

玉米农田土壤呼吸作用的空间异质性 及其根系呼吸作用的贡献

韩广轩^{1,2}, 周广胜^{1,*}, 许振柱¹, 杨 扬³, 刘景利³, 史奎桥³

(1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化重点实验室, 北京 100093;

2. 中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所, 烟台 264003; 3. 锦州气象局, 锦州 121001)

摘要: 基于 4月底到 9月底东北地区玉米农田土壤呼吸作用全生长季的观测, 阐明了土壤呼吸作用的空间异质性特征, 综合分析了水热因子、土壤性质、根系生物量及其测定位置对土壤呼吸作用空间异质性的影响, 并对生长季中根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例进行了估算。结果表明, 在植株尺度上, 土壤呼吸作用存在着明显的空间异质性, 较高的土壤呼吸速率通常出现在靠近玉米植株的地方。根系生物量的分布格局是影响土壤呼吸作用空间异质性的关键因素。在空间尺度上, 土壤呼吸作用与根系生物量呈显著的线性关系, 而土壤湿度、土壤有机质、全氮和碳氮比对土壤呼吸作用空间异质性的影响并不显著。通过建立土壤呼吸作用与玉米根系生物量的回归方程, 对根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例进行了间接估算。玉米生长季中, 根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例在 43.1% ~ 63.6% 之间波动, 均值为 54.5%。

关键词: 土壤呼吸作用; 空间异质性; 根系生物量; 根系呼吸作用; 玉米

文章编号: 1000-0933(2007)12-5254-08 中图分类号: S944 文献标识码: A

Spatial heterogeneity of soil respiration and contribution of root respiration in a maize (Zea mays L.) agricultural field

HAN Guang-Xuan^{1,2}, ZHOU Guang-Sheng^{1,*}, XU Zhen-Zhu¹, YANG Yang³, LIU Jing-Li³, SHI Kui-Qiao³

1 Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development of Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China

3 Meteorological Bureau of Jinzhou, Jinzhou 121001, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 5254 ~ 5261

Abstract: Soil respiration for a specific ecosystem can be characterized by its magnitude and its temporal and spatial variability. In order to accurately estimate carbon budgets in target ecosystems, we must be able to account for small-scale spatial variation in soil respiration. However, spatial heterogeneity of soil respiration has been less studied as compared with its magnitude and its temporal variability in agricultural ecosystems. Based on continuous measurement of soil respiration in a maize ecosystem in Northeast China from late April to late September in 2005, the spatial variation of soil respiration was elucidated and the effects of heat and water factors, soil properties, root biomass, and measurement position on it were analyzed synthetically. The results showed that there were significant spatial patterns for soil respiration at the plant scale of the maize ecosystem and higher soil respiration rates tended to occur near the maize plant during the growing season. The

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973计划)资助项目(2006CB400502)

收稿日期: 2006-06-28; **修订日期:** 2007-09-28

作者简介: 韩广轩(1978~), 山东单县人, 博士生, 主要从事陆地生态系统碳循环和碳管理研究。E-mail: gxhan@yic.ac.cn

*通信作者 Corresponding author E-mail: gszhou@ibcas.ac.cn

致谢: 感谢中国科学院植物研究所王玉辉、蒋延玲、贾丙瑞、王风玉、王旭、王云龙、李祎君、林祥磊等对本工作的支持与帮助。

Foundation item: The project was financially supported by National Basic Research Program of China (No. 2006CB400502)

Received date: 2006-06-28; **Accepted date:** 2007-09-28

Biography: HAN Guang-Xuan, Ph. D. candidate, mainly engaged in carbon cycle and carbon management in land ecosystem. E-mail: gxhan@yic.ac.cn

spatial variation of root biomass accounted for spatial heterogeneity of soil respiration, and there were linear relationships existing between soil respiration rate and root biomass. However, there were weaker relationships between the spatial heterogeneity of soil respiration and the spatial variation of other environmental factors such as the soil moisture, soil organic matter, total nitrogen content and C/N. In addition, root respiration was evaluated indirectly by establishing linear regressive relationships between soil respiration rates and dry root weights. The contribution of root respiration to soil respiration averaged 54.5% and fluctuated from 43.1% to 63.6% during the maize-growing season.

