

移栽自不同纬度的落叶松 (*Larix gmelinii* Rupr.) 林的春季土壤呼吸

王庆丰, 王传宽*, 谭立何

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要: 以往的土壤呼吸(R_s)研究大多集中于生长季, 而对非生长季 R_s 的认知甚少。常见于中高纬度地区的春季土壤冻融交替是影响陆地生态系统碳循环的关键事件, 是 R_s 年内变化格局的转折期。但是春季冻融交替期间 R_s 的动态规律及其机理过程尚缺乏了解。研究以我国北方森林的优势类型——兴安落叶松 (*Larix gmelinii* Rupr.) 林为对象, 在其自然分布区内, 将地处 4 个纬度(处理)的 8 年生兴安落叶松林生态系统整体移至其分布区的南缘, 以模拟气候暖化对 R_s 及其组分的影响。在春季土壤冻融交替时期, 采用红外气体分析法和根系排除法测定了移栽自不同纬度的落叶松林的 R_s 和异养呼吸(R_h) 及其相关的环境因子。研究结果表明: R_s 与温度的耦联关系随土壤解冻进程而变化。在解冻初期和中期, R_s 的日进程与温度解耦联, 但在土壤完全解冻后却强烈地依赖于土壤温度。从整个土壤解冻过程看, 4 个处理的 R_s 和 R_h 与土壤温度和含水量相关极显著 ($R^2 = 0.569 \sim 0.743, P < 0.001$)。解冻的初期和中期的 R_s 基本上来自 R_h 组分, 土壤根际呼吸(R_r) 到 4 月底才出现。 R_s 和 R_h 均受到实验处理、解冻时期及其交互作用的显著影响。 R_s 和 R_h 的平均值随着解冻的进程而增大, 而且 R_s 与 R_h 之间的差异也随之增大。 R_s 波动在 $0.50 \sim 3.30 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之间; 而 R_h 则波动在 $0.52 \sim 3.04 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之间。在相同气候条件下, 4 个处理 R_s 有随着纬度的增加而增加的趋势, 而且 R_s 对土壤温度的响应程度也随纬度增加而增加。研究结果意味着土壤解冻期间来自纬度较高的兴安落叶松林的 R_s 对气候变暖方案的响应可能更为强烈。

关键词: 冻融交替; 土壤呼吸; 异养呼吸; 根际呼吸; 兴安落叶松 (*Larix gmelinii* Rupr.); 北方森林; 纬度梯度

文章编号: 1000-0933(2008)05-1883-10 中图分类号: Q142, Q945.1, Q948, S718.5 文献标识码: A

Vernal soil respiration of *Larix gmelinii* Rupr. forests transplanted from a latitudinal transect

WANG Qing-Feng, WANG Chuan-Kuan*, TAN Li-He

College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 1883 ~ 1892.

Abstract: Alternate freezing and thawing in springs, commonly occurring in mid- and high latitudes, is an important event in carbon cycles of terrestrial ecosystems, and also a temporal transition period in seasonal dynamics of soil respiration (R_s). However, few field studies on R_s and involved mechanistic processes during this period exist. We developed a latitudinal transect, comprising of 4 sites across the distribution range of boreal Dahurian larch (*Larix gmelinii* Rupr.) in northeastern China in the fall of 2004. The sites were matched as well as possible to have the same stand characteristics (8-

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (No. 30470304 和 No. 30625010); 国家林业局“948”资助项目 (No. 2006-4-19); 国家林业科技支撑计划资助项目 (No. 2006BAD03A0703)

收稿日期: 2007-02-26; **修订日期:** 2007-09-29

作者简介: 王庆丰 (1976 ~), 男, 黑龙江巴彦人, 硕士, 主要从事森林生态系统生态学研究。

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

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30470304 and No. 30625010), State Forestry Administration of China (No. 2006-4-19) and Forestry Science and Technology Supporting Program of China (No. 2006BAD03A0703)

Received date: 2007-02-26; **Accepted date:** 2007-09-29

Biography: WANG Qing-Feng, Master candidate, mainly engaged in forest ecosystem ecology.

year-old plantations) and site conditions. Four $10 \times 10 \text{ m}^2$ larch forest plots (trees + understory + ground cover + soil A and B horizons) at each site were transplanted to Mao'ershan Forest Ecosystem Research Station-the southern boundary of the Dahurian larch distribution range ($127^\circ 30' \text{ E}$, $45^\circ 20' \text{ N}$). The experiment was a completely randomized design including 4 treatments (sites) by 4 replicate plots. We used root exclusion method and an infrared gas exchange analyzer to measure R_s and heterotrophic respiration (R_H) for the transplanted larch forest ecosystems during the soil freezing and thawing period (between March and May 2006). The temperature dependency of R_s was related to soil thawing stages. The diurnal patterns of R_s and R_H did not differ significantly among the treatments, but did in various thawing periods. The diurnal patterns of R_s and R_H were independent of soil temperature before the soil was completely thawed when they were strongly temperature - dependent. Pooling all data across the whole soil thawing process, we found that the R_s and R_H were significantly affected by soil temperature and water content across the 4 treatments ($R^2 = 0.569 - 0.743$, $P < 0.001$). The soil surface CO_2 flux was predominantly composed of R_H up till the end of April when the rhizospheric respiration (R_R) occurred. The treatment, thawing period, and their interaction significantly affected both R_s and R_H . The mean values of R_s and R_H , and their differences increased with the soil thawing proceeding. During the soil thawing process, the R_s and R_H varied from $0.50 - 3.30 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and $0.52 - 3.04 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectively. Under the same climate conditions, the R_s and its sensitivity to soil temperature tended to increase with the latitude. Our results suggest a stronger response of vernal soil respiration for more northern *Larix gmelinii* forests under climate warming scenarios.

