

东北东部森林生态系统土壤呼吸组分的分离量化

杨金艳, 王传宽*

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要: 对森林生态系统的土壤呼吸组分进行分离和量化, 确定不同组分 CO_2 释放速率的控制因子, 是估测局域和区域森林生态系统碳平衡研究中必不可少的内容。采用挖壕法和红外气体分析法测定无根和有根样地的土壤表面 CO_2 通量(R_s), 确定东北东部 6 种典型森林生态系统 R_s 中异养呼吸(R_H)和根系自养呼吸(R_A)的贡献量及其影响因子。具体研究目标包括: (1) 量化各种生态系统的 R_H 及其与主要环境影响因子的关系; (2) 量化各种生态系统 R_s 中根系呼吸贡献率(RC)的季节动态; (3) 比较 6 种森林生态系统 R_H 和 R_A 的年通量。土壤温度、土壤含水量及其交互作用显著地影响森林生态系统的 R_H ($R^2 = 0.465 \sim 0.788$), 但其影响程度因森林生态系统类型而异。硬阔叶林和落叶松人工林的 R_H 主要受土壤温度控制, 其他生态系统 R_H 受土壤温度和含水量的联合影响。各个森林生态系统类型的 RC 变化范围依次为: 硬阔叶林 32.40% ~ 51.44%; 杨桦林 39.72% ~ 46.65%; 杂木林 17.94% ~ 47.74%; 蒙古栎林 34.31% ~ 37.36%; 红松人工林 33.78% ~ 37.02%; 落叶松人工林 14.39% ~ 35.75%。每个生态系统类型 R_H 年通量都显著高于 R_A 年通量, 其变化范围分别为 337 ~ 540 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 88 ~ 331 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。不同生态系统间的 R_H 和 R_A 也存在着显著性差异。

关键词: 根呼吸; 异养呼吸; 土壤呼吸; 土壤温度; 土壤含水量; 温带森林

文章编号: 1009-0933(2006)06-1640-08 中图分类号: Q143, Q948.113, S153 文献标识码: A

Partitioning soil respiration of temperate forest ecosystems in Northeastern China

YANG Jin-Yan, WANG Chuan-Kuan* (College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1640~1647.

Abstract: Quantifying soil respiration components and their relations to environmental controls is essential to estimates of both local and regional carbon budgets of forest ecosystems. In this study, we used trenching-plot and infrared gas exchange analyzer approaches to determine heterotrophic (R_H) and autotrophic respiration (R_A) in soil surface CO_2 flux for six major temperate forest ecosystems in northeastern China. The ecosystems were: Mongolian oak forest (dominated by *Quercus mongolica*), poplar-birch forest (dominated by *Populus davidiana* and *Betula platyphylla*), mixed-wood forest (composed of *P. davidiana*, *B. platyphylla*, *Fraxinus mandshurica*, *Tilia amurensis*, *Acer amono*, etc.), hard-wood forest (dominated by *F. mandshurica*, *Juglans mandshurica*, and *Phellodendron amurense*), Korean pine (*Pinus koraiensis*) and Dahurian larch (*Larix gmelinii*) plantations, representing typical secondary forest ecosystems in this region. Our specific objectives were to: (1) quantify R_H and its relationships with environmental factors for the forest ecosystems, (2) characterize seasonal dynamics in the contribution of root respiration to total soil surface CO_2 flux (RC), and (3) compare annual CO_2 fluxes from R_H and R_A among the six forest ecosystems. Soil temperature, Soil water content, and their interactions significantly affected R_H in the ecosystems, and explained 46.5% ~ 78.8% variations in R_H . However, the environmental controlling factors of R_H varied with ecosystem types: soil

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470304); 教育部重点基金资助项目(105062); 东北林业大学人才引进基金资助项目(2004-07)

收稿日期: 2005-02-21; 修订日期: 2005-12-20

作者简介: 杨金艳(1975~), 女, 吉林桦甸人, 博士, 主要从事森林生态系统和碳循环研究。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangckcf@nefu.edu.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30470304), Department of Education Fund (No. 105062), and Innovated Talent Program of NEFU (2004-07)

Received date: 2005-02-21; **Accepted date:** 2005-12-20

Biography: YANG Jin-Yan, Ph.D., mainly engaged in forest ecosystem and carbon cycling.

temperature in hardwood and Dahurian larch forest ecosystems, soil temperature and water content in the others. The RC for hardwood, poplar-birch, mixed-wood, Mongolian oak, Korean pine and Dahurian larch forest ecosystems varied between 32.40% ~ 51.44%, 39.72% ~ 46.65%, 17.94% ~ 47.74%, 34.31% ~ 37.36%, 33.78% ~ 37.02%, 14.39% ~ 35.75%, respectively. The annual CO_2 fluxes from R_H were significantly greater than that from R_A for all the ecosystems, ranging from 337 ~ 540 $gC \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ and 88 ~ 331 $gC \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ for R_H and R_A , respectively. The annual CO_2 fluxes from R_H and R_A differed significantly among the six forest ecosystems.

