#### DOI: 10.5846/stxb201705260973

杨智杰,郑裕雄,陈仕东,刘小飞,熊德成,林伟盛,胥超,杨玉盛,史思红.应用小波多尺度分析亚热带森林土壤异养呼吸特征.生态学报,2018,38 (14): - .

Yang Z J, Zheng Y X, Chen S D, Liu X F, Xiong D C, Lin W S, Xu C, Yang Y S, Shi S H.High resolution temporal analysis of heterotrophic respiration in the soil of a subtropical forest by using continuous wavelet transformation. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(14): - .

# 应用小波多尺度分析亚热带森林土壤异养呼吸特征

杨智杰<sup>1,2</sup>,郑裕雄<sup>1,2</sup>,陈仕东<sup>1,2</sup>,刘小飞<sup>1,2</sup>,熊德成<sup>1,2</sup>,林伟盛<sup>1,2</sup>,胥 超<sup>1,2</sup>,杨玉盛<sup>1,2</sup>.史思红<sup>3,\*</sup>

1 福建师范大学地理科学学院,福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地,福州 360007

3 海南师范大学数学与统计学院,海口 571158

**摘要**:土壤异养呼吸是森林生态系统碳循环的重要组成部分,其时间变化规律和影响因子一直是碳循环研究的难点和重点。本研究利用全自动连续观测系统对亚热带米槠常绿阔叶次生林土壤异养呼吸进行高频率观测,采用连续小波变换技术对高频率 实测值与模型估测值间的差值进行分析,探讨亚热带森林土壤异养呼吸的变化机制。结果发现,土壤异养呼吸速率年变化范围 在 0.82—7.11 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>之间,全年平均值为 2.66 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,在 7 月份达到全年最高值。虽然土壤温度和水分双 因素模型能够较好地解释土壤异养呼吸的年变化,但土壤温度和土壤异养呼吸速率在时间序列上未出现同步变化模式,同时双 因素模型估测值与高频率实测值年均值相差 18%,其中 4—7 月模型值低估 12%,而 8—9 月模型值高估 15%。进一步利用连续 小波变换对模型误差分析发现,模型值与实测值差异在 4—7 月主要分布在短周期(32—64 h)和长周期(≥85 d),这可能与生 长季节土壤底物有效性提高,大量的易变化碳输入激发原有土壤有机碳分解有关。8—9 月差异主要分布在长周期(≥85 d), 这可能是干旱造成底物有效性降低,微生物只能利用原有难分解有机碳进行维持代谢。因此亚热带森林土壤异养呼吸会不仅 受到温度、土壤水分等环境因素影响,而且底物有效性变化也可能是影响亚热带常绿阔叶林土壤异养呼吸变化的重要因素。 关键词:异养呼吸;全自动连续观测;高时间分辨率;连续小波变换;亚热带森林

# High resolution temporal analysis of heterotrophic respiration in the soil of a subtropical forest by using continuous wavelet transformation

YANG Zhijie<sup>1,2</sup>, ZHENG Yuxiong<sup>1,2</sup>, CHEN Shidong<sup>1,2</sup>, LIU Xiaofei<sup>1,2</sup>, XIONG Decheng<sup>1,2</sup>, LIN Weisheng<sup>1,2</sup>, XU Chao<sup>1,2</sup>, YANG Yusheng<sup>1,2</sup>, SHI Sihong<sup>3,\*</sup>

1 College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 State Key Laboratory of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

3 School of Mathematics and statistics, Hainan Normal University, Haikou 571158, China

**Abstract**: Soil heterotrophic respiration (Rh) plays an essential role in forest carbon cycles. A better understanding of the response of soil heterotrophic respiration to abiotic and biotic factors will improve the modeling of forest carbon fluxes. In this study, Rh was monitored at high temporal resolution by an automatic  $CO_2$  observation system in a subtropical, evergreen, broad-leaved forest, and continuous wavelet transformation analysis was used to analyze the differences between real values and model values in our time series. Results showed that annual value of Rh was 2.66 µmol  $CO_2$  m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, which ranged from 0.82 to 7.11 µmol  $CO_2$  m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, with the highest rate in July. The seasonal dynamics of Rh had a good

