

干湿交替对土壤呼吸和土壤有机碳矿化的影响述评

王融融¹, 余海龙¹, 李诗瑶¹, 樊瑾¹, 黄菊莹²

(1.宁夏大学 资源环境学院, 银川 750021; 2.宁夏大学 环境工程研究院, 银川 750021)

摘 要:土壤干湿交替循环对土壤呼吸的“激发效应”被证实干旱、半干旱和地中海气候区普遍存在。土壤干湿交替被认为是影响土壤呼吸的重要因素。土壤物理、化学、生物性状会在干湿交替过程中发生一系列变化,引发土壤 CO₂ 排放量显著激增而引起“Birch 效应”。随着未来气候变化下极端降水天气事件发生频率的增加,降雨强度和频率的改变将导致部分地区的土壤经受更广泛和频繁的干湿交替作用,加剧土壤干湿循环,影响土壤呼吸。重点论述了干湿交替对土壤碳素循环各个关键过程(尤其是土壤呼吸和 SOC 矿化)的影响效应,归纳总结了干湿交替对土壤碳素循环的影响机制,从土壤团聚体、根系呼吸、微生物呼吸等方面阐述了干湿交替对土壤呼吸和土壤有机碳(SOC)矿化激发效应的影响及其机理。综合生理学说与物理学观点,认为干湿交替主要通过土壤结构、SOC 的分解速率、土壤微生物群落的结构与稳定性等的改变来影响土壤呼吸和 SOC 矿化过程。目前,关于干湿交替对土壤碳素循环关键过程影响的研究结果还不尽一致,其影响机制尚不明晰,研究方法也还有一些不足之处。简要指出了目前研究过程中存在的一些不足,并对未来研究中值得深入研究的科学问题进行了探讨与展望。

关键词:土壤干湿交替循环; 土壤呼吸; 土壤微生物; 激发效应

中图分类号:S153.4

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2022)01-0078-08

Review on the Effects of Soil Alternate Drying-Rewetting Cycle on Soil Respiration and Soil Organic Carbon Mineralization

WANG Rongrong¹, YU Hailong¹, LI Shiyao¹, FAN Jin¹, HUANG Juying²

(1.College of Resources and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China;

2.Environmental Engineering Research Institute, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: Soil respiration priming effect caused by alternate drying-rewetting cycle is proved to commonly exist in arid, semi-arid and Mediterranean climate zones. Soil alternate drying-rewetting cycle is regarded as an important factor that influences soil respiration. During the soil alternate drying-rewetting process, a series of physical, chemical and biological changes happened, which leads to the ‘Birch effect’ caused by the significant increase of soil CO₂ emission. Under the future climate change, increasing frequency and intensity of extreme rainfall events is expected to happen, the extension and frequency of soil alternate drying-rewetting cycle may be enhanced in some regions, which will lead to the changes in soil moisture, intensify the soil drying-rewetting cycle, and in turn lead to soil respiration changes. We summarized the research progresses and underlying mechanisms of the effects of soil alternate drying-rewetting cycle on key processes of soil C cycling (especially soil respiration and priming effect of soil organic matter mineralization) from the aspects of soil aggregate, root respiration, and microbial respiration. Based on the comprehensive understanding of the theories of physiology and physics, it is concluded that soil alternate drying-rewetting mainly affects soil respiration and soil organic carbon mineralization by changes of soil structure, soil organic carbon decomposition rate, and structure and stability of soil microbial community. At present, available results of the effects of soil alternate drying-rewetting cycle on the key processes of soil carbon cycling (soil respiration and soil organic carbon mineralization) remain not consistent. The underlying mechanism is still not clear and some

收稿日期:2021-01-06

修回日期:2021-01-17

资助项目:宁夏回族自治区重点研发项目“宁夏中部干旱带多尺度旱灾遥感监测技术与应用”(2019BEG03029);国家自然科学基金项目(41961001)

第一作者:王融融(1995—),女,山西吕梁人,硕士研究生,主要从事干旱区水文过程研究。E-mail:wangrr1124@163.com

通信作者:余海龙(1979—),男,甘肃酒泉人,教授,硕士生导师,主要从事土壤地理学、生态恢复工程及节水灌溉方面的研究。E-mail:yhl@nxu.edu.cn

research methodological deficiencies need to be further explored and improved. In the end, some deficiencies in current research and possible key topics in the future study are proposed and pointed out.

