



中国森林生态系统土壤呼吸温度敏感性空间变异特征及影响因素

郑甲佳^{1,2} 黄松宇^{1,2} 贾 昕^{1,2,3*} 田 赟^{1,3} 牟 钰^{1,2} 刘 鹏^{1,2} 查天山^{1,2,3}

¹北京林业大学水土保持学院, 北京 100083; ²宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站, 北京 100083; ³北京林业大学水土保持国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083

摘 要 土壤呼吸的温度敏感性(Q_{10})是陆地碳循环与气候系统间相互作用的关键参数。尽管已有大量关于不同类型森林 Q_{10} 季节和年际变化规律的研究, 但是对 Q_{10} 在区域尺度的空间变异特征及其影响因素仍认识不足, 已有结果缺乏一致结论。该研究通过整合已发表论文, 构建了中国森林生态系统年尺度 Q_{10} 数据集, 共包含399条记录、5种森林类型(落叶阔叶林(DBF)、落叶针叶林(DNF)、常绿阔叶林(EBF)、常绿针叶林(ENF)、混交林(MF))。分析了不同森林类型 Q_{10} 的空间变异特征及其与地理、气候和土壤因素的关系。结果显示, 1) Q_{10} 介于1.09到6.24之间, 平均值(\pm 标准误差)为2.37 (\pm 0.04), 且在不同森林类型之间无显著差异; 2) 当考虑所有森林类型时, Q_{10} 随纬度、海拔、土壤有机碳含量(SOC)和土壤全氮含量(TN)的增加而增大, 随经度、年平均气温(MAT)、平均年降水量(MAP)的增加而减小。气候(MAT、MAP)和土壤(SOC、TN)因素间存在相互作用, 共同解释了33%的 Q_{10} 空间变异, 其中MAT和SOC是 Q_{10} 空间变异的主要驱动因素; 3) 不同类型森林 Q_{10} 对气候和土壤因素的响应存在差异。在DNF中 Q_{10} 随MAP的增加而减小, 而其他类型森林中 Q_{10} 与MAP无显著相关性; 在EBF、DBF、ENF中 Q_{10} 随TN的增加而增大, 但 Q_{10} 对TN的敏感性在EBF中最高, 在ENF中最低。这些结果表明, 尽管 Q_{10} 有一定的集中分布趋势, 但仍有较大范围的空间变异, 在进行碳收支估算时应注意尺度问题。 Q_{10} 的主要驱动因素和 Q_{10} 对环境因素的响应随森林类型而变化, 在气候变化情景下, 不同森林类型间 Q_{10} 可能发生分异。因此, 未来的碳循环-气候模型还应考虑不同类型森林碳循环关键参数对气候变化的响应差异。

关键词 土壤呼吸; 温度敏感性; 碳循环; CO₂通量; 土壤碳通量

郑甲佳, 黄松宇, 贾昕, 田赟, 牟钰, 刘鹏, 查天山 (2020). 中国森林生态系统土壤呼吸温度敏感性空间变异特征及影响因素. 植物生态学报, 44, 687–698. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0300

Spatial variation and controlling factors of temperature sensitivity of soil respiration in forest ecosystems across China

ZHENG Jia-Jia^{1,2}, HUANG Song-Yu^{1,2}, JIA Xin^{1,2,3*}, TIAN Yun^{1,3}, MU Yu^{1,2}, LIU Peng^{1,2}, and ZHA Tian-Shan^{1,2,3}

¹School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²Yanchi Ecology Research Station of Mau Us Desert, Beijing 100083, China; and ³Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract

Aims Our objective was to determine the spatial variation of the temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10}) and its controlling factors in forest ecosystems across China.

Methods Based on published papers, the field measurement data of soil respiration were collected to build the dataset of annual Q_{10} in forest ecosystems across China. Further, the spatial variation and the drivers of Q_{10} in different forest types were analyzed.

Important findings The results showed that 1) Q_{10} ranges from 1.09 to 6.24, with a mean value (\pm standard error) of 2.37 (\pm 0.04) and no significant difference among different forest types; 2) When all forest types were considered, Q_{10} increased with increasing latitude, altitude, soil organic carbon content (SOC) and soil total nitrogen content (TN), but decreased with increasing longitude, mean annual temperature (MAT) and mean annual precipitation (MAP). Climate (MAT, MAP) and soil (SOC, TN) factors together explained 32.8% variations in Q_{10} . MAT

收稿日期Received: 2019-11-04 接受日期Accepted: 2020-02-02

基金项目: 国家自然科学基金(31670708、31670710和31901366)和中央高校基本科研业务费专项资金(2015ZCQ-SB-02). Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670708, 31670710 and 31901366), and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2015ZCQ-SB-02).

* 通信作者Corresponding author (xinjia@bjfu.edu.cn)

and SOC were considered as the primary factors driving the spatial variation of Q_{10} . 3) Q_{10} of different forest types responded differently to climate and soil factors. Q_{10} decreased with the increase of MAP in the deciduous needleleaf forest (DNF), while Q_{10} showed no significant correlation with MAP in other forest types. Q_{10} increased with the increase of TN in evergreen broadleaved forest (EBF), deciduous broadleaved forest (DBF), evergreen needleleaf forest (ENF), and the sensitivity of Q_{10} to TN was the highest in EBF and the lowest in ENF. Although Q_{10} showed concentrated distribution trend, more attention should be paid to the large range of variation in future C budget studies. The primary driving factors and the response to environmental factors of Q_{10} varied among forest types. Under the scenario of future climate change, Q_{10} may vary divergently among different forest types. Therefore, the divergent responses of key parameters of carbon cycle in different forest types to climate change should also be considered in future carbon-climate models.

Key words soil respiration; temperature sensitivity; carbon cycle; CO₂ flux; soil carbon flux

Zheng JJ, Huang SY, Jia X, Tian Y, Mu Y, Liu P, Zha TS (2020). Spatial variation and controlling factors of temperature sensitivity of soil respiration in forest ecosystems across China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 687–698. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0300

土壤呼吸是全球碳循环的重要过程, 占生态系统呼吸的60%–90% (Davidson *et al.*, 2002), 其每年向大气释放(98 ± 12) Pg CO₂, 是化石燃料燃烧CO₂排放量的10倍以上 (Canadell & Raupach, 2008; Bond-Lamberty & Thomson, 2010)。因此, 土壤呼吸的微小变化也有可能对陆地碳平衡产生巨大影响 (Schlesinger & Andrews, 2000)。

全球气候变暖深刻影响着陆地生态系统的分布、结构与功能 (Aronson & McNulty, 2009; Steinbauer *et al.*, 2018), 而土壤呼吸的温度敏感性是决定陆地碳循环与气候变化间反馈关系的关键参数 (Lenton & Huntingford, 2003; Bond-Lamberty & Thomson, 2010)。众多研究采用 Q_{10} 值(即温度每升高10 °C, 土壤呼吸速率增加的倍数)来量化土壤呼吸的温度敏感性, 并剖析了 Q_{10} 的时空变化规律 (Davidson *et al.*, 2006; Zhou *et al.*, 2009; Bond-Lamberty *et al.*, 2018; Yan *et al.*, 2019)。尽管对 Q_{10} 在时间动态(季节、年际)的认识已比较明确 (Jia *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2017; Yan *et al.*, 2019), 但其空间变异特征和影响因素依然存在较大不确定性。

一些研究认为 Q_{10} 在不同生态系统间具有趋同性, 不随气候、土壤和生物因素的变化而变化 (Bond-Lamberty & Thomson, 2010; Yvon-Durocher *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2018b)。如Mahecha等(2010)通过整合全球60个站点的数据, 发现去除季节性混淆因素的影响后, Q_{10} 在不同的生物区系之间相似(1.4 ± 0.1)。因此, 在许多陆地生态系统碳循环模型中, Q_{10} 被假定为一个常数, 如 Q_{10} 在Community Land Model (CLM)模型中为1.5 (Foereid *et al.*, 2014), 而在Terrestrial Ecosystem Model (TEM)和Carnegie-

