



# 模拟增温对高寒沙区生物土壤结皮-土壤系统呼吸的影响

赵河聚<sup>1,2</sup> 岳艳鹏<sup>1,2</sup> 贾晓红<sup>1,2\*</sup> 成 龙<sup>1,2</sup> 吴 波<sup>1,2</sup> 李元寿<sup>3</sup> 周 虹<sup>1,2</sup>  
赵雪彬<sup>4</sup>

<sup>1</sup>中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091; <sup>2</sup>荒漠生态系统与全球变化国家林业和草原局重点实验室, 北京 100091; <sup>3</sup>中国气象科学研究院, 北京 100081; <sup>4</sup>青海共和荒漠生态系统国家定位观测研究站, 青海共和 813000

**摘 要** 生物土壤结皮是高寒沙区重要的地表覆盖类型, 研究增温对高寒地区生物土壤结皮-土壤系统呼吸的影响, 能够为准确评估高寒生态系统中生物土壤结皮对气候变化的响应和反馈提供一定的参考。该文以人工植被恢复区的苔藓和藻类结皮为研究对象, 采用开顶式被动增温装置(OTC)进行模拟增温, 观测增温条件下苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸速率的日动态和生长季动态, 探讨增温对其CO<sub>2</sub>释放量和温度敏感性的影响。研究结果显示, 增温未改变苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸速率的日动态和生长季动态特征, 均呈“单峰”曲线, 日动态峰值出现在13:00左右, 生长季动态峰值出现在8月左右; 增温改变了生物土壤结皮-土壤系统呼吸速率的日动态峰值。相对干旱年份(2017), 适度增温增加了两类生物土壤结皮-土壤系统生长季累积CO<sub>2</sub>释放量, 过高幅度增温, 两类生物土壤结皮-土壤系统CO<sub>2</sub>释放量的增加程度降低; 相对湿润年份(2018), 增温幅度越高, 两类生物土壤结皮-土壤系统CO<sub>2</sub>释放量增加程度越大。两种类型生物土壤结皮-土壤系统呼吸速率与温度间的关系均可用指数函数较好地描述, 相对干旱年份, 增温幅度越高, 苔藓和藻类结皮-土壤呼吸的温度敏感性越小, 变化范围分别为1.47–1.61和1.60–1.95; 相对湿润年份, 增温幅度越高, 温度敏感性越大, 变化范围分别为1.44–1.68和1.44–1.76。该研究表明, 全球气候变暖很大程度地增强了高寒生态系统中生物土壤结皮-土壤系统的呼吸作用, 因此在准确评估高寒生态系统碳循环过程时, 应充分考虑气候变暖对该区广泛分布的生物土壤结皮所产生的影响。

**关键词** 高寒沙区; 生物土壤结皮; 增温; 呼吸; 温度敏感性

赵河聚, 岳艳鹏, 贾晓红, 成龙, 吴波, 李元寿, 周虹, 赵雪彬 (2020). 模拟增温对高寒沙区生物土壤结皮-土壤系统呼吸的影响. 植物生态学报, 44, 916–925. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0018

## Effects of simulated warming on biological soil crust-soil system respiration in alpine sandy lands

ZHAO He-Ju<sup>1,2</sup>, YUE Yan-Peng<sup>1,2</sup>, JIA Xiao-Hong<sup>1,2\*</sup>, CHENG Long<sup>1,2</sup>, WU Bo<sup>1,2</sup>, LI Yuan-Shou<sup>3</sup>, ZHOU Hong<sup>1,2</sup>, and ZHAO Xue-Bin<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; <sup>2</sup>Key Laboratory of Desert Ecosystem and Global Change, State Administration of Forestry and Grassland, Beijing 100091, China; <sup>3</sup>Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China; and <sup>4</sup>Qinghai Gonghe Desert Ecosystem National Positioning Research Station, Gonghe, Qinghai 813000, China

### Abstract

**Aims** Biological soil crust is an important type of surface cover in alpine sandy lands. Understanding of the effect of warming on respiration from the biological soil crust-soil system in alpine regions can provide theoretical reference to the assessment of the response and feedback of biological soil crusts to climate changes.

**Methods** The moss and algae crusts in the artificial vegetation restoration areas were taken as the research objects. The open top chamber (OTC) was used as a passive warming device to simulate warming. The daily and growing season dynamics of respiration rates in two types of biological soil crust-soil systems were measured. The effects of warming on CO<sub>2</sub> emission and its temperature sensitivity were discussed.

**Important findings** Both the daily and the growing season dynamics of respiration rate of the moss and algae crust-soil system showed “single-peak” curves and were not affected by warming. The daily peaks appeared

收稿日期Received: 2020-01-17 接受日期Accepted: 2020-06-15

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0500801)、科技基础资源调查专项(2017FY100206)和国家自然科学基金(41471096和41371093)。

Supported by the National Key R&D Program of China (2016YFC0500801), the Special Survey on Science and Technology Basic Resources (2017FY100206), and the National Natural Science Foundation of China (41471096 and 41371093).

\* 通信作者Corresponding author (jiexiaohong@caf.ac.cn)

around 13:00, and the growing season peaks appeared around August. Warming changed the daily peak value of respiration rate of the biological soil crust-soil system. In the relatively dry year (2017), moderate warming increased cumulative CO<sub>2</sub> emission from the two types of biological soil crust-soil system during growing season, but the increase declined under excessive warming. In the relatively wet year (2018), as warming got greater, CO<sub>2</sub> emission from the two types of biological soil crust-soil system increased more. The relationship between respiration rate and temperature of two types of biological soil crust-soil system followed the exponential function. In the relatively dry year, more increase of temperature induced smaller temperature sensitivity of CO<sub>2</sub> emission, and the temperature sensitivity varied from 1.47 to 1.61 and 1.60 to 1.95 in the moss and algae crust soil system respectively. In the relatively wet year, with the increase of temperature, temperature sensitivity of system respiration increased, and the temperature sensitivity varied from 1.44 to 1.68 and 1.44 to 1.76 in the moss and algae crust soil system respectively. This study shows that global warming has greatly increased the respiration of biological soil crust-soil system in alpine ecosystems. Therefore, we should fully consider the impact of climate warming on the wide spread biological soil crusts in this area for better evaluation of carbon cycling processes in alpine ecosystems.