Key words: root respiration; heterotrophic respiration; soil respiration; soil temperature; soil water content; temperate forest

土壤是地球上最大的陆地碳库,土壤呼吸每年释放到大气中的 CO_2 量是化石燃料释放量的 10 倍以上^[1]。土壤呼吸的变化即便很小,也会对大气 CO_2 浓度产生很大的影响。因此量化土壤呼吸强度的时空变化格局及其生物环境控制因子,是陆地生态系统碳循环研究中必不可少的内容。土壤呼吸,即土壤表面 CO_2 通量(R_s),主要由微生物和土壤动物的异养呼吸作用(Heterotrophic respiration, R_H)及根系的自养呼吸(Autotrophic respiration, R_A)组成。估算生态系统的净初级生产力(NPP)和净生态系统生产力(NEP)均需要量化 R_A 和 R_H ^[2]。同时, R_H 和 R_A 对环境变量(如土壤温度)的响应和适应性可能不同^[3, 4],因而在全球变化条件下可能形成不同碳通量变化格局。所以,土壤呼吸及其组分的分离和量化已经成为当今生态系统生态学、碳循环研究、植物生理学、土壤科学和全球气候变化模拟中的一个重要议题^[5, 6]。然而,作为陆地生态系统的主体,森林生态系统中这些组分的动态过程和生物环境控制因子,尤其在有关土壤呼吸组分的量化研究较少^[7-12]。东北东部的天然次生林生态系统在我国林业和生态环境建设中占有重要的地位,但对其土壤呼吸组分的研究尚未见报道。对东北森林生态系统的土壤呼吸进行分离和量化,确定不同组分 CO_2 释放速率的控制因子,不仅对于评估东北森林生态系统碳收支非常关键,而且对于评测中国温带森林生态系统在全球碳循环中的功能和地位也有着重要的意义。

野外条件下区分量化土壤呼吸中的异养呼吸和根系自养呼吸非常困难,至今尚无完美的测定方法。目前主要有 3 种方法:直接测定根系呼吸或土壤培养;通过有根和无根样地的比较测定;稳定或者放射同位素技术测定。每种方法各有利弊^[5]。这里所用的“根系呼吸”和其他研究所用的“自养呼吸”意义等同。但是“根系呼吸”有部分异养呼吸的贡献,如:共生菌根菌的根际呼吸^[13]。因为到目前为止,尚无标准方法量化根际呼吸^[5, 13]。

本研究以东北东部 6 种典型森林生态系统类型(天然蒙古栎林、杨桦林、硬阔叶林、杂木林、红松人工林和落叶松人工林)为研究对象,采用挖壕法(Trenching-plot Approach)比较测定有根和无根样地的 R_s ,以确定不同森林生态系统土壤呼吸中 R_H 和 R_A 的贡献量及其影响因子。具体的研究目标包括:(1)确定各种生态系统的 R_H 及其环境影响因子;(2)量化各种生态系统土壤呼吸中根系呼吸贡献率(RC)的季节动态;(3)比较量化 6 种森林生态系统 R_H 和 R_A 年通量。

1 研究地区自然概况

本研究样地设在黑龙江省尚志市东北林业大学帽儿山森林生态系统定位研究站(45°24' N, 127°40' E)。平均海拔 300 m,平均坡度 10~ 15°,地带性土壤为暗棕色森林土。该地区气候属于大陆性季风气候,年降水量 600~ 800 mm,雨量集中于 7、8 月份,年蒸发量 1093 mm,年平均湿度 70%;年平均温度 2.7℃,全年大于或等于 10℃的积温为 2638℃,年平均总日照时数 1856.8h,平均日照率为 43%,年均风速 1.5 $m \cdot s^{-1}$ 。早霜一般出现在 8 月末,晚霜一般在 5 月末止,无霜期约为 120~ 140d。

本研究选取该地区不同立地条件下经过不同干扰形成的 6 种典型森林生态系统类型(天然蒙古栎林、杨桦林、硬阔叶林、杂木林、红松人工林和落叶松人工林)作为研究对象,每种生态系统类型中随机设置了 3 个 20 m × 30 m 固定样地进行土壤呼吸及其组分的分离量化测定。具体样地立地状况和植被组参见文献^[14]。