Keywords: soil alternate drying-rewetting cycle; soil respiration; soil microbe; priming effect

近年来,在全球气候变化背景下,极端干旱—降雨事件使得土壤频繁地经历干旱和复湿过程^[1]。一般地,将干旱土壤经历降雨—干旱事件引起的干湿交替循环过程称为土壤干湿交替^[2]。干湿交替格局在全球许多地区日益显著,此现象会加快土壤养分的流失并加剧全球暖化等^[3-4]。干湿交替可显著改变土壤结构和水热运动规律,影响微生物活性和土壤有机质(soil organic matter, SOM)矿化作用^[5],扰动养分元素生物地球化学循环,从而影响土壤的碳氮循环过程和温室气体的排放^[6]。由于土壤的空间异质性、孔隙结构的复杂多变性和微生物种类和活动的多样性等特点,使得干湿交替对土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)矿化机制的影响存在很大的不稳定性^[7]。大量研究表明,干湿交替会引起土壤碳释放的脉冲效应,使土壤累积碳释放量显著增加^[8-10],表现出正的激发效应(priming effect, PE);或使土壤累积碳释放量降低10%~50%^[11],表现出负的激发效应。而关于激发效应的发生方向和强度的解释机理则有多种机制,诸如土壤团聚体的破坏引发的“物理机制”以及土壤微生物活性的改变引发的“生理机制”。需要注意的是,并不是上述任意一个机制可以解释所有的激发效应,它们的应用有一定的前提,并且在一个研究中可能需要多个机制解释激发效应发生机理的情况。

相关数据显示,随着未来气候变化及降雨格局的改变,土壤干湿交替的强度和发生频率会相应增加^[12-14],引起土壤理化性质、土壤微生物群落的变化,激发土壤呼吸的变化,进而对陆地—大气碳动态产生重要影响^[15]。因此,研究干湿交替下土壤结构及SOC激发效应的变化及其微生物学机制,对于预估未来气候变化情景下SOC的动态变化及土壤碳释放量具有重要意义。因此,本文概述干湿交替对土壤呼吸及SOC激发效应的影响机制,并从土壤结构变化、微生物活性及群落组成等方面阐述土壤呼吸和SOC激发效应对土壤干湿交替循环的响应机理和微生物机制;最后结合目前的研究进展,指出存在问题和未来的研究重点。

1 干湿交替对土壤呼吸的“激发效应”及其主要影响因素

土壤干湿交替能显著影响土壤呼吸动态^[16],被认为是影响土壤呼吸的重要因素。CO₂是SOM的

分解产物,土壤中CO₂释放量可用以表征土壤微生物活性和SOC的分解速率。降水事件控制了干旱半干旱地区生态系统过程,由降水、蒸散等过程所驱动的土壤水分的变化导致土壤常常经历干湿交替^[17]。干湿交替会刺激土壤矿化作用并导致CO₂的短期脉冲释放,即“Birch效应”^[18]。传统的观点认为“Birch效应”的作用机制可能是干湿交替刺激土壤“底物供给”增加(物理学说)或引起土壤“微生物胁迫”所致(生理学说)^[19]。其中土壤“底物供给”增加机制主要是由于土壤水分引起团聚体变化对土壤呼吸的影响;“微生物胁迫”机制则主要是由于土壤水分引起的微生物群落结构和活性变化对土壤呼吸的影响^[20]。

土壤呼吸的激发效应已被证实在各类生态系统中普遍存在,但由于区域间土壤的空间异质性和气候类型的不同。会造成SOC对干湿交替的响应机制和幅度存在差异。例如激发效应的持续时效和强度则与雨量^[21]、初始含水量^[22]、降雨格局^[23]、生态系统类型^[24-28]、干旱持续时间^[29]以及干湿交替频率和强度^[30-34]有关。干旱胁迫试验发现,干旱限制了SOM供应,降低了SOM的可利用性,继而导致土壤碳排放的降低^[31]。随着干湿交替发生频率由低到高的增加,土壤CO₂的释放量呈下降趋势^[30]。在巴西亚马逊河流域的森林和草原^[32]、中国台湾云雾林^[33],大量降雨被认为是造成土壤呼吸量低的一个重要原因。中等水平的降雨量和持续时间对土壤呼吸的激发作用最大^[21]。说明降雨能激发干燥土壤的呼吸,而抑制潮湿土壤的呼吸。

降雨格局的改变通过影响干湿交替的历时、程度以及频率来扰动土壤呼吸模式。降雨量及干湿交替周期会影响土壤呼吸对降雨格局的响应模式。如王旭等^[34]认为,较大降雨量使土壤呼吸在次日才达到峰值,土壤呼吸对降雨的响应历时长达2~3 d。干湿交替会通过改变土壤通气性、土壤中水溶性有机质(dissolved organic matter, DOM)的有效性和移动性,来影响土壤微生物群落结构、组成、活性和代谢作用,最终影响SOC的分解和土壤的呼吸作用^[35]。干湿交替会强烈激发土壤呼吸,但随干湿循环频率的递增,对土壤呼吸产生激发效应逐渐降低。已有研究表明,短时间和高频率的干湿交替可以促进SOM的矿化^[36-38]。而Denef等^[39]发现,干湿交替频率对团聚体的破坏存在阈值现象,并随着频率的增加,CO₂释