**Key words** alpine sandy area; biological soil crust; warming; respiration; temperature sensitivity

Zhao HJ, Yue YP, Jia XH, Cheng L, Wu B, Li YS, Zhou H, Zhao XB (2020). Effects of simulated warming on biological soil crust-soil system respiration in alpine sandy lands. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 916–925. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0018

碳循环是地球系统物质循环的核心,是地圈-生物圈-大气圈相互作用的纽带(宋冰和牛书丽, 2016)。陆地生态系统碳循环在全球碳收支中占主导地位,它不仅受全球气候变化和人类活动的影响,同时也反馈于气候变化和人类活动。IPCC第5次报告指出,人类活动所导致的大气CO<sub>2</sub>浓度上升是过去100年全球气候变化的主要驱动因子,且预计到21世纪末,全球增温幅度将达到1.1–6.4 °C (IPCC, 2013)。因此研究陆地生态系统碳循环对气候变化的响应与适应机制,是预测大气CO<sub>2</sub>含量和未来气候变化方向的重要基础(Dore, 2005)。

生物土壤结皮是由蓝藻、地衣、藓类等隐花植物和土壤微生物通过菌丝体、假根和分泌物等胶结土壤表层细小颗粒形成的复合体(Eldridge & Greene, 1994; Lan *et al.*, 2012)。它是干旱半干旱地区重要的地表覆盖类型,在荒漠生态系统中的覆盖度能达到40%以上(李新荣等, 2009),在防风固沙、保持水土、生态恢复等方面具有重要的生态意义。生物土壤结皮独特的组成与结构使其具有特殊的生理性能,既能进行光合作用,也能进行呼吸作用,进而对土壤呼吸以及生态系统碳循环产生重要影响。

目前关于增温对土壤呼吸影响的研究主要集中在森林、农田与草地生态系统(熊沛等, 2010; 王珍等, 2012; 耿晓东等, 2017),发现短期增温能够显著增强生态系统的土壤呼吸作用。有关荒漠生态系统发育的生物土壤结皮-土壤系统呼吸的研究主要集中在腾格里沙漠、古尔班通古特沙漠和毛乌素沙地

等区域(Su *et al.*, 2013; 冯薇, 2014; 管超等, 2017),而有关增温对生物土壤结皮-土壤系统呼吸影响的研究相对较少。在腾格里沙漠的研究表明,增温对生物土壤结皮-土壤系统的年平均CO<sub>2</sub>排放量无显著影响(徐冰鑫等, 2014)。作为世界“第三极”的青藏高原,属于生态系统较为脆弱的高寒地带,对全球气候变暖较为敏感。随着气候变化的不断加剧,全球温度持续升高,高海拔地区增温效果将更加明显(Chen *et al.*, 2013)。气候变暖对高寒生态系统所带来的任何影响,都将对全球碳循环产生重要作用(秦彧等, 2012)。现有的关于生物土壤结皮-土壤系统呼吸在高寒地区的研究结果表明,结皮发育能够促进土壤的呼吸作用;且小降水能够激发生物土壤结皮-土壤系统的呼吸作用(韩海燕, 2014; 辜晨等, 2017)。但有关气候变暖对高寒地区生物土壤结皮-土壤系统呼吸影响的研究比较匮乏,增温对高寒生态系统中生物土壤结皮-土壤系统呼吸温度敏感性影响的研究也尚未见报道,而增温对不同生态系统中土壤呼吸温度敏感性的影响存在差异(Niklińska *et al.*, 1999; Leifeld & Fuhrer, 2005; Klimek *et al.*, 2009)。因此,确定高寒地区温度升高对生物土壤结皮-土壤系统呼吸的影响,对于加强气候变化对生态过程影响的认识和提高全球碳循环模型的精度十分重要。

本研究位于青藏高原东北部的青海共和盆地,以人工恢复区的苔藓和藻类结皮为研究对象,采用开顶式被动增温装置(OTC)进行模拟增温,观测增温条件下不同类型生物土壤结皮-土壤系统呼吸速

率的日动态和生长季动态,探索温度升高对两类生物土壤结皮-土壤系统CO<sub>2</sub>释放量和温度敏感性的影响,以期阐明气候变暖对该地区生物土壤结皮-土壤系统呼吸的影响,为准确评估高寒生态系统中生物土壤结皮-土壤系统呼吸作用对气候变化的响应和反馈程度提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于青海省海南州共和县,青海省沙珠玉治沙试验林场(36.27° N, 100.27° E, 海拔2 871 m)。地处青海南山和巴颜喀拉山之间,共和盆地中西部,属于高寒干旱半干旱气候,具有气温低、降水少、蒸发量高、辐射强等气候特点。年平均气温为2.4 °C,冬季平均气温最低,为-6.8– -12.2 °C,最低可达-20.8– -31.0 °C;夏季平均气温最高,为12.4–19.6 °C,最高可达27.7 °C以上;昼夜温差大,以夏季最明显。风沙活动多集中于春季,多年平均降水量为246.3 mm,潜在蒸发量约为1 716.7 mm,年内降水分布极不平衡,多集中于生长季(5–10月),以小降水事件为主,年无霜期为91天左右,年太阳辐射总量为158 431 × 4.18 kJ·cm<sup>-2</sup>。研究区所在的沙珠玉乡是共和盆地土地沙化比较严重的地区之一,绿洲外围主要分布着由固定、半固定和流动沙丘镶嵌组成的沙地景观。为了治理流沙、恢复沙区植被,自1958年起该地区在流动沙地主要采用黏土沙障+直播的小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)植物固沙模式,积极开展防沙治沙,建立了大面积的人工固沙植被恢复区。小叶锦鸡儿固定沙地主要分布于固定沙丘中上部,群落中分布有早熟禾(*Poa pratensis*)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)、臭蒿(*Artemisia hedinii*)等草本植物,土壤类型为风沙土。小叶锦鸡儿群落内发育了不同类型的生物土壤结皮。样地内生物土壤结皮的基本特征见表1(韩海燕, 2014)。

表1 研究区生物土壤结皮主要特征(平均值±标准误差)  
Table 1 Main characteristics of biological soil crust in the study area (mean ± SE)

结皮类型 Crust type	盖度 Coverage (%)	厚度 Thickness (cm)	生物量 Biomass (mg·cm <sup>-2</sup> )
藻类结皮 Algae crust	>51	1.01 ± 0.01	3.69 ± 0.21
苔藓结皮 Moss crust	>41	1.49 ± 0.06	4.65 ± 0.25

本表引自韩海燕(2014)。  
This table is quoted from Han (2014).

