

底座入土深度和面积对典型草原土壤呼吸测定结果的影响

李建军^{1,2*} 刘 恋^{1,2*} 陈迪马¹ 许丰伟^{1,2} 程军回³ 白永飞^{1**}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049; ³新疆农业大学草业与环境科学学院, 乌鲁木齐 830052

摘 要 生态学家对土壤呼吸开展了大量研究, 但很少评估“底座”对土壤呼吸测量结果的影响, 特别是底座入土深度和面积对土壤呼吸测定结果的影响。为此, 该研究在内蒙古典型草原设置了2个底座面积(15 cm × 15 cm和30 cm × 30 cm)和2个底座入土深度(2 cm和5 cm)处理, 采用气室法在植物生长季对土壤呼吸进行了测定, 分析评估了底座面积和入土深度对土壤呼吸测定结果的影响。结果显示: 与底座入土较浅和面积较小的处理相比, 底座入土较深和面积较大的处理, 土壤呼吸测定值分别降低了8.0%–9.7%和9.1%–10.8%; 这两个处理的底座内土壤温度显著升高, 土壤含水量显著下降, 地上净初级生产力显著降低。结构方程模型分析表明, 底座入土较深、面积较大的处理, 主要通过降低地上净初级生产力和土壤含水量, 增加土壤温度, 使土壤呼吸下降, 各因子共同解释了土壤呼吸变异的89%。研究发现, 在使用气室法测定土壤呼吸时, 底座入土深度和面积对土壤呼吸测定结果具有显著影响, 评估底座处理效应对准确测定土壤呼吸强度具有重要的意义。理论上, 适当降低底座入土深度和底座面积大小, 将有助于准确测定土壤呼吸。但在实践中, 由于土壤异质性的影响, 减少底座面积可能会增加新的测量误差, 只能考虑适当降低底座入土深度。

关键词 底座; 净初级生产力; 土壤温度; 土壤含水量; 克隆整合; 季节动态; CO₂; 结构方程模型

李建军, 刘恋, 陈迪马, 许丰伟, 程军回, 白永飞 (2019). 底座入土深度和面积对典型草原土壤呼吸测定结果的影响. 植物生态学报, 43, 152–164. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0280

Effects of collar size and buried depth on the measurement of soil respiration in a typical steppe

LI Jian-Jun^{1,2*}, LIU Lian^{1,2*}, CHEN Di-Ma¹, XU Feng-Wei^{1,2}, CHENG Jun-Hui³, and BAI Yong-Fei^{1**}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³College of Grassland and Environment Science, Xinjiang Agricultural University, Ürümqi 830052, China

Abstract

Aims Soil respiration plays an important role in carbon cycling in grassland ecosystems. However, the effects of collar size and buried depth during field measurement on soil respiration are rarely assessed.

Methods We conducted a two-factor experiment to examine how soil collar depth (2 cm and 5 cm) and size (15 cm × 15 cm and 30 cm × 30 cm) affected the soil respiration (SR), post aboveground net primary productivity (post-ANPP), soil temperature (ST), and soil water content (SWC) in a semi-arid steppe.

Important findings The results showed that the deep-inserted soil collar (5 cm soil depth) decreased the soil respiration by 8.0%–9.7% compared with the shallow-inserted soil collar (2 cm soil depth). The large-sized soil collar (30 cm × 30 cm) decreased the soil respiration by 9.1%–10.8% compared with the small-sized soil collar (15 cm × 15 cm). We also found that the deep-inserted and large-sized soil collars had higher ST but lower SWC compared with the shallow-depth and small-sized soil collars. Structural equation model indicated that the lower respiration in the deep-inserted and large-sized soil collars was due to the lower post-ANPP, ST, and SWC. Overall, we found that the soil collar size and buried depth can substantially alter the magnitude of soil respiration by changing plant biomass, ST, and SWC. These findings suggest that the influences of collar size and buried depth on soil respiration should be considered for better estimation and modeling of soil CO₂ fluxes in terrestrial

收稿日期Received: 2017-11-02 接受日期Accepted: 2018-04-19

基金项目: 国家自然科学基金(31320103916和31630010). Supported by the National Natural Science Foundation of China (31320103916 and 31630010).

* 同等贡献作者Contributed equally to this work.

** 通信作者Corresponding author (yfbai@ibcas.ac.cn)

ecosystems.

Key words collar; net primary productivity; soil temperature; soil water content; clonal integration; seasonal dynamics; CO₂; structural equation model

Li JJ, Liu L, Chen DM, Xu FW, Cheng JH, Bai YF (2019). Effects of collar size and buried depth on the measurement of soil respiration in a typical steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 152–164. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0280

土壤呼吸作为陆地生态系统与大气间最重要的碳通量途径,在调节大气CO₂浓度和气候方面发挥着关键的作用。Schlesinger (1977)估算的全球土壤呼吸释放CO₂通量约为75 Pg C·a⁻¹,约为人类活动释放CO₂速率的10倍。土壤呼吸年通量即使微弱地增加,也可能通过反馈作用对全球CO₂浓度增加进程(Schlesinger & Andrews, 2000)和全球气温上升速度(Kirschbaum, 2006)产生深刻的影响。因此,准确测定土壤呼吸对定量评估陆地生态系统与气候变化之间的反馈关系尤为重要。土壤呼吸是一个综合过程,其组分包括根系新陈代谢释放CO₂的过程(自养呼吸)和土壤微生物分解有机物质释放CO₂的过程(异养呼吸)(Högberg & Read, 2006)。大量研究表明,土壤呼吸及其各组分均受生物和非生物因子,如土壤温度、土壤含水量、地上植被结构、植物光合作用合成有机物的速率等的影响(Ward *et al.*, 2016)。

气室法是测量土壤呼吸强度的主要方法。在运用气室法测量土壤呼吸时,通常会在气室底部的表层土壤中安置“底座”,这样不仅可以增加气密性,减少测量时对土壤的扰动,同时也使测定过程更加便捷(Hutchinson & Livingston, 2001)。但是底座的设置也存在不足。首先,表层土壤是养分循环的重要区域,该土层富含有机质,分布着大量的根系、菌根和微生物(Kutsch *et al.*, 2001),安装底座会对这些组分产生影响,进而直接影响土壤呼吸的测定结果;其次,土壤温度和含水量是影响土壤呼吸的两个关键因子,而安装底座会对表层土壤温度和含水量产生影响,进而间接影响土壤呼吸过程。以往大部分研究并未就底座设置关键性参数(入土深度和面积大小)对土壤呼吸测定结果的影响进行评估。例如,底座的“刀口”会切断植物根系,导致相应深度的植物根系呼吸缺失,使土壤呼吸中自养呼吸组分被低估(Heinemeyer *et al.*, 2011),如草原生态系统生长季土壤呼吸测定结果被低估15%,特别是在生长季旺期甚至被低估30%–50% (Heinemeyer *et al.*, 2011)。该研究表明,底座入土越深,土壤呼吸测定值就越小。因为底座切断植物根系和菌根真菌的菌

丝,使土壤呼吸中自养呼吸部分降低。底座入土越深,切断根系和菌丝的量就越多,土壤呼吸下降程度就越明显。但在湿润区域的研究发现,增加底座入土深度,生态系统的土壤呼吸并没有发生显著改变,可能的原因是该区域土壤表层拥有较厚的苔藓层,底座入土深度增加,可能没有使根系的切断量随之增加(Drewitt *et al.*, 2002)。还有研究认为,根系的“伤口”可能分泌大量易分解有机质,这不仅可以增加土壤微生物呼吸,还能通过“激发效应”加速土壤有机质的分解,促进土壤呼吸(Kuzyakov, 2010; Guenet *et al.*, 2012; Hopkins *et al.*, 2013)。因此在底座安置的初期,土壤可能释放更多的CO₂。

在极端降雨事件发生时,底座内可能出现水涝现象(Heinemeyer *et al.*, 2011),进而使底座内的土壤温度和含水量发生变化。尤其是在干旱和半干旱地区,水分是生态系统结构与功能的重要限制因子(Davidson *et al.*, 2000; Bai *et al.*, 2008),土壤水分有效性的增加,可促使底座区域的土壤呼吸增强。同时,底座阻隔了底座内外植物间物质的横向运输,底座内外土壤蒸发散的差异会影响表层土壤温度(Reichstein *et al.*, 2003),而土壤呼吸的变化受土壤温度(Lloyd & Taylor, 1994; Zhou *et al.*, 2007)、土壤含水量(Yan *et al.*, 2010)和养分供应(Bahn *et al.*, 2008)的共同影响。因此,底座设置方面的不足,可能直接或者间接地影响以上因素,最终对土壤呼吸的测定结果产生影响。