放量减少。

干湿交替强度和频率直接影响土壤水分波动的快慢和幅度,从而影响土壤呼吸。复湿引起的土壤呼吸激增效应可持续 20 d 以上^[40],且相对于恒湿土壤可将土壤呼吸速率激增至 5 倍以上^[41]。在干旱—复湿过程中,土壤呼吸存在一个临界区间和适宜范围^[42]。土壤水分过多或不足均会抑制土壤呼吸。Linn 等^[43]认为,当土壤含水量为饱和含水量的 50%~80% 时即为土壤生物活动的适宜含水量。Iqbal 等^[44]认为,在适宜含水量下最有利于 SOC 的降解。

土壤呼吸作为土壤碳库输出的主要途径,主要包括微生物呼吸和根系呼吸^[45]。通常情况下,干湿交替可通过改变土壤物理性状、根系周转、微生物活性等影响土壤呼吸。

1.1 干湿交替对物理性质的影响

从“物理机制”解释来看,在干湿交替过程中土壤呼吸的激发效应主要是由于干燥土壤复湿后,滞留在团聚体孔隙中的空气,由于土壤水占据孔隙迫使土壤团聚体膨胀裂解,被包裹的 SOM 暴露,并被微生物利用,土壤呼吸作用增加^[46]。土壤含水量升高也会促进无机碳酸盐分解产生 CO₂。

土壤的干湿交替由交替性的土壤变干(主要是蒸散作用)和复湿(主要是降雨和灌溉)两个过程组成。团聚体是土壤养分的贮存库和土壤微生物的生境,团聚体的稳定性除了可以决定土壤结构的好坏,还能影响 SOC 的分解与转化。不同粒径团聚体中 SOC 的组成、活泼性、通气状况及水分含量存在差异,这种差异直接导致其微生物群落组成、活性及生物量存在显著差异。因此,各粒级团聚体在 SOC 固定中的作用存在不同。Franzluebbers 等报道,团聚体结合有机碳的矿化量随团聚体直径的减小而减少^[47]。如果 SOC 脱离了大团聚体的保护,将受到微生物的攻击,进而破碎成小粒径团聚体及颗粒态 SOM,更易于被矿化分解。

干湿交替作用下土壤孔隙度的改变可直接影响土壤团聚体稳定性。SOM 直接或间接接触空气、水分和微生物的机会受到团聚体间和团聚体内部孔隙结构在空间上分布特征的影响,从而影响 SOC 的固定和分解^[48]。在土壤大孔隙中的水分的迁移会直接或者间接影响团聚体结合碳在土壤中的空间分布及在团聚体间和内部的转化与固定。SOC 矿化引起的 CO₂ 流失量更多的来源于大团聚体中 SOC 的分解,SOM 的累积和矿化常具有土壤团粒结构的尺度依赖性。从粒径角度考虑,小粒径团聚体中有机碳以化学保护为主,而大粒径团聚体中 SOC 以物理保护为主。

大团聚体中的碳通常比微团聚体中的碳易于分解^[49],意味着不同团聚体对 SOM 具有不同的保护作用而产生不同的激发效应^[50]。例如,在中等大小团聚体(1~2 mm)中观察到正的激发效应,而在 0.25~1 mm 的团聚体中观察到负的激发效应^[51]。

干湿交替对团聚体稳定性的影响取决于许多因素,包括土壤质地、SOM 含量、最初团聚体大小、土壤含水量和干湿交替频率等。土壤含水量变化是干湿交替作用的直观表现形式,土壤的干湿交替会破坏团聚体的内部结构,且这种破坏作用是不可逆的^[52]。干湿交替初期(1~4 次)会降低团聚体粒径,但经过多次干湿交替后,团聚体粒径分布趋向稳定且团聚作用下降。干湿交替过程初期对大团聚体破坏作用明显,且干湿交替可促进粒径<0.2 mm 的微团聚体向粒径为 0.2~1 mm 的团聚体转化,但此转化过程存在阈值现象(3 次),一旦超过阈值后其团聚作用随之下降^[53]。说明干湿交替频率的增加可促进团聚体的稳定性而非破坏团聚体。

降雨致使土壤复湿过程中对土壤团聚体破碎机制主要包括消散作用、非均匀膨胀作用和机械作用等^[54],不同机制的作用大小主要由雨强和初始土壤含水量决定^[55-56]。当土壤含水率较低时,团聚体破碎过程以消散作用为主,且与雨强成正比;当土壤含水率较高时,团聚体破碎机制则由消散作用转为机械作用。团聚体破碎作用机制不同,破碎后团聚体的粒级也会不同^[57]。干湿交替引发的土壤水分变化可使土壤颗粒组成发生重组。而在干旱—复湿过程中,土壤团聚体会经历干旱时收缩导致毛细现象受到抑制,在复湿后土壤团聚体破碎,使土壤形成不同大小尺度的多孔单元^[58-59]。团聚体的破碎增加了有机底物的释放,为微生物进行新陈代谢和生长提供物质基础。

