

DOI: 10.20103/j.stxb.202303220553

李海兴, 满秀玲, 高明磊. 根系对寒温带冻土区兴安落叶松林土壤碳通量的影响. 生态学报, 2024, 44(10): 4319–4333.

Li H X, Man X L, Gao M L. Effects of roots on soil carbon fluxes in *Larix gmelinii* forests of the cool-temperate tundra zone. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(10): 4319–4333.

根系对寒温带冻土区兴安落叶松林土壤碳通量的影响

李海兴^{1,2}, 满秀玲^{1,2,*}, 高明磊^{1,2}

1 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

2 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

摘要: 土壤碳通量是森林生态系统碳循环的重要组成部分, 根系对土壤碳通量起着关键作用, 研究根系对土壤碳通量的影响对寒温带冻土区温室气体研究有重要意义。以杜香-兴安落叶松林 (DXL)、杜鹃-兴安落叶松林 (DJL) 和苔藓-兴安落叶松林 (TXL) 为研究对象, 通过壕沟法进行断根处理, 采用便携式土壤呼吸仪 G4301 对土壤碳通量进行日动态和月动态变化测定与分析。结果表明: 6—11 月, 断根对 DXL 和 DJL 土壤 CH₄ 的吸收起抑制作用, 降幅分别为 15.16%—54.31% 和 11.26%—33.84%, 对 TXL 土壤 CH₄ 的排放起促进作用, 增幅为 19.22%—75.52%; 对 3 种类型兴安落叶松林土壤 CO₂ 的排放均起抑制作用, 其中对 TXL 影响最大, 对土壤 CO₂ 降幅为 32.29%—87.62%。断根对 DXL 和 TXL 土壤 CH₄ 的影响在 8 月最为显著, 增幅分别为 -54.31% 和 75.52%, DJL 在 11 月影响最为显著, 降幅为 33.84%。断根对 3 种类型兴安落叶松林土壤 CO₂ 排放的影响在 6—11 月均达到显著程度, 其中在 11 月最为显著, 降幅为 54.94%—87.62%。断根对 3 种类型兴安落叶松林土壤 CH₄ 通量日动态影响差异不显著; 而对土壤 CO₂ 通量的影响显著, 其中在 14:00—18:00 影响最为显著, 降幅为 31.87%—62.26%。土壤温度和空气温度是根系影响土壤碳通量变化的主要因子, 断根处理增强了土壤温度对其日变化和月变化的影响, 减弱了空气温度对其日动态的影响。这表明, 根系自养产生的土壤碳通量可能在日动态变化中更活跃, 而在月动态变化中更稳定。

关键词: CH₄ 通量; CO₂ 通量; 日动态; 月动态; 断根处理

Effects of roots on soil carbon fluxes in *Larix gmelinii* forests of the cool-temperate tundra zone

LI Haixing^{1,2}, MAN Xiuling^{1,2,*}, GAO Minglei^{1,2}

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

2 Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management of Ministry of Education, Harbin 150040, China

Abstract: Soil carbon fluxes are an important component of the carbon cycle in forest ecosystems. Roots play a key role in soil carbon fluxes. The study of root effects on soil carbon fluxes is important for studying greenhouse gases in the cold-temperate tundra. We selected *Ledum palustre*-*Larix gmelinii* (DXL), *Rhododendron dauricum*-*Larix gmelinii* (DJL), and *Sphagnum-Bryum-Ledum palustre*-*Larix gmelinii* (TXL) forests as research object. Further, the roots were broken off by the trench method. Finally, the soils carbon fluxes were measured and analyzed using the portable soil respirometer G4301 for daily and monthly dynamics. Results show that soil CH₄ uptake of DXL and DJL was inhibited by root-break treatments from June to November, with decrease by 15.16%—54.31% and 11.26%—33.84%, respectively. It contributed to the soil CH₄ emission of the TXL, with increase by 19.22%—75.52%. It suppressed soil CO₂ emissions from 3 types of *Larix gmelinii* forests by 32.29%—87.62%. The effect of root breakage on soil CH₄ in DXL and TXL was the most significant in August with increases of -54.31% and 75.52%, respectively. In DJL, the impact was the most significant in November, with a

基金项目: 国家重点研发计划资助项目 (2021YFD2200405)

收稿日期: 2023-03-22; 网络出版日期: 2024-02-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mannefu@163.com

drop of 33.84%. The effect of root breakage on soil CO₂ emission of the 3 types of *Larix gmelinii* forests reached the significant degree from June to November. Among them, it was the most significant in November, with the reduction ranging from 54.94%—to 87.62%. Differences in the effects of root breakage on the daily dynamics of soil CH₄ fluxes in the 3 types of *Larix gmelinii* forests were not significant. However, the effect on soil CO₂ flux was significant. The most significant effects were observed from 14:00—18:00, with decreases ranging from 31.87%—to 62.26%. Soil and air temperatures were main factors that roots influenced changes in soil carbon fluxes. Treatment of root breaks enhanced the effect of soil temperature on daily and monthly changes in soil carbon fluxes. It also attenuated the effect of air temperature on the daily dynamics. It suggests that soil carbon fluxes from root autotrophy may be more active in daily dynamics and more stable in monthly dynamics.

Key Words: CH₄ fluxes; CO₂ fluxes; daily dynamics; monthly dynamics; root-excision treatment

土壤碳排放,即土壤表面碳通量(包括 CH₄和 CO₂通量),是森林碳循环的重要组成部分,贡献了森林到大气碳通量交换的最大部分^[1-2]。相关研究表明,森林碳的动态变化对气候及环境条件的改变相对敏感^[3-4],土壤碳排放具有放大全球变暖的潜在作用^[5]。IPCC6 预测:全球升温在 2032—2050 年间可达 1.5℃(较工业化前);其中陆地高纬度地区增温幅度要远大于全球平均水平^[6]。大兴安岭位于西伯利亚冻土圈南缘,是我国唯一的高纬度寒温带多年冻土区,对温室效应和全球变暖的响应比我国其他低纬度地区更加敏感。Guanji Li^[7]使用 Kudryavtsev 方法模拟得出 1969 年至 2018 年北半球中西伯利亚多年冻土区范围减少速率最高,为 $1.4 \times 10^4 \text{ km}^2/\text{a}$ 。Anisimov 等人^[8]通过数学建模预测:到 21 世纪中叶,北半球的近地表多年冻土可能收缩 15%—30%。在如此严峻的全球变暖和多年冻土区范围逐年减少的情况下,增加对高纬度寒温带多年冻土区土壤碳通量的了解将有助于更加全面地理解该区域森林生态系统碳循环,并减少在未来气候变化对碳收支预测的不确定性。

土壤碳通量主要由根系自养产生和分解土壤有机质的土壤微生物异养产生,其中根系对土壤碳通量的相对贡献约为 30%—60%^[9]。根系主要通过根生物量、菌根、根分泌物等^[10-11]来影响土壤碳通量,且这部分土壤碳通量会随环境和时间而变化^[12-13]。对于环境条件而言,森林土壤碳通量会随纬度的升高而降低^[14],但根系自养部分占土壤碳通量的比重与之相反,高纬度寒温带森林生态系统要高于温带和热带森林生态系统^[15-16]。全球范围内土壤异养产生的碳通量正以每 10 年 2%的速率增加^[17],根系自养产生与微生物异养产生的土壤碳通量季节性变化的观点较为一致,主要与土壤温度^[14,18]和生长季的长度^[19-20]有关;土壤碳通量的日动态变化主要与林分内生物和环境因子交互作用有关^[21],温度、湿度、太阳辐照或大气条件的日波动会通过植物和微生物代谢活动的直接或间接影响来调节土壤碳通量^[22-23],其影响因子较为复杂。研究表明^[24-25],对土壤温度昼夜不对称变化的响应是土壤碳通量日动态变化的主要原因。此外,土壤 CO₂通量的日动态变化也与植被冠层的光合作用有关,这是因为冠层光合作用与地下碳分解、根系和微生物呼吸之间存在密切联系^[26]。

有学者对高山森林的研究发现^[27],土壤 CO₂会随土壤温度升高而显著提升,随土壤湿度升高而降低,土壤 CH₄的吸收与土壤湿度负相关,与凋落物量呈正相关。对青藏高原东部的高山森林的温室气体研究^[28]发现,土壤 CO₂与 CH₄通量的季节性变化均与土壤温度有关,而不是土壤湿度。因为土壤碳通量的季节性变化主要由根系自养产生的碳通量调节^[1],根系自养产生的碳通量对温度更敏感,尤其是在高寒冷地区^[29];而微生物异养产生的碳通量对土壤温度升高的正向响应正随着时间的推移而减弱^[30]。对高寒湿地^[31]与森林^[32]的温室气体研究发现,土壤碳通量(CO₂和 CH₄)日变化会随时间呈双峰曲线变化,可能与土壤温度和植物气孔的开启影响有关。还有研究表明^[33],土壤 CO₂通量的日变化并不明显,这可能是因为郁闭度过高或者是土壤温度日变化很小。Chen 等^[34]研究发现,当温度变化范围小,CH₄产生变化便不明显。综上所述,在不同的

