腾格里沙漠东南缘生物结皮土壤呼吸对水热因子变化的响应

管超^{1,2} 张鹏^{1*} 李新荣¹

¹中国科学院西北生态环境资源研究院, 沙坡头沙漠研究试验站, 兰州 730000; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 生物结皮土壤呼吸是干旱区碳循环的重要参与者, 是了解荒漠生态系统碳循环的重要过程之一, 但有关生物结皮土壤呼吸对水热因子的响应还存在许多不确定性, 难以在区域尺度上准确评估生物结皮土壤系统碳排放对水热因子变化的响应及反馈方向和程度。该文以腾格里沙漠东南缘天然植被区藓类和藻-地衣结皮土壤为研究对象, 利用开顶式生长室模拟增温, 采用全自动土壤碳通量测定系统研究了模拟增温及降水格局变化对不同生物结皮土壤呼吸的影响。结果表明: 观测期间(2016年4月1日到7月31日), 不同自然降水事件下(降水量在0.3–30.0 mm间), 藓类结皮土壤呼吸速率在–0.16–4.69 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间变动, 藻-地衣结皮土壤呼吸速率在–0.21–5.72 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间变动。藓类结皮土壤呼吸速率平均为1.09 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 高于藻-地衣结皮土壤呼吸速率的0.94 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 是藻-地衣结皮土壤呼吸速率的1.2倍。生物结皮土壤呼吸在不同的降水事件下具有明显的时空异质性, 且生物结皮土壤呼吸速率与降水量有显著正相关关系。对照下两类结皮土壤呼吸速率平均为1.24 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 增温条件下为0.79 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 增温显著降低了其呼吸速率, 增温主要是通过加速土壤水分的散失而降低两类结皮土壤呼吸。大多数情况下, 土壤温度和生物结皮土壤呼吸呈现类似的单峰曲线, 但土壤温度峰值出现的时间滞后于生物结皮土壤呼吸峰值出现的时间, 滞后时间一般为2 h。

关键词 呼吸作用; 生物结皮; 降水格局; 模拟增温

引用格式: 管超, 张鹏, 李新荣 (2017). 腾格里沙漠东南缘生物结皮土壤呼吸对水热因子变化的响应. 植物生态学报, 41, 301–310. doi: 10.17521/cjpe.2016.0326

Responses of soil respiration with biocrust cover to water and temperature in the southeastern edge of Tengger Desert, Northwest China

GUAN Chao^{1,2}, ZHANG Peng^{1*}, and LI Xin-Rong¹

¹Shapotou Desert Research and Experimental Station, Northwest Institute of Eco-environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Soil respiration of the lands covered by biocrusts is an important component in the carbon cycle of arid, semi-arid and dry-subhumid ecosystems (drylands hereafter), and one of the key processes in the carbon cycle of drylands. However, the responses of the rate of soil respiration with biocrusts to water and temperature are uncertain in the investigations of the effects of experimental warming and precipitation patterns on CO₂ fluxes in biocrust dominated ecosystems. The objectives of this study were to investigate the relationships of carbon release from the biocrust-soil systems with water and temperature in drylands.

Methods Intact soil columns with two types of biocrusts, including moss and algae-lichen crusts, were collected in a natural vegetation area in the southeastern fringe of the Tengger Desert. Open top chambers were used to simulate climate warming, and the soil respiration rate was measured under warming and non-warming treatments using an automated soil respiration system (LI-8150).

Important findings Over the whole observational period (from April 2016 to July 2016), soil respiration rates varied from –0.16 to 4.69 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for the moss crust-covered soils and from –0.21 to 5.72 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for the algae-lichen crust-covered soils, respectively, under different rainfall events (the precipitations between 0.3–30.0 mm). The mean soil respiration rate of the moss crust-covered soils is 1.09 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, which is higher than that of the algae-lichen crust-covered soils of 0.94 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. The soil respiration rate of the two types of biocrust-covered soils showed different dynamics and spatial heterogeneities with rainfall events, and were

收稿日期Received: 2016-10-20 接受日期Accepted: 2017-02-28

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zhangp1419@163.com)

positively correlated with precipitation. The mean soil respiration rate of the biocrust-covered soils without warming was $1.24 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, significantly higher than that with warming treatments of $0.79 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($p < 0.05$). By increasing the evaporation of soil moisture, the simulated warming impeded soil respiration. In most cases, soil temperature and soil respiration rate displayed a similar single-peak curve during the diel cycle. Our results show an approximately two hours' lag between soil temperature at 5 cm depth and the soil respiration rate of the biocrust-covered soils during the diel cycle.

