

东北东部 5 种温带森林的春季土壤呼吸

杨 阔, 王传宽*, 焦 振

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要:春季土壤解冻过程是中高纬度地区森林生态系统土壤呼吸(即土壤表面 CO_2 通量, R_s) 年内变化的一个关键时期, 但此期间 R_s 的时间动态规律及其控制机理尚不清楚。以我国东北东部 5 种温带森林为研究对象, 采用静态箱-气相色谱法测定春季土壤解冻时期 R_s 动态及其相关的环境因子。结果表明: 在土壤解冻过程中, R_s 受林型、解冻时期及其交互作用的显著影响。红松 (*Pinus koraiensis*) 林、落叶松 (*Larix gmelinii*) 林、硬阔叶林、杨桦 (*Populus davidiana*-*Betula platyphylla*) 林和蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 林的 R_s 变化范围依次为: $10.0 - 196.0 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, $5.8 - 217.1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, $9.7 - 382.1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, $15.8 - 269.0 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 和 $35.9 - 262.5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。 R_s 的平均值随着解冻的进程而增大, 其变化趋势大致与土壤温度的变化相吻合。土壤温度极显著地影响 R_s ($R^2 = 0.46 - 0.77$), 而土壤含水量对 R_s 的影响则因林型和土壤深度而异。5 种林型的土壤呼吸温度系数 (Q_{10}) 依次为: 落叶松林 10.9, 硬阔叶林 7.1, 红松林 6.5, 杨桦林 4.3 和蒙古栎林 2.3。进一步的研究应该集中研究春季自然解冻过程中土壤呼吸的控制机制, 尤其是土壤呼吸与土壤微生物种群动态及其活性之间的关系。

关键词: 冻融交替; 土壤解冻; 土壤表面 CO_2 通量; Q_{10}

Vernal soil respiration of five temperate forests in Northeastern China

YANG Kuo, WANG Chuankuan*, JIAO Zhen

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

Abstract: Spring soil thawing period is critical in the intra-annual dynamics of soil respiration (R_s) in mid- and high latitudes forest ecosystems, in which the frequently occurring alternate freezing and thawing events strongly influence the availability and dynamics of soil carbon and nutrients. However the temporal changes of R_s and involved mechanisms are poorly understood. Especially *in situ* measurements of R_s in spring soil thawing process are needed. In this study, a static closed chamber – gas chromatograph technique was used to measure the vernal R_s and related biophysical factors in representative temperate forests of Northeast China. The experimental design included five forest types, three random plots in each forest type, and three randomly installed static chambers in each plot. The forests were oak forest dominated by *Quercus mongolica*, poplar-birch forest dominated by *Populus davidiana* and *Betula platyphylla*, hardwood forest dominated by *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica* and *Phellodendron amurense*, Korean pine (*Pinus koraiensis*) plantation, and Dahurian larch (*Larix gmelinii*) plantation. The R_s was measured every week between March and May 2009, and 9 times in total. Soil temperature and water content were concurrently measured at 2 cm (T_2 , W_2) and 10 cm (T_{10} , W_{10}) depths near each chamber. During the soil thawing period, the forest types, thawing periods and their interaction significantly affected the R_s . The R_s for the pine, larch, hardwood, poplar-birch, and oak forests varied from $10.0 - 196.0 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, $5.8 - 217.1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, $9.7 - 382.1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, $15.8 - 269.0 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, and $35.9 - 262.5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, respectively. The mean R_s , T_2 and W_2 differed significantly among the five forest types ($P < 0.001$). The R_s for broadleaved forests were generally higher than coniferous plantations. The mean values of R_s increased as the soil thawing proceeded, and were largely consistent with the changes in soil temperature. Soil temperature significantly

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30625010); 林业公益性行业科研专项资助项目 (200804001); 国家“十一·五”科技支撑资助项目 (2006BAD03A0703)

收稿日期: 2009-09-28; **修订日期:** 2010-01-20

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

influenced the R_s , while the effect of soil water content on the R_s varied with forest types and soil depths. The R_s was significantly affected by W_2 for all forests except for the oak forest. The statistical models of the R_s against T_2 and W_2 explained 60%–77% of the variability in the R_s measurements. Temperature coefficients of $R_s(Q_{10})$ during the spring soil thawing period were much higher than those in the growing season, and changed with forest types. The Q_{10} for the larch, hardwood, pine, poplar–birch, and oak forests were 10.9, 7.1, 6.5, 4.3, and 2.3, respectively. Further studies should focus on the mechanisms controlling vernal soil respiration in the *in situ* soil thawing process, especially on temporal dynamics of soil microbial population in spring soil thawing process and the relationship between soil respiration and soil microbial activity and composition.