1.2 干湿交替对土壤微生物呼吸的影响

从“生理机制”解释来看,微生物在其中发挥了更大的作用。微生物是 SOM 循环过程的主要驱动者^[60]。在干湿交替过程中土壤呼吸的激发效应主要通过增加土壤微生物呼吸底物使土壤呼吸速率迅速提高。增加的底物主要包括土壤团聚体裂解释放的有机物、部分细胞破裂或者分裂释放出的细胞质和微生物干旱时无法获得的有机物等^[61]。干旱时,土壤微生物能够自动调节渗透压,积累并产生高浓度的溶质(如多糖,多肽氨基化合物、蛋白质、多元醇等)以防止细胞脱水凋亡。干旱—复湿过程中均会有一些微生物死亡,而干旱过程中死亡的微生物多因超过了其水势极值而脱水凋亡。而这些死亡的微生物和溶质增加了微生物可利用的有机底物的浓度^[62],加速了

SOM 的微生物分解^[63]。土壤干旱会限制土壤溶解性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)的迁移和扩散,从而导致其在干旱期的积累。复湿后,则由于较高的活性底物含量使微生物繁殖加快,导致微生物呼吸和土壤呼吸加强^[64]。此外,还有学者则认为“Birch 效应”是两种机制共同作用的结果^[65-66],但存在研究侧重点的差异,两种学说各有倚重,应避免用单一学说观点去解释我们的研究结果。

1.3 干湿交替对植物根系呼吸的影响

根系呼吸与土壤水分密切相关^[67]。土壤水分可以通过间接影响土壤温度、根系生长量和根系活力等因素来影响根系呼吸。根系是受土壤干旱胁迫最为敏感的部位,干旱导致土壤含水量下降会首先影响到根系的呼吸代谢生理^[68],具体表现为:根系呼吸速率下降、呼吸代谢途径改变、呼吸代谢相关酶活性及产物种类变化,造成根系吸收、运输水分和养分等功能紊乱^[69-70]。此外,干旱还会影响植物根系溶生型通气组织的形成机制^[71]。

1.4 干湿交替对土壤呼吸影响的微生物学机制

土壤微生物生物量及微生物活性可用以表征土壤同化和矿化能力的大小。干湿交替可通过改变微生物群落及活性,影响团聚体内 SOM 的释放,进而影响土壤肥力。水分主要是通过影响酶、底物、微生物三者之间的关系影响土壤呼吸。土壤水分是微生物生长的介质,直接影响土壤气体交换、微生物养分供应和土壤温度^[72-73]。干旱导致土粒表面的水膜变薄,溶解到水膜里的 DOC 的扩散速度降低^[74-75]。酶、底物和土壤微生物的扩散速率在干旱时会受到较大的抑制,酶与底物无法完全结合导致呼吸速率降低^[76]。复湿过程会通过降低土壤温度,抑制植物根系和微生物酶活——从而影响土壤根系和微生物呼吸。当土壤含水量过高,会降低土壤的通透性,降低土壤中 O₂ 的供应,使得好氧微生物的活性受到抑制^[77];同时,水分过高还会阻碍土壤溶液中 DOC 的扩散,降低微生物可利用的 DOC 含量^[75]。

综上所述,干湿交替对土壤呼吸的影响受多种机制控制,其中“底物供给”或“微生物胁迫”占主导地位。土壤呼吸主要包括微生物呼吸和根系呼吸。干湿交替可通过改变水分来影响酶、底物、微生物三者之间的关系从而影响土壤呼吸。

2 干湿交替对土壤有机碳矿化的影响

团聚体是土壤结构的基本单元,被视作土壤结构的替代指标,对土壤结构稳定和肥力保持等至关重要。水分作为影响 SOC 周转过程的重要因子,被认

为是导致团聚体破碎的主要因素^[78]。干湿交替过程中,土壤物理、化学、生物性状会发生一系列变化,从而激发了 SOC 的矿化。其中,因干湿交替对土壤结构的裂解是主要的激发机制。

一般而言,干湿交替会激发 SOC 的矿化分解。土壤团聚体是 SOC 的稳定机制之一,土壤团聚体的物理保护使微生物与 SOC 的空间隔离^[79]。干湿交替过程中因含水量变化引发的复杂的土壤物理、化学和微生物过程则增大了其不稳定性。土壤干湿交替循环的频率与强度是团聚体形成的关键过程。干湿交替可破坏土壤团聚体结构;干湿交替使土壤发生反复收缩与膨胀,破坏了土壤颗粒 SOM 之间的联键,导致 SOC 失去物理保护,激发了微生物活性,导致土壤碳释放量进一步增加,从而激发了 SOC 的矿化。在干旱条件下,微生物可以介导土壤碳的固定,通过增加土壤碳固持来缓解土壤水分有效性降低的影响^[80-81]。干旱会通过降低微生物的活性来降低 SOM 的分解^[82]。