Ames-Stanford Approach (CASA)模型中为2 (Raich *et al.*, 1991; Potter *et al.*, 1993)。而另一些研究发现 Q_{10} 在不同生态系统间差异显著, 使用固定 Q_{10} 值估算土壤呼吸会导致较大偏差 (Chen & Tian, 2005; Zhou *et al.*, 2009), 近年来, 大量野外观测和数据整合分析也发现在区域尺度上 Q_{10} 存在较大空间变异(1.09–5.51) (Lenton & Huntingford, 2003; Peng *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2015)。因此, Q_{10} 的空间变异规律仍需进一步研究。

Q_{10} 的空间变异主要受气候、土壤和植被因素的影响。许多研究表明 Q_{10} 随温度和降水量的增加而减小 (Peng *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2010; Song *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2015), 然而Chen和Tian (2005)的研究表明 Q_{10} 在热带和亚热带地区不受温度的影响, Zheng等(2009)的研究则表明 Q_{10} 与降水量无显著关系, 但随温度的增加而减小。土壤水分对 Q_{10} 的影响较复杂, Q_{10} 随土壤水分的增加而增大、不变或减小 (Klimek *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2014; Zhao *et al.*, 2017)。其他一些研究表明 Q_{10} 随土壤有机碳含量(SOC)、土壤总氮含量(TN)、土壤pH的增加而增大, 随可溶性有机碳含量的增加而减小 (Zhou *et al.*, 2009; Song *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2017; Zhao *et al.*, 2017)。还有研究表明 Q_{10} 随植被活动(归一化植被指数(NDVI)季节变幅、叶面积指数(LAI)季节变幅)的增强而增大 (Curiel Yuste *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2010)。因此, 对于 Q_{10} 空间变异的影响因素仍缺乏一致认识。

以往关于 Q_{10} 空间变异影响因素的研究往往忽略了不同影响因素间的交互作用, 各因素对 Q_{10} 的直接和间接影响, 以及不同类型生态系统 Q_{10} 对气

候和土壤因素的响应差异,从而可能造成结果的不确定性。众多研究发现温度和水分之间存在交互作用,即温度对土壤呼吸的影响随水分条件的变化而变化(Lellei-Kovács *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2016)。Liu等(2017)通过整合文献数据,发现年平均气温(*MAT*)和年降水量(*MAP*)不仅可以直接影响 Q_{10} ,还可以通过土壤理化性质和微生物群落间接影响 Q_{10} 。Chen和Tian (2005)发现 Q_{10} 在三类生物区系间对温度的响应不同,其对温度变化的敏感性在寒带最高,其次是温带,而在热带和亚热带最低。近年来,在不同生态系统中土壤呼吸观测数据不断积累,这为通过整合分析检验在区域尺度上 Q_{10} 的空间变异特征及其影响因素创造了条件。

目前我国森林总面积2.2亿 hm^2 , 占国土面积的22.96% (国家林业和草原局, 2019)。森林生态系统的固碳量为163.4 $\text{Tg}\cdot\text{a}^{-1}$, 约占中国陆地生态系统总固碳量的80% (CDIAC, 2016; Zheng *et al.*, 2016)。近30年来,我国实施了天保工程、退耕还林等多项重大造林工程和项目,人工林面积于2013年达到0.69亿 hm^2 ,居世界首位(国家林业和草原局, 2014),并提供了包括碳汇在内的重要生态系统服务(Lu *et al.*, 2018)。因此,了解我国森林土壤呼吸 Q_{10} 的空间变异特征及其影响因素将为全国尺度碳收支估算提供科学依据,为识别气候变化敏感区域、指定林业增汇减排政策提供科学参考。

本研究通过整合已发表论文,构建了中国森林生态系统年尺度 Q_{10} 数据集,旨在揭示中国森林生态系统 Q_{10} 的空间变异特征及其影响因素,研究结果有助于理解和预测气候变化与碳循环之间的反馈关系,为改进生态系统碳循环模型提供参数化依据。

1 材料和方法

1.1 数据收集

在中国知网(<http://www.cnki.net/>)数据库中通过(“土壤呼吸”或“土壤 CO_2 排放”或“土壤 CO_2 通量”或“土壤碳排放”或“土壤碳通量”)和(“温度敏感性”或“ Q_{10} ”)和“中国”等主题词组合;在Web of Science (<http://www.isiknowledge.com/>)数据库中通过(“soil respiration”或“soil CO_2 flux/efflux/emission”或“soil carbon flux/efflux/emission”和(“temperature sensitivity”或“ Q_{10} ”)以及“China”等主题词组合对在2018年1

月1日之前发表的经过同行评审的和公开发表的论文进行检索。为避免在数据筛选过程中出现遗漏与偏差,只选择满足以下5条标准的文献:

(1)只选择原位观测数据,野外控制实验只选取对照组数据。

(2)所有研究必须标明森林类型、实验开始和结束时间、研究地点位置信息等。

(3)实验周期至少1年,以避免时间尺度效应(即长期和短期温度敏感性)对分析结果造成影响。

不同时间尺度的 Q_{10} 代表不同的生态学过程对温度的敏感性(Jia *et al.*, 2013),以往的研究很可能将年 Q_{10} 与生长季 Q_{10} 或短于生长季 Q_{10} 混淆,这将造成一定程度上的不确定性,因此,仅采用年尺度表观温度敏感性。对于报道多年观测结果的文献,只选取多年数据的平均值。如果文中并没有给出多年平均数据,则只选取 R^2 (采用Van't Hoff方程拟合的决定系数)(Van't Hoff, 1898)最高年份的数据。此外,有一些研究的地点比较接近,如果在地理变量(如海拔)、森林种类(树种、林龄)上存在差异,将被视为独立的观测记录纳入到数据集中。

(4) Q_{10} 是基于5 cm深处土壤温度推算的。

Q_{10} 对温度测定深度十分敏感(在同一地点, Q_{10} 通常随温度测定深度的增加而增大) (Peng *et al.*, 2009; Feng *et al.*, 2018),由于使用土壤5 cm深处土壤温度计算 Q_{10} 的文献数量最多,本研究仅选用由 (5 ± 1) cm深处土壤温度计算的 Q_{10} 。

(5)说明计算 Q_{10} 的方法,且提供计算 Q_{10} 的参数。

文献中的 Q_{10} 是根据Van't Hoff方程($R_s = a \times e^{bT}$) (Van't Hoff, 1898)拟合 R_s 与5 cm深度土壤温度得到的, $Q_{10} = e^{10b}$,其中 R_s 是土壤呼吸速率, T 是测量的温度, a 和 b 是拟合参数。如果文献中没有给出 Q_{10} 的计算方法,但有土壤呼吸与土壤温度数据的散点图,则使用Get Data Graph Digitizer 2.24软件提取变量,再用Van't Hoff方程拟合 Q_{10} 。

1.2 数据集的建立

经过以上约束条件的筛选,使用Microsoft Excel 2016建立了中国森林生态系统年尺度 Q_{10} 数据集(附录I),该数据集涵盖了每个研究地点的相关信息(表1)。

所有的参数均从文献中获取,必要时按照表1进行单位转换。将土壤有机质含量(*SOM*)($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)转换为土壤有机碳含量($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)($\text{SOC} = \text{SOM}/1.724$)

表1 中国森林生态系统年尺度土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})数据集的相关信息
Table 1 Supporting information of the dataset of annual temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10}) in forest ecosystems across China