采用气室法测定土壤呼吸时,土壤呼吸速率(F_c)计算公式(Jasoni *et al.*, 2005)如下:

$$F_c = \frac{VP_{av}(1000 - W_{av})}{RS(T_{av} + 273)} \times \frac{dc}{dt} \quad (1)$$

其中, V 为气室的体积; P_{av} 为测量期间气室内的平均大气压强(kPa); W_{av} 是测量期间气室内的水气压($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$); R 是大气常数 $8.314 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$; S 是气室的面积(呼吸底座的面积); T_{av} 是测量期间气室内空气温度的均值; dc/dt 是CO₂浓度随时间的最小二乘法线性回归的斜率。

从公式(1)中可以发现,分子和分母均包含公约

数 S , 即底座面积。以往研究普遍认为 S 大小并不影响土壤呼吸的计算结果, 因此研究人员很少评估底座面积对土壤呼吸测定结果的影响, 然而情况可能并非如此。首先, 底座内再生的植物以克隆植物为主(如内蒙古羊草(*Leymus chinensis*)草原群落以羊草为主), 且分布不均匀, 主要沿底座内边缘分布, 这可能导致底座面积越大, 根茎植物通过克隆整合作用对底座内植物的支持作用越小, 导致底座内生产力降低, 间接反映出根系的生长受到抑制, 从而导致底座面积越大的区域土壤呼吸反而越小; 其次, 面积越大, 地表裸露面积越大, 表层土壤温度升高, 蒸发作用增强, 使土壤含水量降低, 进而导致土壤呼吸速率下降(Zhang *et al.*, 2017)。因此, 研究和评估底座入土深度和面积大小对土壤呼吸测定结果的影响, 对于准确估算草原生态系统的碳收支具有重要意义。

草原生态系统占地球陆地(不包括格陵兰岛和南极)总面积的40%左右, 在维持陆地生态系统功能和服务方面发挥着极其重要的作用(Wang & Fang, 2009; Zhou *et al.*, 2017)。在全球变化背景下, 草原生态系统在气候变化调节、碳库和碳收支方面发挥着重要作用。因为土壤是陆地生态系统最大的碳库, 土壤碳储量甚至超过现存植被和大气中碳储量的总和(Batjes, 1996)。例如, 全球温带草原土壤和植被碳储量约为304 Pg, 占全球陆地生态系统总碳储量的12.3%, 其中大部分储存在植物根系和土壤中(Ward *et al.*, 2016)。土壤呼吸则是陆地生态系统与大气间碳交换的主要形式(Schlesinger & Andrews, 2000), 目前草原生态系统中有关底座如何影响土壤呼吸测定结果的研究非常少, Subk等(2006)对过去30年已发表的有关草地土壤呼吸的文献进行分析发现, 仅有9项研究注明底座的入土深度(平均值为2.7 cm)。其中, 很少有研究评估底座入土深度对土壤剖面干扰的大小(Buchmann, 2000), 大部分研究甚至没有说明底座入土深度是否包括凋落物层或者有机质层(Kutsch *et al.*, 2001)和底座入土深度对土壤呼吸的影响(Widén & Majdi, 2001)。

为此, 本研究以内蒙古草原广泛分布的羊草草原为模式生态系统, 通过研究底座不同入土深度和不同面积大小对土壤呼吸强度、处理后群落地上净初级生产力(post-ANPP)、土壤温度和土壤含水量的影响, 分析底座入土深度和面积对土壤呼吸及其相

关生物和非生物环境因子的影响, 揭示底座面积大小和入土深度导致土壤呼吸发生变化的可能机制。根据以往研究, 我们提出两个科学假设: (1)入土较深的底座内土壤呼吸测量结果较小, 因为与入土较浅处理相比较, 底座入土较深的处理, 植物损失的根系更多, 土壤呼吸中自养呼吸被低估的部分所占的比例就更大。同时, 由于不同处理中底座高度是相等的, 入土较深的底座高出地面部分越低, 降雨时截获径流的量相对较小, 使土壤含水量相对较低, 土壤蒸发损失的热量相对较少, 进而导致底座内土壤温度更高。总之, 干旱、高温和底物供应减少, 最终可能使底座入土更深的区域内土壤呼吸测定值反而更小(Heinemeyer *et al.*, 2011)。(2)与面积较小的底座相比, 面积较大的底座土壤呼吸测定结果可能较小。在内蒙古干旱半干旱草原, 面积较大的底座内接收的太阳辐射更多, 表层土壤温度更高, 使底座内土壤的含水量降低。同时, 随着底座面积的增加, 底座内外植物根系间的克隆整合能力逐渐减弱, 特别是底座的中心区域。土壤水分和植物克隆整合能力的降低, 最终可能导致面积较大的底座内土壤呼吸测定值更低(Chen *et al.*, 2016)。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

本研究在中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站(IMGERS, 43.63° N, 116.70° E)综合观测场内进行。该区域海拔高度为1 200 m, 年降水量为346 mm (1982–2014), 降水量年内和年际间变异较大, 60%–80%的降水发生在生长季的5–9月。年平均气温0.3 °C, 其中1月份平均气温–21.6 °C, 7月份平均气温19.0 °C。本区域地带性土壤属暗栗钙土。植物群落的优势植物包括: 羊草、大针茅(*Stipa grandis*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等(Chen *et al.*, 2013)。

1.2 实验设计

草原生态系统中, 测定土壤呼吸的底座入土深度一般为2–5 cm, 底座直径一般为10–30 cm (Subke *et al.*, 2006; Heinemeyer *et al.*, 2011)。本实验于2013年的5月底至10月中旬进行。实验包括底座入土深度和底座面积2个因子, 其中底座入土深度包括2个水平: 2 cm (D_2)和5 cm (D_5), 底座入土深度不包括凋落物层厚度; 采用方形底座, 底座面积包括2个水

平: 15 cm × 15 cm (S_{15})和30 cm × 30 cm (S_{30}), 所有底座高度均为8 cm, 但由于入土深度不同, 因而露出地面的高度存在差异。实验采用随机区组设计, 4个处理, 每个处理6次重复, 共计24个1 m × 1 m的实验小区, 小区之间采用间距为2 m的过道进行隔离。底座的安装时间为2013年6月初, 在每个实验小区内, 将底座设置在小区的中央, 为减少底座安装和拆卸对土壤的干扰, 底座始终安置于样地直至实验结束(Xia *et al.*, 2009)。土壤呼吸的测定从6月下旬开始至10月中旬结束, 每月月初对每个小区进行留茬5 cm的模拟放牧处理, 所收获的地上生物量(不包括底座内的部分)从系统中移除, 底座中的生物量单独进行测定。

1.3 土壤呼吸、土壤温度和土壤含水量的测定

综合考虑天气条件, 同时避免降雨脉冲对测定结果的影响(Chen *et al.*, 2009), 本实验的土壤呼吸测定分别在2013年6月24日、7月6日、7月22日、8月14日、9月15日和10月16日的9:00–11:00进行。与底座面积配套, 土壤呼吸测定时将气室放置底座之上。实验时采用两个不透明方形气室(15 cm × 15 cm 和30 cm × 30 cm × 30 cm), 通过与红外气体分析仪(LI-840, LI-COR, Lincoln, USA)以及一个气泵相连的装置来进行测定。为增加测定结果的可靠性, 气室与底座间通过安装密封圈防止漏气, 同时在遮光气室中安装风扇混合气室中的气体, 使红外气体分析仪测得的CO₂浓度是混合均匀的。测定的CO₂浓度数据通过LI-840软件记录于电脑文档中。LI-840软件数据记录频率设置为1 s, 为保证CO₂和H₂O浓度在连续测量过程中有60 s的有效数据, 每个小区的测量时间设置为100 s。根据Jasoni等(2005)的分析方法, 本实验用LI-840装置获取的数据计算土壤呼吸。同时, 为保证数据的匹配, 在测定土壤CO₂释放速率的同时测定底座内0–10 cm的土壤温度和土壤含水量。土壤温度的测定使用温度测定探针进行, 土壤含水量使用便携式土壤含水量测定仪TDR-200 (Spectrum Technologies, Plainfield, USA)测定。

1.4 处理前底座中地上生产力(pre-AGP)和处理后地上净初级生产力(post-ANPP)