Key Words: alternate freezing and thawing; soil respiration; heterotrophic respiration; rhizospheric respiration; *Larix gmelinii* Rupr.; boreal forest; latitudinal gradient

土壤表面 CO_2 通量(即土壤呼吸, R_s)主要包括植物根系的自养呼吸(R_R)和土壤生物异养呼吸(R_H)所放出的 CO_2 量总和,是森林生态系统向大气释放的最大碳源^[1]。 R_s 每年释放出约 $50 \sim 75 \text{ PgC}$,是化石燃料燃烧释放出的碳量的 10 倍以上^[2]。因此, R_s 的研究引起了全球变化和碳循环研究人员的高度重视。特别是北方森林生态系统的 R_s ,因其呼吸基质(土壤碳储量)丰富、且对温度变化的响应极为敏感而显得更为重要^[3]。

过去的绝大多数 R_s 测定均集中在生长季内,对非生长季的 R_s 测定及其调控机制的研究非常少,且得到的结论仍然存在很大的不确定性^[4]。在中高纬度地区(北纬 $35 \sim 65^\circ$ 之间),土壤冻融交替是森林生态系统晚冬和早春的常发事件^[5, 6],是 R_s 年内变化格局的转折期。它影响着土壤有机质的分解^[7, 8]、养分有效性及动态^[5]、微生物动态^[9, 10]等,因而直接关系到生态系统 CO_2 的排放。因此,冻融交替对 R_s 的影响是森林生态系统碳循环研究中的一个关键问题。然而,至今为止,对于冻融交替时期 R_s 的动态及其机制过程却不清。例如,过去的大量研究基本认为 R_s 与土壤温度和湿度以及光合产物的分配等密切相关。但最近有研究发现 R_s 与土壤的生物物理因子之间有时(如降雨前后、土壤解冻过程等)存在着解耦联现象^[11, 12],其中的发生规律及其内在机理尚缺乏了解。然而,由于目前用于全球变化评估和预测的绝大多数生物地球化学模型都将 R_s 描述成依赖于温度的单一过程,因此认知和量化这些耦联和解耦联关系直接关系到生态系统碳通量的估测精度^[13, 14]。另外,已有的有关冻融交替效应的研究多基于室内培养或人为控制条件下的实验^[15-17],其结果是否与土壤自然解冻过程中 R_s 动态相符还有待于验证。

兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)林是我国北方森林的优势类型,占整个大兴安岭地区的 70% 以上^[18],其碳储量为 2.39 Gt ,约占全国主要森林碳储量的 9%^[19],而且又地处我国气候变化的敏感地区。因此北方落叶松林碳循环研究有着非常重要的意义。然而,这方面的研究不但不多,而且还存在很大的不确定性^[18, 20]。

本研究以兴安落叶松林为对象,在其自然分布区内从北到南构建了一条由 4 个纬度梯度构成的样带,并将该样带上的 8 年生兴安落叶松林整体移至其分布区的南缘-黑龙江帽儿山森林生态系统定位研究站,以模拟气候暖化对北方落叶松林结构和功能的影响。本文着重研究春季土壤冻融交替期间移栽自不同纬度的兴

安落叶松林 R_s 组分的时空变化规律,为评价和预测气候变化对北方落叶松林生态系统碳循环的影响提供实测数据和理论依据。

1 实验材料与方法

1.1 实验地概况和实验设计

本研究以兴安落叶松为研究对象,以体现热量差异为主导的温度变化构建一条纬度梯度样带,在兴安落叶松的分布区内,从北到南选择 4 个纬度地点(大兴安岭塔河、大兴安岭松岭、黑河孙吴和伊春带岭)上起源、树龄(8 年生)、土壤类型、地形条件、经营方式等相匹配的兴安落叶松人工林,于 2004 年秋季将整体生态系统(树木+下木下草+枯落物+土壤 A 层和 B 层)移植至其分布区的南缘-黑龙江帽儿山森林生态系统定位研究站,以模拟气候暖化对北方落叶松林结构和功能的影响。4 个纬度梯度上的原生生境特征和林木状况参见表 1。

表 1 兴安落叶松实验样地原生生境的基本特征*

Table 1 Characteristics of the original habitats of the transplanted *Larix gmelinii* forests*

地点 Location	纬度 Latitude (°N)	经度 Longitude (°E)	土壤深度 (A+B 层) Soil depth (cm)	平均气温 MAT (°C)	1 月份 平均气温 MJaT(°C)	7 月份 平均气温 MJuT(°C)	平均 降水量 MAP(mm)	无霜期 FFP (d)	平均地径 D_0 (cm)	平均树高 H (cm)
带岭 DL	47°05'	128°54'	9.8+24.3	2.5	-22.0	20.3	575	139	3.42	306
孙吴 SW	49°13'	127°12'	20.7+79.3	-2.0	-25.5	19.5	1100	90	4.36	299
松岭 SL	50°43'	124°25'	6.9+19.2	-3.4	-26.3	17.6	508	94	2.62	172
塔河 TH	52°31'	124°39'	7.5+11.0	-2.7	-25.5	16.7	488	90	1.17	77

* MAT: mean annual air temperature; MJaT: mean January air temperature; MJuT: mean July air temperature; MAP: mean annual precipitation; FFP: frostfree period; D_0 : mean tree base diameter; H : mean tree height; DL: Dailing; SW: Sunwu; SL: Songling; TH: Tahe

帽儿山森林生态系统定位研究站(45°24'N, 127°28'E)的自然地理状况参见 Wang 等^[21]。在研究站内,移至 4 个纬度梯度的兴安落叶松林构成了 4 个处理,即带岭(DL)、孙吴(SW)、松岭(SL)和塔河(TH)。每个处理 4 个重复样地,每块样地面积为 10m×10m,移栽株行距为 1.5m×1.5m。样地布置采用完全随机设计。