变量所属类型 Type of variable	变量 Variable
地理位置 Site	纬度(° N)、经度(° E)、海拔(m) Latitude (° N), Longitude (° E), Altitude (m)
气象因素 Climate factor	年平均气温(°C), 年降水量(mm), 年蒸发散(mm), 干燥指数($\text{mm}\cdot\text{mm}^{-1}$), 试验地当年平均气温(°C), 试验地当年降水量(mm) Mean annual temperature (°C), mean annual precipitation (mm), annual evapotranspiration (mm), aridity index ($\text{mm}\cdot\text{mm}^{-1}$), mean annual temperature of study sites (°C), mean annual precipitation of study sites (mm)
植被因素 Vegetation factor	林分类型, 林龄(a), 叶面积指数($\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$) Stand type, stand age (a), leaf area index ($\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$)
土壤温湿度 Soil temperature and moisture	测量期间平均土壤温度(°C), 测量期间土壤温度振幅(°C), 测量期间土壤体积含水率($\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$), 测量期间土壤质量含水率(%) Mean soil temperature during measurement (°C), soil temperature amplitude during measurement (°C), Soil volumetric water content during measurement ($\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$), soil mass water content during measurement (%)
土壤理化性质 Soil physicochemical property	土壤有机碳含量($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$), 土壤全氮含量($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$), 土壤碳氮比, 土壤容重($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), 土壤酸碱度 Soil organic carbon content ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$), soil total nitrogen content ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$), soil carbon-nitrogen ratio, soil bulk density ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), soil pH
土壤呼吸温度敏感性 Temperature sensitivity of soil respiration	土壤呼吸温度敏感性(Q_{10}), Van't Hoff方程的决定系数(R^2) Temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10}), the determination coefficient of Van't Hoff equation (R^2)
观测方法信息 Measurement method information	开始测量日期, 结束测量日期, CO_2 测定方法(碱溶液吸收法, 气象色谱法, 红外法), 气室方法(静态密闭气室法, 动态密闭气室法、自动开闭气室法) Start date of measurement, end date of measurement, CO_2 measurement method (Alkali solution absorption, Gas chromatography, Infrared method), chamber method (Static closed chamber, Dynamic closed chamber, Automatic opening and closing chamber)
文献信息 Literature information	参考文献 References

(鲍士旦, 2000)。大部分文献中报道的是土壤体积含水率($\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$), 因此将其他文献中的土壤质量含水率(%)根据容重转换为土壤体积含水率($\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$)。若文献中没有提供地理和气候变量(经纬度、海拔、气温和降水量等), 则根据对研究站点和实验设计的描述, 检索在同一研究站点的相关文献。如果通过上述途径无法获取所需数据, 则视为缺失值(NA)。干燥指数(AI)为潜在蒸发散与降水量之比(王利平等, 2016)。根据优势种将森林类型分为5种: 落叶阔叶林(DBF)、落叶针叶林(DNF)、常绿阔叶林(EBF)、常绿针叶林(ENF)和混交林(MF)。

基于上述方法, 构建了中国森林生态系统年尺度 Q_{10} 的数据库, 共有来源于169篇文献中的399条记录, 涵盖25个省级行政区, 5种森林类型: DBF (88个)、DNF (8个)、EBF (118个)、ENF (110个)、MF (75个)。研究地点纬度范围为 18.63° – 51.38° N, 经度范围为 101.02° – 128.47° E, 海拔范围为0–3 100 m, 平均年降水量范围为413–2 449 mm。研究地点的分布情况如图1所示。

1.3 数据分析

采用单因素方差分析检验不同森林类型间 Q_{10} 是否存在差异, 进而采用Tukey HSD法进行多重比较, 此分析使用所有 Q_{10} 不为NA的数据记录; 采用线性回归分析 Q_{10} 与环境因素(地理、气候和土壤)的

关系; 采用协方差分析比较不同森林类型中 Q_{10} 对环境因素的响应是否存在显著差异(即森林类型和环境因素是否存在交互作用); 采用逐步回归分析不同类型森林 Q_{10} 的主要影响因素, 这些分析采用 Q_{10} 与环境因素均不为NA的数据记录。此外, 由于MF中主要为针阔混交林(MMF)(69个 Q_{10} 观测值), 少数为常绿落叶阔叶混交林(MBF)(6个 Q_{10} 观测值), 去掉MBF未对与森林类型相关的分析造成影响(附录II), 因此将这两种类型森林统一归为MF纳入分析。

采用结构方程模型(SEM)来分析气候和土壤因素对 Q_{10} 的直接和间接影响(Geng *et al.*, 2012), 这两种影响均采用标准化的路径系数(使用极大似然法估计的多元回归系数)计算, 基于已有理论和变量间相关性, 建立了 Q_{10} 与气候和土壤因素之间的初始SEM模型, 使用卡方检验(χ^2 ; 当 $0 \leq \chi^2 \leq 2$, $0.05 < p \leq 1.00$ 时模型具有较好的拟合优度)和近似误差均方根(RMSEA; 当 $0 \leq RMSEA \leq 0.05$, $0.10 < p \leq 1.00$ 时模型具有较好的拟合优度)对模型的拟合优度进行评估(Schermelleh-Engel *et al.*, 2003), 剔除初始模型中的非显著路径, 获得最终模型。

所有的数据分析通过R 3.5.2完成, 其中SEM模型使用lavaan 0.6-3包完成。

2 结果

2.1 Q_{10} 的空间变异特征

中国森林生态系统 Q_{10} 的频率分布为偏正态, 偏度和丰度分别为1.28和2.27 (图2A), Q_{10} 的分布范围为1.09–6.24, 平均值(\pm 标准误差)为2.37 (± 0.04)($n = 399$), 中位数为2.20, 大多数(72%)分布在1.5–3.0之间, Van't Hoff方程的决定系数 R^2 有85%大于0.60 (图2B)。不同森林类型之间 Q_{10} 差异不显著($p = 0.07$), 但DNF Q_{10} (3.04 ± 0.35)要高于DBF (2.34 ± 0.08)、EBF (2.35 ± 0.08)、ENF (2.30 ± 0.07)和MF (2.45 ± 0.08)(图3), 其中MF包括MMF (2.46 ± 0.08)

和MBF (2.30 ± 0.17)(附录III)。

2.2 Q_{10} 的影响因素

中国森林生态系统土壤呼吸 Q_{10} 随纬度($R^2 = 0.048$, $p < 0.01$)和海拔($R^2 = 0.21$, $p < 0.01$)的增加而增大, 随经度($R^2 = 0.021$, $p < 0.01$)的增加而减小(图4A–4C)。协方差分析表明 Q_{10} 受森林类型和经度交互作用的影响(协方差分析(ANCOVA), Lon , $F_{1,398} = 9.03$, $p < 0.01$; 林分类型(Stand type), $F_{4,398} = 3.21$, $p < 0.01$; $Lon \times Stand$ type, $F_{4,398} = 4.78$, $p < 0.01$)。回归分析也表明, 地理因素对 Q_{10} 的影响在不同森林类型的生态系统中有差异(附录II)。在DBF、ENF、

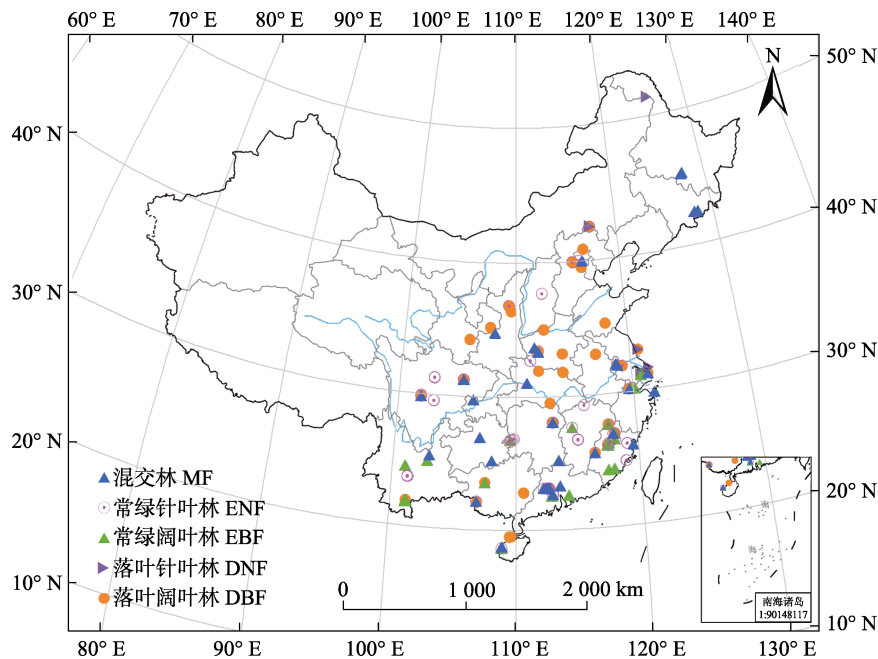


图1 中国森林生态系统年尺度土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})数据集中研究站点的空间分布。

Fig. 1 Spatial distribution of study sites included in the dataset of annual temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10}) in forest ecosystems across China. DBF, deciduous broadleaf forest; DNF, deciduous needleleaf forest; EBF, evergreen broadleaf forest; ENF, evergreen needleleaf forest; MF, mixed forest.

