

内蒙古羊草草原呼吸的影响因素分析和区分

耿元波¹, 罗光强^{1,2}

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 利用静态暗箱-气相色谱法在植物生长旺季测算了内蒙古锡林河流域羊草草原的土壤微生物呼吸、土壤呼吸和生态系统呼吸。地温和水分是植物生长旺季呼吸最重要的影响因素。地温在水分条件适宜的情况下可以解释CO₂通量的部分变化 ($R^2 = 0.376\sim0.655$)。土壤水分含量也可以解释土壤呼吸和生态系统呼吸的部分变化 ($R^2 = 0.314\sim0.583$), 但基本不能解释土壤微生物呼吸的变化 ($R^2 = 0.063$)。即使在较高温度下, 较低的土壤水分含量 ($\leq 5\%$) 也会显著的抑制CO₂排放。长期干旱后降雨使CO₂通量在高温下迅速增大。基于5 cm地温和0~10 cm土壤水分含量的双变量模型可以解释CO₂通量约70%的变化。观测期间, 土壤呼吸占生态系统呼吸的比例介于47.3%~72.4%之间, 平均为59.4%; 根呼吸占土壤呼吸的比例介于11.7%~51.7%之间, 平均为20.5%。由于植物体去除引起的土壤水分含量上升可能使我们对土壤呼吸占生态系统呼吸比例的估计略微偏高, 根呼吸占土壤呼吸的比例略微偏低。

关键词: 羊草草原; 生态系统呼吸; 土壤呼吸; 土壤微生物呼吸; 内蒙古

1 引言

生态系统呼吸是大多数生态系统中碳平衡的决定因素。它由自养呼吸 (包括根、叶、茎等呼吸) 和异养呼吸 (土壤微生物和土壤动物呼吸) 两部分组成。生态系统呼吸的地上和地下部分对温度、降水和呼吸底物的变化具有不同的反应^[1]。土壤呼吸和地上部植物体呼吸对生态系统碳平衡的贡献目前还没有明确的结论^[2-3]。得到土壤呼吸占生态系统呼吸的比例会提升我们对碳循环的认识, 有助于计算生态系统碳固定量^[4]。土壤呼吸是全球碳循环的重要组成部分, 占全球年CO₂释放量的25%^[5]。土壤呼吸量即使发生很小的变化也会对大气CO₂浓度产生较大影响^[6], 土壤呼吸是全球碳循环研究最重要的议题之一^[7]。土壤呼吸主要包括根呼吸和土壤微生物呼吸^[8]。区分根呼吸和土壤微生物呼吸对于计算土壤有机碳周转率^[9]、评估草地的碳源、汇潜力^[10]和分析土壤呼吸对未来气候变化的响应^[11]具有重要意义。在Raich和Tufekcioglu^[12]关于植被与土壤呼吸关系的综述中草地生态系统根呼吸占土壤呼吸的比例为17%~40%, Wang等^[13]对我国东北羊草草原的研究发现在生长季期间根呼吸占土壤呼吸的比例在38%~76%之间, 变化幅度较大。生态系统呼吸、土壤呼吸的各个组分对环境因子具有不同的响应, 有必要分析生态系统呼吸、土壤呼吸和土壤微生物呼吸的影响因素, 并进行呼吸的区分。

草地约占全球陆地无冰地表面积的20%^[14], 土壤有机碳含量较高^[15], 具有很大的碳蓄积能力, 是对大气CO₂浓度升高和全球变暖反应最明显的生态系统之一^[16], 因此是全球碳循环研究的重要组成部分。羊草草原是广泛分布于欧亚温带草原区东部的一种草地类型,

收稿日期: 2010-04-09; 修订日期: 2010-06-08

基金项目: 中国科学院地理科学与资源研究所自主创新项目 (200905009); “十一五”国家科技支撑计划 (2006BAJ10B04) [Foundation: Independent Innovation Project of Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, No.200905009; National Key Technology R & D Program during the 11th Five-year Plan of China, No.2006BAJ10B04]

作者简介: 耿元波 (1969-), 男, 副研究员, 研究方向为环境生物地球化学。E-mail: gyb0741@sina.com

主要分布于我国东北、内蒙古东部、蒙古东部和原苏联外贝加尔地区, 总面积约为 $0.42 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 其中一半左右分布在中国^[17]。锡林河流域羊草草原在内蒙古高原具有很大的代表性, 是该区域面积最大的草原群落类型, 也是当地经济价值最高的天然草原^[18]。王妮和郭继勋^[19]研究了东北松嫩平原羊草群落的土壤呼吸与枯枝落叶分解释放 CO_2 贡献量, 伏玉玲等^[20]研究了水分胁迫对内蒙古羊草草原生态系统呼吸作用的影响, 贾丙瑞等^[21]比较了放牧与围栏羊草草原土壤呼吸作用及其影响因子, 在锡林河流域羊草草原进行的呼吸区分研究相对较少。因此, 选择锡林河流域羊草草原作为研究对象分析呼吸的影响因素并进行呼吸的区分。

2 研究区域与研究方法

2.1 研究区域

锡林河流域 ($43^\circ 26' \sim 44^\circ 39' \text{N}$, $115^\circ 32' \sim 117^\circ 12' \text{E}$) 位于内蒙古高原的东部, 保留着中国北方的天然草原景观, 植物物种丰富。该地区属于半干旱温带气候区, 年平均气温为 $0.3 \pm 1.0 \text{ }^\circ\text{C}$, 多年平均降水量为 $347.0 \pm 79.6 \text{ mm}$, 降水量年际变化较大, 全年降水的 60%~80% 主要集中在 6-8 月^[22]。主要植被类型是羊草草原和大针茅草原^[23]。

实验在内蒙古自治区锡林浩特市白音锡勒牧场境内的中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站 (以下简称定位站) 的羊草 99 样地 ($43^\circ 38' \text{N}$, $116^\circ 43' \text{E}$) 内进行, 样地植被类型为羊草草原。羊草 99 样地海拔约 1250 m, 面积 35 hm^2 , 坡度平缓, 土壤为暗栗钙土, 土层厚度达 1 m 以上^[22], 样地内植物种类丰富, 物种丰富度 32~45 种^[24], 以羊草 (*Leymus chinensis*)、大针茅 (*Stipa grandis*)、冰草 (*Agropyron cristatum*) 等旱生禾草为主。羊草 99 样地的土壤理化性质参见表 1。

