表明,土壤干旱条件下降雨引发的干湿交替会强烈激发土壤呼吸,并且随干湿循环的递增降雨对土壤呼吸产生激发效应逐渐降低。早在 1958 年 Birch 就发现了干旱条件下降雨激发土壤呼吸的效应,所以又称为“Birch”效应(Birch, 1958)。

土壤干旱条件下降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的作用主要表现在:(1)降雨引起的干湿交替显著影响干旱土壤呼吸动态峰值类型。降雨引起的干湿交替使土壤呼吸随时间的动态变化主要呈单峰曲线,表现为降雨后 1 h 左右达到峰值,随后降低逐渐恢复到降雨前水平,土壤呼吸随时间的变化趋势与随土壤水分含量变化的趋势相一致(杨玉盛等, 2004);同时降雨引起的干湿交替还使砂质土壤呼吸日动态由受温度影响的双峰型转变为单峰型(禹朴家等, 2012)。此外,长期干湿交替处理使固沙植被区土壤呼吸呈多峰曲线变化(赵蓉等, 2015)。(2)土壤呼吸响应降雨引起的干湿交替持续时间因降雨量及干湿交替周期不同而有较大差异。较大降雨量使土壤呼吸在次日才达到峰值,土壤呼吸对降雨的响应可以持续 2~3 d 时间(王旭等, 2013)。此外,随着降雨量及干湿交替次数的不同,模拟降雨后固沙区土壤呼吸速率达到峰值、恢复到降雨前水平的时间有很大差异,表现为降雨量越大,干湿交替次数越多,降雨后固沙区土壤呼吸速率达到峰值、恢复

到降雨前水平的时间越长(赵蓉等,2015)。(3)降雨引起的干湿交替显著影响土壤呼吸速率。降雨引起的干湿交替使农田和沙漠植被区土壤呼吸短时间升高为原来的1.5~2倍和43倍(张红星等,2008;赵蓉等,2015)。此外,随着干湿交替次数递增,降雨激发土壤呼吸的效应逐渐减弱,土壤呼吸峰值随干湿交替次数的增加而逐渐降低(王旭等,2013;赵蓉等,2015),其中固沙植被区多次干湿交替处理后土壤呼吸分别升高为降雨前的43、26、22倍(赵蓉等,2015)。

2.2 土壤干旱条件下降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的影响机理

土壤干旱条件下降雨引起的干湿交替主要通过影响土壤碳矿化过程、微生物活性和根系活性等改变土壤呼吸(图2)。土壤干旱条件下降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的作用主要表现在:(1)通过雨水短时间置换土壤中 CO_2 (Birch,1958;杨玉盛等,2004)、土壤水分升高促进无机碳酸盐分解产生 CO_2 (Anderson *et al.*,1973)等对土壤呼吸产生激发效应。(2)通过增加土壤微生物呼吸底物使土壤呼吸速率迅速提高。增加的微生物呼吸底物主要包括受降雨破坏的土壤团粒结构释放的有机物、干燥土壤快速湿润导致细胞破裂死亡的微生物、干湿交替刺激微生物释放的胞内有机渗透物和微生物干旱时无法获得的有机物质等(Kim *et al.*,2012;Jin,2013)。同时,当降雨量增加时土壤呼吸的微生物底物供应机制会由“微生物胁迫”机制向“底物供给”机制转

变(Van Gestel *et al.*,1993;Wu *et al.*,2005;陈荣荣等,2016)。(3)通过雨水淋洗表土层盐分,提高土壤水分含量,缓解微生物呼吸的水盐限制(Ryana *et al.*,2007;Fan *et al.*,2011;Zhang *et al.*,2011),提高微生物活性,改变微生物群落结构,促进微生物对有机物的分解,提高土壤呼吸速率(Huxman *et al.*,2004)。(4)通过缓解根系的水盐胁迫,提高根系活性,显著提高土壤呼吸速率(McIntyre *et al.*,2009;Wang *et al.*,2012)。(5)通过促进微生物对地表凋落物的分解,显著提高土壤呼吸速率(邓琦等,2007;Lee *et al.*,2012)。降雨引起的干湿交替通过提高土壤微生物活性,促进微生物快速分解地表凋落物(李玉强等,2011)。(6)降雨引起的干湿交替会通过影响土壤微生物总量和微生物物种丰度显著提高微生物呼吸(Shi *et al.*,2017)。(7)降雨引起的干湿交替会通过影响干湿交替过程中微生物活性和底物可用性以及土壤C的分配调节显著提高土壤自养呼吸和异养呼吸(Doughty *et al.*,2015;Hinko-Najera *et al.*,2015)。