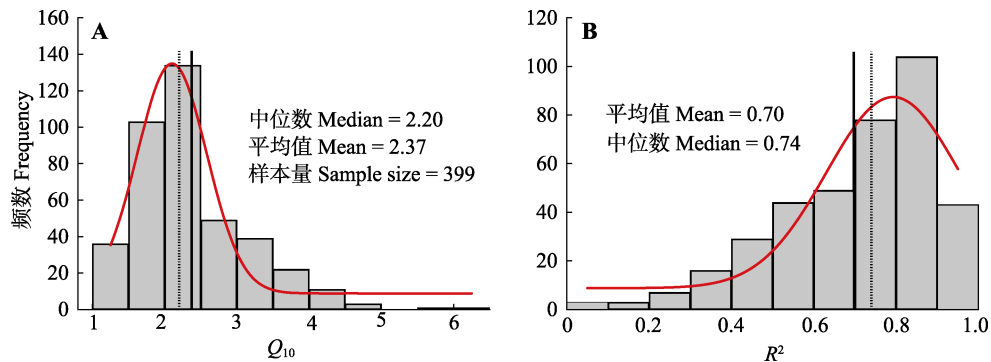


图2 土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})(A)和Van't Hoff方程决定系数(R^2)的频率分布(B)。实线表示平均值, 虚线表示中位数, 红色曲线为分布曲线。

Fig. 2 Frequency distributions of the temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10})(A) and coefficient of determination of Van't Hoff equation (R^2)(B). The solid line represents the mean value, the dashed line represents the median value, and the red curve is the distribution curve.

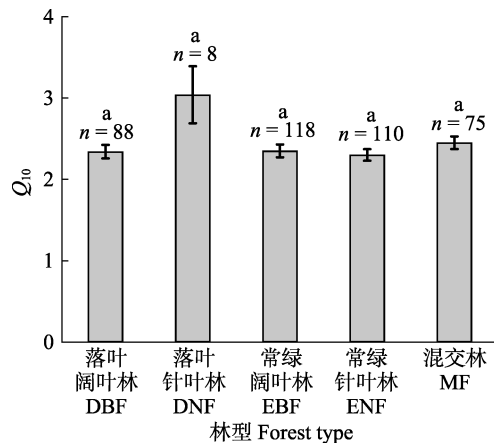


图3 不同森林类型的土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})(平均值±标准误差)。n为样本量,相同的字母表示组间均值无显著差异($\alpha = 0.05$)。

Fig. 3 Temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10})(mean \pm SE) in different forest types. n, the sample size; the same letter represents no significant difference in mean values between groups ($\alpha = 0.05$). DBF, deciduous broadleaf forest; DNF, deciduous needleleaf forest; EBF, evergreen broadleaf forest; ENF, evergreen needleleaf forest; MF, mixed forest.

MF中 Q_{10} 随纬度的增加而增大,而在DNF和EBF中 Q_{10} 不随纬度变化;在DNF、EBF、ENF中 Q_{10} 随经度的增加而减小,而在DBF和MF中 Q_{10} 不随经度变化;在5种森林类型中 Q_{10} 均随海拔增加而增大,但DNF中 Q_{10} 随海拔增加而增大的幅度高于其他森林类型。

中国森林生态系统 Q_{10} 随MAT ($R^2 = 0.16$, $p < 0.01$)和MAP的增加而减小($R^2 = 0.01$, $p < 0.05$),不随AI变化(图4D–4F)。协方差分析表明 Q_{10} 受森林类型和MAP (ANCOVA, MAP, $F_{1,397} = 4.00$, $p = 0.04$; Stand type, $F_{4,397} = 1.81$, $p = 0.13$; MAP \times Stand type, $F_{4,397} = 2.66$, $p = 0.03$),森林类型和AI (ANCOVA, AI, $F_{1,79} = 1.12$, $p = 0.29$; Stand type, $F_{3,79} = 4.09$, $p < 0.01$; AI \times Stand type, $F_{3,79} = 4.05$, $p = 0.01$)交互作用的影响。回归分析也表明,气候因素对 Q_{10} 的影响在不同森林类型的生态系统中有差异(附录II)。在DBF、EBF、ENF、MF中 Q_{10} 随MAT的增加而减小,而在

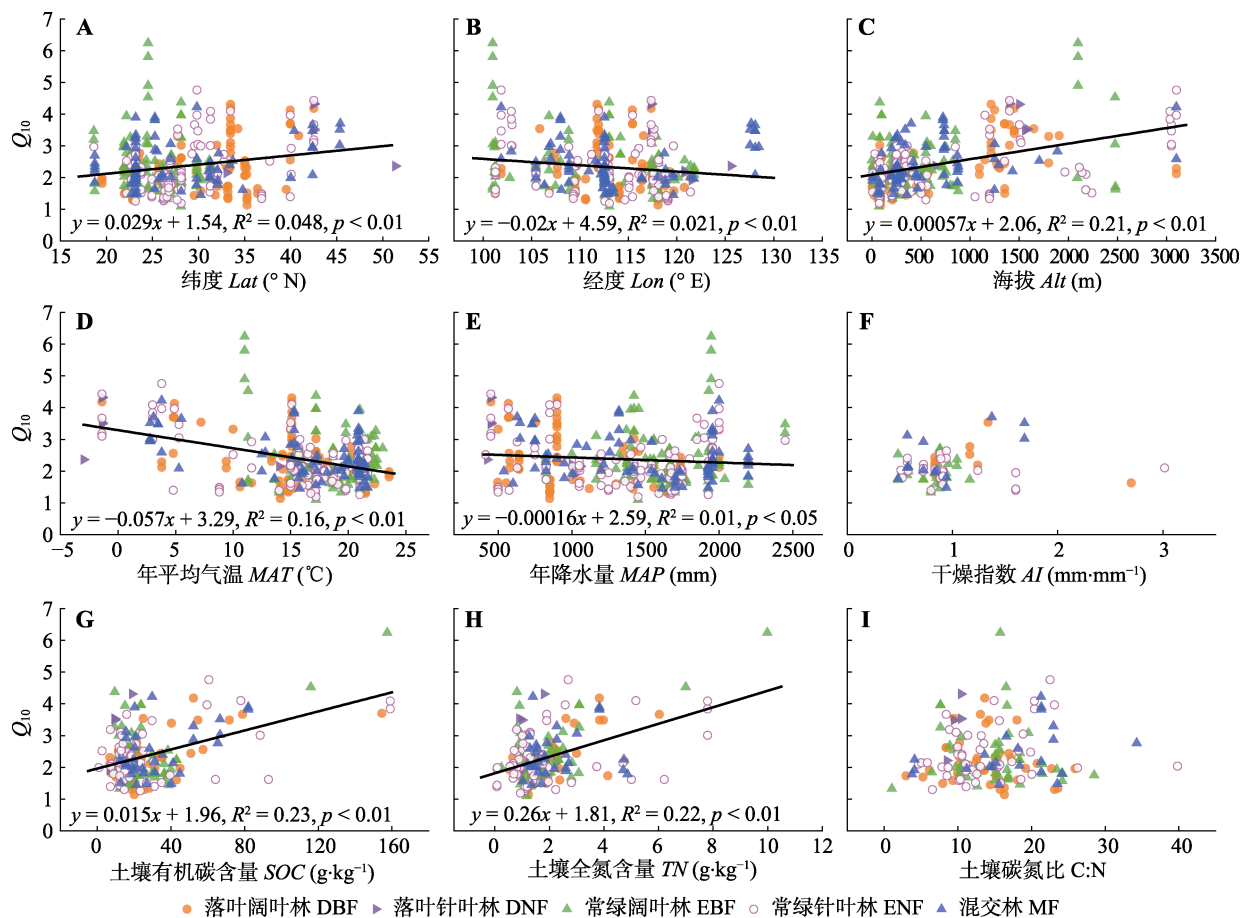


图4 土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})与纬度(A)、经度(B)、海拔(C)、年平均气温(D)、年降水量(E)、干燥指数(F)、土壤有机碳含量(G)、土壤全氮含量(H)、土壤碳氮比(I)的关系。

Fig. 4 Relationships between the temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10}) with latitude (Lat)(A), longitude (Lon)(B), altitude (Alt)(C), mean annual temperature (MAT)(D), mean annual precipitation (MAP)(E), aridity index (AI)(F), soil organic carbon content (SOC)(G), soil total nitrogen content (TN)(H) and soil C:N (I). DBF, deciduous broadleaf forest; DNF, deciduous needleleaf forest; EBF, evergreen broadleaf forest; ENF, evergreen needleleaf forest; MF, mixed forest.