Key Words: soil respiration; spatial heterogeneity; root biomass; root respiration; maize

土壤是陆地生态系统中重要的碳库,碳蓄积量是大气圈的两倍,植被圈的3倍^[1]。土壤呼吸作用是陆地生态系统向大气CO₂输入的主要途径,占全球排放量的25%^[2],土壤呼吸速率相对小的改变都会显著改变大气中CO₂的浓度和土壤碳的累积速率^[3,4]。尽管土壤呼吸作用在全碳循环中具有重要意义,但是有关土壤呼吸作用的影响因素及生态系统间土壤呼吸作用变异性的知识仍相当有限^[5,6]。因此,要准确估算陆地生态系统碳收支,理清气候系统的反馈作用就必须加强土壤呼吸过程及其影响因素的研究^[7~9]。

陆地生态系统中土壤呼吸作用主要有3个方面的特征:土壤呼吸强度、时间变异性与空间异质性^[10]。土壤呼吸作用速率主要受土壤生物区中CO₂产生速率的控制,同时还受影响CO₂在土壤中运移的环境因子的控制^[5]。土壤呼吸作用来源于根系自养呼吸作用和土壤微生物异养呼吸作用,土壤环境因子和生物因子及其两者的相互作用共同影响着土壤呼吸速率^[2,11]。研究表明,土壤温度、土壤湿度、根系生物量、凋落物、微生物种群、根系氮含量、土壤质地等是影响土壤呼吸作用的重要因素^[2,3,12~14]。通常认为土壤温度和土壤湿度是影响土壤呼吸作用最重要的环境因子,它们的相互作用影响着陆地生态系统生产力和土壤有机质的分解速率,因此驱动着土壤呼吸作用的时间变异^[15]。

另外,土壤呼吸作用在不同时间尺度上还具有明显的空间异质性,特别是在森林、草原、农田和荒漠生态系统较小的空间尺度上^[16~18]。要精确估算生态系统的碳收支,必须解决土壤呼吸作用小尺度上的空间变异性^[6,19]。研究表明,植被覆盖、根系分布、主要的环境因素和土壤特性的异质性导致了土壤呼吸作用的空间异质性^[16,20,21]。测定位置也影响土壤呼吸作用的空间异质性,因为土壤水分、根系生物量、微生物数量或者凋落物量随着距离植株的远近而发生变化^[15,17,20,22]。估算生态系统地表土壤呼吸作用平均速率必须要理解生态系统内部土壤呼吸作用的空间异质性^[16],如果不考虑土壤呼吸作用的空间异质性就把田间测定的土壤呼吸作用尺度化到生态系统层面,将会导致很大的偏差^[21]。为此,本文试图利用玉米农田土壤呼吸作用全生长季的观测资料,研究玉米农田土壤呼吸作用的空间异质性,探讨影响土壤呼吸作用空间变异性的关键因子,以阐明以下3个科学问题:(1)玉米农田土壤呼吸作用的空间变化特征;(2)根系生物量对土壤呼吸作用空间异质性的影响;(3)根系呼吸作用对土壤呼吸作用的贡献。

1 材料与方法

1.1 试验地点

试验于2005年4~9月在中国气象局锦州农业生态试验站进行。该试验站位于41°49'N,121°12'E,海拔17 m,属于暖温带季风性气候,多年平均气温9.1℃,玉米生长季(5~9月份)平均气温为20.1℃,非生长季平均气温为0.5℃,多年平均降雨量568.8 mm。试验田的土壤为典型棕壤,土壤pH值6.3,有机质0.6~0.9%,全氮0.069%。玉米一年种植1季,品种为丹育47,4月26日播种,9月26日收割。氮肥品种为碳酸氢铵,玉米生长季用量为300 kg N·hm⁻²,在播种前一次性施到田中。由于降雨多集中在夏季,故玉米生长期没有进行人工灌溉。玉米收割后,秸秆从田中带走,不实施秸秆还田。

