

降水格局改变背景下土壤呼吸变化的主要影响因素及其调控过程

杨青霄^{1,2} 田大栓² 曾辉^{1,4*} 牛书丽^{2,3}

¹北京大学深圳研究生院城市规划与设计学院, 深圳 518055; ²中国科学院地理科学与资源研究所生态网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101;

³中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049; ⁴北京大学城市与环境学院, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘要 全球气候变化带来降水格局的改变。土壤呼吸是土壤碳库向大气释放CO₂的重要途径, 其对降水变化的响应对陆地生态系统碳循环和全球气候变化进程有着重要的意义。该研究收集了来自全球各地土壤呼吸对降水变化响应的控制试验结果进行分析, 以揭示降水格局变化对土壤呼吸影响的普遍规律和控制机制。结果显示: 增加降水促进土壤呼吸2%–135%, 减少降水抑制土壤呼吸19%–24%, 当降水改变量标准化到所有处理的平均值(当年当地降水量的41%)时, 增加降水促进的土壤呼吸量(49%)显著大于减少降水抑制的土壤呼吸量(21%)。土壤湿度是降水变化下驱动土壤呼吸改变的主要因子, 其一方面直接影响土壤呼吸, 另一方面通过影响土壤微生物碳库、地上/地下净初级生产力来影响土壤呼吸, 总解释度高达98%。同时土壤呼吸对降水变化的响应程度随着环境温度和降水量发生变化。土壤呼吸对降水增加的敏感性随环境温度的升高没有显著变化, 但对降水减少的敏感性随着环境温度的升高逐渐增强。随着环境降水量的逐渐增加, 土壤呼吸对降水增加和减少的敏感性均呈现下降趋势。说明在未来全球降水格局的改变下, 土壤呼吸对降水变化的响应有很大的区域差异, 受当地气候条件的影响。

关键词 土壤呼吸; 碳循环; 整合分析; 降水变化

引用格式: 杨青霄, 田大栓, 曾辉, 牛书丽 (2017). 降水格局改变背景下土壤呼吸变化的主要影响因素及其调控过程. 植物生态学报, 41, 1239–1250. doi: 10.17521/cjpe.2017.0208

Main factors driving changes in soil respiration under altering precipitation regimes and the controlling processes

YANG Qing-Xiao^{1,2}, TIAN Da-Shuan², ZENG Hui^{1,4*}, and NIU Shu-Li^{2,3}

¹School of Urban Planning and Design, Peking University Shenzhen Graduate School, Shenzhen 518055, China; ²Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modelling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ³College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ⁴Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims Our objective was to determine the effects of changes in global pattern of precipitation on soil respiration and the controlling factors.

Methods Data were collected from literature on precipitation manipulation experiments globally and a meta-analysis was conducted to synthesize the responses of soil respiration to changes in precipitation regimes.

Important findings We found that an increased precipitation stimulated soil respiration while a decreased precipitation suppressed it. When changes in rainfall were normalized to the average treatment level (41% of the current annual precipitation), the level of increases in soil respiration with increased precipitation (49%) were higher than that of decreases with decreased precipitation (21%), showing an asymmetric responses of soil respiration to increases and decreases in precipitation. Soil moisture occurred as the most predominant factor driving the changes in soil respiration under altered precipitation. Changes in soil moisture affected soil respiration directly and indiscreetly by changing aboveground/belowground net primary productivity and microbial biomass carbon, which collectively contributed 98% of variations in soil respiration. In addition, the responses of soil respiration to altered precipitation varied with background temperature and precipitation. The sensitivity of soil respiration increased with local mean annual temperature when precipitation was reduced, while remaining unchanged when

收稿日期Received: 2017-08-10 接受日期Accepted: 2017-11-14

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zengh@pkusz.edu.cn)

precipitation was increased. Meanwhile, the sensitivity of soil respiration to either increases or decreases in precipitation decreased with increasing local mean annual precipitation. Under future altered precipitation regimes, the sensitivity of soil respiration to changes in precipitation is likely dependent of local environment conditions.

Key words soil respiration; carbon cycle; meta-analysis; precipitation change

Citation: Yang QX, Tian DS, Zeng H, Niu SL (2017). Main factors driving changes in soil respiration under altering precipitation regimes and the controlling processes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1239–1250. doi: 10.17521/cjpe.2017.0208

近年来, 人类活动导致大气中的CO₂浓度升高, 引起了全球升温和降水格局的改变(Borken *et al.*, 2002; Chimner *et al.*, 2010; IPCC, 2013)。多个气候模型预测结果一致显示, 未来气候变化会带来全球或局部降水格局的变化(Fischer *et al.*, 2013; Knapp *et al.*, 2015)。未来降水将在高纬度和部分热带地区增加, 而在中低纬度和部分亚热带地区减少(Harper *et al.*, 2005)。同时, 极端降水事件的发生频率增加, 降雨强度和降雨时间分布进一步变化(Thomey *et al.*, 2011; 彭琴等, 2012; IPCC, 2013)。全球变暖的背景不断促成干旱化趋势加重, 导致未来大多数地区面临严重和大面积的干旱(Allan & Soden, 2008; Dai, 2013)。作为驱动生态过程的关键影响因子, 降水量的变化将改变陆地生态系统碳循环, 对陆地生态系统源汇功能带来巨大的影响(Knapp *et al.*, 2008; Reichstein *et al.*, 2013)。

土壤呼吸是指未扰动土壤中产生CO₂的所有代谢, 主要包括自养呼吸(植物根系呼吸)和异养呼吸(土壤微生物和土壤动物呼吸)两个组分(Raich & Schlesinger, 1992; Hanson *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2014)。土壤呼吸是土壤有机质输出的主要形式, 是土壤碳库向大气释放CO₂的重要途径, 占全球陆地生态系统总呼吸的60%–90% (Aanderud *et al.*, 2011; Hagedorn & Joos, 2014), 在调控区域和全球尺度的碳循环上起着十分关键的作用。土壤呼吸同时受到土壤孔隙度、温度、湿度、氧气含量和土壤pH值等非生物因子和土壤微生物、植物根系等生物因子共同影响(李凌浩和陈佐忠, 1998; 刘涛等, 2012; Vargas *et al.*, 2012; Vicca *et al.*, 2014), 全球降水格局的改变对土壤呼吸的作用至关重要, 甚至会进一步影响全球气候变化的进程(Cox *et al.*, 2000; Heimann & Reichstein, 2008; Wilcox *et al.*, 2016; Xu *et al.*, 2016)。为了探究土壤呼吸对降水变化的响应情况, 全球各地开展了大量改变降水的控制实验, 覆盖不同气候带、生态系统类型等, 充分模拟了降水变化对土壤呼吸的影响, 并逐渐取得了一些重要

的成果(Borken *et al.*, 2002; Risch & Frank, 2007; 张丽华等, 2009; Cleveland *et al.*, 2010; 吕文强等, 2011; Poll *et al.*, 2013; Suseela & Dukes, 2013; 管超等, 2017)。由于不同研究的区域条件和研究方法等的差异, 土壤呼吸对降水变化的响应研究并未得出一致结论, 所以, 一些关于全球降水控制实验的整合分析应运而生。Wu等(2011)和Zhou等(2016)整合了全球降水控制实验对主要陆地生态系统碳循环过程的影响, 发现增加降水对全球碳循环过程普遍促进, 而减少降水产生相反的作用。Liu等(2016)则针对性地整合了全球降水格局变化对土壤呼吸的两个组分和温度敏感性的影响, 探究了土壤湿度、土壤呼吸及土壤温度敏感性(Q_{10})对降水变化的响应, 发现了土壤湿度和干旱指数的主导作用。但并没有进一步探究降水变化下土壤呼吸响应的过程机理, 且对于背景降水量和温度怎样影响土壤呼吸的水分敏感性也不清楚。一般来说, 降水变化下, 土壤湿度通过直接影响根和微生物的生理学过程间接影响底物供应和CO₂扩散来影响土壤呼吸(Beier *et al.*, 2012; Vicca *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2016), 且土壤呼吸对水分的依赖性会随着环境中的水热限制因子的变化而改变。因此, 本研究在前人的研究成果上搜集了更为全面的关于土壤呼吸的降水控制实验的数据库, 共129篇文献, 利用整合分析的方法, 探究了降水变化下驱动土壤呼吸的主要因子及过程机理, 以期对未来全球气候变化背景下陆地生态系统碳平衡研究奠定理论基础和数据支撑。