DNF中 Q_{10} 与 MAT 无显著关系; 在DNF中 Q_{10} 随 MAP 的增加而减小, 而其余林型中 Q_{10} 与 MAP 无显著关系。在MF中 Q_{10} 随 AI 的增加而增大, 其余林型中 Q_{10} 与 AI 无显著关系。

中国森林生态系统 Q_{10} 随 SOC ($R^2 = 0.23$, $p < 0.01$)和 TN 的增加而增大($R^2 = 0.22$, $p < 0.01$), 且随 TN 增大的趋势强于 SOC (TN 斜率0.26, SOC 斜率0.015), 与 $C:N$ 无显著关系(图4G–4I)。协方差分析表明 Q_{10} 受森林类型和 TN 交互作用的影响(ANCOVA, TN , $F_{1,206} = 62.50$, $p < 0.01$; Stand type, $F_{4,206} = 2.27$, $p = 0.06$; $TN \times$ Stand type, $F_{4,206} = 3.33$, $p = 0.02$)。回归分析也表明, 土壤因素对 Q_{10} 的影响在不同森林类型的生态系统中有差异(附录II)。在DBF、EBF、ENF、MF中 Q_{10} 随 SOC 的增加而增大, 在DNF中 Q_{10} 不随 SOC 变化。在EBF、DBF、ENF中 Q_{10}

随 TN 的增加而增大, 且 Q_{10} 对 TN 的敏感性在EBF中最高, 在ENF中最低; 在DNF、MF中 Q_{10} 不随 TN 变化。

SEM模型表明中国森林生态系统 Q_{10} 的空间变异受气候(MAT 、 MAP)和土壤(SOC 、 TN)因素的综合影响, 模型解释了 Q_{10} 空间变异的32.8% (图5A)。 SOC ($\beta = 0.36$)和 MAP ($\beta = 0.20$)直接提高 Q_{10} , MAP 还通过 SOC ($\beta = 0.23$)间接提高 Q_{10} ; MAT 既能直接降低 Q_{10} ($\beta = -0.42$), 也能通过 TN ($\beta = -0.26$)和 SOC ($\beta = -0.47$)间接降低 Q_{10} 。由SEM得到的标准化总效应(图5B)表明, Q_{10} 的空间变异主要受 MAT 和 SOC 影响, 其次是 TN 和 MAP 。

逐步回归的结果也表明中国森林生态系统 Q_{10} 主要受 SOC 和 MAT 的影响, 二者共同解释了32.5%的 Q_{10} 空间变异, 在不同类型的森林生态系统中 Q_{10} 的主要影响因素有差异(表2)。在DBF中, MAT

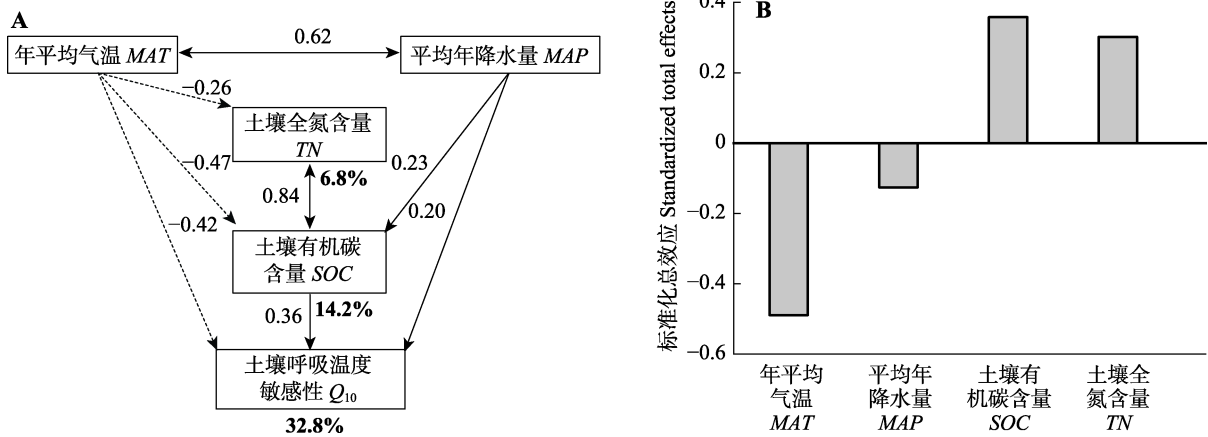


图5 气候因素和土壤因素对土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})空间变异影响的结构方程模型(A)和标准化总效应(B)。箭头旁边的数字是标准化路径系数 γ , 实线箭头和虚线箭头分别代表模型中的正负效应。模型中所有路径均是显著的($p < 0.01$), R^2 (粗体数字)表示有关变量的共同解释度, $\chi^2 = 1.39$, $df = 1$, $p = 0.24$, $RMSEA = 0.032$ 。

Fig. 5 Structural equation model (A) and standardized total effect (B) of the effect of climatic and soil factors on spatial variation in the temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10}). Numbers beside arrows are standardized path coefficients (γ), the solid and dashed arrows represent the positive and negative effects in a fitted structural equation model, respectively. All paths in this model are significant ($p < 0.01$). R^2 (bold number) values represent the proportion of variance explainable by each variable in the model, $\chi^2 = 1.39$, $df = 1$, $p = 0.24$, $RMSEA = 0.032$. MAP , mean annual precipitation; MAT , mean annual temperature; SOC , soil organic carbon content; TN , soil total nitrogen content.

表2 土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})与气候(MAT 、 MAP)和土壤因素(SOC 、 TN)的多元线性回归

Table 2 Multiple linear regression of the temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10}) with climate (MAT , MAP) and soil factors (SOC , TN)

森林类型 Forest type	回归方程 Regression equation	R^2	F	p	n
DBF	$Q_{10} = -0.027MAT + 0.334TN + 2.00$	0.38	13.06	<0.01	46
DNF	$Q_{10} = -0.099MAT + 0.066SOC + 2.81$	0.99	99.86	<0.01	6
EBF	$Q_{10} = -0.001MAP + 0.451TN + 2.92$	0.50	28.38	<0.01	61
ENF	$Q_{10} = -0.060MAT + 0.006SOC + 3.11$	0.44	22.97	<0.01	61
MF	$Q_{10} = -0.041MAT + 0.014SOC + 2.72$	0.33	6.30	<0.01	29
All	$Q_{10} = -0.047MAT + 0.012SOC + 2.83$	0.33	49.55	<0.01	208

n , 样本量大小。DBF, 落叶阔叶林; DNF, 落叶针叶林; EBF, 常绿阔叶林; ENF, 常绿针叶林; MF, 混交林。 MAP , 年降水量; MAT , 年平均气温; SOC , 土壤有机碳含量; TN , 土壤全氮含量。

n , sample size. DBF, deciduous broadleaf forest; DNF, deciduous needleleaf forest; EBF, evergreen broadleaf forest; ENF, evergreen needleleaf forest; MF, mixed forest. MAP , mean annual precipitation; MAT , mean annual temperature; SOC , soil organic carbon content; TN , soil total nitrogen content.