收稿日期:2017-05-26; 网络出版日期:2018-00-00

基金项目: "973" 计划(2014CB954003); 国家自然科学基金 31670623, 11461018

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: shisihong1020@163.com

relationship with soil temperature and moisture. However, the annual average value of monitored Rh was 18 % higher than the modeled value. Compared with monitored values of Rh, the modeled values were underestimated by 12 % in July, but overestimated by 18 % in August and September. Furthermore, we used continuous wavelet transformation to analyze time serious of variations between monitored and modeled Rh values. Results showed that significant differences mainly happened in short periods (32—64 h) and long periods (more than 85 d) from April to July, which may induced by increasing of available carbon inputs from litter leaching and fine root exudates, and recalcitrant soil organic carbon decomposition from priming effect. However, there were significant differences over a long period (more than 85 d) during drought season from August to September, this might cause by few labile carbon sources inputs into soil during drought season and microbes use recalcitrant organic carbon in soil as their energy source to maintain their activities. In conclusion, besides soil temperature and soil moisture, the inputs of labile carbon also play important roles in soil heterotrophic respiration and carbon stabilization in subtropical forests.

Key Words: heterotrophic respiration; automatic continuous observation; high temporal resolution; continuous wavelet transformation; subtropical forest

森林生态系统是陆地生态系统最大的碳库,其长期碳贮量是由植被净初级生产力和土壤微生物对土壤有 机碳分解作用间的平衡决定<sup>[1-2]</sup>,因此了解森林土壤异养呼吸的影响因素成为碳循环研究的重要内容之一。 土壤异养呼吸(Rh)微小的变化都会引起大气 CO<sub>2</sub>浓度明显的改变<sup>[3]</sup>,但影响土壤 Rh 变化的因素仍不确定, 而热带亚热带森林土壤碳储量约占全球森林碳库的 17.6%<sup>[4]</sup>,因此了解热带亚热带森林土壤异养呼吸的影响 因子对于了解陆地碳循环及其对未来全球变化的响应起到至关重要的作用。

目前测定土壤 Rh 的方法有人工间断性测量和全自动连续观测两种,人工间断性测量频率低(一般一周一次或两周一次),用获取到的 CO<sub>2</sub>测量数据与温度、土壤水分等环境因子建立线性插值模型,推算异养呼吸在时间上波动和通量大小<sup>[5-6]</sup>。但是越来越多的研究发现,土壤微生物分解过程是一个瞬时变化过程,而基于温度等环境因素的土壤 Rh 预测模型与实测值间存在着较大的差异,对全球碳平衡估算会产生很大的影响<sup>[7]</sup>。近些年,随着技术的发展,大量全自动观测设备的应用,能够全天候高频率同步监测土壤呼吸以及环境因子的变化,从而大大提高 Rh 通量的计算精度<sup>[8-9]</sup>。但相关的研究成果还比较少见,特别是在我国南方的亚热带森林生态系统,还未见相关报道。

土壤 Rh 过程是一个瞬间变化的复杂过程,高频率观测到的 CO<sub>2</sub>信号会表现出间歇或瞬态的非平稳现 象<sup>[9]</sup>。但是传统的时域和频域分析方法都无法处理这种非平稳和"多时间尺度"结构的序列,经验模型亦无 法模拟这种快变且复杂的过程。因此探讨 Rh 在时间序列上的变化特征及其影响机制,将有助于我们深入了 解 Rh 变化机理以及推进模型改进。连续小波变换作为处理非平稳信号时频分析的理想工具,在地学研究领 域得到广泛的应用,如植被空间分布和水文过程的分析,但很少被用于时间序列上生物过程分析<sup>[10-13]</sup>。小波 分析较传统傅立叶分析的优势在于其时频窗口大小不是固定的,可以利用联合的时间-尺度函数分析非平稳 信号,对其进行多分辨率细化分析。根据权衡函数不同频率的最优时间和频率分辨率去克服时间序列的非平 稳问题<sup>[12]</sup>。且小波分析的时频多分辨分析功能,将非平稳时间序列分解为不同频段的平稳信号,揭示隐藏在 时间序列中的多变化周期,充分反映系统在不同时间尺度中的变化趋势,并能对系统未来发展趋势进行定性 估计。因此利用连续小波变换技术对高频率观测到的 CO<sub>2</sub>信号进行分析,将有助于深入研究土壤 Rh 变化及 影响机制。

亚热带森林是我国最重要的森林碳汇,同时也是气象变化复杂的地区,如降雨量大且频繁,昼夜温差大等<sup>[14-15]</sup>。因此精确估算我国亚热带森林 Rh 的大小,对于了解我国森林碳汇地区碳汇能力具有十分重要的作用。本研究利用全自动高频率观测研究亚热带森林土壤异养呼吸大小及变化规律,同时利用连续小波变换技术探讨亚热带森林土壤 Rh 变化机制,为深入了解亚热带森林生态系统碳汇及其对未来气候变化的响应提供

