

玉米地土壤呼吸作用对土壤温度和生物因子协同作用的响应

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 中国科学院研究生院 北京 100049) (3 锦州气象局 辽宁锦州 121001)

摘 要 基于 2005 年玉米(*Zea mays*) 生长季土壤呼吸作用及其影响因子的动态观测资料, 分析了玉米地土壤呼吸作用的日和季动态及其对土壤温度和生物因子协同作用的响应。结果表明, 玉米地土壤呼吸作用的日变化为不对称的单峰型, 其最小值和最大值分别出现在 6:00 ~ 7:00 和 13:00 左右; 玉米生长季中, 土壤呼吸速率波动较大, 其均值为 $3.16 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 最大值为 $4.87 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 出现在 7 月 28 日, 最小值为 $1.32 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 出现在 5 月 4 日。在土壤呼吸作用日变化中, 土壤呼吸速率(*SR*) 与 10 cm 深度土壤温度(*T*) 呈显著的线性关系: $SR = \alpha T + \beta$ 。在整个生长季节, 玉米净初级生产力(*NPP*) 与直线斜率(α) 呈显著正相关, 生物量(*B*) 也明显影响直线的截距(β)。基于此, 建立了玉米地土壤呼吸作用动态模型 $SR = (\alpha NPP + b)T + cB^2 + dB + e$ 。土壤呼吸作用季节变化的大部分(97%) 可以由土壤温度、*NPP* 和生物量的季节变化来解释。当仅考虑土壤温度对土壤呼吸作用的影响时, 指数方程会过大或过小地估计了土壤呼吸强度。该文的结果强调了生物因子在土壤呼吸作用季节变化中的重要作用, 同时指出土壤呼吸作用模型不仅要考虑土壤温度的影响, 在生物因子影响土壤呼吸作用的温度敏感性时, 还应该把生物因子纳入模型。

关键词 土壤呼吸作用 土壤温度 净初级生产力(*NPP*) 生物量 时间变异性

RESPONSES OF SOIL RESPIRATION TO THE COORDINATED EFFECTS OF SOIL TEMPERATURE AND BIOTIC FACTORS IN A MAIZE FIELD

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

¹Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China, ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China, and ³Meteorological Bureau of Jinzhou, Jinzhou, Liaoning 121001, China

Abstract Aims Based on the dynamic measurements of soil respiration and its environmental factors in a maize(*Zea mays*) field during the growing season in 2005, the diurnal and seasonal variations of soil respiration(*SR*) and their responses to the coordinated effects of soil temperature and biotic factors were studied. Our objective was to describe the effects of biotic factors on the response of soil respiration to soil temperature and to determine the seasonal variation of soil respiration during the growth season of maize.

Methods Soil respiration rates were measured twice monthly during the growing season(May – September) in 2005 using a soil respiration chamber(LI-6400-09, Li-Cor Inc., Lincoln, NE) connected to a portable infrared gas analyzer(IRGA, LI-6400, Li-Cor Inc., Lincoln, NE). We inserted 15 soil collars into the soil and soil respiration was pooled over all 15 collars per plot. To catch the diurnal pattern, soil respiration rates were measured every hour from 6:00 to 18:00 on May 4, June 5, June 28, July 28, August 28 and September 22.

Important findings The diurnal variation of soil respiration showed asymmetric pattern, with the minimum value occurring around 6:00 – 7:00 hours(local time) and the maximum value around 13:00 hours. Soil respiration fluctuated greatly during the growing season. The mean soil respiration rate was $3.16 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, with a maximum value of $4.87 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ on July 28 and a minimum value of $1.32 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ on May 4. During the diurnal variation of soil respiration, there was a significant linear relationship

收稿日期: 2006-06-05 接受日期: 2006-11-14

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(2004CB418507-1) 和国家杰出青年基金项目(40625015)

感谢中国科学院植物研究所王玉辉、蒋延玲、贾丙瑞、王凤玉、王旭、周莉、王云龙、李 君和林祥磊等对本项研究工作的支持与帮助

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: gszhou@ibcas.ac.cn

E-mail of the first author: gxhan@ibcas.ac.cn

between soil respiration and soil temperature (T) at 10 cm depth. During the growing season, the coefficients of α and β were fluctuated because the net primary productivity (NPP) of maize markedly increased the slope (α) and the biomass (B) markedly influenced the intercept (β) of the linear equation. Thus, the dynamic model of soil respiration was developed. Most of the temporal variability (97%) in soil respiration could be explained by the variations in soil temperature, biomass and NPP of maize defined in the model. However, just taking account into the influence of soil temperature on soil respiration, an exponential equation over- or underestimated the magnitude of soil respiration.

Key words soil respiration, soil temperature, net primary productivity (NPP), biomass, temporal variation

土壤呼吸作用主要来自于土壤和根围中根系自样呼吸作用和土壤微生物异养呼吸作用,是陆地生态系统向大气输入 CO_2 的主要途径,占全球排放量的 25%(Buchmann, 2000)。尽管土壤呼吸作用在全球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(Raich & Schlesinger, 1992; Maestre & Cortina, 2003)。因此,要准确估算陆地生态系统碳收支就必须加强土壤呼吸过程及其影响因素的研究(Raich & Tufekcioglu, 2000; Janssens & Pilegaard, 2003; Lee *et al.*, 2003)。