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样地设置

选取小叶锦鸡儿灌丛间(远离植株根系分布范围,距植株2 m左右,避免植物根系呼吸的影响)发育较好的苔藓和藻类结皮(结皮盖度均保持在90%以上)为研究对象,进行增温处理,无增温处理为对照。增温装置采用国际冻原计划(International Tundra Experiment)所采用的OTC,采用透光性能良好的聚碳酸酯板材,加工制作成正六边形的圆台状增温小室,圆台的上端开口边长为60 cm,各斜边与地面的夹角均呈60°,通过设置OTC的高度模拟增温幅度:OTC1 = 30 cm、OTC2 = 40 cm和OTC3 = 60 cm。在样地内,设置8个2 m × 2 m的样方(苔藓结皮:对照(TXCK)、OTC1、OTC2和OTC3;藻类结皮:对照(ZLCK)、OTC1、OTC2和OTC3),每个样方内分别设置3个重复。采用高10 cm、直径20 cm的PVC环用于生物土壤结皮-土壤呼吸速率的测定。放置时,先用水均匀喷洒生物土壤结皮表层,然后将PVC环垂直嵌入土壤中,使PVC环露出地表约4 cm左右。前期布置工作于2015年4月完成。

#### 1.2.2 生物土壤结皮-土壤呼吸速率测定

在2017和2018年的6–10月,利用便携式土壤碳通量测量系统LI-8100 (LI-COR, Lincoln, USA)连接暗呼吸室8100-104进行生物土壤结皮-土壤呼吸速率测定。日变化测定:在每月的某一晴朗天气(测定前3天无降水),将暗呼吸室8100-104放置在PVC环上,从每日8:00开始,至次日8:00结束,每隔2 h自动测定一次土壤呼吸速率,每次工作时长为3 min,其中呼吸速率测量时长90 s,测量前后主机内气体交换时长各45 s,每一观测类型(苔藓结皮:对照(TXCK)、OTC1、OTC2和OTC3;藻类结皮:对照(ZLCK)、OTC1、OTC2和OTC3),每月均连续观测一次。月变化测定:在每月的某一晴朗天气(测定前3天无降水),将暗呼吸室8100-104依次放置在PVC环上,测定时间为每日9:00至11:00,在本时段内,将所有观测类型均依次测定一遍,每次工作时长为3 min,其中呼吸速率测量时长90 s,测量前后主机内气体交换时长各45 s,每月均依次观测一次。

#### 1.2.3 环境因子测定

采用GS3温湿度传感器(METER, Washington D.C., USA)连续监测各观测类型0–5 cm层土壤温湿度变化,并通过EM50土壤温湿度数据采集器

(METER, Washington D.C., USA)进行数据收集。日变化测定期间: 所有监测仪器的记录时间均为每隔30 min采集一次; 月变化测定期间: 所有监测仪器的记录时间均为每隔1 min采集一次。降水数据通过附近气象站获取。

观测期间, 相对于多年平均降水量246.3 mm, 2017年减少了8%, 2018年增长了51%, 可认为试验期间, 2018年为相对湿润年份, 2017年为相对干旱年份(表2)。

#### 1.2.4 数据处理与分析

(1) 日累积CO<sub>2</sub>释放量计算公式如下(刘殿君, 2012):

$$C_{\text{daily}} = (R_8 + R_{10} + \dots + R_6) \times 24 \times 3600 \times 10^{-6} \quad (1)$$

式中,  $C_{\text{daily}}$ 为日累积CO<sub>2</sub>释放量(g·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup>),  $R_8 + R_{10} + \dots + R_6$ 分别为8:00、10:00……到次日6:00的平均呼吸速率(μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)。

月累积CO<sub>2</sub>释放量=日累积CO<sub>2</sub>释放量×当月天数

生长季累积CO<sub>2</sub>释放量=生长季内各月累积CO<sub>2</sub>释放量之和

(2) 温度敏感性( $Q_{10}$ )的计算方法

采用Van't Hoff指数方程来计算土壤呼吸的 $Q_{10}$ (陈全胜等, 2004)。

$$R_s = ae^{bT} \quad (2)$$

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

式中 $R_s$ 为土壤呼吸,  $T$ 为气温,  $a$ 为温度为0 °C时的土壤呼吸,  $b$ 为温度反应系数。

数据处理使用Excel 2010, 采用SPSS 19.0进行回归分析和显著性分析等统计分析, 并在Origin 2018中绘制相关图形。

## 2 结果和分析

### 2.1 增温情况分析

OTC增大了两种类型生物土壤结皮下0–5 cm层的土壤温度(图1), 不同规格OTC的增温幅度不同

表2 高寒沙区生长季内降水事件统计

Table 2 Statistics of precipitation events during the growing season in alpine sandy lands

年份 Year	总降水量 Total precipitation (mm)	增长率 Growth rate (%)
近30年平均 Average over the last 30 years	246.3	—
2017	226.7	–8
2018	372.4	51

(图2)。与对照(苔藓结皮: 2017年8.84 °C, 2018年8.33 °C; 藻类结皮: 2017年9.38 °C, 2018年9.19 °C)相比, 2017年苔藓结皮-土壤的增温幅度为: OTC1 = 0.65 °C, OTC2 = 1.76 °C, OTC3 = 2.84 °C; 藻类结皮-土壤为: OTC1 = 0.65 °C, OTC2 = 1.59 °C, OTC3 = 1.84 °C。2018年苔藓结皮-土壤的增温幅度为: OTC1 = 0.74 °C, OTC2 = 1.38 °C, OTC3 = 2.23 °C, 藻类结皮-土壤为: OTC1 = 0.85 °C, OTC2 = 1.66 °C, OTC3 = 1.97 °C。

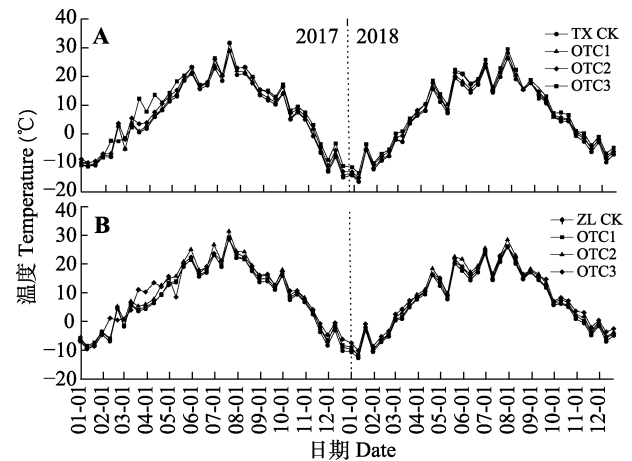


图1 不同规格开顶式被动增温装置(OTC)内苔藓和藻类结皮下0–5 cm层土壤温度变化。A, 苔藓结皮-土壤系统(TX)。B, 藻类结皮-土壤系统(ZL)。CK为对照组, OTC1、OTC2、OTC3为不同增温处理。

Fig. 1 Changes of soil temperature (0–5 cm) under moss and algae crusts in open top chamber (OTC) a passive warming device with different specifications. A, Moss crust-soil system (TX). B, Algae crust-soil system (ZL). CK means control group; OTC1, OTC2, OTC3 represent different warming treatments.