1.2 土壤呼吸组分的分离及其相关环境因子的测定

土壤呼吸测定环的布置,采用了国际上认可的 PVC 环根系排除法分离 R_s 不同组分^[22],于 2004 年秋季在所有样地上布置了土壤呼吸测定环。布置方式有两种:(1)非根系排除土壤环(Untrenched soil collars):在每块固定样地内随机安置 5 个内径为 10.2cm,高为 6cm 的 PVC 土壤环,留出地面 1~2cm。从这些土壤环上测得的 CO_2 通量,定义为 R_s 。(2)根系排除土壤环(Trenched soil collars):在每个样地内随机安置 2 个内径为 25cm、高为 35cm 的大 PVC 土壤环,其嵌入土壤深度达 30cm 以上,以防止植物根系侵入^[22];同时,除去大 PVC 环内所有活体植物,并在随后的测定中始终保持其中没有活体植物;然后在每个大 PVC 环内安置一个内径为 10.2cm,高为 6cm 的 PVC 土壤环,安置方法同前。从这些根系排除土壤环测得的 CO_2 通量,则假定为土壤生物的异养呼吸(R_H)^[22~24]。以往的研究指出,根系排除土壤环安装后 2~3 个月内,被切断的植物根系腐烂分解时释放出的 CO_2 会影响 R_s 的分离效果^[24]。然而,本研究中的土壤环安装一年半之后才开始测定,因此上述假定可能比较现实。

土壤呼吸组分及土壤温度和含水量的测定:在 2006 年 3~5 月的土壤解冻期间,用 LI-6400-09 叶室连接 LI-6400 便携式 CO_2/H_2O 红外分析系统(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA),高频度地测定土壤解冻过程中各个实验处理的 R_s 和 R_H 的时间动态。与此同时,用数字式瞬时温度计分别测定 2cm 和 10cm 深处的土壤温度(T_2 和 T_{10})以及空气温度(T_a);用烘干法测定 0~10cm 的土壤重量含水量(W_{10})。该测定过程涵盖的土壤解冻深度有 0~2cm、2~5cm、5~10cm、10~20cm 和完全解冻。另外,选择土壤解冻初期(3 月下旬)、中期(4 月上旬)和完全解冻(5 月中下旬),从 07:00 至 17:00 每隔 2h 测定 R_s 和 R_H 的日变化进程。 R_s 和 R_H 的测定方

法参见Wang等^[21]。

1.3 数据处理

采用 SAS 统计软件中方差分析(ANOVA)检验实验处理、土壤解冻阶段及其交互作用对 R_s 和 R_H 的影响。采用混合效应(PROC MIXED)程序对 R_s 和 R_H 与土壤温度(T_2 和 T_{10})、土壤含水量(W_{10})及其交互作用的关系进行多元逐步回归分析^[3]。在回归建模时,考虑到 R_s 和 R_H 测定中可能的时间自相关效应,采用了重复测定程序。模型拟合的详细过程参见 Wang 等^[21]。

为了求得 R_s 和 R_H 的温度系数(Q_{10}),先用混合效应程序拟合了如下模型:

$$\ln(R_s) = \alpha + \beta T \quad (1)$$

式中, T 为 10cm 的土壤温度($^{\circ}\text{C}$); α 、 β 为回归系数。然后通过下式确定 Q_{10} ^[25]:

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

2 结果分析

2.1 土壤解冻过程中土壤呼吸组分的日动态

R_s 和 R_H 的日变化格局在 4 个处理之间的差异不显著($F_{1,4} = 0.398$, $P = 0.755$),但在不同土壤解冻时期则差异显著(图 1)。在土壤解冻初期和中期,气温的日变化不大, R_s 和 R_H 之间差异不明显,但是 R_s 和 R_H 各自的日变化趋势明显(图 1)。在土壤解冻初期, R_s 和 R_H 值呈现先降后升的趋势,最大值均出现在早晨,最小值出现在中午。在土壤解冻中期(解冻深度 $\sim 5\text{cm}$), R_s 和 R_H 值呈现先降后升再降的趋势,峰值出现在早晨和中午。在土壤解冻的初中期, R_s 和 R_H 值均表现为在 07:00 ~ 09:00 变动较大,之后则 CO_2 释放趋于稳定。

土壤完全解冻后, R_s 和 R_H 值呈现出早晚低、中午高的单峰日变化格局,基本上与温度的日变化格局吻合(图 1)。一天之中,随着温度逐渐升高,不但不同处理之间 R_s 和 R_H 的波动增大,而且 R_s 与 R_H 之间的差异也增大。

2.2 土壤解冻过程中的土壤呼吸组分

土壤解冻过程中, R_s 和 R_H 受到处理、解冻时期及其交互作用的显著影响(表 2)。自 3 月 22 日解冻前期到 5 月 31 日土壤完全解冻为止, R_s 和 R_H 的平均值随着解冻的进程而增大,而且 R_s 与 R_H 之间的差异也随之增大(图 2)。5 月份之前, R_s 与 R_H 之间的差异很小;之后两者间差异显著。 R_s 波动在 $0.50 \sim 3.30 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之间;而 R_H 则波动在 $0.52 \sim 3.04 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之间。4 个处理中 R_s 和 R_H 均随着土壤解冻的进程而增大,基本与土壤温度的变化趋势一致(图 3)。5 月 16 日之前的测定中,4 个处理各自的 R_s 与 R_H 没有显著差异;之后差异逐渐增大。土壤温度随解冻的进程不断升高,而且 T_2 和 T_{10} 之间的差异也不断加大(图 3)。土壤含水量波动较大,但基本上有随土壤解冻进程而逐渐下降的趋势。解冻期间 DL、SW、SL 和 TH 的 R_s 变化范围分别为 $0.55 \sim 3.26 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、 $0.63 \sim 3.06 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、 $0.49 \sim 3.56 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、 $0.46 \sim$

