

# 冬季土壤呼吸:不可忽视的地气 CO<sub>2</sub> 交换过程

王 妮 汪 涛 彭书时 方精云

(北京大学环境学院生态学系,北京 100871)

**摘 要** 冬季土壤呼吸是生态系统释放 CO<sub>2</sub> 的极为重要的组成部分,并显著地影响着碳收支。然而,过去绝大多数工作集中在生长季节土壤呼吸的测定,对年土壤呼吸量的估算大多基于冬季土壤呼吸为零的假设。目前为数不多的研究集中在极地苔原和亚高山,其它植被类型的研究只有零星报道。极地苔原和森林冬季土壤呼吸速率分别为 0.002~1.359 和 0.22~0.67  $\mu\text{mol C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ;土壤呼吸的 CO<sub>2</sub> 释放量分别为 0.55~26.37 和 22.4~152.0  $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}$ ,是地气 CO<sub>2</sub> 交换过程中不可忽视的环节。雪是土壤呼吸过程的重要调节者,积雪厚度和覆盖时间的长短均会影响土壤呼吸的强弱,水分的可获取性是重要的限制因素,对于维持活跃的土壤呼吸有一个关键的土壤温度临界值(-7~-5 °C),低于这个值会因自由水的缺乏而抑制异养微生物的呼吸。如果存在绝缘的积雪层,可溶性碳底物在自由水存在的情况下可控制异养微生物的活力。该文对冬季土壤呼吸的重要性、研究方法、土壤呼吸强度及其影响机制等进行了综述,并讨论了冬季土壤呼吸研究中存在的问题及未来研究方向。

**关键词** 冬季土壤呼吸 碳收支 雪 冻原 森林

## REVIEW OF WINTER CO<sub>2</sub> EFFLUX FROM SOILS: A KEY PROCESS OF CO<sub>2</sub> EXCHANGE BETWEEN SOIL AND ATMOSPHERE

WANG Wei, WANG Tao, PENG Shu-Shi, and FANG Jing-Yun

Department of Ecology, College of Environmental Sciences, Key Laboratory for Earth Surface Processes of Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

**Abstract** Winter CO<sub>2</sub> efflux from soils is a significant component of annual carbon budgets and can greatly determine carbon balance of ecosystems. However, present estimates of annual soil respiration are mostly based on measurements taken during the growing season and assume that microbial respiration in frozen or snow-covered soils is negligible. We analyze methods used, magnitude of winter soil respiration, and influencing factors. There are very few measurements of winter soil respiration except in tundra and alpine ecosystems. Winter CO<sub>2</sub> efflux from soils ranged from 0.002 to 1.359  $\mu\text{mol C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  and 0.22 to 0.67  $\mu\text{mol C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  in tundra and forest ecosystems, respectively. No direct relationship between soil temperature and winter CO<sub>2</sub> efflux from soils was found, but there is a critical threshold for active respiration, typically between -7 and -5 °C, below which lack of free water limits microbial contributions to winter soil respiration. The depth, timing and duration of snow cover greatly influence the magnitude of winter CO<sub>2</sub> efflux from soils, with water availability an important limiting factor. If insulating snowpack is present, carbon availability also controls heterotrophic activity. We discuss current problems and future research needs.

**Key words** winter soil respiration, carbon sequestration, snow, tundra, forest

土壤呼吸是植物固定的碳以 CO<sub>2</sub> 形式返回到大气中的主要途径,是陆地生态系统碳循环的重要环节。理解土壤呼吸的季节动态对于估算生态系统的碳收支,模拟气候变化对土壤碳固存和 CO<sub>2</sub> 向大气释放的影响(Chapin *et al.*, 1996)及估算植物的地下碳分配(Giardina & Ryan, 2002)均具有重要的意义。

过去绝大多数工作集中在生长季节土壤呼吸的测定,对年土壤呼吸量的估算大多基于冬季土壤呼

吸为零的假设(Fahnestock *et al.*, 1998)。然而,近 10 年来的研究表明,冬季土壤呼吸占年土壤呼吸量的 14%~30%(Jones, 1999)。由于积雪能够防止土壤冻结,维持了微生物较高的活力(Decker *et al.*, 2003; Schmidt & Lipson, 2004; Brooks *et al.*, 2004; Groffman *et al.*, 2001, 2006; Monson *et al.*, 2006b)。冬季土壤呼吸释放的 CO<sub>2</sub> 是区域碳收支非常重要的组成部分(Mast *et al.*, 1998; Mariko *et al.*, 2000;