Key Words: alternate freezing and thawing; soil thawing; soil surface CO_2 flux; Q_{10}

土壤表面 CO_2 通量(即土壤呼吸, R_s)是从陆地生物圈到大气圈的最大 CO_2 通量^[1], 是全球变化和陆地生态系统碳循环研究的一个重要内容^[2]。然而, 以往的 R_s 测定绝大多数集中在生长季内, 而对非生长季的 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^[3]。

春季是中高纬度地区(北纬 35—65°之间)土壤冻融交替事件的常发季节^[4-5]。土壤冻融交替影响土壤理化性质、有机质的分解、养分有效性及动态、微生物动态等生态系统过程^[5-9], 因而直接关系到 R_s 的动态。然而, 至今为止, 对于春季土壤解冻过程中冻融交替时期 R_s 的动态规律及其机制过程还缺乏了解。现有的有关土壤冻融交替效应的研究多为在室内培养或人为控制条件下进行的^[10], 所采用的条件与土壤自然解冻过程的条件有显著的差异, 主要表现在冻结速度、冻融程度、冻融循环次数及频率、冻融过程持续时间和绝对最低温等方面, 因而使得模拟试验的结果不一定适于野外自然条件^[11]。至于基于春季土壤冻融交替时期森林生态系统野外原地 R_s 的研究很少, 目前仅见国外两则报道^[12-13], 因此需要开展该领域的相关研究, 以便提高对土壤生态学过程的理解, 更好地评价和预测气候变化对森林碳循环的影响。本研究以位于东北东部山区 5 种温带森林(蒙古栎(*Quercus mongolica*)林、杨桦(*Populus davidiana*-*Betula platyphylla*)林、硬阔叶林、红松(*Pinus koraiensis*)林和落叶松(*Larix gmelinii*)林)为研究对象, 研究其春季土壤解冻时期 R_s 的时空变化规律及其影响因子。

1 材料与方法

1.1 试验地概况和试验设计

本研究地设在黑龙江帽儿山森林生态站(45°24'N, 127°40'E)。在方圆 2 km 范围内选取气候条件一致、林龄相近(–50a)、但立地条件不同的 5 种东北东部山区典型的森林类型作为研究对象, 即蒙古栎林、杨桦林、硬阔叶林、红松林和落叶松林。在每种林型内, 随机设置 3 个 20 m × 30 m 的固定样地; 在每块样地内, 随机设置 3 个静态箱, 采用静态箱—气相色谱法测定土壤呼吸。研究地具体的自然概况、样地立地状况和植被组成参见文献^[14]。

1.2 土壤呼吸及其相关环境因子的测定

2008 年秋季在土壤上冻之前安装不锈钢静态箱。静态箱为直径 50 cm、高 40 cm 的圆柱体, 其底座插入地下 5 cm, 箱顶面安装有数字式温度计、直流电风扇和采气阀。为防止太阳辐射对静态箱内温度及相应观测结果的影响, 采样时在箱体外包一层优质绝热保温层。取样时先将静态箱安置在底座上, 迅速用胶带密封, 立即用 50 mL 医用针管从静态箱抽气 30—40 mL, 同时用秒表记时; 每间隔 10 min 抽取一次气样, 共取 4 次; 每次抽取的气样, 直接注射到复合聚乙烯铝膜采样袋中密封, 并低温保存; 最后将所取的气样尽快运回实验室待测。在 2009 年 3—5 月的春季土壤解冻期间, 每 7—8 d 取样 1 次, 共 9 次。与此同时, 用 JM624 型便携式数字温度计分别测定 2 cm 和 10 cm 的土壤温度(T_2 和 T_{10})以及空气温度(T_a); 用烘干法测定 2 cm 和 10 cm 的土壤含水量(W_2 和 W_{10})。

气样中的 CO_2 浓度采用气相色谱仪(7890A GC System, Agilent Technologies, USA)测定。 CO_2 通量(F , 即单位时间单位面积静态箱内 CO_2 的质量变化)采用下式计算:

$$F = \rho \frac{V}{A} \frac{P}{P_0} \frac{T_0}{T} \frac{dC_t}{dt} \quad (1)$$

式中, ρ 为标准状态下 CO_2 的密度; V 为静态箱内气体体积; A 为静态箱覆盖的面积; P 为采样点的大气压; T 为采样时的绝对温度; dC_t/dt 为采样时气体浓度随时间变化的直线斜率; P_0 、 T_0 分别为标准状态下的标准大气压和绝对温度。

