DOI: 10.5846/stxb201403220513

党旭升,程淑兰,方华军,于贵瑞,韩士杰,张军辉,王森,王永生,徐敏杰,李林森,王磊.温带针阔混交林土壤碳氮气体通量的主控因子与耦合关系.生态学报,2015,35(19): - .

Dang X S, Cheng S L, Fang H J, Yu G R, Han S J, Zhang J H, Wang M, Wang Y S, Xu M J, Li L S, Wang L. The controlling factors and coupling of soil CO_2 , CH_4 and N_2O fluxes in a temperate needle-broadleaved mixed forest. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(19): - .

温带针阔混交林土壤碳氮气体通量的主控因子与耦合 关系

党旭 $f^{1,2}$,程淑兰²,方华军^{1,*},于贵瑞¹,韩士杰³,张军辉³,王 森³,王永生¹,徐敏杰²,李林森²,王 磊¹

1 中国科学院地理科学与资源研究所/生态系统网络观测与模拟重点实验室,北京 100101

2 中国科学院大学,北京 100049

3 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016

摘要:中高纬度森林地区由于气候条件变化剧烈,土壤温室气体排放量的估算存在很大的不确定性,并且不同碳氮气体通量的 主控因子与耦合关系尚不明确。本研究以长白山温带针阔混交林为研究对象,采用静态箱-气相色谱法连续4年(2005年— 2009年)测定土壤二氧化碳(CO₂)、甲烷(CH₄)和氧化亚氮(N₂O)净交换通量以及温度、水分等相关环境因子。研究结果表明: 温带针阔混交林土壤整体上表现为 CO₂和 N₂O 的排放源和 CH₄的吸收汇。土壤 CH₄、CO₂和 N₂O 通量的年均值分别为-1.3 kg CH₄hm⁻² a⁻¹、15102.2 kg CO₂ hm⁻² a⁻¹和 6.13 kg N₂O hm⁻² a⁻¹。土壤 CO₂通量呈现明显的季节性规律,主要受土壤温度的影响, 水分次之;土壤 CH₄通量的季节变化不明显,与土壤水分显著正相关;土壤 N₂O 通量季节变化与土壤 CO₂通量相似,与土壤水 分、温度显著正相关。土壤 CO₂通量和 CH₄通量不存在任何类型的耦合关系,与 N₂O 通量也不存在耦合关系;土壤 CH₄和 N₂O 通量之间表现为消长型耦合关系。这项研究显示温带针阔混交林土壤碳氮气体通量主要受环境因子驱动,不同气体通量产生 与消耗之间存在复杂的耦合关系,下一步研究需要深入探讨环境变化对其耦合关系的影响以及内在的生物驱动机制。 关键词:土壤 CO₂通量;土壤 CH₄通量;土壤 N₂O 通量;主控因子;耦合关系

The controlling factors and coupling of soil CO_2 , CH_4 and N_2O fluxes in a temperate needle-broadleaved mixed forest

DANG Xusheng^{1,2}, CHENG Shulan², FANG Huajun^{1,*}, YU Guirui¹, HAN Shijie³, ZHANG Junhui³, WANG Miao³, WANG Yongsheng¹, XU Minjie², LI Linsen², WANG Lei¹

1 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Shenyang Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

Abstract: Carbon dioxide (CO_2) , methane (CH_4) and nitrous oxide (N_2O) are three major greenhouse gases, accounting for 80% of global warming. Forest ecosystems comprise the largest carbon stocks in terrestrial ecosystems, and function as important sinks and sources of atmospheric CO_2 , CH_4 and N_2O . Complicated interactions occur during the generation and absorption of soil CO_2 , CH_4 and N_2O , including synergies, tradeoffs, and randomness. High – latitude forests are

收稿日期:2014-03-22; 网络出版日期:2014-12-04

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: fanghj@igsnrr.ac.cn

基金项目:国家自然科学基金(31290221,41471212,31470558,31290222,31130009);国家重点基础研究发展计划项目(2012CB417103);中科 院地理资源所"秉维"优秀青年人才基金(2011RC202);中科院战略性先导科技专项(XDA05050600)

experiencing the effects of significant global change (e.g., warming, changed precipitation, and increased nitrogen deposition), leading to great uncertainty in estimates of soil greenhouse gas fluxes. Furthermore, the factors controlling the coupling of soil CO_2 , CH_4 and N_2O fluxes remain unclear.

This study was conducted in the temperate needle-broadleaved mixed forest of Changbai Mountain, Northeast China. The net exchange fluxes of soil CO_2 , CH_4 and N_2O , as well as soil temperature and soil moisture, were measured over four years (2005 - 2009) using static chamber and gas chromatograph techniques.

The results showed that temperate needle-broadleaved mixed forest soils behaved as a source of atmospheric CO_2 and N_2O but a sink of atmospheric CH_4 over the course of the study. The average soil CH_4 , CO_2 and N_2O fluxes were estimated at $-1.30 \text{ kg } CH_4 \text{ hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 15102.2 kg $CO_2 \text{ hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$, and 6.13 kg $N_2O \text{ hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$, respectively. In addition, soil CO_2 flux exhibited significant seasonality, and was mainly affected by soil temperature, followed by soil moisture. Seasonal variation in soil CH_4 flux was less significant than that of soil CO_2 and N_2O fluxes; moreover, it was positively correlated with soil moisture. When soil temperatures were within a threshold range, soil moisture determined CH_4 production and oxidation in soil profiles by regulating CH_4 and O_2 diffusion as well as methanotrophic community activity. Similar to soil CO_2 flux, soil N_2O flux was significantly correlated with soil moisture and soil temperature. Furthermore, there were no significant relationships between soil CO_2 flux and soil CH_4 flux, or between soil CO_2 flux and soil N_2O fluxes was attributed to their different pathways and substrate utilization. The trade-off relationship between soil CO_2 and N_2O fluxes was related to moisture control and competition for mono-oxygenase (MMO) between ammonia-oxidizers and methanotrophic communities. The weak synergy between soil CO_2 and N_2O fluxes reflected that they were driven by same environmental factors, such as soil temperature and moisture, and that no microbial mechanisms drove their production or consumption.