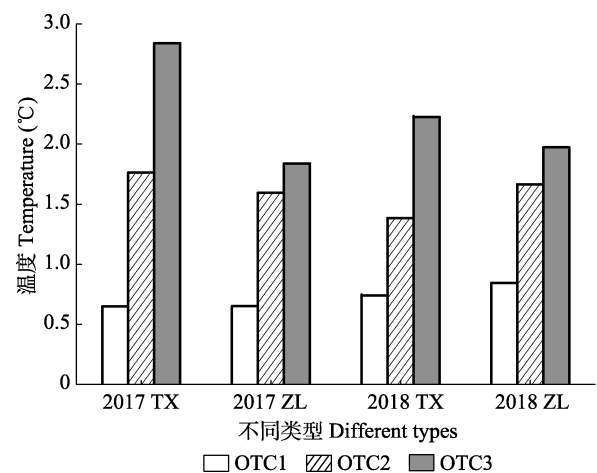


图2 不同规格开顶式被动增温装置(OTC)内苔藓和藻类结皮下0–5 cm层土壤温度增温幅度。TX, 苔藓结皮-土壤系统; ZL, 藻类结皮-土壤系统。

Fig. 2 Increase in soil temperature (0–5 cm) under moss and algae crusts in open top chamber (OTC) a passive warming device with different specifications. TX, moss crust-soil system; ZL, algae crust-soil system.

## 2.2 模拟增温对不同类型生物土壤结皮-土壤系统呼吸速率日动态的影响

增温未改变苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸速率日动态“单峰”曲线特征, 13:00左右, 呼吸速率达到日峰值, 2:00–6:00之间达到最小值(图3)。增温引起了苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸速率日峰值的大小和出现时间发生改变。在相对干旱的2017年, 适度增温, 苔藓(0.65 °C)和藻类(0.65 °C)结皮-土壤系统呼吸速率日峰值出现时间提前, 且峰值变大, 过高幅度增温, 苔藓(1.76和2.84 °C)和藻类(1.59和1.84 °C)结皮-土壤系统呼吸速率日峰值出现时间也提前, 但峰值变小。在相对湿润的2018年, 增温条件下, 苔藓(0.74、1.38和2.23 °C)和藻类(0.85、1.66和1.97 °C)结皮-土壤系统呼吸速率日峰值出现时间延后, 且峰值变大。

## 2.3 模拟增温对不同类型生物土壤结皮-土壤系统呼吸速率生长季动态的影响

增温未改变苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸速率的生长季动态“单峰”曲线特征, 各观测类型呼吸速率最大值均出现在8月, 最小值均出现在10月(图4)。在相对干旱的2017年, 适度增温, 苔藓(0.65 °C)和藻类(0.65 °C)结皮-土壤系统生长季平均呼吸速率均增大, 过高幅度增温, 苔藓(1.76和2.84 °C)和藻类(1.59和1.84 °C)结皮-土壤系统生长季平均呼吸速率

反而减小, 但均大于对照, 两种类型生物土壤结皮-土壤系统生长季平均呼吸速率变化规律为OTC1 > OTC2 > OTC3 > CK; 在相对湿润的2018年, 增温条件下, 苔藓(0.74、1.38和2.23 °C)和藻类(0.85、1.66和1.97 °C)结皮-土壤系统生长季平均呼吸速率均增大, 且增温幅度越高, 二者生长季平均呼吸速率增加幅度越大, 两种类型生物土壤结皮-土壤系统生长季平均呼吸速率变化规律为CK < OTC1 < OTC2 < OTC3。

## 2.4 模拟增温对不同类型生物土壤结皮-土壤系统CO<sub>2</sub>释放量的影响

增温增大了苔藓和藻类结皮-土壤系统的生长季累积CO<sub>2</sub>释放量, 增温幅度不同, 其增量不同(表3)。观测期间, 不同增温幅度下, 苔藓结皮-土壤系统的生长季累积CO<sub>2</sub>释放量均大于藻类结皮-土壤系统。在相对干旱的2017年, 苔藓和藻类结皮-土壤系统生长季累积CO<sub>2</sub>释放量变化规律均为: OTC1 > OTC2 > OTC3 > CK; 在相对湿润的2018年, 两类生物土壤结皮-土壤系统CO<sub>2</sub>释放量变化规律均为: CK < OTC1 < OTC2 < OTC3。在相对干旱的2017年, 适度增温, 苔藓(0.65 °C)和藻类(0.65 °C)结皮-土壤系统CO<sub>2</sub>释放量增加了98.57%和46.62%, 增加量分别为118.98和36.84 g·m<sup>-2</sup>; 过高幅度增温, 苔藓(1.76和2.84 °C)结皮-土壤系统CO<sub>2</sub>释放量增加了

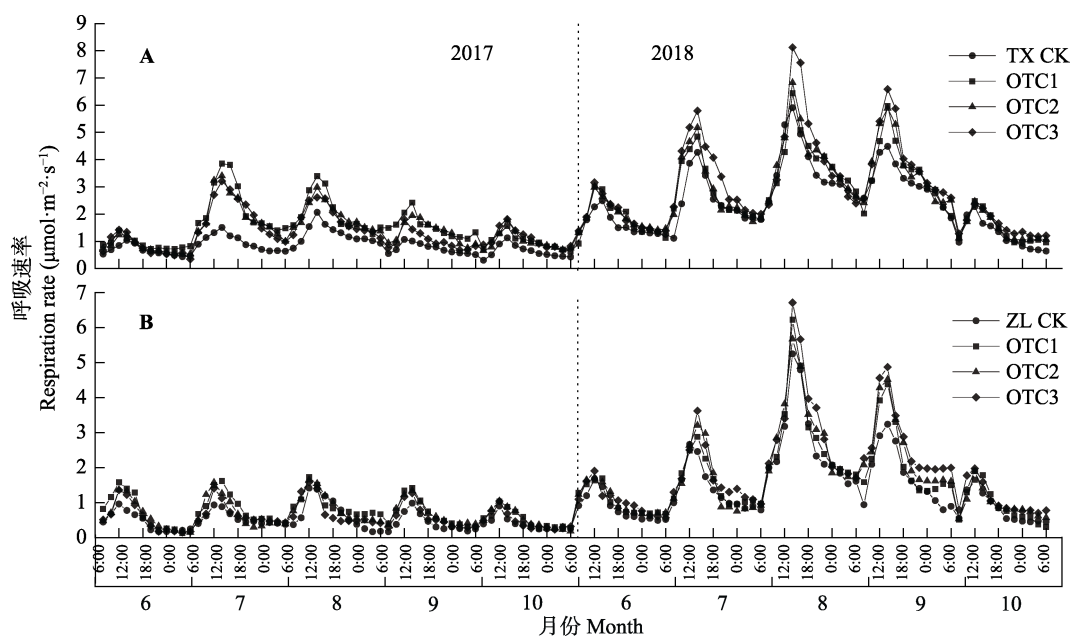


图3 模拟增温下生物土壤结皮-土壤系统呼吸速率日动态。A, 苔藓结皮-土壤系统(TX)。B, 藻类结皮-土壤系统(ZL)。CK为对照组, OTC1、OTC2、OTC3为不同增温处理。

Fig. 3 Daily dynamics of respiration rate of the biological soil crust-soil system under simulated warming. A, Moss crust-soil system (TX). B, Algae crust-soil system (ZL). CK means control group; OTC1, OTC2, OTC3 represent different warming treatments.



