

彭逸飞, 史嘉炜, 魏春雪, 汪金松, 王珊珊, 王洋. 高寒草甸土壤呼吸对降雨梯度变化的响应[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29 (5): 1178-1185

Peng YF, Shi JW, Wei CX, Wang JS, Wang SS, Wang Y. Response threshold of soil respiration to precipitation gradient in the alpine meadow [J].

Chin J Appl Environ Biol, 2023, 29 (5): 1178-1185

高寒草甸土壤呼吸对降雨梯度变化的响应

彭逸飞^{1,4} 史嘉炜³ 魏春雪³ 汪金松⁴ 王珊珊⁵ 王洋^{2✉}¹河北农业大学资源与环境科学学院 保定 071000²河北农业大学国土资源学院 保定 071000³西南民族大学四川若尔盖高寒湿地生态系统国家野外科学观测研究站 成都 610041⁴中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室 北京 100101⁵石家庄市植物园 石家庄 050011

摘 要 全球降雨格局正发生显著变化, 进而影响陆地生态系统碳循环过程. 土壤呼吸是陆地生态系统第二大碳通量, 其微小变化将显著影响气候变化的进程. 而目前土壤呼吸对降雨改变的响应研究多为2-3个处理, 缺乏土壤呼吸对降雨梯度的响应. 基于青藏高原高寒草甸降雨梯度控制实验平台, 设置6个水平降雨梯度, 包括年均降雨量的1/12倍 (1/12P)、1/4倍 (1/4P)、1/2倍 (1/2P)、3/4倍 (3/4P)、1倍 (P) 和5/4倍 (5/4P). 于2019年生长季测定了土壤呼吸及其组分 (自养呼吸、异养呼吸), 研究土壤呼吸及其组分对降雨梯度的响应. 结果表明: (1) 土壤呼吸对降雨改变存在非线性响应, 土壤呼吸随降雨量增加而增加, 并在1/2P处理达到最大值 ($4.8 \mu\text{mol}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 其后随着降雨量增加土壤呼吸逐渐降低. (2) 1/4P和1/2P处理分别使自养呼吸显著增加50.2%和53.3%, 结构方程模型表明降雨量改变间接显著影响自养呼吸 ($P > 0.05$), 而土壤含水量直接显著影响自养呼吸 ($P > 0.05$). (3) 异养呼吸随降雨未发生显著变化 ($P > 0.05$), 但受地上生物量的直接影响 ($P < 0.05$). 可见, 土壤自养呼吸的变化导致土壤呼吸随降雨量增加呈现非线性响应, 异养呼吸对土壤呼吸的相对贡献随降雨量增加而增大, 表明在未来降雨增加的背景下, 高寒草甸土壤中更多的碳易于通过微生物分解而释放. 本研究揭示了土壤呼吸随降雨量增加的非线性响应, 为准确模拟和预测未来降雨格局下高寒草地生态系统土壤碳释放提供了科学依据和数据支撑. (图5 表1 参52)

关键词 土壤呼吸; 土壤呼吸组分; 降雨变化; 阈值; 高寒草甸

Response threshold of soil respiration to precipitation gradient in the alpine meadow

PENG Yifei^{1,4}, SHI Jiawei³, WEI Chunxun³, WANG Jinsong⁴, WANG Shanshan⁵ & WANG Yang^{2✉}¹School of Resources and Environmental Sciences, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, China²School of Land and Resources, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, China³Sichuan Zoige Alpine Wetland Ecosystem National Observation and Research Station, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China⁴Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China⁵Botanical Garden of Shijiazhuang, Shijiazhuang 050011, China

Abstract Global precipitation patterns have changed substantially, affecting the carbon processes of terrestrial ecosystems. Soil respiration is the second largest carbon flux in terrestrial ecosystems. Therefore, small changes in soil respiration can profoundly affect the trajectory of climate change. Currently, studies on the response of soil respiration to changes in precipitation have been limited to considering only two or three treatments. Therefore, the response of soil respiration to a precipitation gradient is unknown. In this study, based on a precipitation gradient experiment in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau, we investigated soil respiration and its components (autotrophic and heterotrophic respiration) measured during the 2019 growing season in response to the precipitation gradient, including six levels of altered precipitation (1/12P, 1/4P, 1/2P, 3/4P, 1/4P, P, and 5/4P, where P is the mean annual precipitation). The results showed that: (1) Soil respiration responded to changes in precipitation. Soil respiration increased with increasing precipitation, reaching a maximum value ($4.8 \mu\text{mol}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in treatment 1/2P. (2) The 1/4P and 1/2P treatments significantly increased autotrophic respiration by 50.2% and 53.3%, respectively. The results of the structural equation model showed that precipitation changes indirectly affected autotrophic respiration ($P > 0.05$), whereas soil water content directly affected autotrophic respiration

收稿日期 Received: 2022-06-28 接受日期 Accepted: 2022-10-14

国家自然科学基金青年基金项目 (31901167) 资助 Supported by the National Natural Science Fund for Distinguished Young Scholars (31901167)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: xiaoyiranwy85@163.com)

($P > 0.05$). (3) Heterotrophic respiration did not significantly change with altered precipitation ($P > 0.05$) but was directly affected by aboveground biomass ($P > 0.05$). In conclusion, the nonlinear response of soil respiration to precipitation was dominated by changes in autotrophic respiration, whereas heterotrophic respiration did not change significantly with altered precipitation. Moreover, the relative contribution of heterotrophic respiration to soil respiration increased with increasing precipitation, indicating that more carbon in alpine meadow soil will be released through microbial decomposition in the context of increasing precipitation in the future. This study revealed the nonlinear response of soil respiration to increasing precipitation and provided a scientific basis and data support for accurately simulating and predicting soil carbon release in alpine grasslands under future precipitation change scenarios.

Keywords soil respiration; soil respiration component; precipitation change; threshold; alpine meadow

土壤是陆地生态系统最大的活跃碳库,其碳储量约为植被碳库的2倍和大气碳库的3倍^[1].土壤碳库的大小取决于土壤碳输入和碳输出之间的平衡.作为土壤碳输出的主要途径,土壤呼吸每年释放的碳量约为化石燃料燃烧碳排放量的10倍,是仅次于总初级生产力的第二大碳通量^[2].因此,土壤呼吸的微小变化将对大气二氧化碳(CO_2)浓度和陆地生态系统碳循环产生重要影响.近几十年来,由于大气 CO_2 浓度上升和气候变暖导致全球降雨格局发生了巨大变化,具体表现为高纬度地区降雨呈增加趋势,而大部分亚热带地区降雨有降低的趋势^[3].这种降雨格局的改变正对土壤碳排放产生重要的影响^[4-7].