1.3 数据处理

所有数据均利用 SAS 统计软件(SAS Institute, 2000)进行分析。为了消除环境因子的差异对 R_s 产生的影响, 将土壤温度和含水量作为协变量, 采用协方差分析(ANCOVA)检验林型、土壤解冻阶段及其交互作用对 R_s 的影响, 并用 Duncan 多重比较各林型之间的差异。因为对同一静态箱的 R_s 重复测定违背了经典回归统计中的独立性假定条件, 所以在建立 R_s 与土壤温度和含水量关系模型时需要考虑时间自相关效应。为得到线性和方差齐性, 将 R_s 进行了自然对数转换 $\ln(R_s)$ 。利用混合效应程序(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。模型拟合的详细过程, 请参见 Wang 等^[16]。

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

$$\ln(R_s) = \alpha + \beta T \quad (2)$$

式中, T 为 2 cm 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} ^[17]:

$$Q_{10} = e^{10\beta} \quad (3)$$

2 结果分析

2.1 土壤呼吸的时间动态

春季土壤解冻期可分为 3 个阶段: 解冻初期(2009 年 3 月 29 日之前), 土壤保持冻结状态; 解冻中期(3 月 29 日至 4 月 18 日期间), 土壤处于冻融交替(昼融夜冻)的日变化中; 解冻末期(4 月 18 日以后), 土壤完全解冻。随着解冻进程, T_2 和 T_{10} 不断升高, 两者的差异也不断增大, 到解冻末期 T_2 均大于 T_{10} (图 1)。土壤含水量在整个解冻期间波动较大, 总体上呈现先增后降的趋势, 且 W_2 始终大于 W_{10} 。

不同林型的 R_s 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 1)。除蒙古栎林外, 其余林型在 3 月 17 日的测定中均出现了一个微弱的峰值。解冻期间, R_s 的变化范围依次为: 红松林 10.0—196.0 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$; 落叶松林 5.8—217.1 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$; 硬阔叶林 9.7—382.1 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$; 杨桦林 15.8—269.0 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$; 蒙古栎林 35.9—262.5 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。阔叶林的 R_s 普遍要大于针叶林。

2.2 5 种林型土壤呼吸比较

在土壤解冻过程中, R_s 受到林型、解冻时期及其交互作用极显著的影响(表 1)。不同林型解冻期的平均 R_s 、 T_2 和 W_2 均存在极显著的差异($P < 0.001$), 但差异的显著程度不一致(表 2)。硬阔叶林的 R_s 最大, 比 R_s 最小的红松林大 46%。蒙古栎林的 T_2 最高, 是最低 T_2 (杨桦林) 的 2.2 倍。硬阔叶林和杨桦林的 W_2 显著大于其它林型。

2.3 土壤呼吸与土壤温度和含水量之间的回归模型

在所有林型中, T_2 和 T_{10} 对 $\ln(R_s)$ 的影响极显著($P < 0.001$), 但 W_2 和 W_{10} 对 $\ln(R_s)$ 的影响因林型和土壤深度而异, 土壤温度和含水量的交互作用($T \times W$)对 $\ln(R_s)$ 没有显著的影响(表 3)。其中, 红松林、落叶松林和硬阔叶林的 W_2 和 W_{10} 以及杨桦林的 W_2 对 $\ln(R_s)$ 影响显著; 而蒙古栎林的 W_2 和 W_{10} 以及杨桦林的

表 1 林型和解冻时期对土壤呼吸影响的协方差分析表

Table 1 The ANCOVA table of effects of forest types and thawing periods on soil respiration

效应 Effect	自由度 DF	F	P
林型 Forest type	4 / 405	13.7	<0.001
解冻时期 Thawing period	8 / 405	36.8	<0.001
交互作用 Interaction	32 / 405	4.8	<0.001