2.2 实验设置

实验在羊草 99 样地相对平坦的区域 ($< 3^\circ$) 进行, 共设 3 个处理, 每个处理 5 个重复。3 个处理平行设置, 间距约 3 m, 各重复间间距也约为 3 m。每个样方面积为 1 m^2 ($1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$), 其中部土壤 ($0.4 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$) 用来取气, 其余部分用于环境因子的测量和土样的采集。处理 1: 去地上地下部植物体处理, 用剪刀将样方内植物体地上部分齐地面剪去后将样方 0~40 cm 的土壤按照 10 cm 1 个层次分 4 层挖出, 将土壤中的根仔细挑出。土壤挖出后在样方坑的四壁及底部钉上细密的尼龙纱网 (100 目) 以防止新生根的侵入和保持通水通气, 再将土壤按照原先的层次填回; 处理 2: 去地上部植物体处理, 将植物体地上部分剪掉 (余 2 cm, 以维持地下根部的生理活性), 对地上部植物体定期修剪以保持其 2 cm 的残茬; 处理 3、自然对照处理, 对样方不做任何处理。为防止处理 1 及处理 2 样方地温和水分条件相对自然对照处理样方发生较大变化, 在其样方上覆盖内有“泡沫花生” (花生形泡沫塑料) 的网袋, “泡沫花生” 密度以达到与植被盖度相同为宜。3 个处理的 CO_2 通量可被分别看作为土壤微生物呼吸 (MR)、土壤呼吸 (SR) 和生态系统呼吸 (ER)。

2.3 气体样品采集和浓度分析

野外实验在 2008 年 7 月到 8 月底间进行, 在 3 个处理设置完成 5 天后开始第一次采样, 采样频率约为 5 天一次, 进行定点观测。每次上午 9:00-11:00 和下午 2:00-5:00 间进行两次取样, 采用静态暗箱法采集气体样品。静态暗箱箱体 (长 $50 \text{ cm} \times$ 宽 $40 \text{ cm} \times$ 高 30 cm)

表 1 羊草 99 样地土壤理化性质 (mean \pm SE, n = 20)
Tab. 1 Soil physiochemical properties of UG99 (ungrazed since 1999)

层次	TOC (g·kg ⁻¹)	TN (g·kg ⁻¹)	pH	Eh (mV)	BD (g·cm ⁻³)
0~10 cm	24.68 \pm 1.18	2.30 \pm 0.07	7.01 \pm 0.02	360.3 \pm 6.1	1.18 \pm 0.03
10~20 cm	15.72 \pm 0.73	1.53 \pm 0.05	7.27 \pm 0.02	350.6 \pm 5.5	1.26 \pm 0.04
20~30 cm	11.87 \pm 0.33	1.18 \pm 0.04	7.57 \pm 0.02	340.6 \pm 3.4	1.23 \pm 0.05
30~40 cm	10.20 \pm 0.12	0.99 \pm 0.03	7.78 \pm 0.02	332.2 \pm 4.6	1.25 \pm 0.05

注: TOC: 总有机碳; TN: 总氮; pH 测定水土比为 1:1; BD: 容重

用 5 mm 厚黑色有机玻璃制成,并在箱体的外部贴上锡纸反光膜来减缓箱内温度的上升。箱体上部中间装有空气搅拌小风扇 (12 V, 0.13 A)、精密水银温度计以及用于取气的硅胶导管和三通阀。考虑到箱内呼吸活动及取气过程引起的箱内外气压差的存在,在箱体上装了一个小气球 (约 5 cm 长) 来平衡气压差,从而减小气压变化对 CO_2 通量的影响。在第一次采样前 5 天将带有密封水槽和 5 cm 长刀口的不锈钢底座砸入土壤,调至水平,在整个实验期间不再取出以减小对土壤的扰动。采集时将静态箱放入不锈钢底座外缘水槽中,用水密封,打开风扇电源,分别在扣箱后第 0、7、14、21、28 分钟用 100 mL 注射器连续取气,每次取气约 300~400 mL,注入密封聚乙烯铝膜气袋 (容积 500 mL, 大连光明化工研究设计院生产) 供作浓度分析。3 个处理的气体采集工作同时进行。采样时间约 28 分钟,对采样点的自然状况无明显扰动。

CO_2 浓度采用 HP 5890II 型气相色谱仪测定, HW-2000 色谱工作站软件进行处理分析。检测器为 FID (氢火焰离子化检测器), 检测器温度为 200 °C。在 FID 检测 CO_2 之前, 样品先经过镍触酶转化器将 CO_2 转化为 CH_4 [25]。色谱柱采用长度为 2 m、直径为 2 mm 的 60~80 目 13XMS 填充物来分离 CH_4 , 分离柱温度为 55 °C, 载气为 N_2 , 流速为 30 mL·min⁻¹。标准气体 (CH_4 、 CO_2 和 N_2O 混合气体) 由国家标准物质中心提供。 CO_2 浓度测定分析精密度约为 3‰。

2.4 环境因子测定

在采样点每次采样前后分别测定气温、5 cm 地温、箱内气温及大气压。箱内气温用高精度水银温度计测定, 气温和 5 cm 地温用北京师范大学司南仪器厂生产的 SN2202 型数字测温仪测定, 大气压用高原空盒气压表测定。取气完成后在样方附近选取 4 个点, 尽量使其均匀分布在静态箱四周, 用土钻在 0~40 cm 深度按照 10 cm 一个层次取土, 每层采集土壤样品量约 1 kg, 用 8 号封口袋封装。土壤水分含量采用烘干法测定 (105 °C, 烘干基)。气象数据 (包括 2008 年生长季降水、气温和地温等气象数据) 来自定位站气象站。

2.5 数据处理和统计分析

CO_2 通量计算公式如下:

$$F = S \cdot H \cdot M \cdot (P_a/P_s) \cdot (T_s/T_a) / 22.262 \quad (1)$$

式中: F 为 CO_2 通量 ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), S 为 CO_2 体积浓度对时间做线性回归所得到的斜率 ($\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$), H 为静态箱有效高度 (m), M 为 CO_2 摩尔质量 ($44 \text{ g} \cdot \text{mol}^{-1}$), P_s 、 T_s 为标准状况下的大气压 (760 mm 汞柱) 及温度 (273.15 K), P_a 、 T_a 为实际测得的大气压及箱内平均温度, 22.262 为 1 mol CO_2 气体在标准状况下的体积 ($\text{L} \cdot \text{mol}^{-1}$)。