土壤结构的动态变化控制土壤生物学过程,且其控制作用具有尺度效应:在胶体尺度,土壤含水量变化控制着土壤微生物在土壤孔隙中的运移;在团聚体和土壤剖面尺度,土壤含水量变化控制着土壤的氧化还原状态,并决定着适应不同氧化还原条件微生物群落结构。土壤含水量不同,土壤微生物的活性不同。通常情况下,在土壤干旱时,土壤微生物的活性较低;在土壤复湿过程中,微生物会发生复杂的生化反应,会使 SOC 矿化,同时影响微生物的呼吸作用。但干湿交替的频率及土壤质地类型均可能影响 SOC 的矿化,具有较大的不确定性。如王君等^[83]通过对水稻土 SOC 对多重干湿交替响应的研究表明,多重干湿交替可促进土壤团聚体裂解,使土壤惰性有机碳暴露并被微生物分解,促进“Birch”效应的爆发。Denef 等^[84]的室内模拟试验研究结果表明,干湿交替会导致科罗拉多地区粉质壤土大团聚体的裂解,促进 SOC 的矿化。但 Zhu 等^[85]对栽植了不同植物的砂质壤土进行不同频率的干湿交替研究显示, SOC 的矿化作用对干湿交替的响应较为复杂,既有中立又有消极响应。

综上所述, SOC 矿化对干湿交替变化有较强响应。干湿交替可通过影响土壤物理结构从而降低 SOC 稳定性。土壤干湿交替可使土壤结构发生重组,并影响土壤结构特征(如孔隙分布、容重及土壤微生物团聚体构成),从而不同程度地改变土壤的物理、化学特性,影响 SOC 矿化过程。

3 问题与展望

未来降水格局的改变,可能会使干旱和强降水事件增多,进一步增强土壤干湿交替过程。SOC的稳定、增加和分解都与大气 CO_2 浓度变化相关。干湿交替是土壤经历的最普遍的非生物胁迫形式,是广泛存在的一种自然现象。引起干湿交替的原因很多,气候、地形和灌溉等,都可以导致土壤出现干湿交替现象。干湿交替对土壤的影响主要表现为:改变土壤结构、含水量分布,影响微生物活性和以微生物为媒介的SOM矿化作用。针对已有研究中存在的主要问题,今后相关研究应重点在以下3个方面有所加强:

(1) 干湿交替对地上、地下生物化学组成和激发效应的复杂性的影响。干湿交替对土壤微生物的影响以及土壤微生物对干湿交替的响应与反馈,仍存在很大的不确定性。例如,干湿交替过程中,地上植被生长变化、地下生物量的变化为土壤呼吸提供的底物质量和数量变化,输入的底物化学计量比(例如凋落物的C:N)可能会改变微生物的生长有效性、微生物活性、群落组成及对底物的选择利用,这些都会增加激发效应的复杂性。因此,在未来的过程机理研究中,需综合探讨干湿交替模式下,地上、地下生物量和微生物的生理响应过程与对土壤呼吸激发效应的影响和调节机制,有必要加强干湿交替条件下土壤呼吸与土壤微生物学特征多参数的耦合测定。

(2) 模拟试验的不足之处。相关模拟试验多在恒温培养条件下,通过人工降雨试验来模拟土壤呼吸对干湿交替强度、频率的响应。通常情况下,野外会有自然或人为源降尘、凋落物、施肥等方式向土壤输入新碳。由于室内模拟试验的局限性,土壤缺少新碳的输入,从而模拟试验结果与自然条件下土壤呼吸对干湿交替的响应程度可能会有所不同。此外,单纯研究土壤干湿变化对土壤呼吸的影响将很难真实反映野外的实际状况。气候变化(主要是温度升高)对土壤SOM稳定性的影响也不可忽视,根呼吸和土壤微生物呼吸对温度的敏感性是否相同目前仍无定论。因此,有必要开展水、温度、碳和氮多因素共同影响下土壤呼吸与微生物的关系研究。

(3) 干湿交替模式下土壤结构、植被化学组成耦合变化对土壤微生物的影响。干湿交替影响团聚体与颗粒有机物、微生物群落之间的关系,同时改变土壤养分循环。鉴于土壤—植被系统组分的生态化学计量关系在各组分(如叶片、根系、土壤、微生物和凋落物)之间存

在传递关系。土壤养分变化会造成叶片、根系、土壤和凋落物元素化学组成的变化,而干湿交替会造成土壤孔隙结构的显著改变,从而影响土壤微生物的栖息空间和功能。土壤微生物是激发效应产生与维持的重要内在驱动力。目前关于干湿交替对土壤团聚体、微生物的变化影响研究较多,而土壤微生物对未来气候变化背景下干湿交替的反馈作用机制研究相对缺乏。亟需联合运用稳定性同位素、分子与基因组学等相关技术,加强干湿交替条件下土壤呼吸与土壤微生物学特征多参数的耦合测定,揭示土壤干湿交替条件下生态系统土壤呼吸的微生物学响应机制^[86]。