依据以往研究, 本实验在测定土壤呼吸前一天, 将底座内所有绿色植物齐地收获, 目的是消除植物地上部分光合作用和呼吸作用对土壤呼吸的影响,

同时可以降低因植物损伤产生的扰动效应(Chen *et al.*, 2009; Xia *et al.*, 2009; Yan *et al.*, 2010)。6次收获的植物地上部分均带回实验室(为减小生物量移除对结果的影响, 在收获处理后地上净初级生产力时, 从附近剪取相等质量的植物放于底座内), 置于65 °C的烘箱中烘干至恒质量, 然后混合称量。第一次收获的地上干物质为pre-AGP, 其他5次收获的干物质总和为处理后底座中的post-ANPP。

1.5 统计分析方法

本研究对于生长季内多次测定的指标, 采用重复测定方差分析法进行分析; 在数据分析前, 先采用K-S test进行正态分布检验。然后, 采用单因素方差分析的最小显著性差异(LSD)法比较不同处理间各指标(土壤呼吸、土壤温度、土壤含水量、pre-AGP和post-ANPP)的差异性, 采用Pearson法分析各指标之间的相关性。在此基础上, 构建结构方程模型(SEM), 识别影响土壤呼吸的主要因子, 比较各因子对土壤呼吸的影响。本研究的图形绘制和曲线拟合均在SigmaPlot 12.5中完成, 处理间差异显著性分析用SPSS 21.0和AMOS 21.0完成。

土壤呼吸和土壤温度变化的关系采用指数模型, 土壤呼吸和土壤含水量之间的关系采用高斯函数回归模型分析, 方程如下:

$$SR = a \times e^{b \times ST} \quad (2)$$

$$Q_{10} = e^{10b} \quad (3)$$

$$SR = c \times \exp\left(-\frac{(SWC - \mu)^2}{2\sigma^2}\right) \quad (4)$$

式中, SR 为土壤呼吸速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), a , b , c 和 σ 为拟合参数, ST 为0–10 cm土壤温度(°C), Q_{10} 为土壤呼吸的温度敏感指数, 指在一定温度范围内, 当土壤温度升高10 °C时, 土壤呼吸速率增加的倍数。 SWC 为0–10 cm土壤含水量(V/V, %), 其中 c , μ 和 σ 分别为高斯方程拟合曲线的峰值、对称轴和离散程度指标。

2 结果

2.1 底座入土深度和面积对土壤温度的影响

表层土壤温度在生长季表现为先升高, 7月中旬左右达到最大值, 随后逐渐下降, 呈现出显著的“单峰”形曲线(图1B; 表1)。重复测量方差分析的结果表明, 底座入土深度和面积对土壤温度均具有显著的影响, 但二者之间的交互作用不显著($p > 0.05$),

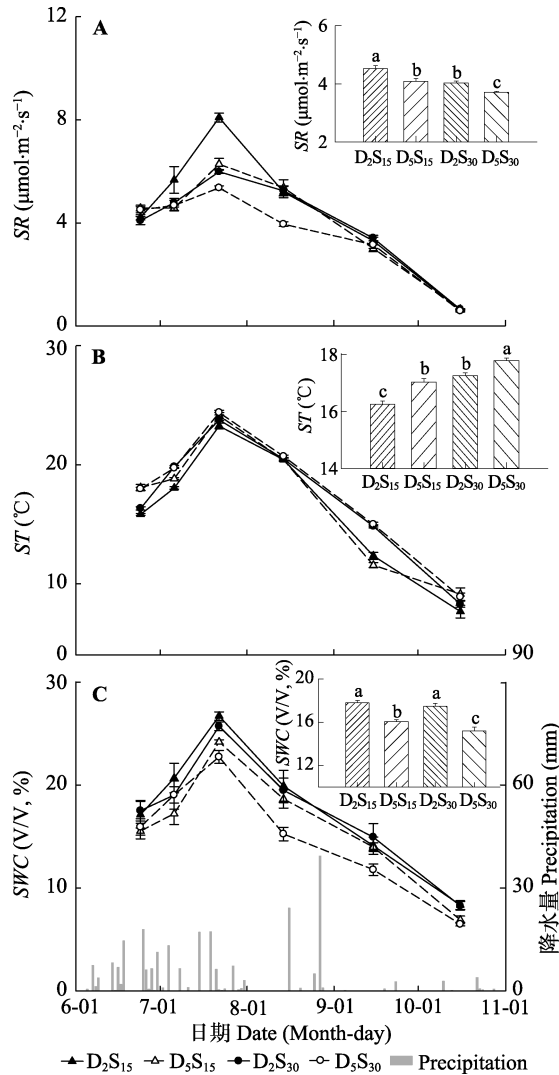


图1 底座入土深度、边长和降水事件对土壤呼吸速率(SR)(A)、土壤温度(ST)(B)和土壤含水量(SWC)(C)季节动态的影响。每个图内的插图为生长期平均值±标准误差。D₂S₁₅、D₅S₁₅、D₂S₃₀、D₅S₃₀同表2。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 1 Effects of collar buried depth, collar size, and precipitation events on soil respiration rate (SR)(A), soil temperature (ST)(B), and soil water content (SWC)(C) in the growing season of 2013 (insets: mean \pm SE). D₂S₁₅、D₅S₁₅、D₂S₃₀、D₅S₃₀ see Table 2. Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($p < 0.05$).

且底座入土深度、面积大小和测量时间三者之间也无显著交互作用($p > 0.05$; 表1)。4个处理中, D₅S₃₀的土壤温度显著高于D₅S₁₅和D₂S₃₀, 但D₅S₁₅和D₂S₃₀之间的土壤温度差异不显著($p > 0.05$), D₂S₁₅的土壤温度测定值显著低于其他3个处理(图1B)。底座深度和底座面积在生长期前期(6月24日、7月6日和7月22日)和后期(9月15日和10月16日)对土壤温度均具有显著的影响($p < 0.05$), 仅在8月14日差异不显著($p > 0.05$; 图1B; 表2)。

表1 底座入土深度(D)、底座边长(S)和测定时间(t)对土壤呼吸速率(SR)、土壤温度(ST)和土壤含水量(SWC)影响的重复测量方差分析结果

Table 1 Results of repeated measures ANOVA for the effects of collar buried depth (D), collar size (S), and time of measurement (t) on soil respiration (SR), soil temperature (ST), and soil water content (SWC)

处理 Treatment	响应变量 Response variable		
	SR	ST	SWC
t	506.6***	2293.6***	311.8***
D	20.5***	143.8***	6.2*
S	35.9***	13.2**	61.4***
t × D	15.1***	24.7***	0.8 ^{ns}
t × S	6.2**	4.3*	5.5**
D × S	0.6 ^{ns}	1.5 ^{ns}	1.2 ^{ns}
t × D × S	7.2***	2.5 ^{ns}	0.2 ^{ns}

ns, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

表2 底座入土深度和底座边长对生长期土壤呼吸速率(SR)、土壤温度(ST)和土壤含水量(SWC)单次测量结果的单因素方差分析

Table 2 The variables to collar buried depth and side length of the square collar on soil respiration rate (SR), soil temperature (ST), and soil water content (SWC) of each time depend on one-way ANOVA