Key words respiration; biocrust; precipitation patterns; stimulated warming

Citation: Guan C, Zhang P, Li XR (2017). Responses of soil respiration with biocrust cover to water and temperature in the south-eastern edge of Tengger Desert, Northwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 301–310. doi: 10.17521/cjpe.2016.0326

荒漠生态系统是全球最大的陆地生态系统, 约占陆地总面积的41%, 为全球37%的人口提供生活支撑(Reynolds *et al.*, 2007)。大多数荒漠生态系统受水分等非生物因子的调控和限制, 地表不可能连续分布大面积相对均匀的维管植物, 植物群落的斑块状分布, 为生物结皮的定居和拓殖提供了适宜的生态位, 使其覆盖度达到干旱区地表总面积的40% (李新荣等, 2009), 在一些受干扰较少的极端环境群落中, 生物结皮盖度甚至达到70% (Belnap, 1994)。生物结皮是由蓝细菌、藻类、地衣、苔藓等隐花植物, 及其他相关非维管植物利用菌丝体、假根和分泌物等与浅层土壤颗粒“胶结”而成的复杂团聚结构(李新荣等, 2009), 是干旱、半干旱荒漠生态系统地表景观的重要组成部分, 在促进维管植物定居生长、稳定土壤表面、影响水分再分配等方面具有重要的作用, 同时也是该系统重要的碳源, 对该系统的碳循环起着直接和间接的作用(李新荣等, 2009)。众多研究表明, 生物结皮土壤呼吸对温度和湿度等非生物因子变化敏感(Maestre *et al.*, 2013; Shen *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016)。

联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)第五次报告指出, 1880–2012年全球温度平均升高了 0.85°C , 北半球高纬度地区升温更明显, 预计到21世纪末将升温 $0.3\text{--}4.8^\circ\text{C}$ (IPCC, 2013)。气候变暖将导致极端天气和气候事件发生频率增加(IPCC, 2013), 同时将导致包括降水量、降水频率、降水强度和降水分布等在内的降水格局变化(Swemmer *et al.*, 2007)。降水变化将会对土壤、植被、水文和土地荒漠化等多方面产生影响(朱雅娟等, 2012)。但这种降水格局的变化在不同区域范围内存在一定的差异, 我国极端干旱和干旱地区的降水量总体上呈增加趋势, 而半干旱和半湿润地区的降水量总体上呈减少趋势(朱雅娟等, 2012)。沙坡头地区的降水量在近30年内呈减少趋势(黄磊等, 2010)。对中国北方干

旱区而言, 少量的降水增加不能弥补温度升高所带来的蒸发量的增加, 因此, 未来的气候变化将向暖干化趋势发展(施雅风, 1996)。土壤呼吸是一个复杂的过程, 受土壤温度、土壤湿度、降水、凋落物、土壤碳(C)、氮(N)含量等非生物因子, 以及植被类型、叶面积指数、根系生物量等生物因子的综合影响(Lundegardh, 1927), 是生物圈碳循环的重要组成部分, 占生态系统总呼吸的3/4 (Law *et al.*, 2001)。干旱、半干旱生态系统对未来气候变化引起的温度和降水模式的变化高度敏感(Lane *et al.*, 2013), 因而, 对于该生态系统相对有限的土壤有机碳库而言, 土壤呼吸速率的微小变化对整个生态系统碳储量的影响深远(West *et al.*, 1994)。

有关温带荒漠生物结皮土壤呼吸已有大量研究, 如不同结皮类型、演替阶段生物结皮的呼吸动态特征(高艳红等, 2012; Su *et al.*, 2013), 生物结皮土壤呼吸与水分(Zhao *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2015)、温度(Zhang *et al.*, 2015)、土壤理化性质(Zhang *et al.*, 2013)等环境因子的关系等, 但仍然缺少生物结皮土壤呼吸对水热因子交互效应响应动态的研究, 尤其缺乏来自野外条件下的连续监测数据。因此, 本研究以腾格里沙漠东南缘天然植被区发育良好的两类典型生物结皮(藻-地衣和藓类为优势种)为研究对象, 野外采集原状结皮土壤样品, 利用开顶式生长室(OTC)模拟增温, 野外条件下连续监测两类生物结皮土壤呼吸动态, 研究降水变化和温度对其呼吸动态的影响, 以期了解温带荒漠生态系统对全球变化的响应和适应机制提供数据支撑。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院沙坡头沙漠研究试验站以西30 km处的一碗泉天然植被区(37.42°N , 104.67°E), 该区海拔1 339 m, 属于草原化荒漠和