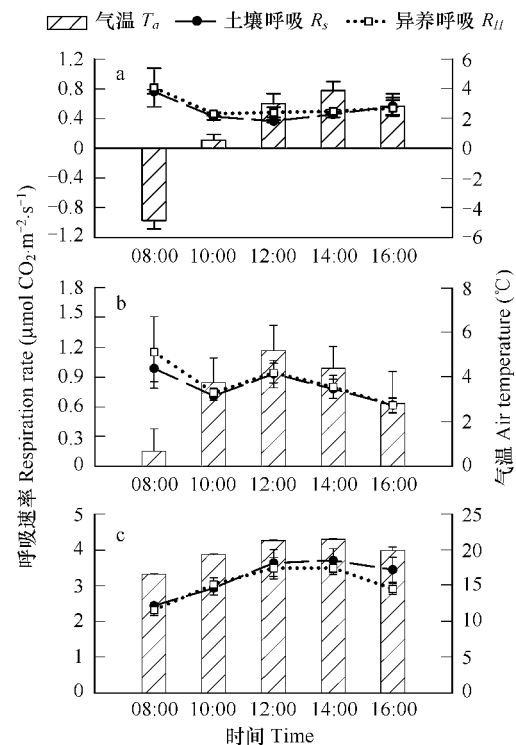


图 1 土壤解冻初期(a)、中期(b)和完全解冻(c)时土壤呼吸组分和气温的日动态

Fig. 1 Diurnal dynamics in soil respiration components and air temperature in pre-thawing (a), mid-thawing (b) and post-thawing periods (c)

图中 T_a 、 R_s 和 R_H 分别表示气温、土壤呼吸和异养呼吸 T_a , R_s and R_H in the figures represent air temperature, soil respiration and heterotrophic respiration, respectively

$3.87 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; R_H 变化范围分别为 $0.55 \sim 2.79 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、 $0.71 \sim 2.67 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、 $0.56 \sim 3.30 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、 $0.46 \sim 2.94 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。 R_S 和 R_H 的变化范围均有随纬度升高而加大的趋势。

表2 处理和解冻时期对土壤呼吸组分影响的方差分析

Table 2 The ANOVA analysis on effects of treatment and thawing period on soil respiration components

土壤呼吸组分 Soil respiration component	效应 Effect	自由度 DF	F 值 F value	P 值 P value
土壤呼吸 R_S	处理 Treatment	3 / 1572	7.40	<0.001
	解冻时期 Thawing period	5 / 1572	587.02	<0.001
	交互作用 Interaction	14 / 1572	8.29	<0.001
土壤异养呼吸 R_H	处理 Treatment	3 / 1004	14.42	<0.001
	解冻时期 Thawing period	5 / 1004	522.39	<0.001
	交互作用 Interaction	14 / 1004	2.56	0.001

2.3 土壤呼吸组分与环境因子的回归模型

从整个土壤解冻过程看,4个处理的 R_S 和 R_H 均与土壤温度和含水量有着极显著的关系($P < 0.001$),其回归模型的决定系数变化在 $0.57 \sim 0.75$ 之间(表3)。所有处理的 R_S 和 R_H 与土壤温度成正相关,与土壤含水量成负相关(除 TH 处理之外)。

2.4 土壤呼吸组分的温度系数(Q_{10})

以 10cm 深的土壤温度为基准,4个处理 R_S 的 Q_{10} 值变化在 $2.78 \sim 3.70$ 之间; R_H 的 Q_{10} 值变化在 $2.74 \sim 3.30$ 之间(图4)。最大和最小 Q_{10} 值分别出现在 SL 和 SW 处理中。然而, R_S 与 R_H 的 Q_{10} 之间的差异有随纬度增加而增加的趋势(图4)。

3 讨论

3.1 解冻过程中土壤呼吸及其组分的日变化

以往的研究报道, R_S 的日动态多呈现单峰曲线,早晚时分的 R_S 较低,最大值往往出现在 $12:00 \sim 14:00$

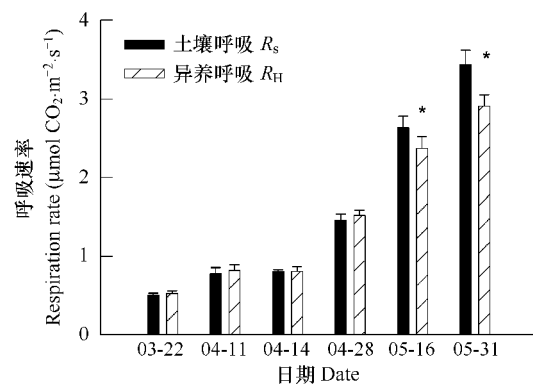


图2 解冻过程中土壤呼吸组分的变化

Fig. 2 Changes in soil respiration components during the soil thawing process

*表示 R_S 和 R_H 之间差异显著($\alpha = 0.05$);图中 R_S 和 R_H 分别表示土壤呼吸和异养呼吸 * represents a significant difference between R_S and R_H ($\alpha = 0.05$). R_S and R_H in the figure represent soil respiration and heterotrophic respiration

表3 土壤呼吸组分与土壤温度和含水量之间的回归模型*

Table 3 Regression models of soil respiration components against soil temperature and water content *

处理 Treatment	处理 Component	回归模型 Regression model	自由度 DF	F 值 F value	决定系数 R^2
带岭 DL	土壤呼吸	$\ln(R_S) = 1.322 + 0.028T_2 - 1.66W_{10}$	2 / 393	574.28	0.745
孙吴 SW	R_S	$\ln(R_S) = 0.845 + 0.054T_{10} - 1.814W_{10}$	2 / 346	428.66	0.712
松岭 SL		$\ln(R_S) = 0.245 + 0.080T_2 - 1.066W_{10}$	2 / 410	508.25	0.713
塔河 TH		$\ln(R_S) = -0.575 + 0.131T_{10} + 0.342W_{10}$	2 / 407	327.24	0.617
带岭 DL	土壤异养呼吸	$\ln(R_H) = 0.994 + 0.054T_{10} - 1.260W_{10}$	2 / 256	323.06	0.716
孙吴 SW	R_H	$\ln(R_H) = 0.970 + 0.026T_2 - 2.079W_{10}$	2 / 210	233.35	0.690
松岭 SL		$\ln(R_H) = 0.836 + 0.058T_2 - 1.935W_{10}$	2 / 264	206.34	0.610
塔河 TH		$\ln(R_H) = -0.807 + 0.092T_2 + 0.356W_{10}$	2 / 262	73.15	0.569