1 材料和方法

1.1 数据搜索和收集

数据收集标准将会影响meta分析的结果(Hungate *et al.*, 2009)。本研究的数据收集标准主要有3个: (1)对于同一研究, 保证对照组和实验组具有相同的立地条件、植被类型和气候条件; (2)对于多年的实验观测结果, 根据需要收集全部观测结果并求取平均值; (3)对于多因素控制实验, 运用降水处理组和

空白对照组作为基础数据, 而对于增温、施氮、改变降雨等共同控制的实验组, 用单因素或多因素处理的增温、施氮等处理组作为对照组进行meta分析, 以扩大样本量, 得出更为广泛的规律。

运用ISI Web of Science/Google Scholar对前人的研究结果进行搜索收集, 数据库限制在田间实验, 即生态系统水平上的降水控制实验, 不包括室内培养或是盆栽试验。当研究结果以数据图的形式呈现时, 使用软件Get data获取实验观测数据。用于搜索的关键词有rainfall addition/exclusion, soil respiration, rainfall/precipitation manipulation, ecosystem, increasing/decreasing precipitation, watering, irrigation, changing/altering precipitation, carbon cycle, climate change等。对于每个研究, 收集实验样地的经纬度、年降水量(MAP)、年平均气温(MAT)、生态系统类型、实验年限等信息, 同时收集了土壤湿度、实验处理类型和样本量、实验处理技术、对照组和处理组平均值、样方大小和变异性等相关指标信息。这些研究纬度跨度从37° S至78° N, MAT跨度从-18 °C到28 °C, MAP跨度从105 mm到5 000 mm, 实验期限从1年延伸到14年。将收集到的研究数据, 按照不同生态系统类型、不同实验期限、不同MAT和MAP多种分类依据进行了分类, 进行更为清晰明确的统计和分析。我们共收集到129篇学术论文, 345个平行值(包括土壤呼吸、土壤含水量、地上净初级生产力、地下净初级生产力和微生物碳库), 其中增加降水实验209个, 减少降水实验136个, 用于meta分析。

1.2 效应值及Meta分析

采用反映降水变化对土壤呼吸效应的反应比值(response ratios, RR)作为效应值(Hedges *et al.*, 1999)。单个实验研究的效应值计算公式如下:

$$RR = \ln(\overline{X_t} / \overline{X_c})$$

式中, $\overline{X_c}$ 表示对照组的平均值, $\overline{X_t}$ 表示处理组的平均值。

其方差为:

$$\text{var}(RR) = SD_t^2 / (N_t X_t^2) + SD_c^2 / (N_c X_c^2)$$

式中, $\overline{X_t}$ 、 SD_t 和 N_t 分别表示处理组的平均值、方差和样本量; $\overline{X_c}$ 、 SD_c 和 N_c 分别表示对照组的平均值、方差和样本量。

同时, 为了在统一降水水平上比较土壤呼吸的变化, 将所有土壤呼吸标准化至统一的降水改变百分比。取数据库所有研究降水变化的中值41%作为

标准, 利用以下公式将所有降水处理标准化至增加或减少当年降水量的41% (Liu *et al.*, 2016)。若无当年降水量数据, 使用平均年降水量(MAP)代替:

$$\overline{X_{nt}} = \overline{X_c} + \frac{(\overline{X_t} - \overline{X_c})}{P} \times 41$$

式中 $\overline{X_{nt}}$ 表示降水量变化标准化到当年降水量的41%的土壤呼吸平均值; $\overline{X_t}$ 和 $\overline{X_c}$ 分别表示处理组和对照组的平均值; P 表示当年的降水量。标准化后的反应比及方差由公式 $RR_{\text{norm}} = \ln(\overline{X_{nt}} / \overline{X_c})$ 计算。最后, 我们利用公式 $\Delta SR = \exp(RR_{\text{norm}}) - 1$ 将结果重新变换为增加降水和减少降水带来的处理组比对照的变化量。

由于反应比的自然对数值偏倚较小、样本近似成正态分布, 故反应比的自然对数值非常适合作为meta分析的测量值(Hedges *et al.*, 1999; Koricheva *et al.*, 2013; Lu *et al.*, 2013)。综合所有的单个研究, 运用meta分析方法计算全球水平上土壤呼吸对降水变化的响应, 使用随机效应模型, 模型计算权重采用方差的倒数。总体的 RR 和置信区间(CI)计算运用软件METAWIN 2.1 (Sinauer Associates, Sunderland, USA)。当95%的置信区间(CI)与0不重叠, 认为在统计学意义上显著。

1.3 回归分析

为探索影响土壤呼吸的因子, 使用SPSS 21.0 (SPSS, Chicago, USA)对土壤含水量、地上/地下净初级生产力($ANPP$ / $BNPP$)、土壤微生物碳库(MBC)与土壤呼吸的相关关系进行一元线性回归模型分析, 该分析过程使用未标准化的 RR 。使用 F 检验分析回归结果的显著性。全文使用软件SigmaPlot 10.0作图。

1.4 结构方程模型的构建

结构方程模型主要用于探究降水变化下影响土壤呼吸的主要机制。由于在回归分析中, 我们发现了土壤湿度、 $ANPP$ 、 $BNPP$ 、 MBC 与土壤呼吸都存在正相关关系, 故在结构方程模型中, 我们主要引入这4个变量。结构方程拟合采用最大似然估计法, 模型评价标准采用 χ^2 检验、赤池信息准则(AIC)、比较拟合指数(CFI)和近似误差均方根($RMSEA$)。当 $p > 0.05$, AIC 较小, CFI 接近于1, $RMSEA$ 接近于0时, 说明结构方程模型拟合效果较好。模型使用软件Amos 21.0构建(SPSS, Chicago, USA)。

2 结果

2.1 土壤呼吸对降水变化的响应

从图1可以看出, 土壤湿度和土壤呼吸随降水改变量的变化呈现显著的线性关系, 增加或减少降水量占当年降水量的百分比越大, 引起的土壤湿度和土壤呼吸值变化越大。为了便于比较降水改变量相同的情况下土壤呼吸值变化量的差异, 我们将降水变化标准化到所有实验处理的平均水平, 即当年降水量的41%。

根据meta分析的结果, 当降水变化量标准化到当年降水量的41%后, 增加降水促进土壤呼吸2%–135%, 减少降水抑制土壤呼吸19%–24%, 且增加降水带来的土壤呼吸增加量($\Delta SR_{\text{norm}} = 49\%$)高于减雨带来的土壤呼吸减少量($\Delta SR_{\text{norm}} = -21\%$)。同时, 降水变化引起的土壤湿度变化与土壤呼吸呈现相似的规律。在灌丛生态系统类型中, 增雨41%引起了土壤呼吸增加高达135%, 而减雨带来的土壤呼吸下降不显著; 在沙漠生态系统中, 仅有的16个增雨实验显示41%的增雨使土壤呼吸增加超过了69%; 草地生态系统中, 增雨和减雨分别引起了土壤呼吸43%和-24%的变化; 而在较为湿润的森林生态系统中, 增雨引起的土壤呼吸增加很小且不显著, 但减雨41%使土壤呼吸下降了约16% (图2)。