These results suggest that soil carbon and nitrogen gas fluxes are mainly driven by environmental factors and substrate availability, and their complicated couplings are related to the activity and functional composition of microbial communities. It is necessary to further explore the effects of environmental change on the coupling of soil CO_2 , CH_4 and N_2O fluxes as well as the microbial mechanisms underlying these using molecular biology and metagenomic analyses.

Key Words: Soil CO₂ flux; Soil CH₄ flux; Soil N₂O flux; Controlling factors; Coupling

气候变暖作为当前一个重要的环境问题,已备受关注。二氧化碳(CO₂)、甲烷(CH₄)和氧化亚氮(N₂O) 是导致全球气候变暖的 3 种最主要温室气体(GHGs)^[1]。据统计,人类活动导致大气 CO₂、CH₄和 N₂O 浓度较 工业革命前分别增加了 35.4%、148%和 18%,并以每年 0.4%、0.8%和 0.25%的速度递增,对温室效应的贡献 分别为 55%、19%和 6%^[2]。大气中 GHGs 浓度富集导致过去 100 年(1906—2005 年)地表温度平均增加了 0. 74℃,预计在未来 100 年还将升高 1.4—5.8℃^[3]。虽然 CH₄和 N₂O 浓度较小,但在百年尺度上,其辐射增温潜 力分别是 CO₂的 25 和 298 倍,因此也必须给予足够的重视。大气中 GHGs 浓度的富集会改变陆地生态系统 碳平衡和生态系统的可持续发展,因此研究陆地生态系统 GHGs 的吸收和排放通量及其影响因素,对于准确 评价陆地生态系统对全球气候变化的贡献至关重要,同时也是制订 GHGs 减排措施的重要理论基础^[4,5],在 维持全球碳平衡方面具有重要的现实意义。

森林是陆地生态系统的主体,既是大气 CO₂、CH₄、N₂O 等温室气体的源与汇^[6],同时又是陆地最大的碳 储存库和吸收汇^[7]。因此,森林土壤碳库的微小变化都会对大气 CO₂、CH₄、N₂O 浓度产生深远的影响^[8],森 林土壤碳氮气体交换通量对环境变化的响应是当前全球变化生态学的前沿领域之一。绿色植物通过光合作 用合成有机物,植物枯死后凋落于土壤表面形成凋落层,凋落物和土壤有机碳被土壤微生物及动物利用,以 CO₂形式重新释放到大气中^[9-11];同时植物根系的自养呼吸也会消耗有机碳释放 CO₂^[9]。土壤 CH₄净交换通 量是土壤剖面中 CH₄产生与氧化过程的平衡结果。在厌氧条件下,土壤腐生菌群落(如纤维分解菌、果胶分解 菌和木质素分解菌)协同作用将有机质逐步降解成低分子有机酸,进而在甲烷产生菌作用下形成 CH₄^[12,13], 在好氧条件下,产生的 CH₄又会被甲烷氧化菌氧化为 CO₂。土壤 N₂O 主要来源于硝化、反硝化和化学还原过 程,其中硝化细菌和反硝化细菌作用下的生物源 N₂O 占主导^[14]。已有的研究结果表明,森林土壤 CO₂、CH₄ 和 N₂O 通量受多个因素的影响,包括温度、水分、森林类型、土壤有效碳氮含量、pH 值以及人类干扰等^[15,16]。 在全球或区域尺度上,气候(降水和气温)是森林土壤碳氮气体通量的主要驱动因子,而在局域范围内,植被 类型、土壤温度和土壤水分支配着森林土壤碳氮气体通量的季节与年际变异^[17]。一般认为,水分充足时,温 度是主要限制因子,而水分不足时,水分和温度共同影响森林土壤的温室气体排放^[18]。此外,土壤 CO₂、CH₄ 和 N₂O 都是生物来源,在产生和消耗的过程中关键功能微生物群落之间存在复杂的交互作用,导致三种气体 通量之间具有协同、随机和消长等耦合关系^[16]。

温带森林主要分布在欧洲以及亚洲和北美洲的北部地区,占全球森林面积的 18.3%,其碳储量约占森林 总碳储量的 10%^[19]。我国温带森林占全国林地面积的 31.4%^[20],具有雨热同期以及对气候变化响应剧烈等 特点,在区域森林碳氮循环和生态系统碳平衡研究中具有举足轻重的作用^[21,22]。然而,由于缺乏长期的森林 土壤温室气体观测数据,目前对东北地区温带森林土壤温室气体通量的数量、主控因子及其耦合关系尚未形 成共识性的研究结论,导致区域尺度森林生态系统碳氮气体通量收支平衡计算、碳源汇效应评估以及对气候 变化的响应与适应等方面存在很大的不确定性。基于上述研究的薄弱环节,本文以长白山温带针阔混交林为 研究对象,基于多年的森林土壤温室气体连续监测数据,研究森林土壤碳氮气体净交换通量的季节变异特征、 主要影响因素及其耦合关系,研究结果能够为完善现有的陆地生态系统碳氮耦合循环模型提供参数输入和模 型验证,并为未来气候变化条件下温带针阔混交林温室气体排放控制以及降低区域森林生态系统碳汇评估的 不确定性提供理论依据。

1 研究区域

研究地点位于中国科学院长白山森林生态系统研 究站 1 号标准样地(42°24′N,128°6′E,海拔738m), 森林类型为阔叶红松林,林龄约200年。该区属温带大 陆性山地气候,季节变化明显,5—9月为生长季。整个 观测期间(2005—2009)年均温为3.6℃,年降雨量为 600—800 mm(图1)。研究区地势平缓,平均坡度小于 4°。阔叶红松林林分结构复杂,主要乔木为红松(Pinus koraiensis)、紫椴(Tilia amurensis)、蒙古栎(Quercus mongolica)、水曲柳(Fraxinus mandshurica)和色木槭 (Acer mono)。土壤为山地暗棕壤,母质为火山灰砂砾, 土层厚度在70—100 cm;主要养分指标:有机碳



图 1 2005 年 1 月—2009 年 1 月期间研究区气温和降雨量的季节 和年际变异

Fig.1 The seasonal and annual variability of air temperature and precipitation from 2004 to 2008