环境条件下,土壤碳通量在不同时间尺度上变化规律不同。

本研究以大兴安岭寒温带冻土区的顶级群落—兴安落叶松(*Larix gmelinii*)林为研究对象,选择具有典型林下植物的杜香(*Ledum palustre*)-兴安落叶松林、杜鹃(*Rhododendron dauricum*)-兴安落叶松林和苔藓(*Sphagnum-Bryum-Ledum palustre*)-兴安落叶松林为研究样地,采用壕沟法对不同落叶松林进行断根处理,分别对其土壤碳通量日动态和月动态变化进行研究。探究以下问题:(1)根系对不同类型兴安落叶松林土壤碳通量影响是否有差异?(2)土壤碳通量的主导因子如何响应?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黑龙江省大兴安岭地区漠河市,国家森林生态系统定位研究站(53°17'—53°30'N,122°06'—122°27'E),该区属于海西褶皱带,寒温带季风区,冬季寒冷,夏季温暖湿润,四季分明。该区年平均降水量在350—550 mm之间,年均气温-4.9℃,无霜期80—90 d,是多年冻土分布区。该地区主要土壤类型为棕色针叶林土,另外还有草甸土、泥炭土等非地带性土壤。典型植被是以兴安落叶松(*Larix gmelinii*)为优势建群种的寒温带明亮针叶林。林下植被主要有兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)、杜香(*Ledum palustre*)、苔藓(*Sphagnum-Bryum-Ledum palustre*)等。

1.2 样地设置与样品采集

兴安落叶松林是大兴安岭的顶级群落,但林下植被差异较大,具有代表性的有3类林下植被,即分别以杜香、杜鹃和苔藓为优势物种的林下植被,林下植被不同其土壤理化性质不同,温室气体通量也有差异^[35]。故选取杜香(*Ledum palustre*)-兴安落叶松林、杜鹃(*Rhododendron dauricum*)-兴安落叶松林和苔藓(*Sphagnum-Bryum-Ledum palustre*)-兴安落叶松林为研究对象。分别在每种落叶松林典型地段设置3个样地,样地面积20 m×30 m,样地信息见表1。探究根系对3种兴安落叶松林土壤碳通量的影响,采用壕沟法进行断根处理:于2021年5月在三种类型兴安落叶松典型地段设置6个1 m×1 m的样方(其中3个测气,3个取土),沿样方外侧挖宽度为20 cm,深度为50 cm的壕沟(研究区落叶松林土层薄,根系生长深度不超过30 cm),去除样方内的活体植物。为防止外部根系进入,壕沟外围用双层塑料布隔离,并按土层原状回填。同时,在样地内典型地段随机选择三个样点进行自然状态的碳通量的测定。为保证碳通量测定的准确性,降低由挖壕沟带来的误差,选择其自然恢复1个月后进行土壤碳通量的测定。

表1 不同类型兴安落叶松林样地基本信息

Table 1 Basic information on the different types of *Larix gmelinii* forest sample plots

森林类型 Forest Type	海拔/m Elevation	坡度/(°) Slope	林龄/a Stand age	林分密度/(株/hm ²) Stand density	平均树高/m Mean tree height	平均胸径/cm Mean DBH
DXL	327	4	75—90	1253±125	16.55±1.25	13.54±1.35
DJL	322	5	75—90	1176±99	17.11±1.56	13.25±2.66
TXL	324	2	75—90	1195±120	17.48±1.44	14.05±1.63

DXL: 杜香-兴安落叶松林 *Ledum palustre*-*Larix gmelinii* forest; DJL: 杜鹃-兴安落叶松林 *Rhododendron dauricum*-*Larix gmelinii* forest; TXL: 苔藓-兴安落叶松林 *Sphagnum-Bryum-Ledum palustre*-*Larix gmelinii* forest; DBH: 胸径 Diameter at breast height

土壤CO₂通量和CH₄通量均采用便携式土壤呼吸仪 Picarro GasScouter™ G4301 进行测定。测气取样频率:选择在生长旺盛的7月(16、18号和20号)分别对杜鹃-兴安落叶松林、苔藓-兴安落叶松林和杜香-兴安落叶松林进行土壤碳通量日动态监测,从8:00开始到次日6:00结束,每次测气间隔2 h;在2021年6月—11月进行土壤碳通量月动态监测,每月中旬选择晴天9—11点进行测气,间隔30 d左右。

空气温、湿度是由安装在兴安落叶松林通量塔上1.5 m处的观测系统测得,土壤温、湿度在土壤0—10 cm处测得。每次测气的同时取得0—10 cm处的鲜土,测其可溶性碳氮(DOC、DON)、微生物碳氮(MBC、MBN)(使用元素分析仪 Vario-TOC, Germany-Elementar 测定)、铵态氮(NH₄-N)和硝态氮(NO₃-N)(使用连续流动分

析仪 AA3, Germany-SEAL 测定) 含量。

1.3 统计分析

利用下列公式对土壤碳通量进行计算^[36]：

$$F = \frac{M}{V_0} \times \frac{P}{P_0} \times \frac{T_0}{T} \times \frac{\Delta c}{\Delta t} \times \frac{V}{A}$$

式中, F 表示 CO_2 或 CH_4 通量 ($\text{mg m}^{-2} \text{h}^{-1}$); M 表示气体的摩尔质量 (g/mol); P 、 T 分别代表实地气压 (Pa)、温度 (K); V_0 、 P_0 、 T_0 分别表示标准状态下的气体摩尔体积 (m^3/mol)、大气压 (Pa) 和温度 (K); $\frac{\Delta c}{\Delta t}$ 表示呼吸室内气体浓度直线斜率 ($\mu\text{mol}/\text{m}^3$); V 和 A 分别表示呼吸室的体积和底面积。

图表中每个指标均为 3 个重复的算数平均值, 并计算标准差 (SE)。用单因素方差分析 (one-way ANOVA, Duncan analysis) 来分析不同时间尺度上不同类型落叶松林之间碳通量的差异性。使用冗余分析 (RDA) 来探讨影响因子对不同林型、不同时间尺度上的解释度, 探究其主要的的影响因子。方差分析和 RDA 分析分别通过使用 SPSS 25.0 和 Canoco 5 软件完成。

2 结果与分析

2.1 根系对兴安落叶松林土壤碳通量日动态的影响

2.1.1 根系对兴安落叶松林土壤 CH_4 通量日动态影响

3 种类型兴安落叶松土壤 CH_4 通量绝对值在 8:00 到次日 6:00 呈先增后减再增的波动性变化, 杜香-兴安落叶松林、杜鹃-兴安落叶松林和苔藓-兴安落叶松林土壤 CH_4 通量绝对值最大分别在 14:00 ($-26.48 \mu\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$)、12:00 ($-23.00 \mu\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$) 和次日 6:00 ($31.14 \mu\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$), 而后均在 18:00—24:00 间维持相对稳定的状态 (图 1)。断根处理后的杜香-兴安落叶松林和杜鹃-兴安落叶松林土壤 CH_4 通量吸收值在 8:00—20:00 间要低于自然状态, 而断根处理后的苔藓-兴安落叶松林土壤 CH_4 通量仅在 8:00—12:00 低于自然状态 (图 1)。

断根处理对 3 种类型兴安落叶松林土壤 CH_4 的影响随时间呈波动性变化。杜香-兴安落叶松林、杜鹃-兴安落叶松林和苔藓-兴安落叶松林根系对土壤 CH_4 通量的影响均在 16:00 最大, 影响幅度为 25.08%—55.70% (图 2), 断根对杜香-兴安落叶松林和杜鹃-兴安落叶松林土壤 CH_4 的吸收起抑制作用, 对苔藓-兴安落叶松林土壤 CH_4 的排在 6:00—12:00 起抑制作用, 而在其他时间段起促进作用 (图 2)。

