



毛乌素沙地黑沙蒿群落多尺度呼吸的季节动态和影响因素

王天娇 刘鹏 翟树琛 李鑫豪 高圣杰 贾昕 查天山

Seasonal dynamics and influencing factors of multi-scale respiration in *Artemisia ordosica* community in Mu Us Sandy Land of northern China

Wang Tianjiao, Liu Peng, Zhai Shuchen, Li Xinhao, Gao Shengjie, Jia Xin, Zha Tianshan

引用本文:

王天娇, 刘鹏, 翟树琛, 李鑫豪, 高圣杰, 贾昕, 查天山. 毛乌素沙地黑沙蒿群落多尺度呼吸的季节动态和影响因素[J]. *北京林业大学学报*, 2024, 46(9):68–76. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230339

Wang Tianjiao, Liu Peng, Zhai Shuchen, Li Xinhao, Gao Shengjie, Jia Xin, Zha Tianshan. Seasonal dynamics and influencing factors of multi-scale respiration in *Artemisia ordosica* community in Mu Us Sandy Land of northern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2024, 46(9):68–76. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230339

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230339>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

毛乌素沙地油蒿光合电子传递速率生长季动态及其对环境因子的响应

Temporal dynamics in photosynthetic electron transfer rate of *Artemisia ordosica* in growing season and its response to environmental factors in Mu Us Sandy Land of northwestern China

北京林业大学学报, 2021, 43(2): 54–62. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200154>

毛乌素沙地生物土壤结皮对油蒿群落土壤酶活性的影响

Effects of biological soil crusts on soil enzyme activities of *Artemisia ordosica* community in the Mu Us Desert of northwestern China

北京林业大学学报, 2020, 42(11): 82–90. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190082>

宁夏盐池油蒿叶片水分利用效率的生长季动态变化及对环境因子的响应

Dynamics of water use efficiency of *Artemisia ordosica* leaf in growing season in response to environmental factors in Yanchi, Ningxia of northwestern China

北京林业大学学报, 2020, 42(7): 98–105. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190206>

地震灾区2种气候生态治理区恢复初期土壤呼吸动态及其影响因素

Dynamics of soil respiration and its influencing factors at the early stage of ecological restoration of two kinds of climate in earthquake-affected area

北京林业大学学报, 2019, 41(3): 93–104. <https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180192>

太行山南麓刺槐人工林土壤呼吸与土壤温度间的滞后关系

Time lag between soil respiration and soil temperature in a *Robinia pseudoacacia* plantation in the south of the Taihang Mountains

北京林业大学学报, 2019, 41(4): 78–87. <https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180398>

油蒿灌木荒漠光能利用效率季节动态研究

Seasonal dynamics of light-use efficiency in *Artemisia ordosica* shrubby desert

北京林业大学学报, 2019, 41(9): 99–107. <https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180217>

DOI:10.12171/j.1000-1522.20230339

毛乌素沙地黑沙蒿群落多尺度呼吸的季节动态和影响因素

王天娇¹ 刘 鹏^{1,2} 翟树琛¹ 李鑫豪¹ 高圣杰¹ 贾 昕^{1,2} 查天山^{1,2}

(1. 北京林业大学水土保持学院, 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站, 北京 100083;

2. 北京林业大学水土保持国家林业局重点实验室, 北京 100083)

摘要:【目的】比较不同观测尺度呼吸对环境因素的响应, 特别是对温度和水分的响应, 理解多尺度呼吸作用的影响机制, 以期提升跨观测尺度呼吸模型模拟精度。【方法】在宁夏盐池选取典型黑沙蒿群落, 于 2022 年 5—10 月, 在固定样地原位连续监测黑沙蒿叶片、土壤与生态系统呼吸速率(即 R_l 、 R_s 与 R_e), 拟合呼吸与温度、水分之间的关系, 了解多尺度呼吸的季节动态特征及其环境影响因素。【结果】(1)观测期内, R_l 主要受温度调控(R^2 为 63.5%), 温度敏感性(Q_{10})为 1.48, R_l 日均值最大为 $5.96 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 出现在 7 月; R_s 和 R_e 季节变化均受水分调控(R^2 分别为 44.4% 和 50.9%), Q_{10} 分别为 1.23 和 1.08, R_s 和 R_e 最大日均值均出现在 8 月, 分别为 $2.94 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $4.07 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。(2)温度-水分双变量经验模型对 R_l 、 R_s 和 R_e 的解释能力相较于单变量模型提升程度有限, 平均 R^2 分别增加了 0.09、0.05 和 0.02。(3)水分条件是不同观测尺度呼吸温度敏感性是否趋于一致的关键因素。当土壤水分条件较差时(相对土壤含水量 $W_{\text{RE}} < 0.4$ 时), R_l 、 R_s 和 R_e 对温度的响应有显著差异, Q_{10} 分别为 1.34、0.63 和 0.84; 当土壤水分条件较好时($W_{\text{RE}} \geq 0.4$), R_l 、 R_s 和 R_e 对温度的响应趋于一致, Q_{10} 约 1.8。【结论】不同观测尺度呼吸季节变化的调控因素存在差异, 而双变量模型对提升不同观测尺度呼吸模拟的精确性作用有限, 充分考虑不同观测尺度以及同尺度水分条件的差异是未来准确模拟干旱或半干旱地区呼吸作用的关键。

关键词: 黑沙蒿; 生态系统; 叶片呼吸; 毛乌素沙地; 温度敏感性; 土壤呼吸

中图分类号: S717.19³ **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2024)09-0068-09

引文格式: 王天娇, 刘鹏, 翟树琛, 等. 毛乌素沙地黑沙蒿群落多尺度呼吸的季节动态和影响因素 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(9): 68-76. Wang Tianjiao, Liu Peng, Zhai Shuchen, et al. Seasonal dynamics and influencing factors of multi-scale respiration in *Artemisia ordosica* community in Mu Us Sandy Land of northern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(9): 68-76.