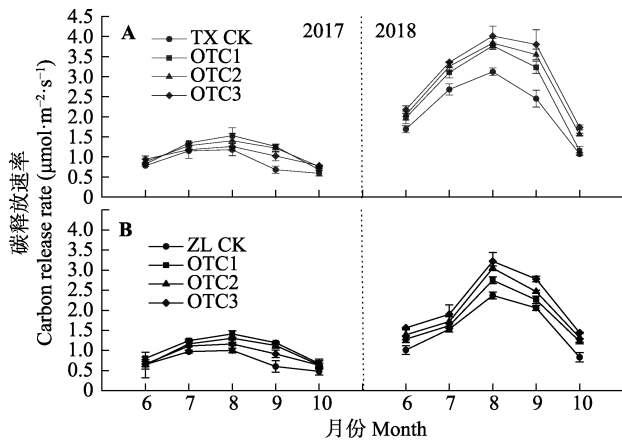


图4 模拟增温下生物土壤结皮-土壤系统呼吸速率生长季动态(平均值±标准误差)。A, 苔藓结皮-土壤系统(TX)。B, 藻类结皮-土壤系统(ZL)。CK为对照组, OTC1、OTC2、OTC3为不同增温处理。

**Fig. 4** Growing season dynamics of respiration rate of the biological soil crust-soil system under simulated warming (mean ± SE). A, Moss crust-soil system (TX). B, Algae crust-soil system (ZL). CK means control group; OTC1, OTC2, OTC3 represent different warming treatments.

85.43%和72.29%, 增加量为103.12和87.26 g·m<sup>-2</sup>, 藻类结皮(1.59和1.84 °C) -土壤系统CO<sub>2</sub>释放量增加了33.95%和20.13%, 增加量为26.83和15.91 g·m<sup>-2</sup>。在相对湿润的2018年, 增温条件下, 苔藓结皮

(0.74、1.38和2.23 °C) -土壤系统CO<sub>2</sub>释放量分别增加了11.28%、14.43%和24.39%, 增加量分别为44.66、55.85和94.38 g·m<sup>-2</sup>; 藻类(0.85、1.66和1.97 °C)结皮-土壤系统CO<sub>2</sub>释放量分别增加了15.16%、20.74%和30.34%, 增加量分别为35.91、49.11和71.84 g·m<sup>-2</sup>。

## 2.5 模拟增温对不同类型生物土壤结皮-土壤系统呼吸温度敏感性的影响

通过对各观测类型土壤系统呼吸速率与不同增温下0–5 cm层土壤温度建立指数回归方程, 发现指数函数能够较好地描述两者之间的关系(表4),  $R^2$ 范围为0.268–0.758 ( $p < 0.01$ )。结果表明: 增温幅度不同, 二者的 $Q_{10}$ 变化也不同。在相对干旱的2017年, 增温降低了苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸的 $Q_{10}$ 值, 增温幅度越高,  $Q_{10}$ 值越小,  $Q_{10}$ 值的变化规律为CK > OTC1 > OTC2 > OTC3, 苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸 $Q_{10}$ 值的变化范围分别为1.47–1.61和1.60–1.95。在相对湿润的2018年, 增温增大了苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸的 $Q_{10}$ 值, 增温幅度越高,  $Q_{10}$ 值越大,  $Q_{10}$ 值的变化规律为CK < OTC1 < OTC2 < OTC3, 苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸 $Q_{10}$ 值的变化范围分别为1.44–1.68和1.44–1.76。

表3 模拟增温下生物土壤结皮-土壤系统生长季累积CO<sub>2</sub>释放量

**Table 3** Cumulative CO<sub>2</sub> emission from the biological soil crust-soil system in the growing season under simulated warming treatments

类型 Type	年份 Year	CO <sub>2</sub> 释放量 CO <sub>2</sub> emission (g·m <sup>-2</sup> )			
		CK (CV, %)	OTC1 (CV, %)	OTC2 (CV, %)	OTC3 (CV, %)
苔藓 Moss	2017	120.71 (31.62)	239.69 (27.64)	223.83 (30.83)	207.96 (34.96)
	2018	386.97 (30.91)	430.63 (33.54)	442.82 (32.31)	481.35 (33.53)
藻类 Algae	2017	79.03 (51.98)	115.87 (53.15)	105.86 (56.54)	94.94 (56.39)
	2018	236.80 (46.93)	272.71 (45.30)	285.90 (43.74)	308.64 (42.13)

CV为变异系数。CK为对照组, OTC1、OTC2、OTC3为不同增温处理。

CV is the coefficient of variation. CK means control group; OTC1, OTC2, OTC3 represent different warming treatments.

表4 模拟增温下生物土壤结皮-土壤系统呼吸速率与0–5 cm层土壤温度间的回归关系及温度敏感性( $Q_{10}$ )比较

**Table 4** Regression relationship between respiration rate of the biological soil crust-soil system and soil temperature in the 0–5 cm layer under simulated warming and comparison of temperature sensitivity ( $Q_{10}$ ) among different treatments

类型 Type	处理 Treatment	2017				2018			
		回归方程 Regression equation	$R^2$	$Q_{10}$	$P$	回归方程 Regression equation	$R^2$	$Q_{10}$	$P$
苔藓 Moss	CK	$y = 0.389e^{0.0489x}$	0.36**	1.61	0.001	$y = 1.131e^{0.0364x}$	0.37**	1.44	0.000
	OTC1	$y = 0.612e^{0.0422x}$	0.37**	1.53	0.008	$y = 1.163e^{0.0419x}$	0.51**	1.52	0.001
	OTC2	$y = 0.546e^{0.0405x}$	0.53**	1.50	0.000	$y = 0.901e^{0.047x}$	0.45**	1.60	0.000
	OTC3	$y = 0.502e^{0.0385x}$	0.66**	1.47	0.000	$y = 1.009e^{0.0519x}$	0.58**	1.68	0.009
藻类 Algae	CK	$y = 0.103e^{0.0667x}$	0.76**	1.95	0.001	$y = 0.615e^{0.0363x}$	0.33**	1.44	0.000
	OTC1	$y = 0.090e^{0.064x}$	0.35**	1.90	0.005	$y = 0.554e^{0.0445x}$	0.27**	1.56	0.004
	OTC2	$y = 0.149e^{0.0501x}$	0.66**	1.65	0.000	$y = 0.361e^{0.0519x}$	0.40**	1.68	0.000
	OTC3	$y = 0.204e^{0.0467x}$	0.31**	1.60	0.000	$y = 0.522e^{0.0567x}$	0.49**	1.76	0.000

\*代表达到0.05的显著性水平, \*\*代表达到0.01的显著性水平。CK为对照组, OTC1、OTC2、OTC3为不同增温处理。

\* represents a significance level of 0.05; \*\* represents a significance level of 0.01. CK means control group; OTC1, OTC2, OTC3 represent different warming treatments.