2.1.2 根系对兴安落叶松林土壤 CO_2 通量日动态影响

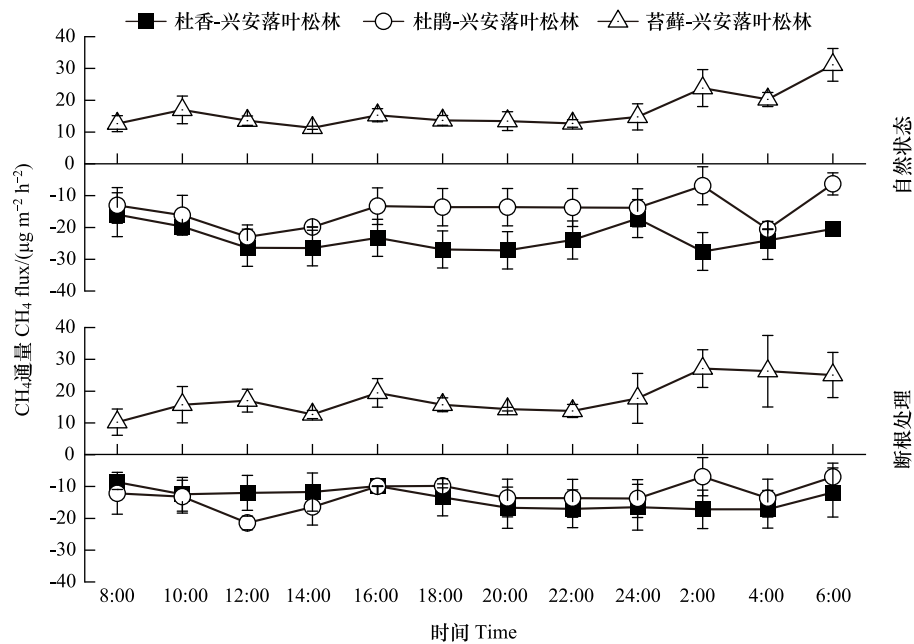
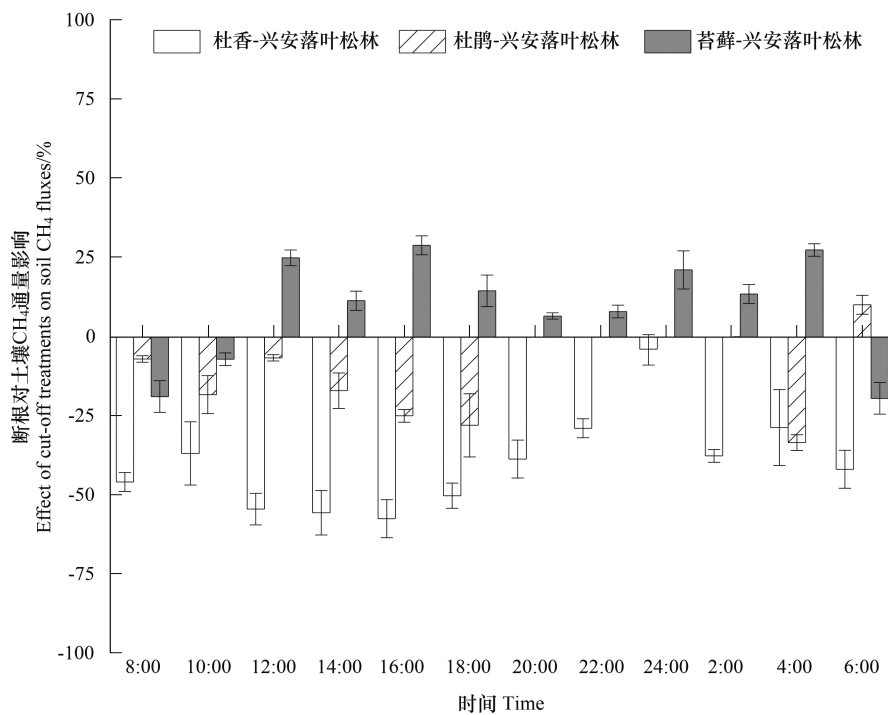
3 种类型兴安落叶松土壤 CO_2 通量在 8:00 到次日 6:00 呈双峰曲线变化, 其中自然状态下的土壤 CO_2 通量变化范围较大, 而断根处理后其相对稳定 (图 3)。苔藓-兴安落叶松林自然状态下和断根处理的土壤 CO_2 通量最大值出现时间晚于杜鹃-兴安落叶松林和杜香-兴安落叶松林, 分别为 14:00 ($466.9 \text{ mg m}^{-2} \text{h}^{-1}$) 和 16:00 ($228.10 \text{ mg m}^{-2} \text{h}^{-1}$); 而杜鹃-兴安落叶松林和杜香落叶松林土壤 CO_2 通量最大值均出现在 12:00 (自然状态: $597.45 \text{ mg m}^{-2} \text{h}^{-1}$ 、 $738.64 \text{ mg m}^{-2} \text{h}^{-1}$; 断根处理: $437.51 \text{ mg m}^{-2} \text{h}^{-1}$ 、 $297.90 \text{ mg m}^{-2} \text{h}^{-1}$) (图 3)。

断根对 3 种类型兴安落叶松林土壤 CO_2 排放影响幅度呈单峰曲线变化, 峰值均出现在 14:00—18:00 之间, 但变化范围较小, 在 41.78%—62.26%, 其中断根对杜香-兴安落叶松林土壤 CO_2 排放的降幅昼夜差异相对平衡, 在 48.21%—63.46% 之间; 对杜鹃-兴安落叶松林的降幅在 8:00—14:00 期间要远小于其他时间段, 而 14:00 后维持相对稳定, 在 41.17%—53.99% 之间; 对苔藓-兴安落叶松林的降幅分别在 8:00—16:00 和 16:00—24:00 内随时间呈增长形式, 随后维持相对稳定, 在 45.50%—53.38% 之间 (图 4)。

2.2 根系对兴安落叶松林土壤碳通量月动态影响

2.2.1 根系对兴安落叶松林土壤 CH_4 通量月动态影响

杜香-兴安落叶松林和杜鹃-兴安落叶松林土壤 CH_4 通量值为负值, 苔藓-兴安落叶松林土壤 CH_4 通量值为

图1 不同类型兴安落叶松林土壤 CH_4 通量日动态Fig.1 Daily dynamics of soil CH_4 fluxes in different types of *Larix gmelinii* forests图2 根系对不同类型落叶松林土壤 CH_4 通量日动态影响幅度变化Fig.2 Effects of root breakage on daily dynamics of soil CH_4 fluxes in different types of *Larix gmelinii* forests

正值(图5)。3种兴安落叶松林土壤 CH_4 通量绝对值在6—11月先增后降,杜香-兴安落叶松林在7月土壤 CH_4 通量绝对值最大($26.39 \mu\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$);杜鹃-兴安落叶松林和苔藓-兴安落叶松林在8月土壤 CH_4 通量绝对值最大,分别为 $27.10 \mu\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$ 、 $24.78 \mu\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$ (图5)。

断根处理后的杜香-兴安落叶松林土壤 CH_4 通量绝对值均要低于自然状态,其中在9月差异不显著($P>$

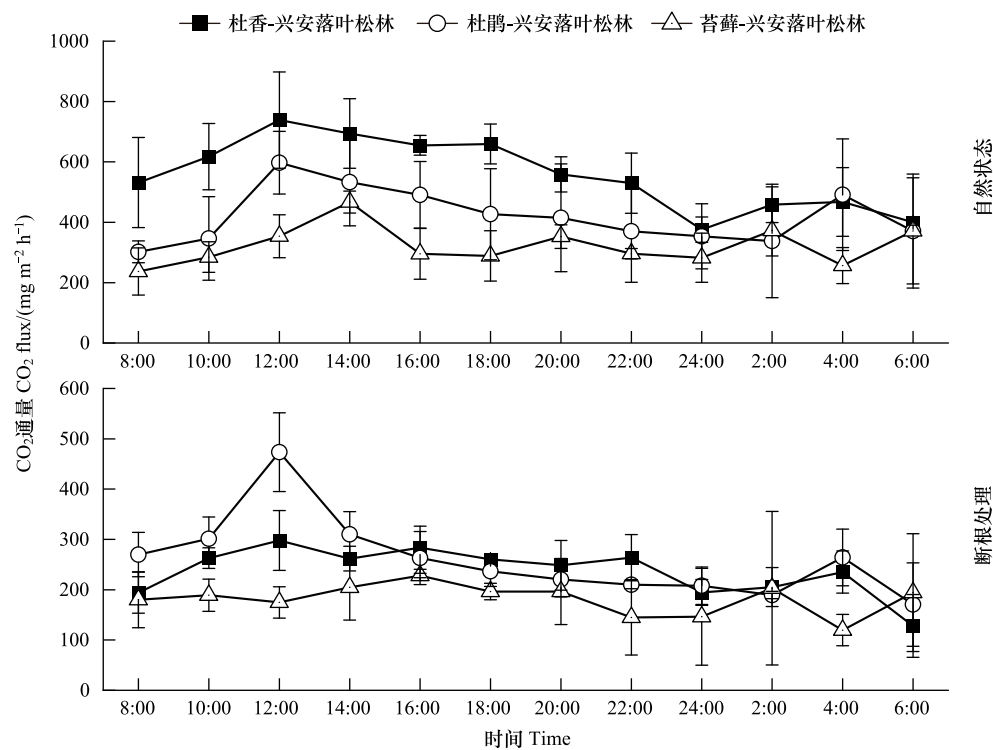


图3 不同类型兴安落叶松林土壤 CO₂ 通量日动态变化

Fig.3 Daily dynamics of soil CO₂ fluxes in different types of *Larix gmelinii* forests

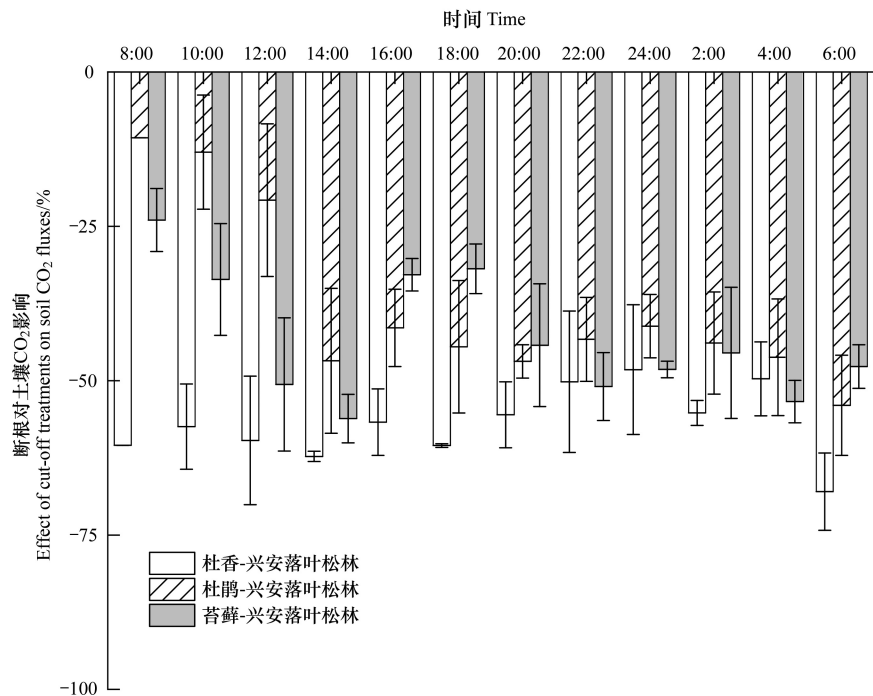


图4 根系对不同类型落叶松林土壤 CO₂ 通量日动态影响幅度变化

Fig.4 Effects of root breakage on daily dynamics of soil CO₂ fluxes in different types of *Larix gmelinii* forests

