

DOI: 10.5846/stxb201806251394

李新鸽, 韩广轩, 朱连奇, 孙宝玉, 姜铭, 宋维民, 路峰. 降雨量改变对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸的影响. 生态学报, 2019, 39(13): 4806–4820.  
Li X G, Han G X, Zhu L Q, Sun B Y, Jiang M, Song W M, Lu F. Effects of changes in precipitation on soil respiration in coastal wetlands of the Yellow River Delta. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(13): 4806–4820.

## 降雨量改变对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸的影响

李新鸽<sup>1,2</sup>, 韩广轩<sup>1,\*</sup>, 朱连奇<sup>2</sup>, 孙宝玉<sup>3</sup>, 姜 铭<sup>3</sup>, 宋维民<sup>1</sup>, 路 峰<sup>4</sup>

1 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, 烟台 264003

2 河南大学环境与规划学院, 开封 475004

3 华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241

4 山东省黄河三角洲国家级自然保护区管理局, 东营 257091

**摘要:** 全球变化背景下, 降雨模式变化造成土壤水分波动是引起土壤呼吸动态变化的重要驱动力。但滨海湿地如何响应降雨模式变化, 进而引起生态系统蓝碳功能改变的机制尚不清楚。依托黄河三角洲滨海湿地增减雨野外控制试验平台, 采用土壤碳通量观测系统(LI-8100)对湿地土壤呼吸速率进行监测, 探究了2017年黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸及环境、生物因子对减雨60%、减雨40%、对照60%、对照40%、增雨40%、增雨60%等变化的响应及机制。结果表明: 1) 随着降雨量增加, 湿地土壤温度逐渐降低; 同时增雨和减雨处理均显著提高了湿地土壤湿度( $P < 0.05$ )。 (2) 降雨量变化显著影响湿地植被物种组成、地上和地下生物量分配以及植被根冠比( $P < 0.05$ )。增雨40%和增雨60%均显著提高了湿地植物种类和植被根冠比, 但同时显著降低了湿地植被地上生物量。此外, 增雨40%和减雨60%处理均显著提高了湿地植被地下生物量。 (3) 降雨量变化对2017年湿地季节土壤呼吸无显著影响, 但在湿地非淹水期, 增雨60%和增雨40%均显著提高了湿地土壤呼吸速率( $P < 0.05$ )。 (4) 2017年湿地不同降雨处理的土壤呼吸与土壤湿度均呈二次曲线关系( $P < 0.05$ ), 相关系数随降雨量增加而降低; 同时, 在非淹水期不同降雨处理的土壤呼吸与土壤温度均指数相关( $P < 0.05$ ), 土壤呼吸温度敏感性( $Q_{10}$ )随降雨量增加而增大。在淹水期不同降雨处理土壤呼吸与土壤温度无显著相关关系。 (5) 淹水期土壤呼吸速率与地表水位呈指数负相关( $P < 0.001$ )。

**关键词:** 降雨处理; 土壤呼吸; 滨海湿地; 植被生物量; 黄河三角洲

## Effects of changes in precipitation on soil respiration in coastal wetlands of the Yellow River Delta

LI Xing<sup>1,2</sup>, HAN Guangxuan<sup>1,\*</sup>, ZHU Lianqi<sup>2</sup>, SUN Baoyu<sup>3</sup>, JIANG Ming<sup>3</sup>, SONG Weimin<sup>1</sup>, LU Feng<sup>4</sup>

1 Key Laboratory of Coastal Zone Environmental Processes and Ecological Remediation, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China

2 College of Environment and Planning, Henan University, Kaifeng 475004, China

3 School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China

4 Administration Bureau of the Yellow River Delta National Nature Zone Reserve, Dongying 257091, China

**Abstract:** Soil moisture fluctuation caused by changes in precipitation patterns associated with global change is an important driving force for the dynamic changes of soil respiration. However, it is unclear how coastal wetlands respond to changes in precipitation patterns, and thus cause changes in the ecosystem blue carbon function. To explore the response and mechanism of soil respiration and environmental and biological factors to precipitation changes, the soil carbon flux observation system was applied to monitor wetland soil respiration rates under different precipitation treatments relying on

基金项目: 国家自然科学基金项目(41671089, 41706097); 中国科学院重点部署项目(KFZD-SW-112)

收稿日期: 2018-06-25; 网络出版日期: 2019-04-17

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gxhan@yic.ac.cn

<http://www.ecologica.cn>

increased and decreased precipitation fields outside the control experiment platform of the Yellow River Delta coastal wetland in 2017. The results showed that: (1) with increased precipitation, the wetland soil temperature gradually decreased; simultaneously, both precipitation increase and decrease significantly increased wetland soil moisture ( $P < 0.05$ ); (2) changes in precipitation significantly affected vegetation species composition, aboveground and belowground biomass allocation, and root/shoot ratio ( $P < 0.05$ ). A 40% and 60% precipitation increase significantly increased the wetland plant species and vegetation root shoot ratio; however, it significantly reduced the aboveground biomass of wetland vegetation. In addition, a 40% increase and 60% decrease of precipitation significantly increased the aboveground biomass of wetland vegetation; (3) there was no significant effect of precipitation changes on annual soil respiration in wetlands. Nevertheless, a 60% and 40% precipitation increase both significantly increased the soil respiration rate in wetlands during the non-flooding season ( $P < 0.05$ ); (4) the wetland soil respiration and moisture showed a quadratic curve ( $P < 0.05$ ) with the correlation coefficient decreasing with precipitation increase. Furthermore, during the wetland non-flooding season, soil respiration and temperature were exponentially correlated ( $P < 0.05$ ) with soil temperature sensitivity ( $Q_{10}$ ) increasing with increasing precipitation. There was no significant correlation between soil respiration and temperature during flooding periods; (5) during the flooding period, the soil respiration rate was inversely correlated with the surface water level ( $P < 0.001$ ).

**Key Words:** precipitation treatment; soil respiration; coastal wetlands; vegetation biomass; the Yellow River Delta

滨海湿地由于具有较高的初级生产力和较低的土壤有机质分解速率<sup>[1-2]</sup>而被称为缓解全球变暖的重要“蓝碳”资源。同时由于具有相对较高的碳封存速率和相对较低的甲烷释放速率<sup>[2-3]</sup>,滨海湿地碳储量巨大,约为大多数陆地生态系统碳储量 2—3 倍<sup>[4-6]</sup>。因此滨海湿地土壤碳库的微小变化都会显著影响全球碳循环<sup>[7]</sup>,进而加剧或减缓全球变暖。土壤呼吸是陆地生态系统碳循环过程的第二大碳通量<sup>[8]</sup>,其碳排放占整个陆地生态系统呼吸量的 60%—90%<sup>[9]</sup>。土壤呼吸的轻微变化会显著影响土壤碳素从陆地生态系统向大气碳库的输入<sup>[10]</sup>,进而改变土壤碳累积量和大气 CO<sub>2</sub>浓度,对全球气候变化起正反馈效应<sup>[11]</sup>。

滨海湿地大部分区域不受周期性潮汐侵淹的影响,但由于地理位置海拔较低且靠近海洋<sup>[12]</sup>,因而湿地地下水水位较浅且地下水为咸水,其表层土壤水分波动主要受大气降雨和地下水水位变化影响<sup>[13]</sup>。滨海湿地土壤碳库巨大,土壤呼吸除受土壤水分、土壤温度、植被因素<sup>[14-15]</sup>的影响外,土壤盐度<sup>[16]</sup>及土壤通气状况<sup>[15]</sup>等也是影响湿地土壤呼吸的重要因素。有研究指出,大气降雨和地下咸水的交互作用会显著影响湿地土壤水盐运移<sup>[14]</sup>,而降雨量的变化会通过改变土壤中的水盐条件<sup>[17]</sup>,显著影响滨海湿地表层土壤碳矿化率和微生物、根系活性<sup>[18-19]</sup>。当无降雨补给时,湿地土壤表层遭受干旱胁迫,地下水和地下水中水溶性盐极易通过毛细上升和蒸发向上到达根区<sup>[13-14]</sup>,引起土壤盐渍化,降雨能通过缓解湿地表层土壤干旱和盐胁迫,改善土壤微生物和根系活性,进而显著提高湿地土壤呼吸速率<sup>[20-21]</sup>。而当降雨量较大时,由于湿地地下水水位较浅,毛细管边缘接近土壤表面,夏季降雨会造成湿地土壤饱和或淹水,使湿地从有氧状态转化成无氧状态,降低根系和微生物对 O<sub>2</sub> 的利用,抑制根系和微生物的活性,进而显著降低湿地土壤呼吸速率<sup>[13]</sup>。未来一个世纪内,全球或区域降雨格局将继续发生变化,部分中纬度和亚热带地区年降雨量会不断减少,而高纬度和赤道地区年降雨量会不断增加,同时极端降雨和干旱事件频率和幅度也会不断升高<sup>[22]</sup>。未来降雨格局的变化将通过改变土壤有效含水量,显著影响陆地生态系统碳循环过程与功能<sup>[23-24]</sup>。

黄河三角洲湿地位于渤海西岸的渤海湾和莱州湾之间,是中国暖温带地区发育最完整、最年轻的新型滨海湿地生态系统<sup>[25]</sup>。IPCC 第五次评估报告也指出,近一百年来北半球中纬度年降雨量呈不断增加的趋势<sup>[22]</sup>。但是该地区在过去的 55 年(1961—2015 年)内,年平均降雨量下降了 241.8 mm,降幅为 4.5 mm/a,同时平均每年下雨天数也以 6.9 d/10 a 的速率减少<sup>[16]</sup>。有研究指出,减少降雨量能通过改善湿地土壤通气状况进而提高湿地土壤呼吸速率,未来降雨量持续降低的趋势可能会增加黄河三角洲滨海湿地的土壤 C 损