Welker *et al.*, 2000; Wickland *et al.*, 2001; Uchida *et al.*, 2005; Schimel *et al.*, 2006) 并显著地影响着生态系统的碳平衡 (Hubbard *et al.*, 2005; Monson, 2005)。

随着全球变暖, 尤其是冬季增温和雪覆盖的减少, 冬季土壤呼吸对区域和全球碳循环的贡献显得更为重要。在过去的 100 年里, 全球平均地表温度升高了 0.6 °C, 降水每 10 年增加 0.5% ~ 1%, 雪覆盖减少了 10% (Houghton *et al.*, 2001; IPCC, 2001)。如在美国和欧洲西部的山地, 冬季积雪大范围减少 (Latenser & Schneebeli, 2003; Mote *et al.*, 2005)。积雪的减少导致土壤呼吸速率降低 (Monson *et al.*, 2006b), 提高了土壤碳固存的潜力。

全球气候变化还通过改变土壤呼吸对温度的敏感性来影响冬季土壤呼吸。区域和全球碳循环模型通常都采用一个单一和固定的  $Q_{10}$  来描述土壤呼吸和温度之间的关系 (Fung *et al.*, 1987; Kicklighter, 1994)。然而, 目前已有的  $Q_{10}$  的估算大多基于生长季节野外观测或室内培养的结果 (Lloyd & Taylor, 1994; Rustad & Fernandez, 1998), 没有考虑冬季土壤呼吸对温度的敏感性。研究表明, 土壤呼吸的  $Q_{10}$  值在寒冷条件下可高达 60 ~ 200, 而零上温度时  $Q_{10}$  最大值仅为 9 (Mikan *et al.*, 2002)。

因此, 冬季土壤呼吸的研究对于精确测定生态系统的碳收支和土壤碳固存及其对温室效应的贡献、改善区域和全球的碳循环模型、预测生态系统对全球变化的响应及其相互作用具有重要意义。本文从冬季土壤呼吸的测定方法、土壤呼吸强度及其影响因素 3 个方面进行了综述, 并讨论了冬季土壤呼吸研究中存在的问题及未来研究方向。

## 1 冬季土壤呼吸速率的测定方法

冬季土壤呼吸的测定主要包括两种方法, 一种是通过扩散模型 (Sommerfeld *et al.*, 1993; Massman *et al.*, 1995; Brooks *et al.*, 1997) 进行间接估算, 另一种是通过动态气室法进行直接测量 (Winston *et al.*, 1995; Kurganova *et al.*, 2003)。McDowell 等 (2000) 比较了这两种方法, 认为第一种方法最为可信。目前, 通过扩散模型的方法被普遍认为是国际标准方法。

### 1.1 土壤和雪表面 CO<sub>2</sub> 浓度梯度的扩散模型

#### 1.1.1 Fick 定律及其 3 种表达式

目前共有 3 种模型表达式, 均是在 Fick 定律的基础上进行不断改进的。对于一定温度和压力下的

一维定态扩散, 假定稳定状态, 并忽略水分运动的影响, CO<sub>2</sub> 和大气之间的扩散模型可以用 Fick 第一定律来表示 (de Jong & Schappert, 1971; Cerling, 1984; Collin & Rasmuson, 1988):

$$F = -D_e \frac{dC(x)}{dx} \quad (1)$$

其中,  $D_e$  为扩散系数,  $C$  为深度为  $x$  的 CO<sub>2</sub> 浓度。土壤中 CO<sub>2</sub> 扩散速率和化学反应共同决定 CO<sub>2</sub> 浓度梯度, 可通过 Fick 第二定律来描述 (Cerling, 1984)。

$$\frac{\partial^2 C}{\partial x^2} = \frac{R}{D_e} \quad (2)$$

其中,  $R$  为单位体积土壤的净消耗速率 (或生产速率, 如果  $R$  为负值)。该模型的前提条件是  $D_e$  和  $R$  不随深度而改变。土壤中测定的 CO<sub>2</sub> 浓度可近似等于  $\frac{\partial^2 C}{\partial x^2}$ 。已知  $D_e$  就可以求得土壤剖面任意点的  $R$  值。