Seasonal dynamics and influencing factors of multi-scale respiration in *Artemisia ordosica* community in Mu Us Sandy Land of northern China

Wang Tianjiao¹ Liu Peng^{1,2} Zhai Shuchen¹ Li Xinhao¹ Gao Shengjie¹
Jia Xin^{1,2} Zha Tianshan^{1,2}

(1. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, National Positioning Observation and Research Station of Ecosystem in Mu Us Sandy Land, Beijing 100083, China;

2. Key Laboratory of Soil and Water Conservation, National Forestry Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] By comparing the responses of respiration at different observation scales to environmental factors, especially the similarities and differences in temperature and water responses, we

收稿日期: 2023-11-27 修回日期: 2024-06-10

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项(2021ZY49), 国家自然科学基金项目(32101588)。

第一作者: 王天娇。主要研究方向: 荒漠生态系统碳水循环及其气候敏感性分析。Email: 14747419767@163.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学水土保持学院。

责任作者: 刘鹏, 博士, 副教授。主要研究方向: 生态系统碳水循环及其气候敏感性分析。Email: pengliu0312@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

aimed to understand the impact mechanism of multi-scale respiration and improve the simulation of cross observation scale respiration models. [Method] This study selected a typical *Artemisia ordosica* community in Yanchi, Ningxia of northwestern China as a research site, and conducted continuous observation of *Artemisia ordosica* leaf, soil, and ecosystem respiration (i.e., R_l , R_s and R_e) characteristics from May to October, 2022 using fixed plot measurement and in situ continuous monitoring. By fitting nonlinear and linear equations to the relationship between respiration and temperature and moisture content, we can better understand the seasonal dynamic characteristics of multi-scale respiration and its environmental influencing factors. [Result] (1) The study found that during the observation period, the maximum value of R_l was $5.96 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, which occurred in July and was primarily regulated by temperature ($R^2 = 63.5\%$) with a temperature sensitivity (Q_{10}) of 1.48. The maximum values of both R_s and R_e occurred in August, at $2.94 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ and $4.07 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, respectively, and their seasonal changes were regulated by moisture (R^2 of 44.4% and 50.9%, respectively), with Q_{10} values of 1.23 and 1.08. (2) The explanatory power of temperature moisture bivariate empirical model for R_l , R_s and R_e was limited compared with the univariate model, with an average R^2 increase of 0.09, 0.05, and 0.02, respectively. (3) Water availability was the key factor influencing whether the temperature sensitivity of different observation scale respiration tends to be consistent. When soil moisture conditions were poor (relative extractable soil water, $W_{\text{RE}} < 0.4$), there were significant differences in the response of R_l , R_s and R_e to temperature, with Q_{10} values of 1.34, 0.63 and 0.84, respectively; when the soil moisture conditions were sufficient ($W_{\text{RE}} \geq 0.4$), the response of R_l , R_s and R_e to temperature tended to be consistent, with Q_{10} values ≈ 1.8 . [Conclusion] Our study emphasizes the differences in the regulatory factors of seasonal changes in respiration at different observation scales, while the bivariate model has a limited role in improving the accuracy of respiration simulation at different observation scales. Fully considering the differences in observation scale and water conditions is the key to accurately simulating respiration in arid or semiarid areas in the future.

Key words: *Artemisia ordosica*; ecosystems; leaf respiration; Mu Us Sandy Land; temperature sensitivity; soil respiration

呼吸作用是大气与生态系统碳循环的重要组成部分,在调节陆地碳循环中起着重要作用^[1]。呼吸作用按观测尺度可分为生态系统呼吸、土壤呼吸和叶片呼吸^[2]。一般认为影响土壤呼吸与生态系统呼吸季节动态变化的主要因素趋于一致^[3-4],两者皆主要受温度、水分、土壤理化性质和光合作用的影响^[5-6]。这些因素的综合作用,共同影响生态系统碳循环和能量流动^[7],进而影响整个生态系统的稳定性和功能^[8]。叶片呼吸主要受温度、水分、植物生理状态和光合作用等的影响^[9]。当前研究主要通过在不同观测尺度上模拟呼吸作用过程来研究其机制^[10-11],而将整个生态系统作为一个整体来探究不同观测尺度下呼吸作用的影响因素的研究相对较少,这种情况限制了模型模拟的准确性和优化潜力。

当前呼吸的模型模拟主要基于呼吸的温度响应方程,其关键输入参数为温度敏感性(Q_{10})。 Q_{10} 是定量反映呼吸速率对温度响应程度的一项指标。虽然大量野外试验研究表明不同观测尺度呼吸对温度的响应存在差异^[12-13],这种差异会受到水分、土壤理化性质、土壤微生物群落、植被类型等诸多因素的

影响^[14],但在生态系统模型中, Q_{10} 通常被视为常数^[15-16]。近年有研究发现,呼吸作用的温度敏感性在不同生态系统之间趋于收敛^[6,10],然而同一生态系统不同观测尺度之间呼吸的温度敏感性如何变化仍少有讨论。因此,比较研究不同观测尺度呼吸对温度的响应是否一致,不同观测尺度呼吸受何种因素影响对提升呼吸模拟精度至关重要。

毛乌素沙地属于典型的干旱半干旱地区,该地区年降水量少,蒸发量大,土壤水分处于长期匮乏的状态,恶劣的生态环境极大限制了该地区植被正常的生长发育。黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)属于菊科(Compositae)蒿属,对于旱具有较强的适应能力^[17],在中国的中西部地区均有广泛分布^[18]。尽管以往的研究证实水分在影响呼吸作用对温度的响应方面起着重要作用^[17-18],但对于不同观测尺度呼吸与温度、水分关系的综合比较研究仍未涉及。本研究以黑沙蒿为研究对象,结合固定样地测定和原位连续监测等手段,系统地黑沙蒿叶片、土壤和所处干旱区生态系统3个观测尺度呼吸作用的季节动态特征及其对环境因素响应进行分析。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

本研究在宁夏回族自治区盐池县生态系统定位观测研究站(37°40'~37°44'N, 107°12'~107°16'E, 海拔 1 550 m)进行。该地区属于典型的中温带大陆性气候。多年年均降水量约 260 mm, 主要集中在 7—9 月, 降水年际变化大, 保证率低。蒸发强烈, 蒸发量大约是降水量的 6~7 倍, 夏季最高, 冬季最低, 春季高于秋季。年均气温约 7.7 °C。无霜期 128 d。冬春风沙天气较多。日照时间长, 温差大。研究区内以干旱区沙生植物为主, 优势物种为黑沙蒿, 样地内黑沙蒿高度约 50 cm, 平均冠幅约 80 cm × 60 cm, 植被盖度约 43%。其他物种有花棒(*Hedysarum scoparium*)、羊柴(*Hedysarum mongolicum*)和沙柳(*Salix psammophila*)等。

1.2 研究方法

在宁夏盐池生态系统国家定位观测研究站涡度相关观测通量源区内(即观测塔为中心 50 m 以内), 随机设置 3 个 10 m × 10 m 样方作为固定样地。以通量源区内长势良好的黑沙蒿群落为研究对象, 采用固定样地定期监测法对 2022 年生长季黑沙蒿叶片呼吸与土壤呼吸速率进行同步测定, 利用涡度相关观测系统对生态系统呼吸速率进行连续监测。