1.2 土壤呼吸作用测定

用Li-6400便携式气体分析系统(Li-cor, Lincoln, NE, USA)和Li-6400-09土壤呼吸室测定土壤呼吸作

用。为了减少对土壤表层的干扰,土壤呼吸室放置在 PVC 圈上,PVC 圈插入土壤 1~2 cm,在土壤测定的前一天安置。玉米两行玉米的种植方式有 2 种:交叉种植和对应种植,分别表现为等腰三角形和矩形(图 1)。根据距离玉米植株的远近不同,每个小区共安置 15 个土环,可以看出这些土环与玉米植株之间的距离有一定梯度,理论上各个土环根系生物量也存在梯度(图 1)。玉米生长季每月对土壤呼吸作用进行 2 次观测,时间为 6:00~18:00。

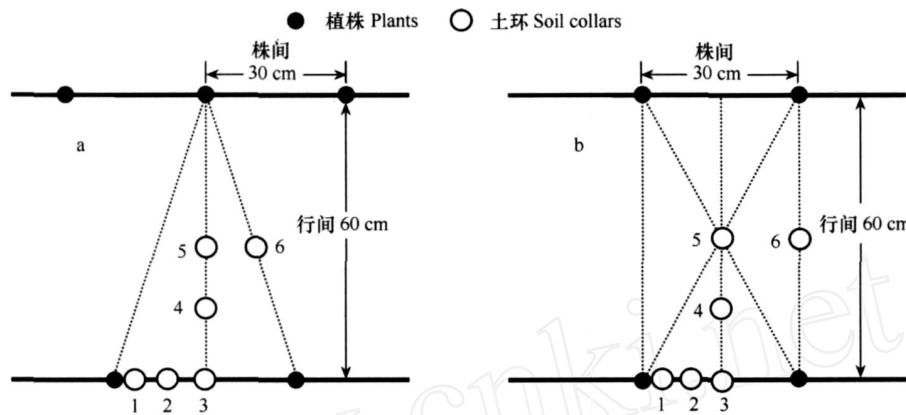


图 1 土环的安放位置

Fig. 1 Installed positions of soil collars in measurement plots

a: 三角形种植 Isosceles triangle arrangement of maize plants; b: 矩形种植 Rectangle arrangement of maize plants

1.3 环境因子的测定

在土壤呼吸作用测定的同时,土环附近的 10 cm 土壤温度通过土壤热电耦探针 (LI6400-09 TC, LiCor, 美国) 测定, 土壤湿度 (12 cm 和 20 cm) 通过便携式土壤水分测定仪 (Diviner2000, Sentek, 澳大利亚) 测定。另外, 降雨量、土壤温度 (10 cm、20 cm 和 30 cm) 和土壤湿度 (10 cm 和 20 cm) 等微气象数据通过试验区内的气象观测站 (HMP45C, Vaisala, Helsinki, 芬兰) 自动采集。

为了评价玉米根系生物量对土壤呼吸作用的影响, 在土壤呼吸作用测定完毕后, 用与土环直径等同的土钻取出每个土环中的土壤圆柱 (直径为 10 cm, 深度为 20 cm) 15 个。用水冲洗土壤圆柱并过 0.2 mm 铁筛, 挑选出玉米根系, 80 下烘干至恒重并称重。

在每次土壤呼吸作用测定后, 用土钻取出土环中土壤样品, 深度为耕层 0~20 cm, 将土样自然风干, 过 2 mm 筛, 然后分析土壤有机质和全氮。土壤有机质测定采用重铬酸钾氧化法, 土壤全氮测定采用凯氏定氮法。

1.4 统计分析

土壤呼吸作用在 3 种测定位置 (靠近玉米、株间和行间) 的差异性采用一维方差 (one-way ANOVA) 分析; 运用相关分析方法分析水热因子、土壤理化特性、根系生物量及其测定位置与土壤呼吸作用的关系; 用线性回归方法分析土壤呼吸作用速率与根系生物量之间的关系。所有的数据分析基于统计分析软件 SPSS 11.0 (SPSS, Chicago, IL, USA) 完成。

2 结果与分析

2.1 土壤呼吸作用的空间异质性

在植株尺度上, 土壤呼吸作用存在着明显的空间异质性, 6月 5 日、6月 28 日、7月 3 日、7月 28 日、8月 4 日、8月 28 日和 9 月 22 日的变异系数分别为 42%、28%、33%、72%、44%、46% 和 27%。根据距离玉米植株的远近, 15 个土环可以分为 3 种位置: 株间 (8~15 cm), 行间 (20~30 cm) 和靠近玉米 (1~8 cm)。由图 2 可以看出, 玉米生长季中较高的土壤呼吸速率通常出现在靠近玉米植株的地方, 土壤呼吸速率靠近植株 > 株间 > 行间 (图 1)。在玉米生长季中, 靠近玉米植株的土壤呼吸速率均值为 $5.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 在 $3.0 \sim 7.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 波动; 而行间的土壤呼吸速率季节变化较小 ($1.5 \sim 3.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); 株间的土壤呼吸速率季节性波动介