0.05), 而其他月均达到显著程度 ($P < 0.05$) (图 5)。杜鹃-兴安落叶松林断根处理后的土壤 CH₄ 通量绝对值在 6—8 月要高于自然状态, 而在 9—11 月要低于自然状态。而苔藓-兴安落叶松林断根处理后的土壤 CH₄ 通量

绝对值在 6—11 月均要高于自然状态,其中 8—9 月差异显著($P<0.05$)(图 5)。

断根对 3 种类型兴安落叶松林土壤 CH_4 通量的影响幅度在 10 月或 11 月陡增,其中杜香-兴安落叶松林在 10 月(降幅为 48.44%),杜鹃-兴安落叶松林和苔藓-兴安落叶松林在 11 月(杜鹃-兴安落叶松林的降幅为 33.84%,苔藓-兴安落叶松林的增幅为 34.38%)(图 6)。而在 6—9 月,断根对杜香-兴安落叶松林土壤 CH_4 通量的降幅在 20.16%—54.30%间维持相对稳定,而对杜鹃-兴安落叶松林和苔藓-兴安落叶松林土壤 CH_4 通量的影响幅度先增后减,分别在 7 月(35.53%)和 8 月(75.52%)时最大(图 6)。综上所述,根系对杜香-兴安落叶松林和杜鹃-兴安落叶松林土壤 CH_4 的吸收起促进作用,对苔藓-兴安落叶松林土壤 CH_4 的排放起抑制作用。

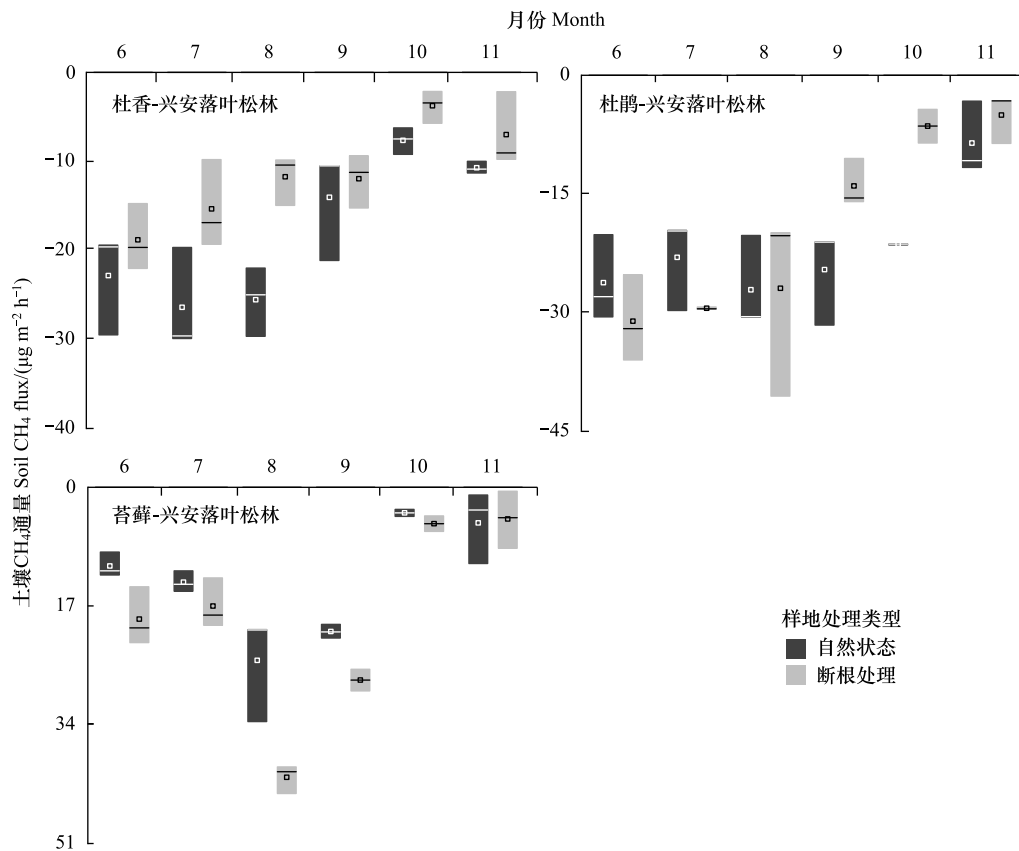


图 5 不同类型兴安落叶松林土壤 CH_4 通量月动态变化

Fig.5 Monthly variation in soil CH_4 flux values in different types of *Larix gmelinii* forests

DXL: 杜香-兴安落叶松林; DJL: 杜鹃-兴安落叶松林; TXL: 苔藓-兴安落叶松林; CK: 自然状态; RR: 断根处理

2.2.2 根系对兴安落叶松林土壤 CO_2 通量月动态影响

6—11 月, 3 种类型兴安落叶松林土壤 CO_2 通量呈先增后减的单峰曲线变化, 杜香-兴安落叶松林和苔藓-兴安落叶松林土壤 CO_2 通量在 7 月最大, 分别为 $471.97 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 、 $353.74 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, 杜鹃-兴安落叶松林土壤 CO_2 通量在 8 月最大, 为 $664.25 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (图 7)。3 种兴安落叶松林断根处理的土壤 CO_2 通量均要小于自然状态, 且与自然状态变化趋势相似, 均在 7 月最大, 分别为 $297.90 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 、 $473.51 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 和 $174.74 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (图 7)。其中杜香-兴安落叶松林和杜鹃-兴安落叶松林断根处理后的土壤 CO_2 通量在 7—8 月要显著低于自然状态($P<0.05$), 在 9—10 月差异不显著($P>0.05$); 苔藓-兴安落叶松林断根处理后的土壤 CO_2 通量仅在 7 月要显著低于自然状态, 其他月差异不显著($P>0.05$)(图 7)。

6—11 月, 断根对杜香-兴安落叶松林和杜鹃-兴安落叶松林土壤 CO_2 排放的降幅分别在 36.90%—54.94% 和 43.96%—68.90% 之间维持相对稳定, 对苔藓-兴安落叶松林土壤 CO_2 排放的降幅在 6—9 月在 32.29%—48.70% 之间维持相对稳定, 在 10—11 月则升至 80% 以上(图 8)。这可能是因为 10—11 月地表冻结导致微生

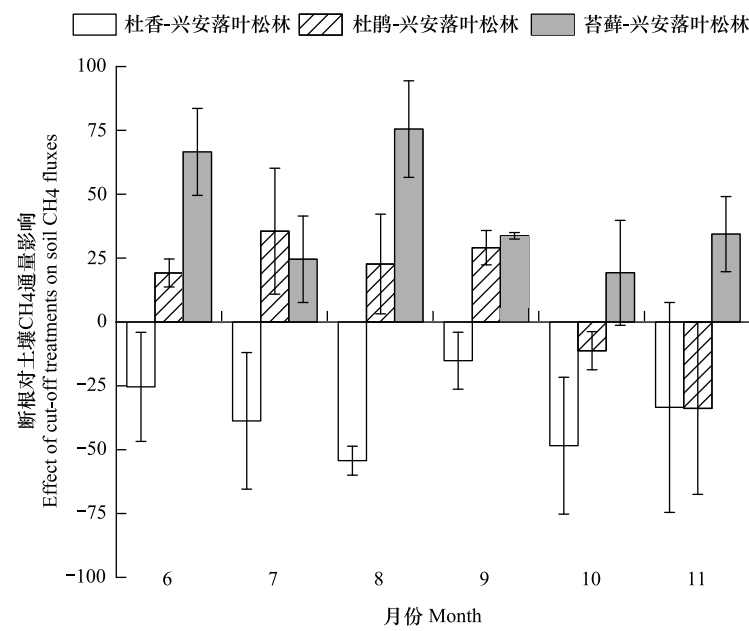


图 6 根系对不同类落叶松林土壤 CH₄通量月动态影响幅度变化

Fig.6 Effects of root breakage on monthly dynamics of soil CH₄ fluxes in different types of *Larix gmelinii* forests

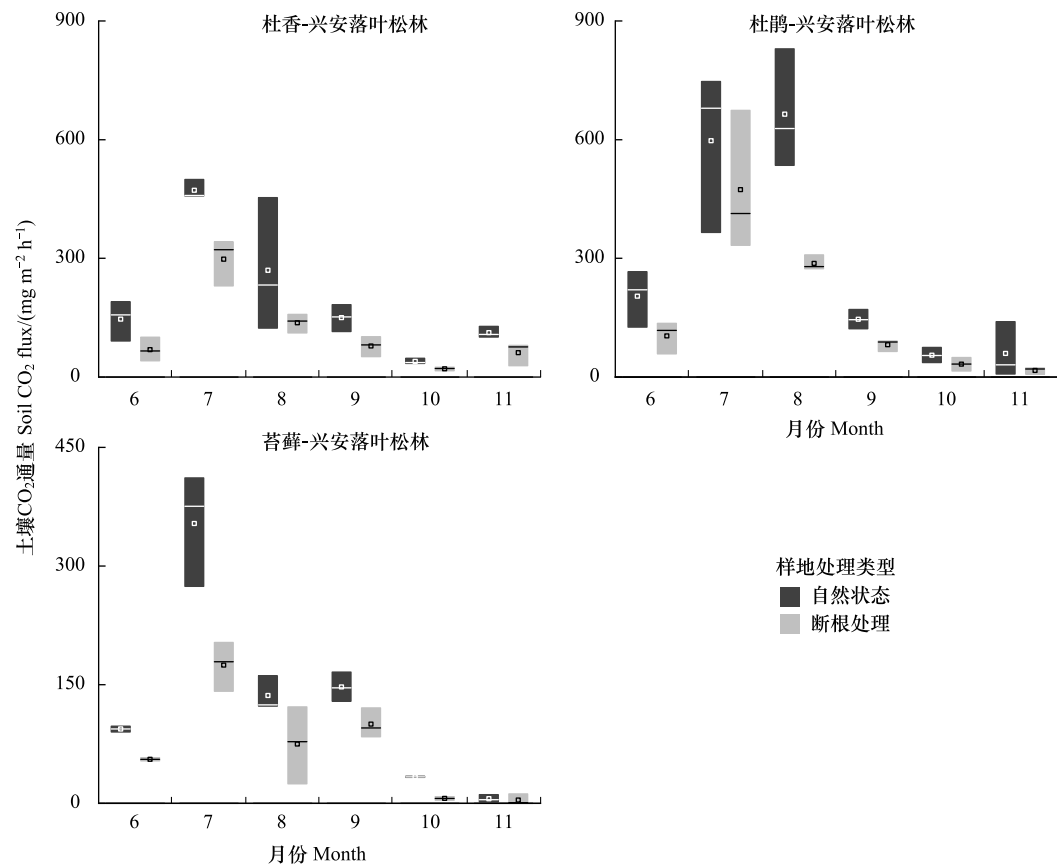


图 7 不同类型兴安落叶松林土壤 CO₂通量月动态变化

Fig.7 Monthly dynamics of soil CO₂ fluxes in different types of *Larix gmelinii* forests