失<sup>[16]</sup>。但也有研究表明,黄河三角洲湿地夏季降雨会造成湿地季节淹水,湿地季节淹水通过使土壤处于厌氧状态,显著抑制土壤呼吸,进而提高湿地固碳能力,增强湿地碳汇功能<sup>[13]</sup>。由此看来,降雨量变化改变湿地土壤呼吸速率,影响黄河三角洲生态系统碳源/汇功能评估还具有较大的不确定性,降雨量变化影响湿地碳循环和碳储存仍需要进一步展开研究。因此本文以黄河三角洲滨海湿地为研究对象,通过开展降雨量梯度变化的野外试验,分析降雨量增减对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸的影响及机制,以期为更准确预测和评估湿地土壤呼吸及土壤碳循环对全球变暖背景下未来降雨模式变化的响应提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地区

试验在山东省东营市中国科学院黄河三角洲滨海湿地生态试验站(37.76°N, 118.99°E)内进行。该区属于暖温带半湿润大陆性季风气候,阳光充足,四季分明,雨热同期,年均气温为12.9℃,最高最低气温分别为41.9℃、-23.3℃,年降水量550—640 mm<sup>[26]</sup>。降雨主要集中在5—9月,占全年降雨量的70%,年内分配不均,降雨量的季节和年际变化较大<sup>[27]</sup>。研究区不受潮汐影响,地势平坦,地下水位较浅,地下水为咸水,植被生长旺盛,植被类型以芦苇(*Phragmites australis*)、盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、怪柳(*Tamarix chinensis*)、白茅(*Imperata cylindrical*)等植被为主。土壤质地为砂质黏壤土,土壤类型以潮土和盐碱土为主<sup>[28]</sup>。

### 1.2 降雨控制试验设计

试验站于2014年建立降雨控制试验平台,并于2015年生长季开始进行周期监测。试验平台主要采用随机区组实验设计,共设计24(3 m×4 m)个小区,各小区间隔3 m,为阻止地表水平方向上的水分交换,小区四周被埋入地下20 cm的由土工布包裹空心砖和取于原地土壤组成的隔离带包围,每个小区内布设2 m×3 m的样方,样方周围设计0.5 m缓冲带以减少边缘效应。24个样方共包括6种降雨处理:减雨60%、减雨40%、对照60%、对照40%、增雨40%、增雨60%,每种处理4个重复。试验主要采用集雨架收集雨水和管道运输雨水的方法模拟减雨和增雨处理。集雨架主要由夹角为60°,宽10 cm的透明聚碳酸树脂V形槽和两侧高度分别为2、1.5 m的金属支撑架组成。根据雨量减少的模拟要求,试验在减雨小区集雨架上设置一定数量、均匀朝上的V型槽收集雨水达到减雨的效果(V型槽的数量越多,减雨效果越大),同时减雨40%和减雨60%处理V型槽所截留的雨水会通过管道流入白色聚乙烯塑料雨水采集器里,并同时通过管道输入到相应的增雨40%和60%处理的小区中,以达到增雨40%和增雨60%的目的。为保证雨水均匀喷施到增雨小区内部,试验在增雨小区地表均匀布设栅格状的排水管道,管道下方均匀转孔以达到增雨的目的。同时为避免小区上方V型槽遮荫造成试验光照误差,试验在相应对照和增雨处理小区上方设置同样数量、开口向下的V型槽(图1)。

样方10 cm深土壤温度(℃)、土壤湿度(体积含水量%)采用5TE传感器(Decagon, USA)进行连续测量,并使用采集频率为30 min/次的Em50(Decagon, USA)进行数据采集。气温和降雨量数据分别由试验区微气象观测站距地面3 m高处的空气温湿度传感器(HMP45C, Vaisala, Helsinki, Finland)和距地面0.7 m高处的自动雨量计(TE525MM, Texas Electronics, Dallas, USA)测定,并通过数据采集器(CR1000, Campbell, USA)在线采集,每隔30 min进行数据存储。

### 1.3 测定项目与方法

#### 1.3.1 土壤呼吸

在每个样方的中心安置一个永久的高11 cm(插入土中8 cm,露出地面3 cm)聚氯乙烯土壤呼吸环,为减少安装土壤环对土壤结构扰动,在土壤结构稳定后一段时间后再采用便携式土壤呼吸分析仪(LI-8100, LI-COR, Lincoln, USA)对土壤呼吸速率进行测定。从2017年1月到12月,每隔15 d测一次,测定时间为每天9:00—11:00,并在土壤呼吸测定前定期减去土壤环中植物。

#### 1.3.2 植被生物量

2017年11月初分别收获1/4样方植被地上和地下生物量。地上生物量的获取采用收割法,对收割的植

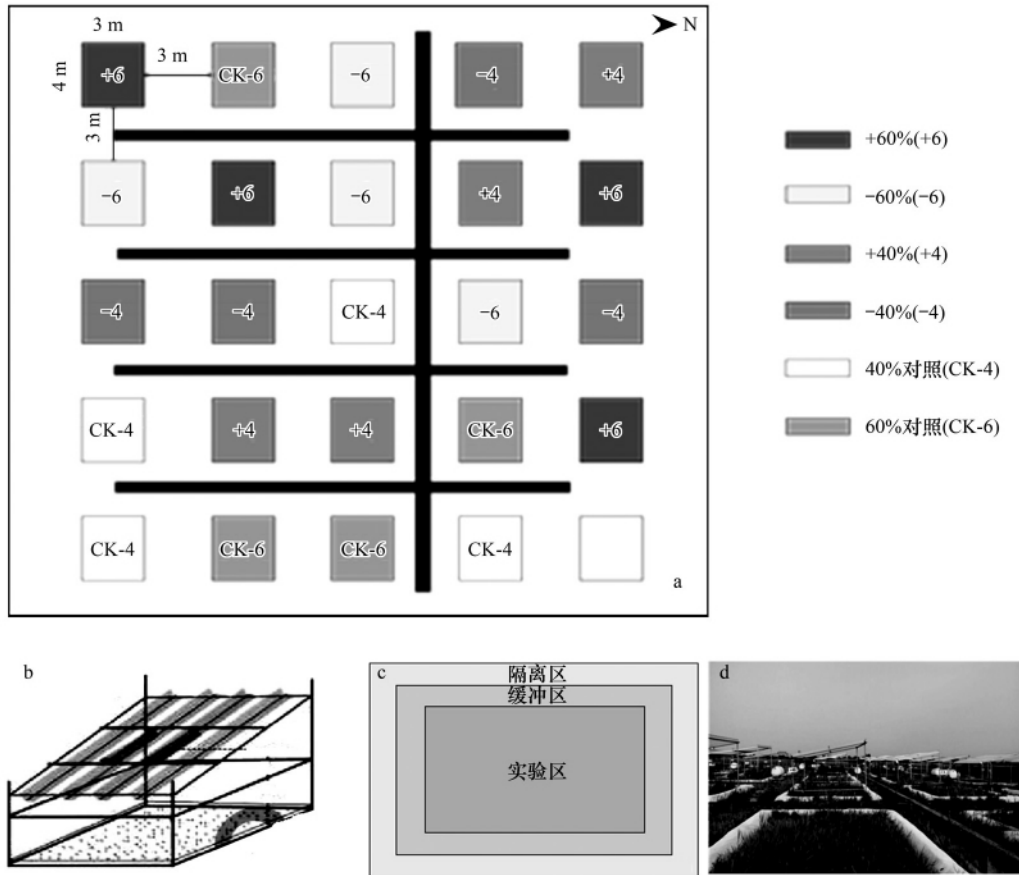


图 1 降雨控制平台实验设计图

Fig.1 Experimental design of precipitation control platform

被地上生物量进行称量, 选取部分植物样品装入档案袋, 置于鼓风干燥箱, 在 105℃ 下杀青 1 h, 70℃ 下烘干至恒量并称量, 经过换算得到 1/4 样方植被地上干生物量。地下生物量的获取采用根钻法。利用直径 10 cm 的根钻(去年取过根的地方)分 0—10、10—20、20—30、30—40 cm 4 层取样, 在室内用清水洗出活根, 然后在实验室 80℃ 烘干至恒重后称重。

#### 1.4 数据处理

利用 SPSS 22.0 软件对不同降雨处理间 10 cm 深土壤温度、土壤湿度、土壤呼吸及地上、地下生物量进行单因素方差分析和多重比较, 置信区间为 95%, 显著性水平  $\alpha=0.05$ 。使用 SigmaPlot 10.0 进行图像绘制。

采用指数回归描述土壤呼吸速率与土壤温度的相关关系, 指数模型为:

$$R_s = R_0 e^{bT}$$

式中  $R_s$  表示土壤呼吸 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );  $R_0$  表示温度为 0℃ 时的土壤呼吸 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );  $T$  表示地下 10 cm 土壤温度 (℃)。

土壤呼吸的温度敏感系数  $Q_{10}$  通过以下公式得出:

$$Q_{10} = e^{10b}$$

较多研究表明, 土壤湿度较低时, 提高土壤湿度显著促进土壤呼吸, 而当土壤湿度较高时, 土壤湿度的升高显著抑制土壤呼吸<sup>[29-30]</sup>。因此本文对土壤呼吸与 10 cm 土壤湿度进行二次曲线回归, 采用的二次曲线模型为:

$$R_s = a_1 + b_1 W + cW^2$$

式中  $R_s$  表示土壤呼吸 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );  $W$  表示地下 10 cm 土壤湿度。

<http://www.ecologica.cn>

## 2 结果与分析

### 2.1 降雨变化对环境因子影响

2017 年黄河三角洲湿地生长季(从 4 月中旬到 11 月中旬)降水较多,空气温度、土壤温度及土壤湿度均较高;而非生长季(从 11 月中旬到次年 4 月中旬)几乎没有降雨,空气温度、土壤温度及土壤湿度均较低(图 2)。其中日平均气温最高为 7 月的 32.0℃,最低为 1 月的 -5.5℃,总体趋势呈“单峰”变化(图 2)。