于前两者之间 ($2.3 \sim 6.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。

2.2 影响土壤呼吸作用空间异质性的因素

相关分析表明,在空间尺度上土壤呼吸速率与测定位置和根系生物量呈显著正相关;而与土壤温度、土壤湿度、土壤有机质、全氮和碳氮比的相关关系不显著(表1)。这说明在小尺度区域上,土壤呼吸作用的差异性是由于土环中植物地下部分生物量的差异性引起的,这W iseman和Seiler^[15]、Maier和Kress^[23]、Pangle和Seiler^[24]等的研究结果相一致。通过回归分析,发现在各个测定时期,植株尺度上的土壤呼吸作用与根系生物量之间呈显著的线性关系(图3):

$$y = ax + b \quad (1)$$

式中, y 为土壤呼吸作用速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), x 为玉米根系生物量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)。根系生物量分别解释了6月5日、6月28日、7月28日、8月28日和9月22日土壤呼吸作用空间变异性的53%、65%、64%、51%和48%。

表1 土壤呼吸作用空间格局变化中土壤呼吸速率与影响因子之间的相关关系

Table 1 Correlation coefficients between soil respiration rates and controlling factors for different measuring positions

日期 Date	10 cm 土壤温度 Soil temperature at 10 cm depth	10 cm 土壤湿度 Soil moisture at 10 cm depth (%)	测定位置 Measurement position	根系生物量 Root biomass (g m^{-2})	有机质 Organic matter (%)	全 N Total N (%)	碳氮比 C/N
6月5日 June 5	-0.272	-0.272	0.847**	0.834**	-0.358	-0.692	0.103
6月28日 June 28	0.332	-0.489	0.731**	0.714**	0.425	0.574	0.572
7月28日 July 28	0.149	-0.395	0.873**	0.918**	0.672	-0.265	0.613
8月28日 August 28	0.135	0.078	0.738**	0.795**	0.434	0.520	-0.511
9月22日 September 22	-0.201	-0.288	0.724**	0.850**	-0.351	-0.693	-0.156

* * 表示 $P < 0.01$ 时显著相关 Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed)

2.3 根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例

在方程(1)中,外推到根系生物量 x 为 0 时,那么截距 b 值为土壤微生物呼吸速率,土壤呼吸作用(R_s)和土壤微生物呼吸作用(R_h)之间的差值即为根系呼吸作用(R_r)。由表2可以看出,在玉米生长季中,根系呼吸速率(R_r)在 $0.84 \sim 3.43 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之间,波动较大,而土壤微生物呼吸作用的波动较小($1.11 \sim 1.96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。土壤呼吸作用中根系呼吸作用所占比例的季节变化呈单峰型,玉米生长初期(6月5日)根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例约为43.1%;随着玉米根系生物量的增加,其所占比例逐渐增大,6月下旬至7月下旬根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例大约为63%;玉米生长后期其所占比例缓慢下降,9月下旬达到48.6%。整个玉米生长季中根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例大约为54.5%,玉米生长初期和末期根系呼吸作用小于土壤微生物呼吸作用,玉米生长中期根系呼吸作用大于土壤微生物呼吸作用(表2)。

3 讨论与结论

3.1 土壤呼吸作用空间异质性

目前,土壤呼吸作用测定中,动态气室红外CO₂分析仪法(IRGA)使用最为广泛,如Licor系列(6200, 6250, 6400等)。在测量过程中,为了避免对土壤的扰动,一般把气室放置在PVC圈上。以前的土壤呼吸作