日期 Date	处理 Treatment	SR	ST	SWC
2013-06-24	D ₂ S ₁₅	4.22 ± 0.10 ^{ab}	15.83 ± 0.08 ^b	17.12 ± 1.30 ^a
	D ₅ S ₁₅	4.58 ± 0.11 ^a	18.08 ± 0.27 ^a	15.52 ± 0.75 ^a
	D ₂ S ₃₀	4.10 ± 0.16 ^b	16.33 ± 0.14 ^b	17.50 ± 1.00 ^a
	D ₅ S ₃₀	4.52 ± 0.12 ^a	17.98 ± 0.13 ^a	15.92 ± 0.8 ^a
2013-07-06	D ₂ S ₁₅	5.68 ± 0.52 ^a	18.05 ± 0.10 ^c	20.67 ± 1.43 ^a
	D ₅ S ₁₅	4.79 ± 0.16 ^b	19.83 ± 0.11 ^a	17.20 ± 1.05 ^a
	D ₂ S ₃₀	4.58 ± 0.11 ^b	18.83 ± 0.08 ^b	19.02 ± 1.36 ^a
	D ₅ S ₃₀	4.69 ± 0.20 ^b	19.73 ± 0.05 ^a	19.03 ± 0.80 ^a
2013-07-22	D ₂ S ₁₅	8.10 ± 0.18 ^a	23.27 ± 0.24 ^c	26.68 ± 0.4 ^a
	D ₅ S ₁₅	6.00 ± 0.06 ^b	23.78 ± 0.07 ^{bc}	24.17 ± 0.21 ^b
	D ₂ S ₃₀	6.29 ± 0.22 ^b	24.13 ± 0.26 ^{ab}	25.68 ± 0.43 ^a
	D ₅ S ₃₀	5.37 ± 0.07 ^c	24.40 ± 0.20 ^a	22.72 ± 0.62 ^c
2013-08-14	D ₂ S ₁₅	5.21 ± 0.22 ^a	20.43 ± 0.13 ^a	19.88 ± 1.53 ^a
	D ₅ S ₁₅	5.26 ± 0.20 ^a	20.48 ± 0.08 ^a	18.63 ± 0.88 ^a
	D ₂ S ₃₀	5.38 ± 0.31 ^a	20.43 ± 0.13 ^a	19.47 ± 1.19 ^a
	D ₅ S ₃₀	3.96 ± 0.09 ^b	20.72 ± 0.09 ^a	15.23 ± 0.65 ^b
2013-09-15	D ₂ S ₁₅	3.31 ± 0.15 ^a	12.33 ± 0.29 ^b	14.10 ± 0.83 ^{ab}
	D ₅ S ₁₅	3.42 ± 0.11 ^a	14.83 ± 0.13 ^a	13.97 ± 0.43 ^{ab}
	D ₂ S ₃₀	3.02 ± 0.13 ^a	11.55 ± 0.22 ^c	14.93 ± 1.3 ^a
	D ₅ S ₃₀	3.17 ± 0.15 ^a	15.00 ± 0.17 ^a	11.77 ± 0.56 ^b
2013-10-16	D ₂ S ₁₅	0.63 ± 0.03 ^a	7.65 ± 0.54 ^b	8.33 ± 0.42 ^a
	D ₅ S ₁₅	0.66 ± 0.02 ^a	8.28 ± 0.27 ^{ab}	6.90 ± 0.38 ^b
	D ₂ S ₃₀	0.67 ± 0.02 ^a	9.12 ± 0.52 ^a	8.27 ± 0.41 ^a
	D ₅ S ₃₀	0.60 ± 0.04 ^a	8.88 ± 0.31 ^{ab}	6.48 ± 0.17 ^b

D₂S₁₅表示不锈钢方形底座入土深度为2 cm, 边长15 cm, D₅S₁₅表示深度为5 cm, 边长15 cm, D₂S₃₀表示深度为2 cm, 边长30 cm, D₅S₃₀表示深度为5 cm, 边长30 cm。同列的不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$, $n = 6$)。

D and S denote the buried depth and length of the square soil collar, respectively. D₂S₁₅, D = 2 cm and S = 15 cm; D₅S₁₅, D = 5 cm, S = 15 cm; D₂S₃₀, D = 2 cm, S = 30 cm; and D₅S₃₀, D = 5 cm, S = 30 cm. Different lowercase letters in the same column indicate significantly different effect ($p < 0.05$, $n = 6$).

2.2 降水、底座入土深度和面积对土壤含水量的影响

2013年6月1日至10月31日期间, 实验区内自然降水共计46次, 累积降水量为244.2 mm。其中, <2 mm的降水24次, 2–5 mm的降水6次, 5–10 mm的降水8次, >10 mm的降水8次, 以小降水事件为主, 降水时间变异大, 主要发生在6–7月, 两个月降水量为162.1 mm, 占整个实验期间降水总量的66.4%。6–7月降水次数多达30次, >2 mm的有效降水多达16次, >10 mm的降水事件6次; 8月1–15日期间没有降水, 但在8月16–27日发生了本年度极端降雨事件, 降水量分别为24.1 mm和39.3 mm; 9月和10月属于干早期, 有效降水只有3次, 且降水量均<5 mm (图1C)。与降水密切相关的土壤含水量的季节变化呈现“单峰”形, 7月22日土壤含水量达到峰值, 但仍然没有达到草原生态系统土壤含水量的阈值(30%) (Li *et al.*, 2015)(图1C)。

底座面积大小显著改变了土壤含水量随时间的变化趋势, 而底座入土深度并没有显著改变土壤含水量随时间的变化趋势, 且入土深度和面积之间没有显著的交互作用(图1C; 表1)。入土较浅的处理D₂S₁₅和D₂S₃₀, 其土壤含水量均显著高于D₅S₁₅ ($p < 0.05$)。入土较深且面积较大的处理D₅S₃₀, 土壤含水量最低(图1C)。入土深度对土壤含水量的影响在处理前期(7月22日以前)不显著($p > 0.05$), 而在处理后期(7月22日之后)达到显著水平($p < 0.05$; 图1C; 表2)。

2.3 底座入土深度和面积对植物群落初级生产力的影响

4个处理中, pre-AGP间没有显著的差异($p > 0.05$), 均在422–442 g·m⁻²之间(图2A)。随着实验的进行, 底座入土深度和面积大小对post-ANPP具有显著的处理效应。底座入土较深的处理D₅S₁₅和D₅S₃₀, 其post-ANPP均低于D₂S₁₅和D₂S₃₀。4个处理中, D₂S₁₅的post-ANPP最高, 显著高于其他3个处理($p < 0.05$)(图1C)。

2.4 底座入土深度和面积大小对土壤呼吸的影响

在生长季期间, 土壤呼吸在7月中旬(生长高峰期)达到最大, 而在生长季后期降至最低, 土壤呼吸的季节变化呈“单峰”形曲线(图1A; 表1)。重复测量方差分析结果表明, 底座入土深浅和面积大小均对土壤呼吸速率的测定值具有显著的影响, 二者的交互作用不显著($p > 0.05$), 但底座入土深浅、面积大小与测定时间(t)之间存在显著的交互作用($p < 0.05$; 表1)。就不同处理而言, D₂S₁₅土壤呼吸在生长季的均值显著大于其他3个处理($p < 0.05$), D₅S₃₀的均值最小, D₂S₃₀和D₅S₁₅的季节均值介于D₂S₁₅和D₅S₃₀之间, 且二者间差异不显著($p > 0.05$) (图1A)。另外, 底座对土壤呼吸测定结果的处理效应主要发生在生长季旺期, 在处理初期, 仅底座入土深度对土壤呼吸测定值具有显著的影响($p < 0.05$), 但在生长季后期处理间无显著差异(表2)。4个处理中, D₂S₁₅、D₅S₁₅、D₂S₃₀和D₅S₃₀土壤呼吸在植物生长季的均值分别为4.5 μmol·m⁻²·s⁻¹、

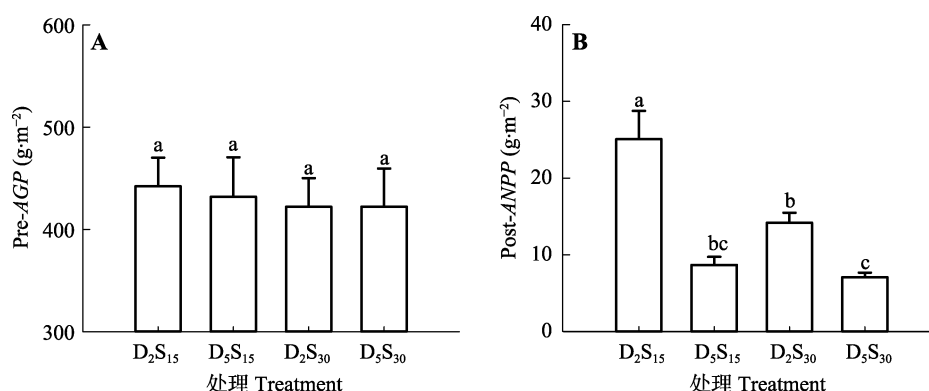


图2 2013年生长季4个处理实验开展前底座内地上总生物量(pre-AGP)(A)和处理后底座内收获的地上净初级生产力总和(post-ANPP)(B)(平均值±标准误差)。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Results of ANOVAs for aboveground biomass before treatments (pre-AGP)(A), the aboveground net primary productivity (post-ANPP)(B) in the growing season of 2013 (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($p < 0.05$).