用单样本 K-S 检验 (one-sample Kolmogorov-Smirnov test) 来检验 3 个处理的地温、土壤水分含量和 CO_2 通量数据是否符合正态分布。数据满足正态分布且方差齐性时, 采用方差分析 (ANOVA) 来检验 3 个处理的数据是否具有显著性差异 ($p < 0.05$)。当数据不符合正态分布时, 采用非参数 K-W 检验 (nonparametric Kruskal-Wallis test) 来分析其差异程度。为了定量描述 CO_2 通量对温度、水分和温度-水分交互作用的响应, 我们对 CO_2 通量和温度、水分和温度—水分交互作用进行了回归分析 (表 2)。所有回归分析在 SPSS 17.0 (Statistical Package for the Social Science, Version 17.0) 中进行。Origin 7.5 (Origin Lab Corporation, USA) 也被用于数据分析和图形处理。

土壤呼吸占生态系统呼吸的比例 (SC) 和根呼吸占土壤呼吸的比例 (RC) 计算公式为:

$$SC = SR/ER \quad (2)$$

$$RC = 1 - MR/SR \quad (3)$$

式中: SR 为土壤呼吸 ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), ER 为生态系统呼吸 ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), MR 为土壤微生物呼吸 ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)。观测期间的平均通量被用来计算 SC 和 RC 的平均值。

表2 基于温度、水分和温度-水分相互作用的呼吸回归结果 (n = 80)

Tab. 2 Fitted relationships of respiration rates with temperature, moisture and temperature-moisture interaction (n = 80)												
模型	MR				SR				ER			
	参数	R ²	F 值	P	参数	R ²	F 值	P	参数	R ²	F 值	P
温度												
F = a+bT+cT ^[26]	a=-839.65 b=92.17 c=-1.75	0.448	29.24	<0.001	a=-1058.77 b=120.02 c=-2.43	0.447	29.87	<0.001	a=-1385.90 b=183.81 c=-4.08	0.577	46.30	<0.001
F = a exp (b T) ^[26]	a=203.93 b=0.02	0.088	7.06	<0.01	a=303.25 b=0.005	0.007	0.49	0.484	a=675.41 b=-0.005	0.040	2.84	<0.1
水分												
F = a+bW ^[30]	a=217.85 b=5.70	0.063	4.87	<0.05	a=101.25 b=20.66	0.314	34.25	<0.001	a=165.91 b=39.86	0.583	96.40	<0.001
温度-水分												
LnF = a+bT+cW ^[31]	a=3.81 b=0.04 c=0.06	0.458	30.41	<0.001	a=3.22 b=0.05 c=0.12	0.760	93.16	<0.001	a=5.04 b=0.02 c=0.09	0.690	75.73	<0.001
F = a exp (b T) exp (c W+dW ²) ^[32]	a=9.83 b=0.06 c=0.25 d=-0.01	0.709	812.40	<0.001	a=21.72 b=0.05 c=0.14 d=0.000	0.761	924.20	<0.001	a=43.32 b=0.03 c=0.29 d=-0.01	0.743	1116.18	<0.001
F = a exp (b T) W ^[33]	a=12.18 b=0.05 c=0.74	0.623	842.91	<0.001	a=4.49 b=0.06 c=1.24	0.725	1081.63	<0.001	a=54.31 b=0.02 c=0.79	0.704	1310.44	<0.001
F = a exp (b T) (W-c)(d-W) ^[34]	a=0.005 b=0.06 c=2.73 d=48.66 f=2.03	0.712	648.61	<0.001	a=1934.88 b=0.05 c=-3.14 10 ⁶ d=53.03 f=-4.801	0.754	708.44	<0.001	a=18.92 b=0.03 c=1.08 d=18.76 f=0.27	0.737	862.12	<0.001

注：F、T、W分别代表 CO₂ 通量、5 cm 地温和 0~10 cm 土壤水分含量，a、b、c、d、f 代表拟合参数。

3 结果与讨论

3.1 地温、水分和降雨

从 5 cm 地温、0~10 cm 土壤水分含量和降雨的变化情况看(图 1)，7 月 26 日是整个观测期间地温最高而土壤含水量最低的日子。7 月 21-30 日间几乎没有降雨，而气温较高 (23.9±1.1 °C)。7 月 31 日单日降雨量达到 69.2 mm，是整个观测期间最大的一次降雨，降雨后 8 月 1 日相对 7 月 26 日地温迅速下降而土壤含水量迅速增加。8 月 9-11 日累积降雨量为 60.2 mm，地温和土壤含水量再次出现了相似的变化，变化幅度要略小一些。8 月 30 日降雨量为 10.8 mm，土壤含水量略有增加。可见，降雨对于地温 and 土壤含水量具有重要影响。观测结果表明地温从 8 月 16 日起开始下降，这与定位站提供的气象数据是一致的。

采用非参数 K-W 检验对 3 个处理的地温和水分含量数据进行检验。尽管 5 cm 地温在观测期间变化较大，3 个处理之间并没有显著差异 (K-W: p > 0.10)。但是，3 个处理土壤水分含量间的差异非常显著 (K-W: p < 0.001)。土壤微生物呼吸样方在大多数时候相对有

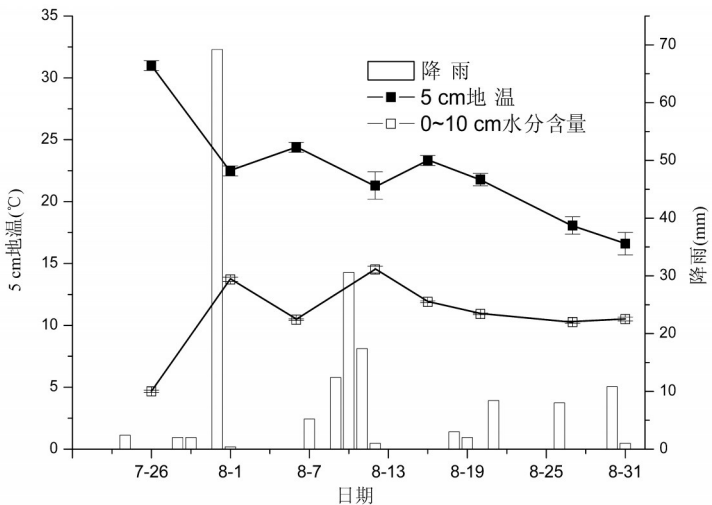


图1 观测期间 5 cm 地温、0~10 cm 土壤水分含量和降雨变化
Fig. 1 Variations of soil temperature, soil moisture and precipitation during the observation period

