

作为地下过程的土壤呼吸:我们理解了多久?

方精云 王 妮

(北京大学环境学院生态学系,北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室,北京 100871)

SOIL RESPIRATION AS A KEY BELOWGROUND PROCESS: ISSUES AND PERSPECTIVES

FANG Jing-Yun and WANG Wei

Department of Ecology, College of Environmental Sciences, Key Laboratory for Earth Surface Processes of Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

地下生态过程显著地影响着陆地生态系统的碳循环。植物光合作用固定的碳有 35%~80% 分配到地下 (Ryan *et al.*, 2004), 10% 以枯枝落叶的形式进入土壤 (Raich & Nadelhoffer, 1989), 储存在枯枝落叶和土壤中的碳占生态系统碳储量的 30%~90% (Dixon, 1994)。因此, 地下碳储量的变化对陆地生态系统的碳储存和碳释放起着关键作用。

大气中的 CO₂ 通过单一途径——光合作用进入陆地生态系统, 这些进入生态系统中的 CO₂ 则通过多个过程返回到大气 (图 1)。生态系统呼吸是 CO₂ 从生态系统释放到大气中的主要途径 (Schimel *et al.*, 2001), 它包括植物器官的呼吸 (自养呼吸) 以及土壤微生物和动物的呼吸 (异养呼吸)。

土壤呼吸是指未经扰动的土壤中产生 CO₂ 的所有代谢作用, 主要包括根系呼吸 (自养呼吸的一部分) 以及土壤微生物和土壤动物的异养呼吸。它可以占生态系统呼吸的 60%~90% (Schimel *et al.*, 2001)。

土壤呼吸的测定最早可以追溯到 19 世纪末 (Saussure, 1804), 但 200 多年来的研究主要针对于耕作土壤; 自然土壤的呼吸测定则是近半个世纪的事, 尤其是自 20 世纪 60 年代开始的国际生物学计划 (IBP) 以来。

土壤中的 CO₂ 浓度一般高于大气 CO₂ 浓度的几倍到数十倍, 甚至上百倍, 因此, 土壤和大气之间存在一个巨大的浓度梯度, CO₂ 可以快速地从土壤向大气扩散。尽管 CO₂ 的产生是一个复杂的生物学、化学和物理学的过程, 但它扩散到大气过程则是一个单纯的物理学作用。虽然最近几十年人们对土

壤呼吸开展了大量的研究, 但对它的认识还十分局限, 一些关键的过程和机制还有待阐明。

首先, 我们测得的土壤呼吸到底是什么? 这是一个基本的、但被忽视的问题, 也是理解土壤呼吸过程的基础。我们知道, 土壤是个多孔隙的复杂系统, 根系和土壤微生物呼吸所释放的 CO₂ 多聚集在这些孔隙中, 然后遵循物理学的扩散原理逐渐释放到大气中。由于多种因素的影响, 它们不能, 也不容易马上扩散到大气中, 从而导致孔隙中的 CO₂ 浓度极高, 可以达到数千个 ppm。这些 CO₂ 扩散到大气中受土壤孔隙的大小和多少、土壤温度和含水量、风速以及土气之间的 CO₂ 浓度梯度等因素的影响。显而易见, 我们测得的 CO₂ 通量并非真正的、实时的土壤呼吸, 而是蓄集在土壤孔隙中的 CO₂ 释放出来的结果。如果确实如此, 那通过测定土壤呼吸来理解土壤生物过程的做法是有问题的。

如果我们把测得的 CO₂ 由土壤向大气释放的速率称作表观土壤呼吸速率 (Apparent soil respiration rate), 那么土壤生物呼吸分解所产生的 CO₂ 的速率则可称为真土壤呼吸速率 (Real soil respiration rate), 也就是说, 表观土壤呼吸滞后于真土壤呼吸。这或许可以部分地解释为什么在寒冷的冬季土壤, 甚至在冰面也有 CO₂ 释放的原因 (Fang *et al.*, 1999): 它们可能是以前蓄集在土壤孔隙中的 CO₂ 部分地扩散到大气中的结果。但这只是猜测, 需要通过进一步的观测来确认。

简言之, 通过测定土壤表面的 CO₂ 通量 (即表观土壤呼吸) 来计量土壤呼吸的做法是不够准确的。如何解决这一问题? Raich 和 Schlesinger (1992) 认