3 降雨造成土壤水分饱和或积水对土壤呼吸的影响及机理

3.1 降雨造成土壤水分饱和或积水对土壤呼吸的影响

土壤水分含量较高时,极端降雨使土壤水分迅速达到饱和或积水状态,改变土壤含水量和地表水文状况。降雨造成土壤水分饱和或积水引起的干湿

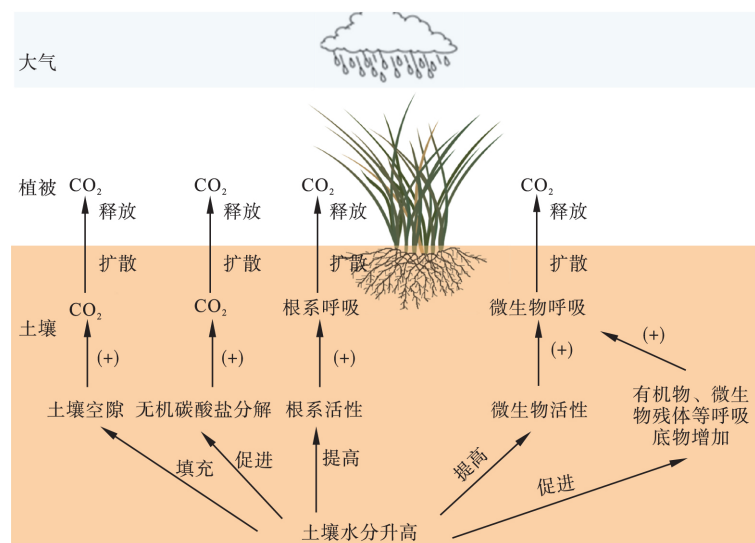


图2 土壤干旱条件下降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的影响示意图

Fig.2 Schematic diagram of the effect of drying-wetting cycle caused by rainfall on soil respiration under soil drought conditions

交替对土壤呼吸的影响主要表现在: (1) 长期饱和或积水环境显著影响土壤呼吸动态。研究发现, 强降雨造成的土壤饱和减弱了土壤呼吸与土壤温度日变化周期的一致性(刘博奇等, 2016)。此外, 降雨造成地表积水使黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸日动态呈多峰变化规律(陈亮等, 2016), 并且使土壤呼吸日动态峰值滞后了 4 h(朱敏等, 2013)。(2) 长期饱和或积水环境显著降低土壤呼吸速率。研究指出, 降雨造成的土壤饱和使耕作和免耕土壤呼吸分别下降 89.2%和 60%(杜珊珊等, 2016)。同时较多研究表明, 从湖泊、沼泽和草甸洼地的边缘到中心, 随着积水深度的增加, 土壤呼吸速率逐渐减小(Buibier et al., 2003; Larmola et al., 2004)。(3) 长期饱和或积水环境显著改变土壤呼吸温度敏感性。降雨造成土壤饱和或积水提高了土壤呼吸的温度敏感性(Han et al., 2015; 刘博奇等, 2016)。新疆高寒湿地土壤呼吸的温度敏感性也表现为常年干燥区 < 季节性积水区 < 常年积水区(胡保安等, 2016)。(4) 土壤饱和或积水影响土壤呼吸动态变化规律。土壤饱和或积水的干湿交替过程引起土壤有氧和无氧状态的转化, 使土壤呼吸动态呈先降低后升高的倒“U”曲线(Batson et al., 2015)。