参考文献:

- [1] IPCC, Field C B, Barros V R, et al. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability [M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2014.
- [2] 欧阳扬,李叙勇.干湿交替频率对不同土壤 CO_2 和 N_2O 释放的影响[J].生态学报,2013,33(4):1251-1259.
- [3] Seneviratne S I, Lüthi D, Litschi M, et al. Land-atmosphere coupling and climate change in Europe [J]. Nature, 2006,443(7108):205-209.
- [4] Knapp A K, Beier C, Briske D D, et al. Consequences of more extreme precipitation regimes for terrestrial ecosystems[J]. Bioscience, 2008,58(9):811-821.
- [5] Lehrsch G A. Freeze-thaw cycles increase near-surface aggregate stability[J]. Soil Science, 1998,163(1):63-70.
- [6] Jarvis S C, Stockdale E A, Shepherd M A, et al. Nitrogen mineralization in temperate agricultural soils: processes and measurement [J]. Advances in Agronomy, 1996,57:187-235.
- [7] Peralt A L, Ludmer S K, Kent A D. Hydrologic history influences microbial community composition and nitrogen cycling under experimental drying/wetting treatments[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2013,66:29-37.
- [8] Beare M H, Gregorich E G, St-Georges P. Compaction effects on CO_2 and N_2O production during drying and rewetting of soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009,41(3):611-621.
- [9] Butterly C R, Marschner P, Mc Neill A M, et al. Rewetting CO_2 pulses in Australian agricultural soils and the influence of soil properties[J]. Biology and Fertility of Soils, 2010,46(7):739-753.
- [10] Wu J, Brookes P C. The proportional mineralization of microbial biomass and organic matter caused by air-drying and rewetting of a grassland soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2005,37(3):507-515.
- [11] Chen R R, Senbayram M, Blagodatsky S, et al. Soil C

- and N availability determine the priming effect; Microbial N mining and stoichiometric decomposition theories[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(7): 2356-2367.
- [12] Seneviratne S I, Luthi D, Litschi M, et al. Land-atmosphere coupling and climate change in Europe[J]. *Nature*, 2006, 443(7108): 205-209.
- [13] Wu Z T, Paul D, George W K, et al. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation [J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 927-942.
- [14] Jessica L B, Phoebe L Z, Matthew C F, et al. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions[J]. *Science*, 2013, 341(6145): 499-504.
- [15] Butterly C R, Bunemann E K, Mcneil A M, et al. Carbon pulses but not phosphorus pulses are related to decreases in microbial biomass during repeated drying and rewetting of soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(7): 1406-1416.
- [16] Luo Y, Zhou X. *Soil Respiration and the Environment*[M]. San Diego, California, USA: Academic Press, 2006.
- [17] de Oliveira T S, de Costa L M, Schaefer C E. Water-dispersible clay after wetting and drying cycles in four Brazilian oxisols[J]. *Soil and Tillage Research*, 2005, 83(2): 260-269.
- [18] Birch H F. The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability[J]. *Plant and Soil*, 1958, 10: 9-32.
- [19] 陈荣荣, 刘全全, 王俊, 等. 人工模拟降水条件下旱作农田土壤“Birch 效应”及其响应机制[J]. *生态学报*, 2016, 36(2): 306-317.
- [20] 王子琬, 梁新强. 土壤干湿交替对磷素释放的影响机制[J]. *环境生态学*, 2020, 2(5): 54-58.
- [21] Huxman T E, Snyder K A, Tissue D, et al. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems[J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 254-268.
- [22] Liu X, Wan S, Su B, et al. Responses of soil CO₂ efflux to water manipulation in a tall grass prairie ecosystem[J]. *Plant and Soil*, 2002, 240: 213-223.
- [23] Harper C W, Blair J M, Fay P A, et al. Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO₂ flux in a grassland ecosystem[J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(2): 322-334.
- [24] Stark J M, Firestone M K. Mechanisms for soil moisture effects on activity of nitrifying bacteria [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1995, 61(1): 218-221.
- [25] Holt J A, Hodgen M J, Lamb D. Soil respiration in the seasonally dry tropics near Townsville, North Queensland[J]. *Australian Journal of Soil Research*, 1990, 28(5): 737-745.
- [26] Sponseller R A. Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(2): 426-436.
- [27] Saetre P, Stark J M. Microbial dynamics and carbon and nitrogen cycling following re-wetting of soils beneath two semi-arid plant species[J]. *Oecologia*, 2005, 142(2): 247-260.
- [28] Wu X, Yao Z, Bruggemann N, et al. Effects of soil moisture and temperature on CO₂ and CH₄ soil-atmosphere exchange of various land use/cover types in a semi-arid grassland in Inner Mongolia, China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(5): 773-787.
- [29] Miller A E, Schimel J P, Meixner T, et al. Episodic rewetting enhances carbon and nitrogen release from chaparral soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(12): 2195-2204.
- [30] Morillas L, Durán J, Rodríguez A, et al. Nitrogen supply modulates the effect of changes in drying-rewetting frequency on soil C and N cycling and greenhouse gas exchange [J]. *Global Change Biology*, 2015, 21(10): 3854-3863.
- [31] Vargas R, Carbone M S, Reichstein M, et al. Frontiers and challenges in soil respiration research: from measurements to model-data integration[J]. *Biogeochemistry*, 2011, 102(1): 1-13.
- [32] 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[J]. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 53-69.
- [33] Chang S C, Tseng K H, Hsia Y J, et al. Soil respiration in a subtropical montane cloud forest in Taiwan [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(5): 788-798.
- [34] 王旭, 闫玉春, 闫瑞瑞, 等. 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.
- [35] Gao J, Feng J, Zhang X, et al. Drying-rewetting cycles alter carbon and nitrogen mineralization in litter-amended alpine wetland soil[J]. *Catena*, 2016, 145(145): 285-290.
- [36] Dijkstra F A, Cheng W X. Interactions between soil and tree roots accelerate long-term soil carbon decomposition [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(11): 1046-1053.
- [37] Cheng W X. Rhizosphere priming effect: its functional relationships with microbial turnover, evapotranspira-