* 所用的回归模型均达到极显著水平($P < 0.001$);DL、SW、SL、TH 分别代表带岭、孙吴、松岭和塔河处理; W_{10} 、 T_2 、 T_{10} 分别代表 0~10 cm 土壤含水量、2 cm 和 10 cm 土壤温度 All models in the table are highly significant ($P < 0.001$); DL, SW, SL and TH represent Treatment Dailing, Sunwu, Songling and Tahe, respectively; W_{10} , T_2 and T_{10} represent soil water content between 0—10 cm depth, soil temperature at 2 cm and 10 cm depths, respectively

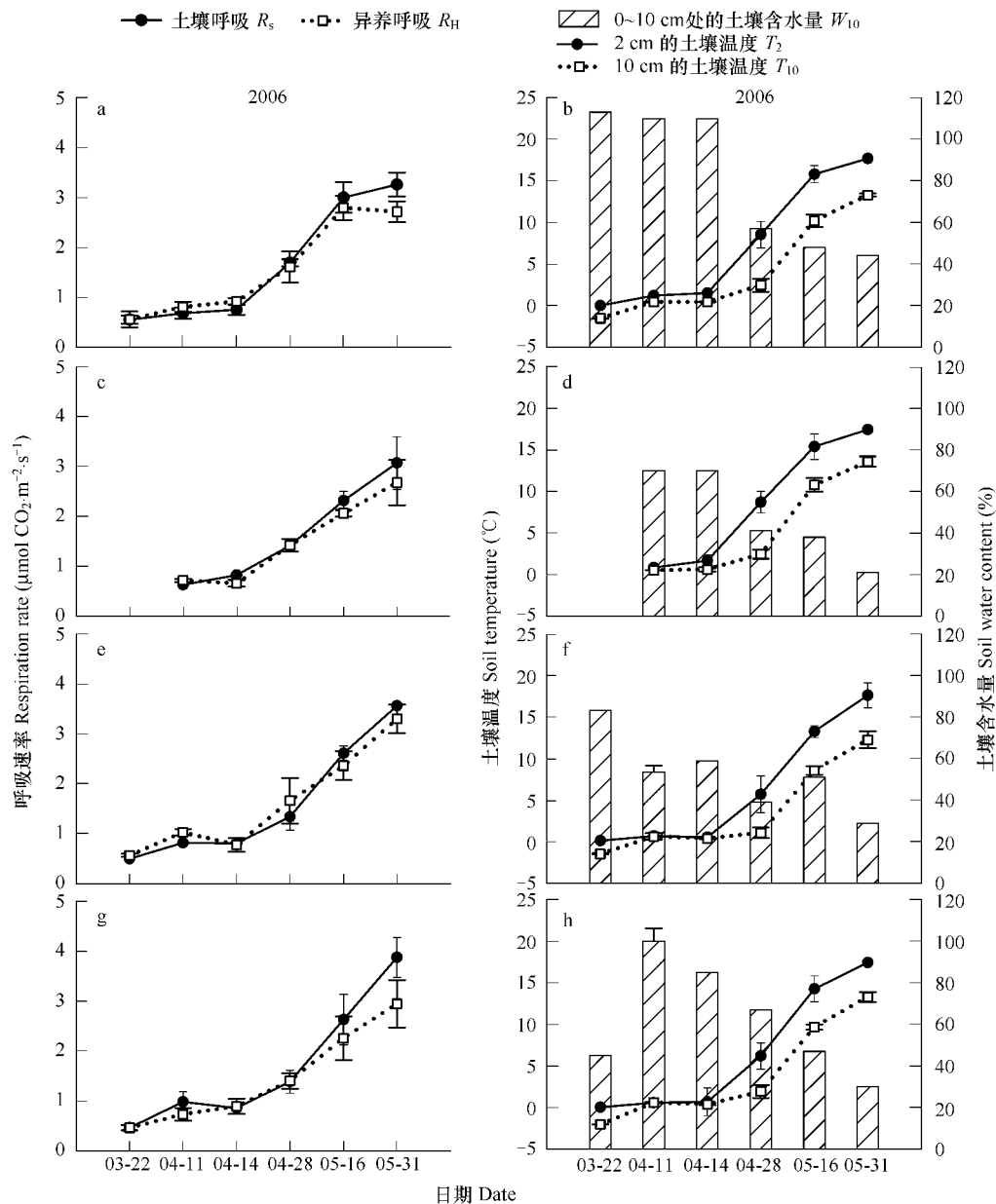


图3 土壤解冻过程中4个处理的土壤呼吸组分和土壤温湿度的变化

Fig. 3 Changes in soil respiration components, soil temperature and water content for the 4 treatments during the soil thawing process

(a)和(b)、(c)和(d)、(e)和(f)、(g)和(h)分别表示带岭、孙吴、松岭、塔河处理的土壤呼吸组分和土壤温湿度;图中 R_s 、 R_h 、 W_{10} 、 T_2 、 T_{10} 分别表示土壤呼吸、异养呼吸、0~10cm处的土壤含水量、2cm和10cm处的土壤温度 (a)和(b), (c)和(d), (e)和(f), (g)和(h) represent the soil respiration components, soil temperature and water content at Treatment Dailing, Sunwu, Songling, and Tahe, respectively; The R_s , R_h , W_{10} , T_2 , T_{10} in the figures represent soil respiration, heterotrophic respiration, soil water content between 0—10 cm depth, soil temperature at 2 cm and 10 cm depths, respectively