和TN的组合可以较好地解释 Q_{10} 的变异($R^2 = 0.38$); 而在EBF中, MAP和TN的组合可以较好地解释 Q_{10} 的变异($R^2 = 0.50$); 在DNF、ENF和MF中 Q_{10} 主要受MAT和SOC影响, 二者组合分别解释了DNF、ENF和MF中 Q_{10} 空间变异的98.5%、44.2%和33.2%。

3 讨论

3.1 中国森林 Q_{10} 的空间变异

中国森林生态系统 Q_{10} 具有一定的集中趋势, 大多数(72%)分布在1.5–3.0之间(平均值: 2.37)(图2A)。以往的整合分析也报道了类似的集中趋势, 如Wang等(2010)发现有69%的 Q_{10} 分布在1.5–3.0之间(平均值: 2.40); Xu等(2015)发现有54%的 Q_{10} 分布在2.0–3.0之间。尽管 Q_{10} 有一定的集中趋势, 但仍存在较大的空间变异(全距: 1.09–6.24; 变异系数: 33%)。一些研究也发现, 森林生态系统 Q_{10} 在1.0–6.3之间变化(Davidson *et al.*, 1998; Zheng *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2015)。

因此未来在进行碳收支估算时, 应根据研究尺度选取不同的 Q_{10} 参数化策略。在生物区系、大陆或全球尺度, 可使用固定的 Q_{10} 进行快速方便的碳核算, 且不会产生过大系统误差, 而在较小尺度(生态系统、景观), 则应考虑 Q_{10} 的空间变异规律, 以及生物非生物因素对 Q_{10} 的影响。

3.2 气候和土壤因素对 Q_{10} 的影响

中国森林 Q_{10} 随MAT增加而减小(图4D), 表明较寒冷地区的土壤呼吸对温度升高的敏感性高于较温暖地区, 支持了现有的研究结论(Peng *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2020)。研究表明, MAT可以通过直接和间接途径影响 Q_{10} 。首先, 根呼吸和微生物呼吸均需要酶的参与, 温度升高会导致酶活性的相对增加幅度下降(Peterson *et al.*, 2007; Schipper *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2020), 从而降低 Q_{10} ; 大分子速率理论(MMRT)还表明 Q_{10} 受酶催化反应热容差(ΔC_p^\ddagger)的强烈影响, ΔC_p^\ddagger 随温度升高而降低, 导致 Q_{10} 随温度升高而降低(Schipper *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2020)。其次, 尽管温度升高通过促进土壤微生物快速分解活性有机碳导致 Q_{10} 随SOC增加而增大(Giardina & Ryan, 2000; Rustad *et al.*, 2001), 但温暖地区较高的分解速率降低了SOC, 因此 Q_{10} 较低(图5A)。此外, MAT和MAP相互影响, 共同作用于 Q_{10} 。本研究中MAT通过对 Q_{10} 的直接和间接影响最终降低了 Q_{10}

(图5B)。MAT每增加1 °C, Q_{10} 下降5.7%(图4D), 该值与Peng等(2009)和Li等(2019)的估计值(6%)类似, 高于Xu等(2015)的估计值(3.8%), 造成这种差异的机制尚未得到证实, 可能是不同研究中使用的样本量和生态系统类型的差异引起的。例如Xu等(2015)的研究中包括74个 Q_{10} 观测值, 本研究中的399个观测值能更全面地量化中国森林生态系统土壤呼吸对温度升高的响应。未来在气候变暖的趋势下, 有必要厘清温度对 Q_{10} 的直接和间接影响, 以提高碳循环-气候模型的预测能力。

中国森林 Q_{10} 随MAP增加而减小(图4E), 与现有的研究结果(Peng *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2015)类似, 可能是潮湿地区中过高的土壤水分限制了氧气扩散, 使植物根系和好氧微生物的活动受到抑制, 进而降低了 Q_{10} 。此外, 有研究发现水分与温度的交互作用会影响 Q_{10} , 如在一些干旱和地中海气候的生态系统中温度升高时土壤中的水分降低、土壤呼吸底物扩散受限, 进而导致土壤呼吸速率与温度解耦(Reichstein *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2014), 而本研究中MAP和MAT呈正相关关系(图5A), 但二者对 Q_{10} 无交互作用(ANCOVA, MAT, $F_{1,394} = 79.98, p < 0.01$; MAP, $F_{1,394} = 16.28, p < 0.01$; MAT \times MAP, $F_{1,394} = 0.62, p = 0.43$), 这可能表明只有在极端的温度和水分条件下, 二者才对 Q_{10} 有交互作用。本研究中MAP每增加100 mm, Q_{10} 下降1.6%(图4E), 该值低于现有的研究(8%, Peng *et al.*, 2009; 7%, Xu *et al.*, 2015; 7%, Li *et al.*, 2019), 可能与样本量的差异有关, 本研究在较潮湿地区的观测值(大于1 900 mm: 91个)远多于前人研究(11个, Peng *et al.*, 2009; 6个, Xu *et al.*, 2015), Li等(2019)的研究为室内培养实验, 与野外观测条件差异较大。此外, Li等(2020)最近的整合研究表明, 在全球尺度上 Q_{10} 与MAP无显著关系, 因此MAP与 Q_{10} 的负相关关系可能很难扩展到较大的尺度。全球气候变暖伴随着降水时空格局的改变(Knapp *et al.*, 2015), 因此需要在进一步的研究中明确水分对 Q_{10} 空间变异的作用机制, 在碳循环-气候模型中考虑温度和降水的相互作用。

Q_{10} 随SOC和TN的增加而增大, 与现有的研究结果一致(Zheng *et al.*, 2009; Song *et al.*, 2014)。土壤有机碳是土壤微生物呼吸的重要底物(Bond-Lamberty *et al.*, 2018), 在其他环境因素不变的条件下, SOC较高的生态系统其土壤微生物呼吸速率随温度升高的

幅度也较大, 因此 Q_{10} 更高。由于土壤中碳氮存在紧密的耦合关系, 二者是协同积累的(Gårdenäs *et al.*, 2011), 因此SOC和TN呈正相关关系(图5A)。此外, 尽管有研究发现 Q_{10} 与底物质量(C:N)呈负相关关系(Fierer *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2018a), 但本研究中 Q_{10} 与C:N无显著关系(图4I), 这表明 Q_{10} 的空间变异可能不受底物质量的影响。一些室内培养实验也表明有机质分解对温度的响应与底物质量无关(Fang *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2019), 还有研究发现土壤基质对有机质的保护作用对 Q_{10} 的影响远超过底物质量(Moinet *et al.*, 2018), Li等(2019)的研究进一步强调了土壤保护性因子(如黏粒含量)对 Q_{10} 空间变异的重要性。

3.3 森林类型对 Q_{10} 的影响

DNF的 Q_{10} 在所有森林类型中最高(图3), 这与现有的研究结果一致(Peng *et al.*, 2009; Song *et al.*, 2014)。本研究的DNF主要为东北地区的落叶松(*Larix gmelinii*)林和华北地区的华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)林, 少数为华东地区的水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)林。低温是东北和华北地区DNF中根系和微生物酶活性的主要限制因素, 因此DNF中土壤呼吸对温度的变化最敏感, 这也可以由 Q_{10} 与MAT的负相关关系来检验(图4D)。 Q_{10} 对环境因素的响应随森林类型变化(附录II)。DNF中 Q_{10} 与MAT和SOC无显著关系, 但随MAP增加而减小; 其余森林类型中 Q_{10} 均随MAT增加而减小, 随SOC增加而增大, 但与MAP无显著关系, 这些结果可能表明DNF的根系和微生物群落对MAT、MAP和SOC的敏感性与其他森林类型显著不同, 也可能是DNF的观测数据(6个)较少, 不足以准确体现 Q_{10} 对环境因素的响应, 未来仍需要开展更多的野外观测以明确DNF中 Q_{10} 对环境因素的响应机制。此外, 森林类型与TN存在交互作用。尽管在DNF和MF中 Q_{10} 与TN无显著关系, 但在DBF、EBF、ENF中 Q_{10} 均随TN增加而增大, 且阔叶林(EBF、DBF)中 Q_{10} 对TN的敏感性高于针叶林(ENF), 这可能是阔叶林与针叶林的根系或微生物群落在利用TN时采取了不同的策略。本研究中阔叶林的TN ($2.87 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)高于针叶林($1.84 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$), 以往的研究也发现, 相比于针叶林, 阔叶林的凋落物和枯死根系的归还量高且更易于分解, 因此其养分循环和分解速度更快(Reich *et al.*, 2005; Olsson *et al.*, 2012), 这种差异可能导致阔叶