已有研究表明降雨量与土壤呼吸存在负相关关系^[8]或者正相关关系^[9-10],亦有研究发现随着降雨量增加土壤呼吸先增加后降低^[11].土壤呼吸对降雨量变化的这种差异性响应可能与不同生态系统类型、降雨改变的强度、降雨改变持续时间以及本底气候条件有^[7].例如,在干旱生态系统,土壤水分为主要限制因子,土壤呼吸对增雨更加敏感,增雨对土壤呼吸的促进作用是减雨对土壤呼吸抑制作用的两倍^[12];而在湿润生态系统,降雨使土壤水分快速饱和,从而降低土壤呼吸对增雨的敏感性^[13].尽管如此,以往研究探讨土壤呼吸对降雨量变化的响应通常仅考虑增雨或者减雨两种处理对土壤呼吸的影响,缺乏土壤呼吸对降雨梯度特别是对极端降雨响应的认知.当降雨改变幅度过大、胁迫时间过长,或者短期干扰强度过大,超出了生态系统调节恢复能力,则会使生态系统结构、功能和稳定性发生不可逆变化,这个临界值就是降雨变化对生态系统影响的阈值^[14-16].当前,全球气候模型预测未来极端降雨事件的发生频率将显著增加,而关于土壤呼吸对降雨量变化的响应是否存在阈值还存在很大的不确定性,从而限制了未来降雨格局改变下对土壤碳动态的准确模拟和预测^[17-18].

根据土壤 CO_2 来源不同,土壤呼吸可以分为自养呼吸和异养呼吸,其中自养呼吸来自植物根系的代谢,而异养呼吸来自土壤微生物对土壤有机质和凋落物的分解过程^[19].由于植物和微生物对降雨改变的敏感性不同,导致自养呼吸和异养呼吸对降雨量变化的响应存在差异,进而影响土壤呼吸响应降雨量变化的大小和方向^[20].已有研究表明,土壤自养呼吸和异养呼吸受一系列生物、非生物因素的调控.因此,降雨量变化引起的任何生物、非生物因素的变化均可能影响土壤自养呼吸和异养呼吸.例如,降雨量变化可直接影响土壤含水量和植物光合强度,间接影响植被碳分配,造成根系生物量以及植物根冠比的变化^[21-22].土壤微生物对水分响应敏感,水分不仅是微生物代谢底物,也影响着土壤的通气性,进而影响微生物群落结构、胞外酶活性及有机质分解速率^[23].此外,降雨通过改变土壤温度,可进一步促使微生物活性和土壤养分有效性发生变化.Li等发现^[24]高寒草原减雨50%显著抑制土壤呼吸和异养呼吸,而对自养呼吸没有显著影响.Liu等通过

整合分析^[25]发现减雨28%促进了自养呼吸并抑制异养呼吸,进而导致土壤呼吸无变化.李英等发现^[26]增雨30%使土壤呼吸和异养呼吸分别提高38.8%和57.3%.胡广等在松嫩草原研究^[27]发现增雨50%分别使土壤呼吸和自养呼吸增加了21.5%和46.8%,而异养呼吸没有变化.以往研究表明即使在相同降雨量处理下自养呼吸和异养呼吸的变化程度也可能不同,而土壤呼吸及其组分随降雨量变化是否存在阈值响应仍存在很大的不确定性,因此有必要进一步探明土壤呼吸及其组分对降雨梯度变化的响应及其机制.

青藏高原是世界上面积最大、海拔最高的高原,被称为“地球第三极”,拥有欧亚大陆面积最大的草地生态系统,其中约一半面积由高寒草甸所覆盖^[28].根据Yang等的研究结果^[29],青藏高原高寒草甸平均土壤碳密度为 9.05 kg/m^2 ,1 m深土壤碳储量为 4.68 Pg C ,约占全国土壤碳储量的十分之一.青藏高原也是世界上对气候变化响应最敏感的区域之一,近年来的研究表明,该地区降雨表现为东南部降雨增多,西北部降雨减少的趋势^[30].因此,研究降雨改变尤其是极端降雨对高寒草甸土壤呼吸的影响对于理解未来降雨格局下土壤碳动态具有重要意义.但目前高寒草甸土壤呼吸及其组分对降雨梯度如何响应仍鲜见报道.我们基于青藏高原高寒草甸降雨梯度控制实验平台,研究降雨量变化对土壤呼吸及其组分的影响,拟回答以下3个科学问题:(1)土壤呼吸对降雨量变化的响应是否存在阈值?(2)土壤自养呼吸、异养呼吸对降雨量变化的响应是否存在差异?(3)土壤呼吸及其组分主要受哪些生物、非生物因素调控?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验区位于四川省阿坝州红原县若尔盖高寒湿地国家野外科学观测研究站($32^\circ 48' \text{N}$, $102^\circ 33' \text{E}$,海拔3 500 m),该地区属于大陆季风型气候,年均温 1.5°C ,最高气温 15.6°C ,最低气温 -9.3°C ,年降雨量为749 mm,降雨集中在每年5-8月,占年降雨量的80%.土壤有机碳含量 37 g/kg ,土壤全氮含量 3.5 g/kg ,土壤pH为6.24,土壤类型为亚高山草甸土和沼泽土,土壤通气性差.该研究区优势种有以下几种:禾本科包括发草(*Deschampsia caespitosa*),垂穗披碱草(*Elymus nutans*),甘青剪股颖(*Agrostis hugoniana*);莎草科包括四川嵩草(*Kobresia setchwanensis*),藏东薹草(*Carex cardialepis*);豆科包括甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*),野豌豆(*Vicia sepium*);杂草类包括草玉梅(*Anemone rivularis*),黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*),珠芽蓼(*Polygonum viviparum*),鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*).

1.2 试验设计

采用完全随机区组试验设计, 一共设置6个降雨处理, 各处理设置5个重复, 共30个样方, 每个样方大小一致(2 m × 3 m), 各样方间距不小于2 m, 并且在各样方四周插入玻璃板至40 cm土层, 防止土壤水分的横向扩散。根据前人研究结果, 湿润地区生态系统碳循环过程对减雨比较敏感, 而干旱地区生态系统碳循环过程则对增雨比较敏感。而我们研究区年均降雨量(749 mm)较高, 因此本研究主要考虑减雨处理对土壤呼吸的影响。但考虑到未来青藏高原东南部降雨呈增多的趋势, 我们又设置了一个增雨处理。6个降雨处理分别是年均降雨量的1/12倍(1/12P)、1/4倍(1/4P)、1/2倍(1/2P)、3/4倍(3/4P)、1倍(P)和5/4倍(5/4P)。通过集雨架实现增减雨处理, 集雨架透光度高, 不影响植被正常生长。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 土壤呼吸及其自养、异养组分 2014年5月在各样方分别埋入两个不同高度的聚氯乙烯环, 浅聚氯乙烯环(高5 cm, 半径10.5 cm)埋入土壤3 cm用于土壤呼吸速率的测定; 深聚氯乙烯环(高40 cm, 内径10.5 cm)用于异养呼吸速率的测定, 由于90%的植物根系分布于0-20 cm土层, 深聚氯乙烯环永久安置于土壤后会切断植物根系, 并阻断新根生长。2019年的5-9月, 使用Li-6400 便携式土壤呼吸分析仪(LI-6400LI-COR, Lincoln, USA)测定土壤呼吸速率和异养呼吸速率, 测定时间选定在晴朗无风上午的9:00-11:00, 一个月测定2次, 共10次。土壤呼吸速率和异养呼吸速率的计算方法见LI-6400手册, 自养呼吸速率为土壤呼吸速率与异养呼吸速率的差值($R_a = R_s - R_h$)。