1.2.1 叶片呼吸速率监测

于 2022 年 5—10 月每日上午 09:00—12:00 之间, 在黑沙蒿固定样地内选取 3 株立地条件基本相同、无病虫害的健康植株作为试验植株, 每株分别选取 1 片 1~2 年生小枝上的成熟叶片, 分别对每个叶片进行活体测定(即不将叶片摘离植株)。测量前, 使用暗适应夹片对选定叶片进行 30 min 暗适应, 使用便携式光合仪(Li-6400XT, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)红蓝光源叶室测定黑沙蒿叶片的呼吸速率。采用开放式气路, 流速设定为 500 $\mu\text{mol/s}$, 将黑沙蒿叶片展开平铺充满整个红蓝光源叶室, 待呼吸速率稳定后打点计数, 每个叶片计 5~10 个值。测量时用遮光纸遮盖住分析器避免透光。测定叶片呼吸速率的同时也使用便携式光合仪测得叶面温度(T_l)。

测定完成后摘下被测叶片保存至密封袋内, 当日测定全部结束后带回室内, 将叶子展开平铺在叶面积测算纸上进行垂直拍照, 用 Image J 对照片进行处理, 计算出实际叶面积^[19], 再将计算结果代入测得的气体交换参数中进行校正。

1.2.2 土壤呼吸监测

使用自动化土壤呼吸系统(配备 Li-8150 多路复

用器和 Li-104 气室的 Li-8100A, Li-COR, Inc., Lincoln, NE, USA)连续原位监测土壤呼吸速率。在样地内随机设置 6 个 PVC 环(直径 23 cm, 高度 10 cm), 打入土壤 7 cm, 环内无植物, 为纯裸地, 测得土壤呼吸, 不区分自养呼吸和异养呼吸。每个环上设置一个不透明的气室(Li-104, Li-Cor, Lincoln, NE, USA), 每小时完成一次测量。PVC 环内生长植物每两周手动清除。

1.2.3 生态系统呼吸监测

采用涡度相关观测系统, 包括超声风速仪(CSAT-3, Campbell Scientific, USA)和开路红外气体分析仪(Li-7500, Li-Cor Inc., USA)原位监测生态系统水汽交换过程。利用空气温湿度传感器(HMP45C, Vaisala, Helsinki, FI)对空气温度进行连续监测, 利用土壤水分探头(5TE, Decagon Devices, USA)对 10 cm 深处土壤含水量进行监测, 使用翻斗式雨量计(TE525WS, Campbell Scientific, USA)监测降水量(PPT), 土壤温度由安装在通量观测塔周围的土壤温度传感器(Campbell-109, Campbell Scientific Ltd, USA)测量。除降水量所有气象数据通过数据采集器(CR3000, Campbell Scientific Inc., USA)记录, 降水量通过数据采集器(CR200X, Campbell Scientific Inc., USA)记录, 并每 30 min 计算平均值进行存储, 每周定期采集数据。

1.3 数据处理

仪器故障、电力不足和数据质量控制导致通量数据序列出现一些数据缺失, 利用全球通量网提供的基于边际平均采样法的在线工具 ReddyProc(<http://www.bgCena.mpg.de/~MDI/work/eddyproc/>)对缺失碳通量数据进行插补^[20-21]。本研究中使用夜间净生态系统碳交换量(net ecosystem carbon exchange, NEE)表征生态系统呼吸, 并利用夜间 NEE 与温度的关系, 外推得到白天的生态系统呼吸, 结合白天的 NEE, 最终计算出生态系统总初级生产力(gross primary productivity, GPP)。

极限检验法筛选土壤呼吸数据。将 CO_2 排放范围超出 $-1 \sim 15 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围的值作为异常值从数据集中删除。计算 6 个气室的每小时均值, 用逐时均值计算日均值。用日均值检验土壤呼吸速率对土壤温度和 10 cm 土壤含水量的响应。在评估土壤呼吸速率对土壤温度的响应时, 排除了降水期间的测量, 以最大限度地减少雨脉冲的影响。

1.4 数据分析

分别计算生态系统呼吸速率(R_e)、夜间空气温度(T_{a_night})、土壤呼吸速率(R_s)、土壤温度(T_s)、10 cm 土壤含水量(W_{10})、叶片呼吸速率(R_l)、叶面温

度(T_1)的日均值和饱和水汽压(vapor pressure deficit, VPD),采用指数模型^[22]模拟呼吸—温度关系。

$$R = \alpha e^{\beta T} \quad (1)$$

式中: α 和 β 为回归方程系数; R 为呼吸速率 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), T 为温度 ($^{\circ}\text{C}$)。

温度敏感性(Q_{10})采用以下公式计算。

$$Q_{10} = e^{10\beta} \quad (2)$$

相对土壤含水量(relative extractable soil water, W_{RE})反映土壤水分条件是否为胁迫, 计算式为^[23]

$$W_{\text{RE}} = \frac{W_{10} - W_{10\text{min}}}{W_{10\text{max}} - W_{10\text{min}}} \quad (3)$$

式中: $W_{10\text{max}}$ 和 $W_{10\text{min}}$ 分别是观察期间 10 cm 土层

饱和含水量(最大土壤含水量)和 10 cm 土层最小含水量, W_{10} 为观察期间 10 cm 土层含水量的均值。 W_{RE} 在 0 和 1 之间变化。当 W_{RE} 低于 0.4 时, 土壤受干旱胁迫^[24]。

采用回归分析方法评价呼吸、温度与水分之间的关系。用呼吸—温度 3 种常用的模型分析 R 对 T 的响应, 用呼吸—水分 4 种常用的模型分析 R 对 W_{10} 的响应, 以 T 和 W_{10} 为自变量, 建立 3 种不同的双变量模型来表示两个变量的联合效应(表 1、表 2 和表 3)。使用 Akaike 信息准则(AIC)来评价模型的优劣^[25]。

统计分析使用 Matlab R2014a(the Mathworks Inc., USA)和 R 4.2.3(R Development Core Team,

表 1 叶片呼吸单变量和双变量模型

Tab. 1 Univariate and bivariate models of leaf respiration

模型 Model	叶片呼吸模型 Leaf respiration model	a	b	c	d	AIC	R^2	RMSE
Q_{10}	$R_1 = ab^{(T_1-10)/10}$	1.86	1.39			-155.51	0.54	0.60
Quadratic	$R_1 = aT_1^2 + bT_1 + c$	-0.002	0.25	-1.45		-172.03	0.59	0.57
Logistic	$R_1 = a/(1 + \exp(b(c - T_1)))$	4.63	0.14	19.21		-174.61	0.60	0.56
Linear	$R_1 = aW_{10} + b$	4.32	3.19			-38.62	0.02	0.88
Exponential	$R_1 = a\exp(bW_{10})$	3.20	1.22			-38.49	0.02	0.88
Quadratic	$R_1 = aW_{10}^2 + bW_{10} + c$	-110.80	19.22	2.78		-39.42	0.02	0.88
Logistic	$R_1 = a/(1 + \exp(b(c - W_{10})))$	3.65	32.41	-0.04		-39.02	0.02	0.88
Q_{10} power	$R_1 = ab^{(T_1-10)/10} \times W_{10}^c$	3.08	1.49	0.21		-201.07	0.66	0.51
Logistic power	$R_1 = a/(1 + \exp(b(c - T_1))) \times W_{10}^d$	9.87	0.10	23.43	0.19	-212.72	0.69	0.50
Q_{10} hyperbolic	$R_1 = a^{(T_1-10)/10} \times (b + cW_{10} + d/W_{10})$	1.48	1.88	1.59	-0.01	-200.26	0.66	0.52