林的土壤微生物群落在利用TN时采用资源获取型策略, 而针叶林则为保守型策略, 但具体机制仍需要大量实验验证。不同森林类型对环境因素的差异性响应预示着未来在气候变化加剧的背景下, 不同森林类型间 Q_{10} 的差异可能会增大, 这将影响碳循环-气候模型的预测精度, 因此需要予以考虑。

4 结论

基于构建的 Q_{10} 数据集, 分析了我国森林 Q_{10} 的空间变异特征和影响因素。结果表明: 1) Q_{10} 在空间上有一定的集中趋势, 但仍存在较大空间变异, 因此在进行碳收支估算时应注意在不同空间尺度采用不同参数化方案。2) Q_{10} 随MAT和MAP的增加而减小, 随SOC和TN的增加而增大, 两类环境变量可解释33%的 Q_{10} 空间变异。各因素对 Q_{10} 的影响不是独立的, MAT和MAP相互影响, 二者均能通过直接和间接途径作用于 Q_{10} ; SOC和TN相互影响, SOC直接作用于 Q_{10} 。总的来说, MAT和SOC是 Q_{10} 空间变异的主要影响因素。未来还需进一步厘清这些环境因素对 Q_{10} 的作用机制, 以更好地理解 Q_{10} 的空间变异模式。3) Q_{10} 在不同森林类型中的主要影响因素不同, 且对环境因素的响应存在差异。在DNF中 Q_{10} 仅受MAP影响, 而在其余林型中 Q_{10} 与MAP无显著关系, 均随MAT增加而减小、随SOC增加而增大。阔叶林中 Q_{10} 对TN的敏感性高于针叶林。在气候变化的持续影响下, 不同森林类型间 Q_{10} 可能发生分异, 因此碳循环-气候模型应考虑不同类型森林碳循环关键参数对气候变化的响应差异, 从而提高预测土壤碳排放的精确性。

致谢 感谢北京林业大学杨睿智博士在论文撰写中给予的帮助。

参考文献

- Aronson EL, McNulty SG (2009). Appropriate experimental ecosystem warming methods by ecosystem, objective, and practicality. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 1791–1799.
- Bao SD (2000). *Soil Agro-Chemical Analysis*. 3rd ed. Chinese Agriculture Press, Beijing. [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析. 3版. 中国农业出版社, 北京.]
- Bond-Lamberty B, Bailey VL, Chen M, Gough CM, Vargas R (2018). Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades. *Nature*, 560, 80–83.
- Bond-Lamberty B, Thomson A (2010). Temperature-associated

- increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464, 579–582.
- Canadell JG, Raupach MR (2008). Managing forests for climate change mitigation. *Science*, 320, 1456–1457.
- CDIAC (Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory) (2016). Updated fossil fuel CO₂ emissions estimates. <http://cdiac.essdive.lbl.gov/>. Cited: 2017-02-12.
- Chen H, Tian HQ (2005). Does a general temperature-dependent Q_{10} model of soil respiration exist at biome and global scale? *Journal of Integrative Plant Biology*, 47, 1288–1302.
- Curiel Yuste J, Janssens IA, Carrara A, Ceulemans R (2004). Annual Q_{10} of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology*, 10, 161–169.
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4, 217–227.
- Davidson EA, Janssens IA, Luo YQ (2006). On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10} . *Global Change Biology*, 12, 154–164.
- Davidson EA, Savage K, Verchot LV, Navarro R (2002). Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 21–37.
- Fang C, Smith P, Moncrieff JB, Smith JU (2005). Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature*, 433, 57–59.
- Feng JG, Wang JS, Song YJ, Zhu B (2018). Patterns of soil respiration and its temperature sensitivity in grassland ecosystems across China. *Biogeosciences*, 15, 5329–5341.
- Fierer N, Colman BP, Schimel JP, Jackson RB (2006). Predicting the temperature dependence of microbial respiration in soil: a continental-scale analysis. *Global Biogeochemical Cycles*, 20, GB3026. DOI: 10.1029/2005GB002644.
- Foereid B, Ward DS, Mahowald N, Paterson E, Lehmann J (2014). The sensitivity of carbon turnover in the Community Land Model to modified assumptions about soil processes. *Earth System Dynamics*, 5, 211–221.
- Gärdenäs AI, Ågren GI, Bird JA, Clarholm M, Hallin S, Ineson P, Kätterer T, Knicker H, Nilsson SI, Näsholm T, Oglej S, Paustian K, Persson T, Stendahl J (2011). Knowledge gaps in soil carbon and nitrogen interactions: from molecular to global scale. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 702–717.
- Geng Y, Wang YH, Yang K, Wang SP, Zeng H, Baumann F, Kuehn P, Scholten T, He JS (2012). Soil respiration in Tibetan alpine grasslands: belowground biomass and soil moisture, but not soil temperature, best explain the large-scale patterns. *PLOS ONE*, 7, e34968. DOI: 10.1371/journal.pone.0031968.
- Giardina CP, Ryan MG (2000). Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404, 858–861.
- Jia X, Zha XT, Wu B, Zhang YQ, Chen WJ, Wang XP, Yu HQ, He GM (2013). Temperature response of soil respiration in a Chinese pine plantation: hysteresis and seasonal vs. diel Q_{10} . *PLOS ONE*, 8, e57858. DOI: 10.1371/journal.pone.0057858.
- Klimek B, Choczyński M, Juszkievicz A (2009). Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) roots and soil moisture did not affect soil thermal sensitivity. *European Journal of Soil Biology*, 45, 442–447.
- 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.
- Lellei-Kovács E, Kovács-Láng E, Botta-Dukát Z, Kalapos T, Emmett B, Beier C (2011). Thresholds and interactive effects of soil moisture on the temperature response of soil respiration. *European Journal of Soil Biology*, 47, 247–255.
- Lenton TM, Huntingford C (2003). Global terrestrial carbon storage and uncertainties in its temperature sensitivity examined with a simple model. *Global Change Biology*, 9, 1333–1352.
- Li JQ, Nie M, Pendall E, Reich PB, Pei JM, Noh NJ, Zhu T, Li B, Fang CM (2019). Biogeographic variation in temperature sensitivity of decomposition in forest soils. *Global Change Biology*, 26, 1873–1885.
- Li JQ, Pei JM, Pendall E, Fang CM, Nie M (2020). Spatial heterogeneity of temperature sensitivity of soil respiration: a global analysis of field observations. *Soil Biology & Biochemistry*, 141, 107675. DOI: 10.1016/j.soilbio.2019.107675.
- Liu Y, He NP, Zhu JX, Li X, Yu GR, Niu SL, Sun XM, Wen XF (2017). Regional variation in the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in China's forests and grasslands. *Global Change Biology*, 23, 3393–3402.
- Liu YC, Liu SR, Wan SQ, Wang JX, Luan JW, Wang H (2016). Differential responses of soil respiration to soil warming and experimental throughfall reduction in a transitional oak forest in central China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 226–227, 186–198.
- Lu F, Hu HF, Sun WJ, Lu F, Hu H, Sun W, Zhu J, Liu G, Zou W, Zhang Q, Shi P, Liu X, Wu X, Zhang L, Wei X, Dai L, Zhang K, Sun Y, Xue S, Zhang W, Xiong D, Deng L, Liu B, Zhou L, Zhang C, Zheng X, Cao J, Huang Y, He N, Zhou G, Bai Y, Xie Z, Tang Z, Wu B, Fang J, Liu G, Yu G (2018). Effects of national ecological restoration projects on carbon sequestration in China from 2001 to 2010. *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America*, 115, 4039–4044.
- Mahecha MD, Reichstein M, Carvalhais N, Lasslop G, Lange