$4.1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $4.0 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $3.7 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (图1A)。

2.5 非生物因子和生物因子对土壤呼吸的影响

4个处理中,土壤呼吸速率和土壤温度之间均呈显著的正相关关系($p < 0.05$; 图3)。温度敏感指数(Q_{10})表现为: $D_2S_{15} > D_2S_{30} > D_5S_{15} > D_5S_{30}$ (图3)。同时,在4个处理中土壤呼吸速率和土壤含水量之间均呈显著的正相关关系($p < 0.05$; 图4)。4个处理中, D_2S_{15} 、 D_5S_{15} 、 D_2S_{30} 和 D_5S_{30} 土壤含水量和土壤呼吸之间的关系可以用高斯曲线拟合,曲线的顶点(土壤呼吸速率的最大值, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和对称轴(土壤呼吸速率达到最大值时的土壤含水量, V/V_s , %)分别为(8.71, 34.00)、(6.16, 23.91)、(5.81, 25.26)和(5.27, 21.97)(图4)。多数情况下, post-ANPP 与土壤呼吸之间也呈显著正相关关系($p < 0.05$),其中 D_5S_{15} 处理的土壤呼吸速率与 post-ANPP 关系的斜率显著高于其他处理($p < 0.05$; 图5)。

结构方程模型拟合结果表明,模型的适配结果良好($\chi^2 = 1.813$, $p = 0.874$, $df = 5$, 近似误差均方根

($RMSEA$) = 0.000, 调整拟合优度指数($AGFI$) = 0.900, 拟合优度指数(GFI) = 0.975), 模型各变量共同解释了土壤呼吸变异的89% (图6)。在该模型当中,底座入土较深和面积较大的处理,通过显著抑制 post-ANPP 和降低土壤含水量,间接抑制土壤呼吸。底座面积增加对土壤呼吸具有直接抑制作用。与入土较浅和面积较小的底座相比较,虽然入土较深和面积较大的底座内土壤温度显著增加($p < 0.05$),但土壤温度对土壤呼吸的直接效应以及底座入土深浅对土壤呼吸的直接效应均不显著($p < 0.05$; 图6)。

3 讨论

3.1 底座入土深度对土壤呼吸的影响

本研究发现,在常用底座参数范围内,无论底座面积大小,其入土越深,土壤呼吸的测定值就越小。这与我们的第一个假设相符,也与Heinemeyer等(2011)的研究结果一致,该研究认为底座入土越深,被切断的根系就越多,土壤呼吸中自养呼吸损失量就越大。该结论也在森林、湿地和草原生态系

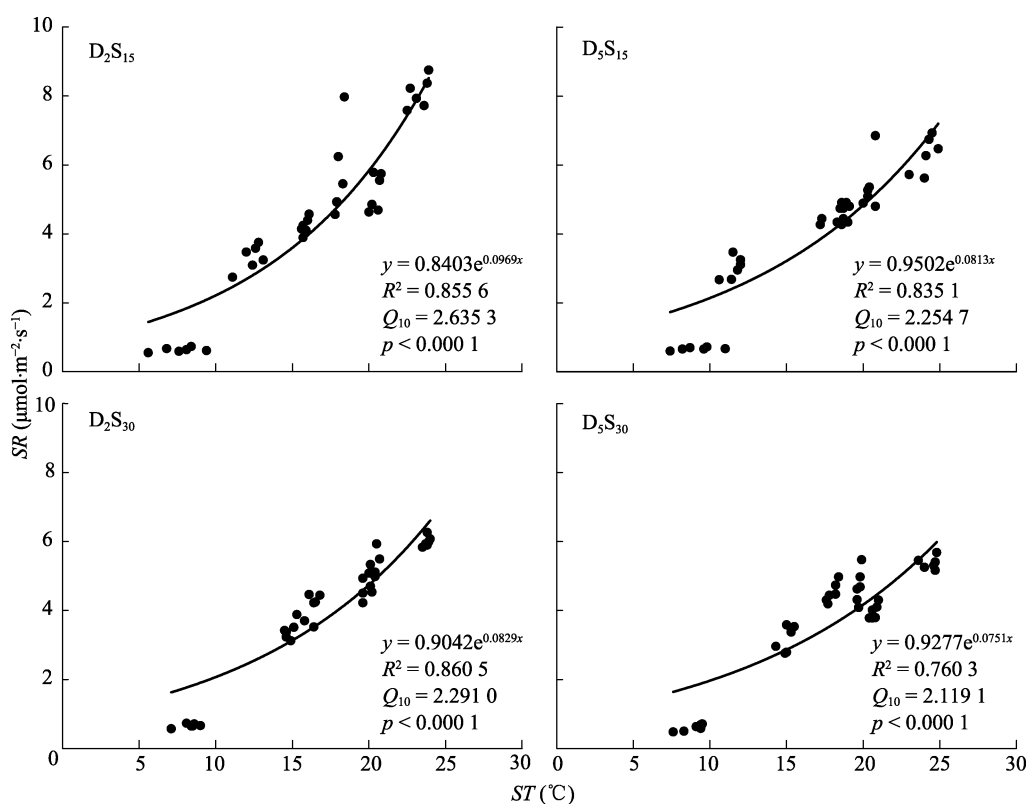


图3 不同底座处理下土壤呼吸速率(SR)与土壤温度(ST)之间的关系。 D_2S_{15} 表示不锈钢方形底座入土深度为2 cm, 边长15 cm, D_5S_{15} 表示深度为5 cm, 边长15 cm, D_2S_{30} 表示深度为2 cm, 边长30 cm, D_5S_{30} 表示深度为5 cm, 边长30 cm。

Fig. 3 Relationship between soil respiration rate (SR) and soil temperature (ST) at 10 cm soil depth under different treatments. D and S denote the buried depth and length of the square soil collar, respectively. D_2S_{15} , D = 2 cm and S = 15 cm; D_5S_{15} , D = 5 cm, S = 15 cm; D_2S_{30} , D = 2 cm, S = 30 cm; and D_5S_{30} , D = 5 cm, S = 30 cm.

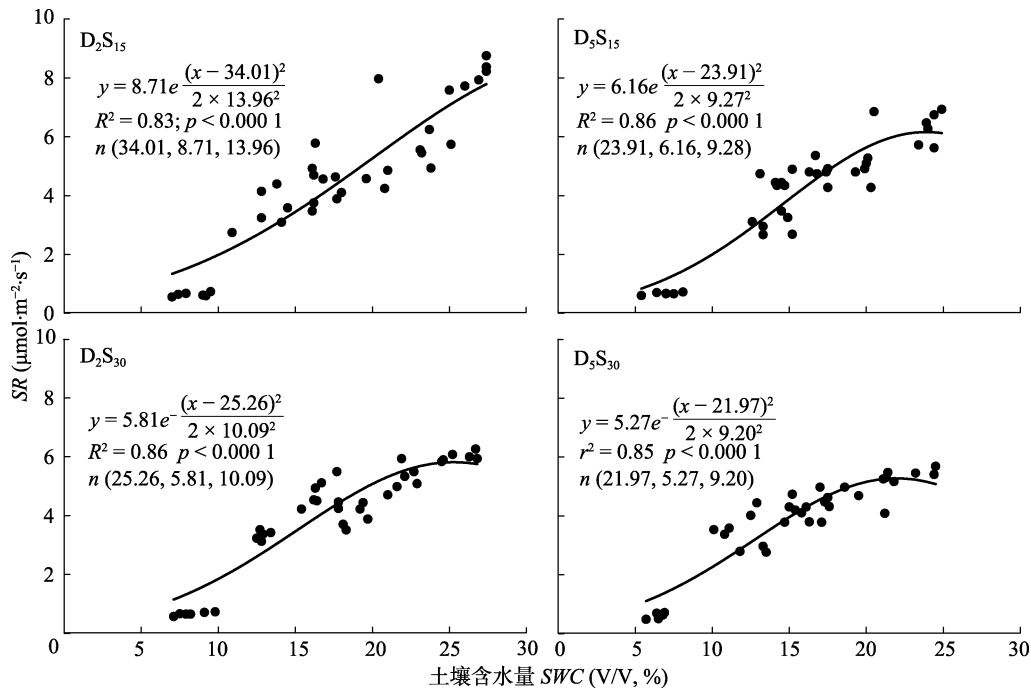


图4 不同底座处理下土壤呼吸速率(SR)与土壤含水量(SWC)的关系。 D_2S_{15} 表示不锈钢方形底座入土深度为2 cm, 边长15 cm, D_5S_{15} 表示深度为5 cm, 边长15 cm, D_2S_{30} 表示深度为2 cm, 边长30 cm, D_5S_{30} 表示深度为5 cm, 边长30 cm。

Fig. 4 Relationship between soil respiration rate (SR) and soil water content (SWC) at 10 cm soil depth under different treatments. D and S denote the buried depth and length of the square soil collar, respectively. D_2S_{15} , D = 2 cm and S = 15 cm; D_5S_{15} , D = 5 cm, S = 15 cm; D_2S_{30} , D = 2 cm, S = 30 cm; and D_5S_{30} , D = 5 cm, S = 30 cm.

