

小兴安岭 4 种原始红松林群落类型生长季 土壤呼吸特征

陆 彬¹, 王淑华², 毛子军^{1,*}, 孙 涛¹, 贾桂梅¹, 靳世波², 孙鹏飞², 程春香²

(1. 东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040; 2. 五营林业气象试验站, 伊春 153033)

摘要:为阐明小兴安岭地带性植被原始红松林土壤呼吸各组分的碳排放速率及其对土壤水热变化的响应规律,采用挖壕法和红外气体分析法测定土壤表面 CO₂通量(R_s),确定 4 种原始红松林群落类型生长季的土壤总呼吸(R_t)中土壤微生物呼吸(R_h),根系呼吸(R_r)和凋落物呼吸(R_l)的贡献量动态变化及其影响因子。结果表明:生长季内,4 种原始红松林群落类型的 R_t 、 R_h 、 R_r 具有明显的季节性变化,7—9 月份较高,6 月份和 10 月份较低。 R_h 对 R_t 的贡献量最高,平均在 58.8%; R_r 对 R_t 的贡献量次之,平均为 26.5%; R_l 对 R_t 的贡献量相对较小,平均为 12.5%。生长季土壤呼吸速率与 5 cm 深土壤温度相关性极显著($P < 0.01$)。 R_r 和 R_h 的 Q_{10} 值分别为 2.88 和 2.23。表明根呼吸对土壤温度的敏感性高于微生物呼吸。生长季平均土壤呼吸速率的依次为:椴树红松林($6.38 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)>云冷杉红松林($6.32 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)>枫桦红松林($5.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)>蒙古栎红松林($2.86 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。4 种原始叶红松林群落类型间的 R_h 和 R_r 也存在一定差异。

关键词:土壤呼吸; 根呼吸; 凋落物呼吸; 微生物呼吸; 土壤温度; 原始红松林

Soil respiration characteristics of four primary Korean pine communities in growing season at Xiaoxing'an Mountain, China

LU Bin¹, WANG Shuhua², MAO Zihun^{1,*}, SUN Tao¹, JIA Guimei¹, JIN Shibo², SUN Pengfei², CHENG Chunxiang²

1 The Key Laboratory of Forest Plant Ecology Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 WuYing Forestry and Meteorology Experiment Station, YiChun 153033, China

Abstract: In order to ascertain the carbon emission rate of total soil respiration (R_t), including soil microbial respiration (R_h), root respiration (R_r), litterfall respiration (R_l) and their response influence on soil temperature and water content of four typical primary Korean pine forest communities at the Xiaoxing'an Mountain, trenching-plot and infrared gas exchange analyzer approaches were used to measure soil CO₂ during the growing season. The results indicated that R_t , R_h , R_r and R_l of four primary Korean pine forest communities changed obviously seasonally. R_t , R_h , R_r of four communities were higher in July and September, lower in June and October. On average, contribution of R_h to R_t was 58.8%, ranked first and the second was R_r (26.5%), the third was R_l (12.5%). There was significant correlation between R_t and soil temperature in 5cm depth in all plots during growing season ($P < 0.01$). Q_{10} of R_r and R_h was 2.88 and 2.23, respectively showing that the root respiration was more sensitivity to soil temperature than that of microbial respiration. The average soil respiration rate in growing season of the four communities ranked: *Tilia-Pinus koraiensis* ($6.38 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)>*Picea* sp., *Abies nephrolepis-Pinus koraiensis* ($6.32 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)>*Betula costata-Pinus koraiensis* ($5.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)>*Quercus mongolica-Pinus koraiensis* ($2.86 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). R_h and R_r differed among the four primary Korean pine communities.

基金项目:国家教育部博士点基金资助项目(200802250005);黑龙江省自然科学基金资助项目(C200702);伊春市科技局基金资助项目(G2008-3)

收稿日期:2009-06-10; **修订日期:**2009-09-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zijunm@yahoo.com.cn

Key Words: soil respiration; root respiration; soil microbial respiration; litterfall respiration; soil temperature; primary Korean pine forest

森林生态系统土壤呼吸是森林生态系统土壤碳库向大气中释放 CO₂的一个重要过程,是森林生态系统碳循环的重要组成部分,占生态系统总呼吸的 60%—90%^[1]。土壤呼吸作用,严格意义上讲是指未受扰动的土壤中由于土壤有机体、根和菌根的呼吸排放 CO₂的所有代谢作用^[2],包括 3 个主要的组成部分:根呼吸、地表凋落物呼吸和土壤有机质(包括根碎屑)呼吸^[3]。从土壤呼吸产生的生理学机制看,自养呼吸为纯根呼吸,异养呼吸为土壤微生物呼吸(土壤动物呼吸忽略不计)^[4]。在不同的森林生态系统中,由于所处地理位置、土壤类型、性质及群落组成等不同导致土壤呼吸中各组分对土壤呼吸的贡献不同。原始红松林是欧亚大陆北温带最古老、最丰富、最多样的森林生态系统。作为小兴安岭地区典型地带性植被和森林生态系统的顶极群落,原始红松林生态系统对整个小兴安岭地区生态平衡发挥着重要作用,在我国林业和生态环境建设中占有重要的地位。然而,对小兴安岭地区森林生态系统的土壤呼吸(R_s)研究鲜见报道,尤其对该区原始红松林及其不同群落类型之间土壤呼吸研究尚属空白。