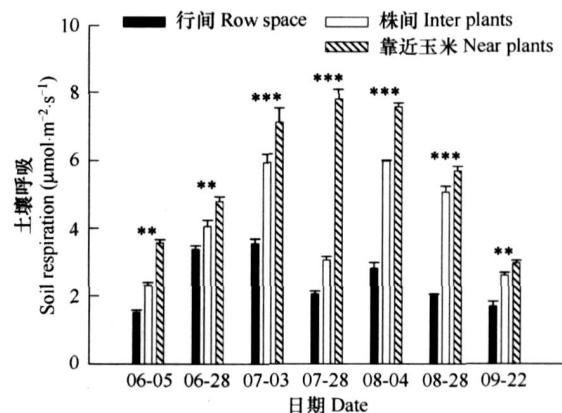


图2 玉米土壤呼吸作用的空间异质性

Fig 2 Mean soil respiration rates at three measurement positions measuring during maize growing season

差异显著性用星号表示: Significant differences among measurement positions (after paired t-tests) are denoted by asterisks: ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; Error bars represent 1 S.E. ($n = 15$)

* * * $P < 0.001$; Error bars represent 1 S.E. ($n = 15$)

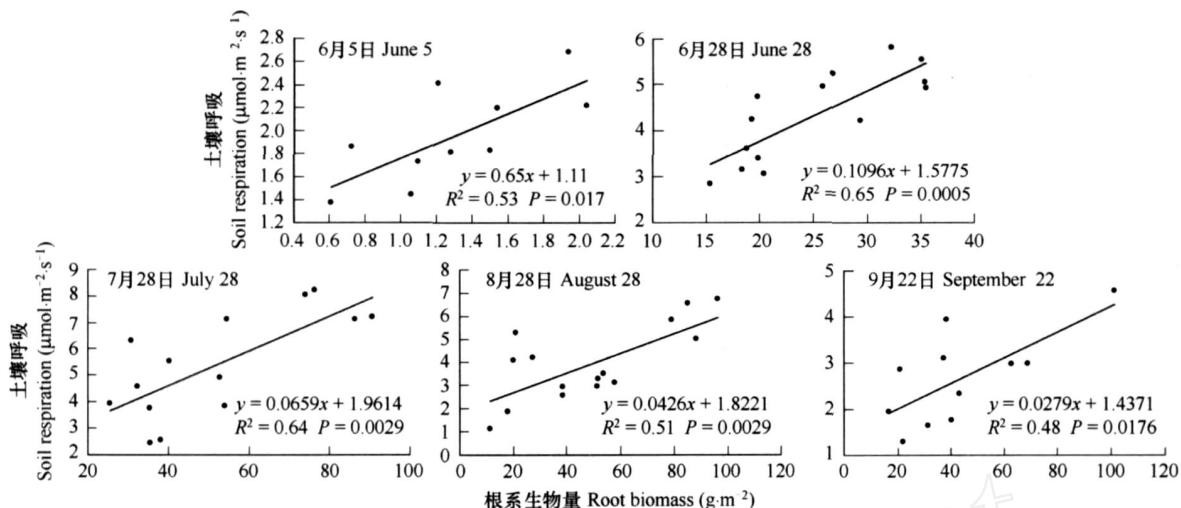


图 3 玉米生长季中土壤呼吸作用速率与玉米根系生物量的线性关系

Fig. 3 Linear relationships between soil respiration rate and root biomass of maize during the growth season in 2005

用测定中,土环的位置多描述为任意放置^[2, 3]。但是在人工林和农田生态系统中,由于植株空间布局的规律性,应该考虑植株的空间格局对土壤呼吸作用的影响。本文根据距离玉米植株的远近不同,每个小区共安置15个土环,分为株间、行间和靠近玉米3种安放位置,以便于比较空间尺度上土壤呼吸速率的变异性。

表 2 玉米生长季中根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例

Table 2 Contribution of root respiration to soil respiration during the maize-growing season in 2005

测定日期 Sampling date	土壤呼吸作用 $Rt(\mu\text{mol}^{-1}\text{m}^{-1}\text{s}^{-1})$	土壤异养呼吸作用 $Rm(\mu\text{mol}^{-1}\text{m}^{-1}\text{s}^{-1})$	根系呼吸作用 $Rr = Rt - Rm$ ($\mu\text{mol}^{-1}\text{m}^{-1}\text{s}^{-1}$)	比例 Proportion = $Rr/Rt(\%)$
6月 5 日 June 5	1. 95	1. 11	0. 84	43. 1
6月 28 日 June 28	4. 33	1. 58	2. 75	63. 5
7月 28 日 July 28	5. 39	1. 96	3. 43	63. 6
8月 28 日 August 28	3. 92	1. 82	2. 10	53. 6
9月 22 日 September 22	2. 66	1. 44	1. 36	48. 6