荒漠化草原的过渡区, 年平均气温 10°C , 1月平均气温 -6.9°C , 7月平均气温 24.3°C ; 年降水量 186 mm , 且80%的降水集中在5–9月, 年潜在蒸发量约 $2\ 900\text{ mm}$, 平均风速 $2.6\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, 年内降尘天数约59天。

2015年7月1日, 对该区植被特征进行调查, 该区灌木、半灌木主要有柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、油蒿(*Artemisia ordosica*), 灌木总盖度约为38.6%; 优势草本植物有砂蓝刺头(*Echinops gmelinii*)、茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)、蒙古韭(*Allium mongolicum*)、刺蓬(*Salsola ruthenica*)等, 草本植物总盖度约为29.1%。此外, 作为该区生态系统重要组成成分的生物结皮在斑块状分布的植被间大量分布, 形成了独特的地表微景观, 生物结皮总盖度约为84.8%, 其中藓类结皮的盖度约为51.2%, 藻-地衣结皮的盖度约为33.6%。

1.2 样品采集和布置

2015年7月采用样线法(样线长 100 m)在一碗泉天然植被区选择生物结皮发育良好的区域采集典型藓类结皮和藻-地衣结皮样品(以藓类或藻-地衣盖度在95%以上的结皮作为采集对象), 为避免地貌和灌木及草本植物对样品的影响, 采样时选择各种类型结皮均有发育的迎风坡和垄间低地, 距离灌丛 2 m 外的区域采集结皮样品。为保证样品的完整性, 采样前先用蒸馏水湿润地表, 之后用PVC管(直径 20 cm , 高 20 cm)采集原状结皮土壤样品, 两种类型原状结皮土壤样品各采集60个。

1.3 生物结皮土壤呼吸的测定

将野外采集的原状样品带回中国科学院沙坡头沙漠研究试验站气候观测场, 分别埋于OTC(边长 1.3 m 、高 1.8 m 的等边六边体, 共3个)内中心位置(增温)和生长室外自然条件(对照)下, 并且使样品表面与土壤表面保持水平。样品培养9个月后, 于2016年4月1日至7月31日, 采用LI-8150多通道土壤碳通量自动测量系统(LI-COR, Lincoln, USA)的土壤呼吸长期测量室8100-104监测生物结皮土壤呼吸(R , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。每个测量室测定 3 min , 包括 45 s 测量前换气、 90 s 观测时间、 45 s 测量后换气。同时, 用仪器自带E型热电偶土壤温度探头(LI-COR, Lincoln, USA)监测生物结皮土壤下 5 cm 处土壤温度(T , $^{\circ}\text{C}$)。试验期间累计自然降水16次, 每次降水后连续监测 48 h , 每 2 h 重复测定4次。其中, 降水量数据来自于气候观测场OTC内部和外部安装的小型气

象站(HOBO U30, Onset Computer Corporation, Cape Cod, USA)。

1.4 数据处理

生物结皮土壤呼吸数据通过限制性筛选法进行筛选, 每小时 R 值小于 -0.5 的视为不正常数据, 并将其从数据中剔除(Wang *et al.*, 2014)。2%数据丢失或被剔除, 实际获得 $6\ 282$ 个有效 R 数据。用SPSS 16.0软件(SPSS, Chicago, USA)对数据进行统计分析。采用独立样本 t 检验法检验生物结皮土壤呼吸在增温与对照处理之间的差异显著性。用一元线性回归方程对降水量和生物结皮土壤呼吸进行相关性分析。用Origin 9.2软件(OriginLab, USA)作图。

2 结果

2.1 试验期间水热因子的变化

2016年4–7月自然降水16次, 累计降水量为 101.6 mm , 其中, $<2\text{ mm}$ 的降水6次, 介于 $2\text{--}5\text{ mm}$ 的降水5次, $5\text{--}10\text{ mm}$ 的降水2次, 超过 10 mm 的降水3次, 以小降水事件为主(图1)。试验期间, 对照 5 cm 土壤温度在 $13.1\text{--}33.6^{\circ}\text{C}$ 间变动, OTC内 5 cm 土壤温度在 $13.8\text{--}35.8^{\circ}\text{C}$ 间变动, OTC设施显著增加了 5 cm 土壤温度, 平均增加 1.1°C (图1)。

2.2 生物结皮土壤呼吸速率变化

两类结皮土壤呼吸速率在16次自然降水后, 呈现出不同的变化动态, 但变化趋势类似。试验期间, 对照藓类结皮土壤呼吸速率在 $-0.14\text{--}4.69\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 间变动, 增温藓类结皮土壤呼吸速率在 $-0.13\text{--}4.07\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 间变动(图2)。对照藻-地

图1 试验期间降水量(P)及增温对 5 cm 土壤温度(T)的影响(平均值 $\pm$ 标准误差)。C, 对照; W, 增温。

Fig. 1 Precipitation (P) during the experiment and the effects of warming on soil temperature (T) at 5 cm depth (mean $\pm$ SE). C, control; W, warming.