本研究的目的在于揭示小兴安岭地区 4 种典型原始红松林群落类型生长季土壤呼吸特性及其各组分对土壤呼吸的贡献,为准确估测小兴安岭原始阔叶红松林生态系统乃至整个小兴安岭森林生态系统碳平衡提供科学参考。具体的研究内容包括:(1)4 种原始红松林群落(蒙古栎红松林,枫桦红松林,椴树红松林,云冷杉红松林)土壤呼吸及其组分的季节性变化规律及与土壤温湿度之间的关系;(2)土壤呼吸各组分,即根呼吸(R_r),凋落物呼吸(R_l)及土壤微生物呼吸(R_h)对土壤总呼吸(R_t)的贡献率;(3)土壤呼吸及其组分温度敏感性指数(Q_{10} 值)的变化范围;(4)不同群落类型间土壤呼吸及其组分的差异。

1 研究区域与试验样地概况

研究样地设于小兴安岭南坡人为干扰相对较小的丰林国家级自然保护区内。丰林自然保护区建立于 1963 年,位于黑龙江省伊春市五营区境内(48°02'—48°12'N, 128°59'—129°15'E),总面积 18000hm²,森林覆盖率达 95%。全区属低山丘陵地形,海拔高度 285—688m;为大陆性季风气候,冬季寒冷干燥,夏季湿润多雨。年均气温 -0.5℃,年均降水量 640.5mm,降雨主要集中在 6—9 月份。生长期约 100—110d,期间雨量集中,温度适宜^[5]。土壤为暗棕壤。该保护区的天然阔叶红松林保存面积较大,被誉为“红松的故乡”,在不同海拔高度上从高到低依次分布有蒙古栎红松林、枫桦红松林、椴树红松林和云冷杉红松林等群落类型。红松的平均年龄约 220a。本研究在上述各林分中分别选择一块面积为 30m × 30m 的试验样地,,采用常规方法进行标准地调查。样地概况见表 1。

2 研究方法

2.1 试验设计

2008 年 5 月,采用随机区组设计,在 4 种红松林群落固定样地(30m × 30m)内随机选择 4 个 1m × 1m 的小样方,周围挖壕深至植物根系分布层以下(蒙古栎红松林样地为 30cm,其他样地约为 50—55cm),然后用厚塑料地板革插入壕沟内隔离小样方周围的根系,以阻止根系进入小样方,再小心除去小样方内的所有活体植物,尽量保持原状土壤表层。在每个小样方内安置 3 个内径为 10.2cm,高度为 6cm 的 PVC 土壤环。同时靠近每个小样方边缘再随机设置高 6cm(清除凋落物)和 10cm(有凋落物)的 PVC 土壤环各 3 个,形成 1 个区组。将 PVC 土壤环端口削尖的一端,压入土中,以减少布置土壤环对土壤的镇压作用。土壤环露出地面高度均为 2—3cm,并保持土壤环在整个测定期间位置不变。在 2008 年 5—10 月,根据具体的天气情况,在无雨天气约每隔两周测定一次,每次测量基本在 09:00 时至 16:00 时,共测定 9 次。每次测定前 24h 重新检查 1 次土壤环,确保土壤环与地面完全接触。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(冬季由于大雪封山不能到达样地,因此无法测定)。另外,由于测定地块较多,以及天气的变化(有雨时不能测定)各样地的测定时间不能保证同时进行。鉴于温度是影响土壤呼吸的主要环境因子^[6],为

避免由测定时间引起的误差,对于每一次测量的不同群落间的比较,采用相同土壤温度范围内测定数据的平均值,以使各群落类型的数据具有可比性。

表1 4种原始红松林样地概况
Table 1 General situation of the four primary Korean pine forest sample plots

群落类型 Communities type	其他主要组成树种 Main species composition	北纬/(°) North latitude	东经/(°) East longitude	海拔/m Altitude	土层厚度 /cm Soil thickness	地势 Topography	林分 郁闭度 Canopy closure
云杉冷杉红松林 <i>Picea</i> sp.- <i>Abies nephrolepis</i> - <i>Pinus koraiensis</i>	青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i> 花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i> 枫桦 <i>Betula costata</i>	48.1293	129.1809	388	45—50	阴坡下部 低平地	0.8
椴树红松林 <i>Tilia amurensis</i> - <i>Pinus koraiensis</i>	东北山梅花 <i>Philadelphus schrenkii</i> 、光萼溲苏 <i>Deutzia glabrata</i> 、刺五加 <i>Acanthopanax senticosus</i> 、青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i> 、花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i> 、枫桦 <i>Betula costata</i> 、臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i> 、鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	48.1314	129.1819	440	45—55	阴坡中下部缓坡	0.8
枫桦红松林 <i>Betula costata</i> - <i>Pinus koraiensis</i>	东北山梅花 <i>Philadelphus schrenkii</i> 、光萼溲苏 <i>Deutzia glabrata</i> 、裂叶榆、青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i> 、花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i> 、紫椴 <i>Tilia amurensis</i> 、臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	48.1309	129.1869	514	45—55	阴坡中上部缓坡	0.8
蒙古栎红松林 <i>Quercus mongolica</i> - <i>Pinus koraiensis</i>	兴安杜鹃 <i>Rhododendron dauricum</i> 、胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i> 、枫桦 <i>Betula costata</i> 、紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	48.1293	129.1875	577	30—40	阳坡上部陡坡	0.6

2.2 土壤温湿度的观测

本研究使用 Li-6400-09 叶室连接到 Li-6400 便携式 CO₂/H₂O 分析系统(Li-Cor Inc, NE, USA)自带的土壤温度探针测定4种红松林群落自土壤表面5cm 深处的土壤温度,并与测定土壤呼吸的时间同步。同时用 TDR300(Spectrum Technologies, USA)探针测定10cm 深土壤湿度。