11.45%, 全氮 1.88%、全磷 0.13%、全钾 2.33%、C/N 6.09、速效氮 933 mg/kg、速效磷 9.96 mg/kg、速效钾 381 mg/kg、pH 4.66^[23]。

2 数据来源与研究方法

2.1 土壤温室气体通量监测

土壤 GHGs 净交换通量采用静态箱-气相色谱法测定。观测点设在通量塔附近 200 m 处,取样箱由底箱 和盖箱组成,其中盖箱为内径 25 cm、高 30 cm 的不锈钢圆柱体;底箱高度为 10 cm,其外径与盖箱的内径相 同。采样频率至少每周一次,采样时间为早晨 9:00—11:00,代表土壤 GHGs 通量的日平均值。扣上盖箱,在

30 min 时段内每隔 10min 采集一次气样,存储于铝箔气袋中,运回实验室使用气相色谱仪(Agilent4890A, USA)测定 CO₂、CH₄和 N₂O 气体浓度。其中,CO₂和 CH₄用氢离子化(FID)检测器测定,N₂O 用电子俘获 (ECD)检测器测定。测定时气相色谱仪的主要参数:柱箱温度 55℃,检测器 FID 和 ECD 的温度分别为 250 ℃ 和 330 ℃,载气(干空气及高纯 H₂)流量分别为 300 mL min⁻¹和 50 mL min⁻¹。通过气体浓度随时间的变化来 计算单位面积的气体排放通量,线性相关系数(r²)大于 0.9。计算公式如下:

$$F = \rho \times \frac{V}{A} \times \frac{P}{P_0} \times \frac{T_0}{T} \times \frac{dC_t}{dt} = \frac{M}{V_0} \times \frac{P}{P_0} \times \frac{T_0}{T} \times h \times \frac{dC_t}{dt}$$
(1)

式中,F为土壤 CO₂、N₂O 或 CH₄净交换通量(单位为 mg m⁻²h⁻¹);M 为气体的摩尔质量, V_0 为被测气体在标准 状态下的摩尔体积,即 22.41 L/mol;h,A 和 V 分别是采样箱的高度(cm)、采样观测的土壤面积(cm²)和采样 箱体积(cm³);P 为观测点的大气压(kpa);T 为箱内气体温度(°F); T_0 和 P_0 分别是标准状态下被测气体的温 度(273.15°F)和气压(101.325 kpa), dC_i/dt 为箱内碳氮气体浓度随时间变化的回归曲线斜率,正值表示排放, 负值表示吸收。

2.2 辅助参数监测

利用水银温度计记录采样时段的开始和结束时刻气温,利用电子温度计(JM624, China)记录下箱内温度、地下5 cm 温度。同时,在土壤非冻结期间,采用土壤水分仪(TDR200, USA)测定土壤 10 cm 土壤体积含水量,每个样方测定5点计算平均值做为某一时刻的土壤体积含水量。

2.3 数据统计分析

利用单因素方差分析评价月份对土壤碳氮气体通量以及温度、水分等环境因子的影响。利用线性和非线性回归方法拟合土壤碳氮气体通量与温度、水分之间的关系;利用一元回归分析方法探讨观测日和月两个时间尺度上土壤 CO₂、CH₄和 N₂O 通量之间的耦合关系。利用 SPSS 16.0 软件进行统计分析,利用 Sigmaplot 10.0 软件进行绘图。

3 结果与分析

3.1 土壤碳氮气体通量的季节变化与年际动态

基于 2005 年 1 月至 2009 年 1 月这四年连续监测数据,研究发现长白山温带针阔混交林生态系统气温、 地表温度和 5cm 土壤温度呈现单峰季节变化规律(图 2a, P<0.001),气温 7 月份最高(22.0°C),而地表和土壤 温度则滞后一个月,峰值出现在 8 月,平均值分别为 20.4°C 和 18.4℃(图 2b);气温最低值出现在 12 月份(-12.3℃),而且地表和 5cm 土壤温度最低值在 1 月份,均值分别为-7.5℃和-5.5℃(图 2b)。此外,不同年份之 间三种温度的差异不明显(图 2a)。非冻结期间,土壤体积含水量最大值为 5 月份,平均为 62.6%,此时土壤 冻融作用强烈,温度低蒸发微弱;随后土壤含水量趋于下降,秋冬季节土壤含水量最低。

观测期间,温带针阔混交林土壤 CH₄排放与吸收交替出现,表现出强烈的时间异质性(图 3a,P < 0.001)。 总体而言,在 2—3 月份冬春交替季节,针阔混交林土壤表现出 CH₄排放,从 4 月份开始表现为吸收,直至翌年 1 月份,最大吸收值出现在 10 月份(图 3b)。土壤 CH₄月净交换通量变化范围为-0.093—0.007 mg CH₄ m⁻² h⁻¹,年平均值为-0.015±0.03 mg CH₄ m⁻² h⁻¹(-1.3 kg CH₄ hm⁻² a⁻¹)。土壤 CO₂排放呈现明显的单峰季节变 化规律(P < 0.001),最高值出现在 8 月份,与土壤温度变化格局一致(图 3c—3d)。土壤 CO₂月排放通量变化 范围为 23.57—424.5 mg CO₂m⁻² h⁻¹,年平均值为 172.4±43.88 mg CO₂ m⁻² h⁻¹(15102.2 kg CO₂ hm⁻² a⁻¹)。土 壤 N₂O 通量也呈现显著的季节变化(P < 0.001),随着温度的升高呈现增加的趋势,最大值也是出现在 8 月份, 之后土壤 N₂O 通量急剧下降(图 3e—3f)。土壤 N₂O 月排放通量变化范围为 0.008—0.15 mg N₂O m⁻² h⁻¹,年 平均值为 0.07±0.01 mg N₂O m⁻² h⁻¹(6.13 kg N₂O hm⁻² a⁻¹)。

3.2 土壤碳氮气体通量与温度、水分的关系

连续四年的观测数据显示,土壤 CH₄通量与 5 cm 土壤温度的相关性不显著,而与土壤含水量呈现极显著



图 2 气温、地表温度、5cm 土壤温度和 10cm 土壤含水量的季节与年际变异特征

Fig.2 The seasonal and annual variability of air temperature, surface temperature, soil temperature at the 5cm depth and soil moisture at the 10cm depth