## 科学依据。

### 1 材料与方法

#### 1.1 实验地概况

试验地位于福建三明森林生态系统与全球变化野外观测研究站-陈大观测点(26°19′N,117°36′E),东南 面和西北面分别与戴云山脉和武夷山脉相连,距离三明市区约12 km。本区属于亚热带季风气候,年均气温 为19.1℃,年均降水量为1749 mm,年均蒸发量为1585 mm,相对水分为81%,降雨主要集中3—8月。土壤为 黑云母花岗岩发育的红壤。米槠次生林是在1976年米槠天然林经强度择伐后封山育林自然演替形成,海拔 330 m,林内分层明显,包括乔木层、灌木层和草本层。米槠在乔木层中为优势种群,主要树种有米槠、闽粤栲 (*Castanopsis fissa*)、黄丹木姜子(*Litsea elongata*)、新木姜子(*Neolitsea aurata*)等,林分密度 3788 株/hm<sup>2</sup>,平均 树高和胸径分别为10.8 m和12.2 cm。灌木层以木荚红豆(*Ormosia xylocarpa*)、褐毛石楠(*Photinia hirsuta*)等 种类。草本主要由狗脊蕨、黑莎草(*Gahnia tristis Nees*)、油草(*Leptochloa chinensis*)等组成。试验地基本概况见 表1。

Table 1 Main characteristic and topsoil (0-10 cm) properties of experiment site									
年凋落物量 Annual litterfall/ (g/m <sup>2</sup> )	细根生物量 Fine root biomass/ (kg/m <sup>3</sup> )	土壤容重 Soil bulk density/ (g/cm <sup>3</sup> )	有机碳含量 Soil organic carbon/ (g/kg)	总氮含量 Total nitrogen/ (g/kg)	土壤/pH Soil/pH				
698	0.93	0.95	20.98	1.42	4.4				

表 1 试验地的基本特征和土壤表层(0—10 cm)理化性质

#### 1.2 土壤异养呼吸测定

2012年5月,在米槠次生林中布设3个30m×30m标准样地,利用壕沟法分别在每个样地中各布设3个1m×1m断根小样方,壕沟深度为0.8m,切断根(不移走)后插入细密的尼龙网(0.149mm)以阻止根向小区内生长,同时剪除小区内地表植被。按照不同深度土壤容重调整,将土壤按每个层次均匀填回壕沟周围,从而最大程度减少破坏壕沟周围土壤环境。在每个断根处理小样方中,分别随机布置1个内径为20cm、高10cm的PVC土壤环,PVC土壤环插入土中5cm,用于土壤异养呼吸观测。

切根处理中的土壤经过 8 个月的稳定恢复后,从 2013 年 1 月开始对土壤异养呼吸展开观测。由于土壤 CO<sub>2</sub>通量全自动测量系统数量的不足,因此在利用土壤 CO<sub>2</sub>通量全自动测量系统测定之前,采用 LI-8100-102 (LICOR, USA)土壤碳通量测量系统对切根处理中的土壤异养呼吸观测点进行测定,每个样地中切根处理 3 个观测点,3 个重复,共9 个点。测定时间为 9:00—11:00 之间,测定频率为 2 周一次。通过对前期 7 个月的 土壤异养呼吸观测结果的分析,选取呼吸观测值接近平均值的呼吸观测点,作为土壤异养呼吸全自动测量系 统的观测点。土壤异养呼吸的同步自动观测采用 Li-8100A-104(LICOR, USA)土壤 CO<sub>2</sub>通量全自动测量系统 测定,观测频率为 30 min 一次,采用土壤温度、水分传感器测定土壤 5 cm 深处的温度和体积含水量(EC5, Decago USA)。观测时间为 2013 年 8 月 1 日—2014 年 7 月 31 日,共收集到 17520 条数据。

1.3 土壤异养呼吸模型

本文对米槠次生林分别采用土壤温度单因素模型以及土壤温度和水分双因素模型对土壤异养呼吸速率 进行拟合,模型分别如下:

$$Rh = B_1 \times e^{(B_2 T)} \tag{1}$$

$$Rh = B_1 \times e^{(B_2T)} \times \theta^{B_3} \tag{2}$$

*Rh* 表示土壤呼吸速率( $\mu$ mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>),*T* 表示土壤温度( $\mathbb{C}$ ), $\theta$  表示土壤含水量(V/V%),*B*<sub>1</sub>,*B*<sub>2</sub>,*B*<sub>3</sub> 是使用 Levenberg-Marquardt 模型方法估算的参数。为了选择更加合适的模型,我们使用均方根差(root-meansquare error, RMSE)以及调整判定系数作为选取最佳方程的标准尺度。调整判定系数公式为:

$$1 - \frac{SS_{\text{Residual}}/[n - (p + 1)]}{SS_{\text{Total}}/(n - 1)}$$
(3)