玉米农田土壤呼吸作用存在着明显的空间异质性,较高的土壤呼吸速率通常出现在靠近玉米植株的地方。在以前的研究中,土壤呼吸作用在小尺度上的空间异质性在一系列生态系统中被描述。例如,Wiseman和Seiler发现人造松林中较高的土壤呼吸通常出现在靠近树木的地方^[15];桉树人工林中断线附近的土壤呼吸值比行间的土壤呼吸值高^[20];Pangle和Seiler发现靠近松树的土壤呼吸速率显著高于远离松树的土壤呼吸速率^[24];Fang等发现美洲蒲葵下的土壤CO₂通量显著高于空旷地上的土壤CO₂通量^[25];通过本文研究和前人的研究可以看出,一个区域内部或者不同区域间的土壤呼吸作用在不同尺度上存在着空间异质性。因此,为了精确估算土壤呼吸作用,应该考虑生物因子和土壤特性的空间异质性,这是未来土壤呼吸作用研究中的一个关键且具有挑战的领域^[6]。

3.2 测定位置和根系生物量对土壤呼吸作用空间异质性的影响

通过分析表明,测定位置和根系生物量的分布是影响土壤呼吸作用空间分布格局的关键因素,而土壤湿度、土壤有机质、全氮和碳氮比对土壤呼吸作用空间异质性的影响并不显著。Stoyan等利用地统计学方法分析了2 m尺度上白杨林和小麦地中土壤呼吸和土壤性质的空间异质性,认为土壤呼吸作用的空间异质性部分是由于植株根系和植株凋落物的空间格局造成的^[22]。在典型人工林中,根系生物量通常呈现一定的辐射梯度^[15]。在这个辐射梯度中,靠近植株的根系生物量大于远离植株的根系生物量,因此距离植株越远,根系

呼吸值越小。本文的研究结果表明,在玉米生长季中土壤呼吸速率靠近植株 >株间 >行间,说明测定位置也影响土壤呼吸作用的空间异质性,这从另一个角度说明了根系生物量分布对土壤呼吸作用空间异质性的影响。

另外,一个区域内部或者不同区域间的土壤呼吸作用的空间异质性也可能由土壤湿度、土壤质地和土壤化学性质的差异性引起^[21]。Maestre 和 Cortina 认为小尺度上的土壤湿度和土壤温度的差异性导致了土壤 CO₂通量的空间异质性^[6]。Stoyan 等发现在人工白杨林中,由于雨水顺着树干流下,使得树干周围的土壤湿度较大,这是导致了树干周围的土壤呼吸速率较高的原因^[22]。而在本文中土壤呼吸速率的空间异质性与土壤理化性质的关系较弱,这可能是由于耕作的影响,农田土壤质地比较均匀,土壤理化性质的空间异质性较小。另外,也可能与测定的空间尺度有关。刘建等研究了浑善达克沙地榆树疏林生态系统的土壤有机质、土壤全氮、土壤 pH 和土壤含水量的空间相关尺度大于 2 m^[26]。本文的研究尺度 <0.5 m, 在较小的尺度上 (<1 m) 土壤水分的异质性是由随机因素引起的^[27]。

3.3 土壤呼吸作用的区分

为了精确估算生态系统中 CO₂ 动态过程,必须对自养呼吸作用和异养呼吸作用占土壤呼吸作用的比例进行量化^[28]。然而在野外条件下区分土壤呼吸作用仍然比较困难^[21]。区分土壤呼吸作用的方法主要有 3 种,包括根系生物量测定法、根系排除法和同位素法,Hanson 等已经对这些方法各自的优缺点进行了评述^[29]。本文通过建立土壤呼吸作用速率与根系生物量的回归方程,外推到根系生物量为 0 时得出土壤微生物呼吸速率,从而对根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例进行了间接的估算。这种根系生物量外推法因其在测量过程中对土壤和根系的干扰小,便于野外操作,费用低等优点,被许多研究者使用,如 Behera 等^[30], Xu 等^[31], Li 等^[32], Jia 等^[33]。