根的土壤呼吸和生态系统呼吸样方都要湿润，生态系统呼吸样方一般情况下是最为干燥的(图2)。7月26日3个处理土壤水分含量间没有显著差异，因为长期干旱3个处理样方水分含量都很低。

3.2 CO₂ 通量影响因素分析

从观测期间3个处理上午的CO₂通量变化情况(图3)看，3个处理表现出了相似的变化趋势。在7月31日大雨后，3个处理呼吸速率相比雨前都有了大幅提升，出现脉冲效应。土壤微生物呼吸的脉冲效应出现了一定的滞后。尽管在脉冲效应峰值出现后，CO₂通量出现了下降，但随后他们均保持增加趋势直到8月16日。此后3个处理的通量都保持减小趋势，几乎直到观测期最后。在8月30日小雨后(10.8 mm)，生态系统呼吸通量略有增加，土壤微生物呼吸和土壤呼吸与8月27日相比仍继续下降。土壤微生物呼吸和土壤呼吸的最小CO₂通量均出现在地温最低的8月31日，最大值分别出现在8月6日和8月1日。生态系统呼吸的最小值($399.5 \pm 17.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)出现在7月26日，最大值($796.3 \pm 14.1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)在8月16日。

生态系统CO₂排放是一个复杂的生物学过程，受到诸多因素的影响。呼吸速率不仅受到包括温度、水分含量、降雨和pH在内的环境因子的影响，还受到包括植物、土壤微生物、土壤动物和人为因素在内的生物因素的影响。温度和土壤水分含量是CO₂通量最重要的影响因素^[11]。对呼吸速率和温度、水分和温度—水分进行回归分析，其中呼吸通量包括上午和下午的全部数据，温度采用5 cm地温，水分采用0~10 cm土壤水分含量(表2)。当地温作为独立因子时，二次函数模型模拟效果要好于指数模型。基于土壤水分含量的线性模型可以解释土壤呼吸31.4%和生态系统呼吸58.3%的变化，却基本不能解释土壤微生物

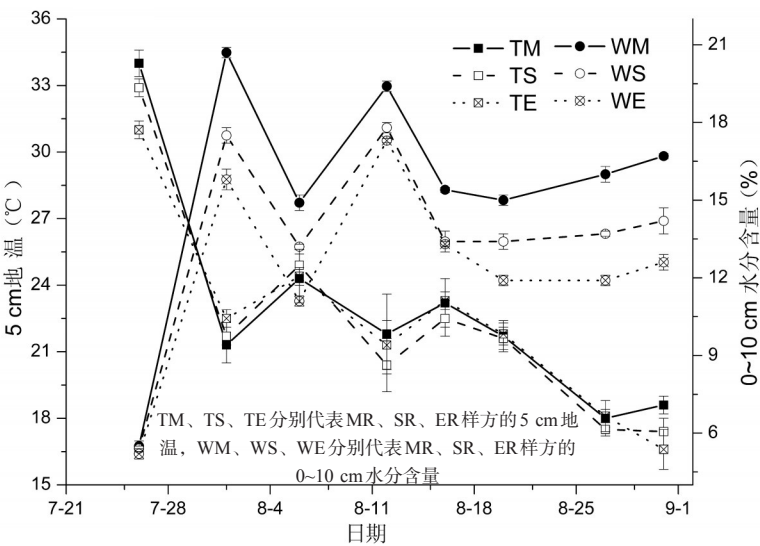


图2 观测期间3个处理地温与水分状况

Fig. 2 Soil temperature and moisture of three treatments during the observation period