该模型的优点在于参数少, 操作简便。缺点在于没有考虑到雪的特性, 例如雪的密度、阻力和通气性等对土壤呼吸的影响。

Sommerfeld 等 (1993) 对上述模型进行了改进:

$$J_g = D_g \frac{d[g]}{dz} \frac{1}{t_f} \quad (3)$$

其中,  $J_g$  为土壤呼吸,  $D_g$  为扩散系数,  $\frac{d[g]}{dz}$  为 CO<sub>2</sub> 浓度的垂直梯度,  $t$  为阻力系数,  $f$  为通气性。该模型的缺点在于没有校正温度和大气压对 CO<sub>2</sub> 摩尔体积的影响。

Massman 等 (1995) 对上述模型进一步改进:

$$J_g = ftD \frac{P_0}{RT_0} \left(\frac{T}{T_0}\right)^{0.81} \frac{d[g]}{dz} \quad (4)$$

其中,  $\frac{P_0}{RT_0}$  为 CO<sub>2</sub> 在 STP 下的分子密度 (44.63 mol·m<sup>-3</sup>)。该模型表达式是目前最为理想的估算冬季土壤呼吸的方法。

#### 1.1.2 模型参数的获取

尽管扩散模型被认为是广为接受的国际标准方法, 但模型中参数的获取还存在极大的不确定性。模型中参数的准确性是决定冬季土壤呼吸估算的关键所在。

##### 1.1.2.1 CO<sub>2</sub> 浓度

CO<sub>2</sub> 浓度的测定通常采取挖雪壕沟 (Snowpits) 的方法 (Sommerfeld *et al.*, 1993)。首先挖雪壕沟, 在雪与土壤界面放置直径为 4.2 cm、长为 5 cm 的 PVC 管, 两头用 200 目的筛网封住, 并连接内径为 0.32

cm 的塑料管的一端 塑料管的另一端用夹子夹上并固定于树上(离地面 2 m)。土壤-雪界面之间的 CO<sub>2</sub> 浓度及雪表面的大气 CO<sub>2</sub> 浓度通过移走一定体积的空气,采用红外气体分析仪(Brooks *et al.*, 1999; Welker *et al.*, 2000)或利用注射器抽取样品,带回实验室采用气象色谱法测定(Brooks *et al.*, 1997)。

### 1.1.2.2 其它参数

CO<sub>2</sub> 的扩散系数通常采用常值 0.129 cm<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> (Fahnestock *et al.*, 1999)。雪的密度通过每 10 cm 雪层密度的平均值求得。绝大多数研究通过密度来推导通气性( $f$ )。通气性目前有 3 种不同的算法:

(1)  $f = 1/\text{冰的密度}$  (Brooks *et al.*, 1997);

(2)  $f = (1 - \text{雪的密度})/\text{冰的密度}$  (Welker *et al.*, 2000)

(3)  $f = 1 - (\text{雪的密度}/\text{冰的密度})$  (Hubbard *et al.*, 2005)

通过实际测定得到的通气性和通过密度推导得到的结果的可比性目前还不清楚,需进一步研究以提高测量的准确性。阻力系数是一个耗时且难以估测的参数(Winston *et al.*, 1995; Massman *et al.*, 1997),目前或是作为通气性的函数(Brooks *et al.*, 1997; McDowell *et al.*, 2000),或者假定它是一个常量 0.35 (Sommerfeld *et al.*, 1996; Welker *et al.*, 2000),或者直接测定(Winston *et al.*, 1995; Massman *et al.*, 1997)进行估算。直接测定和作为通气性函数在相似的深度和密度剖面下获得的数值分别为 0.75 ~ 0.94 (Massman *et al.*, 1997)和 0.84 ~ 0.92 (Hubbard *et al.*, 2005)。此外,雪的厚度空间变异非常大,准确的测量对于精确估算土壤呼吸速率也是非常关键的。

## 1.2 动态气室法

采用较长的土壤环(视雪的厚度而定)预先插入土壤,稳定一段时间后,直接采用土壤呼吸仪进行测量(Winston *et al.*, 1995; Kurganova *et al.*, 2003)。该方法比较适用于雪层较薄(< 30 cm)时土壤呼吸速率的测定。优点在于简便、快速、参数少、数据的不确定性小。缺点在于仪器较为昂贵,低温下使用土壤呼吸仪进行直接测定较不稳定,超过仪器的工作范围便不能使用。