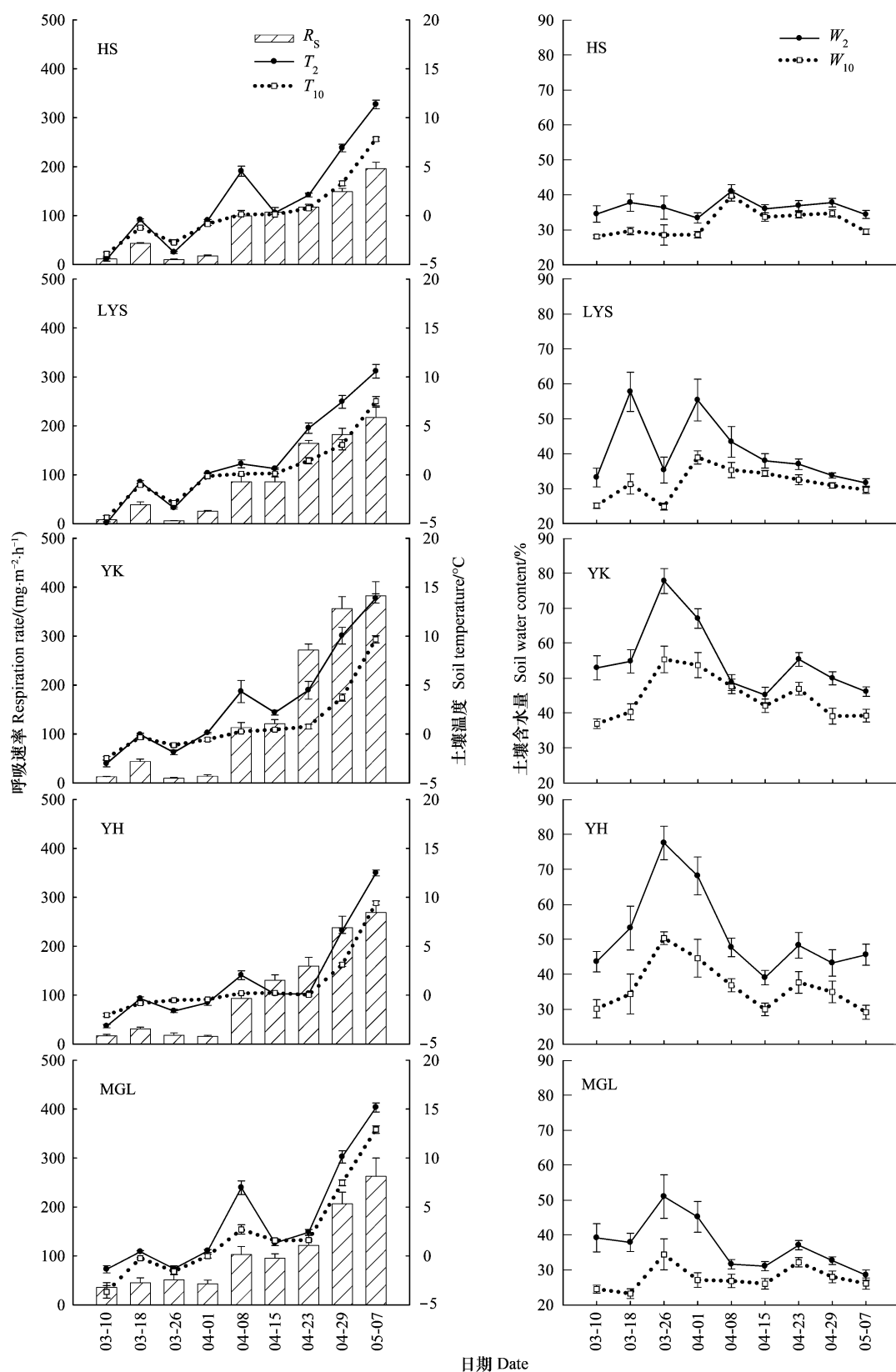


图1 5种林型春季土壤解冻期间土壤呼吸、土壤温度和含水量的变化

Fig.1 Dynamics in soil respiration, soil temperature and water content for the five forests during the spring soil thawing period

T_2 : 土深 2 cm 的温度; T_{10} : 土深 10 cm 的温度; W_2 : 土深 2 cm 的含水量; W_{10} : 土深 10 cm 的含水量; HS、LYS、YK、YH 和 MGL 依次代表红松人工林、落叶松人工林、硬阔叶林、杨桦林和蒙古栎林

W_{10} 对 $\ln(R_s)$ 的影响不显著。除红松林外, $\ln(R_s)$ 与 T_2 和 W_2 的关系更紧密(2 cm: $R^2 = 0.60\text{--}0.77$; 10 cm: $R^2 = 0.46\text{--}0.70$), 因此本文的分析和讨论均选用 R_s 与 T_2 和 W_2 之间的回归模型。

表 2 5 个林型的土壤呼吸(R_s)、2 cm 深土壤温度(T_2)和含水量(W_2)平均值多重比较

Table 2 Duncan's multiple-range test for the means of soil respiration (R_s), soil temperature (T_2) and water content at 2 cm depths (W_2) for the five forest types