注: a 、 b 、 c 和 d 为模型回归参数; R^2 决定系数; RMSE 均方根误差; AIC 赤池的信息准则; T_1 叶面温度; W_{10} 10 cm 土壤含水量的均值; R_1 叶片呼吸速率。下同。Notes: a , b , c and d are the model regression parameters; R^2 , coefficient of determination; RMSE, root mean square error; AIC, Akaike's information guidelines; T_1 , leaf surface temperature; W_{10} , average value of soil moisture content at 10 cm; R_1 , leaf respiration rate. Same as below.

表 2 土壤呼吸单变量和双变量模型

Tab. 2 Univariate and bivariate models of soil respiration

模型 Model	土壤呼吸模型 Soil respiration model	a	b	c	d	AIC	R^2	RMSE
Q_{10}	$R_s = ab^{(T_s-10)/10}$	1.24	1.10			-197.07	0.02	0.52
Quadratic	$R_s = aT_s^2 + bT_s + c$	-0.004	0.17	-0.39		-206.16	0.07	0.51
Logistic	$R_s = a/(1 + \exp(b(c - T_s)))$	1.45	0.31	8.36		-203.49	0.06	0.51
Linear	$R_s = aW_{10} + b$	12.88	0.68			-284.21	0.44	0.39
Exponential	$R_s = a\exp(bW_{10})$	0.89	7.79			-274.95	0.41	0.40
Quadratic	$R_s = aW_{10}^2 + bW_{10} + c$	-234.80	44.44	-0.17		-304.96	0.51	0.37
Logistic	$R_s = a/(1 + \exp(b \times (c - W_{10})))$	1.93	62.51	0.03		-303.53	0.51	0.37
Q_{10} power	$R_s = ab^{(T_s-10)/10} \times W_{10}^c$	5.60	1.15	0.53		-298.28	0.50	0.37
Logistic power	$R_s = a/(1 + \exp(b(c - T_s))) \times W_{10}^d$	8.02	0.07	0.59	0.52	-298.36	0.50	0.37
Q_{10} hyperbolic	$R_s = a^{(T_s-10)/10} \times (b + cW_{10} + d/W_{10})$	1.17	2.24	-2.40	-0.04	-313.64	0.55	0.36

注: T_s 土壤温度; R_s 土壤呼吸速率。下同。Notes: T_s , soil temperature, R_s , soil respiration rate. Same as below.

表 3 生态系统呼吸单变量和双变量模型

Tab. 3 Univariate and bivariate models of ecosystem respiration

模型 Model	生态系统呼吸模型 Ecosystem respiration model	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	AIC	<i>R</i> ²	RMSE
<i>Q</i> ₁₀	$R_e = ab^{(T_{a_night}-10)/10}$	1.90	1.17			-43.28	0.03	0.86
Quadratic	$R_e = aT_{a_night}^2 + bT_{a_night} + c$	-0.01	0.19	0.52		-48.56	0.06	0.85
Logistic	$R_e = a/(1 + \exp(b(c - T_{a_night})))$	2.17	0.80	6.15		-54.00	0.10	0.84
Linear	$R_e = aW_{10} + b$	22.97	0.82			-147.31	0.51	0.61
Exponential	$R_e = a\exp(bW_{10})$	1.23	9.09			-134.68	0.47	0.64
Quadratic	$R_e = aW_{10}^2 + bW_{10} + c$	-381.80	74.29	-0.57		-169.90	0.58	0.57
Logistic	$R_e = a/(1 + \exp(b(c - W_{10})))$	2.95	80.06	0.03		-172.76	0.58	0.57
<i>Q</i> ₁₀ power	$R_e = ab^{(T_{a_night}-10)/10} W_{10}^c$	12.29	1.03	0.61		-152.79	0.53	0.60
Logistic power	$R_e = a/(1 + \exp(b \times (c - T_{a_night}))) W_{10}^d$	11.79	0.64	4.08	0.58	-162.24	0.56	0.58
<i>Q</i> ₁₀ hyperbolic	$R_e = a^{(T_{a_night}-10)/10} \times (b + cW_{10} + d/W_{10})$	1.05	4.21	-4.69	-0.09	-172.71	0.59	0.57

注: *T*_{a_night}: 夜间空气温度; *R*_e: 生态系统呼吸速率。下同。Notes: *T*_{a_night}: night air temperature; *R*_e: ecosystem respiration rate. Same as below.

2023)完成。

2 结果与分析

2.1 环境因素的季节动态变化

观测期内 3 个观测尺度温度变化动态基本一致, 整个观测期内 *T*_l 平均值 27.85 ℃, 最高温 38.92 ℃ (第 216 天), 日平均最低值为 10.41 ℃ (第 282 天); *T*_s 平均值为 22.26 ℃, 最高温 30.81 ℃ (第 189 天), 日平均最低值 6.29 ℃ (第 283 天); *T*_{a_night} 平均值为

15.53 ℃, 最高温 23.93 ℃ (第 188 天), 日平均最低值为 1.23 ℃ (第 282 天) (图 1a)。观测期内的总降水量 213.6 mm, > 60% 降水量发生在第 222—283 天, 最大降水为 29.17 mm (第 192 天)。第 131—221 天累计降水量仅 93.1 mm, 较为干旱。*W*₁₀ 对降水存在脉冲式响应, 在第 131—221 天平均值为 0.04, 在第 222—283 天平均值为 0.06 (图 1b)。VPD 平均值为 1.13 kPa, 最大值为 2.90 kPa (第 167 天), 在第 131—221 天日均值 (1.39 kPa) 相较于第 222—283 天