2.3 呼吸速率的观测

研究证明,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,此后测定的呼吸值视为土壤微生物呼吸^[4-6]。实验于2008年6月开始全面测定。

2.4 土壤呼吸及其组分呼吸速率与土壤温度间的关系模拟

实验分为3个处理:(1)用壕沟隔断法去除凋落物与根系;(2)去除凋落物;(3)带凋落物的自然状态。样方内部呼吸速率代表土壤微生物的呼吸速率 R_b。小样方外部带有枯枝落叶的呼吸速率代表土壤总呼吸 R_t,枯枝落叶呼吸速率 R_i等于总呼吸速率减去样方外无枯枝落叶的土壤呼吸速率;根系呼吸速率 R_r是样方外无枯枝落叶的土壤呼吸速率与样方内部呼吸速率之差。

土壤呼吸及其组分呼吸速率与土壤温度间的关系采用指数模型模拟^[7]:

$$R_s = R_0 e^{\beta T} \quad (1)$$

式中, R_s为平均土壤呼吸速率(μmol·m⁻²·s⁻¹);T为平均土壤温度(℃);R₀为0℃的呼吸速率(μmol·m⁻²·s⁻¹);β为温度反应系数。土壤温度所能解释的呼吸速率变化用该回归模型的决定系数 R²的百分数表示。

温度敏感性指数 Q₁₀是指温度升高10℃时土壤呼吸速率变化的倍数^[8-9]:

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

式中,β为温度反应系数。

2.5 数据处理

数据统计分析是在 SPSS 11.5 for Windows 软件下完成,用 One-way ANOVA 模块对不同林分类型及处理

间的土壤含水量、土壤温度、凋落物呼吸、根呼吸、土壤微生物呼吸进行方差分析;用曲线估计法对呼吸速率与土壤温度间的关系做拟合,在对多种回归曲线对比分析的基础上,选择拟合优度较高的指数模型用于统计预测。柱状图用Excel 2003软件绘制。

3 结果分析

3.1 4种原始红松群落土壤总呼吸及其各组分土壤呼吸动态

4种原始红松群落土壤总呼吸及其各组分的土壤呼吸速率在生长季内都具有明显单峰趋势,表现为7—9月份土壤呼吸最高,6月和10月份土壤呼吸值最低(图1)。从6月份开始,随着气温的上升、降水的增加,土壤微生物活动日趋活跃,枯枝落叶分解速率不断增大,因而土壤呼吸作用也逐渐加强。7月份高温、高湿的环境条件最适于有机物分解、根系呼吸和微生物的活动。随着温度的升高,呼吸速率也随之上升。

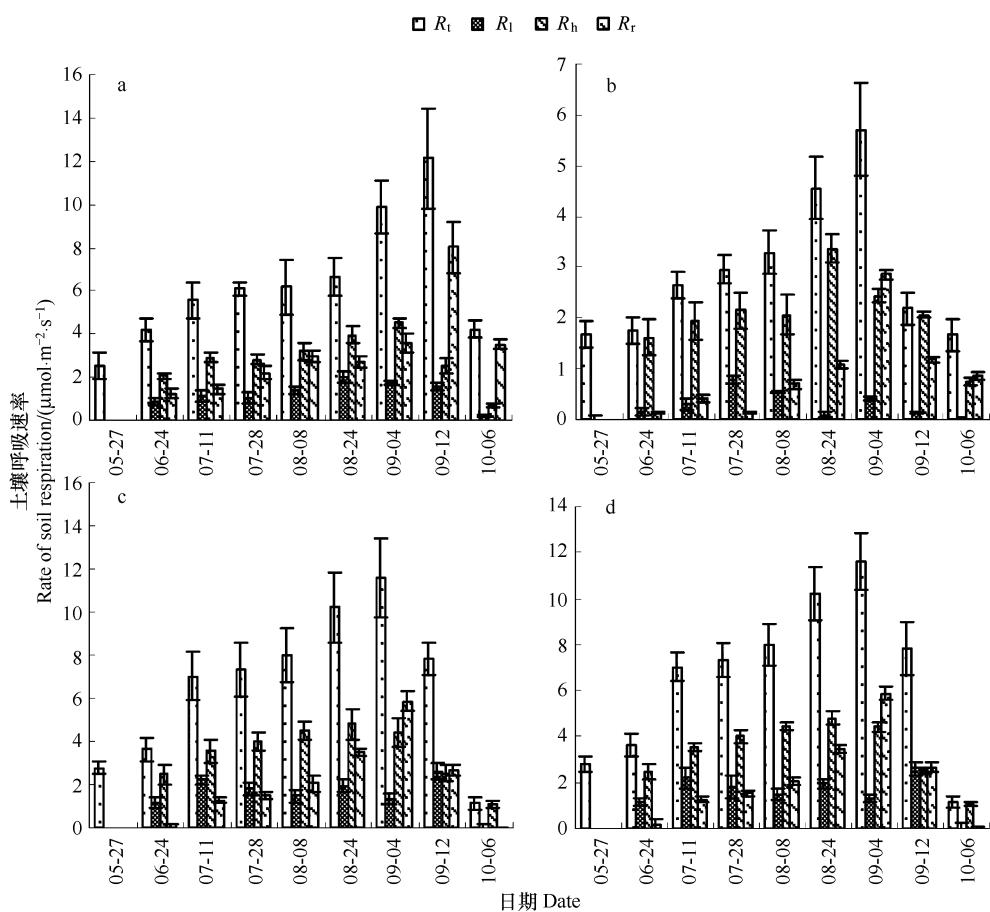


图1 4种原始红松群落生长季土壤呼吸速率及其各组分的动力

Fig. 1 Seasonal dynamics of soil respiration and its components of four primary Korean pine forest communities