的正相关关系,土壤体积含水量能够解释土壤 CH₄变异的 30%(图 4a—4b)。土壤 CO₂通量与 5 cm 土壤温度 显著正相关,两者的关系符合指数增长方程,土壤温度能够解释土壤 CO₂通量变异的 68%(图 4c);此外,土壤 CO₂通量与土壤水分也显著正相关,但是水分只能解释土壤 CO₂通量变异的 11%(图 4d)。值得关注的是,土 壤 N₂O 通量与土壤温度显著正相关,且两者之间也可用指数增长方程很好地拟合,土壤温度能够解释土壤 N₂O 通量变异的 16%(图 4e);土壤 N₂O 通量与土壤水分也极显著正相关,土壤水分能够解释 N₂O 通量变异的 32%(图 4f)。上述研究结果表明,土壤 CH₄通量主要受水分驱动,温度影响较小。土壤 CO₂通量主要为土壤 温度驱动,其次是水分;而土壤 N₂O 通量主要受水分驱动,其次是温度。

3.3 土壤碳氮气体通量之间的耦合关系

基于观测日和月尺度的数据,研究发现土壤 CO₂通量与 CH₄通量之间无显著的相关关系,即两者表现为 一种随机关系(图 5a—5b)。在观测日尺度上,土壤 CH₄通量与土壤 N₂O 通量之间正相关,但决定系数较小 (图 5c),说明土壤 CH₄吸收与土壤 N₂O 排放之间为弱消长型的耦合关系;在月尺度上,土壤 CH₄通量与 N₂O 通量相关性不显著(图 5d)。在观测日和月尺度两个水平上,土壤 CO₂通量与 N₂O 通量之间均呈现显著的正 相关关系,两者对温度和水分有很强的同向响应(图 5e—5f)。

4 讨论

4.1 三种气体通量的季节变异特征和主控因子

土壤 CO₂排放通量呈现出夏高冬低的季节格局^[18],与土壤温度的季节变化一致。土壤 CO₂排放通量除 了化学氧化产生以外,主要是由植物根系自养呼吸和微生物异养呼吸产生。随着春季的到来,气温逐渐回升, 土壤开始冻融,加上降雨频繁,植物根系代谢和土壤分解微生物群落活性增强,导致土壤自养和异养呼吸速率 均增加;而进入秋季后,随着气温降低、降雨减少,植物代谢和微生物活性减弱,土壤呼吸速率降低^[24, 25]。另 外,本研究表明温带针阔混交林土壤 CO₂通量主要受温度驱动,其次是土壤含水量,土壤 CO₂通量与温度的关 系符合 Arrhenius 指数增长方程,这与许多室内培养及野外观测的结果相同^[26, 27]。在中高纬度的温带季风森



图 3 土壤二氧化碳(CO₂)、甲烷(CH₄)和氧化亚氮(N₂O)通量的季节与年际变异特征 Fig.3 The seasonal and annual variability of soil carbon dioxide (CO₂), methane (CH₄), and nitrous oxide (N₂O) fluxes

林区,降水大于生态系统蒸散,土壤水分不是土壤 CO₂排放的主要限制性因子;由于温带针阔混交林土壤有机 碳含量较高,活性组分比例较大,活化能较低,土壤 CO₂排放对温度反应敏感,所以土壤温度是支配土壤 CO₂ 释放的主要因子^[28, 29]。但是,在温带针阔混交林区,土壤温度只能解释土壤 CO₂排放通量变异的 68%,低于 一些样地尺度上的研究结论^[30-32]。连续4年的监测结果表明,长白山温带阔叶混交林土壤 CO₂通量的变化范 围为 15.08—781.76 mg m⁻² h⁻¹,与早期同地点的研究结果非常相近(14.4—720 mg m⁻² h⁻¹)^[33-35],明显高于北 美温带森林土壤的 CO₂排放通量(10.0—234.0 mg m⁻² h⁻¹)^[36]和德国温带森林土壤 CO₂通量(10.8—540 mg m⁻² h⁻¹)^[37]。

温带针阔混交林生长季内土壤 CH_4 平均吸收通量为 15 µg m⁻² h⁻¹,明显低于北京地区暖温带森林土壤 CH_4 吸收通量(71 µg m⁻² h⁻¹)^[38],与不同气候带之间温度、水分、植被类型以及土壤类型等因素的差异有关。 除了冬季冻结期外,温带针阔混交林土壤大部分时期表现为 CH_4 吸收,这与大兴安岭寒温带针叶林的结果类 $(I^{[39]}, 4$,你现了水分非饱和的自然土壤(如森林、草原等)都具有吸收大气 CH_4 的能力,是大气 CH_4 唯一的生物 汇^[1]。相似地,Groffman 等^[40]发现美国北部硬木林土壤结冻后有短暂的 CH_4 释放现象,Sullivan 等^[41]研究美 国西南部黄松林地冬季 CH_4 排放时未发现 CH_4 有明显的吸收通量;相反 Castro 等^[42]却报道美国马萨诸塞州 红松林土壤在冬季始终表现为吸收 CH_4 ,这些不一致的研究结果体现了气候、森林类型、土壤属性的异质性。 另外,本研究结果表明,温带针阔混交林土壤 CH_4 通量与水分正相关,与温度相关性不显著(图 4),这一结果 与以往的一些研究并不完全一致^[43]。例如,Butterbach-Bahl 等^[44]研究表明,温带森林土壤 CH_4 吸收通量会随湿度增加而降低^[45, 46],土壤 CH_4 的吸收通量



图 4 土壤 CO₂, CH₄和 N₂O 通量与土壤温度、含水量之间的关系 Fig.4 The relationships between soil CO₂, CH₄, N₂O fluxes and soil temperature as well as soil moisture