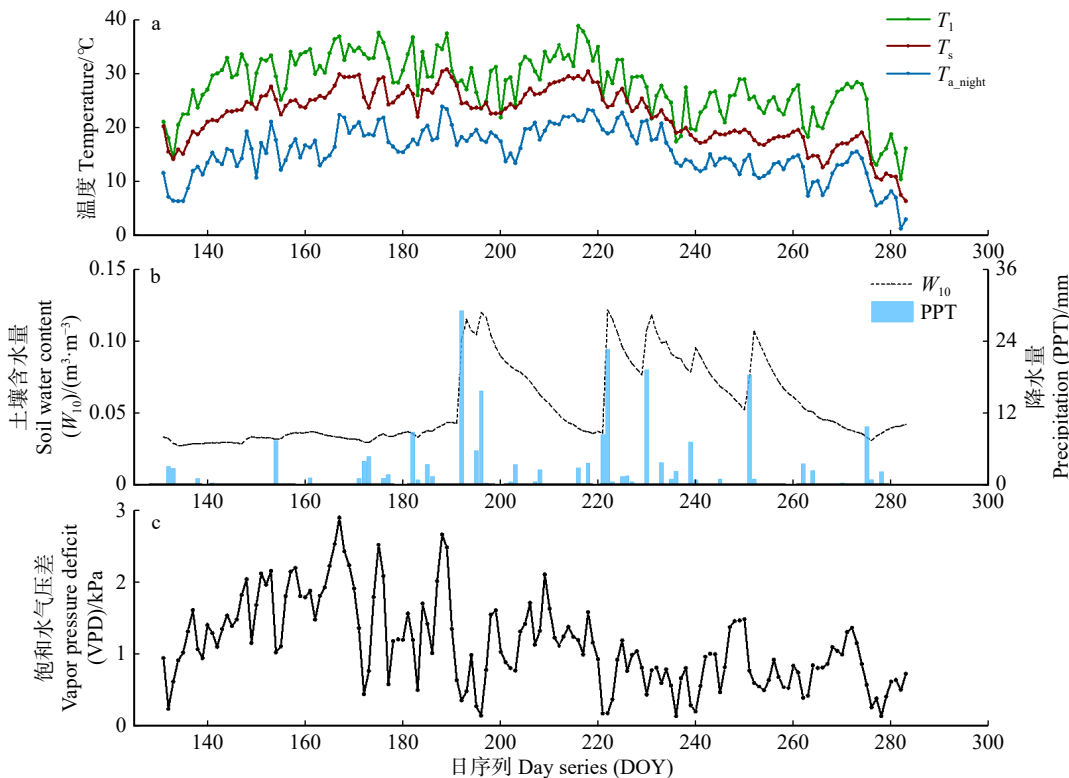


图 1 环境因素的季节动态变化

Fig. 1 Seasonal dynamic changes of environmental factors

(0.74 kPa)较大(图 1c)。

2.2 生物因素的季节动态变化

整个观测期内 R_1 平均值 $3.42 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 最大值为 $5.96 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (第 204 天), 最小值为 $1.35 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (第 276 天); R_s 平均值为 $1.39 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 最大值为 $2.94 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (第 224 天), 最小值为 $0.41 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (第 134 天); R_e 平均值为 $2.08 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 最大值为 $4.07 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (第

241 天), 最小值为 $0.58 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (第 141 天)。 R_1 的季节变化动态与 R_s 、 R_e 的季节变化动态明显不同, 而 R_s 、 R_e 的季节变化动态则保持一致(图 2a)。GPP 平均值 $1.87 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 最大值 $7.17 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (第 242 天), 最小值 $0.01 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (第 196 天)。GPP 在第 197 天开始持续上升一直到第 220 天左右。 R_s 、 R_e 的季节动态变化趋势和 GPP 的季节动态变化趋势基本保持一致(图 2)。

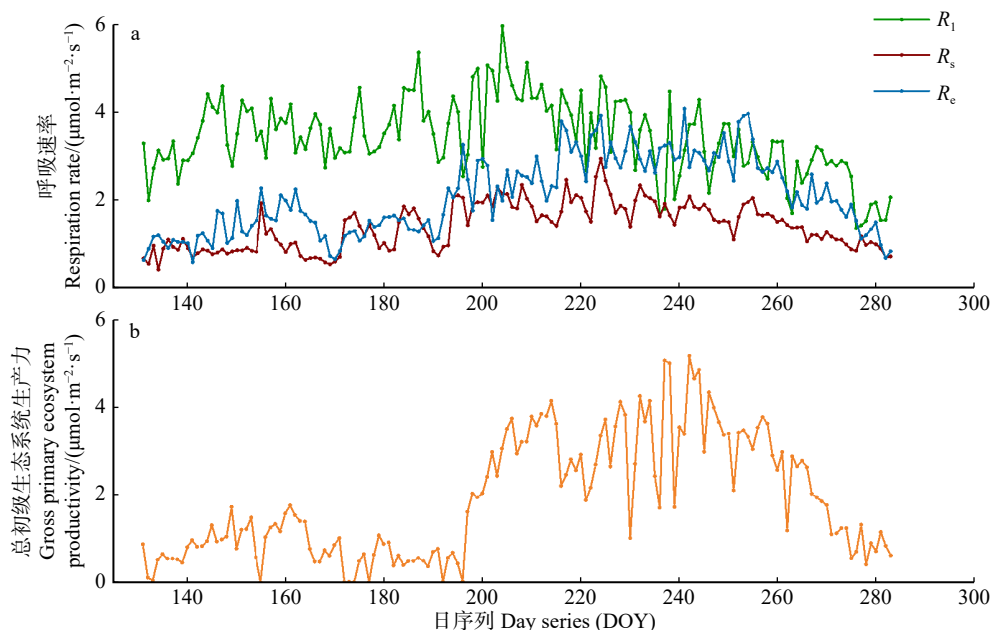


图2 生物因素的季节动态变化

Fig. 2 Seasonal dynamic changes in biological factors

2.3 不同观测尺度呼吸对温度及水分的响应

整个观测期内 R_1 随 T_1 增加而指数增长, 叶片呼吸温度敏感性 Q_{10} 值为 1.48。而 T_s 对 R_s 的解释率(4.3%)和 T_{a_night} 对 R_e 的解释率(1.1%)远低于 T_1 对 R_1 的解释率(63.5%)。观测期内土壤呼吸温度敏感性 Q_{10} 值为 1.23, 生态系统呼吸温度敏感性 Q_{10} 值为 1.08(图 3)。

整个观测期内 R_s 、 R_e 与 W_{10} 存在显著线性关系

($P < 0.05$), W_{10} 对 R_s 的解释率(44.4%)和对 R_e 的解释率(50.9%)远高于 W_{10} 对 R_1 的解释率(1.8%)(图 4)。基于温度—水分的双变量模型对 R_1 、 R_s 与 R_e 的解释能力相较于温度或水分的单变量模型提升有限, 平均 R^2 分别增加了 0.09、0.05 和 0.02(表 1、2、3)。