## 2 冬季土壤呼吸速率的大小

目前有关冬季土壤呼吸的研究主要集中在极地苔原(Zimov *et al.*, 1996; Brooks *et al.*, 1997; Fahnestock *et al.*, 1998, 1999; Welker *et al.*, 2000;

Wickland *et al.*, 2001; Schimel & Mikan, 2005; Grogan & Jonasson, 2006; Elberling, 2007),对于森林的研究较少,主要集中在亚高山(Sommerfeld *et al.*, 1993, 1996; Winston *et al.*, 1995; Kurganova *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2003)。其它生态系统类型冬季土壤呼吸的研究偶见报道。

### 2.1 极地苔原

不同群落类型土壤呼吸速率变化很大。如高山带下部 9 种群落土壤呼吸速率为 0.002 ~ 1.359 μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>(表 1),高山带上部 3 种群落为 0.11 ~ 0.28 μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>(Elberling, 2007)。Jones (1999)估算了美国阿拉斯加 4 种群落,其 11 月土壤呼吸速率平均为 0.05 ~ 0.14 μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 4 月平均为 0.02 ~ 0.05 μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。

极地苔原冬季土壤呼吸释放的 CO<sub>2</sub> 是年碳收支非常重要的组成部分,并显著地影响生态系统的源汇功能(Hubbard *et al.*, 2005; Monson, 2005)。如高山带下部 9 种群落冬季 CO<sub>2</sub> 排放量为 0.55 ~ 26.37 g C·m<sup>-2</sup>(平均为 12.30 g C·m<sup>-2</sup>),将冬季 11 月 ~ 翌年 4 月)释放量纳入年释放量可提高 CO<sub>2</sub> 释放量的 17%,使某些生态系统从净碳库转变为碳源。高山带上部 3 种群落冬季 CO<sub>2</sub> 排放量为 14.42 ~ 45.6 g C·m<sup>-2</sup>,占年土壤呼吸的 14% ~ 30%(Elberling, 2007)。潮湿的苔原和草甸苔原冬季平均 CO<sub>2</sub> 排放量高达 120 和 60 g C·m<sup>-2</sup>(Schimel *et al.*, 2006)。

### 2.2 森林

目前对森林的测定仅见几则报道。与极地苔原相比,森林具有较高的土壤呼吸速率。已有研究表明森林土壤呼吸速率为 0.22 ~ 0.67 μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>(Sommerfeld *et al.*, 1996; McDowell *et al.*, 2000; Hubbard *et al.*, 2005; Suzuki *et al.*, 2006)。如 Hubbard 等(2005)报道了 300 年和 50 年亚高山土壤呼吸速率平均为 0.22 μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>(12 月和翌年 1 月)5 月升至 0.61 μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,平均为 0.35 和 0.31 μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。华盛顿州一个混生针叶林土壤呼吸速率可高达 0.67 μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>(McDowell *et al.*, 2000)。Sommerfeld 等(1996)估算,美国怀俄明云杉(*Picea asperata*)林土壤呼吸速率平均为 0.52 μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。Suzuki 等(2006)估算,日本一个落叶阔叶林土壤呼吸平均为(0.37 ± 0.26) μmol C·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。

已有研究表明:森林冬季土壤呼吸的 CO<sub>2</sub> 排放量平均为 94.9 g C·m<sup>-2</sup>(表 2)。最小值出现在日本一个寒温带落叶阔叶林,为 22.4 g C·m<sup>-2</sup>,占年释

放量的 15% (Mariko *et al.*, 2000), 最大值出现在美国科罗拉多州的针叶林 (Monson *et al.*, 2002), 为 145 g C·m<sup>-2</sup>。针叶林冬季土壤呼吸为 40~145 g C·m<sup>-2</sup>, 平均为 89.1 g C·m<sup>-2</sup>, 变异系数达 43%; 落叶林为 22~152 g C·m<sup>-2</sup>, 平均为 103.3 g C·m<sup>-2</sup>, 变异系数达 46%。