图2 不同降水事件下藓类结皮土壤呼吸速率的变化(平均值±标准误差)。C, 对照; W, 增温。P, 降水量。

Fig. 2 Changes in soil respiration rate of moss crust-covered soils with rainfall events (mean $\pm$ SE). C, control; W, warming. P, precipitation.

衣结皮土壤呼吸速率在 -0.14 – $5.72 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 间变动, 增温下藻-地衣结皮土壤呼吸速率在 -0.21 – $4.52 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 间变动(图3)。对照藓类结皮土壤呼吸平均为 $1.27 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 增温下平均为 $0.92 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 增温显著降低了藓类结皮土壤呼吸(图4A)。对照藻-地衣结皮土壤呼吸速率平均为 $1.21 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 增温下平均为 $0.67 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 增温显著降低了藻-地衣结皮土壤呼吸(图4B)。

2.3 降水量、土壤温度与生物结皮土壤呼吸的关系

增温和对照处理下, 自然降水后48 h, 两类结皮土壤呼吸与降水量显著线性正相关(图5)。由于增温和对照处理下两类结皮土壤呼吸速率的变化趋势

基本一致, 故只分析了对照5 cm土壤温度与两类结皮土壤呼吸速率的关系。由16次降水后48 h的5 cm土壤温度及生物结皮土壤呼吸动态变化曲线(图6, 图7)可知, 大多数情况下, 土壤温度和生物结皮土壤呼吸速率呈现出类似的单峰曲线, 且土壤温度峰值出现的时间相对滞后于生物结皮土壤呼吸速率峰值出现的时间, 通常为2 h。

3 讨论

3.1 降水对生物结皮土壤呼吸的影响

水分有效性是限制干旱、半干旱地区一切生命活动的关键因子(Noy-Meir, 1973)。降水格局的变化

图3 不同降水事件下藻-地衣结皮土壤呼吸速率的变化(平均值±标准误差)。C, 对照; W, 增温。P, 降水量。

Fig. 3 Changes in soil respiration rate of algae-lichen crust-covered soils with rainfall events (mean $\pm$ SE). C, control; W, warming. P, precipitation.

会影响包括土壤呼吸在内的生态系统碳循环 (Bowling *et al.*, 2011)。干旱、半干旱地区通常以小降水事件(降水量<5 mm)为主, 降水直接关系到土壤水分的有效性(Sala & Laurenroth, 1982)。本研究中, 小降水事件约占全部降水事件的68.8% (图1), 与沙坡头地区近30年的小降水事件所占比例(68.3%)相近。这些小的降水虽然只能湿润地表0–5 cm土壤, 但足以激发植被和土壤中的生命活动(Schwinning & Sala, 2004)。而生物结皮的存在延长了水分在浅层土壤中的保存时间, 特别是当干旱胁迫发生时, 生物结皮增加浅层土壤水分有效性的功能显得尤为重要(李新荣等, 2016)。生物结皮属变水(poikilohydric)生物, 自身对水分的调节能力极差, 无法利

用深层土壤水分(Nash, 1996)。而生物结皮仅在湿润时才能进行新陈代谢活动, 因此其生物活性主要与降水量、降水频度和降水的持续时间密切相关 (Belnap *et al.*, 2004)。本研究发现, 不同降水事件下, 生物结皮土壤呼吸呈现出不同的变化动态, 具有明显的时空异质性(图2, 图3), 这是由每次降水的大小、频度、持续时间及降水前所经历干旱时间的差异造成的。土壤微生物呼吸对降水响应迅速且强烈 (Wang *et al.*, 2016), 降水的增加会通过协同增加细菌和真菌的丰富度而增加微生物的生物量, 并进一步增加荒漠生态系统土壤碳释放量(Huang *et al.*, 2015)。因此, 通过土壤微生物呼吸速率的变化可以确定全球变化背景下降水模式变化对土壤碳含量的

图4 增温对生物结皮土壤呼吸速率的影响(平均值±标准误差)。不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。A, 藓类结皮。B, 藻-地衣结皮。C, 对照; W, 增温。

Fig. 4 Effects of warming on soil respiration rate of biocrust-covered soils (mean $\pm$ SE). Different letters indicate significant differences between treatments ($p < 0.05$). A, Moss crusts. B, Algae-lichen crusts. C, control; W, warming.