1.3.2 降雨量、土壤温度和含水量 在每个样方中间安置高20 cm的雨量计, 并于降雨事件发生后立即测定降雨量。10 cm土层的土壤温度使用Li-6400 便携式土壤呼吸分析仪(LI-6400, LI-COR, Lincoln, USA)自带的温度探针测定; 土壤体积含水量使用便携式时域反射仪(TDR 100, Spectrum Technologies, USA)在聚氯乙烯环附近与土壤温度同时测定。

1.3.3 地上生物量 于2019年8月(生长旺季)在样方内设置1 m × 1 m样方框, 齐平地面对割框内地上植物, 将植物与凋落物分离, 分别将二者于65 °C烘干至恒重后称重, 得到地上生物量和凋落物生物量^[31]。

1.3.4 地下生物量 地下生物量测定采用土钻法, 于2019年8月底用内径8 cm的根钻分表层(0-20 cm)和下层(20-40

cm)取土壤样品, 在均匀水流下将过1 mm土筛后的根系洗出, 将根系于65 °C烘干至恒重后称重, 得到地下生物量^[32]。

1.3.5 微生物量碳、氮 于2019年8月(生长旺季)使用直径3 cm的土钻在每个样方收集土壤样品(0-20 cm), 每个样方取三钻土样并混合均匀, 混匀后的土样过2 mm筛, 并在测定前置于-20 °C的环境中保存。土壤微生物量碳、氮采用氯仿熏蒸法测定^[33], 取20 g新鲜土样置于120 mL广口瓶中, 将盛有土样的广口瓶、少量湿润滤纸(保持干燥器湿度)、一个盛有50 mL氢氧化钠溶液的烧杯(吸收CO₂)和两个盛有50 mL氯仿的烧杯(装有少量沸石防止暴沸)同时放置于真空干燥器, 并用真空泵抽真空至氯仿沸腾5 min。然后对其遮光并静置24 h使氯仿充分熏蒸, 熏蒸后用真空泵对其反复抽气至氯仿完全消散为止。同样取20 g土样置于120 mL广口瓶, 与熏蒸土壤同时加入50 mL 0.5 mol/L的K₂SO₄溶液, 并置于摇床上振荡30 min后过滤, 分别测定二者滤液中碳氮含量, 二者差值为土壤微生物量碳、氮含量, 换算系数为0.45。

1.4 数据处理

采用R 4.1.0 进行数据分析, 利用多重比较分析(LSD)检验降雨量变化对土壤呼吸、异养呼吸和自养呼吸的影响, 显著水平设为0.05。采用重复测量方差分析检测测定时间、降雨处理以及二者交互效应对土壤呼吸、异养呼吸和自养呼吸的影响, 其中各呼吸正态性检验(Shapiro-Wilk normality test)与球形性检验(Mauchly's test of sphericity) *P*值均大于0.05。采用AMOS 25.0构建结构方程模型(Structural equation model)分析降雨量变化对异养呼吸和自养呼吸影响的路径, 使用最大似然法对模型进行拟合, 采用 χ^2 、*Df*、*P-value*检验模型可信度。使用Origin 2021对分析结果作图。

2 结果与分析

2.1 降雨改变对环境因子的影响

对照样方土壤温度为12.3 °C, 土壤温度随降雨量增加逐渐降低(图2A), 而土壤含水量随降雨量增加逐渐增加(图2B)。立枯随降雨量增加无明显变化(图2C), 而地上凋落物随降雨量增加有降低的趋势(图2D)。土壤微生物量随降雨量增加呈先增加和降低的趋势, 在3/4P处理达到最大值(图2E), 而土壤微生物量氮随降雨量变化无显著变化(图2F)。同样地, 降雨改变未显著影响地上生物量($P > 0.05$, 图2G)。

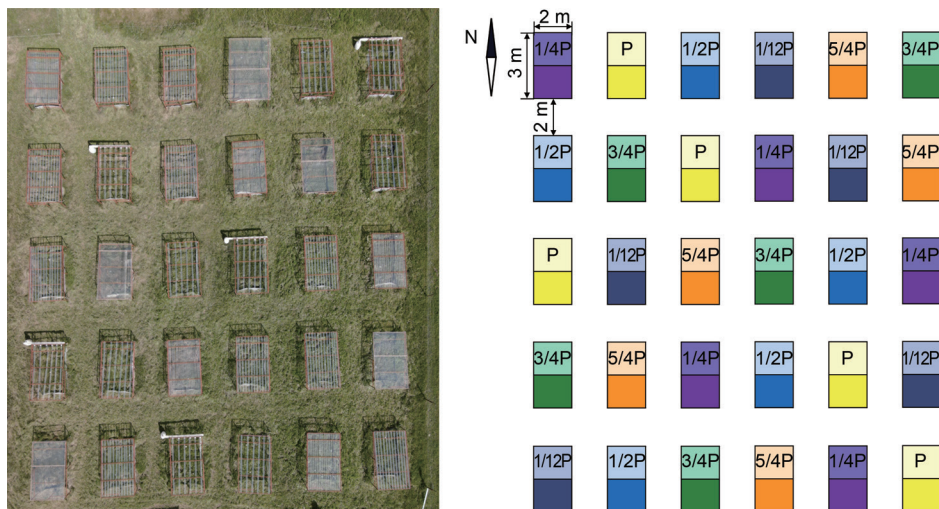


图1 样方处理分布图。

Fig. 1 Distribution of the treatment plots.

地下生物量随降雨量增加呈先下降后增加的趋势，且在3/4P处理达到最小值（图2H）。

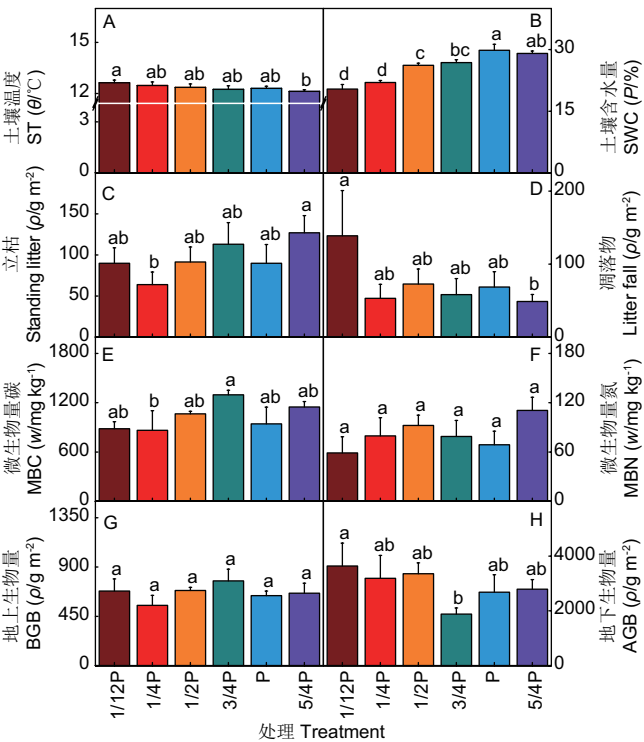


图2 生物、非生物因子随降雨梯度的变化。ST：土壤温度；SWC：土壤含水量；Standing litter：立枯；Litter fall：凋落物；MBC：土壤微生物量碳；MBN：土壤微生物量氮；AGB：地上生物量；BGB：地下生物量。柱状图上不同小写字母表示所有处理在 $P < 0.05$ 水平差异显著。

Fig. 2 Changes of biotic and abiotic factors along with the gradient of precipitation change. ST: Soil temperature; SWC: Soil moisture content; Standing litter: Standing dead; Litter fall: Litter; MBC: Soil microbial biomass carbon; MBN: Soil microbial biomass nitrogen; AGB: Aboveground biomass; BGB: Underground biomass. Values with different lowercase letters on the bars are significantly different at $P < 0.05$.