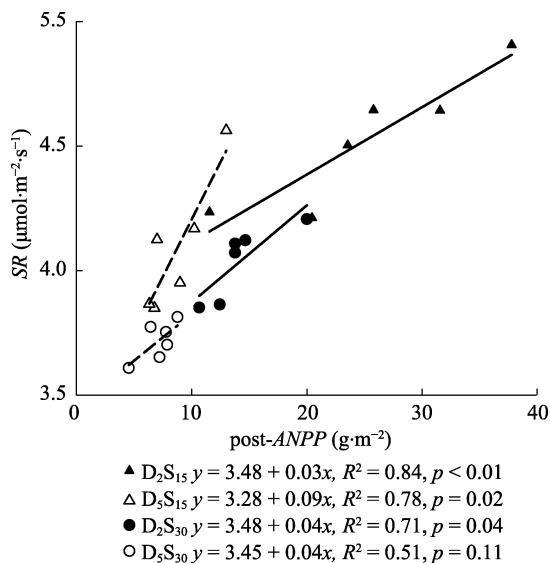


图5 不同底座处理下土壤呼吸速率(SR)与底座内地上净初级生产力(post-ANPP)之间的相关关系。 D_2S_{15} 表示不锈钢方形底座入土深度为2 cm, 边长15 cm, D_5S_{15} 表示深度为5 cm, 边长15 cm, D_2S_{30} 表示深度为2 cm, 边长30 cm, D_5S_{30} 表示深度为5 cm, 边长30 cm。

Fig. 5 Relationships between soil respiration rate (SR) and aboveground net primary productivity (post-ANPP) under different treatments. D and S denote the buried depth and length of the square soil collar, respectively. D_2S_{15} , D = 2 cm and S = 15 cm; D_5S_{15} , D = 5 cm, S = 15 cm; D_2S_{30} , D = 2 cm, S = 30 cm; and D_5S_{30} , D = 5 cm, S = 30 cm.

统中得到证实(三个生态系统呼吸底座入土深度均值分别为4.6、9.8和2.7 cm)(Subke *et al.*, 2006)。自养呼吸是土壤呼吸重要的组成部分, 以往研究表明, 森林、草原和湿地生态系统的自养呼吸分别占土壤总呼吸的48%、33%和15% (Subke *et al.*, 2006)。也有研究发现, 草原生态系统中自养呼吸占土壤总呼吸的比例可达50%–54% (Yan *et al.*, 2010)。尽管底座入土越深, 气室的气密性越好(Chen *et al.*, 2009), 但也不可避免会造成土壤呼吸测量结果被低估。以往研究发现, 与对照相比较, 底座的设置使土壤呼吸在生长季的均值降低了15%, 生长季旺期甚至降低了30%–50% (Heinemeyer *et al.*, 2011)。在本研究中, 与入土较浅的底座处理相比较, 底座入土较深的处理其土壤呼吸测量值降低。由于植物光合作用与土壤呼吸中自养呼吸关系密切(Wan & Luo, 2003), 因此土壤呼吸的降低可能是由于植物生长受到抑制引起的。草原植物根冠比较大, 在植物受到放牧或者割草等外界干扰时, 植物可能通过调节资源分配策略, 将更多养分用于支持植物的光合作用和地上部分的生长, 而光合作用的增强则为植物根系生长和根际呼吸提供更多的底物(Kuzyakov & Cheng,

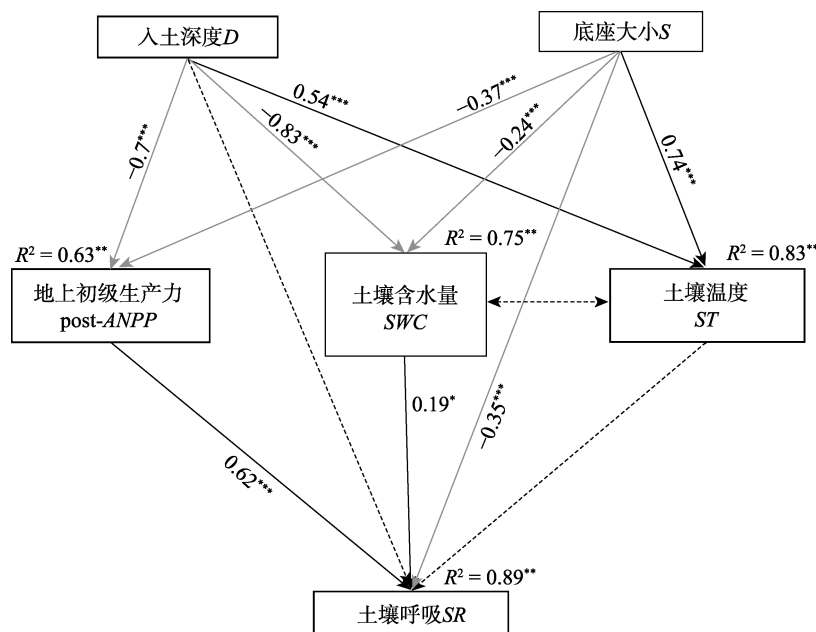


图6 底座入土深度和底座面积对土壤呼吸速率影响的结构方程模型分析。模型模拟的结果为: $\chi^2 = 0.89$, $p = 0.874 > 0.085$, $df = 5$, $RMSEA = 0.000 < 0.05$, $AGFI = 0.900 > 0.90$, $GFI = 0.975 > 0.90$ (模型模拟的结果更合理)。其中, 黑色实线箭头表示显著的正相关路径($p < 0.05$), 灰色实线箭头表示显著的负相关路径, 虚线箭头表示不显著的路径。箭头上的数字表示标准化路径系数。 R^2 表示模型对该变量的解释度。 $RMSEA$, 近似误差均方根; $AGFI$, 调整拟合优度指数; GFI , 拟合优度指数。**, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 6 Structural equation modeling analysis for the effects of collar depth (D) and size (S) on soil respiration rate, via pathways of biotic and abiotic factors during the study period. Square boxes indicate variables included in the model. Results of model fitting: $\chi^2 = 0.89$, $p = 0.874 > 0.085$, $df = 5$, $RMSEA = 0.000 < 0.05$, $AGFI = 0.900 > 0.90$, $GFI = 0.975 > 0.90$ (which indicates a good fit of the model to the data). Black and gray solid arrows indicate significantly positive and negative effects, respectively and dashed arrows indicate insignificant effects ($p > 0.05$). Values associated with the arrows represent standardized path coefficients. R^2 values associated with response variables indicate the proportion of variation explained by relationships with all other variables. $RMSEA$, root-mean-square error of approximation; $AGFI$, adjusted goodness-of-fit index; GFI , goodness-of-fit index. post-ANPP, post aboveground net primary productivity; SR, soil respiration; ST, soil temperature; SWC, soil water content. **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

2001)。在本研究中, 底座入土较深的处理, 其地上净初级生产力更低, 且地上净初级生产力与土壤呼吸存在显著的正相关关系。本研究虽然没有直接测定地下初级生产力, 但由于植物地上和地下净初级生产力之间存在很好的协同性, post-ANPP的大小可以间接地表征底座中植物根系的生长状况。因此, 入土较深的底座处理, 使post-ANPP显著降低, 可能使呼吸底物的合成和分配给地下部分的呼吸底物减少, 进而使土壤呼吸中自养呼吸被低估的程度增加, 最终使土壤呼吸测定值降低。

尽管底座面积不同, 但是入土较深的底座处理中土壤温度均显著高于入土较浅的处理, 而土壤温度对土壤呼吸具有促进作用。相反, 入土较深的底座处理中土壤含水量则显著低于较浅的处理, “高温干旱”使较深的底座处理中土壤呼吸强度降低。在本实验中, 底座处理通过直接改变土壤温度和土壤含水量来间接地影响土壤呼吸, 且主要是基于土壤含

水量降低对土壤呼吸产生的抑制效应。许多研究表明, 土壤温度和土壤含水量是影响土壤呼吸重要的环境因子(Lloyd & Taylor, 1994; Davidson *et al.*, 2000), 尤其是在干旱半干旱草原, 土壤水分有效性强烈影响生态系统土壤呼吸过程(Chen *et al.*, 2009)。研究表明, 无论是植物根系呼吸(Berry & Norris, 1949; Atkin *et al.*, 2000), 还是土壤微生物呼吸(Mikan *et al.*, 2002), 在土壤温度较低时, 土壤呼吸速率随着温度的升高而呈指数增加。但在土壤含水量较低的干旱期, 土壤温度升高反而抑制土壤CO₂的释放(Zhou *et al.*, 2006)。以往研究发现, 土壤呼吸不同组分的温度敏感性不同, 根系周围土壤的异养呼吸比根系和根际自养呼吸对温度的敏感性更低(Boone *et al.*, 1998), 本研究中, 无论底座面积大小, 入土较深的处理, 其土壤呼吸对土壤温度的敏感性更低(Q_{10} 值小)。入土较深的处理, 其根系被切断的总量更多, 使土壤呼吸中自养呼吸部分降低,