图5 降水量与生物结皮土壤呼吸速率之间的关系。**, $p < 0.01$ 。A, 藓类结皮。B, 藻-地衣结皮。C, 对照; W, 增温。

Fig. 5 Relationships of soil respiration rate of biocrust-covered soils with precipitation. **, $p < 0.01$. A, Moss crusts. B, Algae-lichen crusts. C, control; W, warming.

影响(Wang *et al.*, 2016)。另外, 研究表明, 降水加快了土壤呼吸速率, 且降水对土壤呼吸的影响取决于

降水的大小、前期情况及土壤水分状况等因素(Shen *et al.*, 2015)。也就是说, 当土壤处于湿润状态时, 土壤呼吸对降水的响应减弱, 而当土壤处于干旱状态时, 土壤呼吸对降水的响应加强。然而, 干旱半干旱地区降水稀少, 蒸发强烈, 土壤主要处于干旱状态, 因此降水对土壤呼吸的影响主要取决于降水的大小。本研究发现, 生物结皮土壤呼吸速率与降水量有显著的线性正相关关系(图5)。类似的, Huang等(2015)的研究表明, 土壤呼吸随着降水量的增加而线性增加。Xu等(2016)来自内蒙古草原的研究表明, 土壤呼吸和生态系统呼吸均与降水量呈显著的线性正相关关系。胡宜刚等(2014)和徐冰鑫等(2014)来自沙坡头地区的研究表明, 生物结皮土壤系统 CO_2 通量与土壤湿度呈显著的线性正相关关系。此外, Zhao等(2014)来自沙坡头地区的研究表明, 降水模式的变化, 特别是较大降水事件对生物结皮土壤碳排放的影响占主导地位。然而, 在全球、地区及小尺度上的极端降水事件呈现出增加趋势(New *et al.*, 2001), 且极端降水事件出现的频率还会继续增加(Groisman *et al.*, 2005)。因此, 关于不同降水事件下生物结皮土壤呼吸的变化, 有待未来长期深入的研究。

3.2 温度对生物结皮土壤呼吸的影响

除了水分之外, 温度也是影响生物结皮土壤呼吸的重要环境因子(Noy-Meir, 1973)。Oberbauer等(2007)的研究表明, 增温显著增加干旱苔原生态系统的呼吸作用。Maestre等(2013)研究发现, 在半干旱地区增温显著提高了生物结皮的呼吸速率。来自沙坡头天然植被区的研究表明, 增温降低了藓类结皮和藻类结皮土壤系统的年平均 CO_2 通量, 但其降低程度的差异不显著(徐冰鑫等, 2014)。而本研究中, 增温降低了两类结皮土壤呼吸速率(图4), 这与上述的研究结果不一致。主要原因是: 尽管增温能够通过刺激土壤酶的活性而加速土壤有机质的分解(Luo *et al.*, 2010), 进而促进土壤微生物的呼吸, 但干旱区受水分制约明显, 水分几乎是干旱区所有生态过程的第一驱动力(Austin *et al.*, 2004), 土壤有机质分解、微生物、酶活性受到抑制(Allison & Treseder, 2008), 进而影响土壤呼吸。增温主要是通过降低土壤水分有效性而抑制土壤微生物活性, 进而抑制土壤呼吸(Allison & Treseder, 2008; Shen *et al.*, 2015), 土壤呼吸速率受土壤含水量的影响大于受土壤温度

的影响(Conant *et al.*, 2004; Sharkhuu *et al.*, 2016)。另外, 荒漠生态系统有机质贫乏(Zhang *et al.*, 2012), 缺少根系呼吸(骆亦其和周旭辉, 2007)等自养呼吸, 而Chen等(2016)研究发现, 增温显著降低了异养呼吸, 这也是增温降低生物结皮土壤呼吸的重要原因。此外, 采用OTC模拟增温并不能完全代表野外的真实情况, 未来将通过野外原位监测试验来进一步完善相关研究结果。