森林冬季土壤呼吸也是区域碳收支非常重要的组成部分。如日本的落叶阔叶林冬季土壤呼吸占冬季生态系统呼吸的 35%~48%、年生态系统呼吸的 7%~10% (Suzuki *et al.*, 2006)。不考虑冬季土壤呼吸导致落叶林和针叶林净生态系统交换量 (NEE) 则分别高估 48% (-244 vs. -165 g C·m<sup>-2</sup>) 和 90% (-167 vs. -79 g C·m<sup>-2</sup>) (Brooks *et al.*, 2004)。亚高山冬季土壤呼吸相当于森林年总初级生产力

(GPP) 的 8% (Hubbard *et al.*, 2005)~25% (Sommerfeld *et al.*, 1993)。净初级生产力 (NPP) 的 80% (Ryan & Waring, 1992)。西伯利亚针叶林雪覆盖下土壤 CO<sub>2</sub> 释放量占年总初级生产力的 60% (Zimov *et al.*, 1993)。

### 3 冬季土壤呼吸的影响因素

#### 3.1 雪

冬季北半球近 50% 的陆地生态系统被雪覆盖 (Sommerfeld *et al.*, 1993)。雪是土壤过程的重要调节者, 持续的雪覆盖能有效地隔离土壤与大气, 起着绝缘体的作用, 通常能够防止土壤冻结, 为生物过程提供有效的水分 (Marchand, 1987; Jones, 1999)。Bertrand 等 (1994) 在成熟的糖槭 (*Acer saccharum*) 林

表 1 季节性积雪的极地苔原不同群落冬季土壤呼吸排放量 (Fahnestock *et al.*, 1999)

Table 1 Average net winter CO<sub>2</sub> efflux from soils of Arctic tundra communities (Fahnestock *et al.*, 1999)

群落类型 Tundra community type	平均土壤呼吸速率 Mean CO <sub>2</sub> efflux ( $\mu\text{mol C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	变化范围 Seasonal range of measurements ( $\mu\text{mol C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	样本数 Number of samples	冬季 CO <sub>2</sub> 排放量 Estimated winter CO <sub>2</sub> efflux rates (g C·m <sup>-2</sup> )
草丛(酸性) Tussock (Acidic)	0.68	0.002~1.360	352	20.95
河岸(河柳) Riparian (Riverside willow)	0.05	0.006~0.420	180	12.82
湿生莎草 Wet sedge	0.05	0.020~0.830	150	12.19
自然河道 Natural drifts	0.11	0.003~0.520	119	26.37
石南灌丛 Dry heath	0.05	0.002~1.210	92	9.46
水道 Water track	0.16	0.066~0.749	30	21.65
草丛(非酸性) Tussock (Nonacidic)	0.01	0.007~0.082	20	2.10
湿生矮灌丛 Moist dwarf shrub	0.02	0.019~0.088	20	0.55
干扰/再生植被 Disturbed/Revegetated	0.03	0.010~0.186	20	4.55
平均 Average	0.11	0.002~1.359		12.30

表 2 已发表的季节性积雪森林生态系统冬季土壤呼吸的年排放量 (g C·m<sup>-2</sup>)

Table 2 Reported values of winter CO<sub>2</sub> efflux (g C·m<sup>-2</sup>) from seasonally snow-covered forests

地点 Location	生态系统类型 Ecosystem types	冬季 CO <sub>2</sub> 排放量 Winter CO <sub>2</sub> efflux
美国科罗拉多州 Colorado, USA	针叶林 Coniferous	143、145 (Monson <i>et al.</i> , 2002)
芬兰 Finland	针叶林 Coniferous	60~90 (Suni <i>et al.</i> , 2003)
美国科罗拉多州 Colorado, USA	针叶林 Coniferous	45 (Brooks <i>et al.</i> , 1999)
美国怀俄明州 Wyoming, Glees, USA	针叶林 Coniferous	110 (Sommerfeld <i>et al.</i> , 1993)
加拿大 Canada	针叶林 Coniferous	40~55 (Winston <i>et al.</i> , 1997)
美国科罗拉多州 Colorado, USA	针叶林 Coniferous	71 (Hubbard <i>et al.</i> , 2005)
美国爱达荷州 Idaho, USA	针叶林 Coniferous	132 (McDowell <i>et al.</i> , 2000)
加拿大 Canada	落叶林 Deciduous	89~132 (Lafleur <i>et al.</i> , 2003)
美国科罗拉多州 Colorado, USA	落叶林 Deciduous	81 (Brooks <i>et al.</i> , 1999)
美国怀俄明州 Wyoming, Glees, USA	落叶林 Deciduous	152 (Sommerfeld <i>et al.</i> , 1993)
日本岐阜县 Gifu Prefecture, Japan	落叶林 Deciduous	22.4 (Mariko <i>et al.</i> , 2000)