2.2 驱动土壤呼吸响应的主要因子和过程

通过土壤呼吸的响应与相关因子和过程的响应的关系探究, 我们发现土壤呼吸的变化与土壤湿度、ANPP、MBC的变化均存在显著的线性关系(图

3), 而土壤呼吸的变化与BNPP变化的线性关系接近显著, 这也可能是由于地下生物量观测值较少导致样本不足引起的。同时考虑增加降水和减少降水处理时, 土壤湿度和ANPP对土壤呼吸变化的贡献率分别为62%和59%。ANPP和MBC对土壤呼吸变化的解释率分别为21%和48%。由于样本量的限制, BNPP对土壤呼吸的贡献率仅达到 $p < 0.1$ 的显著水平(图3)。

通过结构方程模型进一步分析降水变化下各生态过程对土壤呼吸的影响发现, 土壤湿度、MBC和BNPP的增加直接促进土壤呼吸, 且这3个过程对土壤呼吸变化的共同解释度高达98%, ANPP主要通过影响土壤微生物碳库和BNPP影响土壤呼吸。降水变化下土壤湿度对ANPP、MBC和土壤呼吸产生正效应, 而对BNPP产生负效应, 同时BNPP与MBC的变化也呈现负相关关系。土壤湿度、ANPP和BNPP在降水变化下对MBC的贡献率达到74%, 土壤湿度和BNPP对ANPP的贡献率仅为18%, 而土壤湿度和ANPP对BNPP的贡献率仅为5%。通过此模型我们发现, 降水变化下土壤湿度一方面直接改变土壤呼吸, 另一方面通过影响ANPP、BNPP和MBC间接影响土壤呼吸(图4)。

2.3 土壤呼吸的水分敏感性在不同本底降水量和温度条件下的差异

将土壤湿度对土壤呼吸的影响分为增雨和减雨处理来看。增雨处理下, 土壤湿度对土壤呼吸变化的贡献率较高(图5A, $R^2 = 0.46$), 并且, 土壤呼吸对水分的敏感性在增雨处理下(图5A, $S = 0.74$, S 是斜

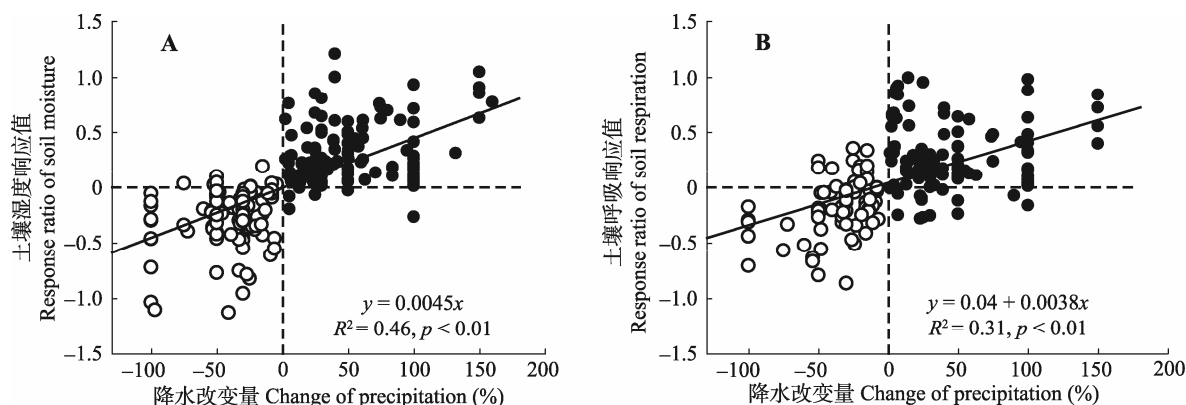


图1 降水变化下土壤湿度(A)和土壤呼吸(B)响应值随降水改变量梯度的变化。黑色点表示增加降水处理, 白色点表示减少降水处理。 $p < 0.01$ 表示统计结果极显著, $p < 0.05$ 表示统计结果显著。

Fig. 1 Regression relationships of soil moisture (A) and soil respiration (B) with percentage changes of precipitation. The filled circles represent increased precipitation, and the open circles represent decreased precipitation. $p < 0.01$, statistically highly significant; $p < 0.05$, statistically significant.

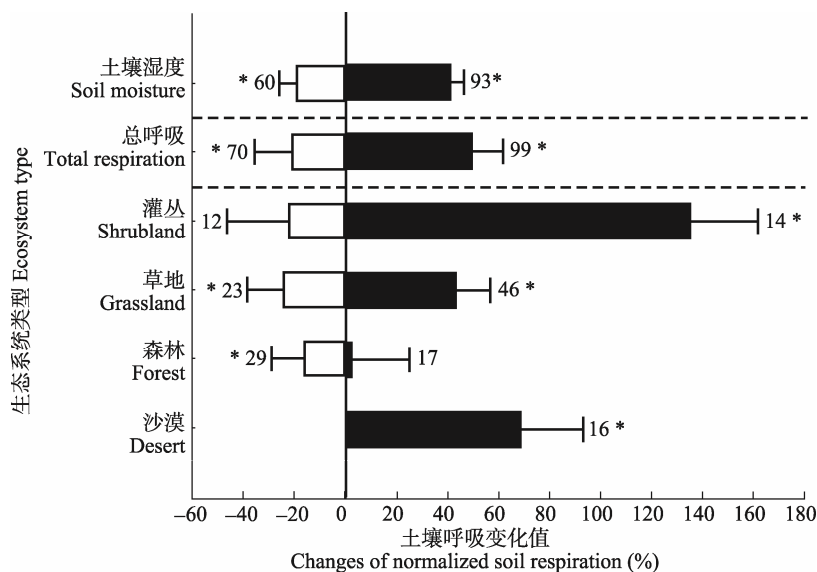


图2 土壤呼吸对增雨和减雨的总响应及不同生态系统类型对增雨和减雨的响应差异(效应值 \pm 95%置信区间)。白色的条形柱表示减少降水处理引起的土壤呼吸降低幅度,黑色代表增加降水处理引起的土壤呼吸增加幅度。数字表示用于整合分析的样本量。*表示响应的统计结果显著。

Fig. 2 Changes of normalized soil respiration in overall and different ecosystems under increased or decreased precipitation (effect size \pm 95% confidence interval). The white bars represent the negative effects of decreased precipitation while the black bars represent the positive effects of increased precipitation. The values beside the bars indicate sample sizes used in meta-analysis. * means statistically significant.