2.2 降雨改变对土壤呼吸及其组分的影响

生长季内（5-9月）各降雨处理土壤呼吸及其组分存在显著的季节变化，土壤呼吸速率和异养呼吸速率在6月达到峰值（图3A、1B），而自养呼吸速率在5月底达到峰值（图3C）。土壤呼吸及其组分从7月下旬至8月下旬总体呈现下降趋势，9月后土壤呼吸速率变化较小。

重复测量方差分析结果表明，降雨改变对土壤呼吸和自养呼吸存在显著影响（ $P < 0.01$ ）；测量时间对土壤呼吸及其组分也存在显著影响（ $P < 0.01$ ），但降雨改变和测量时间对土壤呼吸及其组分的交互影响不显著（ $P > 0.05$ ）（表1）。土壤呼吸及其组分随降雨量增加呈先增加后降低的趋势，均在1/2P处理达到最大值，5/4P处理达到最小值（表1；图3D、1E、1F）。但降雨处理对异养呼吸无显著影响（ $P > 0.05$ ）。

土壤呼吸主要由异养呼吸贡献，对照样方中异养呼吸、自养呼吸对土壤呼吸的相对贡献分别为71%和29%（图4）。与对照相比，增雨处理并未显著改变自养呼吸占土壤呼吸的比例，但减雨处理增加了自养呼吸对土壤呼吸的相对贡献（图4）。异养呼吸对土壤呼吸的相对贡献随降雨量增加而增加，从1/12P的67%增加到5/4P的71%。

2.3 降雨改变对土壤呼吸组分的影响途径

结构方程模型进一步分析了降雨量变化对土壤呼吸组分

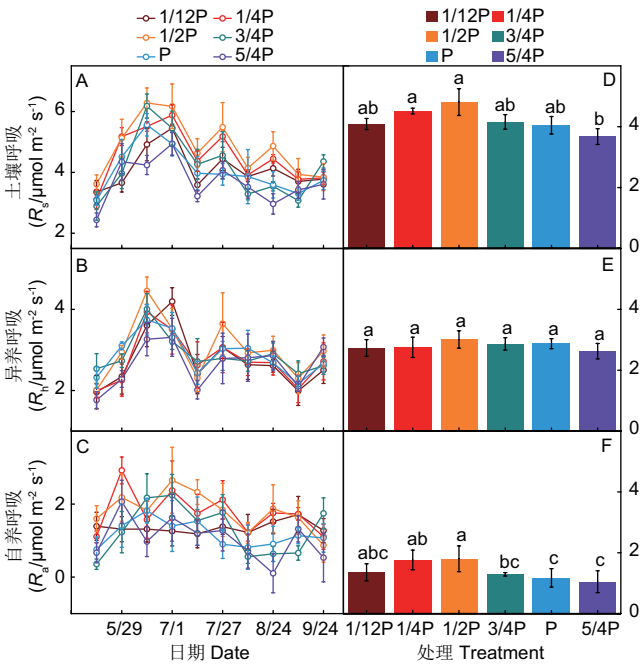


图3 土壤呼吸及其组分的季节动态及其对降雨梯度的响应。A：土壤呼吸速率（ R_s ）季节动态；B：异养呼吸速率（ R_h ）季节动态；C：自养呼吸速率（ R_a ）季节动态；D：土壤呼吸速率年均值；E：异养呼吸速率年均值；F：自养呼吸速率年均值。柱状图上不同小写字母表示所有处理在 $P < 0.05$ 水平差异显著。

Fig. 3 Seasonal variations of soil respiration and its components and their responses to a gradient of precipitation change. A: Seasonal dynamics of soil respiration rate (R_s); B: Seasonal dynamics of heterotrophic respiration rate (R_h); C: Seasonal dynamics of autotrophic respiration rates (R_a); D: Annual mean soil respiration rate; E: Annual mean of heterotrophic respiration rate; F: Annual mean autotrophic respiration rate. Values with different lowercase letters on the bars are significantly different at $P < 0.05$.

表1 降雨梯度下土壤呼吸速率（ R_s ）、异养呼吸速率（ R_h ）、自养呼吸速率（ R_a ）的重复测量方差分析结果（ F -值）

Table 1 Results of repeated-measure ANOVA (F values) for the effects of precipitation change on soil respiration rate, heterotrophic respiration rate, and autotrophic respiration rate

变异来源 Source of variation	$R_s/\mu\text{mol}^{-1}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	$R_h/\mu\text{mol}^{-1}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	$R_a/\mu\text{mol}^{-1}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$
降雨改变 Precipitation change	9.362***	1.287	4.443**
测量时间 Measurement time	22.003***	13.295***	3.436**
降雨改变×测量时间 Precipitation × Measurement time	0.801	0.476	0.763

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$.

的影响途径，该模型分别解释了自养呼吸和异养呼吸19%和17%的变异（图5）。降雨量与土壤含水量存在显著的正相关，降雨量解释了土壤含水量63%的变异。降雨量改变所引起的土壤含水量变化与自养呼吸变化呈显著负相关。降雨量改变通过影响土壤温度、地上生物量进而影响异养呼吸，但影响途径并不显著。

3 讨论

3.1 降雨改变对土壤呼吸速率的影响

土壤水分参与动植物的代谢过程，降雨不仅是土壤水分的主要来源，还对土壤碳循环过程起着重要的调节作用。本研究

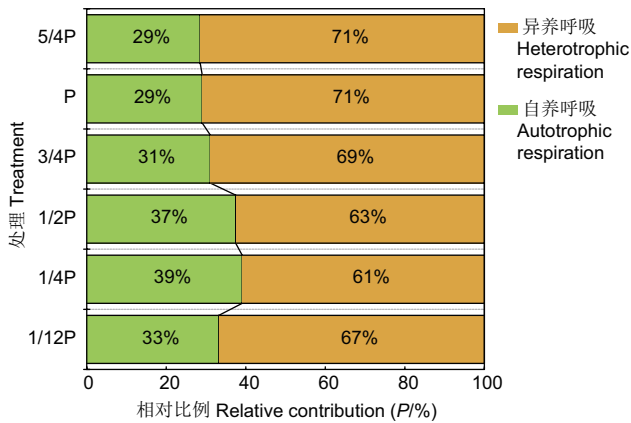


图4 异养呼吸和自养呼吸占土壤呼吸的相对比例随降雨梯度的变化。

Fig. 4 Changes in the relative contributions of heterotrophic respiration and autotrophic respiration to soil respiration along with the gradient of precipitation change.