物活性降低,且幅度要远大于根系活性降低幅度。

2.3 兴安落叶松林土壤碳通量影响因子分析

2.3.1 日动态

RDA1 与 RDA2 之和分别可以解释杜香-兴安落叶松林、杜鹃-兴安落叶松林和苔藓-兴安落叶松林土壤碳通量日动态变化的 70.10%、37.23%和 12.49%,苔藓-兴安落叶松林的总解释度较低,说明土壤温湿度和空气温湿度对其土壤碳通量日变化的影响较小(图 9)。其中,土壤温度是杜香-兴安落叶松林土壤碳通量日动态变化的主要解释因子,贡献度为 78.00%;空气温度是杜鹃-兴安落叶松林和苔藓-兴安落叶松林土壤碳通量日动态变化的主要解释因子,贡献度分别为 57.3%和 55.6%(表 2)。

空气湿度和土壤温度与兴安落叶松林土壤 CH₄通量日动态变化呈显著性相关($P<0.05$),断根处理增强了土壤温度的相关性,减弱了空气湿度的相关性(图 9)。空气温度、空气湿度、土壤湿度与兴安落叶松林土壤 CO₂通量日动态变化呈显著相关($P<0.05$),断根处理减弱了空气温度和土壤湿度的相关性,增强了空气湿度的相关性(图 9)。

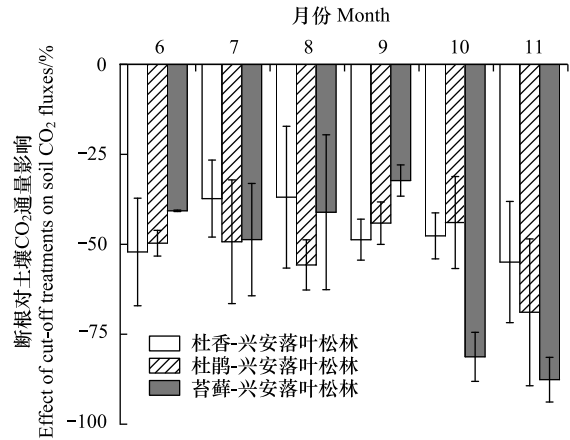


图 8 断根对不同落叶松林土壤 CO₂通量月动态影响

Fig.8 Effects of root breakage on monthly dynamics of soil CO₂ fluxes in different types of *Larix gmelinii* forests

表 2 土壤碳通量日动态变化与环境因子的冗余分析

Table 2 Redundancy analysis for daily dynamics of soil carbon fluxes with respect to environmental factors

样地类型 Forest Type	变量名称 Variable name	解释度/% Explains	贡献度/% Contribution	<i>F</i>	<i>P</i>
DXL	土壤温度	50.0	78.0	34.0	0.002
	空气温度	4.8	7.6	3.5	0.064
	空气湿度	8.4	13.1	7.3	0.012
	土壤湿度	0.8	1.3	0.7	0.408
DJL	空气温度	21.3	57.3	9.2	0.006
	土壤温度	10.2	27.4	4.9	0.012
	空气湿度	4.0	10.8	2.0	0.168
	土壤湿度	1.7	4.5	0.8	0.432
TXL	土壤温度	5.5	43.1	2.0	0.126
	空气温度	7.1	55.6	2.7	0.082
	空气湿度	0.2	1.3	<0.1	0.94
	土壤湿度	0.2	1.9	<0.1	0.598

2.3.2 月动态

通过 RDA 分析可知, RDA1 和 RDA2 之和分别可以解释杜香-兴安落叶松林、杜鹃-兴安落叶松林和苔藓-兴安落叶松林土壤碳通量月动态变化情况的 99.38%、98.5%和 94.80%(图 10)。其中,空气湿度是杜香-兴安落叶松林和苔藓-兴安落叶松林土壤碳通量月动态变化的主要解释因子,贡献度分别为 79.6%和 73.8%;空气温度是杜鹃-兴安落叶松林土壤碳通量月动态变化的主要解释因子,贡献度为 85.1%(表 3)。

土壤湿度和 NO₃-N 含量是兴安落叶松林土壤 CH₄通量月动态变化呈显著相关($P<0.05$),断根处理增强了 NO₃-N 含量的相关性,减弱了土壤湿度的相关性(图 10)。空气温湿度、土壤温度和 MBC 含量与兴安落叶松林土壤 CO₂通量月动态变化呈显著性相关($P<0.05$),断根处理增强了空气温湿度、土壤温度和 MBC 含量的相关性(图 10)。

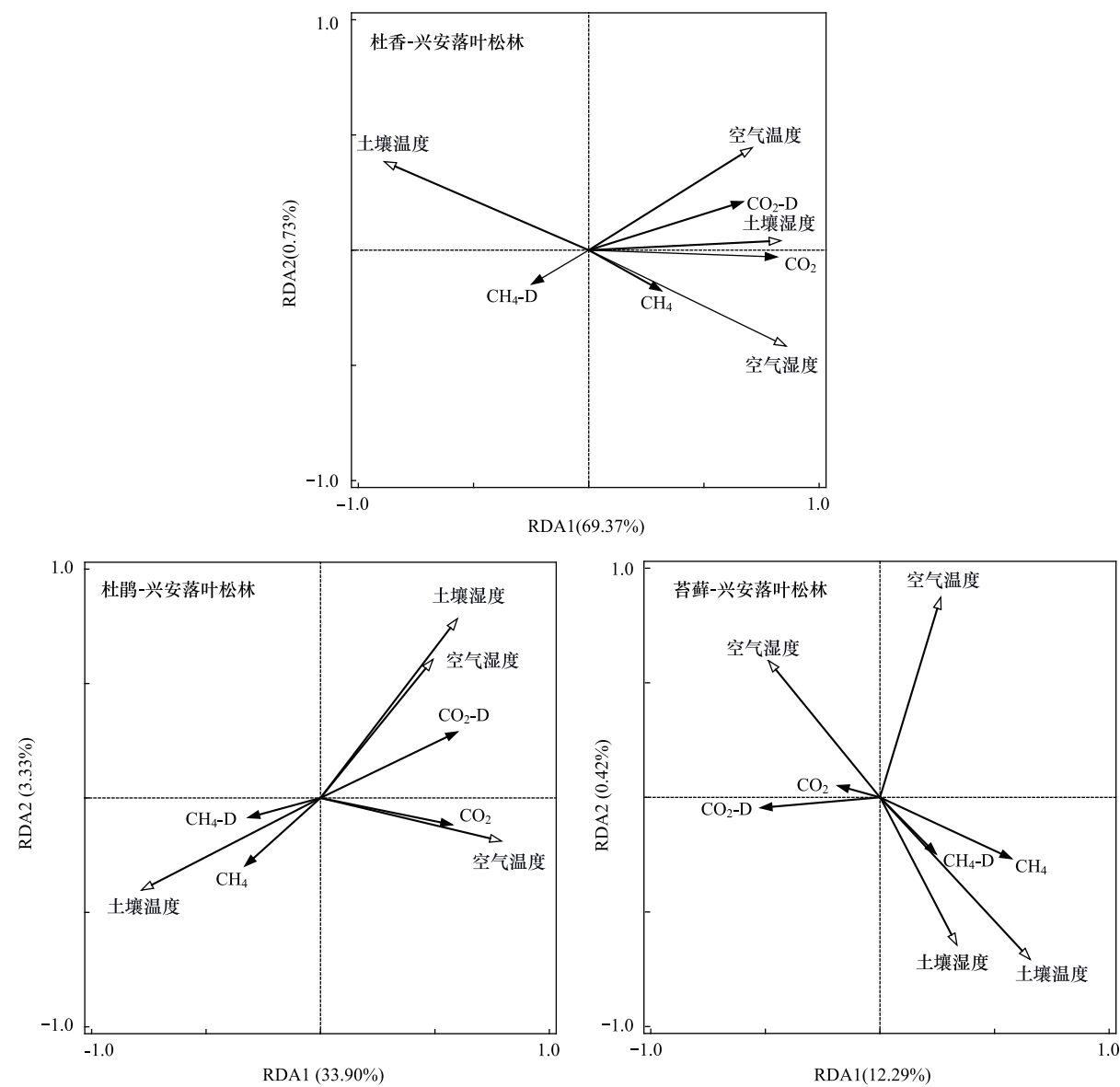


图 9 不同类型落叶松林土壤碳通量日尺度冗余分析

Fig.9 Daily-scale redundancy analysis of soil carbon fluxes in different types of larch forests