2017 年湿地总降雨量为 460.5 mm,日降雨量变化很大,范围从 0.1 mm 到 62.1 mm 不等。许多日常降雨事件很小(<1 mm),但约 37% 超过 5 mm(图 2)。不同降雨处理 10 cm 深土壤湿度的季节动态均呈“几”字形

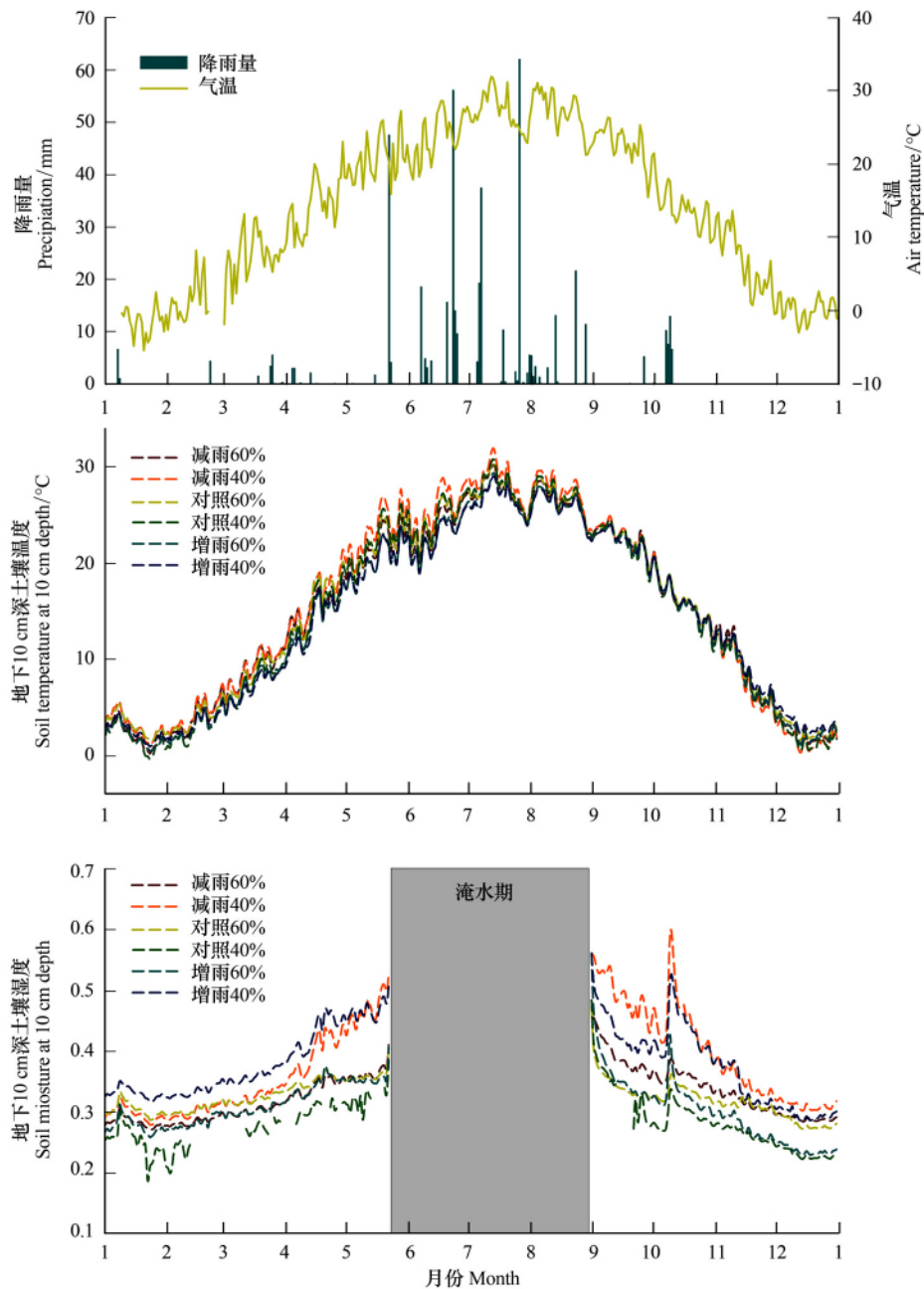


图 2 2017 年湿地气温、降雨量季节变化及不同降雨处理下地下 10 cm 深土壤温度、土壤湿度季节变化

Fig.2 Seasonal variation of temperature and precipitation; soil temperature at 10 cm depth; volume soil water content at 10 cm depth under different precipitation treatments of wetland in 2017

变化趋势(图2)。3月份土壤湿度随着降雨量增多而升高,5月下旬湿地进入淹水期,湿地土壤含水量达到饱和状态,饱和状态随着湿地淹水一直持续到9月底,后期土壤湿度随降雨量减少而逐渐下降。降雨和土壤湿度(土壤容积含水量)的季节变化反映了典型的湿地水文条件。不同降雨处理10 cm深土壤温度变化也均呈明显的季节动态(图2)。10 cm深土壤温度与大气温度(图2)变化一致,7月中旬达到最高值,1月下旬达到最低值,整体也呈“单峰”变化趋势。

试验结果表明不同降雨处理间年平均土壤温度、非淹水期土壤湿度及非淹水期土壤温度差异显著( $P < 0.05$ ,图3)。不同降雨处理的年平均土壤温度按大小依次为:减雨60%(15.43℃) > 减雨40%(15.39℃) > 对照60%(15.26℃) > 对照40%(14.82℃) > 增雨40%(14.39℃) > 增雨60%(14.17℃),且各组间差异显著( $P < 0.001$ );表明随着年平均土壤温度随降雨量增加而逐渐下降。同时不同降雨处理年平均土壤湿度随着降雨量增加和降雨量减少均显著升高,表现为:增雨40%、60%处理和减雨40%处理均显著提高湿地土壤湿度( $P < 0.05$ ,图3)。

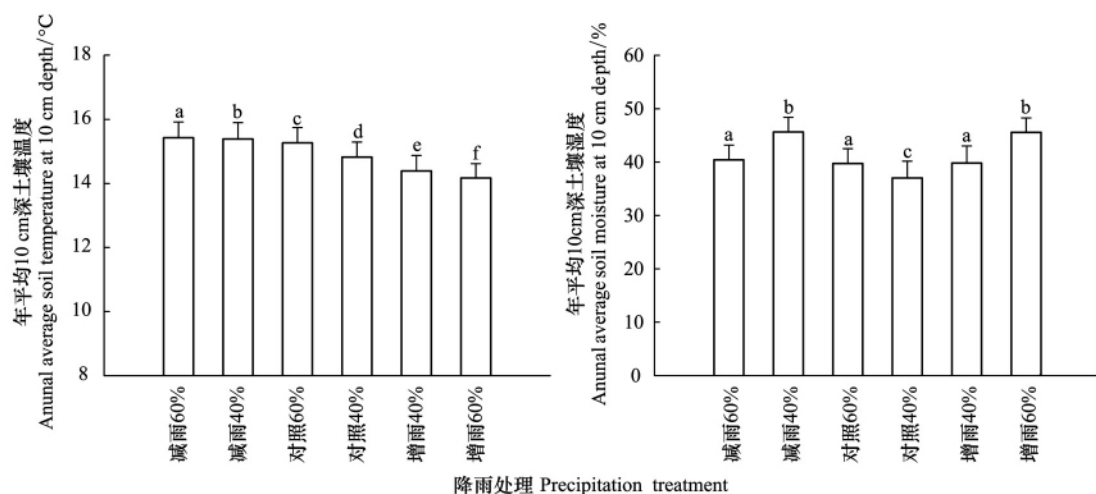


图3 降雨量增减对地下10 cm深土壤温度、土壤湿度影响(平均值±标准误差)

Fig.3 Effects of precipitation increase and decrease on soil temperature at 10 cm depth; volume soil water content at 10 cm depth (mean ± SE)

用不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )

## 2.2 降雨变化对植被生长和生物量的影响

试验结果表明,增雨显著降低了植被地上生物量(图4),各降雨处理地上生物量表现为:增雨40% < 减雨40% < 增雨40% < 对照40%; 增雨60% < 对照60%,且各组间差异显著( $P < 0.05$ )。对于地下根系生物量,减雨60%处理和增雨40%处理均显著提高了植被地下根系生物量(图4)( $P < 0.05$ )。

此外,试验结果发现,降雨量增减也显著影响湿地植被种类和植被根冠比。6种不同降雨处理下湿地植被种类分别为3.25、3.5、4、3.5、7、6种(图4),随着降雨量的增加,湿地植被种类显著增多( $P < 0.05$ ),但随着降雨量的减少,湿地植被种类无显著变化( $P > 0.05$ )。表明增雨显著提高了湿地植被的物种多样性( $P < 0.05$ )。同时增雨处理显著提高了植被根冠比(图4)。表现为增雨60%相对于对照处理植被根冠比提高了5.2%( $P < 0.05$ )。增雨40%相对于对照处理植被根冠比提高了2.5%( $P < 0.05$ )。实验结果也表明,不同降雨处理对植被盖度、株数、频度无显著影响,但增雨处理显著提高了湿地植被高度( $P < 0.05$ )(表1)。

## 2.3 降雨变化对土壤呼吸速率的影响

黄河三角洲湿地不同降雨处理土壤呼吸季节动态变化趋势一致(图5),表现为随着生长季开始湿地土壤呼吸速率逐渐上升,5月份达到峰值,六月中旬湿地进入淹水期,土壤呼吸速率迅速下降到最低值,8月下旬随着地表淹水逐渐下降,淹水期结束,湿地土壤呼吸速率逐渐回升,9月上旬湿地土壤呼吸速率达到第二个峰