- tion, and C-N budgets[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(9):1795-1801.
- [38] Fierer N, Schimel J P. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67(3):798-805.
- [39] Denef K J, Six J, Paustian K, et al. Importance of macroaggregate dynamics in controlling soil carbon stabilization: short-term effects of physical disturbance induced by dry-wet cycles[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(15):2145-2153.
- [40] Canarini A, Kiær L P, Dijkstra F A. Soil carbon loss regulated by drought intensity and available substrate: A meta-analysis[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 112:90-99.
- [41] Fierer N, Schimel J P. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67(3):798-805.
- [42] 李新鸽, 韩广轩, 朱连奇, 等. 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*, 2019, 38(2):567-575.
- [43] Linn D, Doran J. Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1984, 48(6):1267-1272.
- [44] Iqbal J, Hu R, Shan L, et al. Carbon dioxide emissions from Ultisol under different land uses in mid-subtropical China[J]. *Geoderma*, 2009, 152(1/2):63-73.
- [45] Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security[J]. *Science*, 2004, 304(5677):1623-1626.
- [46] Denef K, Six J, Bossuyt H, et al. Influence of dry-wet cycles on the interrelationship between aggregate, particulate organic matter, and microbial community dynamics[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(12):1599-1611.
- [47] Franzluebbers A J, Arshad M A. Particulate organic carbon content and potential mineralization as affected by tillage and texture[J]. *Soil Science Society of American Journal*, 1997, 61(5):1382-1386.
- [48] 周虎, 彭新华, 张中彬, 等. 基于同步辐射微 CT 研究不同利用年限水稻土团聚体微结构特征[J]. *农业工程学报*, 2011, 27(12):343-347.
- [49] Or D, Smets B F, Wraith J M, et al. Physical constraints affecting bacterial habitats and activity in unsaturated porous media—a review[J]. *Advances in Water Resources*, 2007, 30(6/7):1505-1527.
- [50] Six J, Jastrow J D. Organic Matter: Turnover[M]// *Encyclopedia of Environmental Management*. CRC Press, 2012:1872-1877.
- [51] Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 45(2):115-131.
- [52] Guggenberger G, Elliott E T, Frey S D, et al. Microbial contributions to the aggregation of a cultivated grassland soil amended with starch[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31(3):407-419.
- [53] 宫春艳, 吴英, 徐明岗, 等. 红壤和褐土中磷的吸附及其对镉离子吸附—解吸的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2008, 27(6):2258-2264.
- [54] 刘艳, 马茂华, 吴胜军, 等. 干湿交替下土壤团聚体稳定性研究进展与展望[J]. *土壤*, 2018, 50(5):853-865.
- [55] Le Bissonnais Y. Aggregate stability and assessment of soil crust stability and erodibility. I. Theory and methodology[J]. *European Journal of Soil Science*, 1996, 47(4):425-437.
- [56] 付玉, 李光录, 郑腾辉, 等. 雨滴击溅对耕作层土壤团聚体粒径分布的影响[J]. *农业工程学报*, 2017, 33(3):155-160.
- [57] Xiao H, Liu G, Zhang Q, et al. Quantifying contributions of slaking and mechanical breakdown of soil aggregates to splash erosion for different soils from the Loess Plateau of China[J]. *Soil and Tillage Research*, 2018, 178:150-158.
- [58] 张威, 张旭东, 何红波, 等. 干湿交替条件下土壤氮素转化及其影响研究进展[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(4):783-789.
- [59] 刘绪军, 景国臣, 杨亚娟, 等. 冻融交替作用对表层黑土结构的影响[J]. *中国水土保持科学*, 2015, 13(1):42-46.
- [60] Balser T C, Firestone M K. Linking microbial community composition and soil processes in a California annual grassland and mixed-conifer forest[J]. *Biogeochemistry*, 2005, 73(2):395-415.
- [61] Kim D G, Vargas R, Bondlamberty B, et al. Effects of soil rewetting and thawing on soil gas fluxes: A review of current literature and suggestions for future research[J]. *Biogeosciences*, 2012, 9(7):2459-2483.
- [62] Jin V L, Haney R L, Fay P A, et al. Soil type and moisture regime control microbial C and N mineralization in grassland soils more than atmospheric CO₂-induced changes in litter quality[J]. *Soil Biology and Bio-*