2 研究方法

2.1 土壤表面 CO_2 通量及环境因子测定

土壤表面 CO_2 通量 (R_s) 利用 Li-6400-09 同化室连接到 Li-6400 便携式 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 测定系统 (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA) 进行测定。2004 年 4 月中旬在每个固定样地内随机布置 8 个内径为 10.2 cm, 高为 8cm 的 PVC 土壤环。将 PVC 环的一端削尖, 压入土中, 减少布置土壤环对土壤的镇压作用, 并保持土壤环在整个测定期间位置不变。土壤环全部布置完毕后, 至少 24h 后开始第 1 次测定^[15]。在 2004 年 5~10 月期间, 每 2 周测定一次 R_s , 共测定 12 次。与此同时, 用数字式瞬时温度计分别测定 2 cm 和 10 cm 的土壤温度 (T_2 和 T_{10}); 用烘干法测定 2 cm 和 10 cm 的土壤含水量 (W_2 和 W_{10})。所有这些测定, 基本涵盖了本地区除冬季以外的土壤温度和含水量的季节变化范围。此外, 在研究样地邻近的气象观测场安装 Campbell Scientific 数据采集器 (Campbell Scientific, Inc., Utah, USA), 每 15 min 记录 1 次, 长期连续测定 2cm 和 10cm 土深处的土壤温度和含水量。

2.2 异养呼吸和根呼吸测定

根系自养呼吸 (R_A) 测定采用挖壕法测定^[6]。2004 年 4 月中旬在每块固定样地的外围距样地边界 2~3m 处随机选择 4 个 50cm × 50cm 小样方, 在小样方四周挖壕深至 55~75cm (植物根系分布层以下), 壕内用双层厚塑料布隔离小样方周围的根系; 再除去小样方内所有活体植物, 并在随后的测定中始终保持小样方内没有活体植物; 最后每个小样方内安置一个 PVC 土壤环, 安置方法同前。

根据 Kelting 等^[13] 报道, 根系切断后即开始死亡, 其分解过程在切断后第 1 个月内就已开始进行。因此, 自 2004 年 6 月上旬起 (在根切断 2 个月后), 与常规的 R_s 测定同步, 测定挖壕样方内的 R_s 共 10 次, 测定方法同前。挖壕样方内的 R_s 包括了微生物、土壤动物呼吸以及土壤有机物分解释放的 CO_2 , 即异养呼吸 R_H ; 而非挖壕样地的 R_s 包括了土壤的 R_H 和 R_A 。挖壕样方与非挖壕样方 R_s 之差, 即被认为是 R_A 。

2.3 数据分析

所有数据利用 SAS 统计软件 (SAS Institute, 2000) 进行分析。因为对同一土壤环的 R_s 和 R_H 重复测定违背了经典回归统计中的独立性假定条件, 因此必须将时间自相关效应考虑在内。为得到线性和方差齐性, 将 R_s 和 R_H 进行了自然对数转换。然后采用混合效应程序 (PROC MIXED) 对土壤温度 (T_2 和 T_{10})、土壤含水量 (W_2 和 W_{10}) 及其交互作用进行多元逐步回归分析^[15], 并对所有的模型进行残差检验以满足统计要求。模型可用下式表示:

$$\ln(R) = a + b \times T + c \times W + d \times T \times W \quad (1)$$

式中, R 为 R_s 或 R_H ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); T 为 2cm 或 10cm 的土壤温度 ($^{\circ}\text{C}$); W 为 2cm 或 10cm 的土壤质量含水量 (%). a 为截距, b 、 c 和 d 分别为土壤温度、土壤湿度和两者相互作用的反应系数。

总体看来, CO_2 通量与 10cm 土深处的温度和含水量相关更为紧密 (表 1)。因此选用 T_{10} 和 W_{10} 为自变量进行 CO_2 年通量估测。生长季期间 (2004-05-01~2004-10-31, 10cm 的土壤温度 $> 0^{\circ}\text{C}$ 时) CO_2 通量是由实测数据及其统计模型获取。为了估测每个生态系统的 CO_2 年通量, 先建立每个样地的定期实测的 T_{10} 和 W_{10} 与样地邻近数据采集器在同一时刻实测的 T_{10} 和 W_{10} 之间的相关模型; 然后通过数据采集器的连续土壤温度和含水量测定值来获得的各个生态系统类型中相应的 T_{10} 和 W_{10} 。最后以这些连续的 T_{10} 和 W_{10} 为输入值, 代入表 1 中的模型方程, 以日为时间步长累加而成生长季的 CO_2 通量。

由于 Li-6400 便携式 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 测定系统在低温条件下工作存在一定困难, 所以根据以前的研究经验, 暂且假定个生态系统类型生长季的 CO_2 通量占其年土壤呼吸总量的 80%^[15]。

在比较各个生态系统的 RC 值时, 为了消除各个生态系统测定不同步性而导致的 RC 差异, 采用了每个测定时段内各个生态系统土壤温度和含水量的平均实测值作为输入参数, 由上述的 CO_2 通量回归方程计算得到了该时段的 RC 值。然后, 采用成对 t 检验来比较 10 个测定时段中各个生态系统类型 RC 的差异。