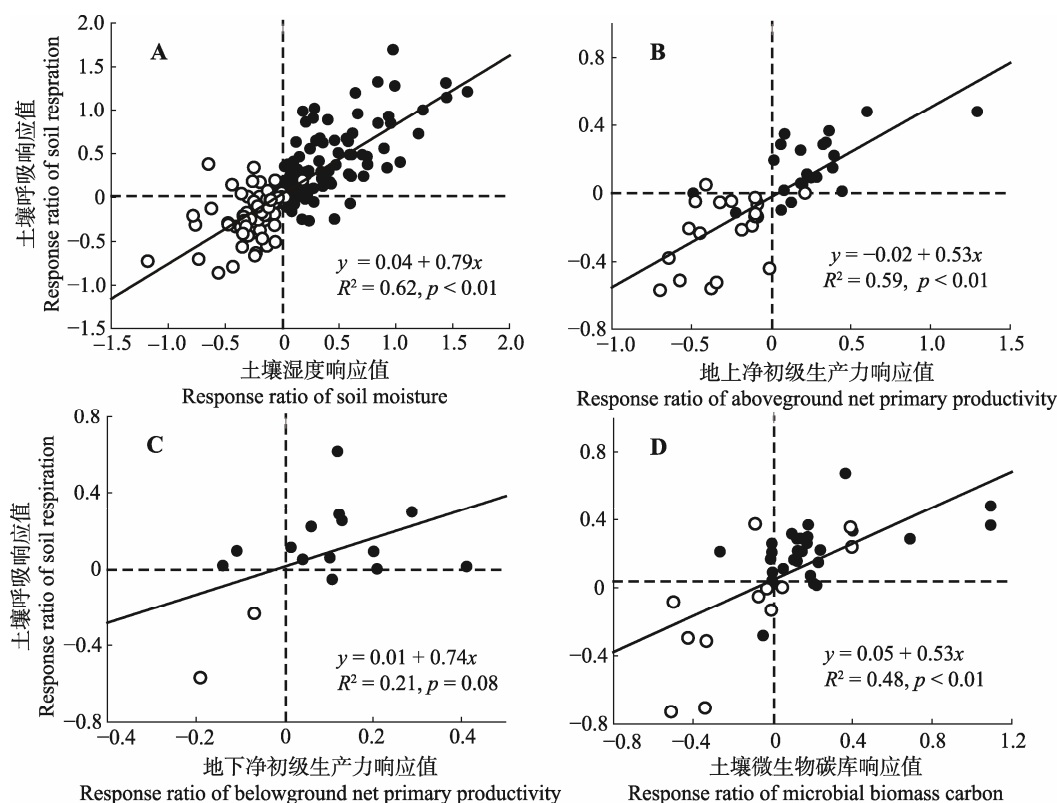


图3 降水变化下土壤湿度(A)地上净初级生产力(B)、地下净初级生产力(C)和土壤微生物碳含量(D)变化对土壤呼吸的影响。黑色点代表增加降水处理,白色点代表减少降水处理。 $p < 0.01$ 表示统计结果极显著, $p < 0.05$ 表示统计结果显著。

Fig. 3 Regression relationships of soil respiration with soil moisture (A), aboveground net primary productivity (B), belowground net primary productivity (C), and microbial biomass carbon (D). The filled circles represent increased precipitation, and the open circles represent decreased precipitation. $p < 0.01$, statistically highly significant; $p < 0.05$, statistically significant.

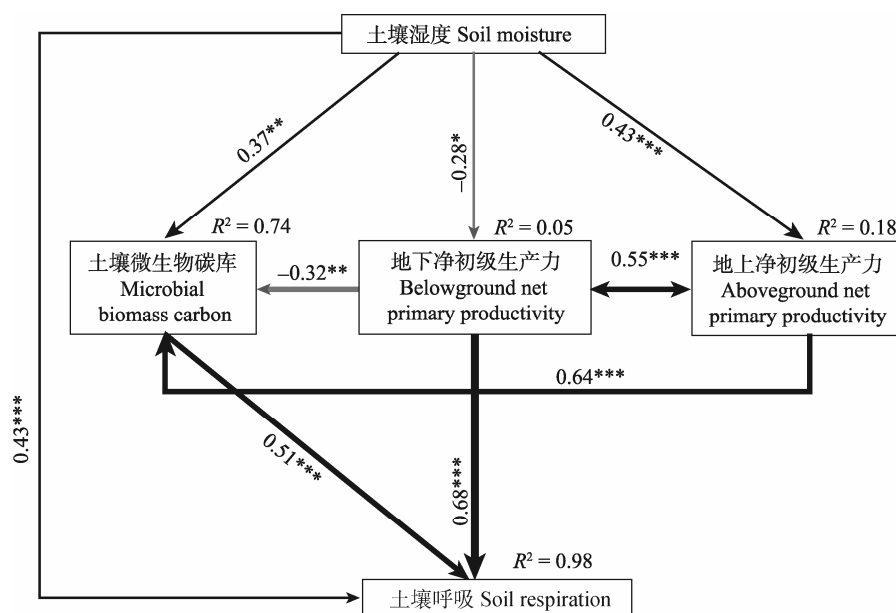


图4 降水变化下土壤湿度、地上净初级生产力、地下净初级生产力和土壤微生物碳含量变化影响土壤呼吸变化机制的结构方程模型。灰色和黑色的箭头分别代表显著的正效应和负效应。箭头旁边的数字代表回归系数。箭头的粗细代表回归关系的强度。 R^2 表示有关变量的共同解释度。***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$ 。 $\chi^2 = 0.49$, $p = 0.48$, 比较拟合指数(CFI) = 1.00, 近似误差均方根(RMSEA) = 0.00, 赤池信息准则(AIC) = 38.49。

Fig. 4 A structural equation model of the effects of soil moisture, aboveground net primary productivity, belowground net primary productivity, and microbial biomass carbon on soil respiration. Gray and black arrows represent significant positive and negative pathways, respectively. Values beside the arrows indicate the standard path coefficients. Arrow width is proportional to the strength of the relationship. R^2 values represent the proportion of variance explainable by each variable in the model. ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$. $\chi^2 = 0.49$, $p = 0.48$, comparative fit index (CFI) = 1.00, root mean square error of approximation (RMSEA) = 0.00, Akaike information criteria (AIC) = 38.49.

率,表示土壤湿度的响应值每变化一个单位引起的土壤呼吸响应值变化量,以此类推)高于减雨处理(图5A, $S = 0.58$),呈现出土壤呼吸对降水变化的非对称响应,这进一步验证了图2的结果。

在不同年平均气温的环境下,土壤呼吸在增雨和减雨处理下呈现不同的响应规律。增加降水时,土壤呼吸对水分变化的敏感性随环境年平均气温的变化差异不大,在3个温度梯度时敏感性大约为0.7;而减少降水时,土壤呼吸对水分变化的敏感性随着环境温度的升高而加剧(图5E, $S_1 = 0.42$, $S_2 = 0.66$, $S_3 = 1.02$, S_1 , S_2 , S_3 分别表示图5E中3条回归线的斜率,表示在3个不同的温度梯度中,土壤湿度的响应值每变化一个单位引起的土壤呼吸响应值变化量,以此类推)。在年平均气温较高的环境中(MAT > 20 °C, $S_3 = 1.02$),减少降水带来的即使轻微的土壤湿度降低都会引起土壤呼吸的明显下降,这与高温土壤水分蒸散速率快、土壤水分含量低致使土壤处于水分胁迫状态有很大的关系。

在不同年降水量的环境下,土壤呼吸对水分变化的敏感性在增雨和减雨处理下都呈现随着环境湿

度增加而降低的趋势。增雨对土壤呼吸的促进效应随着环境降水量的上升呈现减弱的趋势(图5C, $S_1 = 0.71$, $S_2 = 0.59$, $S_3 = 0.15$),当环境降水量达到1 000 mm以上时,增雨几乎已经无法刺激土壤呼吸,甚至过量的水分添加反而会抑制土壤呼吸。在图2的森林生态系统中,由于森林生态系统普遍较为湿润,增加降水同样也未带来土壤呼吸的持续增长,这也印证了本结果。在减少降水时,随着环境降水量的增加,减少降水对土壤呼吸的抑制作用逐渐减弱。并且,仅在环境年降水量在500–1 000 mm时,土壤呼吸与土壤水分呈现显著的线性关系,土壤呼吸对土壤湿度的斜率高达1.1 (图5F)。

3 讨论

3.1 土壤呼吸对降水变化的响应

土壤呼吸对降水变化的响应主要是因为降水改变土壤湿度和土壤温度(Aanderud *et al.*, 2011; Beier *et al.*, 2012; Vicca *et al.*, 2014),而Liu等(2016)通过研究降水改变对土壤呼吸及 Q_{10} 的影响发现,降水引起的土壤温度改变很小。因此降水变化对土