- chemistry, 2013,58:172-180.
- [63] Devêvre O C, Horwáth W R. Decomposition of rice straw and microbial carbon use efficiency under different soil temperatures and moistures[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000,32(11/12):1773-1785.
- [64] Wu J, Brookes P C. The proportional mineralisation of microbial biomass and organic matter caused by air-drying and rewetting of a grassland soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2005,37(3):507-515.
- [65] Xiang S R, Doyle A, Holden P A, et al. Drying and rewetting effects on C and N mineralization and microbial activity in surface and subsurface California grassland soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008,40(9):2281-2289.
- [66] Casals P, Gimeno C, Carrara A, et al. Soil CO₂ efflux and extractable organic carbon fractions under simulated precipitation events in a Mediterranean Dehesa[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009,41(9):1915-1922.
- [67] Laganiere, Pare, Bergeron, et al. The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012,53:18-27.
- [68] 杨鹏辉,李贵全,郭丽,等.干旱胁迫对不同抗旱大豆品种花荚期质膜透性的影响[J].干旱地区农业研究, 2003,21(3):127-130.
- [69] Costa J H, Jolivet Y, Hasenfratz-Sauder M P, et al. Alternative oxidase regulation in roots of *Vigna unguiculata* cultivars differing in drought/salt tolerance[J]. Journal of Plant Physiology, 2007,164(6):718-727.
- [70] Guo W H, Li B, Huang Y M, et al. Effects of different water stresses on eco-physiological characteristics of *Hippophae rhamnoides* seedlings[J]. Acta Botanica Sinica, 2003,45(10):1238-1244.
- [71] 陈钰佩,高翠民,任彬彬,等.水分胁迫下氮素形态影响水稻根系通气组织形成的生理机制[J].南京农业大学学报,2017,40(2):273-280.
- [72] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change[J]. Nature, 2006,440(7081):165-173.
- [73] Lützow M V, Kögel-Knabner I. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition-what do we know? Biol Fert Soils[J]. Biology and Fertility of Soils, 2009,46(1):1-15.
- [74] Orchard V A, Cook F J. Relationship between soil respiration and soil moisture[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1983,15(4):447-453.
- [75] 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[J]. Global Change Biology, 1998,4(2):217-227.
- [76] Davidson E A, Janssens I A, Luo Y Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q₁₀[J]. Global Change Biology, 2006,12(2):154-164.
- [77] Sierra C A, Malghani S, Loescher H W. Interactions among temperature, moisture, and oxygen concentrations in controlling decomposition rates in a boreal forest soil[J]. Biogeosciences, 2017,14(3):703-710.
- [78] 丁玉蓉.辽河三角洲不同湿地类型土壤团聚体与颗粒有机质组成及其对土壤碳库的稳定性指示意义[D].山东青岛:青岛大学,2012.
- [79] Shi P, Thorlacius S, Keller T, et al. Soil aggregate breakdown in a field experiment with different rainfall intensities and initial soil water contents[J]. European Journal of Soil Science, 2017,68(6):853-863.
- [80] Singh R P, Fu D F, Zhi W. Water holding capacity and microbial biomass of substrates affecting performance of constructed wetlands in times of drought[J]. Fresenius Environmental Bulletin, 2013,22(12):3541-3548.
- [81] Canarini A, Carrillo Y, Mariotte, et al. Soil microbial community resistance to drought and links to C stabilization in an Australian grassland[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016,103:171-180.
- [82] Vogel A, Eisenhauer, N, et al. Plant diversity does not buffer drought effects on early-stage litter mass loss rates and microbial properties[J]. Global Change Biology, 2013,19(9):2795-2803.
- [83] 王君,宋新山,王苑.多重干湿交替对土壤有机碳矿化的影响[J].环境科学与技术,2013,36(11):31-35.
- [84] Denef K, Six J, Bossuyt H, et al. Influence of dry-wet cycles on the interrelationship between aggregate, particulate organic matter, and microbial community dynamics[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2001,33(12):1599-1611.
- [85] Zhu B, Cheng W X. Impacts of drying-wetting cycles on rhizosphere respiration and soil organic matter decomposition[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2013,63:89-96.
- [86] Lei C, Booker F L, Cong T, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO₂[J]. Science, 2012,337(6098):1084-1087.