与温度、土壤含水量存在一定阈值关系^[47], CH₄净交换通量与土壤温度的关系符合二次方程,与土壤水分的 关系成指数递减方程^[48]。例如, Castro 等^[42]认为当土壤温度在-5—10 ℃时, 温度为控制森林土壤 CH₄吸收 的主导因子, 当土壤温度在 10℃以上时, 土壤含水量则成为主导因子。在本研究中, 2—3 月份, 土壤温度在-5—0℃之间, 土壤冻结限制了大气 O₂向土壤剖面扩散, 也限制了土壤 CH₄氧化菌群落的活性, 同时厌氧条件 下土壤剖面 CH₄累积, 促进了土壤 CH₄产生菌群落活性, 导致 CH₄氧化减弱排放增加^[49]。而4 月以后, 随着温 度升高, 加上降水集中, 土壤含水量较高, 土壤 CH₄氧化吸收仍然不大, 直到 10 月份, 气候变得干燥降水减少, 土壤含水量急剧下降, 温度和水分达到最优配置, 土壤 CH₄吸收强度最大。

针阔混交林土壤 N₂O 年均通量为 6.13 kg hm⁻² a⁻¹,生长季土壤 N₂O 通量的平均值为 100.7 μg m⁻² h⁻¹,明 显高于北京地区暖温带森林生长季土壤 N₂O 平均通量(64.5 μg m⁻² h⁻¹)^[38]。N₂O 通量偏高的原因之一可能 是与采用 N₂作为载气有关。测定气体的过程中,N₂O 会受到 CO₂浓度的干扰,CO₂浓度较高时,N₂O 浓度会被 严重高估;此外,这种分布格局也违反了"纬度变异理论",即理论上土壤 N₂O 释放量会随纬度的升高而下 降^[50]。我们的研究结果能很好地解释这个反常规现象。因为土壤 N₂O 主要受水分驱动,其次是温度。长白 山温带森林区降水显著高于北京暖温带森林,并且前者的底物有效性也显著高于后者,导致温带森林具有更 高的 N₂O 排放。土壤 N₂O 排放通量与土壤 CO₂相似,也呈现明显的单峰季节变化,夏季 N₂O 的排放通量最 高,春季次之,秋冬两季较低且趋于平稳^[51],和土壤温度和水分的变化基本同步(图 2)。由于 N₂O 主要来源 于硝化和反硝化过程,硝化-反硝化细菌群落的底物(NH⁴ 和 NO³)主要来源于有机氮的矿化和硝化作用,这 些氮素转化过程与温度、水分关系密切^[52, 53]。夏季(7—8 月份)水热同期,矿化、硝化作用最为强烈,土壤 N₂O 排放也最高^[54, 55]。大量研究表明,土壤含水量与土壤 N₂O 通量呈现极显著的正相关关系^[56],当土壤处于



图 5 土壤 CO₂, CH₄和 N₂O 通量之间的耦合关系 Fig.5 The coupling relationships among soil CO₂, CH₄ and N₂O fluxes

饱和含水量以下时,N₂O 排放量随土壤水分的增加而增加^[57,58]。理论上,土壤含水量增加导致土壤产生厌氧 环境,会促进反硝化过程,从而增加 N₂O 排放比例^[38,59];但是,土壤水分过高也会导致反硝化过程进行更加 彻底,土壤中的硝酸盐大部分以 N₂的形式释放,N₂O 所占比例减小^[60,61]。关于温度对土壤 N₂O 通量的影响, 在不同的研究中结果并不一致。Teepe 等^[58]的研究表明,温度对土壤 N₂O 通量有控制作用,但两者间关系未 达到显著水平。肖冬梅等^[51]对长白山阔叶红松林土壤 N₂O 通量全年观测结果显示,土壤温度与 N₂O 通量之 间存在显著的指数关系。本研究也发现两者之间存在显著的指数关系(P<0.0001),温度能够解释土壤 N₂O 通量变异的 16%(图 4e)。此外,温度和水分的交互作用还体现在春初的冻融过程,研究表明冻融也会显著促 进土壤 N₂O 的释放^[43]。土壤冻结过程中部分微生物被杀死,释放出来的营养物质被幸存的微生物快速利用 产生大量 N₂O^[62,63]。Maller 等^[64]利用¹⁵N 对草地土壤的研究表明,冻融期土壤 N₂O 释放主要受土壤微生物 反硝化作用的控制。冬季当土壤结冻后,土壤胶粒表面仍有一层未冻结的水膜,其外部覆盖一冰层,从而形成 厌氧环境,既有利于反硝化作用产生 N₂O,但又阻止了 N₂O 的大量释放^[65,66]。本研究也观测到 4 月份土壤冻 融季节出现明显的 N₂O 排放峰,下一步工作需要进行更大频率的观测以及相关微生物学机理研究。

4.2 三种气体通量的耦合关系

土壤 CO2、CH4、N2O 的产生与消耗过程之间存在复杂的交互作用,并受外界环境因子的影响。三者之间

的耦合作用是以土壤微生物功能群为媒介,通过一系列的氧化还原反应完成电子传递、能量流动和物质转化, 在不同生态系统、不同外界驱动力下表现出形式各异的耦合关系。土壤 CO₂、CH₄和 N₂O 通量的耦合关系常 以他们之间的回归曲线的斜率来表征:协同关系(斜率大于零),消长关系(斜率小于零)或随机关系(斜率等 于零)^[16]。耦合关系不同于一般的相关关系,前者需要满足一定的条件,如存在交互作用的媒介(如甲烷氧 化菌 vs 氨氧化菌)、相同的底物(如有效碳氮)、相似的驱动过程(氧化还原反应、电子得失)等^[16]。