表 3 土壤碳通量月动态变化与环境因子的冗余分析

Table 3 Redundancy analysis for monthly dynamics of soil carbon fluxes with respect to environmental factors

样地类型 Forest type	变量名称 Variable name	解释度/% Explains	贡献度/% Contribution	<i>F</i>	<i>P</i>
DXL	空气湿度	79.3	79.6	38.2	0.002
	NH ₄ -N	5.9	6.0	3.6	0.09
	DON	3.7	3.8	2.7	0.122
	DOC	0.5	0.5	0.4	0.58
	MBC	8.1	8.1	19.8	0.01
	空气温度	0.2	0.2	0.4	0.602
	MBN	1.0	1.0	3.3	0.118
	土壤温度	0.5	0.5	2.2	0.186
	土壤湿度	0.2	0.2	1.1	0.394

续表

样地类型 Forest type	变量名称 Variable name	解释度/% Explains	贡献度/% Contribution	<i>F</i>	<i>P</i>
DJL	NO ₃ -N	<0.1	<0.1	0.2	0.788
	空气温度	85.0	85.1	56.8	0.002
	NH ₄ -N	4.1	4.1	3.4	0.028
	MBC	4.5	4.5	5.6	0.022
	土壤湿度	3.5	3.5	8.4	0.012
	土壤温度	0.5	0.5	1.1	0.34
	DOC	1.2	1.2	4.5	0.06
	DON	0.2	0.2	0.9	0.472
	空气湿度	0.5	0.5	2.5	0.158
	NO ₃ -N	0.5	0.5	17.4	0.05
TXL	MBN	<0.1	<0.1	0.3	0.722
	空气湿度	73.6	73.8	27.8	0.002
	土壤湿度	11.1	11.1	6.5	0.008
	土壤温度	5.6	5.6	4.6	0.008
	MBN	6.4	6.4	13.5	0.008
	空气温度	0.6	0.6	1.3	0.29
	MBC	1.0	1.0	2.8	0.158
	NH ₄ -N	0.4	0.4	1.4	0.266
	NO ₃ -N	0.9	0.9	6.3	0.05
	DOC	<0.1	<0.1	0.6	0.606
	DON	<0.1	<0.1	0.3	0.018

DOC(N):可溶性碳(氮);MBC(N):微生物量碳(氮);NH₄-N:铵态氮 NO₃-N: 硝态氮

3 讨论

结果表明,杜香-兴安落叶松林和杜鹃-兴安落叶松林土壤是 CH₄的“汇”,苔藓-兴安落叶松林土壤是 CH₄的“源”。这是因为苔藓-兴安落叶松林土壤在观测期间处于水分过饱和状态,杜香-兴安落叶松林和杜鹃-兴安落叶松林土壤含水率低于饱和含水率(表4)。土壤水分过饱和是北方森林土壤产生 CH₄的先决条件^[37],因为过高的土壤湿度会抑制甲烷氧化菌等相关微生物的活性^[38]。而森林土壤对 CH₄通量的吸收与排放是由土壤产甲烷菌和甲烷氧化菌之间的动态平衡决定^[39]。通过 RDA 分析可知,土壤湿度是3种落叶松林土壤 CH₄通量变化的最主要的解释因子。与此类似,对挪威云杉林的研究表明,土壤 CH₄汇的增加主要由土壤水分驱动^[38],土壤水分是如今气候变化下森林土壤对大气 CH₄吸收的关键驱动因素^[40]。3种类型兴安落叶松林土壤均是 CO₂的“源”,因为土壤对 CO₂通量的排放主要由根系自养呼吸和微生物异养呼吸决定^[41],并且主要受土壤温湿度共同作用影响^[42]。

表4 不同类型兴安落叶松林土壤体积含水率月动态变化

Table 4 Monthly dynamics of soil volumetric water content in different types of larch forests

森林类型 Forest type	体积含水率 Volumetric moisture content						饱和含水率
	6月	7月	8月	9月	10月	11月	
DXL	0.14±0.05	0.11±0.03	0.29±0.06	0.17±0.05	0.14±0.03	0.16±0.06	0.32±0.03
DJL	0.16±0.04	0.14±0.08	0.15±0.03	0.24±0.09	0.23±0.05	0.20±0.04	0.33±0.06
TXL	0.41±0.07	0.43±0.10	0.42±0.09	0.43±0.15	0.42±0.11	0.39±0.08	0.36±0.09

3.1 根系对落叶松林土壤碳通量日动态变化的影响

3种类型兴安落叶松林土壤碳通量在8:00到次日6:00呈先增后减再增的波动性变化,其中在18:00—

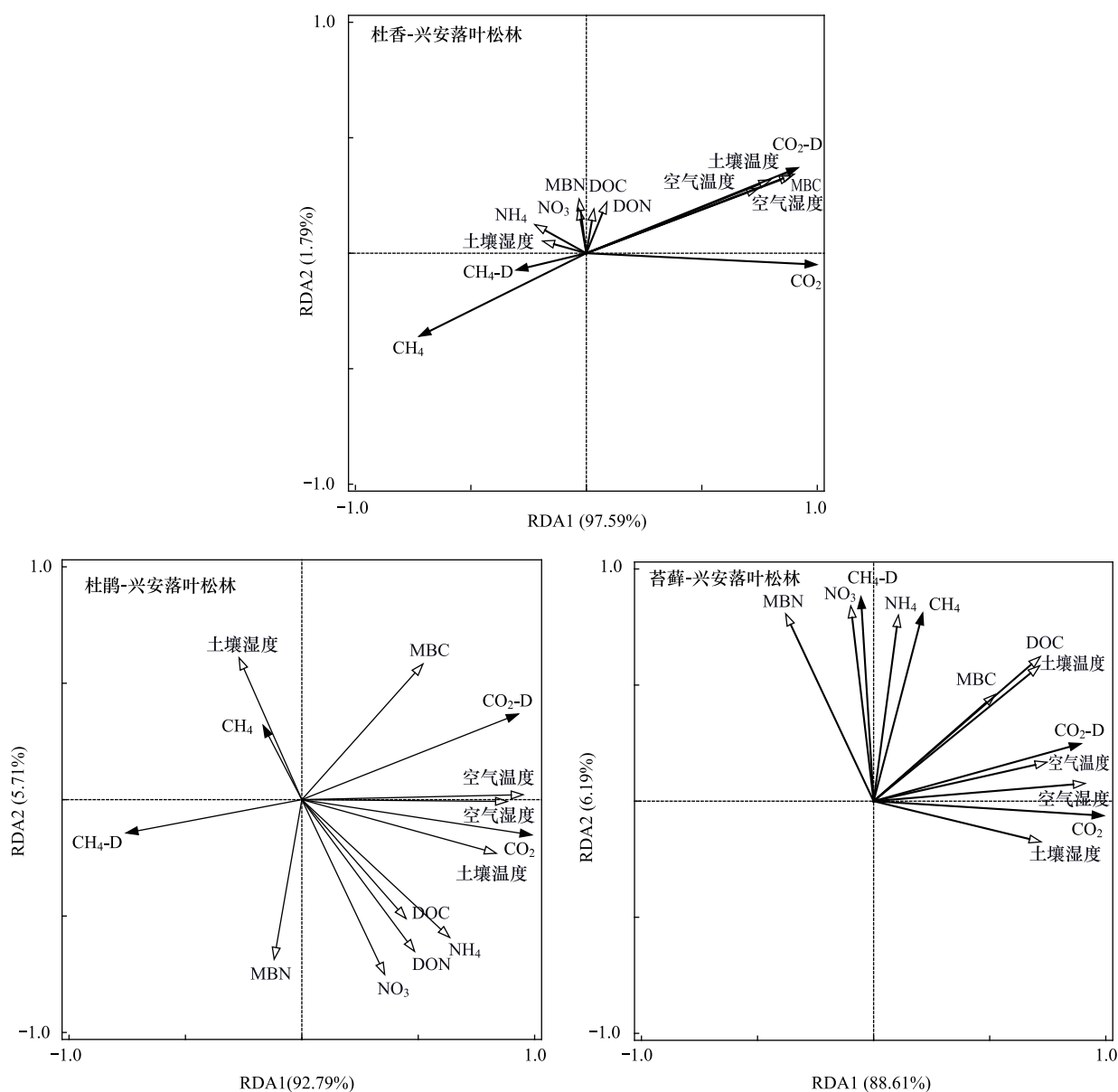


图 10 不同类型落叶松林土壤碳通量月尺度冗余分析

Fig.10 Monthly-scale redundancy analysis of soil carbon fluxes in different types of larch forests

CH₄ 和 CO₂: 自然状态的土壤碳通量; CH₄-D 和 CO₂-D: 断根处理的土壤碳通量

24:00 间维持相对稳定,这与马忠涛等人的研究结果一致^[43]。断根对土壤 CH₄通量的影响幅度以 24:00 为界限,经历两个先增后减的变化曲线。这主要与土壤湿度、土壤温度及其协同作用有关^[44—45],断根处理加强了土壤温度对土壤 CH₄通量的影响,表明植物根系影响的 CH₄通量日动态变化对于土壤温度的敏感性要低于微生物异养产生的部分。