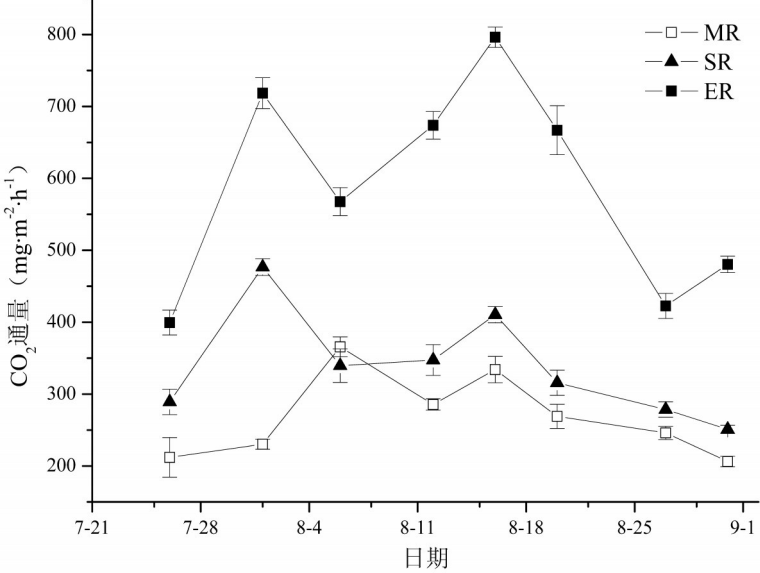


图3 3个处理CO₂通量变化

Fig. 3 Dynamics of CO₂ efflux of three treatments during the observation period

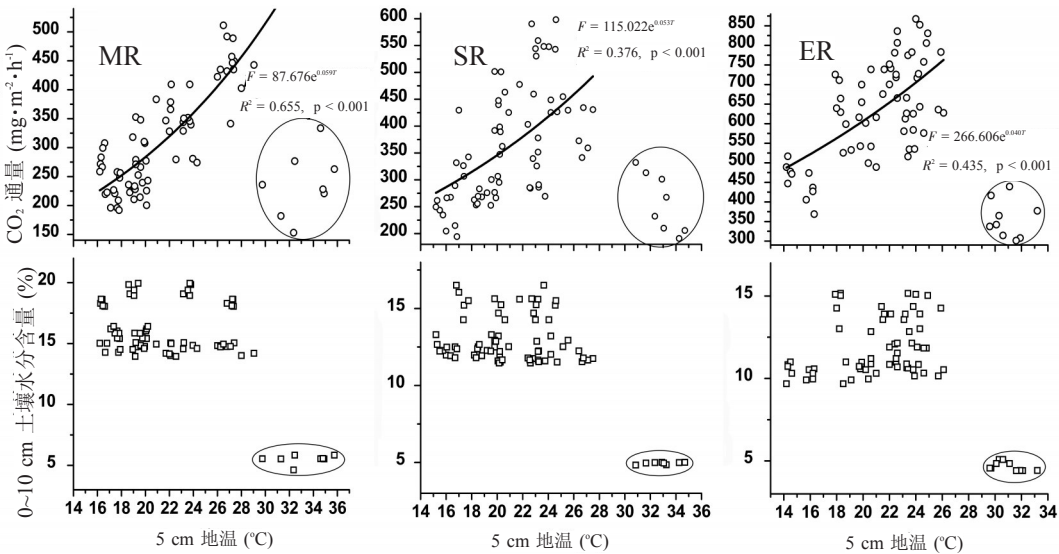


图4 3个处理CO₂通量和地温的回归曲线 (不含7月26日数据), 图中圈内部分为7月26日数据

Fig. 4 Regression curves of CO₂ efflux (F) against soil temperature (T) excluding data of 26 July

呼吸的变化 ($R^2 = 0.063$)。基于5 cm地温和0~10 cm土壤水分含量的双变量模型可以解释CO₂通量约70%的变化。

温度是土壤呼吸和生态系统呼吸的主要控制因素^[26-27]。当地温作为独立控制因素时,指数模型模拟效果 ($R^2 = 0.007\sim0.088$) 相比二次函数模型($R^2 = 0.447\sim0.577$)要差^[28-34] (表2)。但在剔除7月26日土壤水分含量较低的数据后指数模型模拟效果 ($R^2 = 0.376\sim0.655$) 要好的多,而且参数较少 (图4)。地温对呼吸速率的影响只有在土壤水分含量充足时才显著。在7月26日,尽管地温较高,由于水分含量较低,呼吸速率仍然较低。土壤微生物呼吸样方CO₂通量与地温的相关性要强于其他两个样方 (图4)。这可能是由于CO₂通量来源的相对单一引起的。

当土壤水分含量作为独立影响因子时,线性模型对于生态系统呼吸的模拟效果 ($R^2 = 0.583$) 要好于土壤呼吸 ($R^2 = 0.314$),却基本上不能反映土壤微生物呼吸的变化 ($R^2 = 0.063$)。这说明土壤水分含量对植物活动的影响明显要强于对土壤微生物的影响。在昼夜和季节尺度上,土壤水分含量对呼吸的影响往往要弱于地温的影响^[35]。然而,在干旱条件下水分的作用更强。从图4可以看出,7月26日较低的土壤水分含量可以明显的抑制CO₂通量^[36-38]。半干旱温带草原有机质层中的生物活动主要受限于土壤水分条件。低于一定的含量,土壤水分含量相比温度更能限制土壤呼吸作用^[39]。

土壤呼吸和生态系统呼吸在7月31日大雨后立即表现出了脉冲效应,CO₂通量迅猛增加。Xu等^[40]、Jassal等^[41]、Tang等^[42]均报道了相似的现象。土壤呼吸雨前7月26日通量为289.2 mg·m⁻²·h⁻¹,雨后8月1日为476.7 mg·m⁻²·h⁻¹,生态系统呼吸雨前7月26日通量为399.5 mg·m⁻²·h⁻¹,雨后8月1日为718.5 mg·m⁻²·h⁻¹,都得到了明显的上升。土壤微生物呼吸的脉冲效应则相对滞后,这种滞后可能是由于其土壤水分含量较高造成的。8月1日土壤微生物呼吸样方的土壤水分含量平均为20.7±0.2%,超过土壤呼吸样方 (17.5±0.3%) 和生态系统呼吸样方 (15.8±0.4%)。土壤微生物呼吸样方的含水量已接近田间持水量 (0~13 cm 25.5%的含水量)^[43],可能已超过CO₂释放的最适水分条件。5天后,当土壤微生物呼吸样方的土壤水分含量降为14.9±0.3%,其CO₂通量也从8月1日的230.3 mg·m⁻²·h⁻¹增加到了8月6日的365.7 mg·m⁻²·h⁻¹,甚至超过了当日的土壤呼吸通量,这是由于脉冲效应的滞后引起的。脉冲效应的机理解释仍不是很清楚^[44],可能的解释包括雨后水势剧烈变化导致的

土壤细菌细胞壁破裂从而使胞内物质进入土壤^[44]、前期干旱期间积累的CO₂被水分排出土壤孔隙^[45]、雨后微生物活性的增强、活性有机碳的分解^[40, 46-47]和酶活性的提高^[48-49]等。在一段时间没有经历过降雨的生态系统中, 生理活动比较弱, 降雨通过以上作用的综合作用使CO₂通量迅速的增加。在脉冲值出现后, 3个处理的CO₂通量都迅速下降, 这种下降与呼吸底物的有限性有关^[50]。尽管在8月9日至11日3天累计降雨达60.2 mm, 土壤微生物呼吸和土壤呼吸没有出现明显的脉冲效应。这可能与雨前较高的土壤水分含量(图2)和随着时间的推移脉冲效应的减弱有关。降雨引起CO₂通量的大幅上升只有在高温和长时间干旱后才能出现^[51]。生态系统呼吸在8月12日和8月31日相比雨前CO₂通量都大为增加, 这与土壤微生物呼吸和土壤呼吸不同, 这种不同主要是降雨对植物生长的促进作用导致呼吸作用增强造成的。

CO₂通量的变化是由地温和土壤水分含量的变化共同作用导致的(表2, 图4)。当一个因素限制作用较强时, 它就成为控制因素, 其他因素作用较小^[52]。土壤微生物呼吸和土壤呼吸主要受地温的影响, 最小值均出现在地温最低的8月31日, 最大值均出现在7月31日大雨后, 是由降雨的脉冲效应造成的。生态系统呼吸, 作为更为复杂的生理学过程, 不仅受到温度和水分的限制, 还受到植物生长的影响。生态系统呼吸的最小值出现在水分含量最低的7月26日, 最大值出现在8月16日, 当地温相对较高, 土壤水分含量较为适宜, 这是植物生长和呼吸的适宜条件。