3.2 降雨造成土壤水分饱和或积水对土壤呼吸的影响机理

降雨造成土壤水分饱和或积水主要通过雨水填充土壤空隙, 使土壤处于还原环境等而抑制土壤呼吸(图 3)。降雨造成土壤饱和或积水对土壤呼吸的

作用机制主要表现在: (1) 限制 O₂ 进入土壤, 降低微生物对 O₂ 利用率, 限制微生物活动, 导致土壤较低的 CO₂ 排放(Jimenez et al., 2012; McNicol et al., 2014)。(2) 土壤饱和或积水引发的缺氧条件导致植物有氧代谢转换为效率较低的厌氧发酵(Bailey-Serres et al., 2008), 抑制植物根系的生长, 影响植物根系呼吸。(3) 使土壤水分溶解一部分土壤呼吸产生的 CO₂(Fa et al., 2015), 降低土壤 CO₂ 排放。(4) 淹没部分或全部植物植株, 降低植物有效光合叶面积, 对植物光合作用产生负面影响(Sairam et al., 2008), 同时土壤积水的浑浊度会限制植被叶片对光的利用率, 影响植被光合产物在根系的分配(Sampson et al., 2007; Bartholomeus et al., 2011; Han et al., 2014), 影响土壤根系呼吸。(5) 显著降低土壤温度, 抑制植物根系和微生物酶活性, 影响土壤根系和微生物呼吸(Hidding et al., 2014)。(6) 抑制微生物对地表凋落物的分解, 进而加速凋落物以有机物的形式在土壤中积累(孟伟庆等, 2015)。(7) 积水抑制土壤呼吸产生的 CO₂ 向大气中的扩散(Rochette et al., 1991; Hidding et al., 2014)。气体在水中的扩散速率是空气中的 10⁻⁴ 倍, 地表积水会通过增大气体扩散阻力, 降低土壤 CO₂ 排放速率(Hidding et al., 2014)。因此, 降雨造成的土壤水分饱和或积水通常会降低土壤呼吸。后期随着土壤水分含量的降低, 土壤空隙变得更加充气, O₂ 利用率增加(Zhang et al., 2015), 土壤有氧呼吸作用增强(Batson et al., 2015)。

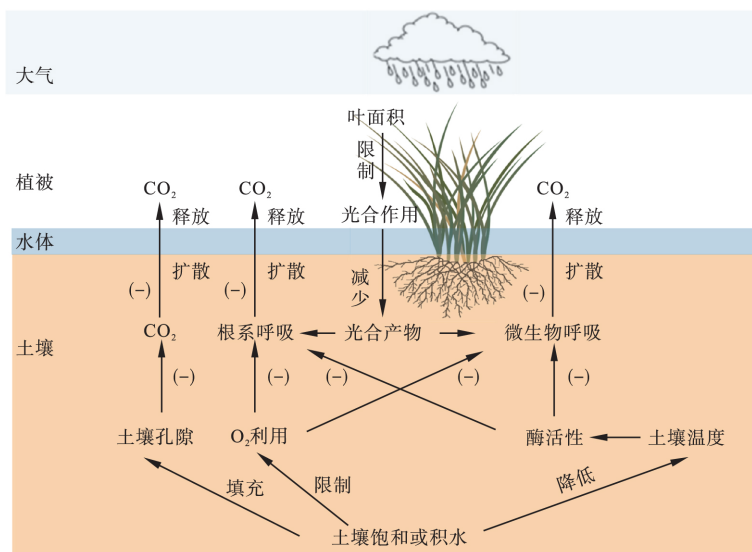


图 3 降雨造成土壤饱和或积水对土壤呼吸的影响机理示意图

Fig.3 Schematic diagram of the effect mechanism of soil saturation or accumulated water caused by rainfall

4 问题与展望

全球变暖背景下,虽然国内外学者开展了较多降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的影响研究,但由于研究区微生物群落结构、植被类型的差异,降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的影响研究仍存在较大的不确定性,不能准确评估降雨对陆地生态系统碳循环机制的影响。因此,基于目前降雨引起的干湿交替对土壤呼吸影响研究中存在的问题,今后注重以下四方面的研究:

(1) 降雨引起的干湿交替对土壤呼吸影响的微生物机制。研究表明,土壤微生物生物量和群落组成对降雨造成的干湿交替的响应存在差异(Manzoni *et al.* 2012),同时降雨引起的干湿交替如何改变微生物碳分配和微生物群落结构,进而影响微生物呼吸机制尚不清楚(Riah-Anglet *et al.* 2015; Schrama *et al.* 2016),因而重点关注降雨引起的干湿交替过程中微生物量、微生物碳分配和微生物群落结构等微生物学特征参数与土壤微生物呼吸变化之间内在联系具有重要意义。此外,降雨引发的干湿交替对土壤呼吸影响的微生物机制还会因微生物呼吸底物来源、微生物种类、研究方法的不同而有较大的差异(Riah-Anglet *et al.* 2015; Shi *et al.* 2017)。因此,在未来降雨引起的干湿交替对土壤呼吸影响的过程中,应注重碳同位素示踪技术和DNA测序技术在探究微生物呼吸底物来源及比例、碳同位素标记技术在探究微生物细菌、真菌等物种组成特征等研究的应用。