### 3 讨论

本研究发现, 增温未改变苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸速率日动态和生长季动态的“单峰”曲线特征, 但增温改变了两种类型生物土壤结皮-土壤系统呼吸速率日峰值的大小和出现时间。在日尺度下, 温度是土壤呼吸的主要影响因子(Han *et al.*, 2007)。一方面, 昼夜温度变化改变了浅层土壤中微生物的活性和土壤酶的催化作用, 从而对生物土壤结皮-土壤系统的呼吸速率产生影响(Luo *et al.*, 2010); 另一方面, 增温加快了土壤水分的蒸散速率, 减小了土壤水分的有效持续时间, 间接降低了生物土壤结皮-土壤系统中的微生物活性, 抑制了土壤的呼吸速率(冯薇, 2014)。相对于旱年份(2017), 适度增温, 激发了生物土壤结皮-土壤系统中的微生物活性与酶活性, 促进微生物呼吸, 进而增大呼吸速率的日峰值, 但由于水分条件的限制, 使呼吸速率日峰值出现时间提前; 而过高幅度增温会抑制生物土壤结皮-土壤系统中的微生物活性与酶活性, 且导致土壤水分降低, 在二者的双重作用下, 呼吸速率日峰值变小, 且出现时间提前。相对湿润年份(2018), 随着降水的增多, 温度的升高极大地激发了生物土壤结皮-土壤系统中的微生物活性和酶活性, 延长了土壤水分的有效利用时间, 进而促进生物土壤结皮-土壤系统的呼吸作用, 使呼吸速率日峰值变大, 且出现时间延后。

土壤呼吸主要包括自养呼吸(植物根系呼吸)和异养呼吸(土壤动物和微生物呼吸)。本试验各处理OTC均远离植株2 m左右且在密闭遮光的土壤呼吸测量室8100-104中进行测定, 故可不考虑生物土壤结皮光合作用和植物根系呼吸对试验结果造成的影响。本研究发现, 增温增大了两种类型生物土壤结皮-土壤系统的CO<sub>2</sub>释放量, 增温幅度不同, 其增加程度也不同, 并且苔藓结皮-土壤系统的CO<sub>2</sub>释放量大于藻类结皮-土壤系统。这可能是以下原因所导致: 首先, 增温通过增加生物土壤结皮-土壤系统中的微生物量(Marilley *et al.*, 1999), 直接影响微生物呼吸; 其次, 增温会增大生物土壤结皮-土壤系统中微生物的活性(Bokhorst *et al.*, 2010), 从而促进土壤的呼吸作用; 最后, 增温能够激发生物土壤结皮-土壤系统中酶的活性, 加速呼吸底物中易分解和难分解组分的消耗, 对土壤呼吸产生影响(Yuste *et al.*,

2010)。过高的增温幅度, 将会对生物土壤结皮-土壤系统中的微生物活性和酶活性产生抑制, 同时还会降低土壤水分的有效性, 进而抑制土壤的呼吸作用; 但在水分条件较为充足时, 水分能够在一定程度上抵消过高幅度增温的消极影响, 对土壤呼吸表现出积极的作用(Zhao *et al.*, 2019)。相对于藻类结皮-土壤系统, 苔藓结皮-土壤系统土壤条件和微生物种类、数量和活性均处于更佳的状态, 且苔藓结皮自身的保水性能更高, 更利于激发其生理活性, 使苔藓结皮-土壤系统的CO<sub>2</sub>释放量大于藻类结皮-土壤系统(辜晨等, 2017)。大量研究表明, 短期增温能够显著增加土壤的呼吸作用(Lin *et al.*, 2001; Wan *et al.*, 2007; Xia *et al.*, 2009; 陈志芳, 2012; Maestre *et al.*, 2013), 本研究结果与之一致。但在腾格里沙漠的研究却发现温度升高对各类型生物土壤结皮-土壤系统年平均CO<sub>2</sub>释放量无显著影响(徐冰鑫等, 2014), 这可能是由于不同研究区域土壤水分条件的不同所导致的。相对于高寒沙区, 腾格里沙漠的降水更为匮乏, 平均年降水量186.55 mm, 明显低于研究区2017年226.7 mm和2018年372.4 mm的降水量, 由于水分的限制, 生物土壤结皮-土壤系统中的微生物活性和呼吸底物的有效性也会受到限制, 且增温会进一步加剧土壤水分的缺失, 对土壤酶活性产生抑制(Allison & Treseder, 2008), 造成增温后CO<sub>2</sub>释放量的差别不大。也有研究表明, 增温后土壤呼吸没有发生明显变化的原因是土壤呼吸作用对温度产生适应性的结果(潘新丽等, 2008; 付微等, 2017), 这还需要进一步长期的观测去解释说明。

土壤呼吸的温度敏感性能够反映气候变暖与全球生态系统碳循环间的关系, 温度的升高能够对土壤呼吸的温度敏感性产生影响(Davidson & Janssens, 2006; Liu *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2019)。有研究表明, 土壤呼吸的温度敏感性会随温度的升高而降低(Xu & Qi, 2001; Luo *et al.*, 2010; 杨庆朋等, 2011), 但本研究发现, 相对湿润年份(2018), 降水的增多, 增温增大了两种类型生物土壤结皮-土壤系统呼吸生长季尺度的温度敏感性, 且增温幅度越高, 增加程度越大。这可能是由于水分条件的差异抵消了过高幅度增温的效果, 反而有利于微生物的生理活动, 增加了土壤呼吸的温度敏感性(Zhao *et al.*, 2019)。水分会通过影响土壤中基质的扩散对土壤呼吸产生影响, 土壤中有机质与酶的运输都需要在液相中进行, 增

温会降低土壤的水分含量,降低呼吸底物和酶的扩散转移与微生物的活性,从而降低微生物与呼吸底物的接触机会,影响土壤呼吸的敏感性;而当水分较为充足时,适度增温,将会激发微生物的活性与酶活性,加速呼吸底物分解,提高土壤呼吸的温度敏感性(杨毅等, 2011)。多数研究表明,土壤呼吸的 $Q_{10}$ 值对土壤水分具有一定的依赖性,通常情况下,土壤水分缺失会导致 $Q_{10}$ 下降,而一定程度上土壤含水量的升高, $Q_{10}$ 也会相应增加(Janssens & Pilegaard, 2003; Reichstein *et al.*, 2005; Almagro *et al.*, 2009)。在亚热带草原生态系统的研究表明,土壤水分的增多,能够显著提高土壤呼吸的 $Q_{10}$ 值(McCulley *et al.*, 2007),本研究结果与之相同。由于本研究只是对短期增温对于两种类型生物土壤结皮-土壤系统呼吸温度敏感性影响的初步探讨,有关增温对土壤呼吸温度敏感性影响的内在机制与长期效应,还需我们进一步长期观测研究。