值,后期随着进入非生长季,湿地降雨量减少,气温降低,土壤呼吸速率逐渐降低。整体上,2017年不同降雨处理下土壤呼吸季节动态均呈“双峰”变化趋势。

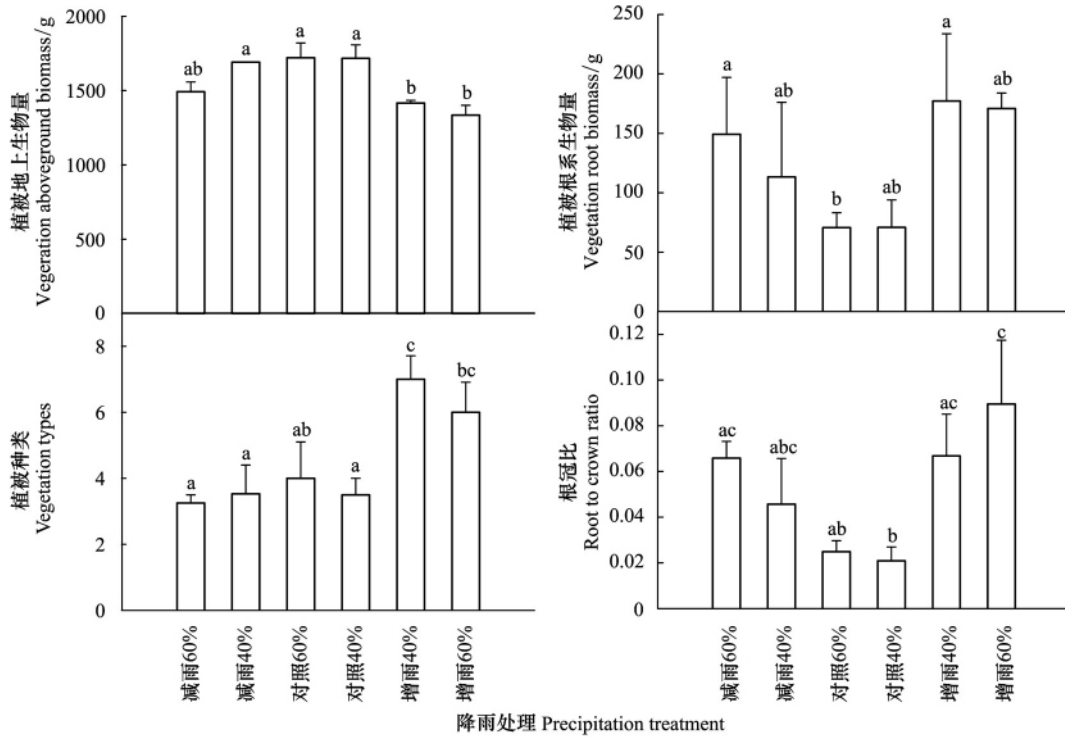


图4 降雨量增减对湿地植被地上生物量、地下生物量、植被种类、植被根冠比影响(平均值±标准误差)

Fig.4 Effects of precipitation increase and decrease on aboveground biomass; underground biomass; vegetation types; root/shoot ratios of vegetation allocation in vegetation of wetland (mean±SE)

用不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )

表1 降雨量增减对湿地植被高度、株数、盖度、频度影响(平均值±标准误差)

Table 1 Effects of precipitation increase and decrease on height, number of plants, coverage, frequency vegetation of wetland (mean±SE)

因子 Parameters	降雨处理 Precipitation treatments					
	减雨 60%	减雨 40%	对照 60%	对照 40%	增雨 40%	增雨 60%
高度 Height	73.0±4.4a	65.49±7.7a	74.07±5.7a	79.58±3.1ab	81.74±8.1ab	94.51±4.1b
株数 Number of plants	108.0±29.0a	63.67±9.2a	118.8±27.4a	85.25±13.0a	60.50±7.6a	80.50±5.9a
盖度 Coverage	39.8±8.6a	31.8±4.7a	47.13±13.3a	33.50±4.7a	25.13±2.6a	29.63±4.2a
频度 Frequency	64.0±11.9a	50.50±3.8a	73.00±14.7a	56.50±6.2a	48.00±7.5a	46.50±5.6a

数据后不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )

利用单因素方差分析对不同降雨处理年平均土壤呼吸差异进行分析,结果表明,不同降雨处理对年土壤呼吸速率无显著影响(图5) ( $P > 0.05$ ),这一结果可能与湿地处于淹水期时各降雨处理地表淹水均显著抑制湿地土壤呼吸有关。因此本研究进一步对淹水期和非淹水期不同降雨处理的土壤呼吸差异进行分析(图5),结果显示,淹水期不同降雨处理的土壤呼吸速率无明显差异(图5),而非淹水期减雨60%、减雨40%、对照60%、对照40%、增雨40%、增雨60%处理的土壤呼吸速率分别为:0.90、0.74、1.01、0.70、1.11、1.30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。表明随着降雨量增加,湿地土壤呼吸速率逐渐升高( $P < 0.05$ ),增雨处理显著促进了湿地土壤呼吸。

#### 2.4 降雨变化下环境因子对土壤呼吸的影响

黄河三角洲湿地不同降雨处理下土壤湿度、土壤温度均显著影响湿地土壤呼吸(图6、图7)。通过对非淹水期各降雨处理的土壤呼吸速率与土壤温度进行指数回归分析,发现非淹水期各降雨处理下土壤呼吸速率与土壤温度均呈显著指数相关(图6),不同降雨处理的土壤呼吸均随土壤温度的增加而指数升高( $P <$

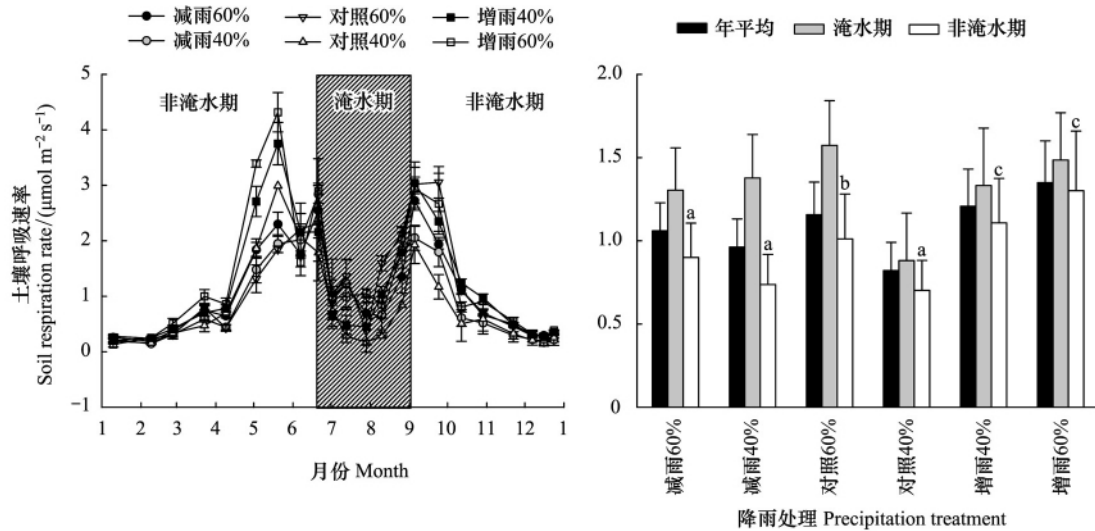


图5 不同降雨处理下土壤呼吸季节性动态、土壤呼吸间的差异性(平均值±标准误差)

Fig.5 Seasonal variation of soil respiration; differences in soil respiration under different precipitation treatments( mean±SE)

用不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )

0.001)。此外非淹水期湿地土壤呼吸的温度敏感性  $Q_{10}$  也随降雨量的增加而升高(图6)。表现为: 增雨60% (3.22) > 增雨40% (3.02) > 对照60% (2.86) > 对照40% (2.61); 增雨60% (3.22) > 增雨40% (3.02) > 减雨40% (2.86) > 减雨60% (2.75)。但当湿地处于淹水期时, 土壤温度与土壤呼吸相关关系不显著 ( $P > 0.05$ )。同时通过对2017年各降雨处理下土壤呼吸速率与土壤湿度进行二次曲线回归分析, 发现各降雨处理下土壤呼吸速率与土壤湿度均呈二次曲线关系(图7), 土壤呼吸速率随土壤湿度的增加呈先增加而后降低的趋势 ( $P < 0.05$ )。同时土壤湿度与土壤呼吸的相关性随降雨量增加而降低, 表现为: 增雨60% < 增雨40% < 减雨40% < 减雨60% (图7)。

此外, 黄河三角洲湿地非淹水期减雨60%和减雨40%处理的土壤盐度也均显著影响湿地土壤呼吸(图8), 通过对非淹水期湿地减雨60%和减雨40%处理的土壤盐度与土壤呼吸速率进行线性回归分析, 发现各降雨处理下土壤呼吸速率与土壤温度均呈显著线性负相关 ( $P < 0.001$ ) (图8) 但当湿地处于淹水期时, 减雨处理的土壤盐度与土壤呼吸相关关系不显著 ( $P > 0.05$ )。同时对于增雨40%和增雨60%的土壤盐度均与土壤呼吸也无显著相关关系, 表明干旱加剧会增强湿地土壤盐度对土壤呼吸的作用, 表现为土壤盐度增加显著抑制湿地土壤呼吸。

## 2.5 地表水深对土壤呼吸的影响

2017年黄河三角洲湿地夏季降雨量占全年降雨量的72%, 夏季夏季降雨使湿地土壤在生长季期间长期淹水。本试验发现2017年7月27日到8月17日湿地各降雨处理土壤呼吸速率均随地表水位深度(图9)的增加而降低, 且土壤呼吸与地表水位之间呈指数回归关系 ( $y = 1.776e^{-0.42x}$ ,  $R^2 = 0.802$ ,  $P < 0.001$  图9), 说明湿地地表淹水显著抑制土壤呼吸, 且抑制作用随淹水深度的增加而增强。