林型 Forest type	土壤呼吸速率 Soil respiration rate /($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)		2 cm 土壤温度 Soil temperature at 2 cm/ $^{\circ}\text{C}$		2 cm 土壤含水量 Soil water content at 2 cm/%	
	均值 Mean	标准误 SE	均值 Mean	标准误 SE	均值 Mean	标准误 SE
硬阔叶林 Hardwood forest	130.4 ^A	6.9	3.3 ^{AB}	0.6	55.3 ^A	1.4
杨桦林 <i>P. davidiana</i> - <i>B. platyphylla</i> forest	122.4 ^{AB}	6.3	1.7 ^B	0.5	51.8 ^B	1.9
落叶松人工林 <i>L. gmelinii</i> plantation	101.3 ^{BC}	6.2	1.7 ^B	0.5	40.6 ^C	1.5
蒙古栎林 <i>Q. mongolica</i> forest	92.6 ^C	6.5	3.8 ^A	0.6	37.2 ^C	1.3
红松人工林 <i>P. koraiensis</i> plantation	89.3 ^C	6.4	1.8 ^B	0.5	36.4 ^C	0.7

表中的 A、B、C 表示显著性差异组别 ($\alpha = 0.01$)

表 3 土壤呼吸(R_s)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 3 Regression models of soil respiration (R_s) against soil temperature (T_2 and T_{10}) and soil water content (W_2 and W_{10})

林型 Forest type	土壤深度 Soil depth/cm	回归系数 Regression coefficient			决定系数 R^2
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	
红松人工林	2	2.43	0.19	0.03	0.69
<i>P. koraiensis</i> plantation	10	1.46	0.26	0.07	0.70
落叶松人工林	2	2.93	0.24	0.01	0.75
<i>L. gmelinii</i> plantation	10	2.98	0.30	0.03	0.69
硬阔叶林	2	5.68	0.24	-0.04	0.77
Hardwood forest	10	5.26	0.22	-0.03	0.55
杨桦林	2	4.58	0.17	-0.04	0.60
<i>P. davidiana</i> - <i>B. platyphylla</i> forest	10	4.19	0.15		0.46
蒙古栎林	2	4.29	0.08		0.64
<i>Q. mongolica</i> forest	10	3.90	0.10		0.47

回归模型的形式为: $\ln(R_s) = a + b \times T + c \times W$; 样本数均为 81; P 值均 < 0.001

2.4 土壤呼吸对温度的敏感性

土壤解冻期间,所有林型的 R_s 均与 T_2 呈显著的指数关系 ($P < 0.001$), 其回归模型的决定系数变化在 0.42—0.74 之间。其中落叶松林的 R_s 受 T_2 的影响最大,而蒙古栎林的 R_s 受其影响最小(图 2)。以 2 cm 的土壤温度为基准,不同林型春季解冻期间 R_s 的 Q_{10} 值从大到小依次为:落叶松林 10.9;硬阔叶林 7.1;红松林 6.5;杨桦林 4.3;蒙古栎林 2.3。

3 讨论

3.1 解冻期土壤呼吸的动态

不同森林生态系统的土壤呼吸因受碳底物有效性、植物根密度、土壤理化性质和土壤微生物种群等众多因子的影响而表现出显著的差异^[18]。在本研究中,土壤解冻期间不同林型之间的平均 R_s 存在显著差异(表 2)。土壤解冻时期 R_s 变化的总体趋势是随着解冻进程而增大,并且没有发现明显的 CO_2 峰值(图 1),这与 Groffman 等和 Muhr 等的研究结果一致^[12-13]。然而,以往的土壤冻融交替室内培养研究经常发现在土壤解冻过程中会出现一个短暂的 CO_2 释放峰值^[6,19-20]。导致自然状态和室内培养解冻过程 R_s 时间动态差异的主要原因可能是两者控制条件的差异。以往绝大多数有关土壤冻融交替的研究都是在室内人为控制的纯培养条件下进行的,所采用的控制条件不但不同于自然条件,而且各试验之间差异也很大,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^[11]。Goldberg 等^[19]在对挪威云杉林土壤进行 3 种不同温度下重复冻融循环的试验中发现,冻融过程中 CO₂ 释放峰值只在 -8 °C 和 -13 °C 的培养条件下出现,且这个峰值仅在第一次冻融循环中出现;而在 -3 °C 时则没有出现。在自然条件下,土壤的冻融交替不但变化幅度较缓和、持续时间较长,而且土壤中的微生物经过漫长冬季可能产生一定的适应性^[21]。许多研究也报道冻融事件对土壤微生物结构及其生物量的影响不大^[21-23]。Grogan 等^[5]采用两种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也发现,适度的冻融交替对碳格局和养分动态影响很小。但是,土壤微生物在原地土壤中的状况与纯培养的条件下不同,尤其是可培养的微生物数量存在很大的差异。因此,Matzner and Borken^[10]认为,用室内纯培养的方法来研究自然条件下冻融对土壤微生物群落的影响,意义不大。除此之外,测定频率和土壤质地等也可能会影响土壤解冻过程中 CO₂ 的释放。因为土壤解冻过程中 CO₂ 峰值出现的非常短暂^[24],而本研究所采用的取样时间间隔为 7—8d,所以有可能没能检测到这个峰值。再者,原地森林土壤疏松且质地不均一,因而对 CO₂ 物理扩散的阻碍较小^[25]。