## 4 结论

1)增温未改变苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸速率日动态和生长季动态“单峰”曲线特征,日峰值出现在13:00左右,生长季峰值出现在8月左右。增温改变了生物土壤结皮-土壤系统呼吸速率日峰值的大小和出现时间。相对干旱年份,适度增温,日峰值出现时间提前,且峰值增大,过高幅度增温,日峰值出现时间也提前,但峰值减小;相对湿润年份,增温使两类结皮-土壤系统呼吸速率日峰值出现时间延后,且峰值增大。

2)增温增大了苔藓和藻类结皮-土壤系统的 $\text{CO}_2$ 释放量。相对干旱年份,增温幅度越高, $\text{CO}_2$ 释放量增加程度越小;相对湿润年份,增温幅度越高, $\text{CO}_2$ 释放量增加程度越大。

3)增温改变了苔藓和藻类结皮-土壤系统呼吸的温度敏感性。相对干旱年份,增温降低了二者的温度敏感性,增温幅度越高, $Q_{10}$ 值越小;相对湿润年份,增温增大了二者的温度敏感性,增温幅度越高, $Q_{10}$ 值越大。

**致谢** 感谢中国林业科学研究院荒漠化研究所项目(IDS2019JY-3)的资助。

## 参考文献

Allison SD, Treseder KK (2008). Warming and drying suppress

microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology*, 14, 2898–2909.

Almagro M, López J, Querejeta JJ, Martínez-Mena M (2009). Temperature dependence of soil  $\text{CO}_2$  efflux is strongly modulated by seasonal patterns of moisture availability in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 594–605.

Bokhorst S, Bjerke JW, Melillo J, Callaghan TV, Phoenix GK (2010). Impacts of extreme winter warming events on litter decomposition in a sub-Arctic heathland. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 611–617.

Chen H, Zhu Q, Peng CH, Wu N, Wang YF, Fang XQ, Gao YH, Zhu D, Yang G, Tian JQ, Kang XM, Piao SL, Ouyang H, Xiang WH, Luo ZB, Jiang H, Song XZ, Zhang Y, Yu GR, Zhao XQ, Gong P, Yao TD, Wu JH (2013). The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 19, 2940–2955.

Chen QS, Li LH, Han XG, Yan ZD, Wang YF, Zhang Y, Xiong XG, Chen SP, Zhang LX, Gao YZ, Tang F, Yang J, Dong YS (2004). Temperature sensitivity of soil respiration in relation to soil moisture in 11 communities of typical temperate steppe in Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 831–836. [陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 阎志丹, 王艳芬, 张焱, 熊小刚, 陈世苹, 张丽霞, 高英志, 唐芳, 杨晶, 董云社 (2004). 典型温带草原群落土壤呼吸温度敏感性与土壤水分的关系. *生态学报*, 24, 175–180.]

Chen ZF (2012). *Effects of Simulated Warming and Nitrogen Addition on Gas Exchange in Desert Steppe Ecosystems*. Master degree dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. [陈志芳 (2012). 模拟增温和氮素添加对荒漠草原生态系统气体交换的影响. 硕士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]

Davidson EA, Janssens IA (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440, 165–173.

Dore MHI (2005). Climate change and changes in global precipitation patterns: What do we know? *Environment International*, 31, 1167–1181.

Eldridge DJ, Greene RSB (1994). Microbiotic soil crusts—A review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research*, 32, 389–415.

Feng W (2014). *Photosynthetic Carbon Fixation of Biological Soil Crusts in MU US Desert and Their Impact on Soil Carbon Emission*. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. [冯薇 (2014). 毛乌素沙地生物结皮光合固碳过程及对土壤碳排放的影响. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]

Fu W, Zhang XY, Zhao J, Du SL, Hou MT (2017). Effects of experimental warming on soil respiration during growing period in cropland in the black soil region of Northeast



- China. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 601–608. [付微, 张兴义, 赵军, 杜书立, 侯美亭 (2017). 模拟增温对东北黑土农田作物生长季土壤呼吸的影响. 生态学报, 36, 601–608.]
- Geng XD, Xu R, Wei D (2017). Response of greenhouse gases flux to multi-level warming in an alpine meadow of Tibetan Plateau. *Ecology and Environment Sciences*, 26, 445–452. [耿晓东, 旭日, 魏达 (2017). 多梯度增温对青藏高原高寒草甸温室气体通量的影响. 生态环境学报, 26, 445–452.]
- Gu C, Jia XH, Wu B, Cheng L, Yang ZW, Yang DF, Zhao XB (2017). Effect of simulated precipitation on the carbon flux in biological-soil crusted soil in alpine sandy habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 4423–4433. [辜晨, 贾晓红, 吴波, 成龙, 杨占武, 杨德福, 赵雪彬 (2017). 高寒沙区生物土壤结皮覆盖土壤碳通量对模拟降水的响应. 生态学报, 37, 4423–4433.]
- Guan C, Zhang P, Li XR (2017). Responses of soil 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. [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.]
- Han GX, Zhou GS, Xu ZZ, Yang Y, Liu JL, Shi KQ (2007). Soil temperature and biotic factors drive the seasonal variation of soil respiration in a maize (*Zea mays* L.) agricultural ecosystem. *Plant and Soil*, 291, 15–26.
- Han HY (2014). *Biological Soil Crust Carbon Emission and Its Effects on Soil Respiration Alpine in Alpine Sandy Land*. PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. [韩海燕 (2014). 高寒沙地生物结皮碳释放及其对土壤呼吸的影响. 博士学位论文, 中国林业科学研究院, 北京.]
- IPCC (2013). *Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Janssens IA, Pilegaard K (2003). Large seasonal changes in  $Q_{10}$  of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology*, 9, 911–918.
- Klimek B, Choczyński M, Juskiewicz 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.
- Lan SB, Wu L, Zhang DL, Hu CX (2012). Successional stages of biological soil crusts and their microstructure variability in Shapotou region (China). *Environmental Earth Sciences*, 65, 77–88.
- Leifeld J, Fuhrer J (2005). The temperature response of  $CO_2$  production from bulk soils and soil fractions is related to soil organic matter quality. *Biogeochemistry*, 75, 433–453.
- Li XR, Zhang YM, Zhao YG (2009). A study of biological soil crusts: recent development, trend and prospect. *Advances in Earth Science*, 24, 11–24. [李新荣, 张元明, 赵允格 (2009). 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望. 地球科学进展, 24, 11–24.]
- Lin GH, Rygielwicz PT, Ehleringer JR, Johnson MG, Tingey DT (2001). Time-dependent responses of soil  $CO_2$  efflux components to elevated atmospheric  $[CO_2]$  and temperature in experimental forest mesocosms. *Plant and Soil*, 229, 259–270.
- Liu DJ (2012). *Responses of Soil Respiration of Prickly Prickles Community to Rainfall Increase in Extreme Arid Area*. PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. [刘殿君 (2012). 极端干旱区泡泡刺群落土壤呼吸对增雨的响应. 博士学位论文, 中国林业科学研究院, 北京.]
- Liu HS, Liu HJ, Wang ZP, Xu M, Han XG, Li LH (2008). The temperature sensitivity of soil respiration. *Progress in Geography*, 27, 51–60.
- Luo CY, Xu GP, Chao ZG, Wang SP, Lin XW, Hu YG, Zhang ZH, Duan JC, Chang XF, Su AL, Li YN, Zhao XQ, Du MY, Tang YH, Kimball B (2010). Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 16, 1606–1617.
- Maestre FT, Escolar C, de Guevara ML, Quero JL, Lázaro R, Delgado-Baquerizo M, Ochoa V, Berdugo M, Gozalo B, Gallardo A (2013). Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology*, 19, 3835–3847.
- Marilley L, Hartwig UA, Aragno M (1999). Influence of an elevated atmospheric  $CO_2$  content on soil and rhizosphere bacterial communities beneath *Lolium perenne* and *Trifolium repens* under field conditions. *Microbial Ecology*, 38, 39–49.
- McCulley RL, Boutton TW, Archer SR (2007). Soil respiration in a subtropical savanna parkland: response to water additions. *Soil Science Society of America Journal*, 71, 820–828.
- Niklińska M, Maryński M, Laskowski R (1999). Effect of temperature on humus respiration rate and nitrogen mineralization: implications for global climate change. *Biogeochemistry*, 44, 239–257.
- Pan XL, Lin B, Liu Q (2008). Effects of elevated temperature on soil organic carbon and soil respiration under subalpine coniferous forest in western Sichuan Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 1637–1643. [潘新丽, 林波, 刘庆 (2008). 模拟增温对川西亚高山人工林土壤有机碳含量和土壤呼吸的影响. 应用生态学报, 19, 1637–1643.]
- Qin Y, Yi SH, Li NJ, Ren SL, Wang XY, Chen JJ (2012). Advance in studies of carbon cycling on alpine grasslands of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 21, 275–285. [秦戡, 宜树华, 李乃杰, 任世龙, 王晓云,