中发现, 30 cm 的积雪厚度能够防止根冻结和死亡。Decker 等(2003)在 Vermont 北部森林也发现了同样的现象, 即积雪深度超过 30 cm 能有效地起到保温层的作用, 而浅的暂时性的积雪不能形成一个良好的保温层。使用人工去除覆盖雪的研究进一步证明了雪在冬季生物地理化学循环中的热绝缘作用 (Groffman *et al.*, 2001; Fitzhugh, 2003; Decker *et al.*, 2003)。雪厚度 (Brooks *et al.*, 1997) 以及绝缘效应 (Oechel *et al.*, 1997) 也是影响不同群落土壤呼吸速率的重要原因。

覆盖雪的减少可加大土壤温度的日变化、增加冻融循环的次数 (Decker *et al.*, 2003), 影响根的死亡率以及土壤颗粒体的稳定性和营养物的损失 (Lehrsch *et al.*, 1991; Stottlemeyer & Toczylowski, 1991; Ron Vaz *et al.*, 1994)。雪还影响气体、水分和溶解物的交换, 是春季雪融化时营养物输出的主要调节者 (Rascher *et al.*, 1987; Williams & Melack, 1991; Stottlemeyer & Toczylowski, 1996, 1999)。Monson 等(2006a)在一个山地森林的研究表明: 冬季土壤呼吸对积雪厚度的变化非常敏感, 雪覆盖的减少导致了土壤呼吸速率的降低, 这表明: 在全球变暖的气候条件下, 由于雪厚度的变化可能改变森林的生物地理化学过程, 从而改变土壤呼吸速率和碳固存率。但 Jones(1999)对美国阿拉斯加极地苔原的研究表明, 积雪厚度与土壤呼吸速率没有直接的关系, 而可能受其它机制的影响。

积雪的时间长短也影响土壤呼吸的大小。高山苔原/冻土不连续的雪覆盖和严寒冰冻后连续长时间积雪的情况下, 冬季土壤呼吸量分别为  $0.3 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$  和  $125.7 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ , 积雪覆盖的冬季土壤微生物活力可以矿化 1% ~ 25% 的地上净初级生产力 (Brooks *et al.*, 1997)。Fahnestock 等(1998)测定了阿拉斯加北部苔原冬季和早春的土壤呼吸速率, 发现更早的更深的积雪有利于土壤微生物免于冬季低温的影响, 土壤呼吸速率高于更晚的更浅积雪的群落。

### 3.2 土壤温度和含水量

土壤温度和含水量被认为是决定土壤呼吸季节动态的最主要因素 (Raich & Schlesinger, 1992; Irvine & Law, 2002; Melillo *et al.*, 2002; Conant *et al.*, 2004)。然而, 近年来的研究表明, 限制寒冷气候下的生命活动的因素是水分的可获取性, 而不是温度 (Mazur, 1980; Evans *et al.*, 1989; Kennedy, 1993; Osterkamp & Romanovsky, 1997; Fisk *et al.*, 1998)。在

土壤温度高于  $-5 \text{ }^{\circ}\text{C}$  条件下, 可以检测到微生物的活力 (Clein & Schimel, 1995) 和土壤中自由水的存在 (Measures, 1975; Brooks *et al.*, 1997)。还有的研究表明,  $-10 \text{ }^{\circ}\text{C}$  仍能检测到非冻结的土壤水分和土壤呼吸 (Clein & Schimel, 1995; Brooks *et al.*, 1997; Fahnestock *et al.*, 1998), 甚至在  $-39 \text{ }^{\circ}\text{C}$  时, 土壤仍能释放出  $\text{CO}_2$  (Panikov *et al.*, 2006)。所有这些研究结果都表明, 冬季土壤呼吸可能不受温度限制, 而是受温度以外的其它因素控制的。尽管土壤温度和冬季土壤呼吸之间可能没有直接关系, 但是对于维持活跃的呼吸来说, 有一个关键的土壤温度临界值, 一般认为它在  $-7 \sim -5 \text{ }^{\circ}\text{C}$  之间, 低于这个温度会由于自由水的缺乏而抑制异养微生物的呼吸 (Schimel & Clein, 1996; Brooks *et al.*, 1997)。