通过对三种主要温室气体通量的研究分析,发现土壤 CO2通量和 CH4通量之间无显著的相关关系,机理 上并不存在任何类型的耦合关系,其原因如下:首先,土壤 CO,来源于植物根系的自养呼吸和微生物的异养呼 吸,而土壤 CH4通量取决于甲烷产生菌产生 CH4和甲烷氧化菌氧化 CH4两个过程的平衡,微生物使用的碳源 基质存在很大的差异;其次,CO,通量和 CH₄通量的主要驱动因子不同,CO,通量主要受温度驱动,其次是水 分,而 CH₄通量主要受水分驱动,与温度关系不显著,水热因子对不同微生物群落活性、对底物的利用程度的 影响不同,导致 CO,通量和 CH₄通量在观测日、月两个时间尺度上均表现为随机关系。土壤 CH₄和 N,O 通量 的变化表现为消长型的耦合关系,其潜在的机理为:首先,土壤 CH₄和 N,O 产生的主要控制因子均为水分,即 土壤通气性控制着两种气体在土壤剖面扩散,氧化还原反应控制着土壤 CH₄的产生与氧化以及土壤硝化和反 硝化作用。在长白山阔叶红松林不同地点的土壤 N₂O 排放和 CH₄吸收的原位观测中发现, N₂O 排放和 CH₄吸 收间存在着非线性负相关关系,这种消长关系与土壤含水量的变化有关^[67]。其次,从微生物生理和生态学角 度上来看,土壤 N2O 是在氨氧化菌、硝化细菌和反硝化细菌作用下产生,CH4吸收是在甲烷氧化菌驱动下完成 的生物化学过程;由于 CH₄和 NH₃分子量相近,土壤甲烷氧化菌和氨氧化菌均能同时氧化 CH₄和 NH₃,竞争利 用相同的底物如 O2、CH4和 NH3;其次,甲烷氧化菌和氨氧化菌都具有非常复杂的胞质内膜,在氧化 CH4和 NH,的过程中会竞争利用功能相似的单氧酶,尤其是甲烷单氧酶(MMO)^[68,69]。然而,也有少数研究显示,N₂ O 排放速率和 CH₄吸收速率间呈显著的正相关关系^[70],与生态系统的氮饱和状态有关。土壤 CO₂和 N₂O 通 量对温度和水分有很强的同向响应,归因于两者的驱动因子相同,均为温度和水分共同驱动,但从机理上来 说,二者并不存在耦合。本研究只是探讨了土壤 CO2, CH4和 N2O 通量的水热驱动作用,其它环境因子和关键 功能微生物群落动态对三种通量耦合关系的影响有待更为深入的研究。

5 结论

在过去十多年里,有关不同生态系统土壤 CO₂、CH₄和 N₂O 气体通量的大小、主控因子和生物驱动机制已 有大量报道,但是对其产生、消耗过程的研究多是独立进行的,有关三种通量之间的耦合关系的研究鲜有涉 及。本研究基于4年的土壤通量和水热因子观测数据,从水热控制机理角度来阐明土壤 CO₂、CH₄和 N₂O 气 体通量的耦合关系,得出以下两点研究结论:(1)土壤 CO₂和 N₂O 交换通量表现为明显的单峰季节变化,而土 壤 CH₄排放与吸收交替出现,表现出强烈的时间异质性。土壤 CO₂和 N₂O 主要受土壤温度和水分影响,而土 壤 CH₄主要受土壤水分驱动。(2)土壤 CO₂通量和 CH₄通量之间表现为随机关系,可能与两者的底物利用不 同有关;CH₄吸收和 N₂O 排放通量表现为消长关系,归因于水分控制以及氨氧化菌与甲烷氧化菌之间的竞争 作用;而 CO₂和 N₂O 通量之间具有很强的协同关系,与它们对温度和水分的同向响应有关。下一步研究应该 利用稳定性同位素示踪和分子生物学技术,重点区分土壤 CO₂、CH₄和 N₂O 产生和消耗过程以及探讨其微生 物学机理。

参考文献(References):

- Garcia-Gonzalo J, Peltola H, Briceno-Elizondo E, Kellomaki S. Changed thinning regimes may increase carbon stock under climate change: A case study from a Finnish boreal forest. Climatic Change, 2007, 81(3/4): 431-454.
- [2] Lelieveld J, Crutzen P J. Indirect chemical effects of methane on climate warming. Nature, 1992, 355(6358): 339-342.
- [3] Solomon S. Climate Change 2007-The Physical Science Basis: Working group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.