3 结果分析

3.1 不同生态系统类型的土壤异养呼吸模型及其影响因子

在不同的生态系统中, 土壤温度(T_2 和 T_{10}) 和土壤湿度(W_2 和 W_{10}) 及其交互作用均显著地($\alpha = 0.05$) 影响 $\ln(R_H)$, 但其影响程度因生态系统类型和土壤深度而异(表 1)(2cm: $R^2 = 0.521 \sim 0.788$; 10cm: $R^2 = 0.465 \sim 0.715$)。与土壤湿度相比, $\ln(R_H)$ 与土壤温度的关系更为密切, $\ln(R_H)$ 与 T_2 和 T_{10} 均为显著正相关。 $\ln(R_H)$ 与 W_2 和 W_{10} 的相关性因生态系统类型而异。除硬阔叶林和落叶松林外, 其他 4 个生态系统的 $\ln(R_H)$ 与 W_2 均存在着显著的正相关关系; 红松林、杨桦林和蒙古栎林中 $\ln(R_H)$ 与 W_{10} 呈显著正相关。 $\ln(R_H)$ 与土壤温度和含水量的交互作用($T \times W$) 的关系因土壤深度和生态系统类型而异。当土深为 10cm 时, 除杨桦林中 $\ln(R_H)$ 与($T \times W$) 存在显著的负相关之外, 其他 5 个生态系统均不存在显著的相关关系; 当土深为 2cm 时, 除硬阔叶林和落叶松林外, 其余 4 个生态系统均存在显著的负相关关系。

除蒙古栎林和落叶松林外, $\ln(R_H)$ 与土深 10cm 处的温度和含水量的关系更为紧密。因此, 本文余下部分的分析和讨论均选用土深 10cm 所测得的参数建立的多元回归模型。

表 1 不同生态系统土壤异养呼吸(R_H) 与土壤温度(T_2 和 T_{10}) 和土壤含水量(W_2 和 W_{10}) 的回归模型*

Table 1 Regression models of heterotrophic respiration (R_H) against soil temperature (T_2 and T_{10}) and soil water content (W_2 and W_{10}) for different forest ecosystems

生态系统 Forest ecosystem	土壤深度 Soil depth(cm)	回归方程 Regression model	决定系数 R^2	概率 p
蒙古栎林 Mongolian oak forest	10	$\ln(R_H) = -0.6053 + 0.0715 \times T_{10} + 1.4047 \times W_{10}$	0.465	= 0.010
	2	$\ln(R_H) = -1.1813 + 0.1315 \times T_2 + 2.0415 \times W_2 - 0.1157 \times T_2 \times W_2$	0.521	= 0.011
杨桦林 Poplar-birch forest	10	$\ln(R_H) = -2.1309 + 0.1921 \times T_{10} + 3.4380 \times W_{10} - 0.2054 \times T_{10} \times W_{10}$	0.671	= 0.005
	2	$\ln(R_H) = -1.8271 + 0.1510 \times T_2 + 1.5189 \times W_2 - 0.0734 \times T_2 \times W_2$	0.651	< 0.001
硬阔叶林 Hard-wood forest	10	$\ln(R_H) = -0.7480 + 0.1047 \times T_{10}$	0.547	< 0.001
	2	$\ln(R_H) = -0.5607 + 0.0836 \times T_2$	0.527	< 0.001
杂木林 Mixed-wood forest	10	$\ln(R_H) = -0.6405 + 0.1077 \times T_{10}$	0.650	< 0.001
	2	$\ln(R_H) = -2.2381 + 0.1807 \times T_2 + 2.4015 \times W_2 - 0.1271 \times T_2 \times W_2$	0.571	= 0.002
红松人工林 Korean pine plantation	10	$\ln(R_H) = -1.2316 + 0.1125 \times T_{10} + 1.0074 \times W_{10}$	0.572	= 0.029
	2	$\ln(R_H) = -2.8936 + 0.2256 \times T_2 + 3.4237 \times W_2 - 0.1910 \times T_2 \times W_2$	0.554	= 0.025
落叶松人工林 Dahurian larch plantation	10	$\ln(R_H) = -0.5789 + 0.0808 \times T_{10}$	0.715	< 0.001
	2	$\ln(R_H) = -0.5302 + 0.0729 \times T_2$	0.788	< 0.001

* 没有显著贡献的回归方程项已经被省略 Insignificant term ($\alpha = 0.05$) is not listed in the table

3.2 土壤呼吸中根系呼吸贡献率(RC)及其季节动态

不同生态系统类型 RC 的变化范围从大到小依次为: 硬阔叶林 32.40% ~ 51.44%; 杨桦林 39.72% ~ 46.65%; 杂木林 17.94% ~ 47.74%; 蒙古栎林 34.31% ~ 37.36%; 红松林 33.78% ~ 37.02%; 落叶松林 14.39% ~ 35.75%。平均值成对 t 检验分析结果表明: 落叶松林的 RC 显著地小于其他生态系统类型(表 2)。其中, 硬阔叶林的 RC 最高, 是 RC 最低的落叶松林的 1.60 倍。