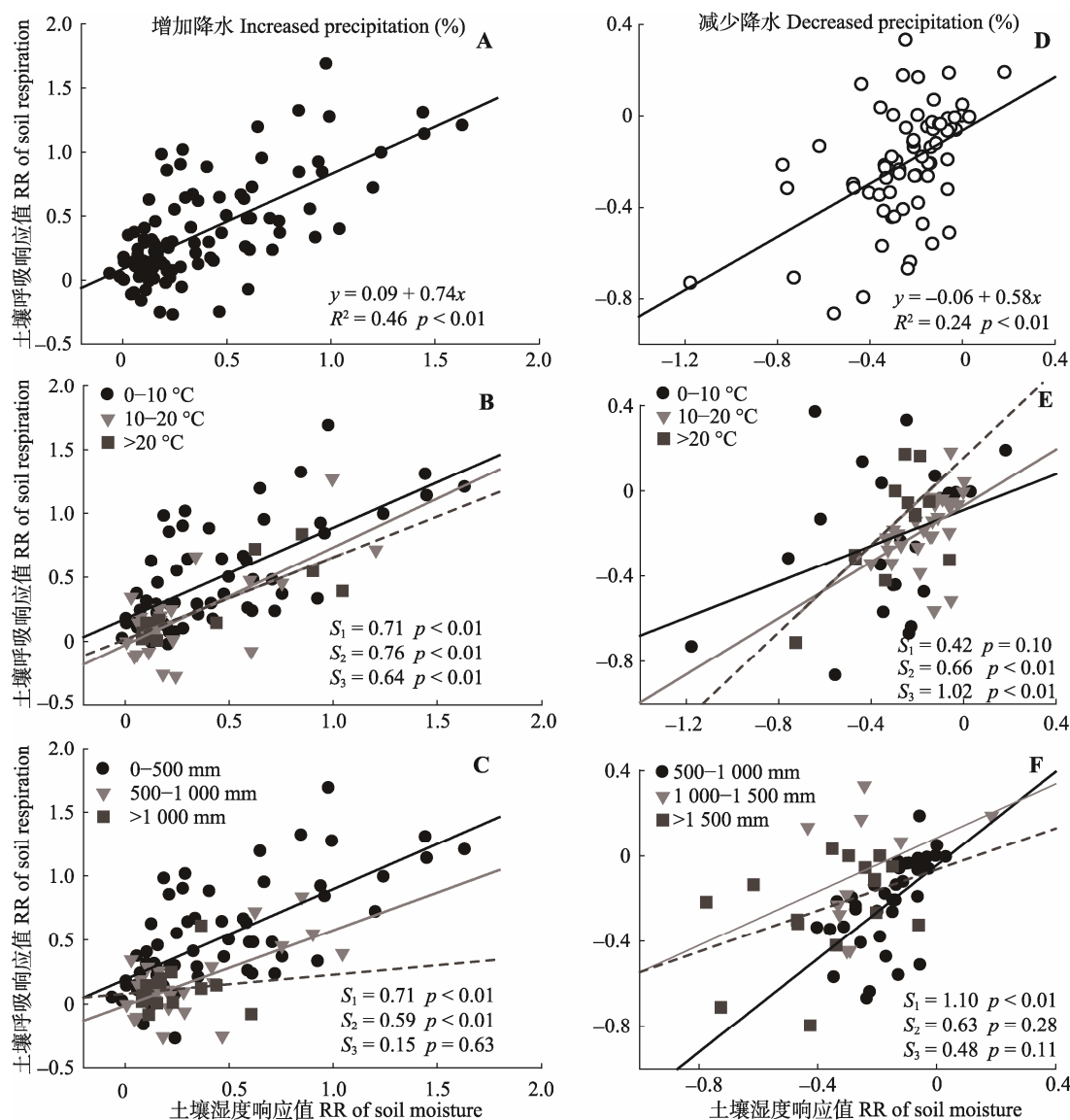


图5 增加降水和减少降水下土壤呼吸变化与土壤湿度变化的关系(A, D)及在不同本底年平均气温(°C; B, E)和年降水量(mm; C, F)下土壤呼吸随土壤湿度变化的敏感性差异。黑色实线、虚线、灰色实线分别表示3个降水或温度梯度下的土壤呼吸变化和土壤湿度变化的回归关系。 S_1 、 S_2 、 S_3 分别是3条回归线的斜率。A, B, C, 增加降水处理。D, E, F, 减少降水处理。 $p < 0.01$ 表示统计结果极显著, $p < 0.05$ 表示统计结果显著。RR, 响应值。

Fig. 5 Regression relationships between response ratio of soil respiration and response ratio of soil moisture under increased or decreased precipitation (A, D). Different sensitivities of changes in soil respiration to soil moisture under increased or decreased precipitation in different conditional mean annual temperature (°C; B, E) and mean annual precipitation (mm; C, F). Black line, dash line and gray line represent the regression relationships between response ratio of soil respiration and response ratio of soil moisture under three precipitation or three temperature gradients, respectively. S_1 , S_2 , and S_3 represent slopes of the three regression lines, respectively. A, B, and C, Increased precipitation treatment. D, E, and F, Decreased precipitation treatments. $p < 0.01$, statistically highly significant; $p < 0.05$, statistically significant. RR, response ratio.

壤呼吸的改变主要是通过直接改变土壤含水量以及间接影响土壤微生物活性或植物生理作用来影响土壤呼吸(鲍芳和周广胜, 2010)。本文结果表明, 在全球水平上土壤呼吸对降水量响应的普遍规律是: 增加降水促进土壤呼吸, 减少降水抑制土壤呼吸。这与大多数单个站点的研究结果(张丽华等, 2009; Wu *et al.*, 2011; 刘涛等, 2012; Zhou *et al.*, 2016; 管超等,

2017)一致。并且, 土壤呼吸增加或减少的量与降水量变化呈现一致的线性关系, 即增加或减少的降水量越多, 引起的土壤呼吸变化越大(Bai *et al.*, 2004; Fiala *et al.*, 2009; Wu *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2016)。

土壤呼吸对降水变化的响应受土壤本身的理化性质、土壤结构、植被类型、气候类型等影响(Vicca *et al.*, 2014)。在较为干旱的荒漠、草地或灌丛生态

系统中,降水是主要的限制因子,增加降水土壤呼吸增加40%以上,而减少降水仅降低了20%左右土壤呼吸;而在较为湿润森林生态系统中,增加降水引起的土壤呼吸增量很小(<10%),而减少降水降低了土壤呼吸的16%。已有研究结果表明,在较为干旱的地带,*NEE*和植物生产力等碳循环过程对增加降水的响应敏感性高于减少降水(Flanagan *et al.*, 2002; Knapp & Smith, 2001; Knapp *et al.*, 2017),本文的研究结果与之一致。而在考虑总体土壤呼吸对降水的响应时,增雨增加了土壤呼吸量的49%,减雨减少了土壤呼吸量的21%,并且根据图5,土壤呼吸对增雨的敏感性高于减雨处理,这与Wu等(2011)和Zhou等(2016)的研究结果一致。导致这种规律的原因可能是在较为干旱的环境中,土壤以及植物对干旱有一定的抵抗力,且继续减少降水会提高植物及土壤微生物的水分利用效率(Gutschick & BasiriRad, 2003; Huxman *et al.*, 2004; Liu *et al.*, 2016),从而使得减雨的效应略小;而增加降水引起土壤湿度增加的同时,导致土壤微生物及其他养分元素的变化,进而更大程度地促进土壤呼吸的增长(Flanagan *et al.*, 2002; Knapp *et al.*, 2017)。而在较为湿润的环境中,水分不是主要的限制因子,增雨不能进一步提高土壤呼吸,甚至过多降水会导致土壤透气性下降(Knapp *et al.*, 2008; Estiarte *et al.*, 2016)及养分淋溶流失严重(Schuur & Matson, 2001; Schuur, 2003),导致土壤呼吸下降。

3.2 降水变化下驱动土壤呼吸的主要机制

降水变化主要通过改变土壤水分来改变生态系统碳循环过程,结合图3和图4的结果我们发现,土壤湿度是降水变化下驱动土壤呼吸变化的主导因子,土壤湿度及由其引发的*BNPP*和土壤微生物碳库变化对土壤呼吸变化的解释度高达98%。土壤湿度一方面直接影响土壤呼吸,另一方面通过影响*ANPP*、*BNPP*及*MBC*间接影响土壤呼吸(图4)。*ANPP*并不直接影响土壤呼吸,但其对地下根系及土壤微生物都有重要作用,降水变化下*ANPP*对土壤呼吸的解释度高达59%(图3B)。*ANPP*代表植物光合作用积累有机物的能力,增加降水可以促进植物光合作用,这一方面会直接导致根系活动加剧,另一方面光合产物的增加导致土壤凋落物增加,同时降水增加又会促进凋落物进入土壤(Knapp & Smith, 2001; Sponseller, 2007; Inglima *et al.*, 2009; Cleveland *et al.*,