另外, 本研究发现, 5 cm土壤温度日变化曲线峰值出现的时间通常滞后于生物结皮土壤呼吸2 h(图6, 图7)。类似的, 来自宁夏盐池半干旱生态系统的研究发现, 10 cm土壤温度日变化曲线出现峰值的时间滞后于土壤呼吸, 并且滞后时间与土壤含水量呈显著的线性负相关关系(Wang *et al.*, 2014)。来自山地森林生态系统的研究发现, 20 cm土壤温度日变

化曲线出现峰值的时间滞后于土壤呼吸, 并且滞后时间与土壤含水量显著正相关(Riveros-Iregui *et al.*, 2007)。然而, 目前对造成这种滞后性的原因尚不明确。现有解释认为或许是因为土壤呼吸与所测量的土壤温度的深度不匹配, 或许是因为光合作用的日变化对根际呼吸作用的影响(Subke *et al.*, 2003)。土壤呼吸包括自养呼吸和异养呼吸两部分, 自养呼吸主要受空气温度影响, 而异养呼吸主要受土壤温度影响(Lloyd & Taylor, 1994), 自养呼吸和异养呼吸对环境因子响应的差异也可能是造成这种滞后性的一个可能原因(Riveros-Iregui *et al.*, 2007)。因此, 未来需进一步通过长期控制实验来研究造成这种滞后性的原因。

生物结皮作为荒漠生态系统的重要组成, 为系统提供了重要的生物碳源, 改善了贫瘠的荒漠生

图6 5 cm土壤温度与藓类结皮土壤呼吸速率。T, 温度; R, 呼吸速率。

Fig. 6 Soil temperature at 5 cm depth and the soil respiration rate of moss crust-covered soils. T, temperature. R, respiration rate.

doi: 10.17521/cjpe.2016.0326

图7 5 cm 土壤温度与藻-地衣结皮土壤呼吸速率。T, 温度; R, 呼吸速率。

Fig. 7 Soil temperature at 5 cm depth and the soil respiration rate of algae-lichen crust-covered soils. T, temperature. R, respiration rate.

境。研究生物结皮土壤呼吸是全面认识荒漠生态系统碳循环的基础和重要补充,也是进一步研究荒漠生态系统如何适应和响应全球变化机制、提出区域科学对策的重要前提。

基金项目 国家自然科学基金(41530746 和 41621001)和中国科学院“西部之光”博士项目。

参考文献

- Allison SD, Treseder KK (2008). Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology*, 14, 2898–2909.
- Austin AT, Yahdjian L, Stark JM, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta DA, Schaeffer SM (2004). Water pluses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 141, 221–235.
- Belnap J (1994). Cryptobiotic soil crusts: Basis for arid land

restoration (Utah). *Restoration and Management Notes*, 12, 85–86.

- Belnap J, Phillips SL, Miller ME (2004). Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia*, 141, 106–316.
- Bowling D, 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 Atmospheres*, 116, 2415–2422.
- Chen J, Luo YQ, Xia JY, Shi Z, Jiang LF, Niu SL, Zhou XH, Cao JJ (2016). Differential responses of ecosystem respiration components to experimental warming in a meadow grassland on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 220, 21–29.
- Conant RT, Dalla-Betta P, Klopatek CC, Klopatek JM (2004). Controls on soil respiration in semiarid soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 945–951.
- Gao YH, Zhang ZS, Liu LC, Jia RL (2012). Soil respiration patterns during restoration of vegetation in the Shapotou