玉米生长季中根系呼吸速率在 0.84 ~ 3.43 μmol·m⁻²·s⁻¹ 之间波动,其在土壤呼吸作用中所占比例为 54.5%,在 43.1% ~ 63.6% 之间波动。7 月末玉米根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例最高(63.6%),这不仅归因于土壤温度的升高,还与根系呼吸作用增强有关。在玉米生长旺季,较强的光合作用为根系提高较多的营养物质,刺激了根系生长,从而促进了根系呼吸作用^[34, 35]。在不同陆地生态系统中,根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例大部分在 10% ~ 90% 之间^[29],这与测定方法、植被、气候等条件有关。结合已经公布的数据,Hanson 等^[29]指出非森林生态系统全年或生长季中根系呼吸作用占土壤呼吸作用比例的均值为 60.4%。本文中土壤呼吸作用中根系呼吸作用所占的比例比较接近其他非森林生态系统的研究结果。Rochette 和 Flanagan^[36]在玉米地中也得到了相似值,他们利用同位素方法测定出盛夏玉米根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例最大(60%)。但是 Swinnen^[37]估算出小麦田和大麦田中根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例在 75% ~ 95% 之间,Yang 和 Cai^[38]研究发现大豆生长季中根系呼吸作用占土壤呼吸作用的比例在 62% ~ 98% 波动,均比本文的值偏大。

References:

- [1] Granier A, Ceschia E, Damesin C, et al. The carbon balance of a young beech forest. *Functional Ecology*, 2000, 14: 312 - 325.
- [2] Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32: 1625 - 1635.
- [3] Sánchez M L, Ozores M I, López M J, et al. Soil CO₂ fluxes beneath barley on the central Spanish plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 118: 85 - 95.
- [4] Richard T C, Dalla-Betta P, Kłopatek C C, et al. Controls on soil respiration in semiarid soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36: 945 - 951.
- [5] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, 44B: 81 - 99.
- [6] Maestre F T, Cortina J. Small-scale spatial variation in soil CO₂ efflux in a Mediterranean semiarid steppe. *Applied Soil Ecology*, 2003, 23: 199 - 209.