目前,对于如何模拟环境因子对土壤呼吸作用的影响仍然存在着激烈的争论(Buchmann, 2000; Pumpanen *et al.*, 2003)。大多数研究者常应用统计模型模拟土壤呼吸作用强度及其时间变化,由于土壤环境的复杂性,过程模型很少应用(Michelsen *et al.*, 2004)。这些统计模型通常使用土壤温度(Fang *et al.*, 1998; Buchmann, 2000; Janssens & Pilegaard, 2003)、土壤湿度(Davidson *et al.*, 2000; Epron *et al.*, 2004; Sotta *et al.*, 2004)或者两者的交互作用(Tufekcioglu *et al.*, 2001; Lee *et al.*, 2002; Tang & Baldocchi, 2005)估算大尺度的土壤呼吸作用。例如,研究者建立了多种方程用以描述土壤呼吸作用与土壤温度的关系,包括线性方程(Raich & Schlesinger, 1992; Fan *et al.*, 1995; O'Connell *et al.*, 2003; Chimner, 2004)、指数方程(Davidson *et al.*, 1998; Buchmann, 2000; Sánchez *et al.*, 2003; Reth *et al.*, 2004)、Arrhenius 方程(Lloyd & Taylor, 1994; Thierron & Laudelout, 1996)、幂函数方程(Fang & Moncrieff, 2001)和逻辑斯缔方程(Jenkinson, 1990; Rodeghiero & Cescatti, 2005)。然而,土壤呼吸作用不单纯是对土壤温度的生理响应过程,而是几个复杂生态系统过程共同作用的结果(Janssens & Pilegaard, 2003)。除了土壤温度和湿度,净第一性生产力(NPP)、根系生物量、凋落物、微生物种群、根系氮含量和土壤质地等也是影响土壤呼吸作用的重要因素(Boone *et al.*, 1998; Buchmann,

2000; Fang & Moncrieff, 2001; Sánchez *et al.*, 2003; Dilustro *et al.*, 2005)。当其它生物因子(如微生物量、根系生物量和 NPP 等)发生变化影响土壤呼吸作用的温度或水分效应时,仅仅依靠水热因子模拟土壤呼吸作用,会导致明显的偏差和错误(Janssens & Pilegaard, 2003)。因此,除了土壤温度和湿度外,这些统计模型应该纳入其它影响因素作为变量,用以提高模型模拟的正确性和准确性。但是,目前把水热因子和生物因子共同纳为变量的土壤呼吸作用模型还鲜有报道。

本文试图根据东北地区玉米(*Zea mays*)地土壤呼吸作用和环境因子的全生长季观测资料,分析生物因子对土壤呼吸作用温度敏感性的影响,构建模拟土壤呼吸作用强度和时间变异的模型,以期为农田生态系统碳循环过程与机理研究提供理论依据和数据支持。本文的研究目标主要包括:1)分析影响玉米地土壤呼吸作用日变化的关键环境因子;2)探讨生物因子对土壤呼吸作用温度敏感性的影响;3)定量玉米生长季中土壤呼吸作用的季节变化。

1 材料和方法

1.1 试验地点

试验于 2005 年 5~9 月在中国气象局锦州农业生态系统野外观测站进行。该观测站位于 $41^{\circ}49'N$, $121^{\circ}12'W$, 海拔 17 m, 属于暖温带季风性气候, 多年平均气温 $9.1^{\circ}C$, 玉米生长季(5~9 月)平均气温为 $20.1^{\circ}C$, 非生长季平均气温为 $0.5^{\circ}C$, 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 $300 kg N \cdot hm^{-2}$, 在播种前一次性施到田中。

1.2 土壤呼吸作用测定

用 LI-6400 便携式气体分析系统(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)和 LI-6400-09 土壤呼吸室每月进行 2 次土壤呼吸作用测定(5~9 月)。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。玉米行距和间距分别为 60 和 30 cm,玉米根系空间分布会明显影响土壤呼吸作用(Han *et al.* , 2007)。为了准确测定土壤呼吸速率,根据距离玉米植株的远近,土壤圈有 3 种位置:株间(8~15 cm)、行间(20~30 cm)和靠近玉米(1~5 cm),每种位置分别安放 5 个土壤圈。这 15 个土壤圈的土壤呼吸速率平均值代表样方的土壤呼吸速率,以避免根系空间分布对土壤呼吸作用测定造成偏差(Pangle & Seiler , 2002)。另外,分别在 5 月 4 日、6 月 5 日、6 月 28 日、7 月 28 日、8 月 28 日和 9 月 22 日进行土壤呼吸作用日动态观测,时间为 6:00~18:00,每 1 h 采样 1 次。

1.3 环境因子测定

在土壤呼吸作用测定的同时,土壤圈附近的 10 cm 深度土壤温度通过土壤热电偶探针(LI-6400-09 TC, Li-Cor Inc.)测定;土壤湿度(12 和 20 cm)通过便携式土壤水分测定仪(Diviner2000, Sentek, Australia)测定。另外,降雨量、土壤温度(10、20 和 30 cm)和土壤湿度(10 和 20 cm)等微气象数据通过试验区内的气象观测站(HMP45C, Vaisala, Helsinki, Finland)自动采集。

每 20 d 左右在样方中一次性采集完整的玉米植株地上鲜样 5 株,同时,挖取植株下的土壤样方(15 cm 宽×30 cm 长×30 cm 深),挑选土壤中的植物根系。植株地上和地下鲜样使用通风高温烘炉在 105 ℃ 下杀青,80 ℃ 下烘干至恒重。样地中玉米植株密度为 5.13 株·m⁻²,单株玉米的重量乘以植株密度即为玉米的生物量。利用收获法计算玉米的净初级生产力(*NPP*),两次采样间的重量差即为该时段内植被的 *NPP* (董鸣, 1996):

$$NPP = \Delta B = \frac{B_2 - B_1}{t_2 - t_1} \tag{1}$$

式中,*NPP* 为净初级生产力(g·m⁻²·d⁻¹),*B*₁ 为 *t*₁ 时刻的生物量(g·m⁻²),*B*₂ 为 *t*₂ 时刻的生物量(g·m⁻²)。

在每次土壤呼吸作用测定完毕后,用土钻取出土壤圈中土壤样品,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