观测期第 131—221 日间, $W_{RE} < 0.4$ 时(图 5a), T_1 对 R_1 的解释率为 36%, 叶片呼吸温度敏感性

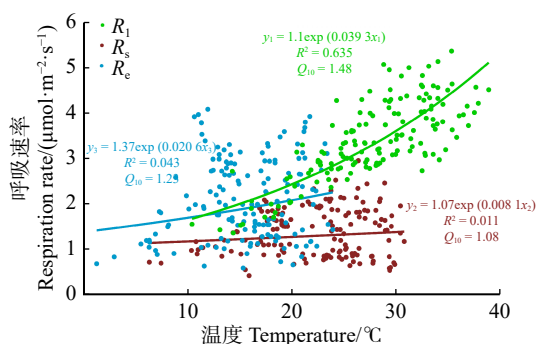


图3 不同观测尺度呼吸对相应温度的响应

Fig. 3 Response of respiration at different observation scales to corresponding temperatures

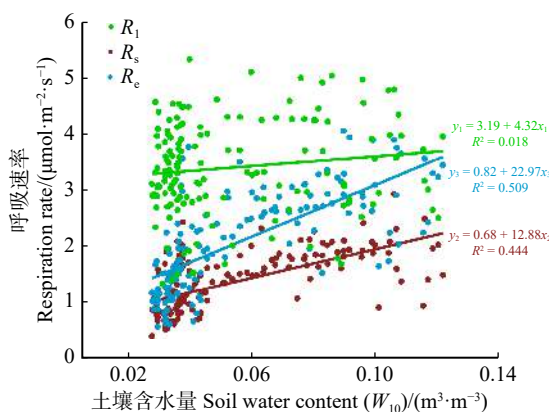
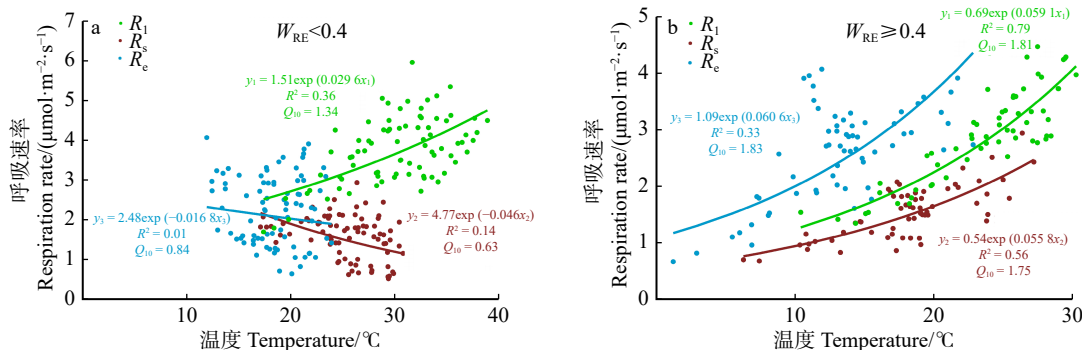


图4 不同观测尺度呼吸对水分的响应

Fig. 4 Response to water by respiration at different observation scales

Q_{10} 值为 1.34; T_s 对 R_s 的解释率为 14%, 土壤呼吸温度敏感性 Q_{10} 值为 0.63; T_{a_night} 对 R_e 的解释率为 1%, 生态系统呼吸温度敏感性 Q_{10} 值为 0.84。第 222—283 天间, $W_{RE} \geq 0.4$ 时(图 5b), R_l 、 R_s 与 R_e

都随温度增加而指数增长, 温度对 R_l 、 R_s 与 R_e 解释程度 R^2 分别为 79%, 56% 和 33%。其中 R_l 对温度最为敏感(Q_{10} 值为 1.81), 其次为 R_s (Q_{10} 值为 1.75) 和 R_e (Q_{10} 值为 1.83)。



W_{RE} : 相对土壤含水量。 W_{RE} : Relative soil moisture content.

图 5 不同水分条件下不同观测尺度呼吸对温度的响应

Fig. 5 Response of respiration to temperature at different observation scales under varied moisture conditions

3 讨 论

3.1 R_l 、 R_s 与 R_e 季节变化特征及其主导因素

R_l 、 R_s 与 R_e 具有明显的季节特征, 3 个观测尺度的呼吸在观测期内均表现为先增大后减小, 但最大值出现的时期不同。 R_l 在 7 月份达到最大, 而 R_s 和 R_e 均在 8 月份达到最大(图 2a)。呼吸底物(即光合产物)的变化会影响呼吸最大值的发生时间, 若光合作用受到限制, 则会推迟呼吸最大值的出现^[21]。叶片的光合和呼吸作用发生在同一部位, R_l 基本不会受到光合底物传输距离的限制^[26-27]。 R_l 在观测期内主要受温度的调控, 随着 T_l 的增加而增大, 叶片呼吸速率最大值为 $5.96 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 对应叶面温度为 31.69°C 。在图 3 中用 5—10 月的数据来拟合 R_l 和 T_l 的关系, 但考虑到植被季节生长节律的影响, 进一步分析发现在生长旺季(6—8 月) R_l 也主要受 T_l 的调控(T_l 对 R_l 能解释 54.3%, W_{10} 对 R_l 仅能解释 0.1%)。所以在剔除植被季节生长节律影响后, 温度仍是主要调控因素。 R_s 和 R_e 在观测期内基本不受温度调控, 两者季节变化动态与 GPP 季节变化基本一致(图 2)。GPP 为 R_s 和 R_e 的所有组分提供呼吸底物, 底物的可用性影响呼吸速率的温度敏感性^[28-31]。有研究证实干旱半干旱地区呼吸底物的可利用性, 即光合产物的传输, 受到水分条件的限制^[28,32-34]。在观测期内黑沙蒿在生长季内长期处于干旱中, 水分亏缺限制光合底物的传输, 致使在生长季呼吸与温度联系不再紧密, R_s 和 R_e 主要受水分调控。

另外根据生态学理论, 预期 R_e 应大于 R_s , 但由图 2a 结果显示并非完全如此。这种差异可能源自于 R_e 和 R_s 的测量方法不同。在本研究中, R_e 是通

过涡度相关技术进行测量的, 通量源区受到周围环境因素如风向、风速、气压等影响^[35], 导致 R_e 和 R_s 的测量范围并不完全一致, 这可能会影响 R_e 和 R_s 数值大小。但是本研究着重比较不同观测尺度呼吸对环境因素的响应差异, 测量方法导致的数值大小误差对本研究结果影响有限。