- Area, Northern China. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 2474–2482. (in Chinese with English abstract) [高艳红, 张志山, 刘立超, 贾荣亮 (2012). 沙坡头人工植被演替过程的土壤呼吸特征. *生态学报*, 32, 2474–2482.]
- Groisman PY, Knight RW, Easterling DR, Karl TR, Hegerl GC, Razuvaev VN (2005). Trends in intense precipitation in the climate record. *Journal of Climate*, 18, 1326–1350.
- Hu YG, Feng YL, Zhang ZS, Huang L, Zhang P, Xu BX (2014). Greenhouse gases fluxes of biological soil crusts and soil ecosystem in the artificial sand-fixing vegetation region in Shapotou area. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 61–68. (in Chinese with English abstract) [胡宜刚, 冯玉兰, 张志山, 黄磊, 张鹏, 徐冰鑫 (2014). 沙坡头人工植被固沙区生物结皮-土壤系统温室气体通量特征. *应用生态学报*, 25, 61–68.]
- Huang G, Li Y, Su YG (2015). Effects of increasing precipitation on soil microbial community composition and soil respiration in a temperate desert, Northwestern China. *Soil Biology & Biochemistry*, 83, 52–56.
- Huang L, Zhang ZS, Wu P (2010). Wavelet analysis of the precipitation time series in Shapotou desert area. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 46(5), 63–66. (in Chinese with English abstract) [黄磊, 张志山, 吴攀 (2010). 沙坡头地区多年降水量时间序列的小波分析. *兰州大学学报(自然科学版)*, 46(5), 63–66.]
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Lane RW, Menon M, McQuaid JB, Adams DG, Thomas AD, Hoon SR, Dougill AJ (2013). Laboratory analysis of the effects of elevated atmospheric carbon dioxide on respiration in biological soil crusts. *Journal of Arid Environments*, 98, 52–59.
- Law BE, Kelliher FM, Baldocchi DD, Anthoni PM, Irvine J, Moore D, van Tuyl S (2001). Spatial and temporal variation in respiration in a young ponderosa pine forest during a summer drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 110, 27–43.
- Li XR, Zhang YM, Zhao YG (2009). A study of biological soil crusts: Recent development, trend and prospect. *Advances in Earth Science*, 24, 11–14. (in Chinese with English abstract) [李新荣, 张元明, 赵允格 (2009). 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望. *地球科学进展*, 24, 11–14.]
- Li XR, Zhou HY, Wang XP, Liu LC, Zhang JG, Chen GX, Zhang ZS, Liu YB, Tan HJ, Gao YH (2016). Ecological restoration and recovery in arid desert regions of China: A review for 60-year research progresses of Shapotou Desert Research and Experiment Station, Chinese Academy of Sciences. *Journal of Desert Research*, 36, 247–264. (in Chinese with English abstract) [李新荣, 周海燕, 王新平, 刘立超, 张景光, 陈国雄, 张志山, 刘玉冰, 谭会娟, 高艳红 (2016). 中国干旱沙区的生态重建与恢复: 沙坡头站60年重要研究进展综述. *中国沙漠*, 36, 247–264.]
- Lloyd J, Taylor JA (1994). On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 8, 315–323.
- Lundegardh H (1927). Carbon dioxide evolution and crop growth. *Soil Science*, 23, 417–453.
- Luo CY, Xu GP, Chao ZG, Wang SP, Lin XW, Hu YG, Zhang ZH, Duan JC, Chang XF, Su AL, Li YN, Zhao XQ, Du MY, Tang YH, Kimball B (2010). Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 16, 1606–1617.
- Luo YQ, Zhou XH (2007). *Soil Respiration and the Environment*. Translated by Jiang LF, Qu LY, Zhou YM, Wen YX. Higher Education Press, Beijing, 18–21. (in Chinese) [骆亦其, 周旭辉 (2007). 土壤呼吸与环境. 姜丽芬, 曲来叶, 周玉梅, 温逸馨, 译. 高等教育出版社, 北京.]
- Maestre FT, Escolar C, de Guevara ML, Quero JL, Lázaro R, Delgado-Baquerizo M, Ochoa V, Berdugo M, Gozalo B, Gallardo A (2013). Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology*, 19, 3835–3847.
- Nash TH III (1996). *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- New M, Todd M, Hulme M, Jones P (2001). Precipitation measurements and trends in the twentieth century. *International Journal of Climatology*, 21, 1899–1922.
- Noy-Meir I (1973). Desert ecosystems environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 25–51.
- Oberbauer SF, Tweedie CE, Welker JM, Fahnestock JM, Henry GHR, Webber PJ, Hollister RD, Walker MD, Kuchy A, Elmore E, Starr G (2007). Tundra CO₂ fluxes in response to experimental warming across latitudinal and moisture gradients. *Ecological Monographs*, 77, 221–238.
- Reynolds JF, Smith DM, Lambin EF, Turner BL, Mortimore M, Batterbury S, Downing TE, Dowlatabadi H, Fernandez RJ, Herrick JE, Huber-Sannwald E, Jiang H, Leemans R, Lynam T, Maestre FT, Ayarza M, Walker BG (2007). Global desertification: Building a science for dryland development. *Science*, 316, 847–851.
- Riveros-Iregui DA, Emanuel RE, Muth DJ, McGlynn BL, Epstein HE, Welsch DL, Pacific VJ, Wraith JM (2007). Diurnal hysteresis between soil CO₂ and soil temperature is controlled by soil water content. *Geophysical Research Letters*, 34, L17404.
- Sala OE, Laurenroth WK (1982). Small rainfall events: An ecological role in semiarid regions. *Oecologia*, 53, 301–304.
- Schwinning S, Sala OE (2004). Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*,