(a) 榛树红松林 *Tilia amurensis*-*Pinus koraiensis*; (b) 蒙古栎红松林 *Quercus mongolica*-*Pinus koraiensis*; (c) 云冷杉红松林 *Picea* sp. - *Abies nephrolepis*-*Pinus koraiensis*; (d) 枫桦红松林 *Betula costata*-*Pinus koraiensis*

土壤呼吸速率在9月份达到高峰值,其中枫桦红松林、云冷杉红松林和蒙古栎红松林在9月上旬即达到高峰值,分别为 $11.52, 11.6, 5.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在9月中下旬以后呼吸速率均有所下降。而榛树红松林则在9月下旬达到高峰值,为 $12.11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。可见,不同群落类型的土壤呼吸值有所差异,其中蒙古栎红松林群落的土壤呼吸与其他3种类型差异显著($P < 0.1$),整个生长季都表现出较低的土壤呼吸。9月上旬其最高值为同期其他3种群落类型的48.55%。在土壤呼吸各组分中,4种红松林的 R_h 高峰均比 R_t 提前8—10d出现, R_r 与 R_t 的高峰值同步(图1)。凋落物呼吸除榛树红松林在8月下旬略呈高峰外,其他3个群落类型均无明显的规律性变化。

3.2 土壤呼吸各组分贡献率及其动态变化

3.2.1 土壤呼吸各组分贡献率

从表2可见,4种阔叶红松群落生长季平均土壤呼吸速率依次为椴树红松林>云冷杉红松林>枫桦红松林>蒙古栎红松林。在4个群落中均表现为 R_h 占整个土壤呼吸的比例最高,平均在58.8%。其中蒙古栎红松林群落最高, R_h 高达总土壤呼吸的73.19%; R_r 在土壤呼吸中所占的比例次之,平均为26.5%; R_i 所占比例较小,平均为12.5%。

表2 4种原始红松群落生长季平均土壤二氧化碳通量($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)及各通量成分的贡献

Table 2 Soil CO_2 efflux of the four primary Korean pine communities and the contribution of different components to total soil respiration in growth season

组分 Component	椴树红松林 <i>Tilia amurensis</i> - <i>Pinus koraiensis</i>		蒙古栎红松林 <i>Quercus mongolica</i> - <i>Pinus koraiensis</i>		枫桦红松林 <i>Betula costata</i> - <i>Pinus koraiensis</i>		云冷杉红松林 <i>Picea sp.</i> - <i>Abies nephrolepis</i> - <i>Pinus koraiensis</i>	
	通量 efflux/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	比例 ratio /%	通量 efflux/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	比例 ratio /%	通量 efflux/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	比例 ratio /%	通量 efflux/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	比例 ratio /%
根呼吸 Root respiration	1.57	24.68	0.49	16.94	1.99	33.58	1.95	30.81
凋落物 Litterfall respiration	0.79	12.51	0.28	9.86	0.72	12.76	0.94	14.83
微生物 Microbial respiration	3.82	59.98	2.09	73.19	2.84	47.68	3.43	54.35
总呼吸 R_t Total respiration	6.38	100	2.86	100	5.95	100	6.32	100

3.2.2 生长季土壤呼吸各组对土壤总呼吸贡献率动态变化

本研究中的4种原始红松林群落类型生长季内土壤呼吸各组分对土壤总呼吸的贡献及其动态变化有所不同(见图2)。

椴树红松林中, R_r 在10月份达到了最大值,约占总呼吸的75%。 R_h 变化不大,基本稳定在 R_t 的50%左右;蒙古栎红松林中, R_t 的月动态变化明显。总体上,9—10月份 R_r 较高(约55%),最低值出现在7月末,约5%。该群落类型中, R_h 在每个月份的土壤呼吸中均占有较高的比例,生长季内平均约占 R_t 的70%。 R_h 呈明显的单峰形态,峰值出现在7月末;云冷杉红松林中, R_r 和 R_h 与其他3个阔叶红松不同,即 R_r 呈明显的单峰形态,峰值出现在9月初,约为总呼吸的54%,随后急剧下降,到10月初降至4%左右。 R_h 10月初达到最大值,占总呼吸的约93%。 R_i 在6月至9月初呈逐渐下降趋势;在枫桦红松林中, R_r 在10月初达到最高,占 R_t 的79%。6月末最低,占 R_t 的约43%, R_h 8月份最高,约为55%,10月份最低,约15%。 R_i 在6月末最高,占 R_t 的19%,随后逐渐下降到约2%。

3.3 土壤呼吸及其各组分与土壤温度和湿度间的关系

3.3.1 土壤呼吸及其各组分与温度间的关系

指数回归方程(公式1)很好地描述了呼吸速率与土壤温度的相关关系(表3)。数据分析表明,土壤总呼吸及各其组分呼吸速率与土壤温度显著相关($P < 0.01$)。温度的变化能够代表各林分土壤呼吸速率季节变化的58%左右。采用温度系数(公式2)分析土壤呼吸对温度的敏感性,原始红松林根呼吸平均 Q_{10} 值(2.88)>土壤呼吸平均 Q_{10} 值(2.47)>土壤微生物呼吸平均 Q_{10} 值(2.23),表明根系呼吸对土壤温度的反应最敏感。6月份和10月份较低的土壤呼吸速率与低温限制有关。在4种原始红松群落 R_t 与土壤温度间,枫桦红松林的 Q_{10} 值(2.92)>椴树红松林的 Q_{10} 值(2.82)>云冷杉红松林的 Q_{10} 值(2.39)>柞树红松林的 Q_{10} 值(2.23)。