不同森林生态系统 RC 季节动态基本上呈现一致的单峰曲线格局(图 1)。除红松林外, 各生态系统在测定初期(6月初) RC 较低, 变化范围为 23.05% ~ 43.23%; 随着温度的升高, RC 逐渐增大, 在 7 月和 8 月份达到峰值, 但峰值出现时间存在差异; 而后, RC 逐渐下降, 在测定末期(10月末)降为最低, 变化范围为 14.39% ~ 39.72%。红松林在整个测定期间波动非常小, 变化范围为 33.78% ~ 37.02%, 其峰值出现

表 2 6 个生态系统的根系呼吸贡献率(RC)平均值成对 t 检验

Table 2 Paired- t test for means of root respiration contribution to total soil surface CO_2 flux (RC) for the six forest ecosystems

生态系统 Forest ecosystem	RC 平均值 (%) RC mean	标准误 SE	显著性差异
			($\alpha = 0.05$) 组别 Group of significant difference
硬阔叶林 Hard-wood forest	46.23	0.0568	A
杨桦林 Poplar-birch forest	44.53	0.0211	AB
杂木林 Mixed-wood forest	40.13	0.0914	BCD
蒙古栎林 Mongolian oak forest	35.90	0.0098	CD
红松人工林 Korean pine plantation	34.98	0.0106	D
落叶松人工林 Dahurian larch plantation	28.83	0.0663	E

在10月初。

3.3 土壤异养呼吸和根系自养呼吸年通量

所有森林生态系统 R_H 年通量均显著 ($\alpha = 0.05$) 高于 R_A , 而且不同的生态系统之间的 R_H 和 R_A 也存在显著性差异 (图2)。不同生态系统 R_H 和 R_A 年通量变化范围分别为 $337 \sim 540 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $88 \sim 331 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。 R_H 和 R_A 年通量最大值分别出现在杂木林 ($540 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 和硬阔叶林 ($331 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)；最小值均出现在落叶松林 (337 和 $88 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)。落叶松林的 R_H 和 R_A 年通量分别是前者的 62.4% 和 26.6% 。

4 讨论

4.1 森林生态系统的土壤呼吸组分及其影响因子

土壤呼吸对环境因子变化的潜在响应取决于 R_H 和 R_A 所占的比例, 因为二者对环境变量 (如土壤温度和湿度、立地状况、物种组成、气候、林龄、养分有效性) 的响应可能有所不同^[3, 4, 41]。本研究的 R_H 和 R_A 范围分别为 $337 \sim 540 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $88 \sim 331 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 与大多数温带森林的研究结果相符, 其 R_H 和 R_A 变化范围分别为 $310 \sim 692 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $122 \sim 663 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[16]。虽然有研究报道 R_A 高于 R_H ^[17, 18], 但在大部分陆地生态系统中, R_H 在很大程度上是 R_s 的优势组成部分 (dominant fraction)^[5]。Buchmann 等^[19] 对 47~146 年生挪威云杉 (*Pinus abies*) 生态系统的研究报道, 异养呼吸组分占土壤呼吸的比例 $> 70\%$ 。绝大多数研究结果表明 R_H 所占土壤呼吸的比例波动在 $50\% \sim 68\%$ 之间^[13, 20, 21]。本研究还发现阔叶林 R_H 和 R_A 呈现出高于针叶林的趋势, 二者之和即 R_s 年通量阔叶林高于针叶林。这与 Raich 和 Tufekcioglu^[22] 的研究结论一致。他们对采用相同方法在相同土壤母质和相似地形条件下的植物群落土壤呼吸研究测定进行了比较分析, 结果表明针叶林中的土壤呼吸速率比类似土壤条件下阔叶林的平均低 10% 。这种差异可能是由于生态系统的碳分配格局、凋落物产量、凋落物养分等不同而造成的^[22, 23]。本研究的 R_A 范围, 尤其是落叶松林和红松林生态系统要比其他研究^[24, 25] 略低, 可能是由于测定方法和假定的非生长季 CO_2 通量比例等不同而造成。

R_s 中所包含的每个生物过程都会受到土壤温度和湿度的强烈影响^[26, 27], 但其影响程度可能因具体立地条件和季节而变化。Bond-Lamberty 等^[16] 对全球范围内 54 个森林立地的 R_H 和 R_A 与 R_s 的关系进行综合分析后发现, R_s 与 R_H 和 R_A 均显著相关, 且这种关系并不受生物群落类型、测定方法、年均温、纬度、降水、土壤排水状况和叶片习性等的显著影响。可见, 影响 R_s 的环境因子也会相应地影响 R_H 和 R_A 。同样, 在本研究中, 土壤温度 (T_2 和 T_{10}) 和土壤含水量 (W_2 和 W_{10}) 以及两者的交互作用均显著地影响 R_s ^[28], 也对 R_H 产生影响 (表1) 但其影响程度因生态系统和土壤深度而异。其中, 土壤温度和湿度 (T_{10} 和 W_{10}) 以及两者的相互作用