## 3 讨论

### 3.1 降雨变化对湿地土壤湿度

本研究结果表明增雨和减雨处理均显著提高了湿地土壤湿度。其中减雨显著提高土壤湿度可能与黄河三角洲滨海湿地地下水水位浅, 地下水和水溶性盐极易通过毛细上升和蒸发向上到达根区<sup>[13-14]</sup>, 即使没有降雨土壤湿度也相对较高, 而减少降雨造成地表干旱进而加速地下水和水溶性盐毛细上升和蒸发向上有关。

### 3.2 降雨变化对植被生长和生物量的影响

本试验结果表明未增雨处理的湿地植被群落主要由芦苇 (*Phragmites australis*)、碱蓬 (*Suaeda glauca*)、盐



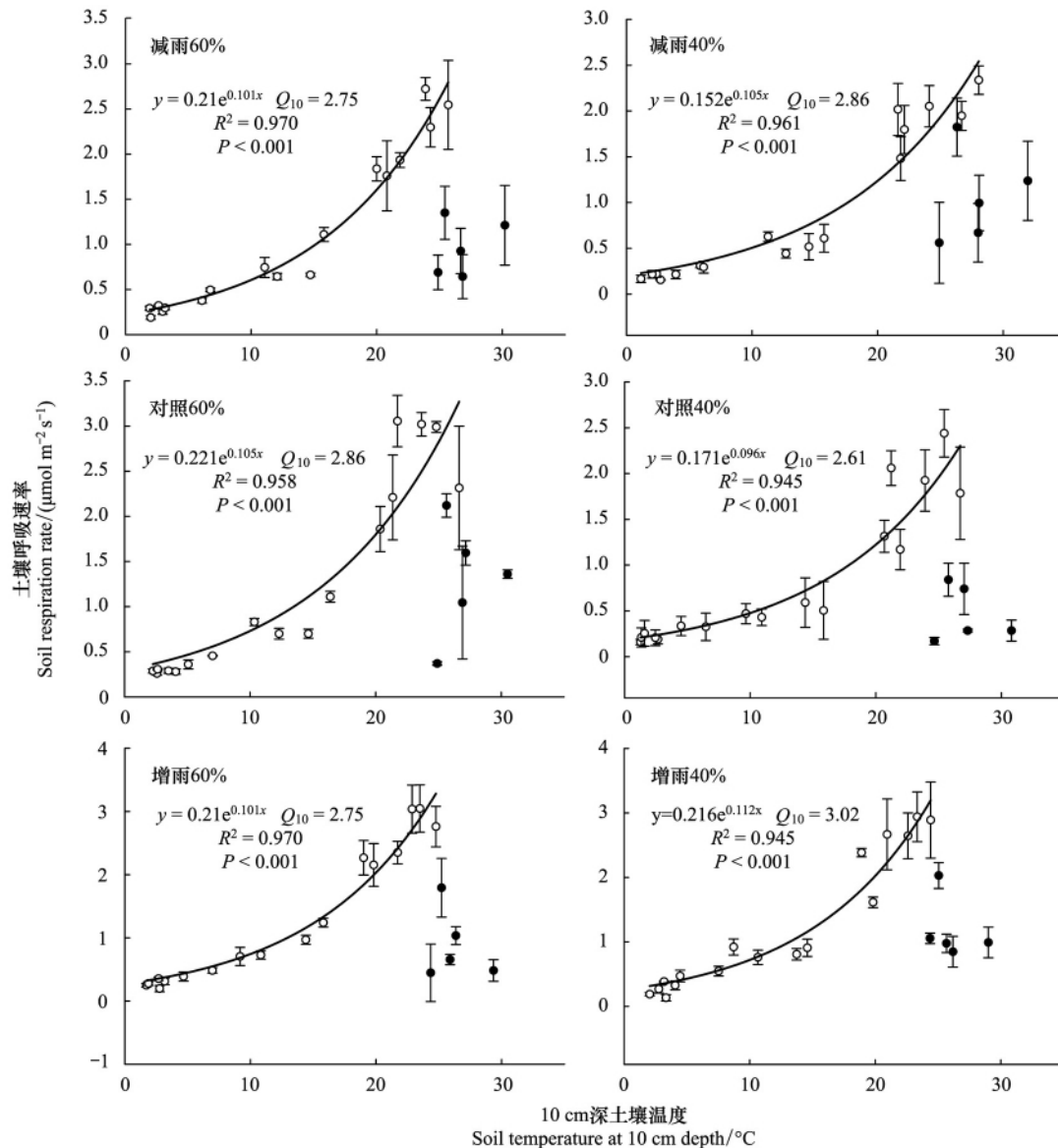


图6 不同降雨处理下土壤呼吸速率与土壤温度的相关性

Fig.6 The relationship between soil respiration rate with soil temperature under different precipitation treatments

地碱蓬 (*Suaeda salsa*)、罗布麻 (*A. venetum* L.) 等组成,增雨处理促进了白茅 (*Imperata cylindrical*)、蔺 (*Echinochloa crusgalli*)、荻 (*Triarrhena sacchariflora*) 等禾本科植物物种的产生,增雨处理显著提高了湿地植物物种丰富度。有研究表明,在佐治亚州盐沼海岸不同盐度区(盐沼、咸淡水、淡水),随着盐度的降低,植物物种种类逐渐增多<sup>[31]</sup>。因此本试验降雨变化对湿地植物物种丰富度的影响可能与增雨处理降低土壤盐度,改善土壤环境,刺激非盐生植物生长有关。

降雨变化改变土壤水分是植物生长发育主要影响因素,可以通过影响植物光合作用进而改变植被地上和地下生物量分配<sup>[32-33]</sup>。有研究指出,降雨增加30%显著提高了荒漠红砂地上生物量<sup>[32]</sup>,但本研究中增雨40%和增雨60%均显著降低湿地植被地上生物量。研究结果的差异可能与黄河三角洲湿地土壤结构和降雨量大小有关。黄河三角洲湿地地势平坦、地下水位浅,夏季降雨易造成湿地季节性淹水,而增雨40%和增雨60%会进一步加重植被淹水胁迫,显著抑制植物光合作用<sup>[34-35]</sup>,进而降低湿地植被生物量在地上部分的分配。降雨增加60%显著降低了科尔沁固定沙地植被地上生物量的研究结果<sup>[33]</sup>也表明增雨会显著抑制植被地上部分的生长发育。此外,本试验中湿地各降雨处理植被高度随降雨增加而增加,但植被盖度、株数、频度却随降

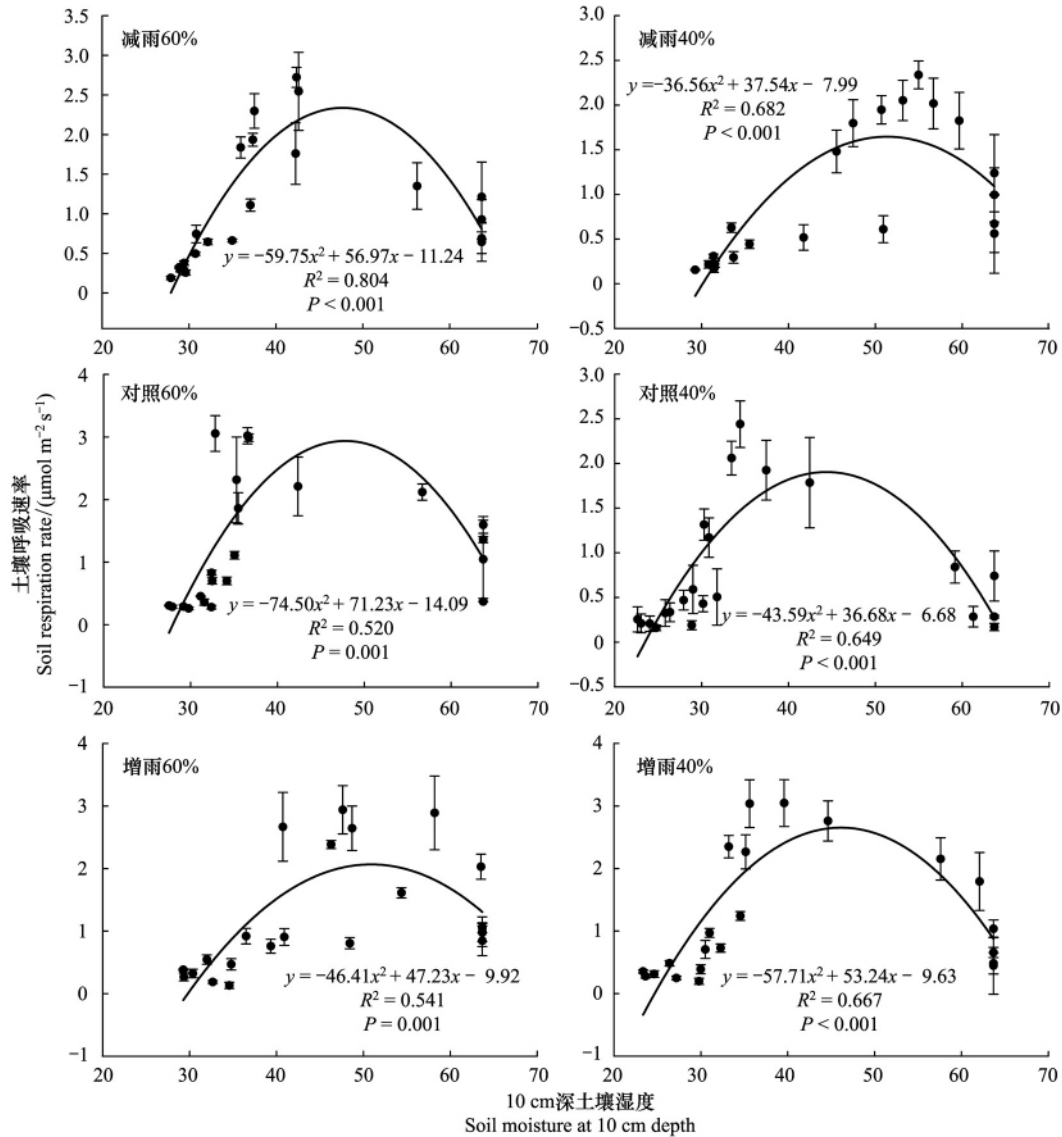


图7 不同降雨处理下土壤呼吸速率与土壤湿度的相关性

Fig.7 The relationship between soil respiration rate with soil moisture under different precipitation treatments