3.2 不同尺度呼吸作用主导因素存在差异的机制研究

本研究发现, 在季节尺度, 叶片、土壤和生态系统尺度呼吸作用对环境影响因素的响应机制存在尺度差异。叶片呼吸主要受温度调控, 这主要是因为温度影响生物体内部的代谢速率^[36]。较高的温度通常会加快植物细胞的新陈代谢过程^[37], 从而导致更高的呼吸速率^[38]。土壤呼吸和生态系统呼吸主要受水分的调控, 这与之前在该地区的研究结果不同, 之前的研究发现虽然水分对干旱、半干旱地区呼吸作用有很大影响^[28,30], 但仍认为温度是呼吸的主要调控因素^[31-33]。本研究中发现水分相比温度, 对土壤呼吸和生态系统呼吸影响更大, 主要是因为水分是植物生长和代谢的重要因素^[39], 是土壤微生物活动的重要条件^[40], 且水分也会限制光合产物通过韧皮部从冠层运输到根际的过程^[41]。本研究在观测期内有长时序的干旱($W_{RE} < 0.4$, 第 131—221 天), 这会导致光合强度的降低进而导致 GPP 降低(图 2b), 也同样会限制底物的传输, Jia 等^[34]研究表明, 基于小波分析发现水分会主导光合和呼吸之间耦合的关系, 在季节尺度上, 光合产物和呼吸之间的关系主要受水分的调控。因此本研究中水分对土壤呼吸和生态系统呼吸的限制要更强于温度对其的调控, 而叶片呼吸作用和光合作用都发生在相同部位, 不存在在水分传输呼吸底物的限制^[42-43], 在季节尺度与水分

关系不显著。另外考虑光抑制存在,暗适应测得的叶片呼吸会高估白天光照情况下的实际呼吸^[44],但本文主要是为了在统一标准中比较三者夜间的呼吸。且也使用修订系数对叶片呼吸进行修订得到了一个模拟的白天的叶片呼吸值,将该模拟值代入论文结果中发现也并不会影响本文的结论。

当区分不同水分条件时,发现观测前期(第131—221天)处于干旱中($W_{RE} < 0.4$), R_s 、 R_e 主要受水分的调控,而与温度完全解耦;而在第222—283天($W_{RE} \geq 0.4$),土壤水分含量总体较高, R_s 、 R_e 主要受温度调控,且温度敏感性趋于一致($Q_{10} \approx 1.8$),这与前人的研究结果一致^[28,32-34]。首先这可能与土壤中的微生物活动有关,微生物需要水分来维持其生存和代谢过程。当土壤含水量充足时,土壤微生物活动较为活跃,因而导致土壤呼吸速率增加。相反,缺乏水分会限制土壤微生物的活动,导致土壤呼吸速率降低^[45]。其次可能与呼吸底物的传输有关,土壤水分亏缺能通过抑制植物光合作用,进而减少根系和根际的同化物质供应来抑制 R_s 和 R_e ^[34,46-47]。

在荒漠生态系统中,随着干旱的延长和加剧,水分逐渐成为决定呼吸作用的主导因素。此外,研究发现双变量模型对 R_1 、 R_s 与 R_e 解释能力相较于单变量模型提升有限,这表明在荒漠生态系统碳循环模型模拟中区分水分条件和观测不同尺度差异比单纯的增加预测变量更能提升模型模拟的精度。未来研究应该进一步探索环境因素对于不同观测尺度呼吸的影响机制,这将有助于更准确地估计呼吸作用过程。

4 结 论

(1)叶片呼吸季节动态变化主要受叶面温度调控,土壤呼吸和生态系统呼吸季节动态变化主要受土壤含水量调控。整个生长季内不同观测尺度呼吸的温度敏感性存在明显差异。

(2)不同水分条件下3个观测尺度呼吸作用对环境因素的响应存在差异。当土壤含水量低,受干旱胁迫时,因水分限制光合底物传输,致使呼吸与温度解耦,此时呼吸主要受水分调控;当土壤含水量高时,不同观测尺度呼吸温度敏感性趋于一致。

参 考 文 献

- [1] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change[J]. *Nature*, 2006, 440: 165–173.
- [2] Peng S S, Piao S L, Wang T, et al. Temperature sensitivity of soil respiration in different ecosystems in China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(5): 1008–1014.
- [3] Zheng Z M, Yu G R, Fu Y L, et al. Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: a trans-China based case study[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(7): 1531–1540.
- [4] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record[J]. *Nature*, 2010, 464: 579–582.
- [5] Wang X H, Piao S L, Ciais P, et al. Are ecological gradients in seasonal Q_{10} of soil respiration explained by climate or by vegetation seasonality?[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42: 1728–1734.
- [6] Mahecha M D, Reichstein M, Carvalhais N, et al. Global convergence in the temperature sensitivity of respiration at ecosystem level[J]. *Science*, 2010, 329: 838–840.
- [7] Yvon-Durocher G, Caffrey J M, Cescatti A, et al. Reconciling the temperature dependence of respiration across timescales and ecosystem types[J]. *Nature*, 2012, 487: 472–476.
- [8] Song B, Niu S L, Luo R S, et al. Divergent apparent temperature sensitivity of terrestrial ecosystem respiration[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7(5): 419–428.
- [9] Heskell M A, O'Sullivan O S, Reich P B, et al. Convergence in the temperature response of leaf respiration across biomes and plant functional types[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(14): 3832–3837.
- [10] Wang Y H, Song C, Yu L F, et al. Convergence in temperature sensitivity of soil respiration: evidence from the Tibetan alpine grasslands[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 122: 50–59.
- [11] Zhang Z Y, Zhang H Y, Cui Z K, et al. Global consistency in response of terrestrial ecosystem respiration to temperature[J/OL]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 308–309: 108576 [2023–12–23]. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108576>.
- [12] Xu M, Qi Y. Spatial and seasonal variations of Q_{10} determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2001, 15: 687–696.
- [13] Lenton T M, Huntingford C. Global terrestrial carbon storage and uncertainties in its temperature sensitivity examined with a simple model[J]. *Global Change Biology*, 2003, 9(10): 1333–1352.
- [14] Raich J W, Rastetter E B, Melillo J M, et al. Potential net primary productivity in South America: application of a global model[J]. *Ecological Applications*, 1991, 1(4): 399–429.
- [15] Potter C S, Randerson J T, Field C B, et al. Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 1993, 7(4): 811–841.
- [16] Running S W, Hunt E R. Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, BIOME-BGC, and an application for global-scale models[M]// Ehleringer J R, Field C B. *Scaling ecological process from leaf to global*. San Diego: Academic Press, 1993: 141–158.
- [17] 周文君, 查天山, 贾昕, 等. 宁夏盐池油蒿叶片水分利用效率的生长季动态变化及对环境因子的响应[J]. *北京林业大学学报*, 2020, 42(7): 98–105.
- [18] 陶利波, 于双, 王国会, 等. 封育对宁夏东部风沙区荒漠草原植物群落特征及其稳性的影响[J]. *中国草地学报*, 2018, 40(2): 67–74.
- [19] Tao L B, Yu S, Wang G H, et al. Effects of enclosure on characteristics and stability of vegetation community of desert