运用线性回归方法分析日时间尺度的土壤呼吸速率与土壤温度关系,运用线性和非线性回归方法

分析整个玉米生长季中环境因子对土壤呼吸作用温度敏感性的影响。所有的数据分析基于统计分析软件 SPSS11.0 (SPSS, Chicago, IL, USA)完成。

2 结果与分析

2.1 微气象、玉米生物量和 *NPP* 的季节动态

在玉米生长季土壤呼吸作用测定期间,环境因子的波动较大,10 cm 深度土壤温度的均值为 20.7 ℃,在 8.1~28.3 ℃ 之间波动,10 和 20 cm 深度的土壤湿度均值分别为 34.4% 和 40.1%,观测期间降雨量为 464.0 mm (图 1A、B)。图 1C 为玉米生长季中生物量的动态变化。玉米生长初期,玉米地上和地下生物量缓慢增加,地上生物量自 7 月初增长迅速,9 月底达到最大值 2 477 g·m⁻²。地下生物量的季节动态不同于地上生物量,地下生物量自玉米播种后缓慢增加,8 月初达到最大值 414 g·m⁻²,之后逐渐减小直到玉米收获。玉米总生物量的季节动态与地上生物量一致,收获时的最大生物量为

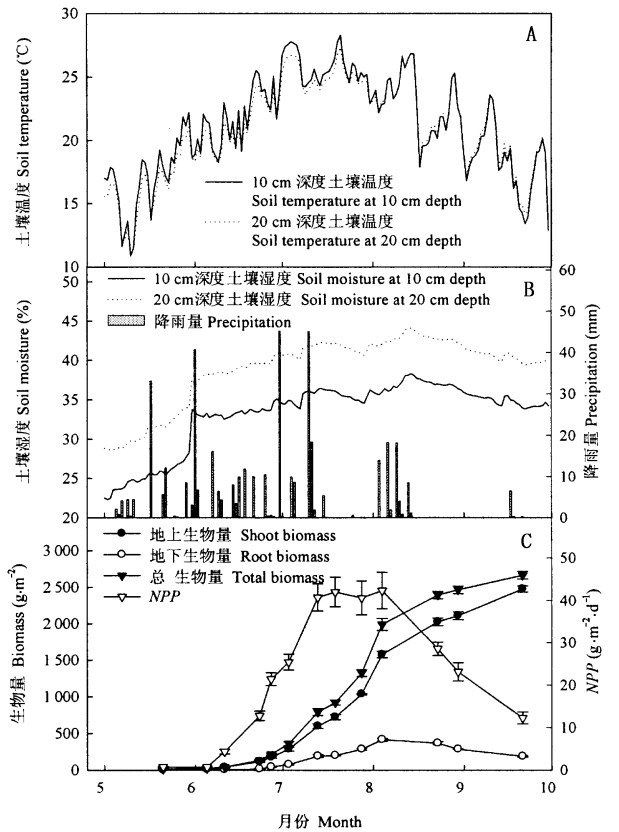


图 1 2005 年玉米生长季中 10 cm 和 20 cm 土壤温度 (A)、降雨量、10 cm 和 20 cm 土壤湿度 (B) 以及地上部分生物量、地下部分生物量和总生物量和净初级生产力 (*NPP*) (C) 的季节变化
Fig.1 Seasonal patterns of (A) soil temperature at 10 cm and 20 cm depth, (B) precipitation and soil water content at 10 cm and 20 cm and (C) seasonal variations of averaged shoot biomass, root biomass, total biomass and net primary productivity (*NPP*) of maize during the growth season in 2005

2 664 g·m⁻²。玉米生长季中 *NPP* 呈单峰型,生长初期和末期较小,生长中期(7月中旬至8月中旬) *NPP* 较大,最大值为 42.3 g·m⁻²·d⁻¹。

2.2 土壤呼吸作用日动态及其影响因素

玉米地土壤呼吸作用存在明显的日变化(图 2)表现为单峰型曲线,与森林(Xu & Qi, 2001)、草

原(Cao *et al.*, 2004; 杨晶等, 2004; 贾丙瑞等, 2005)、农田(韩广轩等, 2006)和湿地生态系统(李兆富等, 2003)的土壤呼吸作用日变化一致。玉米地土壤呼吸速率最大值出现在 13:00 左右;最小值出现在 6:00~7:00。