SS<sub>Residual</sub>是方程拟合的残差平方和,SS<sub>Total</sub>是残差总和,p是模型中变量的总数,n是模型观察值得数目,调整判断系数值越大意味着方程模型拟合性越好。

1.4 连续小波变换

母小波函数  $\psi(t)$  为一平方可积函数,若其傅里叶变换满足小波函数的可容许条件。对于任意函数  $f(t) \in L^2(R)$  其连续小波变换为:

$$W_{f}(a,b) = \left| \begin{array}{c} a \end{array} \right|^{-1/2} \int_{R} f(t) \psi^{*} \left[ \frac{t-b}{a} \right] dt$$

$$\tag{4}$$

式中,  $W_f(a,b)$  是小波变换系数,函数 |  $a \mid \frac{-1}{2}\psi\left[\frac{t-b}{a}\right]$  是母小波  $\psi(t)$  经过位移 b 和尺度 a 伸缩后得

到的子小波,  $\psi^* \left[ \frac{t-b}{a} \right]$ 为  $\psi \left[ \frac{t-b}{a} \right]$  的复共轭, *a* 是尺度参数可反映小波的周期长度, 在一定意义上 1/*a* 对 应  $\overline{\omega}$ , *b* 是时间参数, 反映时间上的平移。

Morlet 小波为高斯包络下的单频复小波<sup>[12]</sup>,具有非正交性,因此可以很好的表达相位。同时 Morlet 小波的尺度近似等于周期,具有优良的时频局部性。本文选取 Morlet 复小波对 CO<sub>2</sub>信号的非平稳特征进行分析, 其函数表达式为:

$$\psi(t) = \pi^{-1/4} e^{i\omega_0 t} e^{-t^2/2}$$
(5)

式中: $\omega_0$ 为常数;i表示虚数,t代表时间。 其离散小波变换如下

$$W_n^x(s) = \sqrt{\frac{\delta t}{s}} \sum_{N=0}^{N-1} x_n \Psi^* \left[ \frac{(n'-n)\delta t}{s} \right]$$
(6)

式中,\*表示共轭复数,N是时间系列的总数据个数,(δt/s)1/2是一个用于小波函数标准化的因子从而 使得小波函数在每个小波尺度 s上具有单位能量<sup>[11]</sup>。通过转换小波尺度 S并沿着时间数 n进行局部化,最 终得到时间序列上某一尺度上波动随时间变化的图谱(小波时频图)。

#### 2 结果

2.1 土壤温度、土壤含水量和土壤异养呼吸速率的动态变化

米槠次生林土壤温度变化范围为6.43—27.69℃(图1b),最大值出现在8月期间,而1月期间出现全年最低值。全年间,土壤温度日变动幅度变化范围大致在3%—62%,在1—3月份日变动幅度最大,而4—7月日变动幅度较小。

土壤含水量全年变化范围为9.71%—33.8%(图1c),最大值出现在6月期间,而1月期间出现最低值。 土壤水分日变动幅度在不同季节中变化范围为0.2%—83.9%。在8—9月干旱季节,由于降雨导致的干湿交 替影响,日变化范围最高达到84%。

土壤异养呼吸速率全年变化范围为 0.82—7.11 µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>(图 1a),全年平均速率为 2.66 µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,土壤异养呼吸最大值出现在 4 月和 7 月,平均速率高达 4.19 µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>;而在 2 月期间出现最小 值,平均速率 1.29 µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>。8—9 月干旱期间,虽然土壤温度达到全年最高,但土壤异养呼吸速率急 剧下降,降低幅度达到 26.3%。土壤异养呼吸日变动幅度最大的变化范围出现在 4—7 月,4 月 4 日出现日变 化幅度最大值为 142%,但土壤温度日变化幅度仅为 9%。其他月份土壤异养呼吸的日变动幅度变化均较小,在 12—2 月份间日变化幅度最小,仅为 30% 左右。



图 1 土壤温度、水分和土壤异养呼吸的动态变化 Fig.1 Dynamic changes of soil temperature, moisture and soil heterotrophic respiration