(2) 进一步划分土壤自养呼吸和异养呼吸对降雨引起的干湿交替中土壤呼吸变化的贡献比例。土壤自养呼吸对降雨引起的干湿交替的响应取决于干湿交替过程中微生物活性和底物可用性(Hinko-Najera *et al.* 2015),而土壤自养呼吸对降雨引起的干湿交替的响应主要受土壤碳的分配调节的影响(Doughty *et al.* 2015)。同时,土壤自养呼吸和异养呼吸对降雨引起的干湿交替响应存在差异,降雨引起的干湿交替能提高土壤微生物碳,但对细根生物量的变化无显著影响(Shi *et al.* 2017)。因此,在预测生态系统碳平衡对未来降雨模式变化的响应时,需要考虑土壤自养呼吸和异养呼吸对降雨造成的干湿交替的不对称响应(Huang *et al.* 2018)。而准确划分土壤自养呼吸和异养呼吸对降雨引起的干湿交替中土壤呼吸变化的贡献比例对了解全球变化背景

下碳循环和碳平衡动态具有重要意义。碳同位素技术由于人为影响较小,在区分土壤呼吸各组分贡献率研究中具有较高的准确性(Subke *et al.* 2010),但现阶段利用碳同位素技术开展降雨引起的干湿交替对土壤呼吸影响的研究较少。因此,未来注重同位素技术在区分土壤自养呼吸和异养呼吸对降雨引起的干湿交替中土壤呼吸变化的贡献比例研究中的利用,对全球变暖背景下陆地生态系统碳源汇功能评估及全球碳平衡估算具有重要意义。

(3) 降雨引起的干湿交替对土壤呼吸影响的模型研究。降雨引起的干湿交替一般通过直接影响土壤呼吸和间接影响植被发育、土壤水分及土壤温度等两种途径改变土壤呼吸动态(Jiang *et al.* 2013; Zhang *et al.* 2018)。研究者通常利用降雨间接作用的植被因子、土壤水分、土壤温度及三者的交互作用开展降雨引起的干湿交替对土壤呼吸影响的模型研究,缺乏降雨引起的干湿交替对土壤呼吸直接作用的研究,将降低模型预测土壤呼吸对降雨引起的干湿交替响应趋势的准确性。因此,未来降雨引起的干湿交替对土壤呼吸影响的模型研究需开展包括降雨因子在内的多因子耦合的模型研究,使模型更加全面地反映未来土壤呼吸的时间变异性,更好地预测和评估土壤呼吸动态对降雨模式变化的响应趋势。

参考文献

- 陈亮,刘子亭,韩广轩,等. 2016. 环境因子和生物因子对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸的影响. *应用生态学报*, 27(6): 1795-1803.
- 陈全胜,李凌浩,韩兴国,等. 2003. 水分对土壤呼吸的影响及机理. *生态学报*, 23(5): 972-978.
- 陈荣荣,刘安全,王俊,等. 2016. 人工模拟降水条件下旱作农田土壤“Birch效应”及其响应机制. *生态学报*, 36(2): 306-317.
- 邓琦,刘世忠,刘菊秀,等. 2007. 南亚热带森林凋落物对土壤呼吸的贡献及其影响因素. *地球科学进展*, 22(9): 976-986.
- 杜珊珊,丁新宇,杨倩,等. 2016. 黄土旱塬区免耕玉米田土壤呼吸对降雨的响应. *生态学报*, 36(9): 2570-2577.
- 胡保安,贾宏涛,朱新萍,等. 2016. 水位对巴音布鲁克天鹅湖高寒湿地土壤呼吸的影响. *干旱区资源与环境*, 30(7): 175-179.
- 李玉强,赵学勇,刘新平,等. 2011. 樟子松固沙林土壤碳截存及土壤呼吸对干湿变化的响应. *中国沙漠*, 31(2): 282-287.
- 刘博奇,牟长城,邢亚娟,等. 2012. 模拟氮沉降对云冷杉红