雨增加而减少,这一研究结果也进一步表明了增雨处理导致的淹水胁迫显著抑制了湿地植被的生长发育。

对于地下根系生物量,最优分配理论认为,当植物遭受干旱胁迫时,会降低植被地上部分生物量,而相对增加地下部分根系生物量分配<sup>[36]</sup>。有研究发现,减少降雨造成的干旱胁迫会促使植被将更多的生物量分配给地下根系,使根系更好地吸收土壤深处的水分和养分<sup>[37]</sup>。而本研究中增雨40%与减雨60%均显著提高湿地植被地下根系生物量,表明一方面随着降雨量减少,植被生长受到干旱胁迫,植被通过根系生长延长,促进植被适应干旱环境<sup>[37]</sup>,进而提高植被地下生物量;另一方面降雨增加能有效补充土壤水分,促进植物根系的生长发育,显著提高植被地下生物量<sup>[32]</sup>。对荒漠红砂的研究中也发现降雨减少30%和降雨增加30%均显著提高了荒漠红砂地下根系生物量<sup>[37]</sup>。此外黄河三角洲湿地地下水为咸水,土壤盐度是影响植被生物量主要限制因子<sup>[28]</sup>,增加降雨还可能通过提高土壤湿度、降低土壤盐度、缓解植被生长的盐胁迫促进植被根系发育,进而提高湿地植被地下生物量。

研究指出,植被会为适应土壤水分有效性的变化而改变植物个体的生物量分配策略,进而显著影响陆地生态系统碳循环<sup>[38-39]</sup>。本研究发现增雨60%和40%均显著提高湿地植被的根冠比,这可能与增雨显著降低湿地植被地上生物量有关。有研究表明,降雨增加60%显著降低了科尔沁固定沙地植被地上生物量,但显著

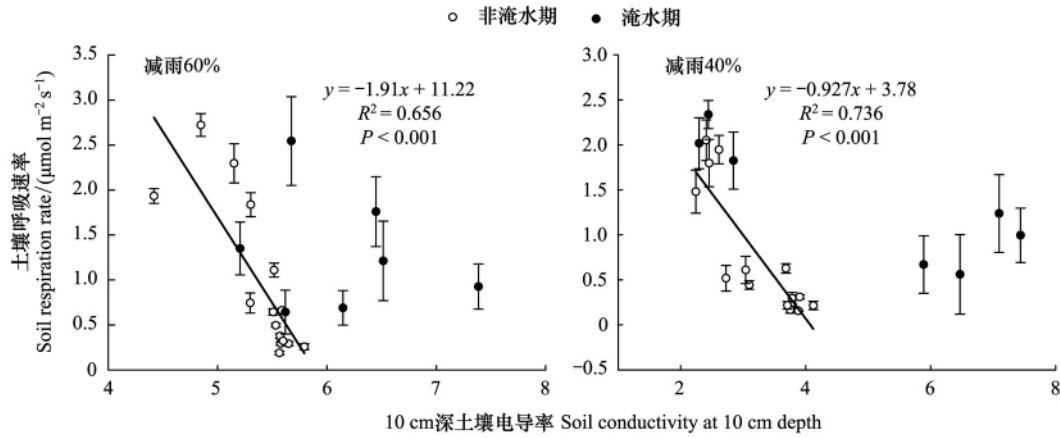


图8 不同降雨处理下土壤呼吸速率与土壤盐度的相关性

Fig.8 The relationship between soil respiration rate with soil salinity under different precipitation treatments

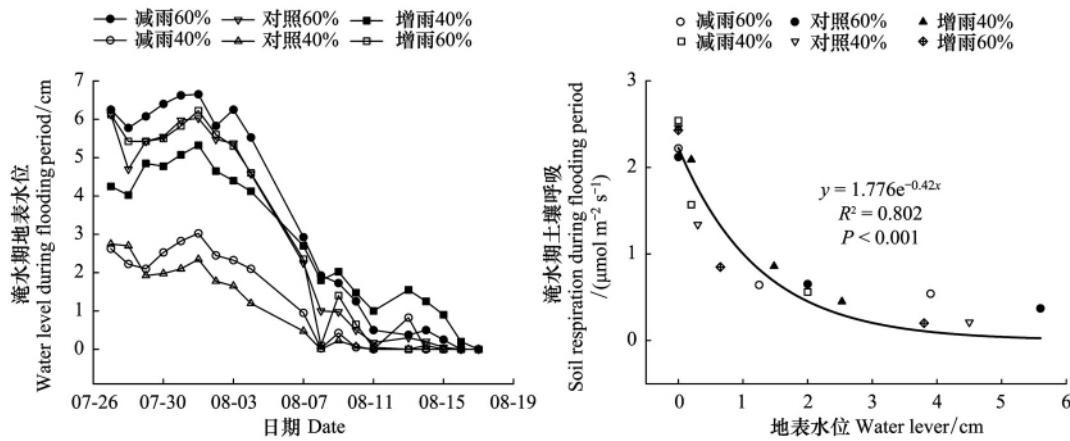


图9 地表水深对湿地土壤呼吸影响

Fig.9 The effect of surface water depth on soil respiration in wetland

提高了科尔沁固定沙地植被根冠比<sup>[33]</sup>。同时也有研究发现,植物根冠比会随着降雨减少引起干旱胁迫程度的增加而增加<sup>[37]</sup>。但本研究减雨40%和减雨60%对植被根冠无显著影响,结果的差异性可能与与研究区年降雨量较大,土壤湿度较高,减少降雨后水分仍不是植被根系发育的限制因子有关<sup>[39]</sup>。

### 3.3 非淹水期降雨处理对土壤呼吸影响

较多研究表明,增加降雨能通过改善土壤含水条件显著促进土壤呼吸<sup>[40-41]</sup>。本研究也发现,非淹水期增雨40%和增雨60%使湿地土壤呼吸速率相对于对照处理分别提高了58%和29%( $P < 0.05$ )。说明非淹水期增雨处理显著促进湿地土壤呼吸,同时也表明增雨对土壤呼吸的影响存在一定降雨阈值,在阈值的范围内,增加降雨对土壤呼吸具有促进作用。这可能与阈值范围内增雨提高土壤含水量<sup>[42]</sup>,增加微生物和根系活性<sup>[43-44]</sup>及促进土壤空隙CO<sub>2</sub>排放<sup>[45]</sup>等有关。增加降雨后,一方面雨水通过填充土壤孔隙置换土壤中CO<sub>2</sub><sup>[45]</sup>,促进土壤无机碳酸盐分解<sup>[46]</sup>等增加土壤CO<sub>2</sub>排放;另一方面降雨破坏土壤团粒结构,释放有机物,促进微生物细胞溶解和释放胞内有机物为微生物呼吸提供底物<sup>[47-49]</sup>。此外,从长时间效应来看,增加降雨不仅能通过缓解微生物水盐胁迫<sup>[15]</sup>,提高微生物活性,影响微生物呼吸<sup>[50]</sup>,同时还能通过增强植物光合作用,影响植物光合产物在根系的分配<sup>[50]</sup>,促进根系发育,提高土壤根系呼吸。但当阈值范围外,增加降雨会通过使土壤形成厌氧环境,显著抑制土壤呼吸<sup>[51-53]</sup>,土壤呼吸速率会随着降雨量增加而降低。对南亚热带森林的研究中也发现由于研究区雨量充足,土壤湿度较高,增加降雨显著抑制了森林土壤呼吸<sup>[54]</sup>。也有研究发现,旱季增加降雨相

对于雨季更能提高土壤呼吸速率<sup>[55]</sup>。此外,有研究表明,增雨处理能通过显著降低土壤温度而提高土壤呼吸速率<sup>[41]</sup>,本试验中非淹水期土壤呼吸速率与土壤温度呈指数相关,同时相关性随降雨增加而增加。因此本研究中增雨处理显著降低湿地土壤呼吸速率也可能与增雨处理显著降低土壤温度有关。

同时研究指出,减少降雨能通过加重微生物和根系的干旱胁迫显著抑制土壤呼吸<sup>[56]</sup>,并且减少降雨量的不同对土壤呼吸速率的影响也有较大差异<sup>[57]</sup>。在美国 Kanza 高草原,降雨减少 70% 使季节平均土壤呼吸速率降低了 8%<sup>[56]</sup>;但也有研究表明降雨减少 30% 对樟子松人工林生长季土壤呼吸无显著影响<sup>[58]</sup>。本研究也发现非淹水期减雨 60% 使土壤呼吸速率显著降低了 12%,而减雨 40% 与对照处理间差异却不显著。然而,也有研究指出降雨减少 25% 和 50% 显著提高了湿热带森林土壤呼吸<sup>[59]</sup>。表明减少降雨对土壤呼吸的影响与减少的降雨量和降雨前土壤的水分条件有关。在土壤干旱或湿润条件下,减少降雨一方面通过减少土壤微生物呼吸底物来源,抑制微生物活性<sup>[57]</sup>,显著降低土壤微生物呼吸;另一方面通过影响植物生长发育,减少光合产物在根际的分配,抑制土壤根系呼吸<sup>[56]</sup>。在土壤潮湿条件下,适当减少降雨不足以对土壤微生物和根系造成干旱胁迫,对植被发育和微生物活性影响较小,进而对土壤呼吸无显著影响<sup>[58]</sup>,而过量减少降雨会对土壤微生物和根系造成干旱胁迫而降低土壤呼吸<sup>[41]</sup>。在土壤处于饱和或过饱和条件下,减少降雨能通过改善土壤透气性、提高土壤温度<sup>[60]</sup>和微生物和根系活性<sup>[53, 61]</sup>,显著促进土壤呼吸。此外,本研究中非淹水期两种减雨处理土壤呼吸速率与土壤盐度均呈显著负相关,也有研究表明,减少降雨能通过加重微生物和根系的盐胁迫显著抑制土壤呼吸<sup>[56]</sup>,因此本研究中减雨处理显著降低湿地土壤呼吸速率也可能与减雨处理提高土壤盐度、抑制土壤呼吸有关。