2.2.1 土壤异养呼吸模型

由表 2 中看出,若采用双因素模型(*Rh* = *B*<sub>1</sub> × *e*<sup>(*B*<sub>2</sub>*T*)</sup> × *θ*<sup>*B*<sub>3</sub></sup>),土壤温度和土壤含水量共同解释了米槠次生 林 2013—014 年土壤异养呼吸速率季节变化的 63.8%,若仅考虑采用土壤温度为变量的单因素模型(*Rh* = *B*<sub>1</sub> × *e*<sup>(*B*<sub>2</sub>*T*)</sup>),模型解释了米槠次生林 2013—2014 年土壤呼吸速率季节变化的 61.8%。模型 II 的调整判断系数 大于模型 I,因此土壤温度和水分双因素模型能很好地解释土壤异养呼吸速率的季节变化。

表 2 模型相关判断系数

Table 2         Model correlation coefficient										
模型	系数 Coefficient				均方根误差	调整判定系数				
Model	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>3</sub>	$R^2$	Root-mean-square error	Adjusted coefficient of determination				
Ι	1.002	0.054	-	0.618 **	0.63	0.62				
П	0.653	0.051	0.163	0.638 **	0.61	0.64				
litte well T Litt and	- (P.T)		- (B.T)	- P						

模型 I 是  $Rh = B_1 * e^{(B_2T)}$ ,模型 II 是  $Rh = B_1 * e^{(B_2T)} * \theta^{B_3}$ ,  $B_1, B_2, B_3$ 是模型的指数,  $R^2$ 是模型的拟合程度, \* \* 表示极显著相关(P < 0. 01)

如图 2,实测值与模型预测值残差的变化范围为-1.64—3.72 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,最大值出现 7 月,而在 8 月出现最小值。1—3 月和 8—9 月实测值低于模型预测值,4—7 月和 10—12 月实测值高于模型预测值。与 实测值相比,模型估测的年平均值与高频率实测值相差 18%,模型误差日变化幅度的年平均值达到 35%,其中,4—7 月模型平均低估 12%,模型误差日变化幅度高达 48%,而 8—9 月间模型平均高估 15%,模型误差日 变化幅度为 26%。

2.2.2 模型误差与连续小波变换分析

对模型残差使用连续小波变换成时频谱图确定模型误差显著的重要区域(图3)。模型误差在4—7月的 短周期(周期32—64h)和长周期为≥85d)均达到显著性水平(P<0.05),而8—9月低频组分(周期为≥85 d)模型误差也达到显著性水平(P<0.05)。而在其他月份间没有发现显著差异。

<sup>2.2</sup> 土壤异养呼吸与土壤温度、水分的关系

#### 3 讨论

#### 3.1 高频率观测提高亚热带森林土壤异养呼吸计算精度

土壤异养呼吸对环境因子变化的响应非常敏感,生物或非生物因子的微小变化将直接影响呼吸速率的大小<sup>[16]</sup>。但是传统的人工间断性测量频率低由于受到仪器、人员和野外工作环境的影响,限制了对降雨或夜晚等特殊事件土壤异养呼吸的监测数据,降低了土壤异养呼吸通量的计算精度。Vargas等<sup>[12]</sup>在加州 San Jacinto地区采用 CO<sub>2</sub>传感器的高频率观测发现(GMM222, Vaisala),春季降雨可快速且大幅度增加成熟森林土壤CO,排放速率。Tang等<sup>[17]</sup>在研究北美黄松土壤异养呼



吸时,发现连续两场降雨后,土壤呼吸速率分别迅速提高 86.3%和 61%。我国亚热带地区天气变化多端,昼夜 温差大,特殊事件(暴雨、台风等)频发,导致土壤 CO<sub>2</sub>通量昼夜或季节动态发生很大的波动。杨玉盛等人<sup>[18]</sup> 在研究亚热带天然林和人工林土壤呼吸时发现降雨后第 1 天内土壤呼吸速率骤升高达 46.9%,7 d 后达到稳 定值。因此使用全自动连续观测对热带亚热带森林土壤异养呼吸能够更好获得原位监测数据,从而大大提高 土壤 CO<sub>2</sub>通量的计算精度。