3.2 解冻期土壤呼吸的影响因子

从整个土壤解冻过程来看,土壤温度对 R_s 有着极显著的影响(表 3), R_s 也随着土壤温度的变化而明显增大(图 1),这与以前的研究结果一致^[16,26]。在春季土壤解冻的早期,由于土温太低,植物根系活动尚未开始,土壤呼吸的组分主要来自微生物的异养呼吸。此时土温的微小变化能大大增强土壤微生物活性,加速土壤有机质分解,使异养呼吸随之增大。在土壤解冻的中晚期,随着植物生理活动的恢复和生长的开始,根系自养呼吸随土温的升高而增加^[27];同时,冬季死亡的微生物和根系释放的碳、氮等营养元素可为春季土壤微生物提供代谢基质,且冻融交替作用可使土壤物理结构被破坏而释放出更多的底物,使土壤有机质更容易分解,从而促进残余微生物的分解活动^[4,6],因而促进了土壤 CO₂ 的释放。

但是,有研究表明,当土壤温度降至 0 °C 以下时,土壤温度与 R_s 解耦联^[28]。这可能与本文将解冻过程作为一个整体来分析有关。只有在解冻初期和中期时土壤温度小于 0 °C,之后土壤温度均大于 0 °C,所以在进行整体分析时掩盖了土壤解冻之前温度与 R_s 的可能解耦联现象。王庆丰等^[29]在研究移栽自不同纬度的落叶松林时发现, R_s 在解冻初期和中期时与土壤温度解耦联,土壤完全解冻以后土壤温度成为 R_s 的主要控制因子。本研究也发现,解冻时期及其与林型间的交互作用显著地影响 R_s (表 1)。由此可见,在研究解冻期土壤呼吸的影响因子时,时间尺度是需要考虑的一个重要因子。

土壤含水量是影响 R_s 的另一个重要环境因子。绝大多数研究表明,在一定的范围内 R_s 与其呈正相关,但土壤含水量超过一定阈值时就成了 R_s 的抑制因子^[16-17,30]。土壤含水量对 R_s 的影响因林型而异(表 3)。并且还发现解冻期间土壤温度和含水量对 R_s 的影响没有显著的交互作用。Clein and Schimel^[8]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。

土壤解冻过程中的 R_s 控制机制相当复杂,目前认识还不完全。除了土壤温度和含水量的直接作用之外,土壤微生物动态、根系周转、养分动态、有机质分解以及土壤结构改变等因子都会对解冻时期的 R_s 产生影响。这些因子不仅在野外原地研究和室内培养研究之间有差异,即便在同一环境控制因子中也会随着时间的推移

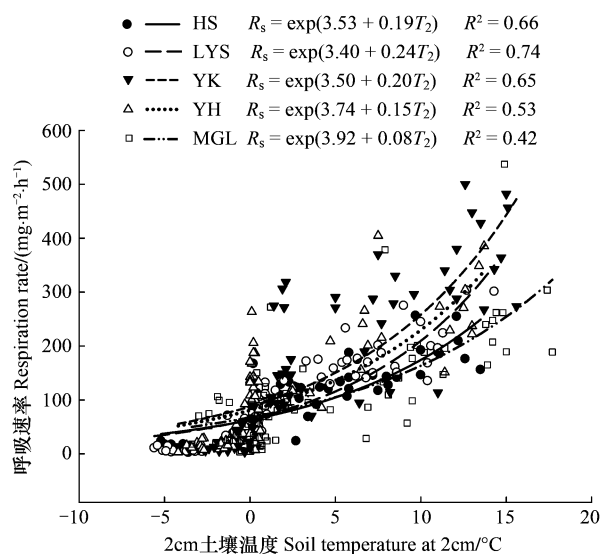


图 2 5 种林型土壤呼吸 (R_s) 与 2 cm 土壤温度 (T_2) 之间的关系

Fig. 2 The relationship between soil respiration (R_s) and soil temperature at 2 cm depth (T_2) for the five forest types