[4]	Sun D M, Zhang L, Xue M S. The online measurements and estimation of nutrient solution in greenhouse agriculture // Proceedings of the 3rd
	World Congress on Intelligent Control and Automation. Hefei: IEEE, 2000; 2155-2157.
[5]	Butterbach-Bahl K, Kothe A, Papen H. Effect of tree distance on N_2O and CH_4 -fluxes from soils in temperate forest ecosystems. Plant and Soil, 2002, 240(1): 91-103.
[6]	Bowden R D, Davidson E, Savage K, Arabia C, Steudler P. Chronic nitrogen additions reduce total soil respiration and microbial respiration in
	temperate forest soils at the Harvard Forest. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 43-56.
[7]	刘世荣, 王晖, 栾军伟. 中国森林土壤碳储量与土壤碳过程研究进展. 生态学报, 2011, 31(19): 5437-5448.
[8]	Dixon R K, Brown S, Houghton R A, Solomon A M, Trexier M C, Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. Science, 1994, 263 (5144), 185-190
[9]	齐玉春 董云社 耿元波 杨小红 耿会立 我国莧地生态系统碳循环研究进展 地理科学进展 2003 22(4),342-352
[10]	谢军飞 李玉娥 农田十壤温安气休排放机理与影响因麦研容讲展 中国农业与象 2002 23(4), 48-53
[11]	本长生 当向明 Frolking S Moore B III Salae W 印建军 建空 庄亚辉 王汝利 戴昭化 刘纪远 奏小光 廖柏塞 Sace B 中国农田
[11]	中国大王, 日时初, Holking 5, Model D III, Jaids W, 中廷中, 水子, 上亚府, 上双府, 戴帽平, 刈毛边, 采尔凡, 廖柏冬, Jass R. 中国大田 的退宝与休排放 第四纪研究 2003 23(5), 403-503
[12]	工联用 蔬萄 毒螺 刘广仁 工田县 纪字田 内尝士于统与故烟首百泪宏气休排放研究 应田开太受报 2003 14(3) 372 376
[12]	工成心,硅载,黄雄,利,口,工切生,纪玉切。内家自入公司从我华尔温至《伊排放射元. 应用主心子报,2005,14(5);572-570. 见虑示 把国拡 宏教折 微出物众导的土壤田栏低环乃合球亦化研究 冰川広土 2004 26(4) 411 410
	行虎儿, 性四怀, 女豕首. 顾王彻开寸的工業中成個年及主体文化明元. 你用你工, 2004, 20(4): 411-419. 本海院 頁辺亚 能畫板 관水線 上擁汨完仁体立住上批演影响田妻孤宏洪屋 仕太孫接 2007 16(6) 1791 1799
[14]	子两切,发伏十,照照傅,东省译. 上壤血至飞冲)生力排放影响凶系研充进液. 生态坏境, 2007, 10(0): 1/81-1/88. 用调整 主化宏 工事票 發驗素 改進委 教授任 真主要 工业生 本林士德田崎岖地位主惊国乙及其对遵复协响应研究性屋 生素
[15]	在截三,万字车,丁页项,休取念,示表面, 邓奶奶, 向文龙, 土水生. 林林工壤中玩吸收的主径因于及共对增氮的响应研究进展. 生态 学报, 2012, 32(15): 4914-4923.
[16]	方华军,程淑兰,于贵瑞,王永生,徐敏杰,党旭升,李林森,王磊.大气氮沉降对森林土壤甲烷吸收和氧化亚氮排放的影响及其微生物
	学机制. 生态学报, 2014, 34(17), doi: 10. 5846/stxb201310262582.
[17]	Smith K A, Ball T, Conen F, Dobbie K E, Massheder J, Rey A. Exchange of greenhouse gases between soil and atmosphere: interactions of soil
	physical factors and biological processes. European Journal of Soil Science, 2003, 54(4): 779-791.
[18]	孙向阳, 乔杰, 谭笑. 温带森林土壤中的 CO ₂ 排放通量. 东北林业大学学报, 2001, 29(1): 34-39.
[19]	Lal R. Forest soils and carbon sequestration. Forest Ecology and Management, 2005, 220(1/3): 242-258.
[20]	中华人民共和国林业部.全国森林资源统计(1989-1993).北京:国家林业部,1994.
[21]	牟艳玲, 赵文龙, 陈亚雄, 贾超杰, 孙国钧. 中国北方森林潜在分布及其对气候变化响应的模拟. 兰州大学学报: 自然科学版, 2010, 46
	(S1): 25-32.
[22]	栾兆平. 气候变化与中国北方森林恢复和经营. 内蒙古林业调查设计, 2007, 30(5): 47-49, 74-74.
[23]	Cheng S L, Fang H J, Yu G R, Zhu T H, Zheng J J. Foliar and soil ¹⁵ N natural abundances provide field evidence on nitrogen dynamics in
	temperate and boreal forest ecosystems. Plant and Soil, 2010, 337(1/2); 285-297.
[24]	张慧东,周梅,赵鹏武,包青春,海龙.寒温带兴安落叶松林土壤呼吸特征.林业科学,2008,44(9):142-145.
[25]	周丽艳,贾丙瑞,周广胜,曾伟,王宇,中国北方针叶林生长季碳交换及其调控机制,应用生态学报,2010,21(10):2449-2456.
[26]	周海霞,张彦东,孙海龙,吴世义,东北温带次生林与落叶松人工林的土壤呼吸,应用生态学报,2007,18(12),2668-2674.
[27]	陈宝玉,刘世荣,葛剑平,王辉,常建国,孙甜甜,马姜明,施恭暕,川西亚高山针叶林土壤呼吸速率与不同土层温度的关系,应用生态
	学报, 2007, 18(6), 1219-1224.
[28]	Crill P.M. Seasonal patterns of methane uptake and carbon dioxide release by a temperate woodland soil. Global Biogeochemical Cycles, 1991, 5
[= ~]	(4). 319-334
[29]	Davidson E.A. Belk F. Boone B.D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a
[=>]	temperate mixed hardwood forest Clobal Change Biology 1998 4(2), 217-227
[30]	常建国 刘世娄 中作民 康冰 陈宝玉 锐齿栎林土壤呼吸对土壤水热变化的响应 林业科学 2006 $42(12)$, 21, 27
[31]	而是習,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,
[]1]	m工业, 于《山, 理八国, 回心月, 工币刀, 《心久·小尔不日内 砌种凹弧或突至于原题化射滑工成叮呶时影响. 值彻主心子报, 2003, 27(2). 202-200
[22]	2/(2/:202-202. 労会語 由作民 辺起 茶永好 堅河流域山区物博賞地土憧豗吸的时间亦化乃水地田子影响 应田仕太受セ 2005 16/0\ 1602 1604
[32]	市小压, 天下闪, 同些, 如小红. 云凹肌吸山色仅极平地上袭叮吸的时间文化及小器凶丁影响. 应用生态子很, 2003, 10(9): 1003-1000.
[33]	vogi K A, Edmonus K E, Antos G C, vogi D J. Relationships between CO_2 evolution, ATP concentrations and decomposition in four forest
[24]	ecosystems in western wasnington. Utkos, 1980, 55: /2- /9.
54]	Kobert E.S., Keith v.C. Kelationships between CO_2 evolution from soil, substrate-temperature, and substrate moisture in four mature forest types in
	interior Alaska. Canadian Journal of Forest Research, 1985, 15(1): 97-106.

- [35] Pajari B. Soil respiration in a poor upland site of scots pine stand subjected to elevated temperatures and atmospheric carbon concentration. Plant and Soil, 1995, 168-169(1): 563-570.
- [36] Singh J S, Gupta S R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. The botanical Review, 1977, 43(4): 449-528.
- [37] 董云社,彭公炳,李俊. 温带森林土壤排放 CO₂、CH₄、N₂O 时空特征. 地理学报, 1996, 51(S1): 120-128.
- [38] 杜睿,黄建辉,万小伟,贾月慧.北京地区暖温带森林土壤温室气体排放规律.环境科学,2004,25(2):12-16.
- [39] Fang H J, Yu G R, Cheng S L, Zhu T H, Wang Y S, Yan J H, Wang M, Cao M, Zhou M. Effects of multiple environmental factors on CO₂ emission and CH₄ uptake from old-growth forest soils. Biogeosciences, 2010, 7(1): 395-407.