- 松林土壤呼吸的影响. 林业科学研究, **25**(6): 767-772.
- 孟伟庆, 莫训强, 胡蓓蓓, 等. 2015. 模拟干湿交替对湿地土壤呼吸及有机碳含量的影响. 土壤通报, **46**(4): 910-915.
- 王旭, 闫玉春, 闫瑞瑞, 等. 2013. 降雨对草地土壤呼吸季节变异性的影响. 生态学报, **33**(18): 5631-5635.
- 肖波, 郭成久, 赵东阳, 等. 2017. 黄土和风沙土藓结皮土壤呼吸对模拟降雨的响应. 生态学报, **37**(11): 3724-3732.
- 杨玉盛, 陈光水, 董彬, 等. 2004. 格氏栲天然林和人工林土壤呼吸对干湿交替的响应. 生态学报, **24**(5): 953-958.
- 禹朴家, 徐海量, 王炜, 等. 2012. 沙丘不同部位土壤呼吸对人工降水的响应. 中国沙漠, **32**(2): 437-441.
- 张红星, 王效科, 冯宗炜, 等. 2008. 黄土高原小麦田土壤呼吸对强降雨的响应. 生态学报, **28**(12): 6189-6196.
- 赵蓉, 李小军, 赵洋, 等. 2015. 固沙植被区土壤呼吸对反复干湿交替的响应. 生态学报, **35**(20): 6720-6727.
- 朱敏, 张振华, 于君宝, 等. 2013. 氮沉降对黄河三角洲芦苇湿地土壤呼吸的影响. 植物生态学报, **37**(6): 517-529.
- Almagro M, López J, Querejeta J, et al. 2009. Temperature dependence of soil CO₂ efflux is strongly modulated by seasonal patterns of moisture availability in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*, **41**: 594-605.
- Anderson JM. 1973. Carbon dioxide evolution from two temperate, deciduous woodland soils. *Journal of Applied Ecology*, **10**: 361-378.
- Austin AT, Yahdjian L, Stark JM, et al. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, **141**: 221-235.
- Bailey-Serres J, Voesenek LACJ. 2008. Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology*, **59**: 313-339.
- Bartholomeus RP, Witte JM, Van Bodegom PM, et al. 2015. Climate change threatens endangered plant species by stronger and interacting water-related stresses. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **116**: 116-120.
- Batson J, Noe GB, Hupp CR, et al. 2015. Soil greenhouse gas emissions and carbon budgeting in a short-hydroperiod floodplain wetland. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **120**: 77-95.
- Birch HF. 1958. The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, **10**: 9-31.
- Bowling DR, Grote E, Belnap J. 2011. Rain pulse response of soil CO₂ exchange by biological soil crusts and grasslands of the semiarid Colorado Plateau, United States. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **116**: 2415-2422.
- Bubier J, Crill P, Mosedale A, et al. 2003. Peatland responses to varying interannual moisture conditions as measured by automatic CO₂ chambers. *Global Biogeochemical Cycles*, **17**, DOI: 10.1029/2002GB001946.
- Cleveland CC, Wieder WR, Reed SC, et al. 2010. Experimental drought in a tropical rain forest increases soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *Ecology*, **91**: 2313-2323.
- Craine JM, Wedin DA, Chapin FS. 1999. Predominance of eco-physiological controls on soil CO₂ flux in a Minnesota grassland. *Plant and Soil*, **207**: 77-86.
- Dai A, Meehl GA, Washington WM, et al. 2001. Ensemble simulation of twenty-first century climate changes: Business-as-usual versus CO₂ stabilization. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **82**: 2377-2388.
- Doughty CE, Metcalfe DB, Girardin CAJ, et al. 2015. Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. *Nature*, **519**: 78-82.
- Ehleringer JR, Schwinning S, Gebauer R. 1998. Water use in arid land ecosystems // Press MC, Scholes JD, Barker MG, eds. *Physiological Plant Ecology*. University of York: 347-365.
- Fa KY, Liu JB, Zhang YQ, et al. 2015. CO₂ absorption of sandy soil induced by rainfall pulses in a desert ecosystem. *Hydrological Processes*, **29**: 2043-2051.
- Fan XM, Pedroli B, Liu GH, et al. 2011. Potential plant species distribution in the Yellow River Delta under the influence of groundwater level and soil salinity. *Ecology*, **4**: 744-756.
- Fissore C, Giardian CP, Kolka RK, et al. 2009. Soil organic carbon quality in forested mineral wetlands at different mean annual temperature. *Soil Biology & Biochemistry*, **41**: 458-466.
- Han G, Luo Y, Li D, et al. 2014. Ecosystem photosynthesis regulates soil respiration on a diurnal scale with a short-term time lag in a coastal wetland. *Soil Biology & Biochemistry*, **68**: 85-94.
- Han GX, Chu XJ, Xing QH, et al. 2015. Effects of episodic flooding on the net ecosystem CO₂ exchange of a supratidal wetland in the Yellow River Delta. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **120**: 1506-1520.
- Hidding B, Sarneel JM, Bakker ES. 2014. Flooding tolerance and horizontal expansion of wetland plants: Facilitation by floating mats? *Aquatic Botany*, **113**: 83-89.
- Hinko-Najera N, Fest B, Livesley SJ, et al. 2015. Reduced throughfall decreases autotrophic respiration, but not heterotrophic respiration in a dry temperate broadleaved evergreen forest. *Agricultural & Forest Meteorology*, **200**: 66-77.
- Houghton RA. 2001. Counting terrestrial sources and sinks of carbon. *Climatic Change*, **48**: 525-534.
- Hu Y, Wang L, Fu X, et al. 2016. Salinity and nutrient contents of tidal water affects soil respiration and carbon sequestration of high and low tidal flats of Jiuduansha wetlands in different ways. *Science of the Total Environment*, **565**: 637-648.
- Huang S, Ye G, Lin J, et al. 2018. Autotrophic and heterotrophic soil respiration responds asymmetrically to drought in a subtropical forest in the Southeast China. *Soil Biology & Biochemistry*, **123**: 242-249.