3.3 呼吸的区分

近期研究结果表明上午9:00-11:00间测定的CO₂通量可以基本代表一天的平均通量^[53-54]。我们的昼夜变化观测也有相同的结论。采用方差分析(ANOVA)来检验3个处理上午CO₂通量间的差异, 组间比较采用最小显著差异法(LSD)。结果表明大多数时候土壤微生物呼吸

略小于土壤呼吸, 土壤呼吸略小于生态系统呼吸(表3)。根据观测期间上午得到的实验数据, 利用呼吸速率曲线对时间轴积分的方法得到观测期间土壤微生物呼吸、土壤呼吸和生态系统呼吸的总排放通量^[55]。观测期间土壤微生物呼吸、土壤呼吸和生态系统呼吸的平均通量分别为274.1、344.9和580.2 mg·m⁻²·h⁻¹。根据公式(2)、(3)计算得到, 土壤呼吸占生态系统呼吸的比例介于47.3%~72.4%之间, 平均为59.4%; 根呼吸占土壤呼吸的比例介于11.7%~51.7%之间, 平均为20.5%。我们得到的比例落在相关研究的结果范围内^[56-61](表4)。

根去除法通常会导致根去除后短期内CO₂通量的猛增, 必须经过一段时间让CO₂产生速率降低, 让CO₂的产生速率和释放速率重新达到平衡^[10]。Edwards^[62]发现在将大罐子中的松树根去除后需要2天让CO₂通量稳定下来。我们在根去除5天后才采集CO₂气体样品, 减小了人为扰动对CO₂通量的影响。

3个处理地温间的差异不显著, 所以地温差异对CO₂通量的影响可以被忽略。根的去除可能会改变土壤孔隙的大小、分布以及团聚体结构, 导致土壤水分含量的上升, 进而影响呼吸速率。较高的水分含量通常会导致较高的CO₂通量, 尽管土壤水分含量只有在极端的水分条件下才对土壤呼吸有显著影响^[10], 我们对土壤呼吸占生态系统呼吸比例的估计仍可能略微偏高, 根呼吸占土壤呼吸比例的估计可能略微偏低。

表3 3个处理的CO₂ 通量 (mean ± SE)

Tab. 3 CO₂ effluxes of three treatments

日期	MR (mg m ⁻² h ⁻¹)	SR (mg m ⁻² h ⁻¹)	ER (mg m ⁻² h ⁻¹)	F 值
7-26	212.0 ± 27.6 ^a	289.2 ± 17.7 ^a	399.5 ± 17.3 ^b	12.538***
8-1	230.3 ± 7.0 ^a	476.7 ± 11.7 ^b	718.5 ± 21.5 ^c	70.067***
8-6	365.7 ± 13.8 ^a	339.5 ± 23.2 ^a	567.6 ± 19.4 ^b	49.326***
8-12	285.6 ± 7.9 ^a	347.4 ± 21.4 ^a	673.8 ± 19.1 ^b	38.785***
8-16	334.1 ± 18.3 ^a	410.5 ± 11.3 ^a	796.3 ± 14.1 ^b	176.472***
8-20	269.0 ± 16.8 ^a	315.7 ± 17.5 ^a	667.0 ± 34.0 ^b	235.822***
8-27	246.0 ± 9.2 ^a	278.6 ± 10.8 ^a	422.6 ± 17.4 ^b	73.699***
8-31	206.3 ± 7.2 ^a	251.0 ± 5.8 ^b	480.4 ± 11.4 ^c	164.511***
观测期(n = 80)	270.7 ± 10.2 ^a	340.1 ± 12.9 ^b	589.0 ± 23.4 ^c	135.832***

注: 每一行不同处理通量带有不同的字母代表达到0.05水平的差异 (n = 10),

***p < 0.001

表 4 已发表的相关研究结果

Tab. 4 Published estimates of the percent soil contribution to ecosystem respiration (SC) and the percent root contribution to total soil respiration (RC)

植被类型	实验设置	方法	SC (%)	RC (%)	时间尺度	参考文献
高草北美大草原	野外	差值法	40~100		年	[56]
黑麦草草地	野外	模型法	>50		年	[57]
季节性放牧草甸	野外	生物量去除法	47.5~96.4		年	[58]
高草北美大草原	野外	生物量回归		25~30	年	[59]
放牧羊草草原	野外	生物量回归		20~30	月	[60]
芒草草原	野外加室内	根离体培养法		22~53	年	[61]
羊草草原	野外	生物量去除法	59.4	20.5	月	本研究

4 结论

温度和水分条件是呼吸最重要的影响因素。在正常水分条件下，CO₂通量随温度上升呈指数关系增长。较低的土壤水分含量可以显著的抑制CO₂通量。土壤水分含量可以解释土壤呼吸和生态系统呼吸的部分变化 ($R^2 = 0.314\sim0.583$)，但基本不能解释土壤微生物呼吸的变化 ($R^2 = 0.063$)。降雨引起的土壤水分含量上升，特别是在土壤起初干旱的条件下，会导致土壤CO₂通量的明显上升。基于5 cm地温和0~10 cm土壤水分含量的双变量模型可以解释CO₂通量约70%的变化。

观测期间3个处理的CO₂通量具有相同的变化趋势，土壤呼吸占生态系统呼吸的比例介于47.3%~72.4%之间，平均为59.4%；根呼吸占土壤呼吸的比例介于11.7%~51.7%之间，平均为20.5%。由于植物体去除引起的土壤水分含量上升可能使我们对土壤呼吸占生态系统呼吸比例的估计略微偏高，根呼吸占土壤呼吸的比例略微偏低。

致谢：感谢中国科学院植物所王智平研究员、中国科学院大气物理所郑循华研究员、内蒙古草原生态系统定位研究站何念鹏站长的支持和帮助，感谢内蒙古草原生态系统定位研究站为我们提供实验样地和气象数据。

参考文献 (References)

[1] Davidson E, Richardson A, Savage K et al. A distinct seasonal pattern of the ratio of soil respiration to total ecosystem respiration in a spruce-dominated forest. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 230-239.

[2] Valentini R, Matteucci G, Dolman A et al. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Biogeochemistry*, 1997, 38: 1-17.

[3] Giardina C, Ryan M. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 2000, 404(6780): 858-861.