而发生变化,甚至部分因子可能同时发生作用^[10]。

3.3 解冻期土壤呼吸对温度的敏感性

土壤呼吸对温度变化的敏感性通常用 Q_{10} 来描述^[31]。春季解冻期 R_s 的 Q_{10} 最大值高达 10.9 (图 3), 大大高于同一林型生长季的 Q_{10} 值 (2.3—3.6)^[16]。在土壤温度较低时, R_s 有较高的温度敏感性, 这个结论在很多研究中都得到了证实^[28,32-33]。在春季土壤解冻过程中, 引起 R_s 高 Q_{10} 的原因可能有两方面: 一方面是底物扩散的物理限制。在解冻初期土壤温度小于 0 °C, 由于成冰作用导致液态水的消失, 造成了对底物渗透的障碍, 使得温度敏感性增大^[34]。Elberling 和 Brandt^[28] 在对极地土壤的室内培养研究中发现, 当土壤温度降至 0 °C 以下时, Q_{10} 值急剧增大, 并且土壤含水量越大增加的幅度越明显, 加入 0.6 mol·L⁻¹ KCl 降低冰点后, Q_{10} 值在土壤温度小于 0 °C 急剧增大的现象消失。另一方面是春季植物根系的迅速增长。在土壤解冻中末期, 植物根系组织开始生长, 这也会影响呼吸作用对温度的敏感性。许多研究表明, 与矿质土壤微生物呼吸相比, 根呼吸 (包括根际呼吸) 对温度变化的响应更为敏感^[35-38]。Hanson 等^[39] 在研究栎树林土壤呼吸时发现, 把春季根生长时期的数据考虑进去时会使 Q_{10} 明显比不将其考虑进去时要大。

4 结论

春季土壤解冻过程是东北东部温带森林土壤呼吸年内变化的一个关键时期。土壤呼吸总体上随解冻进程而增大, 没有明显的 CO₂ 释放峰值, 主要受土壤温度的控制。春季土壤呼吸的温度敏感性显著地高于生长季的。土壤含水量也是春季土壤呼吸的影响因子之一, 但影响程度因林型和土壤深度而异。就土壤解冻全过程来看, 土壤呼吸受林型、解冻时期及其交互作用的显著影响。不同林型春季自然解冻过程中土壤呼吸的控制机制, 尤其是土壤呼吸与土壤微生物种群动态及其活性之间的关系, 尚需进一步研究。

References:

- [1] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 7-20.
- [2] Raich J W, Potter C S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, 9(1): 23-36.
- [3] Wang W, Wang T, Peng S S, Fang J Y. Review of winter CO₂ efflux from soils: A key process of CO₂ exchange between soil and atmosphere. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(3): 394-402.
- [4] 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(10): 1495-1505.
- [5] Grogan P, Michelsen A, Ambus P, Jonasson S. Freeze-thaw regime effects on carbon and nitrogen dynamics in sub-arctic heath tundra mesocosms. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36(4): 641-654.
- [6] Schimel J P, Clein J S. Microbial response to freeze-thaw cycles in tundra and taiga soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 1996, 28(8): 1061-1066.
- [7] Campbell J L, Mitchell M J, Groffman P M, Christenson L M, Hardy J P. Winter in northeastern North America: a critical period for ecological processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2005, 3(6): 314-322.
- [8] Clein J S, Schimel J P. Microbial activity of tundra and taiga soils at sub-zero temperatures. *Soil Biology & Biochemistry*, 1995, 27(9): 1231-1234.
- [9] Edwards K A, McCulloch J, Kershaw G P, Jefferies R L. Soil microbial and nutrient dynamics in a wet Arctic sedge meadow in late winter and early spring. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38(9): 2843-2851.
- [10] Matzner E, Borken W. Do freeze-thaw events enhance C and N losses from soils of different ecosystems? A review. *European Journal of Soil Science*, 2008, 59(2): 274-284.
- [11] Henry H A L. Soil freeze-thaw cycle experiments: trends, methodological weaknesses and suggested improvements. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39(5): 977-986.
- [12] Groffman P M, Hardy J P, Driscoll C T, Fahey T J. Snow depth, soil freezing, and fluxes of carbon dioxide, nitrous oxide and methane in a northern hardwood forest. *Global Change Biology*, 2006, 12(9): 1748-1760.
- [13] Muhr J, Borken W, Matzner E. Effects of soil frost on soil respiration and its radiocarbon signature in a Norway spruce forest soil. *Global Change Biology*, 2009, 15(4): 782-793.
- [14] Yang J Y, Wang C K. Effects of soil temperature and moisture on soil surface CO₂ flux of forests in northeastern China. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(2): 286-294.
- [15] Wang C K, Bond-Lamberty B, Gower S T. Soil surface CO₂ flux in a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 2002, 108(D3): 8224.