促使异养呼吸占总呼吸的比例增加, 这可能是底座入土较深的处理中土壤呼吸对温度的敏感性更低的原因。

在本研究的4个处理中, 土壤含水量与土壤呼吸之间均呈显著的高斯分布。在土壤含水量变化范围内, 土壤呼吸速率随土壤含水量的增加而增加, 并且对拟合曲线进行协方差分析发现, 入土较深的处理下拟合曲线的变化斜率显著小于入土较浅的处理, 原因可能是, 入土较深的处理切断更多的根系, 底座内呼吸底物减少, 可能导致该处理在相同土壤含水量条件下, 土壤释放CO₂的潜力更小(Bahn *et al.*, 2008)。在实验过程中, 当降水量较大时, 尤其是极端降雨情况下, 入土越浅的底座, 其高出地面的部分就越高(底座装置的高相同), 截存的降水和地表径流的量越多, 导致底座内土壤含水量更高, 最终促使土壤呼吸速率增加, 这与前人的研究结论一致(Heinemeyer *et al.*, 2011), 同时也是入土较浅的底座处理中土壤呼吸测定值显著高于入土较深处理的另一个原因。

3.2 底座面积对土壤呼吸的影响

在本实验中, 底座面积较大的处理, 其土壤呼吸速率的测定值较低, 这与我们第二个假设的预测一致。以往研究认为, 底座面积作为公约数, 理论上不影响土壤呼吸测定结果(Jasoni *et al.*, 2005), 从而导致大量使用气室法测定土壤呼吸的研究中仅说明底座面积的大小(草原生态系统一般直径/边长为10–30 cm)(Subke *et al.*, 2006), 而很少评估面积不同对土壤呼吸测定结果的影响(Chen *et al.*, 2009, 2016; Zhang *et al.*, 2017)。本研究发现, 在底座入土深度不同的两个处理中, 底座面积较大的处理的土壤呼吸测定值显著小于面积较小的处理。虽然底座入土深度和面积大小处理对土壤呼吸过程的干扰作用符合物质运输和能量传递的规律, 即单位体积下, 系统与外界接触的表面积越大, 二者的物质交换和能量传递的效率就越高, 换言之底座面积越大(该比值越小)的处理对土壤呼吸的干扰作用反而越小, 其土壤呼吸测定值被低估的量更小, 从而使该处理下的土壤呼吸测定值较高。然而, 本研究结果却发现面积较大的处理其土壤呼吸测定值更高, 可能的原因是干扰对物质运输和能量传递过程的影响可能是次要的。通常情况下, 底座安置之后, 底座内植物再生所需的养分主要有两个来源: 一是底座内植物茎

基部和根系贮藏的养分, 二是底座外母株通过克隆整合作用向底座内子株供应的养分。对于面积较大的处理而言, 母株和子株的空间距离增加, 使底座内外母株和子株的克隆整合作用减弱, 例如羊草、冰草和寸草薹(*Carex duriuscula*)等根茎类植物, 其克隆整合作用随空间距离的增加显著降低(Wang *et al.*, 2009)。同时, 切割作用使底座内裸地面积增加, 蒸发作用也增强, 可能导致土壤含水量降低。受克隆整合作用减弱和土壤含水量降低的共同影响, 恢复生长的植物个体主要分布于底座边缘, 越靠近底座中间区域, 植物分布越少。生物量的测定结果表明, 面积较大底座内植物地上生物量显著降低(群落中羊草多度占90%以上), 最终导致土壤呼吸中根系呼吸减弱。

同时, 本研究还发现底座面积的增加显著降低了表层土壤湿度。与面积较小的底座相比较, 在面积的较大底座内, 地上净初级生产力的下降可能导致蒸腾作用下降, 使土壤损失的水分减少, 同时地表接受太阳辐射增强, 可能使表层土壤温度显著升高, 导致表层土壤含水量下降, 因此底座内土壤含水量的变化取决于处理对蒸发和蒸腾影响的相对大小。实验结果显示, 面积较大的底座内土壤含水量较低, 表明底座面积较大的处理对蒸发作用的正效应大于对蒸腾作用的负效应, 最终导致较大的底座处理区域更加“高温干旱”。以往研究表明, 在干旱半干旱草原区域, 水分是草原生态系统土壤呼吸和初级生产力重要的限制因子(Bai *et al.*, 2004; Yan *et al.*, 2010), 高温干旱的环境, 抑制了土壤呼吸, 最终使底座面积较大的处理其土壤呼吸测定值较小(Cao *et al.*, 2004)。

本实验结果表明, 底座入土深度和面积大小对土壤呼吸的影响不存在显著的交互作用, 其原因可能为入土深度和面积大小对土壤温度和土壤含水量的影响均无显著交互作用。另外, 底座入土深度的增加, 使面积不同的两个处理土壤呼吸测定值分别下降了9.7%和7.9%; 与之类似, 底座面积的增加, 使入土深度不同的两个处理土壤呼吸的测定值分别下降了10.8%和9.1%。在全球陆地生态系统中, 每年以土壤呼吸的形式释放到大气中的CO₂为68–80 Pg, 而每年全球化石燃料燃烧释放CO₂的量, 仅为该值的10%左右(Raich & Schlesinger, 1992; Raich *et al.*, 2002)。换言之, 在草原生态系统土壤呼吸测定中,

将底座入土深度从2 cm增至5 cm, 或者将底座面积从225 cm² (15 cm × 15 cm)增至900 cm² (30 cm × 30 cm), 将导致研究区域内生长季土壤CO₂排放量被低估8%–11%。如果按该比例估算全球碳排放量, 每年全球土壤CO₂排放量被低估的部分, 相当于当年全球化石燃料燃烧所释放的CO₂量。因此, 在估算区域或全球尺度不同生态系统的土壤CO₂排放量时, 应当评估底座入土深度和底座面积对估算结果及其精度的影响。

另外, 本研究持续将底座置于土壤中, 可能对土壤呼吸的测定结果产生影响。通常气室法测定土壤呼吸时, 气室存在两类“贴地方式”(chamber-soil contact mode)。第一类为气室直接“嵌入式”, 第二类为提前安置底座(Nay *et al.*, 1994; Ngao *et al.*, 2006)。研究表明, 这两类方法均具各自的优点和缺点。直接“嵌入式”的气室由于对土壤表层(包括凋落物层)具有短期剧烈干扰效应, 而且无法在相同地点进行土壤呼吸的多次测量, 但其具有操作灵活的特点, 通常适合于对土壤呼吸进行多点即时测定; 底座提前安置的方法, 可以避免短期内对土壤的扰动, 适合对土壤呼吸进行定点重复测量, 但其底座入土, 不可避免地切断相应深度植物的根系, 从而对土壤呼吸测定结果产生影响(Wang *et al.*, 2005)。Ngao等(2006)关于封闭式动态气室(CDC)法测量土壤呼吸的对比研究发现, 与底座提前安置法相比较, 气室直接嵌入方式测定的土壤呼吸值较大, 该研究认为, 对表层土壤和凋落物的挤压可能显著增加土壤中CO₂的垂直扩散速率, 而底座长期安置则会显著降低土壤根系自养呼吸, 这与本研究关于底座入土深度的研究结果相符。因此, 尽管两类方法存在各自的优缺点, 但受土壤呼吸测定技术水平的限制, 研究人员仍然根据各自实验的需要选择更为合理的测定方法(Wang *et al.*, 2014; Subke *et al.*, 2018)。根据本研究的结果, 我们建议测定土壤呼吸时应该提前安置底座, 但应根据表层土壤中根系的分布情况确定合适的底座入土深度。同时, 由于土壤的异质性较高, 减小呼吸底座面积可能会增加新的测量误差。实践中, 应该综合考虑土壤和植物群落物种分布的异质性, 确定底座的面积大小、入土深度和重复次数, 使土壤呼吸的测定结果更加准确。