- 141, 211–220.
- Sharkhuu A, Plante AF, Enkhmandal O, Gonneau C, Casper BB, Boldgiv B, Petraitis PS (2016). Soil and ecosystem respiration responses to grazing, watering and experimental warming chamber treatments across topographical gradients in northern Mongolia. *Geoderma*, 269, 91–98.
- Shen ZX, Li YL, Fu G (2015). Response of soil respiration to short-term experimental warming and precipitation pulses over the growing season in an alpine meadow on the Northern Tibet. *Applied Soil Ecology*, 90, 35–40.
- Shi YF (1996). Features and tendency of global warming and its implications for China. *Journal of Natural Disasters*, 5(2), 1–10. (in Chinese with English abstract) [施雅风 (1996). 全球和中国变暖特征及未来趋势. 自然灾害学报, 5(2), 1–10.]
- Su YG, Wu L, Zhou ZB, Liu YB, Zhang YM (2013). Carbon flux in deserts depends on soil cover type: A case study in the Gurbantungute desert, North China. *Soil Biology & Biochemistry*, 58, 332–340.
- Subke JA, Reichstein M, Tenhunen JD (2003). Explaining temporal variation in soil CO₂ efflux in a mature spruce forest in Southern Germany. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, 1467–1483.
- Swemmer AM, Knapp AK, Snyman HA (2007). Intra-seasonal precipitation patterns and aboveground productivity in three perennial grasslands. *Journal of Ecology*, 95, 780–788.
- Wang B, Zha TS, Jia X, Wu B, Zhang YQ, Qin SG (2014). Soil moisture modifies the response of soil respiration to temperature in a desert shrub ecosystem. *Biogeosciences*, 11, 259–268.
- Wang Q, He NP, Liu Y, Li ML, Xu L (2016). Strong pulse effects of precipitation events on soil microbial respiration in temperate forests. *Geoderma*, 275, 67–73.
- West NE, Stark JM, Johnson DW, Abrams MM, Wight JR, Heggem D, Peck S (1994). Effects of climatic-change on the edaphic features of arid and semiarid lands of western north America. *Arid Soil Research Rehabilitation*, 8, 307–351.
- Xu BX, Hu YG, Zhang ZS, Chen YL, Zhang P, Li G (2014). Effects of experimental warming on CO₂, CH₄ and N₂O fluxes of biological soil crust and soil system in a desert region. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 809–820. (in Chinese with English abstract) [徐冰鑫, 胡宜刚, 张志山, 陈永乐, 张鹏, 李刚 (2014). 模拟增温对荒漠生物土壤结皮-土壤系统CO₂、CH₄和N₂O通量的影响. 植物生态学报, 38, 809–820.]
- Xu WF, Li XL, Liu W, Li LH, Hou LY, Shi HQ, Xia JZ, Liu D, Zhang HC, Chen Y, Cai WW, Fu Y, Yuan WP (2016). Spatial patterns of soil and ecosystem respiration regulated by biological and environmental variables along a precipitation gradient in semi-arid grasslands in China. *Ecological Research*, 31, 505–513.
- Zhang ZS, Dong XJ, Liu YB, Li XR, Jia RL, Hu YG, He MZ, Huang L (2012). Soil oxidases recovered faster than hydrolases in a 50-year chronosequence of desert revegetation. *The Plant Soil*, 358, 275–287.
- Zhang ZS, Dong XJ, Xu BX, Chen YL, Zhao Y, Gao YH, Hu YG, Huang L (2015). Soil respiration sensitivities to water and temperature in a revegetated desert. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120, 773–787.
- Zhang ZS, Li XR, Nowak RS, Wu P, Gao YH, Zhao Y, Huang L, Hu YG, Jia RL (2013). Effect of sand-stabilizing shrubs on soil respiration in a temperate desert. *The Plant Soil*, 367, 449–463.
- Zhao Y, Li XR, Zhang ZS (2014). Biological soil crusts influence carbon release response following rainfall in a temperate desert, northern China. *Ecological Research*, 29, 889–896.
- Zhu YJ, Wu B, Lu Q (2012). Progress in the study on response of arid zones to precipitation change. *Forest Research*, 25, 100–106. (in Chinese with English abstract) [朱雅娟, 吴波, 卢琦 (2012). 干旱区对降水变化响应的研究进展. 林业科学研究, 25, 100–106.]

责任编辑: 周广胜 责任编辑: 王 葳

扫码向作者提问