2010; Smith *et al.*, 2014)。这为土壤微生物活动提供了底物,促进土壤异养呼吸。同时,土壤湿度增加会导致土壤微生物碳库增加,进一步促进异养呼吸。尽管土壤湿度增加会抑制*BNPP*,但*ANPP*增加又会促进*BNPP*及土壤微生物活力,最终导致土壤总呼吸增加。反之,减少降水会抑制植物光合作用及微生物活动进而抑制土壤呼吸,并且过度干旱会造成植物根系死亡(Harper *et al.*, 2005; Sotta *et al.*, 2007),这一方面直接导致根系呼吸降低,另一方面会通过影响根系对水分的吸收利用来影响植物光合作用,形成一系列正反馈过程降低土壤呼吸。

本研究结果显示,*BNPP*对土壤湿度的变化系数(-0.28)小于*MBC* (0.37),说明根系对土壤湿度的敏感性低于土壤微生物,但*ANPP*对土壤湿度较为敏感,变化系数为0.43。结合结构方程模型结果可以发现,降水变化下*ANPP*主要通过间接影响*BNPP*和*MBC*来影响土壤呼吸,在时间上的反应明显慢于土壤微生物对土壤湿度的直接响应,所以土壤微生物对水分的响应敏感性会高于植物。而*BNPP*对土壤呼吸的影响程度又高于*MBC* (图4),造成这一结果的原因可能主要是自养呼吸在土壤呼吸中占据比例较大(Chen *et al.*, 2008, 2009),尽管根系对土壤湿度敏感性低于土壤微生物,但植物根系变化带来的土壤呼吸变化比例高于土壤微生物(图4)。土壤湿度对*BNPP*的负效应会与土壤湿度对*ANPP*的正效应相互抵消,增加土壤湿度导致的*BNPP*下降会被*ANPP*增加进而引起的*MBC*和*BNPP*增加所弥补,增加降水会促进土壤呼吸。

3.3 环境条件影响土壤呼吸对水分的敏感性

土壤呼吸对水分的敏感性会随着本底环境变化而变化。随着环境温度的升高,土壤呼吸对增雨的响应没有明显差异,而对减雨的响应逐渐增强。随着温度的升高,增加降水会在一定程度上弥补高温蒸散的水分损失,土壤湿度及其引起的土壤呼吸并不一定会发生显著变化(图5),这与Bai等(2010)的研究结果一致。而减少降水时,土壤蒸发和植物蒸腾作用会随着环境温度的升高而加强,这种情况下继续移除部分降水会使土壤水分胁迫加剧,进而极大地抑制土壤呼吸。因此在减雨处理时,土壤呼吸对水分的敏感性会随着环境温度的升高而增强(Jiang *et al.*, 2013)。

同样,土壤呼吸对水分的敏感性受到本底降雨

量的影响。由图5的结果我们发现土壤呼吸对水分的敏感性在增雨和减雨处理时都随着本底降水量的增加而逐渐下降(图5C、5F), 这一结果与大多数研究结果(Jiang *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2016)一致。一般来说, 在较为湿润(年降水量较高)的地带, 土壤呼吸对水分的敏感性较低。增加降水只能微弱地促进土壤呼吸, 甚至过量的水分添加会降低土壤通透性, 导致土壤氧分不足而抑制土壤呼吸, 此时, 适当地移除部分水分有可能促进土壤呼吸(Rocette *et al.*, 1991; Zhou *et al.*, 2008)。而在原本就很干旱(年降水量较少)的地带, 即使微小的降水也会引起土壤呼吸极大的响应(Knapp *et al.*, 2008), 但减雨对较为干旱的生态系统的影响说法并不一致。有的研究认为在干旱环境中继续减少降水会导致土壤呼吸下降(刘涛等, 2012; Hertel *et al.*, 2013); 但也有研究指出, 干旱生态系统对干旱具有一定的抵抗力和适应性, 移除一定的雨量并不一定会影响土壤呼吸(Knapp & Smith, 2001; Flanagan *et al.*, 2002)。本研究中, 在减雨处理下, 土壤呼吸对土壤湿度的响应在降水量超过1 000 mm的梯度下并未呈现显著的线性关系。并且, 由于在降水量低于500 mm的环境中开展的减雨控制实验较少, 无法进一步印证以上结论。而Liu等(2016)用干旱指数表征环境湿润度时, 也发现土壤呼吸对增雨的响应随着环境湿润度的增加而减弱, 对减雨的响应随环境湿润度变化不明显。

3.4 本研究的可能局限性及对未来研究的展望

尽管meta分析在定量的综述研究中具有极其重要的意义, 但有一定的局限性。纵观本研究的数据库, 我们可以发现, 多数降水控制实验开展于草地生态系统, 由于草地生态系统较为干旱, 水分是主要限制因子, 故对增加降水的响应可能会表现得较为敏感(Knapp *et al.*, 2017; Wilcox *et al.*, 2017)。而森林生态系统由于降水量较高, 对降水变化的响应较弱, 所以不同类型生态系统所占比例的不同会导致整体结果的变化。另外, 热带、亚热带森林有明显的干湿季(焦敏和申卫军, 2014), 季节性降水格局差异会导致土壤呼吸对降水变化的差异性响应(Deng *et al.*, 2017; Xu *et al.*, 2017), 这些差异很难在meta分析中捕捉到。因此全球meta分析的主要目的是提供普遍规律, 具体气候条件下和生态系统类型的独特响应过程机理还需实验验证。

通过本研究, 我们也发现目前关于极端降水及

极端干旱事件对生态系统影响的实验开展得较少, 根据气候模型预测结果, 未来全球降水格局变化会带来更多的极端降水事件, 降雨强度和降雨时间分布进一步变化(Thomey *et al.*, 2011; IPCC, 2013)。未来的降水控制实验还需着眼于极端降水事件对生态系统碳循环的影响, 增加对季节性降水变化的关注, 开展改变降水频率及季节性降水分配等改变其他降水特征的控制实验, 以期更全面地揭示全球降水格局改变下陆地生态系统碳循环的响应规律, 为未来气候变化的研究提供理论支撑。

4 结论

通过对全球降水数据的整合, 我们发现增加降水促进土壤呼吸, 减少降水抑制土壤呼吸, 且在标准化降水量处理下, 土壤呼吸在增雨处理下的增长量高于在减雨处理下的降低量。通过回归分析及结构方程模型发现, 土壤湿度是降水变化下驱动土壤呼吸的主导因子, 其一方面直接影响土壤呼吸, 另一方面通过改变MBC和ANPP、BNPP影响土壤呼吸, 总解释度高达98%。ANPP并不直接影响土壤呼吸, 而是通过改变BNPP及MBC间接地影响土壤呼吸。另外, 土壤呼吸对降水变化的响应还受到本底环境降水量和温度的影响。通过分析不同背景降水量和温度梯度下土壤呼吸对水分的敏感性发现, 土壤呼吸的水分敏感性对增加降水的响应随着环境温度的升高没有明显变化, 而对减少降水的响应随着环境温度的升高而增强。土壤呼吸对水分的敏感性在增雨和减雨处理时随环境降水量的增加均呈现减弱趋势。