究结果表明,各降雨处理土壤呼吸速率均在 $3.68\text{--}4.52\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 范围内变化(图3D),这与青藏高原样带降雨控制实验中土壤呼吸速率的变化范围($0.59\text{--}4.02\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$)^[10]基本一致。研究发现,土壤呼吸速率随降雨量增加呈明显的响应。我们发现土壤呼吸随降雨量增加而增加,且存在明显的非线性响应,即在1/2P处理达到最大值,其后随着降雨量增加土壤呼吸速率逐渐降低。然而Abbasi等整合分析的结果^[34]表明,土壤呼吸随降雨量的增加而增加。黄土丘陵撂荒地开展的降雨控制实验发现,减雨25%和50%分别使土壤呼吸减少1.2%和18.8%^[35]。在美国高草原的一项研究亦发现减雨70%使土壤呼吸降低了8%^[3]。与前人在干旱地区开展的降雨控制实验结果不同的是,本研究中土壤呼吸随降雨量变化的阈值响应可能与该研究区本底年均降雨量较高有关。本研究区降雨充足(749 mm),适当降雨可以增加土壤通气性,一方面促进了植物微生物代谢,从而产生更多 CO_2 ,另一方面加快了 CO_2 的逸散,从而促进了土壤呼吸。

而本研究中超过1/2P的降雨使得土壤呼吸平均下降

17.7%,其中3/4P处理土壤含水量为26.8%,而P和5/4P土壤含水量均超过29%,可能是在这3种强度的降雨量下土壤水分过饱和致使土壤呼吸速率降低。在呼伦贝尔草原开展的研究也证实,土壤含水量大于29%–30%时,增雨会增加 CO_2 在土壤中的扩散阻力,进而抑制土壤呼吸^[37]。我们还发现相对于1/2P处理,3/4P、P和5/4P处理的地下生物量平均减少26.9%,这可能是增雨削弱光合作用,减少光合产物在根系的分配,进而降低了土壤呼吸速率^[36]。通过对比多项研究结果,我们发现一般土壤水分本底值较低的干旱生态系统,增雨通过提高根系和微生物活性促进土壤呼吸;而在湿润生态系统中,较高的降雨量会降低土壤通气性,进而抑制土壤呼吸^[12-13, 37]。总体而言,本研究土壤呼吸速率的降低可能是因为高寒草甸生态系统并不受土壤水分限制,较高的降雨量不仅会抑制 CO_2 的释放,还会抑制根系活性。

3.2 降雨改变对自养呼吸速率和异养呼吸速率的影响

与土壤呼吸类似,自养呼吸随降雨量的变化亦呈饱和式响应,而降雨改变未显著影响异养呼吸。减雨平均使自养呼吸速率增加32.2%,其中1/2P处理的自养呼吸速率最高,其后随着降雨量增加自养呼吸逐渐降低。在松嫩草原发现,减雨50%可使自养呼吸速率增加46.8%,而在西藏高寒草原并没有发现减雨对自养呼吸的影响^[26-27]。本研究区减雨促进自养呼吸可能与地下生物量和土壤含水量的变化有关,首先,在这种干旱胁迫下,植物为缓解土壤水分对其生长的限制,将更多光合产物分配给根系^[38-39],以获取深层土壤水分。一方面导致减雨处理的地下生物量平均增加12.4%(图2),另一方面地下生物量的增加可能通过根系分泌物加快土壤碳的分解^[41-42];其次,结构方程模型表明,降雨量与自养呼吸存在间接的显著负相关关系,表明高寒草甸生态系统不受土壤水分限制,适当减雨可以提高根系活性,进而提高自养呼吸速率。在青藏高原高寒草甸开展的研究也证实,减雨30%可以显著提高1级根(细根)的生物量和土壤水分的有效性,一定程度上增加了根系的代谢活性,进而提高自养呼吸速率^[43]。

异养呼吸由土壤水分、土壤温度、凋落物量、微生物生物量及活性共同决定^[44]。以往诸多研究表明,减雨会抑制异养

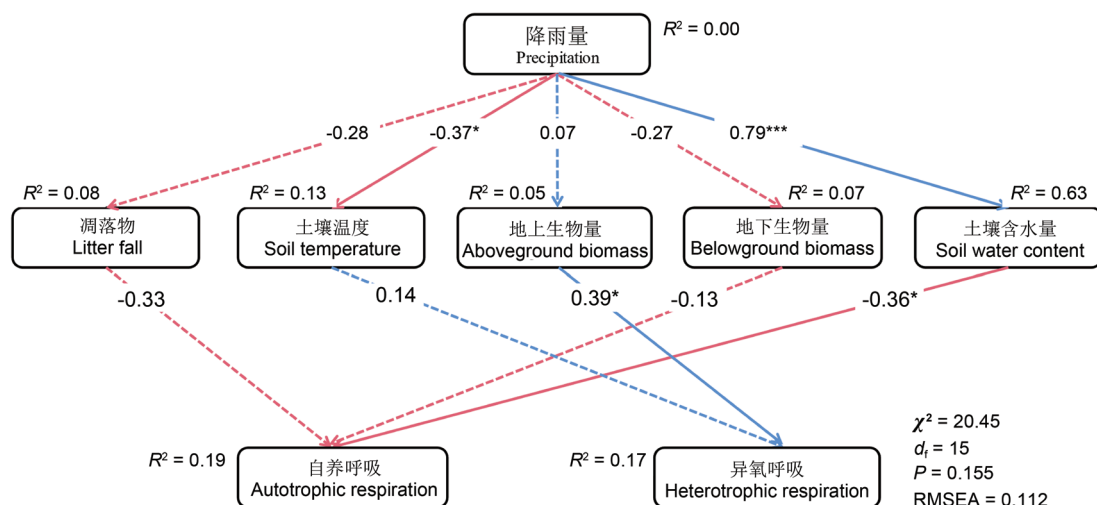


图5 降雨梯度下生物和非生物因子对土壤自养呼吸和异养呼吸的直接和间接影响。蓝色和红色的箭头分别代表正、负效应。箭头旁边的数字代表回归系数。 R^2 表示有关变量的共同解释度。* $0.01 < P < 0.05$; ** $0.001 < P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

Fig. 5 The direct and indirect pathways of biotic and abiotic factors to the variation of autotrophic respiration and heterotrophic respiration under the gradient of precipitation change. Blue and red arrows represent positive and negative effects respectively. The number next to the arrow represents the regression coefficient. R^2 represents the common interpretation of the variables. * $0.01 < P < 0.05$; ** $0.001 < P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

呼吸, 增雨促进异养呼吸^[1, 9, 45]. 本研究并未发现降雨量变化对异养呼吸有显著影响(图3F), 主要原因如下: 一方面, 与干旱草原不同, 该研究区年均降雨量较高, 土壤类型以亚高山草甸土为主, 降雨量大于蒸发量, 因此生态系统并不受水分限制, 适当减雨有利于土壤透气性, 可能在一定程度上提高了土壤微生物活性, 进而促进异养呼吸^[30]; 另一方面, 我们发现减雨降低了地上生物量, 但使得地上凋落物生物量增加17.7%, 表明减雨可能通过抑制微生物活性降低了地上凋落物的分解^[46], 进而导致微生物呼吸的底物来源降低, 抑制异养呼吸. 总体上, 干旱对土壤异养呼吸的影响可能受微生物活性、地上碳输入、凋落物分解的共同调控. 今后还需从这几个方面进一步探讨降雨改变对异养呼吸的影响及机制.