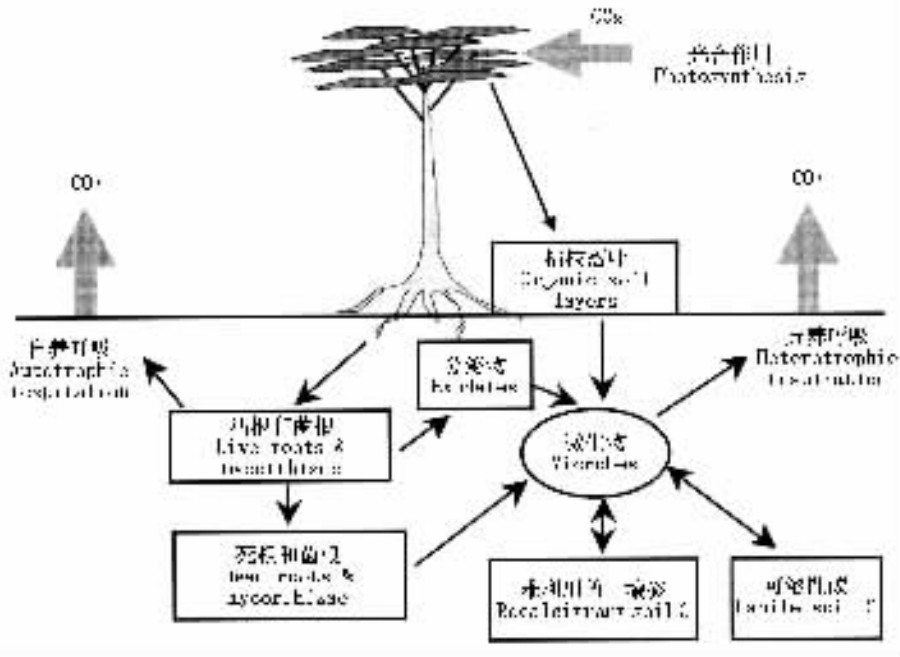


图1 土壤呼吸组成的概念模型(修改于 Ryan & Law, 2005)

Fig.1 Conceptual model of the components of CO_2 efflux from soil (Modified from Ryan & Law, 2005)

为,如果没有淋溶或沉积等产生无机碳的损失的话,表观土壤呼吸在1年的周期内可近似地等于真土壤呼吸。但很显然,在较短的时间尺度内,两者并不等同。可遗憾的是,目前的大多数研究都少于1年周期。如何确定真土壤呼吸对于理解地下生态过程至关重要,但是一个很大的挑战。

第二,根呼吸与微生物呼吸的区分问题。这是长期以来土壤呼吸研究的一个重点和难点。在主要由 CO_2 驱动的全球温暖化的今天,这个问题显得更为重要。在土壤呼吸的组分当中,仅有土壤微生物呼吸对大气 CO_2 浓度的变化有贡献,而根的贡献和因根系而引起的土壤有机质周转的变化极大地限制了使用土壤总呼吸来确定土壤的碳源/碳汇功能的可信度。如何准确区分土壤呼吸的不同组分为地下生态学乃至碳循环研究中的难题之一。

这个问题的进一步延伸是,在土壤呼吸组分中,大约50%来源于活根和菌根的呼吸(Högberg *et al.*, 2001),剩下的大部分来源于新近形成的有机质的分解,仅有10%左右来源于更老的、更难利用的有机碳分解(Giardina *et al.*, 2004)。根分泌物以及死亡的根组织可占植物生产量的40%(Nguyen, 2003)。这部分碳的分解应属于微生物的异养呼吸,但目前的研究均被处理为根呼吸的组成部分。

第三,控制土壤呼吸的外界因子问题。土壤呼吸涉及复杂的生物过程,因此,目前所使用的土壤呼

吸与主要气候因子之间的经验模型很难揭示土壤呼吸与控制其时空变化之间的内在规律。例如,人们通常采用土壤呼吸与温度之间的关系来推算 CO_2 年释放量。然而,其它的环境因子(如矿物、粘土含量、聚合度、营养的获取性、枯枝落叶的数量和质量以及土壤含水量等)常常与温度同步变化,因此,可能混淆或掩盖了土壤温度的作用(Davidson & Janssens, 2006)。

第四,冬季土壤呼吸的问题。早期认为,冬季土壤呼吸速率很小,因此在分析地气 CO_2 交换过程中可以忽略不计。但最近的研究发现,冬季土壤呼吸占全年土壤呼吸的很大比例,即使在高纬度和高寒地区也不能忽略(Monson *et al.*, 2006)。如何准确测定有雪覆盖下的冬季土壤呼吸速率?冬季土壤呼吸对年碳收支究竟有多大的贡献?什么因素调节着低温条件下的呼吸速率?这些都是悬而未决的难题,又与表观与真土壤呼吸的问题交织在一起,因而具有很大的研究难度。