致谢 感谢中国科学院内蒙古草原生态系统定位研

究站在野外实验工作中给予的支持。

参考文献

- Atkin OK, Edwards EJ, Loveys BR (2000). Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytologist*, 147, 141–154.
- Bahn M, Rodeghiero M, Anderson-Dunn M, Dore S, Gimeno C, Drösler M, Williams M, Ammann C, Berninger F, Flechard C (2008). Soil respiration in European grasslands in relation to climate and assimilate supply. *Ecosystems*, 11, 1352–1367.
- Bai YF, Han XG, Wu JG, Chen ZZ, Li LH (2004). Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 431, 181–184.
- Bai YF, Wu JG, Xing Q, Pan QM, Huang JH, Yang DL, Han XG (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. *Ecology*, 89, 2140–2153.
- Batjes NH (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, 47, 151–163.
- Berry LJ, Norris W (1949). Studies of onion root respiration I. Velocity of oxygen consumption in different segments of root at different temperatures as a function of partial pressure of oxygen. *Biochimica et Biophysica Acta*, 3, 593–606.
- Boone RD, Nadelhoffer 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 & Biochemistry*, 32, 1625–1635.
- 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 & Biochemistry*, 36, 237–243.
- Chen D, Zheng S, Shan Y, Taube F, Bai Y (2013). Vertebrate herbivore-induced changes in plants and soils: Linkages to ecosystem functioning in a semi-arid steppe. *Functional Ecology*, 27, 273–281.
- Chen DM, Li JJ, Lan ZC, Hu SJ, Bai YF (2016). Soil acidification exerts a greater control on soil respiration than soil nitrogen availability in grasslands subjected to long-term nitrogen enrichment. *Functional Ecology*, 30, 658–669.
- 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.
- Davidson EA, Verchot LV, Cattaneo JH, Ackerman IL, Carvalho J (2000). Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry*, 48, 53–69.

- Drewitt GB, Black TA, Nesic Z, Humphreys ER, Jork EM, Swanson R, Ethier GJ, Griffis T, Morgenstern K (2002). Measuring forest floor CO₂ fluxes in a Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 110, 299–317.
- Guenet B, Juarez S, Bardoux G, Abbadie L, Chenu C (2012). Evidence that stable C is as vulnerable to priming effect as is more labile C in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 52, 43–48.
- Heinemeyer A, Di Bene C, Lloyd AR, Tortorella D, Baxter R, Huntley B, Gelsomino A, Ineson P (2011). Soil respiration: Implications of the plant-soil continuum and respiration chamber collar-insertion depth on measurement and modelling of soil CO₂ efflux rates in three ecosystems. *European Journal of Soil Science*, 62, 82–94.
- Högberg P, Read DJ (2006). Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 548–554.
- Hopkins F, Gonzalez-Meler MA, Flower CE, Lynch DJ, Czimeczik C, Tang J, Subke JA (2013). Ecosystem-level controls on root-rhizosphere respiration. *New Phytologist*, 199, 339–351.
- Hutchinson GL, Livingston GP (2001). Vents and seals in non-steady-state chambers used for measuring gas exchange between soil and the atmosphere. *European Journal of Soil Science*, 52, 675–682.
- Jasoni RL, Smith SD, Arnone JA (2005). Net ecosystem CO₂ exchange in Mojave Desert shrublands during the eighth year of exposure to elevated CO₂. *Global Change Biology*, 11, 749–756.
- Kirschbaum MUF (2006). The temperature dependence of organic-matter decomposition—Still a topic of debate. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 2510–2518.
- Kutsch WL, Staack A, Wötzel J, Middelhoff U, Kappen L (2001). Field measurements of root respiration and total soil respiration in an alder forest. *New Phytologist*, 150, 157–168.
- Kuzyakov Y (2010). Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 1363–1371.
- Kuzyakov Y, Cheng W (2001). Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 1915–1925.
- Li W, Cao WX, Liu HD, Li XL, Xu CL, Shi SL, Feng J, Zhou CM (2015). Analysis of soil respiration under different grazing management patterns in the alpine meadow-steppe of the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 24, 22–32.
- Lloyd J, Taylor JA (1994). On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 8, 315–323.
- Mikan CJ, Schimel JP, Doyle AP (2002). Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology & Biochemistry*, 34, 1785–1795.
- Nay SM, Mattson KG, Bormann BT (1994). Biases of chamber methods for measuring soil CO₂ efflux demonstrated with a laboratory apparatus. *Ecology*, 75, 2460–2463.
- Ngao J, Longdoz B, Perrin D, Vincent G, Epron D, Le Dantec V, Soudani K, Aubinet M, Willm F, Granier A (2006). Cross-calibration functions for soil CO₂ efflux measurement systems. *Annals of Forest Science*, 63, 477–484.
- Raich JW, Potter CS, Bhagawati D (2002). Interannual variability in global soil respiration, 1980–94. *Global Change Biology*, 8, 800–812.
- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44, 81–99.
- Reichstein M, Rey A, Freibauer A, Tenhunen J, Valentini R, Banza J, Casals P, Cheng Y, Grünzweig JM, Irvine J (2003). Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. *Global Biogeochemical Cycles*, 17, 1104.
- Schlesinger WH (1977). Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 51–81.
- Schlesinger WH, Andrews JA (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48, 7–20.
- Subke JA, Inglima I, Francesca Cotrufo M (2006). Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: A meta analytical review. *Global Change Biology*, 12, 921–943.
- Subke JA, Moody CS, Hill TC, Voke N, Toet S, Ineson P, Teh Y (2018). Rhizosphere activity and atmospheric methane concentrations drive variations of methane fluxes in a temperate forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 116, 323–332.
- Wan SQ, Luo YQ (2003). Substrate regulation of soil respiration in a tallgrass prairie: Results of a clipping and shading experiment. *Global Biogeochemical Cycles*, 17, 1054. DOI: 10.1029/2002GB001971.
- Wang N, Yu FH, Li PX, He WM, Liu J, Yu GL, Song YB, Dong M (2009). Clonal integration supports the expansion from terrestrial to aquatic environments of the amphibious stoloniferous herb *Alternanthera philoxeroides*. *Plant Biology*, 11, 483–489.
- Wang W, Fang JY (2009). Soil respiration and human effects on global grasslands. *Global and Planetary Change*, 67, 20–28.
- Wang WJ, Zu YG, Wang HM, Hirano T, Takagi K, Sasa K, Koike T (2005). Effect of collar insertion on soil respiration in a larch forest measured with a LI-6400 soil CO₂ flux system. *Journal of Forest Research*, 10, 57–60.
- Wang Y, Liu H, Chung H, Yu L, Mi Z, Geng Y, Jing X, Wang S, Zeng H, Cao G, Zhao X, He JS (2014). Non-growing-season soil respiration is controlled by freezing and thawing processes in the summer monsoon-dominated Tibetan alpine

- grassland. *Global Biogeochemical Cycles*, 28, 1081–1095.
- Ward SE, Smart SM, Quirk H, Tallowin JRB, Mortimer SR, Shiel RS, Wilby A, Bardgett RD (2016). Legacy effects of grassland management on soil carbon to depth. *Global Change Biology*, 22, 2929–2938.
- Widén B, Majdi H (2001). Soil CO₂ efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: Seasonal and diurnal variation. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 786–796.
- Xia JY, Niu SL, Wan SQ (2009). Response of ecosystem carbon exchange to warming and nitrogen addition during two hydrologically contrasting growing seasons in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 15, 1544–1556.
- Yan LM, Chen SQ, Huang JH, Lin GH (2010). Differential responses of auto- and heterotrophic soil respiration to water and nitrogen addition in a semiarid temperate steppe. *Global Change Biology*, 16, 2345–2357.
- Zhang XL, Tan YL, Zhang BW, Li A, Daryanto S, Wang LX, Huang JH (2017). The impacts of precipitation increase and nitrogen addition on soil respiration in a semiarid temperate steppe. *Ecosphere*, 8, e01655. DOI: 10.1002/ecs2.1655.
- Zhou GY, Zhou XH, He YH, Shao JJ, Hu ZH, Liu RQ, Zhou HM, Hosseinibai S (2017). Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 23, 1167–1179.
- Zhou XH, Sherry RA, An Y, Wallace LL, Luo YQ (2006). Main and interactive effects of warming, clipping, and doubled precipitation on soil CO₂ efflux in a grassland ecosystem. *Global Biogeochemical Cycles*, 20, GB1003. DOI: 10.1029/2005GB002526.
- Zhou XH, Wan SQ, Luo YQ (2007). Source components and interannual variability of soil CO₂ efflux under experimental warming and clipping in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, 13, 761–775.

责任编辑: 贺金生 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答