图 3 小波时频图 Fig.3 Wavelet time frequency diagram

从深蓝色颜色编码功率(低值)至深红色(高值),黑红色轮廓线内表示显著水平 P<0.05,粗黑线锥划区域不受边缘效应的影响。横坐标 代表月份,纵坐标代表周期

土壤温度是影响土壤异养呼吸变化的重要因子,采用季节性野外监测的土壤温度与土壤异养呼吸速率建 立的线性或指数模型已广泛应用于生态系统碳通量估算中<sup>[16]</sup>。但是土壤异养呼吸也同时受到各种生物和非 生物因素的影响,本研究中,4—7月的土壤呼吸日变化幅度最大,但土壤温度日变化幅度仅为9%,而在冬季 温度日均变化幅度较大时,呼吸速率日均变化幅度最小,且呼吸速率与土壤温度在时间尺度上未出现同步变 化。Hogberg等通过环割实验发现,环割阻断光合产物的地下碳分配,土壤呼吸在环割后第2天下降超过 27%—37%,同时环割也降低土壤可溶性有机碳含量和土壤微生物生物量<sup>[19-20]</sup>。Janssens等<sup>[21]</sup>对欧洲通量塔 网络中的18个森林土壤呼吸观测的研究发现,虽然土壤温度可以解释 80%—90%土壤呼吸的季节变化,但是 不同森林类型间的温度差异却无法解释呼吸通量的差异,而不同森林类型间植被生产力的差异是影响土壤呼 吸差异的最重要因素。黄辉等<sup>[22]</sup>对亚热带杉木人工林和楠木人工林土壤呼吸研究发现,虽然两个林分土壤 温度没有显著差异,但是春季楠木人工林土壤呼吸速率显著高于杉木人工林。Bond]-Lamberty等人<sup>[23]</sup>通过 综述全球 54 个森林土壤呼吸数据发现,土壤异养呼吸年通量与凋落物和细根年归还量显著正相关,而与温度 没有显著关系。因此,植物的地下碳分配变化导致的微生物可利用底物数量变化是影响森林土壤异养呼吸的 重要因素。

#### 3.2 亚热带森林土壤异养呼吸季节变化特征与分析

现有大量以温度为主要因子建立的土壤异养呼吸实证模型都是基于长时间尺度内微生物的生长没有受 到底物有效性限制为前提,然而微生物的底物供应并不是稳定的,随着环境或季节变化而发生相应改变,进而 影响土壤微生物活性和土壤异养呼吸排放速率。本研究中,虽然 4—7 月间土壤温度不是全年最高,但呼吸速 率却在全年中最大,且 4—7 月高频率实测值高于以温度和水分的土壤异养呼吸双因素模型的估测值。这可 能是雨季初期大部分树种短暂而集中的换叶期,导致凋落物数量增加<sup>[24]</sup>。降雨对林冠层和地表凋落物淋溶, 加快凋落物的分解,形成大量易分解的可溶性物质<sup>[25]</sup>,同时,生长季中树木通过根系向土壤输入大量的根系 分泌物,产生大量简单且易分解的碳水化合物,共同促进土壤微生物生物量和活性<sup>[26-28]</sup>。已有研究表明当底 物供应充足时,微生物呼吸速率可能受到底物供应速率的影响<sup>[29]</sup>。Vagars 等人<sup>[30]</sup>发现台风降雨导致地面凋 落物量在 2 个月内减少了 55.7%,土壤底物有效性增加,土壤矿化速率增强。虽然本研究 8—9 月期间土壤温 度在全年最高,但土壤异养呼吸却低于全年平均水平,且 8—9 月干旱季节高频率实测值低于模型值。这可能 是由于干旱季节土壤含水量临近于土壤凋萎含水量(10%),土壤中可利用易变化碳源大量减少,微生物生物 量和活性降低,从而大幅度降低土壤异养呼吸速率。有研究发现在干旱条件下,亚热带季雨林和混交林土壤 微生物生物量均显著降低达 58%和 60%<sup>[31]</sup>,同时土壤水势降低导致微生物出现萎焉现象,微生物活动过程中 将大部分能量转移到生产大量高浓度的溶质上去,从而减少 CO<sub>2</sub>的产生<sup>[32]</sup>,削弱土壤异养呼吸和温度间的 关系。