对土壤呼吸速率与 10、20 和 30 cm 深度的土壤

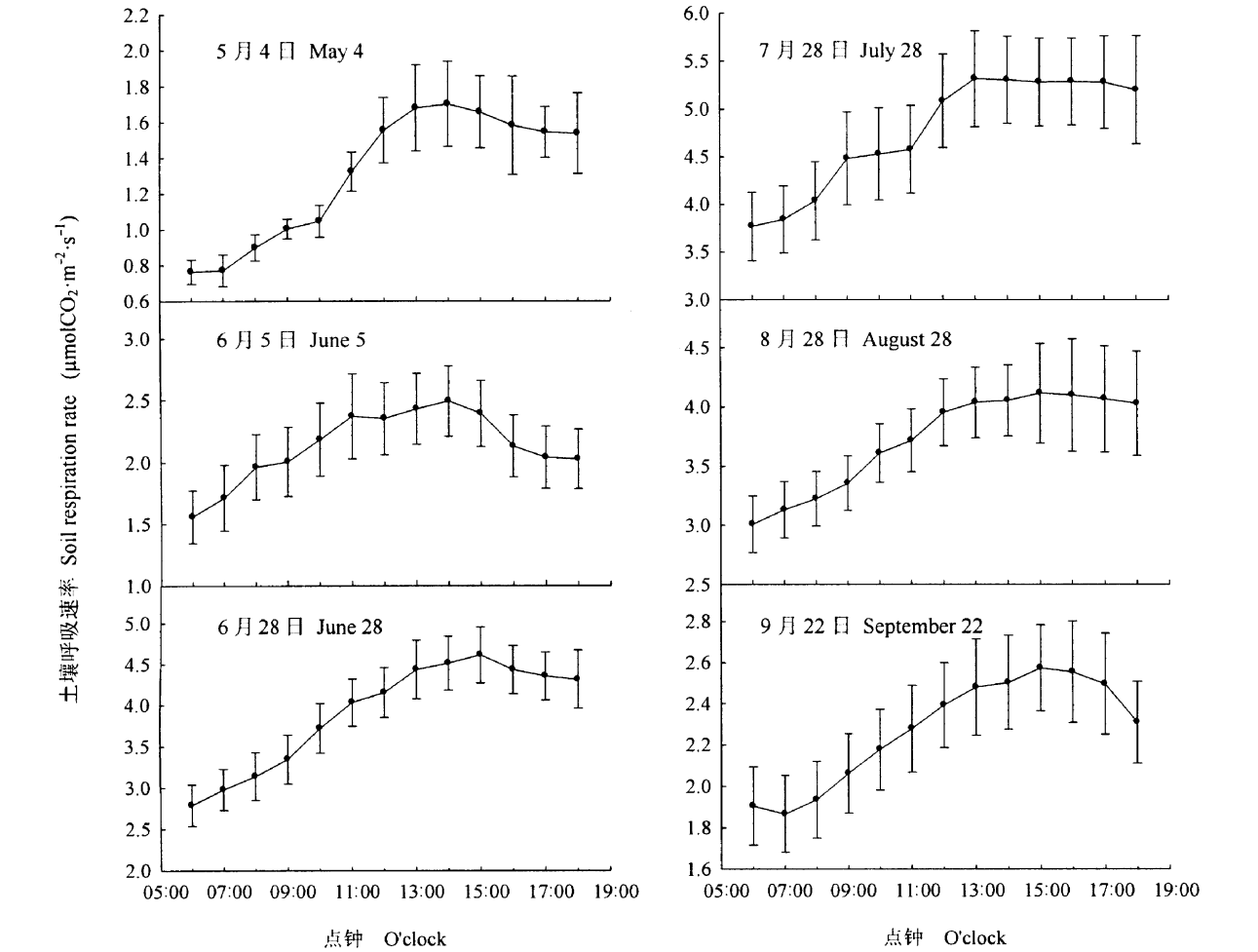


图 2 2005 年 5 月 4 日、6 月 5 日、6 月 28 日、7 月 28 日、8 月 28 日和 9 月 22 日玉米地土壤呼吸速率的日动态

Fig.2 Diurnal variations of soil respiration on May 4, June 5, June 28, July 28, August 28 and September 22 during the growing season of maize in 2005
土壤呼吸速率的数据为平均值及标准误差 Data of soil respiration rate represent means ± SE (n = 15)

温度分别进行单因子相关分析表明,土壤呼吸速率与土壤温度的相关关系显著,其中 10 cm 深度土壤温度与土壤呼吸速率的相关关系最为显著(表 1)。因此,用 10 cm 深度土壤温度分析温度对土壤呼吸作用的影响,各测定时期土壤呼吸速率与 10 cm 土壤温度均呈显著的线性关系(图 3):

$$SR = \alpha T + \beta \tag{2}$$

式中,SR 土壤呼吸速率(μmol·m⁻²·s⁻¹),T 为 10 cm 深度土壤温度(℃),α 和 β 为参数。

方程(2)中,α 为直线斜率,其统计学意义为当 10 cm 深度土壤温度每变动 1 个单位,因变量土壤呼吸速率平均变动 α 个单位。因此,在生态学上 α 可以解释为土壤呼吸速率对于土壤温度的敏感度。由图 2 可以看出,玉米生长季中的不同阶段土壤呼吸速率对于土壤温度的敏感度 α 是不同的。

2.3 生物因子对土壤呼吸作用温度敏感性的影响

由表 2 可以看出,在玉米生长季中土壤呼吸速率对于土壤温度的敏感度 α 是波动的。玉米生长

表 1 白天土壤呼吸速率与土壤温度(T)的相关关系
Table 1 Correlation coefficients of soil respiration rate during daytime with soil temperatures (T)

日期 Date	10 cm 深度土壤温度 T at 10 cm depth ($^{\circ}\text{C}$)	20 cm 深度土壤温度 T at 20 cm depth ($^{\circ}\text{C}$)	30 cm 深度土壤温度 T at 30 cm depth ($^{\circ}\text{C}$)
5 月 4 日 May 4	0.976**	0.475	0.145
6 月 5 日 June 5	0.955**	0.682*	0.483
6 月 28 日 June 28	0.980**	0.976**	0.826**
7 月 28 日 July 28	0.979**	0.923**	0.693**
8 月 28 日 August 28	0.986**	0.842**	0.695**
9 月 22 日 September 22	0.929**	0.877**	0.427

** 表示 $p < 0.01$ 时显著相关 Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed) * 表示 $p < 0.05$ 时显著相关 Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed)

表 2 玉米生长季中 6 次测定日期中 方程 $SR = \alpha T + \beta$ 中 α 值和 β 值及其相应 10 cm 深度土壤温度(T) 10 cm 深度土壤湿度(W) 生物量(B) 净初级生产力(NPP) 土壤全碳(C) 和全氮(N) 等环境因子
Table 2 Values of coefficients α and β of the equation ($SR = \alpha T + \beta$) and corresponding environmental factors including soil temperature (T) at 10 cm depth , soil moisture (W) at 10 cm depth , biomass (B) , net primary productivity (NPP) of maize , total carbon (C) and soil nitrogen (N) for each of the six measurement dates during a maize growth season in 2005