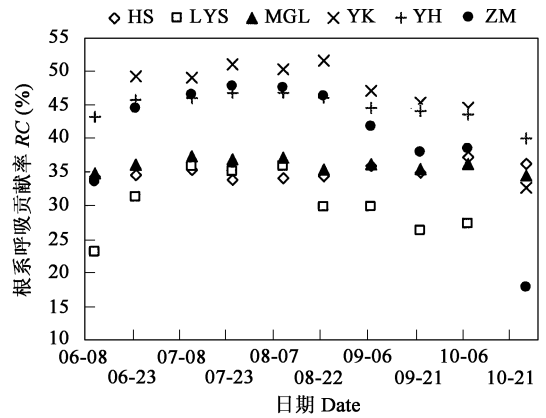


图1 不同生态系统土壤根系呼吸贡献率(RC)的季节动态

Fig.1 Seasonality of the contributions of root respiration to soil surface CO_2 flux (RC) for the six forest ecosystems

HS,LYS,MGL,YK,YH和ZM依次代表红松人工林、落叶松人工林、蒙古栎林、硬阔叶林、杨桦林和杂木林 HS, LYS, MGL, YK, YH, and ZM represent Korean pine plantation, Dahurian larch plantation, Mongolian oak forest, Hard-wood forest, Poplar-birch forest and mixed-wood forest, respectively

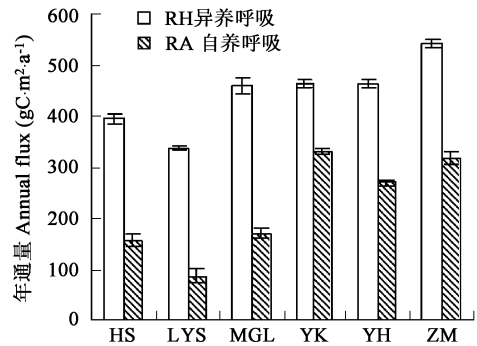


图2 不同生态系统土壤异养呼吸和根系呼吸年通量比较

Fig.2 The annual flux of heterotrophic respiration and autotrophic respiration for the six forest ecosystems

图标与图1相同 The figure legends are the same as those in Fig.1

可以解释 46.5% ~ 71.5% 的 R_H 变异。除物理环境因子之外, 生物群落(土壤和植被)特征也是影响 R_S 、 R_H 和 R_A 的重要因子^[29]。例如, Zogg^[30] 发现美国北部硬阔叶林(主要是糖槭 [*Acer saccharum* Marsh.]) 土壤温度主要控制林分的根呼吸季节变化, 而氮有效性是影响林分间土壤呼吸速率空间格局的重要因子。

4.2 土壤呼吸中根系呼吸贡献率及其季节动态

植被生态系统类型和物种组成对根系动态和物候具有重大影响^[2, 39]。本研究中不同生态系统土壤呼吸中根系呼吸贡献率(RC)为 28.83% ~ 46.23%, 这一结果与其他温带地区的研究很相近^[31-36]。根系呼吸贡献率受植被碳分配^[37]、植被根系特性^[38]、土壤水热状况等因子的综合影响。Högberg 等^[37]通过环割试验发现根系的生理呼吸和根际微生物呼吸主要受光合产物驱动。Burton 等^[38]对不同北美森林生态系统的根呼吸研究发现, 裸子植物(白云杉 *Picea glauca*, 赤松 *Pinus resinosa*, 湿地松 *Pinus elliotii*) 比被子植物(香脂杨 *Populus balsamifera*, 栎-山核桃 *Quercus-Carya*, 北美鹅掌楸 *Liriodendron tulipifera*, 糖槭 *Acer saccharum*) 根呼吸速率低, 主要原因是前者细根氮浓度较低。本研究中, 落叶松人工林的 RC 显著地低于其他生态系统类型, 可能原因之一是该生态系统类型林分密度低^[14], 其根系生物量和生产力较低, 从而可能使得 RC 值较低。至于导致不同生态系统间 RC 差异的机理还需要进一步研究。

本研究得出的 RC 值低于森林生态系统(尤其是针叶林) RC 平均值为 45% ~ 50%^[5], 但是比张政权等^[12]在相同地区的人工林林分(落叶松、樟子松、红松和白桦林)的根呼吸要高, 其 RC 值平均仅为 20% ~ 30%。这些可能由于测定方法、立地特征差异、物种组成、气候、和林分年龄差异等诸多原因造成的^[26]。例如, 采用挖壕法时, 在切断森林植物的根系的同时, 增加了挖壕小样方内的分解底物, 无疑会增加土壤异养呼吸在土壤呼吸中占的比例。此外, 挖壕小样方内土壤水热条件略有变化, 土壤温湿度略高于非挖壕样地, 这也可能会造成小样方内 R_H 偏高^[14]。