- [16] Wang C K, Yang J Y, Zhang Q Z. Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology*, 2006, 12(11): 2103-2114.
- [17] 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(6): 667-677.
- [18] Raich J W, Tufekcioglu A. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 71-90.
- [19] Goldberg S D, Muhr J, Borken W, Gebauer G. Fluxes of climate-relevant trace gases between a Norway spruce forest soil and atmosphere during repeated freeze-thaw cycles in mesocosms. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171(5): 729-739.
- [20] Nielsen C B, Groffman P M, Hamburg S P, Driscoll C T, Fahey T J, Hardy J P. Freezing effects on carbon and nitrogen cycling in northern hardwood forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, 2001, 65(6): 1723-1730.
- [21] 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(4): 441-448.
- [22] Koponen H T, Jaakkola T, Keinänen-Toivola M M, Kaipainen S, Tuomainen J, Servomaa K, Martikainen P J. Microbial communities, biomass, and activities in soils as affected by freeze thaw cycles. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38(7): 1861-1871.
- [23] Lipson D A, Monson R K. Plant-microbe competition for soil amino acids in the alpine tundra: effects of freeze-thaw and dry-rewet events. *Oecologia*, 1998, 113(3): 406-414.
- [24] Clein J S, Schimel J P. Reduction in microbial activity in birch litter due to drying and rewetting events. *Soil Biology & Biochemistry*, 1994, 26(3): 403-406.
- [25] Hardy J P, Groffman P M, Fitzhugh R D, Henry K S, Welman A T, Demers J D, Fahey T J, Driscoll C T, Tierney G L, Nolan S. Snow depth manipulation and its influence on soil frost and water dynamics in a northern hardwood forest. *Biogeochemistry*, 2001, 56(2): 151-174.
- [26] Wang C K, Yang J Y. Rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in six Chinese temperate forests. *Global Change Biology*, 2007, 13(1): 123-131.
- [27] 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(9): 851-866.
- [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(2): 263-272.
- [29] Wang Q F, Wang C K, Tan L H. Vernal soil respiration of *Larix gmelinii* Rupr. forests transplanted from a latitudinal transect. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(5): 1883-1892.
- [30] 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(2): 217-227.
- [31] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, 44(2): 81-99.
- [32] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33(2): 155-165.
- [33] Monson R K, Turnipseed A A, Sparks J P, Harley P C, Scott-Denton L E, Sparks K, Huxman T E. Carbon sequestration in a high-elevation, subalpine forest. *Global Change Biology*, 2002, 8(5): 459-478.
- [34] Monson R K, Lipson D L, Burns S P, Turnipseed A A, Delany A C, Williams M W, Schmidt S K. Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition. *Nature*, 2006, 439(7077): 711-714.
- [35] 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(6711): 570-572.
- [36] Epron D, Le Dantec V, Dufrene E, Granier A. Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiology*, 2001, 21(2/3): 145-152.
- [37] 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(5): 786-796.
- [38] Lavigne M B, Boutin R, Foster R J, Goodline G, Bernier P Y, Robitaille G. Soil respiration responses to temperature are controlled more by roots than by decomposition in balsam fir ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(9): 1744-1753.
- [39] Hanson P J, O'Neill E G, Chambers M L S, Riggs J S, Joslin J D, Wolfe M H. Soil respiration and litter decomposition // Hanson P J, Wullschlegel S D. *North American Temperate Deciduous Forest Responses to Changing Precipitation Regimes*. New York: Springer, 2003: 163-189.

参考文献:

- [3] 王妮,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.
- [14] 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.
- [29] 王庆丰,王传宽,谭立何. 移栽自不同纬度的落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)林的春季土壤呼吸. *生态学报*, 2008, 28(5): 1883-1892.