3.3.2 土壤呼吸及各组分与湿度的相互关系

经分析,4种原始红松林同一群落类型内及不同群落类型间,土壤呼吸与湿度间的相关性均不显著($P > 0.1$)。蒙古栎红松林,枫桦红松林,椴树红松林,云冷杉红松林生长季平均土壤含水量依次为3%,37%,

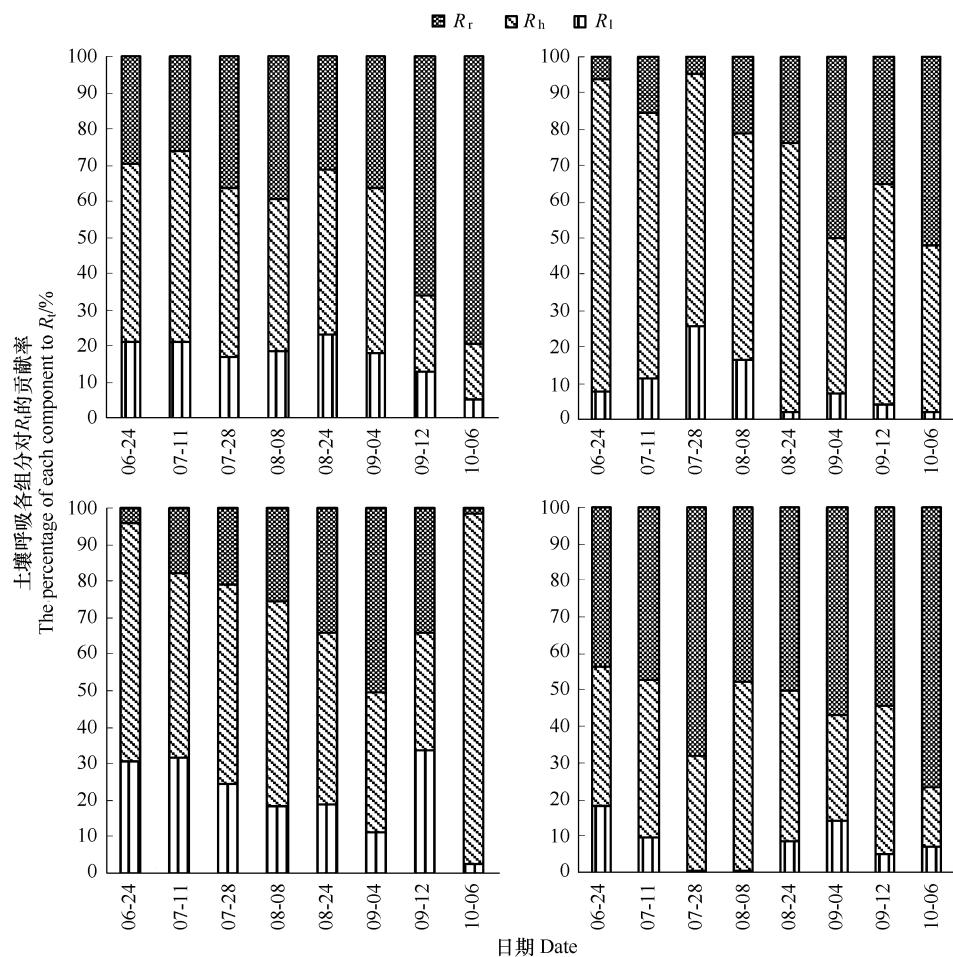


图2 4种原始红松群落各组分碳通量对土壤总碳通量 R_t 贡献率动态

Fig. 2 Dynamics of contribution rate of different soil respiration components to total soil respiration in four primary Korean pine forest communities

(a) 楝树红松林 *Tilia-Pinus koraiensis*; (b) 蒙古栎红松林 *Quercus mongolica-Pinus koraiensis*; (c) 云冷杉红松林 *Picea* sp. *Abies nephrolepis-Pinus koraiensis*; (d) 枫桦红松林 *Betula costata-Pinus koraiensis*

39%, 41%。其中蒙古栎红松林位于陡坡上部和山顶, 土层瘠薄而干燥, 土壤含水率没有明显的季节变化, 全年都稳定在3%左右, 土壤呼吸值最低, 全年平均为 $2.86\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 说明土壤含水量较低而温度较高时, 较低的土壤含水量对呼吸速率具有一定抑制作用。

3.4 生长期土壤呼吸及其组分在群落类型间的变异

在4种原始红松林群落类型中, 楝树红松林的 R_t 最高, 为 $6.38\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 但与云冷杉红松林及枫桦红松林差异不显著(图3)与蒙古栎红松林差异显著。在土壤呼吸各组分中, R_h 在4种红松林中所占比例均最大。依次为楝树红松林>云冷杉红松林>枫桦红松林>蒙古栎红松林。枫桦红松林的 R_r 最大, 为 $1.99\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 但与云冷杉红松林差异不显著。云冷杉红松林的 R_l 最大, 为 $0.94\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 但与其他3个群落类型差异不显著。蒙古栎红松林土壤总呼吸及各组分呼吸速率均最小。

4 讨论

4.1 生长期土壤呼吸的变化规律

本研究中, 4种群落的土壤呼吸随土壤温度的季节性变化规律与绝大多数温带森林生态系统研究的结果基本一致^[10-13], 即7—9月份土壤呼吸较高, 6月份和10月份土壤呼吸值较低, 土壤呼吸作用在生长季中的动态也呈单