时,基本与土壤温度的变化吻合^[26,27]。然而,本研究结果显示,土壤解冻期间 R_s 和 R_h 的日变化格局与解冻时期密切相关(图1和表2)。土壤完全解冻后的 R_s 和 R_h 的日变化格局与上述报道一致,主要随温度变化而呈现单峰曲线。但在土壤解冻初期和中期, R_s 的日变化格局与温度解耦联。表明土壤呼吸日变化的控制因子在解冻进程中发生了变化。Elberling and Brandt^[28]采用野外和室内实验相结合的方法研究温度对 R_s 的控制作用时也发现,当土壤温度降至0°C以下时, R_s 与土壤温度解耦联,却与土壤中未冻结的含水量密切相关。

冻融交替是中高纬度地区土壤常见的一种现象,也常常伴随着冰雪融冻而产生的干湿交替过程^[6],是生

态过程时间动态中的一个关键阶段^[7, 29]。本研究的解冻初期和中期,昼夜温度在 0℃ 左右波动,使土壤处于一个冻融和干湿交替的循环状态(图 1)。夜间和清晨温度虽然低于 0℃,但仍然存在一定的土壤呼吸。传统上认为冻结后土壤中的微生物分解过程就基本停止^[30]。但近期大量的研究表明,冻结土壤中凋落物的分解和土壤呼吸作用仍在进行^[3, 9, 30~35],甚至在 -39℃ 低温下仍有土壤微生物的呼吸作用^[36]。随着气温的升高,一天中的解冻开始,冰雪融化的水分由于下层的冰冻而积累在土壤表层,使得 R_s 与土壤温度之间解耦联,而 R_s 却因水分过多缺氧而下降^[14, 21]。傍晚之后,随气温的下降土壤又进入冻结状态, R_s 开始回升(图 1)。随着土壤解冻的进程,解冻深度逐渐加大,冰雪融化水分下渗和蒸发消耗使土壤含水量下降(图 2),土壤水分过多对 R_s 的抑制作用逐渐被消除, R_s 对温度的依赖关系得以逐步恢复。因此,在土壤解冻的中期(解冻深度 5cm), R_s 的日变化受到温度和土壤含水量的联合控制,出现 10:00 左右低(土壤水分控制为主导)、12:00 左右高、随后下降(土壤温度控制为主导)的日变化格局(图 1)。土壤完全解冻后, R_s 与土壤温度的耦联关系得以恢复,温度成为此时 R_s 的主要控制因子^[1, 3, 14, 21]。

在解冻初期和中期, R_s 和 R_H 的日变化格局基本没有差异(图 1),表明此时植物根系活动微弱,根系呼吸基本没有。当土壤完全解冻后,清晨土壤温度较低时 R_s 和 R_H 仍然很接近,午后两者的差异逐渐加大,表明根系呼吸已经出现;而且即使在根系充分活动的季节, R_s 和 R_H 的日变化格局可能存在着时间上的分离,即午后 R_s 更为强烈。

土壤解冻过程中 R_s 的控制机理相当复杂,目前认知还不多。除了温度和含水量的直接作用之外,土壤冻融交替会引起诸如碳底物有效性、植物根密度、土壤理化性质、土壤微生物等众多因子变化,从而影响 R_s 和微生物活动^[7, 10, 29]。本研究结果还不足以揭示其中的生态学过程及其机理,但现有的研究成果表明,土壤冻融交替对 R_s 的影响主要包括:使土壤物理结构破碎而释放出更多的底物、使土壤有机质更容易分解、杀死并水解微生物后释放出的养分促进残余微生物的分解活动、改变土壤微生物的结构和功能等^[6, 7, 37],从而不但影响土壤解冻过程中的碳氮循环,而且对生态系统碳代谢的时间动态产生深刻影响^[5]。

3.2 解冻过程中土壤呼吸及其组分的动态

从整个土壤解冻过程的时间尺度看, R_s 的动态与土壤温度和含水量紧密相关(图 3 和表 3)。当土壤温度降至 0℃ 以下,土壤呼吸作用虽然存在,但其速率很低。解冻前的 R_s 平均为 $0.5 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (图 2),这与前人的研究结果($0.2 \sim 0.7 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)相符^[3, 38, 39]。

随着解冻深度加深, R_s 加快, R_s 与 R_H 之间的差异也逐渐加大(图 2 和图 3)。这表明 R_s 的快速增加,是 R_R 的伴随出现及其贡献。在本地区基本上到 4 月底才出现 R_R ,这与物候观测数据相吻合。在此过程中,土壤温度逐渐成为 R_s 组分的主导环境控制因子(图 3 和表 3)。这与以前的研究结果一致^[3, 38, 39]。

土壤含水量是影响 R_s 的另一个重要因子。以前的大量研究表明,多数情况下 R_s 与土壤湿度呈正相关,但当土壤含水量超过一定阈值时就成了 R_s 的抑制因子^[14, 21]。本研究中,土壤含水量总体上是解冻期间土壤呼吸的抑制因子(表 3)。然而,解冻期间土壤温度和含水量对 R_s 和 R_H 的影响没有显著的交互作用。Clein 和 Schimel^[9]在苔原和北方森林冻融过程中土壤微生物活性培养研究中也发现,温度和含水量对 R_s 的影响基本是独立的。