3.3 亚热带森林土壤异养呼吸模型估测值与高频率实测值的误差分析

小波时频图(图3)的周期长短与碳周转速率快慢有关,周期越短(频率越高),碳周转速率越快<sup>[33]</sup>。实测 值与模型值间的差异,常被用来解释土壤异养呼吸不受温度、水分等模型因子解释的变异部分。通过小波连 续转换发现,温度和水分的双因素模型与高频率实测值的误差在 4—7 月高频组分(周期 32 h 至 64 h)和低频 组分(周期为≥85 d)表现出显著性。4—7 月中产生高频组分的可能原因是,雨季中降雨对林冠层和凋落物 淋溶以及根系分泌物向土壤输入大量活性高与快速周转的易分解可溶性碳水化合物,如葡萄糖、果糖、低分子 量有机酸、氨基酸和低分子量蛋白质等<sup>[34]</sup>。而 4—7 月低频组分产生的可能原因与外源易分解碳促进原有难 分解碳的分解有关,产生正激发效应,刺激微生物对土壤原有难分解有机碳的分解<sup>[35]</sup>。Wang 等<sup>[36]</sup>分别向马 尾松和火力楠土壤中添加叶片凋落物,发现对土壤原有 SOC 分解产生正激发效应,激发效应值分别达到 15.4%和 92.3%。8—9 月模型与实测值的误差主要发生在低频组分,可能是因为干旱期间,外源易分解输入 减少,同时土壤中养分流动性降低,微生物只能使用原有的土壤中难分解有机碳维持活性,如酚类、纤维素和 腐殖酸等难分解物质组分<sup>[37]</sup>,导致微生物活性和生物量降低,碳周转速率变慢。

#### 4 结论

(1)虽然土壤温度和水分双因素模型能较好地解释土壤异养呼吸速率变化,但是模型估测的年平均值与 高频率实测值相差 18%,其中 4—7月模型值低于实测值,平均低估 12%,而 8—9月模型值高于实测值,平均 高估 15%。

(2)模型值与实测值差异在不同季节中表现出的差异的可能原因是不同季节中外源有效性碳输入引起的:生长季中模型值低于实测值可能是因为生长季节中大量的易变化碳输入,同时激发原有土壤难分解有机碳分解有关;干旱季节中模型估测高于实测值可能是干旱造成底物有效性降低,微生物只能使用原有难分解有机碳进行维持代谢。

#### 参考文献(References):

8

- [1] Dixon R K, Solomon A M, Brown S, Houghton R A, Trexier M C, Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. Science, 1994, 263(5144): 185-190.
- [2] Phillips R P, Meier I C, Bernhardt E S, Grandy A S, Wickings K, Finzi A C. Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO<sub>2</sub>. Ecology Letters, 2012, 15(9): 1042-1049.
- [3] Eliasson P E, McMurtrie R E, Pepper D A, Strömgren M, Linder S, Ågren G I. The response of heterotrophic CO<sub>2</sub> flux to soil warming. Global Change Biology, 2005, 11(1): 167-181.
- [4] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle. Biogeochemistry, 2000, 48(1): 7-20.
- [5] 杨玉盛, 董彬, 谢锦升, 陈光水, 高人, 李灵, 王小国, 郭剑芬. 森林土壤呼吸及其对全球变化的响应. 生态学报, 2004, 24(3): 583-591.
- [6] 严俊霞,秦作栋,张义辉,李洪建.土壤温度和水分对油松林土壤呼吸的影响.生态学报,2009,29(12):6366-6376.
- [7] Wang H, McConkey B, Curtin D, Cutforth H. Estimation of daily soil CO2 flux using a single-time-point measurement. Canadian Journal of Soil Science, 2010, 90(3): 517-522.
- [8] 刘小飞,陈仕东,熊德成,林伟盛,林廷武,林成芳,杨玉盛.高频观测的土壤异养呼吸昼夜变化.亚热带资源与环境学报,2014,9(1): 92-94.
- [9] Vargas R, Carbone M S, Reichstein M, Baldocchi D D. Frontiers and challenges in soil respiration research: from measurements to model-data integration. Biogeochemistry, 2011, 102(1/3): 1-13.
- [10] Grinsted A, Moore J C, Jevrejeva S. Application of the cross wavelet transform and wavelet coherence to geophysical time series. Nonlinear Processes in Geophysics, 2004, 11(5/6): 561-566.
- [11] Torrence C, Webster P J. Interdecadal changes in the ENSO-monsoon system. Journal of Climate, 1999, 12(8): 2679-2690.
- [12] Vargas R, Detto M, Baldocchi D D, Allen M F. Multiscale analysis of temporal variability of soil CO2 production as influenced by weather and vegetation. Global Change Biology, 2010, 16(5): 1589-1605.
- [13] 琚彤军, 石辉, 胡庆. 延安市近 50 年来降水特征及趋势变化的小波分析研究. 干旱地区农业研究, 2008, 26(4): 230-235.
- [14] Piao S L, Fang J Y, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S, Wang T. The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. Nature, 2009, 458 (7241): 1009-1013.
- [15] 杨玉盛,谢锦升,盛浩,陈光水,李旭.中亚热带山区土地利用变化对土壤有机碳储量和质量的影响.地理学报,2007,62(11): 1123-1131.
- [16] Guo J F, Yang Y S, Liu L Z, Zhao Y C, Chen Z W, Mao Y L. Effect of temperature on soil respiration in a Chinese fir forest. Journal of Forestry Research, 2009, 20(1): 49-53.
- [17] Tang J W, Misson L, Gershenson A, Gershenson A, Cheng W X, Goldstein A H. Continuous measurements of soil respiration with and without roots in a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains. Agricultural and Forest Meteorology, 2005, 132(3/4): 212-227.
- [18] 杨玉盛,陈光水,董彬,王小国,谢锦升,李灵,卢豪良.格氏栲天然林和人工林土壤呼吸对干湿交替的响应.生态学报,2004,24(5): 953-958.
- [19] Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor A F S, Ekblad A, Högberg M N, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read D J. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. Nature, 2001, 411(6839): 789-792.
- [20] Högberg M, Högberg P. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil. New Phytologist, 2002, 154(3): 791-795.
- [21] Janssens I A, Lankreijer H, Matteucci G, Kowalski A S, Buchmann N, Epron D, Pilegaard K, Kutsch W, Longdoz B, Grünwald T, Montagnani L, Dore S, Rebmann C, Moors E J, Grelle A, Rannik Ü, Morgenstern K, Oltchev S, Clement R, Guðmundsson J, Minerbi S, Berbigier S, Ibrom A, Moncrieff J, Aubinet M, Bernhofer C, Jensen NO, Vesala T, Granier A, Schulze E D, Lindroth A, Dolman A J, Jarvis P G, Ceulemans R, Valentini R. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. Global Change Biology, 2001, 7(3): 269-278.
- [22] 黄辉,杨玉盛,高人,杨智杰,魏国军.杉木林与楠木林土壤呼吸昼夜变化及与土温变化的关系.福建师范大学学报:自然科学版, 2009, 25(2); 113-118.
- [23] Bond-Lamberty B, Wang C K, Gower S T. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? Global Change Biology, 2004, 10(10): 1756-1766.
- [24] 官丽莉,周国逸,张德强,刘菊秀,张倩媚. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林凋落物量 20 年动态研究. 植物生态学报, 2004, 28(4): 449-456.