- steppe in sandy area of eastern Ningxia[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2018, 40(2): 67–74.
- [19] 林权虹, 陈胧, 郑禹轩, 等. 植物比叶面积量化: ImageJ 软件法与打孔称重法的比较[J]. *首都师范大学学报(自然科学版)*, 2022, 43(1): 48–55.
- Lin Q H, Chen L, Zheng Y X, et al. Plant specific leaf area: comparison of Image J software method and disc method[J]. *Journal of Capital Normal University (Natural Science Edition)*, 2022, 43(1): 48–55.
- [20] Moffat A M, Papale D, Reichstein M, et al. Comprehensive comparison of gap-filling techniques for eddy covariance net carbon fluxes[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 147(3–4): 209–232.
- [21] Reichstein M, Falge E, Baldocchi D, et al. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm[J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(9): 1424–1439.
- [22] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration[J]. *Functional Ecology*, 1994, 8(3): 315–323.
- [23] Kumagai T, Saitoh T M, Sato Y, et al. Transpiration, canopy conductance and the decoupling coefficient of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak, Borneo: dry spell effects[J]. *Journal of Hydrology*, 2004, 287(1–4): 237–251.
- [24] Nathalie B, Huc R, Granier A, et al. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences[J]. *Annals of Forest Science*, 2006, 63: 625–644.
- [25] Posada D, Buckley T R. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and bayesian approaches over likelihood ratio tests[J]. *Systematic Biology*, 2004, 53: 793–808.
- [26] Niu S L, Li Z X, Xia J Y, et al. Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 63(1–3): 91–101.
- [27] 游桂莹, 张志渊, 张仁铎. 全球陆地生态系统光合作用与呼吸作用的温度敏感性[J]. *生态学报*, 2018, 38(23): 8392–8399.
- You G Y, Zhang Z Y, Zhang Z D. Temperature sensitivity of photosynthesis and respiration in terrestrial ecosystems globally[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(23): 8392–8399.
- [28] Wang B, Zha T S, Jia X, et al. Soil moisture modifies the response of soil respiration to temperature in a desert shrub ecosystem[J]. *Biogeosciences*, 2014, 11: 259–268.
- [29] Moinet G Y K, Hunt J E, Kirschbaum M U F, et al. The temperature sensitivity of soil organic matter decomposition is constrained by microbial access to substrates[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 333–339.
- [30] Liu P, Zha T S, Jia X, et al. Soil respiration sensitivity to temperature in biocrusted soils in a desert-shrubland ecosystem[J]. *Catena*, 2020, 191: 104556.
- [31] Jia X, Mu Y, Zha T S, et al. Seasonal and interannual variations in ecosystem respiration in relation to temperature, moisture, and productivity in a temperate semi-arid shrubland[J/OL]. *Science of The Total Environment*, 2020, 709: 136210[2020–03–20]. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969719362060>.
- [32] Wang B, Zha T S, Jia X, et al. Microtopographic variation in soil respiration and its controlling factors vary with plant phenophases in a desert-shrub ecosystem[J]. *Biogeosciences*, 2015, 12: 5705–5714.
- [33] Wang B, Zha T S, Jia X, et al. Soil water regulates the control of photosynthesis on diel hysteresis between soil respiration and temperature in a desert shrubland[J]. *Biogeosciences*, 2017, 14: 3899–3908.
- [34] Jia X, Zha T S, Wang S, et al. Canopy photosynthesis modulates soil respiration in a temperate semi-arid shrubland at multiple timescales[J]. *Plant and Soil*, 2018, 432: 437–450.
- [35] Papale D, Reichstein M, Aubinet M, et al. Towards a standardized processing of net ecosystem exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation[J]. *Biogeosciences*, 2006, 3(4): 3571–583.
- [36] Amthor J S. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later[J]. *Annals of Botany*, 2000, 86(1): 1–20.
- [37] Atkin O K, Tjoelker M G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature[J]. *Trends in Plant Science*, 2003, 8(7): 343–351.
- [38] 何小燕. 植物叶片呼吸速率及其温度敏感性的时空变化[D]. 开封: 河南大学, 2021.
- He X Y. Variation in leaf respiration and its temperature sensitivity in plants[D]. Kaifeng: Henan University, 2021.
- [39] Höglberg P, Nordgren A, Buchmann N, et al. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration[J]. *Nature*, 2001, 411: 789–792.
- [40] Höglberg P, Höglberg M N, Göttlicher S G, et al. High temporal resolution tracing of photosynthate carbon from the tree canopy to forest soil microorganisms[J]. *New Phytologist*, 2008, 177: 220–228.
- [41] Mencuccini M, Hölttä T. The significance of phloem transport for the speed with which canopy photosynthesis and belowground respiration are linked[J]. *New Phytologist*, 2010, 185: 189–203.
- [42] Booth B B B, Jones C D, Collins M, et al. High sensitivity of future global warming to land carbon cycle processes[J/OL]. *Environmental Research Letters*, 2012, 7(2): 024002[2012–06–01]. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:92993624>.
- [43] Pappas C, Fatichi S, Leuzinger S, et al. Sensitivity analysis of a process-based ecosystem model: pinpointing parameterization and structural[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2013, 118(2): 505–528.
- [44] Villar R, Held A A, Merino J. Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and a deciduous plant species[J]. *Plant Physiology*, 1995, 107(2): 421–427.
- [45] 朱义族, 李雅颖, 韩继刚, 等. 水分条件变化对土壤微生物的影响及其响应机制研究进展[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(12): 4323–4332.
- Zhu Y Z, Li Y Y, Han J G, et al. Effects of changes in water status on soil microbes and their response mechanism: a review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(12): 4323–4332.
- [46] Heinemeyer A, Wilkinson M, Vargas R, et al. Exploring the “overflow tap” theory: linking forest soil CO₂ fluxes and individual mycorrhizosphere components to photosynthesis[J]. *Biogeosciences*, 2012, 9: 79–95.
- [47] Vargas R, Collins S L, Thomey M L, et al. Precipitation variability and fire influence the temporal dynamics of soil CO₂ efflux in an arid grassland[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18: 1401–1411.

(责任编辑 孟瑶
责任编辑 孟平)