基金项目 国家自然科学基金(31470528和31625006)。

致谢 感谢中国科学院地理科学与资源研究所博士后李勇在数据收集和数据分析过程中给予的帮助。

参考文献

- Aanderud ZT, Schoolmaster DR, Lennon JT (2011). Plants mediate the sensitivity of soil respiration to rainfall variability. *Ecosystems*, 14, 156–167.
- Allan RP, Soden BJ (2008). Atmospheric warming and the amplification of precipitation extremes. *Science*, 321, 1481–1484.
- Bai YF, Han XG, Wu JG, Chen ZZ, Li LH (2004). Ecosystem

doi: 10.17521/cjpe.2017.0208

- stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 431, 181–184.
- Bai W, Wan S, Niu S, Liu W, Chen Q, Wang Q, Zhang W, Han X, Li L (2010). Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: Implications for ecosystem C cycling. *Global Change Biology*, 16, 1306–1316.
- Bao F, Zhou GS (2010). Review of research advances in soil respiration of grassland in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 713–726. (in Chinese with English abstract) [鲍芳, 周广胜 (2010). 中国草原土壤呼吸作用研究进展. 植物生态学报, 34, 713–726.]
- Beier C, Beierkuhnlein C, Wohlgemuth T, Penuelas J, Emmett B, Korner C, de Boeck H, Christensen JH, Leuzinger S, Janssens IA, Hansen K (2012). Precipitation manipulation experiments—Challenges and recommendations for the future. *Ecology Letters*, 15, 899–911.
- Borken W, Xu YJ, Davidson EA, Beese A (2002). Site and temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. *Global Change Biology*, 8, 1205–1216.
- Chen SP, Lin GH, Huang JH, He M (2008). Responses of soil respiration to simulated precipitation pulses in semiarid steppe under different grazing regimes. *Journal of Plant Ecology*, 1, 237–246.
- Chen SP, Lin GH, Huang JH, Jenerette GD (2009). Dependence of carbon sequestration on the differential responses of ecosystem photosynthesis and respiration to rain pulses in a semiarid steppe. *Global Change Biology*, 15, 2450–2461.
- Chimner RA, Welker JM, Morgan J, Lecain D, Reeder J (2010). Experimental manipulations of winter snow and summer rain influence ecosystem carbon cycling in a mixed-grass prairie, Wyoming, USA. *Ecohydrology*, 3, 284–293.
- Cleveland CC, Wieder WR, Reed SC, Townsend AR (2010). Experimental drought in a tropical rain forest increases soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *Ecology*, 91, 2313–2323.
- Cox PM, Betts RA, Jones CD, Spall SA, Totterdell IJ (2000). Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 408, 184–187.
- Dai AG (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 3, 52–58.
- Deng Q, Hui DF, Chu GW, Han X, Zhang QF (2017). Rain-induced changes in soil CO₂ flux and microbial community composition in a tropical forest of China. *Scientific Reports*, 7, 5539. doi: 10.1038/s41598-017-06345-2.
- Estiarte M, Vicca S, Penuelas J, Bahn M, Beier C, Emmett BA, Fay PA, Hanson PJ, Hasibeder R, Kigel J, Kroel-Dulay G, Larsen KS, Lellei-Kovacs E, Limousin JM, Ogaya R, Ourcival JM, Reinsch S, Sala OE, Schmidt IK, Sternberg M, Tielborger K, Tietema A, Janssens IA (2016). Few multiyear precipitation-reduction experiments find a shift in the productivity-precipitation relationship. *Global Change Biology*, 22, 2570–2581.
- Fiala K, Tuma I, Holub P (2009). Effect of manipulated rainfall on root production and plant belowground dry mass of different grassland ecosystems. *Ecosystems*, 12, 906–914.
- Fischer EM, Beyerle U, Knutti R (2013). Robust spatially aggregated projections of climate extremes. *Nature Climate Change*, 3, 1033–1038.
- Flanagan LB, Wever LA, Carlson PJ (2002). Seasonal and interannual variation in carbon dioxide exchange and carbon balance in a northern temperate grassland. *Global Change Biology*, 8, 599–615.
- Guan C, Zhang P, Li XR (2017). Responses of respiration with biocrust cover to water and temperature in the southeastern edge of Tengger Desert, Northwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 301–310. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Gutschick VP, BassiriRad H (2003). Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: Toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist*, 160, 21–42.
- Hagedorn F, Joos O (2014). Experimental summer drought reduces soil CO₂ effluxes and DOC leaching in Swiss grassland soils along an elevational gradient. *Biogeochemistry*, 117, 395–412.
- 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.
- Harper CW, Blair JM, Fay PA, Knapp AK, Carlisle JD (2005). Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO₂ flux in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, 11, 322–334.
- Hedges LV, Gurevitch J, Curtis PS (1999). The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 80, 1150–1156.
- Heimann M, Reichstein M (2008). Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 451, 289–292.
- Hertel D, Strecker T, Müller-Haubold H, Leuschner C, Guo D (2013). Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient — Is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? *Journal of Ecology*, 101, 1183–1200.
- Hungate BA, van Groenigen KJ, Six J, Jastrow JJ, Luo YQ, Graaff MA, Kessel C, Osenberg CW (2009). Assessing the effect of elevated CO₂ on soil carbon: A comparison of four meta-analysis. *Global Change Biology*, 15, 2020–2034.
- Huxman TE, Snyder KA, Tissue D, Leffler AJ, Ogle K, Pockman WT, Sandquist DR, Potts DL, Schwinning S (2004).

- Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, 141, 254–268.
- Inglima I, Alberti G, Bertolini T, Vaccari FP, Gioli B, Miglietta F, Cotrufo MF, Peressotti A (2009). Precipitation pulses enhance respiration of Mediterranean ecosystems: The balance between organic and inorganic components of increased soil CO₂ efflux. *Global Change Biology*, 15, 1289–1301.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y eds. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jiang H, Deng Q, Zhou G, Hui D, Zhang D, Liu S, Chu G, Li J (2013). Responses of soil respiration and its temperature/moisture sensitivity to precipitation in three subtropical forests in southern China. *Biogeosciences*, 10, 3963–3982.
- Jiao M, Shen WJ (2014). Effects of seasonal precipitation variation on litter-fall in lower subtropical evergreen broad-leaved forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 22, 549–557. (in Chinese with English abstract) [焦敏, 申卫军 (2014). 模拟降水分配季节变化对南亚热带常绿阔叶林凋落物的影响. 热带亚热带植物学报, 22, 549–557.]
- Knapp AK, Beier C, Briske DD, Classen AT, Luo Y, Reichstein M, Smith MD, Smith SD, Bell JE, Fay PA, Heisler JL, Leavitt SW, Sherry R, Smith B, Weng E (2008). Consequences of more extreme precipitation regimes for terrestrial ecosystems. *Bioscience*, 58, 811–821.
- Knapp AK, Ciais P, Smith MD (2017). Reconciling inconsistencies in precipitation-productivity relationships: Implications for climate change. *New Phytologist*, 214, 41–47.
- Knapp AK, Hoover DL, Wilcox KR, Avolio ML, Koerner SE, La Pierre KJ, Loik ME, Luo Y, Sala OE, Smith MD (2015). Characterizing differences in precipitation regimes of extreme wet and dry years: Implications for climate change experiments. *Global Change Biology*, 21, 2624–2633.
- Knapp AK, Smith MD (2001). Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291, 481–484.
- Koricheva J, Gurevitch J, Mengersen K (2013). *Handbook of Meta-Analysis in Ecology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Li LH, Chen ZZ (1998). Soil respiration in grassland communities in the world. *Chinese Journal of Ecology*, 17(4), 45–51. (in Chinese with English abstract) [李凌浩, 陈佐忠 (1998). 草地群落的土壤呼吸. 生态学杂志, 17(4), 45–51.]
- Liu L, Wang X, Lajeunesse MJ, Miao G, Piao S, Wan S, Wu Y, Wang Z, Yang S, Li P, Deng M (2016). A cross-biome synthesis of soil respiration and its determinants under simulated precipitation changes. *Global Change Biology*, 22, 1394–1405.
- Liu T, Zhang YX, Xu ZZ, Zhou GS, Hou YH, Lin L (2012). Effects of short-term warming and increasing precipitation on soil respiration of desert steppe of Inner Mongolia. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1043–1053. (in Chinese with English abstract) [刘涛, 张永贤, 许振柱, 周广胜, 侯彦会, 林琳 (2012). 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, 36, 1043–1053.]
- Lu M, Zhou X, Yang Q, Li H, Luo YQ, Fang CM, Chen JK, Yang X, Li B (2013). Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: A meta-analysis. *Ecology*, 94, 726–738.
- Lü WQ, Wang SJ, Liu XM, Rong L (2011). Influence of rainfall on soil respiration in Karst Urban green space. *Earth and Environment*, 39(2), 174–180. (in Chinese with English abstract) [吕文强, 王世杰, 刘秀明, 容丽 (2011). 喀斯特地区城市绿地土壤呼吸对降水变化的响应研究. 地球与环境, 39(2), 174–180.]
- Peng Q, Qi YC, Dong YS, He YT, Liu XC, Sun LJ, Jia JQ, Jin Z (2012). Responses of carbon cycling key processes to precipitation changes in arid and semiarid grassland ecosystems: A review. *Process in Geography*, 31, 1510–1518. (in Chinese with English abstract) [彭琴, 齐玉春, 董云社, 何亚婷, 刘欣超, 孙良杰, 贾军强, 金钊 (2012). 干旱半干旱地区草地碳循环关键过程对降雨变化的响应. 地理科学进展, 31, 1510–1518.]
- Poll C, Marhan S, Back F, Niklaus PA, Kandeler E (2013). Field-scale manipulation of soil temperature and precipitation change soil CO₂ flux in a temperate agricultural ecosystem. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 165, 88–97.
- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81–99.
- Reichmann LG, Sala OE, Whitehead D (2014). Differential sensitivities of grassland structural components to changes in precipitation mediate productivity response in a desert ecosystem. *Functional Ecology*, 28, 1292–1298.
- Reichstein M, Bahn M, Ciais P, Frank D, Mahecha MD, Seneviratne SI, Zscheischler J, Beer C, Buchmann N, Frank DC, Papale D, Rammig A, Smith P, Thonicke K, van der Velde M, Vicca S, Walz A, Wattenbach M (2013). Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, 500, 287–295.
- Risch AC, Frank DA (2007). Effects of increased soil water availability on grassland ecosystem carbon dioxide fluxes. *Biogeochemistry*, 86, 91–103.
- Rochette P, Desjardins RL, Pattey E (1991). Spatial and temporal variability of soil respiration in agricultural fields. *Canadian Journal of Soil Science*, 71, 189–196.
- Schuur EAG (2003). Productivity and global climate revisited:

- The sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*, 84, 1165–1170.
- Schuur EAG, Matson PA (2001). Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia*, 128, 431–442.
- Smith NG, Rodgers VL, Brzostek ER, Kulmatiski A, Avolio ML, Hoover DL, Koerner SE, Grant K, Jentsch A, Fatichi S, Niyogi D (2014). Toward a better integration of biological data from precipitation manipulation experiments into Earth system models. *Reviews of Geophysics*, 52, 412–434.
- Sotta ED, Veldkamp E, Schwendenmann L, Guimaraes BR, Paixao RK, Ruivo MDLP, Da Costa ACL, Meir P (2007). Effects of an induced drought on soil carbon dioxide (CO₂) efflux and soil CO₂ production in an Eastern Amazonian rainforest, Brazil. *Global Change Biology*, 13, 2218–2229.
- Sponseller RA (2007). Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Global Change Biology*, 13, 426–436.
- Suseela A, Dukes J (2013). The responses of soil and rhizosphere respiration to simulated climatic changes vary by season. *Ecology*, 94, 403–413.
- Thomey ML, Collins SL, Vargas R, Johnson JE, Brown RF, Natvig DO, Friggens MT (2011). Effect of precipitation variability on net primary production and soil respiration in a Chihuahuan Desert grassland. *Global Change Biology*, 17, 1505–1515.
- Vargas R, Collins SL, Thomey M, Johnson JE, Brown RF, Natvig DO, Friggens MT (2012). Precipitation variability and fire influence the temporal dynamics of soil CO₂ efflux in an arid grassland. *Global Change Biology*, 18, 1401–1411.
- Vicca S, Bahn M, Estiarte M, van Loon EE, Vargas R, Alberti G, Ambus P, Arain MA, Beier C, Bentley LP, Borken W, Buchmann N, Collins SL, de Dato G, Dukes JS, Escobar C, Fay P, Guidolotti G, Hanson PJ, Kahmen A, Kröel-Dulay G, Ladreiter-Knauss T, Larsen KS, Lellei-Kovacs E, Lebrija-Trejos E, Maestre FT, Marhan S, Marshall M, Meir P, Miao Y, Muhr J, Niklaus PA, Ogaya R, Peñuelas J, Poll C, Rustad LE, Savage K, Schindlbacher A, Schmidt IK, Smith AR, Sotta ED, Suseela V, Tietema A, van Gestel N, van Straaten O, Wan S, Weber U, Janssens IA (2014). Can current moisture responses predict soil CO₂ efflux under altered precipitation regimes? A synthesis of manipulation experiments. *Biogeosciences*, 11, 2991–3013.
- Wang X, Liu LL, Piao SL, Janssens IA, Tang JW, Liu WX, Chi YG, Wang J, Xu S (2014). Soil respiration under climate warming: Differential response of heterotrophic and autotrophic respiration. *Global Change Biology*, 20, 3229–3237.
- Wilcox KR, Blair JM, Smith MD, Knapp AK (2016). Does ecosystem sensitivity to precipitation at the site-level conform to regional-scale predictions? *Ecology*, 97, 561–568.
- Wilcox KR, Shi Z, Gherardi LA, Lemoine NP, Koerner SE, Hoover DL, Bork E, Byrne KM, Cahill JJ, Collins SL, Evans S, Gilgen AK, Holub P, Jiang L, Knapp AK, LeCain D, Liang J, Garcia-Palacios P, Penuelas J, Pockman WT, Smith MD, Sun S, White SR, Yahdjian L, Zhu K, Luo YQ (2017). Asymmetric responses of primary productivity to precipitation extremes: A synthesis of grassland precipitation manipulation experiments. *Global Change Biology*, 23, 4376–4385.
- Wu Z, Dijkstra P, Koch GW, Peñuelas J, Hungate BA (2011). Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, 17, 927–942.
- Xu MJ, Wang HM, Wen XF, Zhang T, Di YB, Wang YD, Wang JL, Cheng CP, Zhang WJ (2017). The full annual carbon balance of a subtropical coniferous plantation is highly sensitive to autumn precipitation. *Scientific Reports*, 7, 10025. doi: 10.1038/s41598-017-10485-w.
- Xu X, Shi Z, Chen X, Lin Y, Niu S, Jiang L, Luo R, Luo Y (2016). Unchanged carbon balance driven by equivalent responses of production and respiration to climate change in a mixed-grass prairie. *Global Change Biology*, 22, 1857–1866.
- Zhang LH, Chen YN, Zhao RF, Li WH (2009). Impact of temperature and soil water content on soil respiration in temperate deserts, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 936–949. (in Chinese with English abstract) [张丽华, 陈亚宁, 赵锐峰, 李卫红 (2009). 温带荒漠中温度和土壤水分对土壤呼吸的影响. 植物生态学报, 33, 936–949.]
- Zhou GS, Jia BR, Han GX, Zhou L (2008). Toward a general evaluation model for soil respiration (GEMSR). *Science in China Series C: Life Sciences*, 51, 254–262.
- Zhou X, Zhou L, Nie Y, Fu Y, Du Z, Shao J, Zheng Z, Wang X (2016). Similar responses of soil carbon storage to drought and irrigation in terrestrial ecosystems but with contrasting mechanisms: A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 228, 70–81.

责任编辑: 孙建新 责任编辑: 王 薇



扫码向作者提问