表3 土壤呼吸不同组分速率和5cm深土壤温度间的关系

Table 3 Correlation between different components soil respiration rate and soil temperature in five centimeter depth

树种 Species	土壤呼吸速率 Soil respiration rate	R_0	β	R^2
蒙古栎红松林	R_t	1.0112	0.8061	0.5887
<i>Quercus mongolica-Pinus koraiensis</i>	R_h	0.7951	0.0832	0.6357
	R_r	0.5915	0.0834	0.5976
	R_l	0.4562	0.0765	0.5478
枫桦红松林	R_t	1.0514	0.1075	0.5403
<i>Betula costata-Pinus koraiensis</i>	R_h	1.0397	0.0833	0.5199
	R_r	1.0436	0.0875	0.6447
	R_l	0.6543	0.0874	0.5842
椴树红松林	R_t	0.3251	0.1038	0.677
<i>Tilia amurensis-Pinus koraiensis</i>	R_h	0.3837	0.0715	0.567
	R_r	1.0289	0.0894	0.6232
	R_l	0.9876	0.7653	0.5534
云杉冷杉红松林	R_t	0.8101	0.8740	0.5449
<i>Picea sp. Abies nephrolepis-Pinus koraiensis</i>	R_h	0.2988	0.0767	0.5122
	R_r	1.1371	0.0876	0.6389
	R_l	0.7653	0.8632	0.5537

峰趋势,峰值出现在9月份($0.56 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)。4种红松林的 R_t 的峰值与 R_r 的峰值具有同步性,说明 R_r 对 R_t 的变化有重要影响。同时也反映了不同群落类型间的差异:如椴树红松林土壤微生物呼吸和土壤总呼吸的高峰值分别出现在9月初和9月中旬,而其他3个群落则分别在8月下旬和9月初就已达到高峰值。蒙古栎红松林的土壤总呼吸量与其他3个群落类型的差别极显著(图3)。另外,阔叶红松林(椴树红松林、枫桦红松林和蒙古栎红松林)的共同特点是生长季末期(10月份)根呼吸对 R_t 的贡献较大,而针叶红松林(云冷杉红松林)根呼吸对 R_t 的贡献最大值出现在9月初,随后迅速下降(图2)。Wang等^[14-15]对小兴安岭相邻的张广才岭6种人工林(包括红松人工林)和次生林研究发现,土壤呼吸速率峰值出现在6月份,较高的土壤呼吸速率可持续至8月末。长白山地区的阔叶红松林土壤呼吸峰值出现在7月份($0.32 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)^[16]。可见不同地区、不同森林类型及其起源间土壤呼吸存在差异。这受多种因素的影响,如温度、土壤水分、土壤特性、树种生物学特性等影响,也与植被结构、碳代谢式样及生境有关^[14-15,17]。

本研究中,生长季内椴树红松林的平均土壤呼吸作用为 $0.27 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,高于长白山地区相同群落类型的土壤呼吸值($0.21 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)^[16]。可能的原因之一是由于地理条件的差异造成的(表1),但土壤温度还是主要影响因子。长白山7月份的土壤温度达到最高,高温高湿的环境条件最适于有机物分解、根系呼吸和微生物的活动,因而土壤呼吸作用在此时达到最大^[16]。而小兴安岭的土壤温度是在8月末达到最高,土壤呼吸在9月初达到峰值,稍滞后于土壤温度。这可能是9月初的土壤温、湿度的综合条件更利于土壤呼吸。另外小兴安岭与长白山相同阔叶红松群落土壤呼吸之间的差别也可能是由于实验方法的不同。长白山的研究

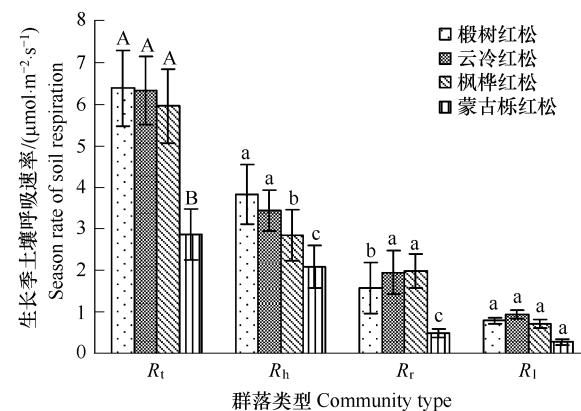


图3 生长季土壤呼吸及其组分在群落类型间的变异

Fig. 3 Variation of soil respiration and its components between communities in growing season

柱状图上相同字母表示差异不显著,不同字母表示差异显著,大写字母表示差异极显著

是采用密闭静态箱式法。虽然采用密闭静态箱式法测量的土壤呼吸与使用便携式气室系统测量的土壤呼吸具有高度可比性,但是研究证明前一种方法测量的几周累积得出的土壤呼吸值要比便携式气体分析仪的实测值低^[17]。