[4] Franzluebbers K, Franzluebbers A J, Jawson M D. Environmental controls on soil and whole-ecosystem respiration from a tallgrass prairie. *Soil Science Society of America Journal*, 2002, 66(1): 254-262.

[5] Bouwman A F, Germon J C. Soils and climate change: Introduction. *Biology and Fertility of Soils*, 1998(Special Issue), 27(3): 219-219.

[6] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 7-20.

[7] Schimel D S. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 1995, 1(1): 77-91.

[8] Kuzyakov Y. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(3):425-448.

[9] Zheng X H, Zhou Z X, Wang Y S et al. Nitrogen-regulated effects of free-air CO₂ enrichment on methane emissions from paddy rice fields. *Global Change Biology*, 2006, 12(9): 1717-1732.

[10] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T et al. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 115-146.

[11] Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(11/12): 1625-1635.

- [12] Raich J W, Tufekcioglu A. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 71-90.
- [13] Wang W, Guo J, Feng J et al. Contribution of root respiration to total soil respiration in a *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. grassland of northeast China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48(4): 409-414.
- [14] Bahn M, Knapp M, Garajova Z et al. Root respiration in temperate mountain grasslands differing in land use. *Global Change Biology*, 2006, 12(6): 995-1006.
- [15] Adams J M, Faure H, Faurendard L et al. Increases in terrestrial carbon storage from the Last Glacial Maximum to the present. *Nature*, 1990, 348(6303): 711-714.
- [16] Smith S, Huxman T, Zitzer S et al. Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature*, 2000, 408(6808): 79-82.
- [17] Wu Zhengyi. *Vegetation of China*. Beijing: Science Press, 1980: 519-521. [吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980: 519-521.]
- [18] Li Bo, Yong Shipeng, Li Zhonghou. The vegetation of the Xilin River Basin and its utilization//Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station. *Research on Grassland Ecosystem* (Vol. 3). Beijing: Science Press, 1988: 84-183. [李博, 雍世鹏, 李忠厚. 锡林河流域植被及其利用//中国科学院内蒙古草原生态定位站. 草原生态系统研究 (第三集). 北京: 科学出版社, 1988: 84-183.]
- [19] Wang Wei, Guo Jixun. Contribution of CO₂ emission from soil respiration and from litter decomposition in *Lymus chinensis* community in Northeast Songnen grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(5): 655-660. [王妮, 郭继勋. 东北松嫩平原羊草群落的土壤呼吸与枯枝落叶分解释放 CO₂ 贡献量. 生态学报, 2002, 22(5): 655-660.]
- [20] Fu Yuling, Yu Guirui, Wang Yanfen et al. Effect of water stress on ecosystem photosynthesis and respiration of a *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia. *Science in China: Series D*, 2006, 36(A01): 183-193. [伏玉玲, 于贵瑞, 王艳芬 等. 水分胁迫对内蒙古羊草草原生态系统光合和呼吸作用的影响. 中国科学: D 辑, 2006, 36(A01): 183-193.]
- [21] Jia Bingrui, Zhou Guangsheng, Wang Fengyu et al. Soil respiration and its influencing factors at grazing and fenced typical *Leymus chinensis* steppe, Nei Monggol. *Environmental Science*, 2005, 26(6): 1-7. [贾丙瑞, 周广胜, 王凤玉 等. 放牧与围栏羊草草原土壤呼吸作用及其影响因子. 环境科学, 2005, 26(6): 1-7.]
- [22] Bai Yongfei, Chen Zuozhong. Effects of long-term variability of plant species and functional groups on stability of a *Leymus chinensis* community in the Xilin River Basin, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(6): 641-647. [白永飞, 陈佐忠. 锡林河流域羊草草原植物种群和功能群的长期变异性及其对群落稳定性的影响. 植物生态学报, 2000, 24(6): 641-647.]
- [23] Bai Y F, Han X G, Wu J G et al. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 2004, 431(7005): 181-184.
- [24] Bai Yongfei, Li Linghao, Wang Qibing et al. Changes in plant species diversity and productivity along gradients of precipitation and elevation in the Xilin River Basin, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(6): 667-673. [白永飞, 李凌浩, 王其兵 等. 锡林河流域草原群落植物多样性和初级生产力沿水热梯度变化的样带研究. 植物生态学报, 2000, 24(6): 667-673.]
- [25] Wang Y S, Wang Y H. Quick measurement of CH₄, CO₂ and N₂O emissions from a short-plant ecosystem. *Advances in Atmospheric Sciences*, 2003, 20(5): 842-844.
- [26] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(2): 155-165.
- [27] Raich J W, Potter C S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, 9(1): 23-36.
- [28] Peterson K, Billings W. Carbon dioxide flux from tundra soils and vegetation as related to temperature at Barrow, Alaska. *American Midland Naturalist*, 1975, 94(1): 88-98.
- [29] Kang S, Doh S, Lee D et al. Topographic and climatic controls on soil respiration in six temperate mixed-hardwood forest slopes, Korea. *Global Change Biology*, 2003, 9(10): 1427-1437.
- [30] Orchard V, Cook F. Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry*, 1983, 15(4): 447-453.
- [31] Tufekcioglu A, Raich J W, Isenhardt T M et al. Soil respiration within riparian buffers and adjacent crop fields. *Plant and Soil*, 2001, 229(1): 117-124.
- [32] Tang J W, Misson L, Gershenson A et al. Continuous measurements of soil respiration with and without roots in a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 132(3/4): 212-227.
- [33] Xu M, Qi Y. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology*, 2001, 7(6): 667-677.