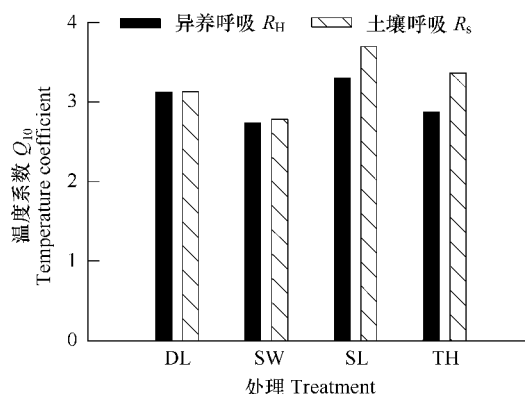


图 4 4 个处理土壤呼吸组分的温度系数 (Q_{10})

Fig. 4 Temperature coefficients (Q_{10}) of soil respiration components for the 4 treatments

DL, SW, SL, TH 分别代表带岭、孙吴、松岭和塔河处理; R_s 和 R_H 分别代表土壤呼吸和异养呼吸 DL, SW, SL and TH represent Treatments dailing, Sunwu, Songling and tahe, respectively; R_s and R_H represent soil respiration and heterotrophic respiration

以往的土壤冻融交替室内培养发现,在土壤解冻过程中会出现一个短暂的 CO_2 释放峰值^[7]。但本研究尚未发现这种现象。主要原因可能有两方面:一是没能检测到这个峰值,因为它的出现非常短暂^[40];二是在野外自然条件下没有这种峰值。以往的绝大多数研究是在室内人为控制条件下进行的。所采用的条件不但与自然条件,而且实验之间差异也很大,主要表现为冻融交替循环次数、冻结期限和绝对最低温等方面的差异。在自然条件下,土壤的冻融交替不但变化幅度较小、持续时间较长,而且土壤中的微生物或植物根系经过漫长冬季可能产生一定的适应性。Grogan 等^[5]采用两种比较接近自然状况的冻融交替方案研究瑞典北部苔原碳氮动态时发现,适度的冻融交替对碳格局和养分动态的影响很小。Koponen 等^[29]也报道冻融交替对北方森林土壤微生物结构及其生物量没有太大影响。

3.3 移植自不同纬度落叶松林的土壤呼吸对温度的响应

本研究将长期处于不同环境条件下的兴安落叶松林生态系统置于同一气候条件下,比较其 R_s 是否存在差异。结果显示,不同处理的 R_s 和 R_H 在短时间尺度上一日变化上没有显著性差异,但在较长时间尺度上一整个土壤解冻过程中差异较大(图 3)。处理及其与解冻阶段的交互作用显著地影响 R_s 和 R_H (表 2)。可见,在比较生态系统 R_s 时,时间尺度是需要考虑的一个重要因子。

以往研究表明,在自然条件下, R_s 随纬度的增加而降低^[1]。结果表明,在同一环境条件下,来自不同纬度的兴安落叶松林的 R_s 有随着纬度增加而增加的趋势(图 3),而且 R_s 组分对土壤温度响应的敏感程度(表 3 中回归方程的系数)也随纬度而增加。

温度系数(Q_{10})通常被用来表示 R_s 对温度变化响应的敏感程度^[1]。本研究中不同纬度来源的落叶松林 R_s 的 Q_{10} 波动在 2.74 ~ 3.70 之间,与其它北方森林 R_s 的 Q_{10} 值相符^[1,3,41]。然而,在 4 个纬度处理中,不但有 Q_{10} 随纬度升高而增加的趋势,而且 R_s 与 R_H 之差也随纬度增加而增加(图 4)。这进一步说明 R_s 对温度的敏感性有随纬度增加而增加的趋势,其中主要体现在 R_R 的温度敏感性随纬度而增加。所有这些结果意味着来自纬度较高的兴安落叶松林的土壤呼吸对气候变暖方案的响应可能更为强烈。

4 结论

春季土壤冻融交替的解冻过程是温带和北方森林生态系统中常见的现象,其中的土壤呼吸及其控制机理有其特殊性。土壤呼吸与温度的耦联关系随土壤解冻过程而变化。就日进程而言,土壤解冻初中期,土壤呼吸与温度解耦联;而在土壤完全解冻后,土壤呼吸又与土壤温度密切相关。就土壤解冻全过程来看,土壤呼吸与土壤温度和含水量紧密相关。解冻的初中期的土壤呼吸基本上来自土壤异养呼吸,而直到 4 月底根际呼吸才出现。

在相同气候条件下,来自不同纬度的兴安落叶松林生态系统的土壤呼吸有随着纬度的增加而增加的趋势,而且土壤呼吸对土壤温度响应的敏感程度也随纬度而增加。研究结果意味着来自纬度较高的兴安落叶松林的土壤呼吸对气候变暖方案的响应可能更为强烈。

References:

- [1] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbondioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, 44: 81—99.
- [2] Schlesinger W H. *Biogeochemistry: An analysis of global change*. San Diego, CA: Academic Press, 1997.
- [3] Wang C K, Bond-Lamberty B, Gower S T. Soil surface CO_2 flux in a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 2002, 108(D3): art. no. 8224.
- [4] Wang W, Wang T, Peng S S, Fang J Y. Wintertime CO_2 efflux from soils: A key process of exchange of CO_2 between soil and atmosphere. *Acta Phytocologica Sinica*, 2007, 31(3): 394—402.
- [5] Grogan P, Michelsen A, Ambus P, *et al.* Freeze-thaw regime effects on carbon and nitrogen dynamics in sub-arctic heath tundra mesocosms. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36: 641—654.
- [6] Herrmann A, Witter E. Sources of C and N contributing to the flush in mineralization upon freeze-thaw cycles in soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, 34: 1495—1505.