森林生态系统 RC 的季节动态主要受土壤温度和植被根系物候的驱动^[40, 41]。本研究中, 除红松林外, 其余生态系统 RC 在 7 月和 8 月份达到峰值, 但峰值出现时间存在差异。其他一些研究也得出了类似的季节动态^[4, 6, 42]。红松林生态系统的 RC 的季节变化相当稳定($SE = 0.0106$), 峰值出现推迟到 10 月份。这可能是因为作为本研究中的唯一常绿树种, 红松林的 RC 本身比较稳定, 而在 10 月初总土壤呼吸下降的幅度大于根呼吸, 从而使根系呼吸在土壤呼吸中占的比例增大。此外, 不同树种的光合产物分配格局可能影响季节变化^[4]。

总之, 温带主要森林生态系统土壤的自养和异养呼吸主要受土壤温度、土壤含水量、生态系统类型等的综合影响。其中根系呼吸在土壤呼吸中的贡献率主要受植被根系的物候期和土壤温度的影响, 且一般低于土壤异养呼吸的贡献率。因而, 准确估算和预测本地区乃至区域的碳收支, 应充分考虑上述生物环境的影响。

References:

- [1] Schlesinger W H. Carbon balance in terrestrial detritus. Annual Review of Ecology and Systematics, 1977, 8: 51~ 81.
- [2] Gower S T, Krankina O N, Olson R J, et al. Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. Ecological Applications, 2001, 11: 1395~ 1411.
- [3] Boone R D, Nadelhoffer K J, Canary J D, et al. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. Nature, 1998, 396: 570 ~ 572.
- [4] Wildén B and Majdi H. Soil CO₂ efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: seasonal and diurnal variation. Canadian Journal of Forest Research, 2001, 31: 786~ 796.
- [5] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, et al. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. Biogeochemistry, 2000, 48: 115~ 146.
- [6] Bond-Lamberty B, Wang C K, Gower S T. The contribution of root respiration to soil surface CO₂ flux in a boreal black spruce chronosequence. Tree Physiology, 2004, 22: 993~ 1001.
- [7] Li L H, Han X G, Wang Q B, et al. Separating root and soil microbial contributions to total soil respiration in a grazed grassland in the Xilin River Basin. Acta Phytocologia Sinica, 2002, 26(1): 29~ 32.
- [8] Shanguan Z P, Shao M A. The loss of carbon with respiration of beech root in soil. Acta Pedologica Sinica, 2000, 37: 549~ 552.

- [9] Jiang L F, Shi F C, Wang H T, *et al.* Root respiration in *Larix gmelinii* plantations in Northeast China. *Plant Physiology Communications*, 2004, 40(2): 27~ 30.
- [10] Chen S Y, Hu C S. Soil respiration rate of farmland ecosystem in Taihang Piedment. *Eco_Agriculture Research*, 1997, 5(2):42~ 46.
- [11] Liu J J, Wang D X, Lei R D, *et al.* Soil respiration and release of carbon dioxide from natural forest of *Pinus tabulaeformis* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata*. *Scientia Silvae Sinicae*, 2003, 39(2): 8~ 13.
- [12] Zhang X Q, Wang W J, Zu Y G, *et al.* The difference between different components of soil respiration in several types of forests in Northeastern China. *Journal of Northeast Forestry University*, 2005, 33(2): 46~ 48.
- [13] Kelling D L, Burger J A, Edwards G S. Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and rootfree soil respiration in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30: 961~ 968.
- [14] Yang J Y, Wang C K. Soil carbon storage and flux of temperate forest ecosystems in northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 2875~ 2882.
- [15] Wang C K, Bond-Lamberty B, Gower ST. Soil surface CO₂ flux in a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research*, 2002, 108 (D3): art. no. 8224.
- [16] Bond-Lamberty B, Wang C, Gower ST. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology*, 2004, 10: 1756~ 1766.
- [17] Helal H M, Sauerbeck D. Short term determination of the actual respiration rate of intact plant roots. *Plant Roots and Their Environment*, 1991, 22: 88~ 92.
- [18] Thierion V, Laudelout H. Contribution of root respiration to total CO₂ efflux from the soil of a deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, 26: 1142~ 1148.
- [19] Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32: 1625~ 1635.
- [20] Nakane K, Kohno T, Horikoshi T. Root respiration rate before and just after clear-felling in a mature, deciduous, broad-leaved forest. *Ecological Research*, 1996, 11: 111~ 119.
- [21] Lin G, Ehleringer J R, Rygielwicz P T, *et al.* Elevated CO₂ and temperature impacts on different components of soil CO₂ efflux in Douglas-fir terracosms. *Global Change Biology*, 1999, 5: 157~ 168.
- [22] Raich J W, Tufekcioglu A. Vegetation and Soil Respiration: Correlations and Controls. *Biogeochemistry*, 2000, 48: 71~ 90.
- [23] Landsberg J J, Waring R H. A Generalised Model of Forest Productivity Using Simplified Concepts of Radiation-Use Efficiency, Carbon Balance and Partitioning. *Forest Ecology and Management*, 1997, 95: 209~ 228.
- [24] Arneith A, Kelliher F M, McSevery T M, *et al.* Net ecosystem productivity, net primary productivity and ecosystem carbon sequestration in a *Pinus radiata* plantation subject to soil water deficit. *Tree Physiology*, 1998, 18: 785~ 793.
- [25] Gaudinski J B, Trumbore S E, Davidson E A, *et al.* Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes. *Biogeochemistry*, 2000, 51: 33~ 69.
- [26] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, 44B: 81~ 99.
- [27] Russell C A, Voroney R P. Carbon dioxide efflux from the floor of a boreal aspen forest. I. Relationship to environmental variables and estimates of C respired. *Canadian Journal of Soil Science*, 1998, 78: 301~ 310.
- [28] Yang J Y, Wang C K. Effects of soil temperature and moisture on soil surface CO₂ flux of forests in Northeastern China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30(2): 286~ 294.
- [29] Chapin III F S, Matson P A, Mooney H A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer-Verlag, 2002. 134~ 135.
- [30] Zogg G P, Zak D R, Burton A J, *et al.* Fine root respiration in northern hardwood forests in relation to temperature and nitrogen availability. *Tree Physiology*, 1996, 16: 719~ 725.
- [31] Edwards N T, Sollins P. Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components. *Ecology*, 1973, 54: 406~ 412.
- [32] Nakane K. A simulation model of the seasonal variation of cycling of soil organic carbon in forest ecosystems. *Japanese Journal of Ecology*, 1980, 30: 19~ 29.
- [33] Bowden R D, Nadelhoffer K J, Boone R D, *et al.* Contribution of aboveground litter, belowground litter, and root respiration total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, 23: 1402~ 1407.
- [34] Nakane K, Yamamoto M, Tsubota H. Estimation of root respiration rate in a mature forest ecosystem. *Japanese Journal of Ecology*, 1983, 33: 397~ 408.
- [35] Ewel K C, Cropper W P Jr, Gholz H L. Soil CO₂ evolution in Florida slash pine plantations II. Importance of root respiration. *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, 17: 330~ 333.
- [36] Striegl R G, Wickland K P. Effects of a clear-cut harvest on soil respiration in a jack pine-lichen woodland. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998,