- H, Seneviratne S, Vargas R, Ammann C, Arain MA, Cescatti A, Janssens IA, Migliavacca M, Montagnani L, Richardson AD (2010). Global convergence in the temperature sensitivity of respiration at ecosystem level. *Science*, 329, 838–840.
- Moinet GYK, Hunt JE, Kirschbaum MUF, Morcom CP, Midwood AJ, Millard P (2018). The temperature sensitivity of soil organic matter decomposition is constrained by microbial access to substrates. *Soil Biology & Biochemistry*, 116, 333–339.
- Olsson BA, Hansson K, Persson T, Beuker E, Helmisaari HS (2012). Heterotrophic respiration and nitrogen mineralisation in soils of Norway spruce, scots pine and silver birch stands in contrasting climates. *Forest Ecology & Management*, 269, 197–205.
- Peng SS, Piao SL, Wang T, Sun JY, Shen ZH (2009). Temperature sensitivity of soil respiration in different ecosystems in China. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 1008–1014.
- Peterson ME, Daniel RM, Danson MJ, Eiseenthal R (2007). The dependence of enzyme activity on temperature: determination and validation of parameters. *Biochemical Journal*, 402, 331–337.
- Potter CS, Randerson JT, Field CB, Matson PA, Vitousek PM, Mooney HA, Klooster SA (1993). Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 7, 811–841.
- Raich JW, Rastetter EB, Melillo JM, Kicklighter DW, Steudler PA, Peterson BJ, Grace AL, Moore III B, Vörösmarty CJ (1991). Potential net primary productivity in south America: application of a global model. *Ecological Applications*, 1, 399–429.
- Reich PB, Oleksyn J, Modrzyński J, Mrozinski P, Hobbie SE, Eissenstat DM, Chorover J, Chadwick OA, Hale CM, Tjoelker MG (2005). Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters*, 8, 811–818.
- Reichstein M, Tenhunen J, Rouspar O, Ourcival J, Rambal S, Miglietta F, Peressotti A, Pecchiari M, Tirone G, Valentini R (2002). Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology*, 8, 999–1017.
- Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, Norby RJ, Mitchell MJ, Hartley AE (2001). A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 126, 543–562.
- Schermelleh-Engel K, Moosbrugger H, Müller H (2003). Evaluating the fit of structural equation models: tests of significance and descriptive goodness-of-fit measures. *Methods of Psychological Research Online*, 8, 23–74.
- Schipper LA, Hobbs JK, Rutledge S, Arcus VL (2014). Thermodynamic theory explains the temperature optima of soil microbial processes and high Q₁₀ values at low temperatures. *Global Change Biology*, 20, 3578–3586.
- Schlesinger WH, Andrews JA (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48, 7–20.
- Song XZ, Peng CH, Zhao ZY, Zhang ZT, Guo BH, Wang WF, Jiang H, Zhu Q (2014). Quantification of soil respiration in forest ecosystems across China. *Atmospheric Environment*, 94, 546–551.
- State Forestry and Grassland Administration (2014). *Chinese Forest Resources Report, the Eighth National Forest Resources Inventory*. China Forestry Publishing House, Beijing. [国家林业和草原局 (2014). 中国森林资源报告, 第八次全国森林资源清查. 中国林业出版社, 北京.]
- State Forestry and Grassland Administration (2019). How is the forest coverage rate investigated? <http://www.forestry.gov.cn/>. Cited: 2019-06-17. [国家林业和草原局 (2019). 森林覆盖率是怎么调查出来的? <http://www.forestry.gov.cn/>. 2019-06-17引用.]
- Steinbauer MJ, Grytnes JA, Jurasinski G, Kulonen A, Lenoir J, Pauli H, Rixen C, Winkler M, Bardy-Durchhalter M, Barni E, Bjorkman AD, Breiner FT, Burg S, Czortek P, Dawes MA, Delimat A, Dullinger S, Erschbamer B, Felde VA, Fernández-Arberas O, Fossheim KF, Gómez-García D, Georges D, Grindrud ET, Haider S, Haugum SV, Henriksen H, Herreros MJ, Jaroszewicz B, Jaroszynska F, Kanka R, Kapfer J, Klanderud K, Kühn I, Lamprecht A, Matteodo M, di Cella UM, Normand S, Odland A, Olsen SL, Palacio S, Petey M, Piscová V, Sedlakova B, Steinbauer K, Stöckli V, Svenning JC, Teppa G, Theurillat JP, Vittoz P, Woodin SJ, Zimmermann NE, Wipf S (2018). Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature*, 556, 231–234.
- Van't Hoff JH (1898). *Lectures on Theoretical and Physical Chemistry. Part I: Chemical Dynamics*. Edward Arnold, London.
- Wang B, Zha TS, Jia X, Gong JN, Bourque C, Feng W, Tian Y, Wu B, Zhang YQ, Pelto H (2017). Soil water regulates the control of photosynthesis on diel hysteresis between soil respiration and temperature in a desert shrubland. *Biogeosciences*, 14, 3899–3908.
- 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 LP, Wen M, Song JX, Dou XY (2016). Spatial-temporal Variation of Aridity Index during 1961–2014 in China. *Journal of Natural Resources*, 31, 1488–1498. [王利平, 文明, 宋进喜, 窦馨逸 (2016). 1961–2014年中国干燥度指数的时空变化研究. 自然资源学报, 31, 1488–1498.]
- Wang QK, Liu SG, Tian P (2018a). Carbon quality and soil microbial property control the latitudinal pattern in

- temperature sensitivity of soil microbial respiration across Chinese forest ecosystems. *Global Change Biology*, 24, 2841–2849.
- Wang X, Piao SL, Ciais P, Janssens IA, Reichstein M, Peng SS, Wang T (2010). Are ecological gradients in seasonal Q_{10} of soil respiration explained by climate or by vegetation seasonality? *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 1728–1734.
- Wang YH, Song C, Yu LF, Mi ZR, Wang SP, Zeng H, Fang CM, Li JY, He JS (2018b). Convergence in temperature sensitivity of soil respiration: evidence from the Tibetan alpine grasslands. *Soil Biology & Biochemistry*, 122, 50–59.
- Xu ZF, Tang SS, Xiong L, Yang WQ, Yin HJ, Tu LH, Wu FZ, Chen LH, Tan B (2015). Temperature sensitivity of soil respiration in China's forest ecosystems: patterns and controls. *Applied Soil Ecology*, 93, 105–110.
- Yan T, Song HH, Wang ZQ, Teramoto M, Wang JS, Liang NS, Ma C, Sun ZZ, Xi Y, Li LL, Peng SS (2019). Temperature sensitivity of soil respiration across multiple time scales in a temperate plantation forest. *The Science of the Total Environment*, 688, 479–485.
- Yvon-Durocher G, Caffrey JM, Cescatti A, Cescatti A, Dossena M, Giorgio PD, Gasol JM, Montoya JM, Pumpanen J, Staehr PA, Trimmer M, Woodward G, Allen AP (2012). Reconciling the temperature dependence of respiration across timescales and ecosystem types. *Nature*, 487, 472–476.
- Zhao JX, Li RC, Li X, Tian LX (2017). Environmental controls on soil respiration in alpine meadow along a large altitudinal gradient on the central Tibetan Plateau. *Catena*, 159, 84–92.
- Zheng TL, Zhu JL, Wang SP, Fang JY (2016). When will China achieve its carbon emission peak? *National Science Review*, 3, 8–12.
- Zheng Z, Yu GR, Fu YL, Wang YS, Sun XM, Wang YH (2009). Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: a trans-China based case study. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 1531–1540.
- Zhou T, Shi PJ, Hui DF, Luo YQ (2009). Global pattern of temperature sensitivity of soil heterotrophic respiration (Q_{10}) and its implications for carbon-climate feedback. *Journal of Geophysical Research*, 114, 271–274.

责任编辑: 程晓莉 编辑: 赵航

附录I 中国森林生态系统年尺度土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})数据集

Supplement I Dataset of annual temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10}) in forest ecosystems across China

<http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2019.0300-S1.xlsx>

附录II 不同森林类型的土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})与影响因素之间的线性回归

Supplement II Line regression equation between the temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10}) and controlling factors among different forest types

<http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2019-0300-S2.pdf>

附录III 不同森林类型的土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})(平均值±标准误差)。

Supplement III Temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10})(mean ± SE) in different forest types.

<http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2019.0300-S3.pdf>