- [25] Cleveland C C, Reed S C, Townsend A R. Nutrient regulation of organic matter decomposition in a tropical rain forest. Ecology, 2006, 87(2): 492-503.
- [26] Cisneros-Dozal L M, Trumbore S E, Hanson P J. Effect of moisture on leaf litter decomposition and its contribution to soil respiration in a temperate forest. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2007, 112(G1): G01013.
- [27] Huxman T E, Snyder K A, Tissue D, Leffler A J, Ogle K, Pockman W T, Sandquist D R, Potts D L, Schwinning S. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. Oecologia, 2004, 141(2): 254-268.
- [28] 王宁,王美菊,李世兰,王楠楠,冯富娟,韩士杰.降水变化对红松阔叶林土壤微生物生物量生长季动态的影响.应用生态学报,2015, 26(5):1297-1305.
- [29] Kuzyakov Y, Gavrichkova O. Review: time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls. Global Change Biology, 2010, 16(12): 3386-3406.
- [30] Vargas R, Allen M F. Diel patterns of soil respiration in a tropical forest after Hurricane Wilma. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2008, 113(G3): G03021.
- [31] 方熊,刘菊秀,张德强,刘世忠,褚国伟,赵亮. 降水变化、氮添加对鼎湖山主要森林土壤有机碳矿化和土壤微生物碳的影响. 应用与环 境生物学报,2012,18(4):531-538.
- [32] Rosacker L L, Kieft T L. Biomass and adenylate energy charge of a grassland soil during drying. Soil Biology and Biochemistry, 1990, 22(8): 1121-1127.
- [33] Vargas R, Collins S L, Thomey M L, Johnson J E, Brown R F, Natvig D O, Friggens M T. Precipitation variability and fire influence the temporal dynamics of soil CO<sub>2</sub> efflux in an arid grassland. Global Change Biology, 2012, 18(4): 1401-1411.
- [34] Marschner B, Kalbitz K. Controls of bioavailability and biodegradability of dissolved organic matter in soils. Geoderma, 2003, 113(3/4): 211-235.
- [35] Fontaine S, Barot S, Barot P, Bdioui N, Mary B, Rumpel C. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. Nature, 2007, 450(7167): 277-280.
- [36] Wang Q K, Wang Y P, Wang S L, He T X, Liu L. Fresh carbon and nitrogen inputs alter organic carbon mineralization and microbial community in forest deep soil layers. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 72: 145-151.
- [37] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. Nature, 2006, 440(7081): 165-173.