日期 Date	$SR = \alpha T + \beta$				10 cm 深度土壤 温度 T at 10 cm depth ($^{\circ}\text{C}$)	10 cm 深度土壤 湿度 W at 10 cm depth (%)	生物量 B ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	NPP ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	土壤全碳 C (%)	土壤全氮 N (%)
	α	β	R^2	p						
5 月 4 日 May 4	0.075 7	-0.061 7	0.95	<0.000 1	18.2	23.6	0.0	0.0	7.84 (0.32)	0.86 (0.05)
6 月 5 日 June 5	0.118 8	-0.642 9	0.91	<0.000 1	23.3	33.1	17.4 (1.5)	0.7 (0.2)	8.61 (0.33)	0.91 (0.05)
6 月 28 日 June 28	0.345 6	-4.776 8	0.96	<0.000 1	25.1	34.8	174.3 (15.8)	21.3 (1.5)	8.44 (0.31)	0.93 (0.02)
7 月 28 日 July 28	0.431 4	-5.740 2	0.96	<0.000 1	24.4	34.7	1034.5 (35.1)	40.6 (3.2)	9.10 (0.12)	1.01 (0.02)
8 月 28 日 August 28	0.194 6	-0.095 7	0.97	<0.000 1	24.1	36.9	2110.1 (51.7)	23.1 (2.2)	7.98 (0.11)	0.70 (0.02)
9 月 22 日 September 22	0.103 6	0.722 1	0.86	<0.000 1	14.8	33.8	2477.2 (53.8)	12.2 (1.4)	8.46 (0.24)	0.70 (0.03)

括号中的数字表示均值的标准误差 Numbers in brackets represent the standard error of the mean

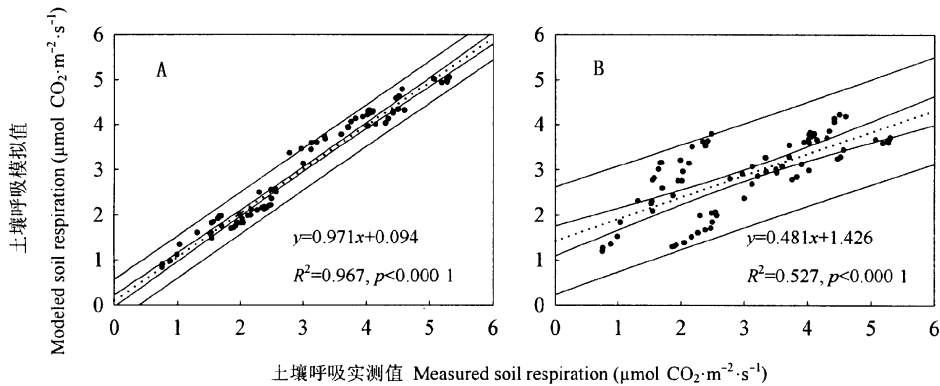


图 3 玉米地土壤呼吸作用方程(5)(A)和(6)(B)验证,虚线为回归线,实线分别为 95% 可信区间和预测水平
Fig.3 Relationships between measured soil respiration and the modeled soil respiration (A , B) for all data combined during the growing season in the maize ecosystem , using Equation (5) (A) and Equation (6) (B) , respectively. The dotted lines are regression lines , and the other solid lines represent the 95% confidence and prediction levels , respectively

季中水热因子、生物因子和土壤因子的变化可能导致了参数 α 和 β 的季节性波动。回归分析表明,玉米 NPP 和生物量分别为影响参数 α 和 β 季节性波

动的主导因素,其回归方程分别为:

$$\alpha = 0.008\ 4NPP + 0.074 ; R^2 = 0.80\% , n = 6 , p < 0.001 \tag{3}$$

$$\beta = 3 \times 10^{-6} B^2 - 0.0083B - 1.0856;$$
$$R^2 = 0.81\%, n = 6, p < 0.001 \quad (4)$$

分别把方程(3)和(4)代入方程(2)中,得到土壤呼吸作用季节变化的模拟方程:

$$SR = (0.004NPP + 0.09)T + 9.3 \times e^{-7} B^2 - 0.002B - 0.15; R^2 = 0.967, n = 78, p < 0.001 \quad (5)$$

式中, NPP 为净初始生产力, B 为生物量, SR 为土壤呼吸速率。由方程(5)可知,土壤呼吸速率与土壤温度呈正相关,但是在季节尺度上这种正相关关系受生物量和 NPP 的共同影响,植被 NPP 增加会促进土壤呼吸温度敏感性,玉米生长旺盛期的 α 值高于玉米生长初期和末期。模型验证及残差分析表明,土壤温度, NPP 和生物量共同影响着玉米生长季中土壤呼吸作用的季节性变化,它们共同解释了土壤呼吸作用季节变化的 97%(图 3A)。

但是,如果仅考虑土壤温度的影响,土壤呼吸速率与土壤温度的关系可以用指数函数表示:

$$SR = 0.52e^{0.076T}; R^2 = 0.527, n = 78, p < 0.001 \quad (6)$$

指数函数仅仅可以解释土壤呼吸季节变化的 53%(图 3B),模拟效果明显低于方程(5)。

由此可见,把土壤温度, NPP 和生物量共同纳入模型,可以更好地模拟土壤呼吸作用的时间变异性。

本文中,土壤湿度并不能明显解释土壤呼吸作用的季节变化,这与以前的研究结果一致(Pypker & Fredeen, 2003; Samuelson *et al.*, 2004)。这是由于在玉米生长季中 10 cm 深度土壤湿度在 22% ~ 38% 之间波动,特别是在 7 ~ 9 月在 32% ~ 38% 之间波动(图 1,表 2),可能没有达到土壤呼吸作用的限制值。另外,土壤有机质、全氮和碳氮比等土壤理化性质与土壤呼吸速率的关系较弱,可能是因为它们它们在玉米生长季中的波动相当较小的原因(图 1,表 2)。