3 种类型落叶松林 Duang 对土壤 CO₂通量的影响峰值均出现在 14:00—18:00 之间,与该地区植物光合作用峰值时间相似^[46]。因为植物根系自养产生碳通量一部分由根的生理过程调节,一部分由叶的光合作用等过程调节^[47—48]。在森林生态系统中,森林冠层光合作用过程对根系和相关生物的活动有很大影响^[49],林木光合作用会驱动土壤 CO₂通量的产生^[50]。断根处理去除了根系有关的自养活动,仅剩微生物的异养活动,减弱了林木光合作用等生理活动与太阳辐射对土壤碳通量的影响^[51],同时增强了土壤环境因子对土壤碳通量的影响。本研究结果表明,兴安落叶松林土壤碳通量日动态变化主要受土壤温度和空气温度的影响。有研究

表明,森林土壤碳通量日动态变化主要受土壤温度影响^[52],而空气温度与土壤温度具有高度的相关性并可以解释相似的土壤碳通量的变异性^[53]。断根处理减弱了空气温度的影响,说明相对植物根系而言,土壤微生物活动对空气温度的敏感性更低。

3.2 根系对落叶松林土壤碳通量月动态变化的影响

6—11月,3种类型兴安落叶松土壤碳通量均随时间呈单峰曲线形式变化,最高值在7月或8月。因为光合作用和环境条件共同驱动着森林土壤碳通量的变化^[54],其中光合作用的限制会影响森林碳通量的季节性变化^[55],而该时期具有一年中最良好的光照和水热条件^[46],所以土壤碳通量在此时期最高。

根系对杜香-兴安落叶松林土壤 CH_4 的吸收起促进作用,对苔藓-兴安落叶松林土壤 CH_4 的排放起抑制作用;对杜鹃-兴安落叶松林土壤 CH_4 的吸收在6—8月起抑制作用,在9—11月起促进作用。因为土壤 CH_4 通量月动态变化主要由 $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量和土壤湿度共同影响,土壤中硝酸盐和土壤湿度均会抑制森林土壤对大气 CH_4 的吸收^[40]。与此类似,Hofmann K^[56]发现:森林土壤的 CH_4 通量主要受土壤 $\text{NO}_3\text{-N}$ 调节。本研究结果表明,断根处理增强了土壤湿度对杜鹃-兴安落叶松林土壤 CH_4 月动态变化的影响;而对于土壤 $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量,断根处理对其影响较小,表明根系影响的土壤 CH_4 通量对土壤湿度的敏感性要低于微生物产生的部分。对樟子松林^[44]和落叶松林^[57]土壤 CH_4 通量的季节动态研究发现,根系生理活动的月动态变化对土壤 CH_4 的吸收具有显著的影响,光照强度的增加会通过增强植物对 CH_4 平衡的影响,减少土壤 CH_4 的吸收。因为植物根系可以通过充当支持微生物呼吸的电子供体和受体来调节土壤 CH_4 的产生、氧化和输出^[58—59]。综上所述,根系是在土壤湿度的影响下对兴安落叶松林土壤 CH_4 产生作用。

本研究结果表明,根系对兴安落叶松林土壤 CO_2 的排放起促进作用。土壤中植物根系和土壤微生物之间存在着激烈的竞争关系^[60],所以根系对土壤碳通量的影响比重在不同月份变化趋势不同。根系对于杜香—兴安落叶林和杜鹃—兴安落叶松林土壤 CO_2 通量的增幅在6—11月变化相对稳定;对于苔藓—兴安落叶林土壤 CO_2 通量的增幅在6—9月维持相对稳定,在10—11月骤增。这是因为10—11月间土壤表层冻结,与植物根系生理活动相比,微生物活动需要更多的能量^[51],所以在此期间升至80%以上。环境因子中,土壤温湿度和MBC含量与兴安落叶松林土壤 CO_2 通量月动态变化呈显著性相关($P<0.05$)。因为高纬度地区土壤 CO_2 通量具有较高的温度敏感性^[61],也会随土壤湿度的增加而增加^[62],土壤温度和湿度的相互作用影响着北方森林的土壤 CO_2 通量月动态变化。断根处理增强了土壤温度和MBC含量的相关性,说明根系自养产生的土壤 CO_2 通量较土壤微生物而言,对土壤温度和MBC含量的敏感性要低一些。

4 结论

通过对大兴安岭兴安落叶松林土壤碳通量研究表明,杜香-兴安落叶松林和杜鹃-兴安落叶松林土壤是 CH_4 的“汇”,根系对土壤 CH_4 的吸收起促进作用,增幅最大分别为54.31%和33.84%。苔藓-兴安落叶松林土壤是 CH_4 的“源”,根系对土壤 CH_4 的排放起抑制作用,降幅最高达到75.52%。3种类型兴安落叶松土壤均是 CO_2 的“源”,根系对土壤 CO_2 的排放起促进作用,最大增幅为54.94%—87.62%。与微生物异养产生的土壤碳通量相比,根系自养产生的土壤碳通量在日动态变化中对空气温度敏感性更高,而在月动态变化中对土壤温度敏感性更低。表明在未来气候变暖情况下,根系自养产生的土壤碳通量可能在日动态变化中较微生物异养产生的部分将更活跃,而在月动态变化中将更稳定。

参考文献 (References):

- [1] Diao H Y, Wang A Z, Yuan F H, Guan D X, Wu J B. Autotrophic respiration modulates the carbon isotope composition of soil respiration in a mixed forest. *Science of the Total Environment*, 2022, 807: 150834.
- [2] Wang B, Zha T S, Jia X, Wu B, Zhang Y Q, Qin S G. Soil moisture modifies the response of soil respiration to temperature in a desert shrub ecosystem. *Biogeosciences*, 2014, 11(2): 259-268.
- [3] Guan C, Li X R, Zhang P, Chen Y L. Diel hysteresis between soil respiration and soil temperature in a biological soil crust covered desert

- ecosystem. PLoS One, 2018, 13(4): e0195606.
- [4] Besnard S, Santoro M, Cartus O, Fan N X, Linscheid N, Nair R, Weber U, Koirala S, Carvalhais N. Global sensitivities of forest carbon changes to environmental conditions. Global Change Biology, 2021, 27(24): 6467-6483.
- [5] Tang J W, Misson L, 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.
- [6] IPCC. Global Warming of 1.5°C: IPCC Special Report on Impacts of Global Warming of 1.5°C above Pre-industrial Levels in Context of Strengthening Response to Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty[M]. Cambridge University Press, 2022.
- [7] Li G J, Zhang M Y, Pei W S, Melnikov A, Khristoforov I, Li R W, Yu F. Changes in permafrost extent and active layer thickness in the Northern Hemisphere from 1969 to 2018. Science of the Total Environment, 2022, 804: 150182.
- [8] Anisimov O, Reneva S. Permafrost and changing climate: the Russian perspective. Ambio, 2006, 35(4): 169-175.
- [9] Jian J S, Frissell M, Hao D L, Tang X L, Berryman E, Bond-Lamberty B. The global contribution of roots to total soil respiration. Global Ecology and Biogeography, 2022, 31(4): 685-699.
- [10] Moore J A M, Sulman B N, Mayes M A, Patterson C M, Classen A T. Plant roots stimulate the decomposition of complex, but not simple, soil carbon. Functional Ecology, 2020, 34(4): 899-910.
- [11] Makita N, Hirano Y, Dannoura M, Kominami Y, Mizoguchi T, Ishii H, Kanazawa Y. Fine root morphological traits determine variation in root respiration of *Quercus serrata*. Tree Physiology, 2009, 29(4): 579-585.
- [12] Bond-Lamberty B, Bailey V L, Chen M, Gough C M, Vargas R. Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades. Nature, 2018, 560: 80-83.
- [13] Jarvi M P, Burton A J. Root respiration and biomass responses to experimental soil warming vary with root diameter and soil depth. Plant and Soil, 2020, 451(1): 435-446.
- [14] Banbury Morgan R, Herrmann V, Kunert N, Bond-Lamberty B, Muller-Landau H C, Anderson-Teixeira K J. Global patterns of forest autotrophic carbon fluxes. Global Change Biology, 2021, 27(12): 2840-2855.
- [15] 韩诗慧, 刘蕾, 周国逸, 李琳, 方雪纯. 森林土壤甲烷吸收对全球变化的响应. 生态学报, 2023, 53(3): 1-10. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20230209.1722.012.html>.
- [16] 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.
- [17] Nissan A, Alcolombri U, Peleg N, Galili N, Jimenez-Martinez J, Molnar P, Holzner M. Global warming accelerates soil heterotrophic respiration. Nature Communications, 2023, 14: 3452.
- [18] Chen T T, Lin C F, Song T T, Guo R Q, Cai Y Y, Chen W Y, Xiong D C, Jiang Q, Chen G S. Does root respiration of subtropical Chinese fir seedlings acclimate to seasonal temperature variation or experimental soil warming? Agricultural and Forest Meteorology, 2021, 308/309: 108612.
- [19] Aubrey D P, Teskey R O. Xylem transport of root-derived CO₂ caused a substantial underestimation of belowground respiration during a growing season. Global Change Biology, 2021, 27(12): 2991-3000.
- [20] Michaletz S T, Cheng D L, Kerkhoff A J, Enquist B J. Convergence of terrestrial plant production across global climate gradients. Nature, 2014, 512: 39-43.
- [21] Wu Y F, Whitaker J, Toet S, Bradley A, Davies C A, McNamara N P. Diurnal variability in soil nitrous oxide emissions is a widespread phenomenon. Global Change Biology, 2021, 27(20): 4950-4966.
- [22] Michaletz S T, Kerkhoff A J, Enquist B J. Drivers of terrestrial plant production across broad geographical gradients. Global Ecology and Biogeography, 2018, 27(2): 166-174.
- [23] Wang J M, Murphy J G, Geddes J A, Winsborough C L, Basiliko N, Thomas S C. Methane fluxes measured by eddy covariance and static chamber techniques at a temperate forest in central Ontario, Canada. Biogeosciences, 2013, 10(6): 4371-4382.
- [24] Hu Z D, Liu S R, Liu X L, Fu L Y, Wang J X, Liu K, Huang X M, Zhang Y D, He F. Soil respiration and its environmental response varies by day/night and by growing/dormant season in a subalpine forest. Scientific Reports, 2016, 6: 37864.
- [25] Ford C R, McGee J, Scandellari F, Hobbie E A, Mitchell R J. Long- and short-term precipitation effects on soil CO₂ efflux and total belowground carbon allocation. Agricultural and Forest Meteorology, 2012, 156: 54-64.
- [26] Han Y J, Wang G S, Zhou S H, Li W Y, Xiong L H. Day - night discrepancy in soil respiration varies with seasons in a temperate forest. Functional Ecology, 2023, 37(7): 2002-2013.
- [27] Gillespie L M, Triches N Y, Abalos D, Finke P, Zechmeister-Boltenstern S, Glatzel S, Díaz-Pinés E. Land inclination controls CO₂ and N₂O fluxes, but not CH₄ uptake, in a temperate upland forest soil. SOIL, 2023, 9(2): 517-531.
- [28] Liu S, Luo D, Cheng R M, Yang H G, Wu J M, Shi Z M. Soil-atmosphere exchange of greenhouse gases from typical subalpine forests on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau: effects of forest regeneration patterns. Land Degradation & Development, 2020, 31(15): 2019-2032.
- [29] Li J Q, Pendall E, Dijkstra F A, Nie M. Root effects on the temperature sensitivity of soil respiration depend on climatic condition and ecosystem type. Soil and Tillage Research, 2020, 199: 104574.
- [30] He Y H, Zhou X H, Jia Z, Zhou L Y, Chen H Y, Liu R Q, Du Z G, Zhou G Y, Shao J J, Ding J X, Chen K L, Hartley I P. Apparent thermal acclimation of soil heterotrophic respiration mainly mediated by substrate availability. Global Change Biology, 2023, 29(4): 1178-1187.
- [31] 魏华. 温带落叶阔叶林和热带山地雨林土壤温室气体排放规律及其影响因子[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- [32] 方精云, 黄耀, 朱江玲, 孙文娟, 胡会峰. 森林生态系统碳收支及其影响机制. 中国基础科学, 2015, 17(3): 20-25.
- [33] 杨金艳, 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.
- [34] Chen H Y, Zhu T, Li B, Fang C M, Nie M. The thermal response of soil microbial methanogenesis decreases in magnitude with changing temperature. Nature Communications, 2020, 11: 5733.