28: 534~ 539.

- [37] Högberg, P, Nordgren A, Ågren G I. Carbon Allocation Between Tree Root Growth and Root Respiration in Boreal Pine Forest. *Oecologia*, 2002, 132: 579~ 581.
- [38] Burton A J, Pregitzer KS, Ruess R W, *et al.* Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia*, 2002, 131: 559~ 568.
- [39] Singh J S, Gupta S R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Review*, 1977, 43: 449~ 529.
- [40] Silvola J, Alm J, Ahlholm U, *et al.* The contribution of plant roots to CO₂ fluxes from organic soils. *Biology and Fertility of Soils*, 1996, 23: 126~ 31.
- [41] Burton A J, Pregitzer K S, Zogg G P, *et al.* Drought reduces root respiration in sugar maple forests. *Ecological Applications*, 1998, 8: 771~ 778.
- [42] Rayment M B and Jarvis P J. Temporal and spatial variation of soil CO₂ efflux in a Canadian boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32: 35~ 45.

参考文献:

- [7] 李凌浩, 韩兴国, 王其兵, 等. 锡林河流域一个放牧草原群落中根系呼吸占土壤总呼吸比例的初步估计. *植物生态学报*, 2002, 26 (1): 29~ 32.
- [8] 上官周平, 邵明安. 土壤中山毛榉根系呼吸的碳素损失. *土壤学报*, 2000, 37: 549~ 552.
- [9] 姜丽芬, 石福臣, 王化田, 等. 东北地区落叶松人工林的根系呼吸. *植物生理学通讯*, 2004, 40 (2): 27~ 30.
- [10] 陈素英, 胡春胜. 太行山前平原农田生态系统土壤呼吸速率的研究. *生态农业研究*, 1997, 5(2): 42~ 46.
- [11] 刘建军, 王得祥, 雷瑞德, 等. 秦岭天然油松、锐齿栎林地土壤呼吸与 CO₂ 释放. *林业科学*, 2003, 39(2): 8~ 13.
- [12] 张宪权, 王文杰, 祖元刚, 等. 东北地区几种不同林分土壤呼吸组分的差异性. *东北林业大学学报*, 2005, 33(2): 46~ 48.
- [14] 杨金艳, 王传宽. 东北东部森林生态系统土壤碳贮量和碳通量的研究. *生态学报*, 2005, 25(11): 2875~ 2882.
- [28] 杨金艳, 王传宽. 土壤水热条件对东北森林土壤表面 CO₂ 通量的影响. *植物生态学报*, 2006, 30(2): 286~ 294.