土壤呼吸研究的难点和重点不仅限于这些,还有一些问题也极为重要,譬如土壤呼吸的温度敏感性。它常常被简化为用温度系数(Q_{10} 值)来表征。最近的研究表明,即使在同一地点, Q_{10} 值也是随着温度、生长阶段、物候等多种环境因子的不同而变化(Davidson & Janssens 2006)。可是,我们在模拟和预测生态系统与气候系统的相互作用时,常常使用一

个不变的 Q_{10} 值。这必然使得模拟和预测的精度降低。

总而言之,作为关键的地下过程,土壤呼吸的许多方面对人类来说都还是未知的。生态学的一半在地下,而这个一半又多与土壤呼吸及其相关的过程相联系。

为了更好地理解土壤呼吸及其相关的过程,本期发表土壤呼吸的专辑,试图从不同侧面理解土壤呼吸及其与此相关的一些生态过程。韩广轩和周广胜等(本期 363~371 页)强调了生物因子(如净初级生产力和生物量)对土壤呼吸季节变化的作用。王娓和方精云等(本期 394~402 页)指出了冬季土壤呼吸的重要性,并对目前所采用的测定手段、呼吸速率的大小及其影响机制等进行了综述。温学发等(本期 380~385 页)讨论了近地表层 CO_2 扩散梯度对土壤呼吸测定的影响。王旭和周广胜等的结果表明原始阔叶红松林转变为山杨白桦混交林(本期 348~354 页)以及红松林皆伐后(本期 355~362 页)均显著地增加了土壤 CO_2 释放量。贾淑霞和王政权等(本期 372~379 页)认为施肥可导致落叶松和水曲柳土壤的呼吸速率下降。树干呼吸是森林生态系统碳平衡的重要组成部分,马玉娥(本期 403~412 页)评述了树干呼吸及影响因素。根呼吸与微生物呼吸对 CO_2 浓度升高的响应机理及敏感程度不同。周玉梅和韩士杰等(本期 386~393 页)综述了 CO_2 浓度升高对森林土壤微生物呼吸与根际呼吸的影响。尽管这些文章无法反映土壤呼吸研究中所有的热点及难点问题,但可以从某些侧面揭示出土壤呼吸在大气 CO_2 交换过程中的作用和机制。

未来大气 CO_2 浓度的变化在很大程度上取决于陆地生态系统对环境变化的反馈。提高我们对 CO_2 从生态系统返回到大气的过程的理解对于国家层面和国际社会采取稳定大气 CO_2 浓度的行动是至关重要的(Trumbore 2006)。表现与真土壤呼吸的测定、不同组分土壤呼吸的区分、冬季土壤呼吸的观测和控制土壤呼吸时空变化因素的确定等都是未来研究的重点。要解决这些问题,目前的技术手段是难以满足的。同位素示踪技术和传感器技术的进步可能给土壤呼吸的研究带来新的曙光。土壤呼吸研究的进步归根到底将依赖于新技术和新方法的发明

和应用。

参 考 文 献

- Davidson EA, Janssens IA (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440, 165–173.
- Dixon RK (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 265, 171–171.
- Giardina CP, Binkley D, Ryan MG, Fownes JH, Senock RS (2004). Belowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization. *Oecologia*, 139, 545–550.
- Fang JY, Tang YH, Koizumi H, Bekku Y (1999). Evidence of winter time CO_2 emission from snow-covered grounds in high latitudes. *Science in China (Series D)*, 42, 378–382.
- Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor AFS, Ekblad A, Höglberg MN, Nyberg G, Ottosson-Lofvenius M, Read DJ (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411, 789–792.
- Monson RK, Lipson DL, Burns SP (2006). Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition. *Nature*, 439, 711–714.
- Nguyen C (2003). Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie*, 23, 375–396.
- Raich JW, Nadelhoffer KJ (1989). Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 70, 1346–1354.
- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81–99.
- Ryan MG, Law BE (2005). Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, 73, 3–27.
- Ryan MG, Binkley D, Fownes JH, Giardina CP, Senock RS (2004). An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monograph*, 74, 393–414.
- Saussure TDE (1804). *Recherches Chimiques sur la Vegetation*. Gauthier-Villars, Paris.
- Schimel DS, House JI, Hibbard KA, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Braswell BH, Apps MJ, Baker D, Bondeau A, Canadell J, Churkina G, Cramer W, Denning AS, Field CB, Friedlingstein P, Goodale C, Heimann M, Houghton RA, Melillo JM, Moore B, Murdiyarso D, Noble I, Pacala SW, Raupach MR, Rayner PJ, Scholes RJ, Steffen WL, Wirth C (2001). Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 414, 169–172.
- Trumbore S (2006). Carbon respired by terrestrial ecosystems: recent progress and challenges. *Global Change Biology*, 12, 141–153.