本研究发现该高寒草甸异养呼吸占土壤呼吸的相对比例大于自养呼吸, 且异养呼吸对土壤呼吸的相对贡献随降雨量增加而增大. 异养呼吸平均占土壤呼吸的67%, 这与孙小银等^[47]在内蒙古温带典型草地的结果(70.3%)相近. 由于植被和微生物对水分获取的空间差异, 自养呼吸和异养呼吸对降雨量变化的敏感性存在差异^[48-49]. 高寒草甸地下生物量可达地上生物量的十倍^[50], 植被根系主要利用深层土壤中的水分满足自身生长发育, 由于深层土壤紧实度高, 自养呼吸产生的CO₂不易排出土壤, 并且深层土壤长期潮湿缺氧, 该土层植物根系以无氧发酵为主, 难以进行有氧呼吸^[51-52]. 微生物主要利用表层土壤中的水分, 由于浅层土壤通透性良好, 导致表层

土壤含水量的波动性远大于深层土壤, 也更利于微生物释放CO₂, 进而导致了自养呼吸和异养呼吸速率对土壤呼吸相对贡献的差异.

4 结论

本研究基于青藏高原高寒草甸降雨梯度控制实验平台, 研究发现, 土壤呼吸对降雨改变存在非线性响应, 土壤呼吸随降雨量增加而增加, 并在1/2P处理达到最大值, 其后随着降雨量增加土壤呼吸逐渐降低. 土壤呼吸对降雨改变的这种非线性响应主要由自养呼吸的变化主导. 降雨改变未显著影响土壤异养呼吸, 但异养呼吸对土壤呼吸的相对贡献随降雨量增加而增大, 表明在未来降雨增加的背景下, 土壤中更多的碳易于通过微生物分解而释放. 本研究结果为降雨量变化下土壤呼吸及其组分在季节尺度上的变化规律积累了数据, 同时也为准确模拟和预测未来降雨格局下青藏高原高寒草甸土壤碳动态提供了参数验证和理论依据. 考虑到不同气候区本底降雨量的差异, 本研究揭示的土壤呼吸对降雨量变化的这种非线性响应还需要在更多的草地生态系统中开展试验并进行验证. 此外, 未来研究中还需进一步探讨土壤微生物群落结构与功能、凋落物分解等土壤碳循环关键过程对降雨梯度改变的响应, 以期预测降雨格局变化下土壤碳的动态提供机理解释.

参考文献 [References]

- 1 陶冬雪, 李文瑾, 杨恬, 柯玉广, 徐翀, 赵晋灵, 吴红慧, 庾强. 降水变化和养分添加对呼伦贝尔草原土壤呼吸的影响[J]. 生态学报, 2022, **41** (3): 465-472 [Tao DX, Li WJ, Yang T, Ke YG, Xu C, Zhao JL, Wu HH, Yu Q. Effects of precipitation change and nutrient addition on soil respiration in Hulunber meadow steppe [J]. *Chin J Ecol*, 2022, **41** (3): 465-472]
- 2 杨泽, 嘎玛达尔基, 谭星儒, 游翠海, 王彦兵, 杨俊杰, 韩兴国, 陈世苹. 氮添加量和施肥频率对温带半干旱草原土壤呼吸及组分的影响[J]. 植物生态学报, 2020, **44** (10): 1059-1072 [Yang Z, Gamaderji, Tan XR, You CH, Wang YB, Yang JJ, Han XG, Chen SP. Effects of nitrogen addition amount and frequency on soil respiration and its components in a temperate semiarid grassland [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2020, **44** (10): 1059-1072]
- 3 Harper CW, Blair JM, Fay PA, Knapp AK, Carlisle JD. Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO₂ flux in a grassland ecosystem [J]. *Glob Chang Biol*, 2005, **11** (2): 322-334
- 4 Cox PM, Betts RA, Jones CD, Spall SA, Totterdell IJ. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model [J]. *Nature*, 2000, **408** (6809): 184-187
- 5 Zhu C, Ma YP, Wu HH, Sun T, La Pierre KJ, Sun ZW, Yu Q. Divergent effects of nitrogen addition on soil respiration in a semiarid grassland [J]. *Sci Rep*, 2016, **6** (1): 1-8
- 6 周世兴, 黄从德, 向元彬, 肖永翔, 唐剑东, 韩博涵. 华西雨屏区天然常绿阔叶林土壤呼吸对降雨减少的响应[J]. 应用与环境生物学报, 2016, **22** (3): 499-504 [Zhou SX, Huang CD, Xiang YB, Xiao YX, Tang JD, Han BH. Effects of throughfall exclusion on soil respiration in natural evergreen broad-leaved forest in Rainy Area of Western China/evergreen forest in Rainy Area of Western China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2016, **22** (3): 499-504]
- 7 Wang JS, Tian DS, Knapp AK, Chen HY, Luo YQ, Li ZL, Hou EQ, Huang XZ, Jiang LF, Niu SL. Precipitation manipulation and terrestrial carbon cycling: The roles of treatment magnitude, experimental duration and local climate [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2021, **30** (9): 1909-1921
- 8 李新鸽, 韩广轩, 朱连奇, 孙宝玉, 姜铭, 宋维民, 路峰. 降雨量改变对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸的影响[J]. 生态学报, 2019a, **39** (13): 4806-4820 [Li XG, Han GX, Zhu LQ, Sun BY, Jiang M, Song WM, Lu F. Effects of changes in precipitation on soil respiration in coastal wetlands of the Yellow River Delta [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019a, **39** (13): 4806-4820]
- 9 马澍, 陶宝先, 韩广轩, 王晓杰, 李培广, 初小静. 春季降雨分配变化对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸的影响[J]. 生态学报, 2021, **40** (7): 2094-2103 [Ma S, Tao BX, Han GX, Wang XJ, Li PG, Chu XJ. Effects of spring rainfall distribution on soil respiration in a coastal wetland of the Yellow River Delta [J]. *Chin J Ecol*, 2021, **40** (7): 2094-2103]
- 10 徐敏. 脉冲式降水对典型草地土壤呼吸及碳累积释放的影响研究[D]. 吉林: 东北师范大学, 2020 [Xu M. Effects of pulse precipitation on soil respiration and carbon accumulation in typical grasslands [D]. Jilin: Northeast Normal University, 2020]
- 11 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 阎志丹, 王艳芬, 袁志友. 水热条件对锡林河流域典型草原退化群落土壤呼吸的影响[J]. 植物生态学报, 2003, **27** (2): 202-209 [Chen QS, Li LH, Han XG, Yan ZD, Wang YF, Yuan ZY. Influence of temperature and soil moisture on soil respiration of a degraded steppe community in the Xilin River basin of Inner Mongolia [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2003, **27** (2): 202-209]
- 12 杨青霄, 田大栓, 曾辉, 牛书丽. 降水格局改变背景下土壤呼吸变化的