- Huxman TE, Snyder KA, Tissue D, et al. 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, **141**: 254–268.
- IPCC. 2013. Working group I contribution of to the IPCC fifth assessment report, Climate Change in 2013: The Physical Science Basis. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Jenkinson DS, Adams DE, Wild A. 1991. Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming. *Nature*, **351**: 304–306.
- Jiang H, Deng Q, Zhou G, et al. 2013. Responses of soil respiration and its temperature/moisture sensitivity to precipitation in three subtropical forests in southern China. *Biogeosciences*, **10**: 3963–3982.
- Jimenez K, Starr G, Staudhammer C, et al. 2012. Carbon dioxide exchange rates from short- and long-hydroperiod Everglades freshwater marsh. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **117**: 12751.
- Jin VL, Haney RL, Fay PA, et al. 2013. Soil type and moisture regime control microbial C and N mineralization in grassland soils more than atmospheric CO₂-induced changes in litter quality. *Soil Biology & Biochemistry*, **58**: 172–180.
- Kim DG, Vargas R, Bondlamberty B, et al. 2012. Effects of soil rewetting and thawing on soil gas fluxes: A review of current literature and suggestions for future research. *Biogeosciences*, **9**: 2459–2483.
- Larmola T, Alm J, Juutinen S, et al. 2004. Contribution of vegetated littoral zone to winter fluxes of carbon dioxide and methane from boreal lakes. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **109**: D19102.
- Lee X, Wu HJ, Sigler J, et al. 2015. Rapid and transient response of soil respiration to rain. *Global Change Biology*, **10**: 1017–1026.
- Liu Y, Liu S, Wang J, et al. 2014. Variation in soil respiration under the tree canopy in a temperate mixed forest, central China, under different soil water conditions. *Ecological Research*, **29**: 133–142.
- Lourdes M, Jorge D, Alexra R, et al. 2015. Nitrogen supply modulates the effect of changes in drying-rewetting frequency on soil C and N cycling and greenhouse gas exchange. *Global Change Biology*, **21**: 3854–3863.
- Luo Y, Zhou X. 2006. Soil Respiration and the Environment. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Manzoni S, Schimel JP, Porporato A. 2012. Responses of soil microbial communities to water stress: Results from a meta-analysis. *Ecology*, **93**: 930–938.
- McIntyre RE, Adams MA, Ford DJ, et al. 2009. Rewetting and litter addition influence mineralisation and microbial communities in soils from a semi-arid intermittent stream. *Soil Biology & Biochemistry*, **41**: 92–101.
- McNicol G, Silver WL. 2014. Separate effects of flooding and anaerobiosis on soil greenhouse gas emissions and redox sensitive biogeochemistry. *Journal of Geophysical Research*, **119**: 557–566.
- Nielsen UN, Ball BA. 2015. Impacts of altered precipitation regimes on soil communities and biogeochemistry in arid and semi-arid ecosystems. *Global Change Biology*, **21**: 1407–1421.
- Rey A, Oyonarte C, Morán-López T, et al. 2017. Changes in soil moisture predict soil carbon losses upon rewetting in a perennial semiarid steppe in SE Spain. *Geoderma*, **287**: 135–146.
- Riah-Anglet W, Trinsoutrot-Gattin I, Martin-Laurent F, et al. 2015. Soil microbial community structure and function relationships: A heat stress experiment. *Applied Soil Ecology*, **86**: 121–130.
- Rochette P, Desjardins R, Pattey E. 1991. Spatial and temporal variability of soil respiration in agricultural fields. *Soil Science Society of America Journal*, **71**: 189–196.
- Ryana S. 2007. Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Global Change Biology*, **13**: 426–436.
- Sairam RK, Kumutha D, Ezhilmathi K, et al. 2008. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biology Plantarum*, **52**: 401–412.
- Sampson DA, Janssens IA, Curiel YJ, et al. 2007. Basal rates of soil respiration are correlated with photosynthesis in a mixed temperate forest. *Global Change Biology*, **13**: 2008–2017.
- Schrama M, Bardgett RD. 2016. Grassland invasibility varies with drought effects on soil functioning. *Journal of Ecology*, **104**: 1250–1258.
- Shi A, Marschner P. 2017. Soil respiration and microbial biomass in multiple drying and rewetting cycles: Effect of glucose addition. *Geofisica Internacional*, **305**: 219–227.
- Subke JA, Inghima I, Cotrufo MF. 2010. Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: A meta-analytical review. *Global Change Biology*, **12**: 921–943.
- Van Gestel M, Merckx R, Vlassak K. 1993. Microbial biomass responses to soil drying and rewetting: The fate of fast- and slow-growing microorganisms in soils from different climates. *Soil Biology & Biochemistry*, **25**: 109–123.
- Vidon P, Marchese S, Welsh M, et al. 2016. Impact of precipitation intensity and riparian geomorphic characteristics on greenhouse gas emissions at the soil-atmosphere interface in a water-limited riparian zone. *Water, Air & Soil Pollution*, **227**: 8.
- Wang L, Manzoni S, Ravi S, et al. 2015. Dynamic interactions of ecohydrological and biogeochemical processes in water limited systems. *Ecosphere*, **6**: 133.
- Wang Y, Wang ZL, Wang H, et al. 2012. Rainfall pulse primarily drives litterfall respiration and its contribution to soil respiration in a young exotic pine plantation in subtropical China. *Soil Science Society of America Journal*, **42**: 657–666.
- Waring BG, Powers JS. 2016. Unraveling the mechanisms underlying pulse dynamics of soil respiration in tropical dry forests. *Environmental Research Letters*, **11**: 1–9.