在本研究中,随着降雨量增加,非淹水期土壤呼吸  $Q_{10}$  逐渐增大,这与国内外较多学者关于土壤水分条件显著影响土壤呼吸  $Q_{10}$ <sup>[58, 60, 62]</sup> 的研究结果相一致。对美国西海岸冷杉林的研究发现土壤水分处于亏损状态导致土壤呼吸  $Q_{10}$  值明显低于 2<sup>[62]</sup>。同时有研究指出,降雨增加 50% ( $Q_{10} = 4.07$ ) 相对于对照 ( $Q_{10} = 2.66$ ) 显著提高了气候过渡带锐齿砾林土壤呼吸  $Q_{10}$ <sup>[60]</sup>。但也有研究发现,土壤水分过高显著降低了中国东北森林土壤呼吸  $Q_{10}$ <sup>[63]</sup>。表明在一定范围内,土壤呼吸  $Q_{10}$  随增加降雨引发的土壤水分的升高而增加,但降雨变化导致土壤水分过高或过低均会显著降低土壤呼吸  $Q_{10}$ <sup>[64]</sup>。

### 3.4 降雨造成的地表淹水对土壤呼吸影响

较多研究表明,夏季降雨造成的地表淹水不仅显著降低土壤呼吸速率<sup>[65-66]</sup>,同时显著影响土壤呼吸季节动态<sup>[27, 67]</sup>。本研究中,降雨造成的地表淹水显著降低土壤呼吸速率,使湿地土壤呼吸季节动态呈“双峰型”变化,与小兴安岭天然沼泽湿地夏季土壤  $\text{CO}_2$  排放通量呈双峰型<sup>[67]</sup> 的研究结果一致。此外,本研究发现淹水期土壤呼吸速率与地表水位呈指数负相关 ( $y = 1.776 e^{-0.42x}$ ,  $R^2 = 0.802$ ,  $P < 0.001$ )。国内外较多研究也指出,从湖泊、沼泽和草甸洼地的边缘到中心,随着地表淹水深度的加深,土壤呼吸速率逐渐降低<sup>[67-69]</sup>,表明土壤呼吸速率会随积水深度的增加而逐渐降低。

本研究中黄河三角洲湿地夏季降雨引发的地表淹水显著抑制湿地土壤呼吸的机制可能包括以下几点: (1) 地表淹水使土壤处于厌氧状态,降低微生物和根系对  $\text{O}_2$  利用<sup>[65]</sup>,使根系由有氧呼吸向无氧发酵转换<sup>[13]</sup>,抑制根系发育,显著降低土壤微生物和根系呼吸。(2) 地表淹水及淹水浑浊度显著减少植物光合叶面积及对光的利用率<sup>[34]</sup>,进而显著影响光合产物在根系的分配<sup>[35]</sup>,影响植物根系呼吸。(3) 地表淹水显著降低土壤温度,降低微生物和根系呼吸酶活性<sup>[60]</sup>,显著影响微生物和根系呼吸。(4) 土壤水分溶解部分土壤呼吸产生的  $\text{CO}_2$ ,减少  $\text{CO}_2$  向大气的排放量<sup>[13]</sup>,同时地表淹水增大气体扩散边界的阻力<sup>[70]</sup>,显著抑制土壤  $\text{CO}_2$  向大气的释放。

## 4 结论

降雨量变化对黄河三角洲非潮汐湿地植被生长和生物量、土壤呼吸影响作用显著:

(1) 增加降雨显著提高了湿地植被物种丰富度;同时增加降雨显著降低湿地植被地上生物量;减少降雨

和增加降雨均显著提高湿地植被地下生物量,表明未来黄河三角洲地区降雨模式的变化将显著影响湿地植被生长和碳储量。

(2) 增加降雨显著提高土壤呼吸速率,减少降雨显著降低土壤呼吸速率;此外,夏季降雨导致的湿地地表淹水显著抑制土壤呼吸,并且抑制作用随地表水深增加而增加。

因此未来全球变化的降雨模式对土壤呼吸的激发和抑制效应会显著影响土壤呼吸时空变化,进而改变湿地生态系统碳过程与碳储量。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] McLeod E , Chmura G L , Bouillon S , Salm R , Björk M , Duarte C M , Lovelock C E , Schlesinger W H , Silliman B R. A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO<sub>2</sub>. *Frontiers in Ecology and the Environment* , 2011 , 9 ( 10 ) : 552-560.
- [ 2 ] Poffenbarger H J , Needelman B A , Megonigal J P. Salinity influence on methane emissions from tidal marshes. *Wetlands* , 2011 , 31( 5 ) : 831-842.
- [ 3 ] Hopkinson C S , Cai W J , Hu X P. Carbon sequestration in wetland dominated coastal systems—a global sink of rapidly diminishing magnitude. *Current Opinion in Environmental Sustainability* , 2012 , 4( 2 ) : 186-194.
- [ 4 ] Chmura G L , Anisfeld S C , Cahoon D R , Lynch J C. Global carbon sequestration in tidal , saline wetland soils. *Global Biogeochemical Cycles* , 2003 , 17( 4 ) : 1111.
- [ 5 ] Donato D C , Kauffman J B , Murdiyarso D , Kurnianto S , Stidham M , Kanninen M. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geoscience* , 2011 , 4( 5 ) : 293-297.
- [ 6 ] Livesley S J , Andrusiak S M. Temperate mangrove and salt marsh sediments are a small methane and nitrous oxide source but important carbon store. *Estuarine , Coastal and Shelf Science* , 2012 , 97( 2 ) : 19-27.
- [ 7 ] Chambers L G , Osborne T Z , Reddy K R. Effect of salinity-altering pulsing events on soil organic carbon loss along an intertidal wetland gradient: a laboratory experiment. *Biogeochemistry* , 2013 , 115( 1/3 ) : 363-383.
- [ 8 ] Dixon R K , Solomon A M , Brown S , Houghton R A , Trexler M C , Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* , 1994 , 263( 5144 ) : 185-190.
- [ 9 ] Bond-Lamberty B , Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature* , 2010 , 464( 7288 ) : 579-582.
- [ 10 ] Schimel D S. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* , 1995 , 1( 1 ) : 77-91.
- [ 11 ] Luo Y Q. Terrestrial carbon-cycle feedback to climate warming: experimental evidence. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* , 2009 , 6( 4 ) : 2022.
- [ 12 ] Hoover D J , Odigie K O , Swarzenski P W , Barnard P. Sea-level rise and coastal groundwater inundation and shoaling at select sites in California , USA. *Journal of Hydrology: Regional Studies* , 2015 , 11: 234-249.
- [ 13 ] Zhang T T , Zeng S L , Gao Y , Ouyang Z T , Li B , Fang C M , Zhao B. Assessing impact of land uses on land salinization in the Yellow River Delta , China using an integrated and spatial statistical model. *Land Use Policy* , 2011 , 28( 4 ) : 857-866.
- [ 14 ] Han G X , Chu X J , Xing Q H , Li D J , Yu J B , Luo Y Q , Wang G M , Mao P L , Rafique R. Effects of episodic flooding on the net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of a supratidal wetland in the Yellow River Delta. *Journal of Geophysical Research* , 2015 , 120( 8 ) : 1506-1520.
- [ 15 ] West A W , Sparling G P , Speir T W. Microbial activity in gradually dried or rewetted soils as governed by water and substrate availability. *Australian Journal of Soil Research* , 1989 , 27( 4 ) : 747-757.
- [ 16 ] Han G X , Sun B Y , Chu X J , Xing Q H , Song W M , Xia J Y. Precipitation events reduce soil respiration in a coastal wetland based on four-year continuous field measurements. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2018 , 256-257: 292-303.
- [ 17 ] Xie W P , Yang J S. Assessment of soil water content in field with antecedent precipitation index and groundwater depth in the Yangtze River Estuary. *Journal of Integrative Agriculture* , 2013 , 12( 4 ) : 711-722.
- [ 18 ] Cui B S , Yang Q C , Yang Z F , Zhang K J. Evaluating the ecological performance of wetland restoration in the Yellow River Delta , China. *Ecological Engineering* , 2009 , 35( 7 ) : 1090-1103.
- [ 19 ] Fan X , Pedrolí B , Liu G , Liu Q , Liu H , Shu L. Soil salinity development in the yellow river delta in relation to groundwater dynamics. *Land Degradation & Development* , 2012 , 23( 2 ) : 175-189.
- [ 20 ] Rath K M , Rousk J. Salt effects on the soil microbial decomposer community and their role in organic carbon cycling: a review. *Soil Biology and Biochemistry* , 2015 , 81: 108-123.
- [ 21 ] Hu Y , Wang L , Fu X H , Yan J F , Wu J H , Tsang Y F , Le Y Q , Sun Y. 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*, 2016, 565: 637–648.
- [22] IPCC. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2013.
- [23] Zhu B, Cheng W X. Impacts of drying-wetting cycles on rhizosphere respiration and soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 63: 89–96.
- [24] Morillas L, Durán J, Rodríguez A, Roales J, Gallardo A, Lovett G M, Groffman P M. Nitrogen supply modulates the effect of changes in drying-rewetting frequency on soil C and N cycling and greenhouse gas exchange. *Global Change Biology*, 2015, 21( 10): 3854–3863.
- [25] 李吉祥. 山东黄河三角洲国家级自然保护区. *生物学通报*, 1997, 32( 5): 20–21.
- [26] Han G X, Luo Y Q, Li D J, Xia J Y, Xing Q H, Yu J B. Ecosystem photosynthesis regulates soil respiration on a diurnal scale with a short-term time lag in a coastal wetland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 68: 85–94.
- [27] 朱敏, 张振华, 于君宝, 吴立新, 韩广轩, 杨利琼, 邢庆会, 谢宝华, 毛培利. 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*, 2013, 37( 6): 517–529.
- [28] 冯忠江, 赵欣胜. 黄河三角洲芦苇生物量空间变化环境解释. *水土保持研究*, 2008, 15( 3): 170–174.
- [29] Reinsch S, Koller E, Sowerby A, de Dato G, Estiarte M, Guidolotti G, Kovács-Láng E, Kröel-Dulay G, Lellei-Kovács E, Larsen K S, Liberati D, Peñuelas J, Ransijn J, Robinson D A, Schmidt I K, Smith A R, Tietema A, Dukes J S, Beier C, Emmett B A. Shrubland primary production and soil respiration diverge along European climate gradient. *Scientific Reports*, 2017, 7: 43952.
- [30] Moyano F E, Manzoni S, Chenu C. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: an exploration of processes and models. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 59: 72–85.
- [31] Więski K, Guo H Y, Craft C B, Pennings S C. Ecosystem functions of tidal fresh, brackish, and salt marshes on the Georgia coast. *Estuaries and Coasts*, 2010, 33( 1): 161–169.
- [32] 单立山, 李毅, 段桂芳, 张正中, 张荣, 种培芳. 模拟降雨变化对两种荒漠植物幼苗生长及生物量分配的影响. *干旱区地理*, 2016, 39( 6): 1267–1274.
- [33] 张腊梅, 刘新平, 赵学勇, 张铜会, 岳祥飞, 云建英. 科尔沁固定沙地植被特征对降雨变化的响应. *生态学报*, 2014, 34( 10): 2737–2745.
- [34] Metcalf H. Life in moving fluids. The physical biology of flow. Steven Vogel. *Quarterly Review of Biology*, 1982, 57( 3): 368.
- [35] Bailey-Serres J, Voisenek L A C J. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 313–339.
- [36] Chapin III F S, Bloom A J, Field C B, Waring R H. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, 1987, 37( 1): 49–57.
- [37] 种培芳, 刘晟彤, 姬江丽, 李毅. 模拟 CO<sub>2</sub> 浓度升高和降雨量变化对红砂生物量分配及碳氮特征的影响. *生态学报*, 2018, 38( 6): 2065–2073.
- [38] 吴茜, 丁佳, 闫慧, 张守仁, 方腾, 马克平. 模拟降水变化和土壤施氮对浙江古田山 5 个树种幼苗生长和生物量的影响. *植物生态学报*, 2011, 35( 3): 256–267.
- [39] 董丽佳, 桑卫国. 模拟增温和降水变化对北京东灵山辽东栎种子出苗和幼苗生长的影响. *植物生态学报*, 2012, 36( 8): 819–830.
- [40] Liu X Z, Wan S Q, Su B, Hui D F, Luo Y Q. Response of soil CO<sub>2</sub> efflux to water manipulation in a tallgrass prairie ecosystem. *Plant and Soil*, 2002, 240( 2): 213–223.
- [41] Huang G, Li Y, Su Y G. Effects of increasing precipitation on soil microbial community composition and soil respiration in a temperate desert, northwestern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 83: 52–56.
- [42] 金冠一, 赵秀海, 康峰峰, 汪金松. 太岳山油松人工林土壤呼吸对强降雨的响应. *生态学报*, 2013, 33( 6): 1832–1841.
- [43] 刘涛, 张永贤, 许振柱, 周广胜, 侯彦会, 林琳. 短期增温和增加降水对内蒙古荒漠草原土壤呼吸的影响. *植物生态学报*, 2012, 36( 10): 1043–1053.
- [44] Yan J X, Chen L F, Li J J, Li H J. Five-Year soil respiration reflected soil quality evolution in different forest and grassland vegetation types in the eastern Loess Plateau of China. *CLEAN-Soil Air Water*, 2013, 41( 7): 680–689.
- [45] Nielsen U N, Ball B A. Impacts of altered precipitation regimes on soil communities and biogeochemistry in arid and semi-arid ecosystems. *Global Change Biology*, 2015, 21( 4): 1407–1421.
- [46] Anderson J M. Carbon dioxide evolution from two temperate, deciduous woodland soils. *Journal of Applied Ecology*, 1973, 10( 2): 361–378.
- [47] Miller A E, Schimel J P, Meixner T, Sickman J O, Melack J M. Episodic rewetting enhances carbon and nitrogen release from chaparral soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37( 12): 2195–2204.
- [48] Fierer N, Schimel J P. A Proposed Mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67( 3): 798–805.
- [49] 陈亮, 孙宝玉, 韩广轩, 刘子亭, 贺文君, 王安东, 吴立新. 降雨量增减对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸和芦苇光合特性的影响. *应用生态学报*, 2017, 28( 9): 2794–2804.