- [35] Duan B X, Xiao R H, Cai T J, Man X L, Ge Z X, Gao M L, Mencuccini M. Understory species composition mediates soil greenhouse gas fluxes by affecting bacterial community diversity in boreal forests. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 13: 1090169.
- [36] 高明磊, 满秀玲, 段北星. 林下植被和凋落物对寒温带森林生长季土壤 CH_4 通量的影响. *生态学报*, 2021, 41(24): 9886-9897.
- [37] Korkiakoski M, Määttä T, Peltoniemi K, Penttilä T, Lohila A. Excess soil moisture and fresh carbon input are prerequisites for methane production in podzolic soil. *Biogeosciences*, 2022, 19(7): 2025-2041.
- [38] Hiltbrunner D, Zimmermann S, Karbin S, Hagedorn F, Niklaus P A. Increasing soil methane sink along a 120-year afforestation chronosequence is driven by soil moisture. *Global Change Biology*, 2012, 18(12): 3664-3671.
- [39] Rowlings D W, Grace P R, Kiese R, Weier K L. Environmental factors controlling temporal and spatial variability in the soil-atmosphere exchange of CO_2 , CH_4 and N_2O from an Australian subtropical rainforest. *Global Change Biology*, 2012, 18(2): 726-738.
- [40] Liu L, Estiarte M, Peñuelas J. Soil moisture as the key factor of atmospheric CH_4 uptake in forest soils under environmental change. *Geoderma*, 2019, 355: 113920.
- [41] Adachi M, Bekku Y S, Rashidah W, Okuda T, Koizumi H. Differences in soil respiration between different tropical ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 2006, 34(2/3): 258-265.
- [42] Wanyama I, Pelster D E, Butterbach-Bahl K, Verchot L V, Martius C, Rufino M C. Soil carbon dioxide and methane fluxes from forests and other land use types in an African tropical montane region. *Biogeochemistry*, 2019, 143(2): 171-190.
- [43] 马忠涛, 张秋良, 杨琳. 大兴安岭兴安落叶松林土壤 CO_2 、 CH_4 的昼夜变化特征. *东北林业大学学报*, 2021, 49(6): 58-62.
- [44] Subke J A, Bahn M. On the 'temperature sensitivity' of soil respiration: can we use the immeasurable to predict the unknown? *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1653-1656.
- [45] Peng H J, Guo Q, Ding H W, Hong B, Zhu Y X, Hong Y T, Cai C, Wang Y, Yuan L G. Multi-scale temporal variation in methane emission from an alpine peatland on the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau and associated environmental controls. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 276/277: 107616.
- [46] 宋浩, 满秀玲, 段北星, 刘家霖. 兴安落叶松天然林新老枝叶光合能力及水分利用效率研究. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2018, 42(5): 53-58.
- [47] Farrar J, Hawes M, Jones D, Lindow S. How roots control the flux of carbon to the rhizosphere. *Ecology*, 2003, 84(4): 827-837.
- [48] Farrar J F, Jones D L. The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 43-53.
- [49] Moyano F E, Kutsch W L, Rebmann C. Soil respiration fluxes in relation to photosynthetic activity in broad-leaf and needle-leaf forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(1): 135-143.
- [50] Höglberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor A F S, Ekblad A, Höglberg M N, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read D J. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 2001, 411: 789-792.
- [51] Zhou Y M, Li M H, Cheng X B, Wang C G, Fan A N, Shi L X, Wang X X, Han S J. Soil respiration in relation to photosynthesis of *Quercus mongolica* trees at elevated CO_2 . *PLoS One*, 2010, 5(12): e15134.
- [52] Kuiper F, Wild B, Kumm M, Beer C, Blume-Werry G, Fontaine S, Gavazov K, Gentsch N, Guggenberger G, Hugelius G, Jalava M, Koven C, Krab E J, Kuhry P, Monteux S, Richter A, Shahzad T, Weedon J T, Dorrepaal E. Carbon loss from northern circumpolar permafrost soils amplified by rhizosphere priming. *Nature Geoscience*, 2020, 13: 560-565.
- [53] Jian J S, Steele M K, Zhang L, Bailey V L, Zheng J Q, Patel K F, Bond-Lamberty B P. On the use of air temperature and precipitation as surrogate predictors in soil respiration modelling. *European Journal of Soil Science*, 2022, 73(1): e13149.
- [54] Liu X P, Liang J Y, Gu L H. Photosynthetic and environmental regulations of the dynamics of soil respiration in a forest ecosystem revealed by analyses of decadal time series. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 282/283: 107863.
- [55] Stangl Z R, Tarvainen L, Wallin G, Marshall J D. Limits to photosynthesis: seasonal shifts in supply and demand for CO_2 in Scots pine. *The New Phytologist*, 2022, 233(3): 1108-1120.
- [56] Hofmann K, Farbmacher S, Illmer P. Methane flux in montane and subalpine soils of the Central and Northern Alps. *Geoderma*, 2016, 281: 83-89.
- [57] Praeg N, Schwinghammer L, Illmer P. *Larix decidua* and additional light affect the methane balance of forest soil and the abundance of methanogenic and methanotrophic microorganisms. *FEMS Microbiology Letters*, 2019, 366(24): fnz259.
- [58] Covey K R, Megonigal J P. Methane production and emissions in trees and forests. *The New Phytologist*, 2019, 222(1): 35-51.
- [59] Trumbore S. Carbon respired by terrestrial ecosystems - recent progress and challenges. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 141-153.
- [60] Ryhti K, Kulmala L, Pumpanen J, Isotalo J, Pihlatie M, Helmisaari H S, Leppälampi-Kujansuu J, Kieloaho A J, Bäck J, Heinonsalo J. Partitioning of forest floor CO_2 emissions reveals the belowground interactions between different plant groups in a Scots pine stand in southern Finland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 297: 108266.
- [61] Carey J C, Tang J W, Templer P H, Kroeger K D, Crowther T W, Burton A J, Dukes J S, Emmett B, Frey S D, Heskell M A, Jiang L F, Machmuller M B, Mohan J, Panetta A M, Reich P B, Reinsch S, Wang X, Allison S D, Bamminger C, Bridgman S, Collins S L, de Dato G, Eddy W C, Enquist B J, Estiarte M, Harte J, Henderson A, Johnson B R, Larsen K S, Luo Y Q, Marhan S, Melillo J M, Peñuelas J, Pfeifer-Meister L, Poll C, Rastetter E, Reinmann A B, Reynolds L L, Schmidt I K, Shaver G R, Strong A L, Suseela V, Tietema A. Temperature response of soil respiration largely unaltered with experimental warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(48): 13797-13802.
- [62] Nottingham A T, Cheesman A W, Riutta T, Doughty C E, Telford E, Huaraca Huasco W, Svátek M, Kvasnica J, Majalap N, Malhi Y, Meir P, Arn Teh Y. Large contribution of recent photosynthate to soil respiration in tropical dipterocarp forest revealed by girdling. *Journal of Ecology*, 2022, 110(2): 387-403.