2.4 土壤呼吸作用季节动态

玉米生长季中土壤呼吸作用波动较大,呈明显的单峰型(图 4)。玉米播种时(5月4日)土壤呼吸速率为 $1.32 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,随着地温升高和作物生长,土壤呼吸速率波动上升,直到7月28日达到最大值 $4.87 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,随后土壤呼吸速率下降直到收获。玉米整个生长季中,土壤呼吸速率均值为 $3.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

分别用方程(5)和(6)对土壤呼吸作用的排放强度和季节变化进行模拟,结果表明,方程(5)能较好地反应土壤呼吸作用的季节动态,但是方程(6)明显

低估了玉米生长初期的土壤呼吸速率,又高估了玉米生长中后期的土壤呼吸速率(图 4)。这表明在 NPP 和生物量变化的前提下仅仅考虑温度的影响,会降低模拟的精度,导致错误的季节变化。另外,利用方程(5)估算 2005 年玉米生长季中土壤呼吸作用的排放总量为 $476.12 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$,而如果利用方程(6)进行估算,土壤呼吸作用的排放总量会减少 10%。

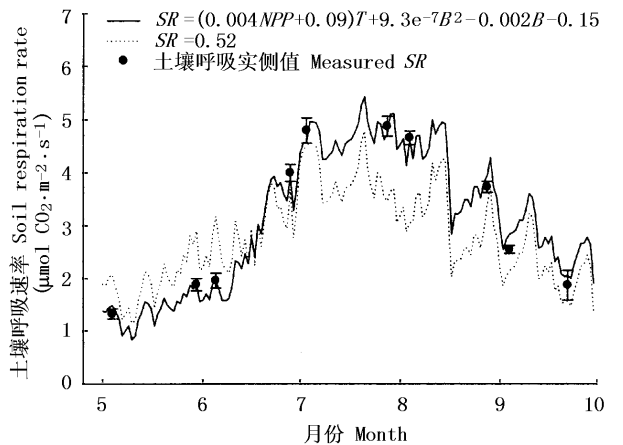


图 4 土壤呼吸作用的季节变化及其方程(5)和(6)对土壤呼吸作用季节动态的模拟

Fig.4 Seasonal variations of measured and modeled soil respiration during the growth season of maize

垂直棒代表每天土壤呼吸的平均值及其标准误差。实线代表方程(5)的拟合,而点线代表方程(6)的拟合 Symbols represent mean and standard error of soil respiration on every sampling day. The solid line represents Equation (5), and the dotted line is Equation (6)

3 结论与讨论

3.1 土壤温度对土壤呼吸作用日动态变化的控制作用

玉米地土壤呼吸作用具有明显的日变化,变化曲线为单峰型,最小值出现在 6:00 ~ 7:00,最大值出现在 13:00 左右。在各个测定时期,土壤呼吸速率与 10 cm 深度土壤温度呈显著的线性关系,这与其它的研究结果是相同的(O'Connell *et al.*, 2003; Chimner 2004)。众多研究表明,在全年或者植物生长季中,生态系统土壤呼吸作用与土壤温度一般呈指数函数关系(Buchmann, 2000; Sánchez *et al.*, 2003; Reth *et al.*, 2004),季节尺度上的指数函数曲线可以分解成日尺度上直线段,众多的直线段组成了曲线段。线性方程的斜率 α 可以反应土壤呼吸作用对于土壤温度变化的敏感程度,通过比较玉米地不同时期的 α 值可以对比不同生育期中土壤呼吸作用对温度变化的敏感效应。

土壤温度是土壤呼吸作用日变化的主要驱动因子,而其它重要的环境变量如土壤湿度、生物量和土壤性状等在一天内的变化相对较小,对土壤呼吸作用的影响不明显。通常土壤呼吸速率与土壤温度之间呈显著的正相关关系(Davidson *et al.*, 2000; Fang & Moncrieff 2001; Reth *et al.*, 2004)。微生物呼吸作用和根系呼吸作用都对土壤温度的变化很敏感(Rey *et al.*, 2002)。在一定范围内环境温度升高可增强微生物活性,加速土壤中有机质的分解,从而增加土壤中 CO_2 浓度;另一方面,土壤温度直接影响植物生长和生理活动,从而影响根系呼吸;同时,土壤温度影响土壤中 CO_2 向大气的输送过程,土壤温度升高, CO_2 向大气的排放增强(Tang *et al.*, 2003)。

3.2 玉米生物量和 NPP 对土壤呼吸作用温度敏感性的影响

在玉米生长季中, NPP 与方程(2)的斜率(α)呈明显线性关系,而且生物量明显影响方程(2)的截距(β)。这说明生物因子明显影响土壤呼吸作用的温度敏感性。在生态系统尺度上, NPP 是控制土壤生物和地下过程的最重要因子(Wardle, 2002)。据 Raich 和 Schlesinger(1992)报道,土壤呼吸与 NPP 在植被尺度上存在着线性关系,有充分的证据表明植物生长速率与土壤呼吸作用是紧密联系的过程(Raich & Tufekcioglu, 2000)。根系呼吸对 NPP 的季节变化较为敏感,因为根系呼吸主要依赖于植物地上部分光合产物对地下部分的分配(Högberg *et al.*, 2001; Yuste *et al.*, 2004)。Högberg 等(2002)报道针叶林中分配到根系中的碳 75% 被呼吸消耗掉,只有 25% 用于生长。另外, NPP 决定了植物地上和地下凋落物碎屑向土壤中输入碳量的水平和土壤微生物的能力(Raich & Potter, 1995)。地下凋落物和碎屑的任何变化都可能强烈地影响土壤微生物呼吸(Rey *et al.*, 2002)。