- 主要影响因素及其调控过程[J]. 植物生态学报, 2017, **41** (12): 1239-1250 [Yang QX, Tian DS, Zeng H, Niu SL. Main factors driving changes in soil respiration under altering precipitation regimes and the controlling processes [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2017, **41** (12): 1239-1250]
- 13 温超, 单玉梅, 晔霁罕, 张璞进, 木兰, 常虹, 任婷婷, 陈世苹, 白永飞, 黄建辉, 孙海莲. 氮和水分添加对内蒙古荒漠草原放牧生态系统土壤呼吸的影响[J]. 植物生态学报, 2020, **44** (1): 80-92 [Wen C, Shan YM, Ye RH, Zhang PJ, Mu L, Ren TT, Chen SP, Bai YF, Huang JH, Sun HL. Effects of nitrogen and water addition on soil respiration in a Nei Mongol desert steppe with different intensities of grazing history [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2020, **44** (1): 80-92]
 - 14 Miao Y, Han HY, Du Y, Zhang Q, Jiang L, Hui D, Wan SQ. Nonlinear responses of soil respiration to precipitation changes in a semiarid temperate steppe [J]. *Sci Rep*, 2017, **7** (1): 1-8
 - 15 Sanchez-Mejia ZM, Papuga SA. Observations of a two-layer soil moisture influence on surface energy dynamics and planetary boundary layer characteristics in a semiarid shrubland [J]. *Water Resour Res*, 2014, **50** (1): 306-317
 - 16 Zhou LY, Zhou XH, Shao JJ, Nie YY, He YH, Jiang LL, Wu ZT, Bai H. Interactive effects of global change factors on soil respiration and its components: a meta-analysis [J]. *Glob Chang Biol*, 2016, **22** (9): 3157-3169
 - 17 Hirota M, Holmgren M, Van Nes EH, Scheffer M. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions [J]. *Science*, 2011, **334** (6053): 232-235
 - 18 Field CB. Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation: special report of the intergovernmental panel on climate change [M]. England: Cambridge University Press, 2012: 582
 - 19 蒙程, 牛书丽, 常文静, 全权, 曾辉. 增温和刈割对高寒草甸土壤呼吸及其组分的影响[J]. 生态学报, 2020, **40** (18): 6405-6415 [Meng C, Niu SL, Chang WJ, Quan Q, Zeng H. Effects of warming and clipping on soil respiration and its components in an alpine meadow [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, **40** (18): 6405-6415]
 - 20 Hanson PJ, Edwards NT, Garten CT, Andrews JA. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations [J]. *Biogeochemistry*, 2000, **48** (1): 115-146
 - 21 Lin ZB, Zhang RD, Tang J, Zhang JY. Effects of high soil water content and temperature on soil respiration [J]. *Soil Sci*, 2011, **176** (3): 150-155
 - 22 张岁岐, 山仑. 根系吸水机理研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2001, **7** (4): 396-402 [Zhang SQ, Shan L. Research progress on water uptake in plant roots [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2001, **7** (4): 396-402]
 - 23 Fierer N, Schimel JP, Holden PA. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles [J]. *Soil Biol Biochem*, 2003, **35** (1): 167-176
 - 24 Li CB, Peng YF, Nie XQ, Yang YH, Yang LC, Li F, Fang K, Xiao YM, Zhou GY. Differential responses of heterotrophic and autotrophic respiration to nitrogen addition and precipitation changes in a Tibetan alpine steppe [J]. *Sci Rep*, 2018, **8** (1): 1-13
 - 25 Liu LL, Wang X, DENG MF, Lajeunesse MJ, Miao GF, Piao SL, Wan SQ, Wu YX, Wang ZH, Yang S, Li P, Deng MF. A cross-biome synthesis of soil respiration and its determinants under simulated precipitation changes [J]. *Glob Chang Biol*, 2016, **22** (4): 1394-1405
 - 26 李英. 三种温带草原类型土壤呼吸异养呼吸及敏感性对夜间增温和降水格局改变的响应[D]. 河南: 河南大学, 2017 [Li Y. Responses of soil and heterotrophic respiration and sensitivity to climate warming and changing precipitation regime in three temperate grasslands [D]. Henan: Henan University, 2017]
 - 27 胡广. 模拟降雨量变化对松嫩草地土壤呼吸季节变化的影响及调控[D]. 吉林: 东北师范大学, 2021 [Hu G. Effects of simulated rainfall change on seasonal variation of soil respiration in Songnen meadow steppe and control mechanism [D]. Jilin: Northeast Normal University, 2021]
 - 28 Lin XW, Wang SP, Hu YG, Luo CY, Zhang ZH, Niu HS, Xie ZB. Experimental warming increases seasonal methane uptake in an alpine meadow on the Tibetan Plateau [J]. *Ecosystems*, 2015, **18** (2): 274-286
 - 29 Yang YH, Fang JY, Tang YH, Ji CJ, Zheng CY, He JS, Zhu B. Storage, patterns and controls of soil organic carbon in the Tibetan grasslands [J]. *Glob Chang Biol*, 2008, **14** (7): 1592-1599
 - 30 曹亚楠, 孙明翔, 陈梦冉, 何永涛, 宋宏利. 2000—2016年藏北高原降水对植被覆盖的影响[J]. 草地学报, 2022, **30** (3): 721-730 [Cao YN, Sun MX, Chen MR, He YT, Song HL. Effects of precipitation on the vegetation coverage in the northern Tibetan Plateau from 2000 to 2016 [J]. *Acta Agrestia Sin*, 2022, **30** (3): 721-730]
 - 31 王晓薇, 牛萌楠, 张丽薇, 白文明, 李国勇, 陈安群. 不同施氮水平对温带典型草原植物地上-地下生物量分配模式的影响[J]. 河南师范大学学报, 2021, **49** (6): 39-46 [Wang XW, Niu MN, Zhang LW, Bai WM, Li YG, Chen AQ. Effects of different nitrogen levels on aboveground-underground biomass allocation of plants in temperate typical steppe [J]. *J Henan Norm Univ*, 2021, **49** (6): 39-46]
 - 32 Gao YZ, Giese M, Lin S, Sattelmacher B, Zhao Y, Brueck H. Belowground net primary productivity and biomass allocation of a grassland in Inner Mongolia is affected by grazing intensity [J]. *Plant Soil*, 2008, **307** (1): 41-50
 - 33 林先贵. 土壤微生物研究原理与方法[M]. 北京: 高等教育出版社, 2010: 73 [Lin XG. Principles and Methods of Soil Microbiology Research [M]. Beijing: China Higher Education Press, 2010: 73]
 - 34 Abbasi AO, Salazar A, Oh Y, Reinsch S, Rosario Uribe MD, Li JHY, Rashid I, Dukes JS. Reviews and syntheses: Soil responses to manipulated precipitation changes—an assessment of meta-analyses [J]. *Biogeosciences*, 2020, **17** (14): 3859-3873
 - 35 王兴, 钟泽坤, 朱玉帆, 王佳懿, 杨改河, 任成杰, 韩新辉. 增温和增雨对黄土丘陵区撂荒地土壤呼吸的影响[J]. 环境科学, 2022, **43** (3): 1657-1667 [Wang X, Zhong ZK, Zhu YF, Wang JY, Yang GH, Ren CJ, Han XH. Effects of warming and increased precipitation on soil respiration of abandoned grassland in the Loess-Hilly Regions [J]. *Environ Sci*, 2022, **43** (3): 1657-1667]
 - 36 窦韦强, 田乐乐, 肖波, 姚小萌, 李胜龙. 黄土高原藓结皮土壤呼吸速率对降雨量变化的响应[J]. 生态学报, 2022, **42** (5): 1703-1715 [Dou WQ, Tian LL, Xiao B, Yao XM, Li SL. Response of respiration rate of moss biocrusts to the manipulation of rainfall amount on the Chinese Loess Plateau [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, **42** (5): 1703-1715]
 - 37 王旭, 闫玉春, 闫瑞瑞, 杨桂霞, 辛晓平. 降雨对草地土壤呼吸季节变异性的影响[J]. 生态学报, 2013, **33** (18): 5631-5635 [Wang X, Yan YC, Yan RR, Yang GX, Xin XP. Effect of rainfall on the seasonal variation of soil respiration in Hulunber Meadow Steppe [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33** (18): 5631-5635]
 - 38 魏春雪, 杨璐, 汪金松, 杨家明, 史嘉炜, 田大栓, 周青平, 牛书丽. 实验增温对陆地生态系统根系生物量的影响[J]. 植物生态学报, 2021, **45** (11): 1203-1212 [Wei CX, Yang L, Wang JS, Yang JM, Shi JW,