- [40] 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.
- [41] Sullivan B W, Kolb T E, Hart S C, Kaye J P, Dore S, Montes-Helu M. Thinning reduces soil carbon dioxide but not methane flux from southwestern USA ponderosa pine forests. Forest Ecology and Management, 2008, 255(12): 4047-4055.
- [42] Castro M S, Steudler P A, Melillo J M, Aber J D, Bowden R D. Factors controlling atmospheric methane consumption by temperate forest soils. Global Biogeochemical Cycles, 1995, 9(1): 1-10.
- [43] 刘实, 王传宽, 许飞.4 种温带森林非生长季土壤二氧化碳、甲烷和氧化亚氮通量. 生态学报, 2010, 30(15): 4075-4084.
- [44] Butterbach-Bahl K, Gasche R, Huber C, Kreutzer K, Papen H. Impact of N-input by wet deposition on N-trace gas fluxes and CH₄-oxidation in spruce forest ecosystems of the temperate zone in Europe. Atmospheric Environment, 1998, 32(3): 559-564.
- [45] Castro M S, Gholz H L, Clark K L, Steudler P A. Effects of forest harvesting on soil methane fluxes in Florida slash pine plantations. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(10): 1534-1542.
- [46] Verchot L V, Davidson E A, Cattanio J H, Ackerman I L. Land-use change and biogeochemical controls of methane fluxes in soils of eastern Amazonia. Ecosystems, 2000, 3(1): 41-56.
- [47] Heyer J. Results of enrichment experiments of methane-assimilating organisms from an ecological point of view. Microbial growth on C1 compounds. USSR Academy of Sciences, 1977; 19-21.
- [48] Xu M J, Cheng S L, Fang H J, Yu G R, Gao W L, Wang Y S, Dang X S, Li L S. Low-Level nitrogen addition promotes net methane uptake in a boreal forest across the great Xing'an Mountain region, China. Forest Science, 2014, 60(2), doi: 10.5849/forsci.13-075.
- [49] 丁维新, 蔡祖聪. 温度对土壤氧化大气 CH4 的影响. 生态学杂志, 2003, 22(3): 54-58.
- [50] 傅民杰,王传宽,王颖,刘实,丁爽.气候暖化对解冻期不同纬度兴安落叶松林土壤氧化亚氮释放的影响.应用生态学报,2009,20(7): 1635-1642.
- [51] 肖冬梅, 王淼, 姬兰柱, 韩士杰, 王跃思. 长白山阔叶红松林土壤 N₂O 排放通量的变化特征. 生态学杂志, 2004, 23(5): 46-52.
- [52] 胡承彪,韦源连,梁宏温,朱宏光.两种森林凋落物分解及其土壤效应的研究.广西农业大学学报,1992,11(4):47-52.
- [53] 王鹤松,张劲松,孟平,高峻,贾长荣,任迎丰.侧柏人工林地土壤呼吸及其影响因子的研究.土壤通报,2009,40(5):1031-1035.
- [54] 齐玉春, 董云社. 土壤氧化亚氮产生、排放及其影响因素. 地理学报, 1999, 54(6): 534-542.
- [55] 谢军飞,李玉娥.土壤温度对北京旱地农田 N₂O 排放的影响.中国农业气象, 2005, 26(1): 7-10.
- [56] Teepe R, Vor A, Beese F, Ludwig B. Emissions of N₂O from soils during cycles of freezing and thawing and the effects of soil water, texture and duration of freezing. European Journal of Soil Science, 2004, 55(2): 357-365.
- [57] Mummey D L, Smith J L, Bolton H J. Nitrous oxide flux from a shrub-steppe ecosystem: sources and regulation. Soil Biology & Biochemistry, 1994, 26(2): 279-286.
- [58] Teepe R, Brumme R, Beese F. Nitrous oxide emissions from frozen soils under agricultural, fallow and forest land. Soil Biology & Biochemistry, 2000, 32(11-12): 1807-1810.
- [59] 孙向阳, 徐化成. 北京低山区两种人工林土壤中 N₂O 排放通量的研究. 林业科学, 2001, 37(5): 57-63.
- [60] Riley R H, Vitousek P M. Nutrient dynamics and nitrogen trace gas flux during ecosystem development in montane rain forest. Ecology, 1995, 76 (1): 292-304.
- [61] Kiese R, Butterbach-Bahl K. N₂O and CO₂ emissions from three different tropical forest sites in the wet tropics of Queensland, Australia. Soil Biology & Biochemistry, 2002, 34(7): 975-987.
- [62] Singurindy O, Molodovskaya M, Richards B K, Steenhuis T S. Nitrous oxide emission at low temperatures from manure-amended soils under corn (Zea mays L.). Agriculture Ecosystems & Environment, 2009, 132(1): 74-81.
- [63] Papen H, Butterbach-Bahl K. A 3-year continuous record of nitrogen trace gas fluxes from untreated and limed soil of a N-saturated spruce and beech forest ecosystem in Germany: 1. N₂ O emissions. Journal of Geophysical Research-Atmospheres (1984-2012), 1999, 104 (D15): 18487-18503.
- [64] Muller C, Martin M, Stevens R J, Laughlin R J, Kammann C, Ottow J C G, Jager H J. Processes leading to N₂O emissions in grassland soil during freezing and thawing. Soil Biology & Biochemistry, 2002, 34(9): 1325-1331.
- [65] Teepe R, Brumme R, Beese F. Nitrous oxide emissions from soil during freezing and thawing periods. Soil Biology & Biochemistry, 2001, 33(9): 1269-1275.
- [66] Oquist M G, Nilsson M, Sorensson F, Kasimir-Klemedtsson A, Persson T, Weslien P, Klemedtsson L. Nitrous oxide production in a forest soil at low temperatures-processes and environmental controls. FEMS Microbiology Ecology, 2004, 49(3): 371-378.
- [67] Mosier A, Schimel D, Valentine D, Bronson K, Parton W. Methane and Nitrous-Oxide fluxes in native, fertilized and cultivated grasslands. Nature, 1991, 350(6316): 330-332.
- [68] Bedard C, Knowles R. Physiology, biochemistry, and specific inhibitors of CH₄, NH₄⁺, and CO Oxidation by methanotrophs and nitrifiers. Microbiological Reviews, 1989, 53(1): 68-84.
- [69] Sitaula B K, Bakken L R. Nitrous oxide release from spruce forest soil: Relationships with nitrification, methane uptake, temperature, moisture and fertilization. Soil Biology & Biochemistry, 1993, 25(10): 1415-1421.
- [70] 张秀君, 徐慧, 陈冠雄. 影响森林土壤 N₂O 排放和 CH₄吸收的主要因素. 环境科学, 2002, 23(5): 8-12.