- [7] Schimel J P, Clein J S. Microbial response to freeze-thaw cycles in tundra and taiga soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 1996, 28: 1061—1066.
- [8] Campbell J L, Mitchell M J, Groffman P M, *et al.* Winter in northeastern North America: A critical period for ecological processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2005, 3: 314—322.
- [9] Clein J S, Schimel J P. Microbial activity of tundra and taiga soils at subzero temperatures. *Soil Biology & Biochemistry*, 1995, 27: 1231—1234.
- [10] Edwards K A, McCulloch J, Kershaw G P, *et al.* Soil microbial and nutrient dynamics in a wet arctic sedge meadow in late winter and early spring. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38: 2843—2851.
- [11] Ryan M G, Law B E. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, 2005, 73: 3—27.
- [12] Scott-Denton L E, Rosenstiel T N, Monson R K. Differential controls by climate and substrate over the heterotrophic and rhizospheric components of soil respiration. *Global Change Biology*, 2006, 12: 205—216.
- [13] Reichstein M, Rey A, Freibauer A, *et al.* Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, 17, no. 4: 1104, doi:10.1029/2003G B005035.
- [14] Davidson E A, Janssens I A, Luo Y Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: Moving beyond Q_{10} . *Global Change Biology*, 2006, 12: 154—164.
- [15] Ludwig B, Teepe R, de Gerenyu V L, *et al.* CO₂ and N₂O emissions from gleyic soils in the Russian tundra and a German forest during freeze-thaw periods—a microcosm study. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38: 3516—3519.
- [16] Lipson D A, Schadt C W, Schmidt S K. Changes in soil microbial community structure and function in an alpine dry meadow following spring snow melt. *Microbial Ecology*, 2002, 43: 307—314.
- [17] Lipson D A, Schmidt S K, Monson R K. Carbon availability and temperature control the post-snowmelt decline in alpine soil microbial biomass. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32: 441—448.
- [18] Wang C K, Gower S T, Wang Y H, *et al.* The influence of fire on carbon distribution and net primary production of boreal *Larix gmelinii* forests in north-eastern China. *Global Change Biology*, 2001, 7: 719—730.
- [19] Zhou Y R, Yu Z L, Zhao S D. Carbon storage and budget of major Chinese forest types. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 24: 518—522.
- [20] Gower S T, Krankina O, Olson R J, *et al.* Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. *Ecological Applications*, 2001, 11: 1395—1411.
- [21] Wang C K, Yang J Y, Zhang Q Z. Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology*, 2006, 12: 2103—2114.
- [22] Vogel J G, Valentine D W. Small root exclusion collars provide reasonable estimates of root respiration when measured during the growing season of installation. *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, 35: 2112—2117.
- [23] Bond-Lamberty B, Wang C K, Gower S T. Contribution of root respiration to soil surface CO₂ flux in a boreal black spruce chronosequence. *Tree Physiology*, 2004, 24: 1387—1395.
- [24] Wang C K, Yang J Y. Rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in six Chinese temperate forests. *Global Change Biology*, 2007, 13: 123—131.
- [25] 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.
- [26] Xu M, Qi Y. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology*, 2001, 7: 667—677.
- [27] 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. *Global Change Biology*, 1998, 4: 217—227.
- [28] Elberling B, Brandt K K. Uncoupling of microbial CO₂ production and release in frozen soil and its implications for field studies of arctic C cycling. *Soil Biology & Biochemistry*, 2003, 35: 263—272.
- [29] Koponen H T, Jaakkola T, Keinänen-Toivola M M, *et al.* Microbial communities, biomass, and activities in soils as affected by freeze thaw cycles. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38: 1861—1871.
- [30] Hobbie S E, Schimel J P, Trumbore S E, *et al.* Controls over carbon storage and turnover in high-latitude soils. *Global Change Biology*, 2000, 6: 196—210.
- [31] Sommerfeld R A, Mosier A R, Musselman R C. CO₂, CH₄ and N₂O flux through a Wyoming snowpack and implications for global budgets. *Nature*, 1993, 361: 140—142.
- [32] Zimov S A, Zimova G M, Davioudov S P, *et al.* Winter biotic activity and production of CO₂ in Siberian soils—a factor in the greenhouse-effect. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 1993, 98: 5017—5023.
- [33] Brooks P D, Williams M W, Schmidt S K. Microbial activity under alpine snowpacks, Niwot ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, 1996, 32: 93—113.

- [34] Brooks P D, Schmidt S K, Williams M W. Winter production of CO₂ and N₂O from alpine tundra: Environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes. *Oecologia*, 1997, 110: 403—413.
- [35] Grogan P, Chapin F S. Arctic soil respiration: Effects of climate and vegetation depend on season. *Ecosystems*, 1999, 2: 451—459.
- [36] Panikova N S, Flanagan P W, Oechel W C, *et al.* Microbial activity in soils frozen to below -39 degrees C. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38: 785—794.
- [37] Christensen S, Tiedje J M. Brief and vigorous N₂O production by soil at spring thaw. *Journal of Soil Science*, 1990, 41: 1—4.
- [38] Sommerfeld R A, Massman W J, Musselman R C, *et al.* Diffusional flux of CO₂ through snow: Spatial and temporal variability among alpine-subalpine sites. *Global Biogeochemical Cycles*, 1996, 10: 473—482.
- [39] Hubbard R M, Ryan M G, Elder K, *et al.* Seasonal patterns in soil surface CO₂ flux under snow cover in 50 and 300 year old subalpine forests. *Biogeochemistry*, 2005, 73: 93—107.
- [40] Clein J S, Schimel J P. Reduction in microbial activity in birch litter due to drying and rewetting events. *Soil Biology & Biochemistry*, 1994, 26: 403—406.
- [41] Xu M, Qi Y. Spatial and seasonal variations of $Q_{(10)}$ determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 2001, 15: 687—696.

参考文献:

- [4] 王娟,汪涛,彭书时,方精云. 冬季土壤呼吸:不可忽视的地气 CO₂交换过程. *植物生态学报*, 2007. 31(3): 394~402.
- [19] 周玉荣,于振良,赵士洞. 我国主要森林生态系统碳储量和碳平衡. *植物生态学报*, 2000. 24(5): 518~522.