- [34] Mielnick P C, Dugas W A. Soil CO₂ flux in a tallgrass prairie. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(2): 221-228.
- [35] Hanson P J, Wullschlegel S D, Bohlman S A et al. Seasonal and topographic patterns of forest floor CO₂ efflux from an upland oak forest. *Tree Physiology*, 1993, 13(1): 1-15.
- [36] Davidson E A, Verchot L V, Cattaneo J H et al. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 53-69.
- [37] Martin J G, Bolstad P V. Annual soil respiration in broadleaf forests of northern Wisconsin: influence of moisture and site biological, chemical, and physical characteristics. *Biogeochemistry*, 2005, 73(1): 149-182.
- [38] Savage K E, Davidson E A. Interannual variation of soil respiration in two New England forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 2001, 15(2): 337-350.
- [39] Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 1998, 4(2): 217-227.
- [40] Xu L K, Baldocchi D D, Tang J W. How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem respiration to temperature. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18(4).doi:10.1029/2004GB002281
- [41] Jassal R, Black A, Novak M et al. Relationship between soil CO₂ concentrations and forest-floor CO₂ effluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 130(3/4): 176-192.
- [42] Tang J W, Misson L, Gershenson A et al. Continuous measurements of soil respiration with and without roots in a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 132(3/4): 212-227.
- [43] Li Shaoliang. Preliminary studies on moisture regime and its relationship with plant biomass in grassland//Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station. Research on grassland ecosystem (the first volume). Beijing: Science Press, 1985: 195-202. [李绍良. 草原土壤水分状况与植物生物量关系的初步研究//内蒙古草原生态系统定位研究站. 草地生态系统研究 (第一集). 北京: 科学出版社, 1985: 195-202.]
- [44] Halverson L J, Jones T M, Firestone M K. Release of intracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. *Soil Science Society of America Journal*, 2000, 64(5): 1630-1637.
- [45] Huxman T E, Snyder K A, Tissue D et al. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 254-268.
- [46] Fierer N, Schimel J P. Effects of drying-rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(6): 777-787.
- [47] Saetre P, Stark J M. Microbial dynamics and carbon and nitrogen cycling following re-wetting of soils beneath two semi-arid plant species. *Oecologia*, 2005, 142(2): 247-260.
- [48] Daniel R M, Dunn R V, Finney J L et al. The role of dynamics in enzyme activity. *Annual Review of Biophysics and Biomolecular Structure*, 2003, 32: 69-92.
- [49] Eppler R K, Komor R S, Huynh J et al. Water dynamics and salt-activation of enzymes in organic media: Mechanistic implications revealed by NMR spectroscopy//Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(15): 5706-5710.
- [50] Jenerette G D, Scott R L, Huxman T E. Whole ecosystem metabolic pulses following precipitation events. *Functional Ecology*, 2008, 22(5): 924-930.
- [51] Casals P, Romanya J, Cortina J et al. CO₂ efflux from a Mediterranean semi-arid forest soil: I. Seasonality and effects of stoniness. *Biogeochemistry*, 2000, 48(3): 261-281.
- [52] Qi Y, Xu M. Separating the effects of moisture and temperature on soil CO₂ efflux in a coniferous forest in the Sierra Nevada mountains. *Plant and Soil*, 2001, 237(1): 15-23.
- [53] Kessavalou A, Mosier A R, Doran J W et al. Fluxes of carbon dioxide, nitrous oxide, and methane in grass sod and winter wheat-fallow tillage management. *Journal of Environmental Quality*, 1998, 27(5): 1094-1104.
- [54] Mosier A R, Delgado J A. Methane and nitrous oxide fluxes in grasslands in western Puerto Rico. *Chemosphere*, 1997, 35(9): 2059-2082.
- [55] Müller C, Sherlock R R. Nitrous oxide emissions from temperate grassland ecosystems in the Northern and Southern Hemispheres. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18(1), doi: 10.1029/2003GB002175.
- [56] Franzluebbers K, Franzluebbers A J, Jawson M D. Environmental controls on soil and whole-ecosystem respiration from a tallgrass prairie. *Soil Science Society of America Journal*, 2002, 66(1): 254-262.
- [57] Byrne K A, Kiely G. Partitioning of respiration in an intensively managed grassland. *Plant and Soil*, 2006, 282(1/2): 281-289.
- [58] Wang Jun, Sha Liqing, Li Jianzhou et al. CO₂ efflux in subalpine meadows under different grazing management in Shangrila, Yunnan. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3574-3583. [王君, 沙丽清, 李检舟 等. 云南香格里拉地区亚高山草甸不同放牧管理方式下的碳排放. *生态学报*, 2008, 28(8): 3574-3583.]

- [59] Buyanovsky G, Kucera C, Wagner G. Comparative analyses of carbon dynamics in native and cultivated ecosystems. Ecology, 1987: 2023-2031.
- [60] Li L H, Han X G, Wang Q B et al. Separating root and soil microbial contributions to total soil respiration in a grazed grassland in the Xilin River Basin. Acta Phytocologica Sinica, 2002, 26(1): 29-32.
- [61] Yazaki Y, Mariko S, Koizumi H. Carbon dynamics and budget in a Miscanthus sinensis grassland in Japan. Ecological Research, 2004, 19(5): 511-520.
- [62] Edwards N T. Root and soil respiration responses to ozone in *Pinus taeda* L. seedlings. New Phytologist, 1991, 118(2): 315-321.

Analysis of Affecting Factors and Partitioning of Respiration in a *Leymus chinensis* Steppe in Inner Mongolia

GENG Yuanbo¹, LUO Guangqiang^{1,2}

(1. Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Using a static opaque chamber method, the rates of soil microbial respiration, soil respiration, and ecosystem respiration were measured through continuous in-situ experiments in semiarid *Leymus chinensis* steppe in Xilin River Basin of Inner Mongolia, China. Soil temperature and moisture are the most important factors affecting CO₂ flux. Soil temperature was the main factor influencing respiration rates. Exponential models based on soil temperature can explain large percent of CO₂ efflux variations ($R^2 = 0.375-0.655$) excluding data of low soil water conditions. Soil moisture can also effectively explain some variations of soil and ecosystem respiration ($R^2 = 0.314-0.583$), but it can not explain much of variation of soil microbial respiration ($R^2 = 0.063$). Low soil water content ($\leq 5\%$) inhibited CO₂ efflux though soil temperature was high. Rewetting the soil after a long drought resulted in substantial increases in CO₂ flux at high temperature. Bi-variable models based on soil temperature at 5 cm depth and soil water content at 0-10 cm depth can explain about 70% of variations of CO₂ effluxes. The contribution of soil respiration to ecosystem respiration averaged 59.4%, ranging from 47.3% to 72.4%; the contribution of root respiration to soil respiration averaged 20.5%, ranging from 11.7% to 51.7%. The contribution of soil to ecosystem respiration was a little overestimated and root to soil respiration underestimated because of increased soil water content that occurred as a result of plant removal.

Key words: *Leymus chinensis* steppe; ecosystem respiration; soil respiration; soil microbial respiration, Inner Mongolia