- 陈建军 (2012). 青藏高原草地生态系统碳循环研究进展. 草业学报, 21, 275–285.]
- Reichstein M, Subke JA, Angeli AC, Tenhunen JD (2005). Does the temperature sensitivity of decomposition of soil organic matter depend upon water content, soil horizon, or incubation time? *Global Change Biology*, 11, 1754–1767.
- Song B, Niu SL (2016). Global change and terrestrial carbon cycle: a review. *Journal of Southwest University for Nationalities (Natural Science Edition)*, 42, 14–23. [宋冰, 牛书丽 (2016). 全球变化与陆地生态系统碳循环研究进展. 西南民族大学学报(自然科学版), 42, 14–23.]
- Su YG, Wu L, Zhou ZB, Liu YB, Zhang YM (2013). Carbon flux in deserts depends on soil cover type: a case study in the Gurbantunggute desert, North China. *Soil Biology & Biochemistry*, 58, 332–340.
- Wan SQ, Norby RJ, Ledford J, Norby RJ, Ledford J, Weltzin JF (2007). Responses of soil respiration to elevated CO<sub>2</sub>, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology*, 13, 2411–2424.
- Wang Z, Zhao ML, Han GD, Gao FG, Han X (2012). Response of soil respiration to simulated warming and N addition in the desert steppe. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 26, 98–103. [王珍, 赵萌莉, 韩国栋, 高福光, 韩雄 (2012). 模拟增温及施氮对荒漠草原土壤呼吸的影响. 干旱区资源与环境, 26, 98–103.]
- Xia J, Han Y, Zhang Z, Zhang Z, Wan S (2009). Effects of diurnal warming on soil respiration are not equal to the summed effects of day and night warming in a temperate steppe. *Biogeosciences*, 6, 1361–1370.
- Xiong P, Xu ZF, Lin B, Liu Q (2010). Short-term response of winter soil respiration to simulated warming in a *Pinus armandii* plantation in the upper reaches of the Minjiang River, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1369–1376. [熊沛, 徐振锋, 林波, 刘庆 (2010). 岷江上游华山松林冬季土壤呼吸对模拟增温的短期响应. 植物生态学报, 34, 1369–1376.]
- Xu BX, Hu YG, Zhang ZS, Chen YL, Zhang P, Li G (2014). Effects of experimental warming on CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O fluxes of biological soil crust and soil system in a desert region. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 809–820. [徐冰鑫, 胡宜刚, 张志山, 陈永乐, 张鹏, 李刚 (2014). 模拟增温对荒漠生物土壤结皮-土壤系统CO<sub>2</sub>、CH<sub>4</sub>和N<sub>2</sub>O通量的影响. 植物生态学报, 38, 809–820.]
- Xu M, Qi Y (2001). Spatial and seasonal variations of Q<sub>10</sub> determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada Forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 15, 687–696.
- Yang QP, Xu M, Liu HS, Wang JS, Liu LX, Chi YG, Zheng YP (2011). Impact factors and uncertainties of the temperature sensitivity of soil respiration. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 2301–2311. [杨庆朋, 徐明, 刘洪升, 王劲松, 刘丽香, 迟永刚, 郑云普 (2011). 土壤呼吸温度敏感性的影响因素和不确定性. 生态学报, 31, 2301–2311.]
- Yang Y, Huang M, Liu HS, Liu HJ (2011). The interrelation between temperature sensitivity and adaptability of soil respiration. *Journal of Natural Resources*, 26, 1811–1820. [杨毅, 黄玫, 刘洪升, 刘华杰 (2011). 土壤呼吸的温度敏感性和适应性研究进展. 自然资源学报, 26, 1811–1820.]
- Yuste JC, Ma S, Baldocchi DD (2010). Plant-soil interactions and acclimation to temperature of microbial-mediated soil respiration may affect predictions of soil CO<sub>2</sub> efflux. *Biogeochemistry*, 98, 127–138.
- Zhao JX, Luo TX, Wei HX, Deng ZH, Li X, Li RC, Tang YH (2019). Increased precipitation offsets the negative effect of warming on plant biomass and ecosystem respiration in a Tibetan alpine steppe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 279, 107761. DOI: 10.1016/j.agrformet.2019.107761.

责任编辑: 罗天祥 编辑: 赵航