4.2 土壤呼吸与土壤温度及湿度的关系

土壤呼吸对环境因子变化的潜在响应可以细化为自养呼吸和异养呼吸对环境因子变化的潜在响应,因为二者对土壤温度的响应可能有所不同^[18-22]。土壤呼吸及其组分的温度敏感性指数(Q_{10} 值)多为2—3^[23]。本研究林分的根呼吸平均 Q_{10} 值(2.88)>土壤呼吸平均 Q_{10} 值(2.47)>土壤微生物呼吸平均 Q_{10} 值(2.23), Q_{10} 值的大小处在正常的范围。每种群落类型中土壤呼吸各组分 Q_{10} 值的大小顺序均与Boone等^[20]的结论一致,即自养呼吸>土壤总呼吸>异养呼吸,说明在该区域的森林生态系统中土壤自养呼吸的温度敏感性高于异养呼吸。本研究中的椴树红松林 Q_{10} 值为(2.82),低于王旭等^[24]对长白山森林生态系统定位研究站的阔叶红松林(以椴树为主)得出的 Q_{10} 值(2.92)这可能是由于立地状况的差异,导致不同立地条件对温度的响应不同造成的。还可能与林分的密度、树种组成有关,因为这些差别可能导致细根的生物量,凋落量、微生物组成及其生物量不同,从而影响其对温度的综合反映,导致 Q_{10} 值不同。同时,土壤呼吸对不同深度的土壤温度反应不同,如Wang等^[14]报道的人工红松林土壤呼吸对10cm深土壤温度的反应为 Q_{10} 值(3.08)高于2cm深的 Q_{10} 值(2.91),而王旭等^[24]认为5cm深的土壤温度与土壤呼吸的相关关系最好,更能准确地反映阔叶红松林土壤呼吸作用的动态变化土壤呼吸。

本研究中,土壤温度为主要影响因子,而土壤湿度对土壤呼吸及其各组分的影响虽然不显著,但是土壤含水量过低或者过高会阻碍微生物分解,导致土壤呼吸速率下降。如蒙古栎红松林土壤含水量很低,约为3%,即使土壤温度很高,过低的土壤含水量也抑制了根系及微生物的呼吸,其机制可能是由于土壤含水量过低限制了基质的扩散,而过高则限制了土壤中的氧气^[25]。王传宽等^[26],Wang等^[14]的研究表明,土壤温度和土壤含水量,以及两者的交互作用均显著地影响 R_t ,也对 R_h 产生影响,但其影响程度因林分类型和土壤深度而异。其中,土壤温度和湿度以及两者的相互作用可以解释46.5%—71.5%的 R_h 变异。而蒋延龄等^[16]的研究表明阔叶红松林的土壤呼吸作用速率与0—10 cm的土壤水分含量呈二次曲线关系。即当土壤水分在7.4%以下时,土壤呼吸作用速率随着土壤水分的增加而增大;当土壤水分含量超过这一值时土壤呼吸作用速率则随着土壤水分的增加而减小。可见,不同群落类型 R_t 对土壤温度和湿度范围的反应有所差别。

4.3 土壤呼吸各组分对总呼吸量的贡献率

本研究中,4个群落类型土壤呼吸各组分对 R_t 的贡献依次为: R_h (58.5%)> R_r (26.5%)> R_l (12.5%)。在不同的群落类型中,蒙古栎红松林 R_h 对 R_t 的贡献最大,达73.19%(表2),这可能是由于该林分处于陡坡上部及山顶,枯枝落叶难以存留,所以凋落物层很薄,且土壤含水率很低(3%左右),限制了微生物对凋落物的分解,同时由于土层瘠薄,植物根系生长受到很大限制,影响了细根的生物量,使凋落物呼吸和根系呼吸相对很少,所以土壤微生物呼吸所占比例较高。枫桦红松林中 R_r 对 R_t 的贡献最高,可能是由于枫桦红松林土层较厚,湿度适中,利于植物根系的生长。而云冷杉红松林中 R_l 占的比例较高,这是因为该林分类型处于低湿地,且凋落物主要以针叶为主,分解相对较慢,因此凋落物层相对较厚,故枯枝落叶呼吸所占比例较高。

4种原始红松林群落中,除椴树红松林和云冷杉红松林间 R_h 差异不显著外,其他群落之间 R_h 差异显著($P<0.1$)。各群落类型 R_h 主要受土壤温度影响($R^2=0.512—0.688$)。王传宽等^[26]的研究表明各群落类型间 R_h 差异显著,主要受土壤温度、土壤含水量及其交互作用影响($R^2=0.465—0.788$),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。可见,土壤温度对 R_h 影响程度因群落类型而异。

群落类型和物种组成对根系动态和物候具有重大影响^[2, 27]。本研究不同阔叶红松林群落类型土壤呼吸中根系呼吸贡献率为16.94%—30.81%,平均为26.5%。这一结果与其他温带地区的研究基本一致^[28-32],但明显低于人工红松林(33.78%—37.02%)以及次生林和其他人工林的 R_t 中 R_r 的贡献率(28.83%—

46.23%)^[26]。这反映出原始林与人工林及次生林之间的差异。根系呼吸在土壤呼吸中的贡献率主要受植被物候期和土壤温度的影响,还受根对光合产物的可利用性^[33]、植被碳分配^[34]、植被根系特性^[22]、土壤水热状况等因子的综合影响。通常,群落类型间土壤呼吸的变异可能由于测定方法、立地特征差异、物种组成、气候、和群落年龄差异等诸多原因造成的^[35]。本研究中,4种阔叶红松林群落间的气候条件,林龄及测定方法基本相同,因此,不同群落类型间土壤呼吸的差异可能是由于立地特征差异或物种组成的差异造成的(表1),随着海拔高度的升高,土壤呼吸有降低的趋势。

相对于 R_h 和 R_r 而言, R_l 对 R_t 的贡献较小,平均约10%—15%(表2),但却占 R_h 的17%—25.6%,可见 R_l 是土壤呼吸中不可忽视的一部分。一般认为,除掉地表枯枝落叶后会降低土壤呼吸作用,土壤呼吸速率可减少10%—20%^[36],本实验测得的 R_l 对 R_t 的贡献也在这个范围内。

总之,对小兴安岭地带性植被类型原始红松林土壤及各组分的土壤呼吸的研究揭示了原始红松林不同群落类型之间及与人工林和次生林之间土壤呼吸的差异,研究结果为准确估算和预测本地区乃至区域的碳收支提供了科学参考。