- [50] Huxman T E , Snyder K A , Tissue D , Leffler A J , Ogle K , Pockman W T , Sandquist D R , Potts D L , Schwinning S. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia* , 2004 , 141( 2) : 254–268.
- [51] McIntyre R E S , Adams M A , Ford D J , Grierson P F. Rewetting and litter addition influence mineralisation and microbial communities in soils from a semi-arid intermittent stream. *Soil Biology and Biochemistry* , 2009 , 41( 1) : 92–101.
- [52] Wang Y D , Wang Z L , Wang H M , Guo C C , Bao W K. Rainfall pulse primarily drives litterfall respiration and its contribution to soil respiration in a young exotic pine plantation in subtropical China. *Canadian Journal of Forest Research* , 2012 , 42( 4) : 657–666.
- [53] Liu Y C , Liu S R , Wang J X , Zhu X L , Zhang Y D , Liu X J. Variation in soil respiration under the tree canopy in a temperate mixed forest , central China , under different soil water conditions. *Ecological Research* , 2014 , 29( 2) : 133–142.
- [54] 董丽媛, 武传胜, 高建梅, 沙丽清. 模拟降雨对西双版纳热带次生林和橡胶林土壤呼吸的影响. *生态学杂志* , 2012 , 31( 8) : 1887–1892.
- [55] 邓琦, 周国逸, 刘菊秀, 刘世忠, 段洪浪, 陈小梅, 张德强. CO<sub>2</sub>浓度倍增、高氮沉降和高降雨对南亚热带人工模拟森林生态系统土壤呼吸的影响. *植物生态学报* , 2009 , 33( 6) : 1023–1033.
- [56] Harper C W , Blair J M , Fay P A , Knapp A K , Carlisle J D. Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO<sub>2</sub> flux in a grassland ecosystem. *Global Change Biology* , 2005 , 11( 2) : 322–334.
- [57] Davidson E A , Ishida F Y , Nepstad D C. Effects of an experimental drought on soil emissions of carbon dioxide , methane , nitrous oxide , and nitric oxide in a moist tropical forest. *Global Change Biology* , 2004 , 10( 5) : 718–730.
- [58] 任艳林, 杜恩在. 降水变化对樟子松人工林土壤呼吸速率及其表观温度敏感性  $Q_{10}$  的影响. *北京大学学报: 自然科学版* , 2012 , 48( 6) : 933–941.
- [59] Cleveland C C , Wieder W R , Reed S C , Townsend A R. Experimental drought in a tropical rain forest increases soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *Ecology* , 2010 , 91( 8) : 2313–2323.
- [60] 刘彦春, 尚晴, 王磊, 田野, 琚煜熙, 甘家兵. 气候过渡带锐齿栎林土壤呼吸对降雨改变的响应. *生态学报* , 2016 , 36( 24) : 8054–8061.
- [61] Hartmann A A , Niklaus P A. Effects of simulated drought and nitrogen fertilizer on plant productivity and nitrous oxide ( N<sub>2</sub>O ) emissions of two pastures. *Plant and Soil* , 2012 , 361( 1/2) : 411–426.
- [62] Jassal R S , Black T A , Novak M D , Gaumont-Guay D , Nesic Z. Effect of soil water stress on soil respiration and its temperature sensitivity in an 18-year-old temperate Douglas-fir stand. *Global Change Biology* , 2008 , 14( 6) : 1305–1318.
- [63] Wang C K , Yang J Y , Zhang Q Z. Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology* , 2006 , 12( 11) : 2103–2114.
- [64] Jiang H , Deng Q , Zhou G , Hui D , Zhang D , Liu S , Chu G , Li J. Responses of soil respiration and its temperature/moisture sensitivity to precipitation in three subtropical forests in southern China. *Biogeosciences* , 2013 , 10( 6) : 3963–3982.
- [65] 江长胜, 郝庆菊, 宋长春, 胡必琴. 垦殖对沼泽湿地土壤呼吸速率的影响. *生态学报* , 2010 , 30( 17) : 4539–4548.
- [66] 李娜, 牟长城, 王彪, 张妍, 马莉. 小兴安岭天然森林沼泽湿地生态系统碳源/汇. *生态学报* , 2017 , 37( 9) : 2880–2893.
- [67] 康文星, 赵仲辉, 田大伦, 何介南, 邓湘雯. 广州市红树林和滩涂湿地生态系统与大气二氧化碳交换. *应用生态学报* , 2008 , 19( 12) : 2605–2610.
- [68] Larmola T , Alm J , Juutinen S , Huttunen J T , Martikainen P J , Silvola J. Contribution of vegetated littoral zone to winter fluxes of carbon dioxide and methane from Boreal lakes. *Journal of Geophysical Research* , 2004 , 109( D19) : D19102.
- [69] Bubier J , Crill P , Mosedale A , Frohling S , Linder E. Peatland responses to varying interannual moisture conditions as measured by automatic CO<sub>2</sub> chambers. *Global Biogeochemical Cycles* , 2003 , 17( 2) : 1066.
- [70] Hidding B , Sarneel J M , Bakker E S. Flooding tolerance and horizontal expansion of wetland plants: facilitation by floating mats? *Aquatic Botany* , 2014 , 113: 83–89.