- Wu J , Brookes P. 2005. The proportional mineralisation of microbial biomass and organic matter caused by air-drying and rewetting of a grassland soil. *Soil Biology & Biochemistry* ,**37**: 507–515.
- Yan L , Chen S , Xia J , *et al.* 2014. Precipitation regime shift enhanced the rain pulse effect on soil respiration in a semi-arid steppe. *PLoS ONE* ,**9**: e104217.
- Yoon TK , Noh NJ , Han S , *et al.* 2014. Soil moisture effects on leaf litter decomposition and soil carbon dioxide efflux in wetland and upland forests. *Soil Science Society of America Journal* ,**78**: 1804–1816.
- Zhang L , Xie Z , Zhao R , *et al.* 2018. Plant , microbial community and soil property responses to an experimental precipitation gradient in a desert grassland. *Applied Soil Ecology* ,**127**: 87–95.
- Zhang TT , Zeng SL , Gao Y , *et al.* 2011. Assessing impact of land uses on land salinization in the Yellow River Delta , China using an integrated and spatial statistical model. *Land Use Policy* ,**28**: 857–866.
- Zhang X , Zhang Y , Sha L , *et al.* 2015. Effects of continuous drought stress on soil respiration in a tropical rainforest in southwest China. *Plant and Soil* ,**394**: 343–353.
- Zhu B , Cheng W. 2013. Impacts of drying–wetting cycles on rhizosphere respiration and soil organic matter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry* ,**63**: 89–96.

作者简介 李新鸽,女,1993年生,硕士研究生,主要从事全球变化碳循环。E-mail: lixingeformal@126.com
责任编辑 魏中青