- [7] Raich J W, Tufekcioglu A. Vegetation and soil respiration: correlations and controls *Biogeochemistry*, 2000, 48: 71 - 90.
- [8] Janssens I A, Pilegaard K. Large seasonal changes in Q_{10} of soil respiration in a beech forest *Global Change Biology*, 2003, 9: 911 - 918.
- [9] Lee X H, Wu H J, Sigler J, et al. Rapid and transient response of soil respiration to rain *Global Change Biology*, 2004, 10: 1017 - 1026.
- [10] Fang C, Moncrieff J B, Gholz H L, et al. Soil CO_2 efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation *Plant and Soil*, 1998, 205: 135 - 146.
- [11] Savina M C, Gómez J H, Neherb D A, et al. Biogeophysical factors influencing soil respiration and mineral nitrogen content in an old field soil *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33: 429 - 438.
- [12] Boone R D, Nadelhofer K J, Canary J D, et al. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration *Nature*, 1998, 396: 570 - 572.
- [13] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO_2 efflux on temperature *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33: 155 - 165.
- [14] Dilustro J J, Collins B, Duncan L, et al. Moisture and soil texture effects on soil CO_2 efflux components in southeastern mixed pine forests *Forest Ecology and Management*, 2005, 204: 85 - 95.
- [15] Wiseman P E, Seiler J R. Soil CO_2 efflux across four age classes of plantation loblolly pine (*Pinus taeda L.*) on the Virginia Piedmont *Forest Ecology and Management*, 2004, 192: 297 - 311.
- [16] Xu M, Qi Y. Soil-surface CO_2 efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California *Global Change Biology*, 2001, 7: 667 - 677.
- [17] Franklin R B, Mills A L. Multi-scale variation in spatial heterogeneity from microbial community structure in an eastern Virginia agricultural field *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, 44: 335 - 346.
- [18] Pen-Mouratov S, Pakhimbayev M, Steinberger Y. Spatio-temporal effect on soil respiration in fine-scale patches in a desert ecosystem. *Pedosphere*, 2006, 16(1): 1 - 9.
- [19] Adachi M, Bekku Y S, Konuma A, et al. Required sample size for estimating soil respiration rates in large areas of two tropical forests and two types of plantation in Malaysia *Forest Ecology and Management*, 2005, 210: 455 - 459.
- [20] Epron D, Nouvelon Y, Rousset O, et al. Spatial and temporal variations of soil respiration in a Eucalyptus plantation in Congo *Forest Ecology and Management*, 2004, 202: 149 - 160.
- [21] Tang J W, Baldocchi D D. Spatial-temporal variation in soil respiration in an oak-grass savanna ecosystem in California and its partitioning into autotrophic and heterotrophic components *Biogeochemistry*, 2005, 73: 183 - 207.
- [22] Stoyan H, De-Polli H, Bahn S, et al. Spatial heterogeneity of soil respiration and related properties at the plant scale *Plant and Soil*, 2000, 222: 203 - 214.
- [23] Maier C A, Kress L W. Soil CO_2 evolution and root respiration in 11-year-old loblolly pine (*Pinus taeda*) plantations as affected by moisture and nutrient availability *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30: 347 - 359.
- [24] Pangle R E, Seiler J R. Influence of seedling roots, environmental factors and soil characteristics on soil CO_2 efflux rates in a 2-year-old loblolly pine (*Pinus taeda L.*) plantation on the Virginia Piedmont *Environmental Pollution*, 2002, 116: B85 - B96.
- [25] Fang C, Moncrieff J B, Gholz H L, et al. Soil CO_2 efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation *Plant and Soil*, 2002, 205: 135 - 146.
- [26] Liu J, Zhu X W, Yu F H, et al. Spatial heterogeneity of *Ulmus pumila* open forest ecosystem in Otingdag sandy land *Environmental Science*, 2004, 24(4): 29 - 34.
- [27] He Z B, Zhao W Z. The spatial heterogeneity of soil moisture in artificial *Haloxylon ammodendron*. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2004, 26(2): 207 - 211.
- [28] Larionova A A, Yemolayev A M, Blagodatsky S A, et al. Soil respiration and carbon balance of gray forest soils as affected by land use *Biology and Fertility of Soils*, 1998, 27: 251 - 257.
- [29] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, et al. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations *Biogeochemistry*, 2000, 48: 115 - 146.
- [30] Behera N, Joshi S K, Pati D. Root contribution to total soil metabolism in a tropical soil from Orissa, India *Forest Ecology and Management*, 1990, 36: 125 - 134.
- [31] Xu M, DeBaise TA, Qi Y, et al. Ecosystem respiration in a young ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains, California *Tree Physiology*, 2001, 21: 309 - 318.
- [32] Li L H, Han X G, Wang Q B, et al. Separating root and soil microbial biomass contributions to total soil respiration in a grazed grassland in the Xilin River Basin *Acta Phytocenologica Sinica*, 2002, 26: 29 - 32.
- [33] Jia B R, Zhou G S, Wang F Y, et al. Partitioning root and microbial biomass contributions to soil respiration in *Leymus chinensis* populations *Soil*

Biology and Biochemistry, 2006, 38: 653 - 660.

- [34] Kuzyakov Y, Cheng W. Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition. Soil Biology and Biochemistry, 2001, 33: 1915 - 1925.
- [35] Lee M S, Nakane K, Nakatsubo T, et al. Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. Plant and Soil, 2003, 255: 311 - 318.
- [36] Rochette P, Flanagan L B. Quantifying rhizosphere respiration in a corn crop under field conditions. Soil Science Society of America Journal, 1997, 61: 466 - 474.
- [37] Swinnen J. Evaluation of the use of a model rhizodeposition technique to separate root and microbial respiration in soil. Plant and Soil, 1994, 165: 89 - 101.
- [38] Yang L F, Cai Z C. Soil respiration during a soybean-growing season. Pedosphere, 2006, 16(2): 192 - 200.

参考文献:

- [26] 刘建,朱选伟,于飞海,董鸣,张淑敏,王仁卿.浑善达克沙地榆树疏林生态系统的空间异质性.环境科学,2003, 24(4): 29 ~ 34.
- [27] 何志斌,赵文智.荒漠绿洲区人工梭梭林土壤水分空间异质性的定量研究.冰川冻土,2004, 26(2): 207 ~ 211.