- Tian DS, Zhou QP, Niu SL. Effects of experimental warming on root biomass in terrestrial ecosystems. *Chin J Plant Ecol* [J], 2021, **45** (11): 1203-1212]
- 39 丁杰萍, 罗永清, 周欣, 岳祥飞, 连杰. 植物根系呼吸研究方法及其影响因素研究进展[J]. 草业学报, 2015, **24** (5): 206-216. Ding JP, Luo Y Q, Zhou X, Yue XF, Lian J. Review of methodology and factors influencing plant root respiration[J]. *Acta Prata Sin*, 2015, **24** (5): 206-216.
- 40 余杭, 高若允, 杨文嘉, 杨柳生, 李松阳, 林勇明, 王道杰, 李键. 干热河谷优势草本植物叶片、根系及土壤碳氮磷含量及关系[J]. 应用与环境生物学报, 2001, **7** (4): 396-402 [Hang H, Gao RY, Yang WJ, Yang LS, Li SY, Lin YM, Wang DJ, Li J. Research progress on water uptake in plant roots [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2001, **7** (4): 396-402]
- 41 单立山, 李毅, 段桂芳, 张正中, 张荣, 种培芳. 模拟降雨变化对两种荒漠植物幼苗生长及生物量分配的影响[J]. 干旱区地理, 2016, **39** (6): 1267-1274 [Shan LS, Li Y, Duan GF, Zhang ZZ, Zhang R, Zhong PF. Effects of simulated precipitation on seedling growth and biomass allocation in two tree species in the arid lands of northwest China [J]. *Arid Land Geogr*, 2016, **39** (6): 1267-1274]
- 42 张腊梅, 刘新平, 赵学勇, 张铜会, 岳祥飞, 云建英. 科尔沁固定沙地植被特征对降雨变化的响应[J]. 生态学报, 2014, **34** (10): 2737-2745 [Zhang LM, Liu X, Zhao XY, Zhang TH, Yue XF, Yun JY. Response of sandy vegetation characteristics to precipitation change in Horqin Sandy Land [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34** (10): 2737-2745]
- 43 唐国, 胡雷, 宋小艳, 李香真, 王长庭. 高寒草甸植物群落不同根序根系特征对降雨量变化的响应[J]. 生态学报, 2022, **42** (15): 1-15 [Tang G, Hu L, Song XY, Li ZX, Wang CT. Response of plant roots in different diameter classes to changing precipitation in an alpine meadow [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, **42** (15): 1-15]
- 44 张艳如, 陈秋文, 孙美美, 时伟宇, 杜盛. 黄土丘陵区4种植被类型土壤呼吸季节及年际变化[J]. 应用与环境生物学报, 2018, **24** (4): 729-734 [Zhang YR, Chen QW, Sun MM, Shi WY, Du S. Seasonal and interannual variation of soil respiration in four vegetation types in the loess hilly region [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2018, **24** (4): 729-734]
- 45 管超, 张鹏, 李新荣. 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[J]. 植物生态学报, 2017, **41** (3): 301-310 [Guan C, Zhang P, Li XR. Response of soil respiration with biocrust cover to water and temperature in the southeastern edge of Tengger Desert, Northwest China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2017, **41** (3): 301-310]
- 46 韩尚君, 韩海荣, 程小琴, 董玲玲, 蔡锰柯, 商添雄. 改变凋落物输入对不同林龄油松林土壤呼吸的影响[J]. 生态学杂志, 2020, **39** (11): 3576-3587 [Han SJ, Han HR, Cheng XQ, Dong LL, Cai MK, Shang TX. Effects of alterations in litter inputs on soil respiration of *Pinus tabulaeformis* forests at different ages [J]. *Chin J Ecol*, 2020, **39** (11): 3576-3587]
- 47 董茹月, 彭琴, 贺云龙, 孙小银, 齐玉春, 董云社, 李兆林, 国语. 冻融期温带草地土壤呼吸和土壤异养呼吸的日变化特征及对水氮添加的响应[J]. 土壤通报, 2021, **52** (5): 1129-1139 [Sun XY, Dong RY, He YL, Sun XY, Qi YC, Dong YS, Li ZL, Guo Y. Diurnal Variation characteristics of soil respiration and heterotrophic respiration in freeze-thaw period of temperate grassland and its response to water and nitrogen addition [J]. *Chin J Soil Sci*, 2021, **52** (5): 1129-1139]
- 48 Zhang FY, Quan Q, Ma FF, Tian DS, Zhou QP, Niu SL. Differential responses of ecosystem carbon flux components to experimental precipitation gradient in an alpine meadow [J]. *Funct Ecol*, 2019, **33** (5): 889-900
- 49 Sun SQ, Lei HQ, SX. Chang. Drought differentially affects autotrophic and heterotrophic soil respiration rates and their temperature sensitivity [J]. *Biol Fertil Soils*, 2019, **55** (3): 275-283
- 50 Yang YH, Fang JY, Ji CJ, Han WX. Above-and belowground biomass allocation in Tibetan grasslands [J]. *J Veg Sci*, 2009, **20** (1): 177-184
- 51 李新鸽, 韩广轩, 朱连奇, 陈超男. 降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的影响: 进展与展望[J]. 生态学杂志, 2019b, **38** (2): 567-575 [Li XG, Han GX, Zhu LQ, Chen CN. Effects of drying-wetting cycle caused by rainfall on soil respiration: Progress and prospect [J]. *Chin J Ecol*, 2019b, **38** (2): 567-575]
- 52 江长胜, 郝庆菊, 宋长春, 胡必琴. 垦殖对沼泽湿地土壤呼吸速率的影响[J]. 生态学报, 2010, **30** (17): 4539-4548 [Jiang CS, Hao QJ, Song CC, Hu BQ. Effects of marsh reclamation on soil respiration in the Sanjiang Plain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (17): 4539-4548]