References:

- [1] Schimel D S, House J I, Hibbard K A, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Braswell B H, Apps M J, Baker D, Bondeau A, Canadell J, Churkina G, Cramer W, Denning A S, Field C B, Friedlingstein P, Goodale C, Heimann M, Houghton R A, Melillo J M, Moore B, Murdiyarso D, Noble I, Pacala S W, Raupach M R, Rayner P J, Scholes R J, Steffen W L, Wirth C. Recent patterns-and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 2001, 414:169-172.
- [2] Singh J S, Gupta S R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Review*, 1977, 43:449-529.
- [3] Raich J W, Schlesinger W. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, 44:81-99.
- [4] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, Andrews J A. Controls on soil respiration: Implications for climate change. Separating root and microbial contributions to soil respiration. review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 2000, 48:1-6.
- [5] Guo Q X, Wang T M. Landscape ecological evaluation of Fenglin Nature Reserve: Quantification and interpretation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(5):825-832.
- [6] Kelting D L, Burger J A, Edwards G S. Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and roottree soil respiration in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30:961-968.
- [7] Luo Y Q, Wan S Q, Hui D F, Wallace, L L. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001, 413:622-625.
- [8] Richard D B, Nadelhoffer K J, Boone R D, Jerry M M, Jason B G. Contributions of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, 23(7):1402-1407.
- [9] Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, Parri I D, Jarvis P G, Valentini R. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in central Italy. *Global Change Biology*, 2002, 8:851-866.
- [10] Kellman L, Beltrami H, Risk D. Changes in seasonal soil respiration with pasture conversion to forest in Atlantic Canada. *Biogeochemistry*, 2007, 82:101-109.
- [11] O'Neill K P, Kasischke E S, Richter D D. Environmental controls on soil CO₂ flux following fire in black spruce, white spruce, and aspen stands of interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, 32(9):1525-1541.
- [12] Lee M S, Nakane K, Nakatsubo T, Koizumi H. Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. *Plant and Soil*, 2003, 255:311-318.
- [13] Maier C A, Kress L W. Soil CO₂ evolution and root respiration in 11 year old loblolly pine plantations as affected by moisture and nutrient availability. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30(3):347-359.
- [14] Wang C K, Yang J Y, Zhang Q Z. Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology*, 2006, 12:2103-2114.
- [15] Wang C K, Yang J Y. Rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in six Chinese temperate forests. *Global Change Biology*, 2007, 12:123-131.
- [16] Jiang Y L, Zhou G S, Zhao M. Soil respiration in broad-leaved and Korean pine forest ecosystems, Changbai Mountain, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(3):411-414.
- [17] Edward N, Tigges J S. Automated monitoring of soil respiration, a moving chamber design. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67:1266-1271.

- [18] Yang J Y, Wang C K. Effects of soil temperature and moisture on soil surface CO₂ flux of forests in Northeastern China. *Acta Phytocologia Sinica*, 2006, 30(2): 286-294.
- [19] 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.
- [20] Boone, R D, Nadelhoffer K J, Canary J D, Kaye J P. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 1998, 396: 570-572.
- [21] Widén B, 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.
- [22] Burton A J, Pregitzer K S, Ruess R W, Hendrick R L, Allen M F. Root respiration in North American forest: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia*, 2002, 131: 559-568.
- [23] Erland B, Hakan W. Soil and rhizosphere microorganisms have the same Q_{10} for respiration in a model system. *Global Change Biology*, 2003, 9: 1788-1791.
- [24] Wang X, Zhou G S, Jiang Y L. Soil respiration in a clear-cut broad-leaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(3): 355-362.
- [25] 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.
- [26] Yang J Y, Wang C K. Partitioning soil respiration of temperate forest ecosystems in Northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1640-1647.
- [27] Gower S T, Krankina O N, Olson R J, Apps M, Linder S, Wang C K. Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. *Ecological Applications*, 2001, 11: 1395-1411.
- [28] Edwards N T, Sollins P. Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components. *Ecology*, 1973, 54: 406-412.
- [29] 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.
- [30] Nakane K, Yamamoto M, Tsubota H. Estimation of root respiration rate in a mature forest ecosystem. *Japanese Journal of Ecology*, 1983, 33: 397-408.
- [31] Ewel KC, Cropper W P, Ghosh H L. Soil CO₂ evolution in Florida slash pine plantations II: Importance of root respiration. *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, 17: 330-333.
- [32] 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: 1285-1288.
- [33] Bhupinderpal-Singh N A, Lofvenius M O, Hogberg M N. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26: 1287-1296.
- [34] Högberg P, Nordgren, Agren G I. Carbon Allocation Between Tree Root Growth and Root Respiration in Boreal Pine Forest. *Oecologia*, 2002, 132: 579-581.
- [35] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, 44: 81-99.
- [36] Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, Parri D I, Jarvis P G, Valentini R. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology*, 2002, 8: 851-866.

参考文献:

- [5] 国庆喜,王天明.丰林自然保护区景观生态评价量化标准.应用生态学报,2005,16(5):825-832.
- [16] 蒋延玲,周广胜,赵敏,王旭.长白山阔叶红松林生态系统土壤呼吸作用研究.植物生态学报,2005,29(3):411-414.
- [24] 王旭,周广胜,蒋延玲.长白山阔叶红松林皆伐迹地土壤呼吸作用.植物生态学报,2007,31(3):355-362.
- [26] 杨金燕,王传宽.东北东部森林生态系统土壤呼吸组分的分离量化.生态学报,2006,26(6):1640-1647.