玉米生长季中,生物量是影响土壤呼吸作用温度敏感性的又一个因素。一方面,既然根系呼吸是土壤呼吸作用的组成部分,测量箱下的呼吸根会直接影响土壤呼吸作用(Hanson *et al.*, 2000);另一方面,生物量通过影响土壤中凋落物和碎屑的数量来影响微生物的生长和活性,从而影响土壤呼吸作用(Lohila *et al.*, 2003)。然而,玉米生物量和土壤呼吸作用并不存在显著的正相关关系。也就是说,在玉米生长季中生物量增加并不一定会导致土壤呼吸速率的增大。例如,玉米收获期的生物量大于生长中期,但是其根系活性和光合性能却低于生长中期,

而根系活性和光合性能都是影响根系呼吸作用的关键因素。

3.3 土壤温度, NPP 和生物量共同驱动土壤呼吸作用的季节变化

生物因子影响土壤微气象和结构、凋落物数量和质量、根系呼吸作用,从而影响土壤呼吸作用(Raich & Tufekcioglu, 2000)。因此,生物因子的变化会影响土壤呼吸作用对水热因子的响应。方程(5)能较好地模拟土壤呼吸作用的季节变化,土壤呼吸作用时间变异的大部分(97%)可以通过土壤温度、 NPP 和生物量来解释,这说明土壤温度和生物因子共同驱动玉米生长季中的土壤呼吸作用的季节变化。韩广轩等(2006)研究发现水稻地下生物量和土壤温度的交互作用影响着土壤呼吸作用的季节变化。水稻生育前期,土壤呼吸作用主要受水稻生长的影响,而在水稻生育中后期,温度是制约稻田土壤呼吸作用的关键因素。当仅考虑温度对土壤呼吸作用的影响时,方程(6)过大或过小地估计了土壤呼吸强度。因此,当生物量和 NPP 的变化对土壤呼吸作用的温度敏感性造成影响时,仅考虑温度的影响,会在土壤呼吸作用模拟过程中导致很大的偏差。

土壤呼吸作用是由多个不同生态过程决定的净通量,任何单个过程的改变都会掩盖其它过程的变化(Buyanovsky & Wagner, 1995)。玉米生长季中, NPP 和生物量在几天内的变化会很大(图1),这可能会影响凋落物的产生和根系的呼吸作用,从而影响土壤呼吸作用(Raich & Tufekcioglu, 2000)。当这种复合关系存在时,不可能单独分离出土壤呼吸作用的温度效应(Davidson *et al.*, 1998; Janssens & Pilegaard, 2003)。例如,秋天随着土壤温度下降,土壤呼吸反而会继续增大,这是因为秋季落叶和细根的分解可以提供土壤微生物更多的基质(Davidson *et al.*, 1998)。因此,把生物因子纳入方程(5)来模拟土壤呼吸作用的季节变化更具有生态学意义。

参 考 文 献

- Boone RD, Nadelhoer KJ, Canary JD, Kaye JP (1998). Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 396, 570–572.
- Buchmann N (2000). Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 1625–1635.
- Buyanovsky GA, Wagner GH (1995). Soil respiration and carbon dynamics in parallel native and cultivated ecosystems. In: Lal R, Kimble J, Levine E, Stewart BA eds. *Soils and Global Change*.

- CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 209 – 217.
- Cao GM, Tang YH, Mo WH, Wang YS, Li YN, Zhao XQ (2004). Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 36, 237 – 243.
- Chimner RA (2004). Soil respiration rates of tropical peat lands in Micronesia and Hawaii. *Wetlands*, 24, 51 – 56.
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4, 217 – 227.
- Davidson EA, Trumbore SE, Amundson R (2000). Soil warming and carbon content. *Nature*, 408, 789 – 790.
- Dilustro JJ, Collins B, Duncan L, Crawford C (2005). Moisture and soil texture effects on soil CO₂ efflux components in southeastern mixed pine forests. *Forest Ecology and Management*, 204, 85 – 95.
- Dong M(董鸣) (1996). *Survey, Observation and Analysis of Terrestrial Biocommunities* (陆地生物群落调查观测与分析). China Standards Press, Beijing, 66. (in Chinese)
- Epron D, Nouvellon Y, Rouspard O, Mouvondy W, Mabialab A, Laurent SA, Joffre R, Jourdan C, Bonnefond JM, Berbigier P, Hamel O (2004). Spatial and temporal variations of soil respiration in a *Eucalyptus* plantation in Congo. *Forest Ecology and Management*, 202, 149 – 160.
- Fan SM, Goulden ML, Munger JW, Daube BC, Bakwin PS, Wofsy SC, Amthor JS, Fitzjarrald D, Moore KE, Moore TR (1995). Environmental controls on the photosynthesis and respiration of a boreal lichen woodland: a growing season of whole ecosystem exchange measurements by eddy-correlation. *Oecologia*, 102, 443 – 452.
- Fang C, Moncrieff JB (2001). The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 155 – 165.
- Fang C, Moncrieff JB, Gholz HL, Clark KL (1998). Soil CO₂ efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant and Soil*, 205, 135 – 146.
- Han GX, Zhou GS, Xu ZZ, Yang Y, Liu JL, Shi KQ (2007). Biotic and abiotic factors controlling the spatial and temporal variation of soil respiration in an agricultural ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 39, 418 – 425.
- Han GX(韩广轩), Zhu B(朱波), Jiang CS(江长胜) (2006). Soil respiration and its controlling factors in rice fields in the hill region of the central Sichuan Basin. *Journal of Plant Ecology* (formerly *Acta Phytocologica Sinica*) (植物生态学报), 30, 450 – 456. (in Chinese with English abstract)
- Hanson PJ, Edwards NT, Garten CT, Andrews JA (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48, 115 – 146.
- Högberg P, Nordgren A, Ågren GI (2002). Carbon allocation between tree root growth and root respiration in boreal pine forest. *Oecologia*, 132, 579 – 581.
- Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor AF, Ekblad A, Högberg MN, Nyberg G, Ottosson-Lofvenius M, Read DJ (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411, 789 – 792.
- Janssens IA, Pilegaard K (2003). Large seasonal changes in Q_{10} of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology*, 9, 911 – 918.
- Jenkinson DS (1990). The turnover of organic carbon and nitrogen in soil. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 329, 361 – 368.
- Jia BR(贾丙瑞), Zhou GS(周广胜), Wang FY(王凤玉), Wang YH(王玉辉) (2005). Soil respiration and its influencing factors at grazing and fenced typical *Leymus chinensis* steppe, Nei Mongol. *Environmental Science* (环境科学), 26, 1 – 7. (in Chinese with English abstract)
- Lee MS, Nakane K, Nakatsubo T, Koizumi H (2003). Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. *Plant and Soil*, 255, 311 – 318.
- Lee MS, Nakane K, Nakatsubo T, Mo WH, Koizumi H (2002). Effects of rainfall events on soil CO₂ flux in a cool temperate deciduous broad-leaved forest. *Ecological Research*, 17, 401 – 409.
- Li ZF(李兆富), Lü XG(吕宪国), Yang Q(杨青), Gao JQ(高俊琴) (2003). Soil surface CO₂ fluxes of *Deyeuxia angustifolia* wetland in Sanjiang plain. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Sciences Edition) (南京林业大学学报(自然科学版)), 23, 51 – 54. (in Chinese with English abstract)
- Lloyd J, Taylor JA (1994). On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 8, 315 – 323.
- Lohila A, Aurela M, Regina K, Laurila T (2003). Soil and total ecosystem respiration in agricultural fields: effect of soil and crop type. *Plant and Soil*, 251, 303 – 317.
- Maestre FT, Cortina J (2003). Small-scale spatial variation in soil CO₂ efflux in a Mediterranean semiarid steppe. *Applied Soil Ecology*, 23, 199 – 209.
- Michelsen A, Andersson M, Jensen M, Kjølter A, Gashew M (2004). Carbon stocks, soil respiration and microbial biomass in fire-prone tropical grassland, woodland and forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 36, 1707 – 1717.
- O'Connell KEB, Gower ST, Norman JM (2003). Net ecosystem production of two contrasting boreal black spruce forest communities. *Ecosystems*, 6, 248 – 260.
- Pangle RE, Seiler J (2002). Influence of seedling roots, environmental factors and soil characteristics on soil CO₂ efflux rates in a 2-year-old loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantation on the Virginia Piedmont. *Environmental Pollution*, 116, S85 – S96.
- Pumpanen J, Ilvesniemi H, Perämäki M, Hari P (2003). Seasonal patterns of soil CO₂ efflux and soil air CO₂ concentration in a Scots pine forest: comparison of two chamber techniques. *Global*

- Change Biology*, 9, 371 – 382.
- Pypker TG, Fredeen AL (2003). Below ground CO₂ efflux from cut blocks of varying ages in sub-boreal British Columbia. *Forest Ecology Management*, 172, 249 – 259.
- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81 – 99.
- Raich JW, Potter CS (1995). Global patterns of carbon-dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 9, 23 – 36.
- Raich JW, Tufekcioglu A (2000). Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48, 71 – 90.
- Reth S, Gockede M, Falge E (2004). CO₂ efflux from agricultural soils in Eastern Germany—comparison of a closed chamber system with eddy covariance measurements. *Theoretical and Applied Climatology*, 85, 175 – 186.
- Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, Parri ID, Jarvis PG, Valentini R (2002). Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in central Italy. *Global Change Biology*, 8, 851 – 866.
- Rodeghiero M, Cescatti A (2005). Main determinants of forest soil respiration along an elevation/temperature gradient in the Italian Alps. *Global Change Biology*, 11, 1024 – 1041.
- Samuelson LJ, Johnsen K, Stokes T, Lu W (2004). Intensive management modifies soil CO₂ efflux in 6-year-old *Pinus taeda* L. stands. *Forest Ecology and Management*, 200, 335 – 345.
- Sánchez ML, Ozores MI, López MJ, Colle R, De Torre B, García MA, Pérez I (2003). Soil CO₂ fluxes beneath barley on the central Spanish plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 118, 85 – 95.
- Sotta ED, Meir P, Malhi Y, Donatonobre A, Hodnett M, Grace J (2004). Soil CO₂ efflux in a tropical forest in the central Amazon. *Global Change Biology*, 10, 601 – 617.
- Tang JW, Baldocchi DD (2005). Spatial-temporal variation in soil respiration in an oak-grass savanna ecosystem in California and its partitioning into autotrophic and heterotrophic components. *Biogeochemistry*, 73, 183 – 207.
- Tang JW, Dennis DB, Qi Y, Xu LK (2003). Assessing soil CO₂ efflux using continuous measurements of CO₂ profiles in soils with small solid-state sensors. *Agricultural and Forest Meteorology*, 118, 207 – 220.
- Thierron V, Laudelout H (1996). Contribution of root respiration to total CO₂ efflux from the soil of a deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 26, 1142 – 1148.
- Tufekcioglu A, Raich JW, Isenhardt TM, Schultz RC (2001). Soil respiration within riparian buffers and adjacent crop fields. *Plant and Soil*, 229, 117 – 124.
- Yang J(杨晶), Huang JH(黄建辉), Zhan XM(詹学明), Li X(李鑫), Du LH(杜丽华), Li LH(李凌浩) (2004). The diurnal dynamic patterns of soil respiration for different plant communities in the agro-pastoral ecotone with reference to different measuring methods. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 28, 318 – 325. (in Chinese with English abstract)
- Yuste JC, Janssens, Carrara A, Ceulemans R (2004). Annual Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology*, 10, 161 – 169.
- Xu M, Qi Y (2001). Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology*, 7, 667 – 677.
- Wardle DA (2002). *Communities and Ecosystems, Linking the Above-Ground and Belowground Components*. Princeton University Press, Princeton. 392.

责任编辑:欧阳 华 责任编辑:姜联合