### 3.3 土壤微生物活力与可溶性碳

冬季土壤呼吸主要来自异养微生物的呼吸。气候的变异性驱动了积雪厚度、存留时间和冬季土壤温度、自由水以及异养微生物活力之间的关系。在积雪的冬季, 土壤微生物含量非常高 (Brooks *et al.*, 1998; Lipson *et al.*, 1999, 2002)。真菌和细菌 (Brooks *et al.*, 1996; Lipson *et al.*, 2002) 的生物量在积雪覆盖的土壤中甚至比在夏季还要高。冬季土壤微生物对枯枝落叶的分解通常占年物质损失的 40% ~ 60% (Taylor & Jones, 1990)。它还通过改变植物枯枝落叶的化学组成 (Schmidt & Lipson, 2004) 影响土壤呼吸速率的大小。

如果存在绝缘的积雪层, 异养微生物的活力还受到可溶性碳的影响 (Brooks *et al.*, 1997)。可溶性碳底物在自由水存在的情况下可控制异养生物的活力 (Nadelhoffer *et al.*, 1991; Schimel & Clein, 1996; Brooks *et al.*, 1997), 从而影响土壤呼吸速率的大小。

## 4 问题与展望

### 4.1 非极地苔原冬季土壤呼吸的研究十分匮乏

由于高纬度地区生态系统对全球变暖的敏感性和特殊性, 目前绝大多数冬季土壤呼吸的测定都是在极地苔原和高山生态系统中开展的 (Chapin *et al.*, 1996; Zimov *et al.*, 1996; Brooks *et al.*, 1997; Fahnestock *et al.*, 1998, 1999; Oechel *et al.*, 2000; Welker *et al.*, 2000; Wickland *et al.*, 2001; Schimel & Mikan, 2005; Grogan & Jonasson, 2006; Elberling, 2007), 而对于非极地苔原生态系统的研究十分匮乏。譬如, 对含有陆地生态系统地上碳贮量的 80%

和地下碳贮量的 40% 的森林生态系统 (Dixon *et al.*, 1994) 的研究极少, 对占陆地植被面积的 32%、碳贮量的 23% 的草地 (Adams *et al.*, 1990; White *et al.*, 2000) 几乎未见报道。因此, 急需开展这些生态系统冬季土壤呼吸的测定。

#### 4.2 冬季土壤呼吸测定方法的改进是降低土壤呼吸估算不确定性的关键

尽管目前已经发展了测定冬季土壤呼吸速率的国际通用方法(扩散模型方法), 但该方法的准确性在很大程度上取决于模型参数的取值, 尤其是雪的通气性和阻力参数。通过直接测定或间接估算得到的数值差距很大, 因此, 未来急需开展模型参数的校正, 以降低估算的不确定性。

#### 4.3 冬季土壤呼吸的调控机制有待研究

研究土壤呼吸及其影响机制对于正确认识和理解陆地生态系统碳循环过程, 合理和客观地评价生态系统的碳平衡至关重要。迄今为止, 对冬季土壤呼吸的影响机制研究甚少, 尚未取得一致的结论, 主要体现在以下 4 个方面。

##### 4.3.1 冬季土壤呼吸的时间动态

冬季土壤呼吸呈现明显的时间动态, 即晚冬高, 春季冰雪融化时低 (Hirano, 2005; Monson *et al.*, 2006b) 这种季节变化的原因尚不清楚。部分学者认为与冻融事件有关 (Brooks *et al.*, 1998)。冻融可导致微生物损伤, 影响可利用底物的水平 (Meyer *et al.*, 1975; Mazur, 1980)。还有的学者认为, 呼吸速率在晚冬的迅速增加是由于微生物对融雪的强烈反应和对土壤温度极高的敏感性 (Monson *et al.*, 2006b)。Lipson 等 (2002) 研究认为, 可溶性碳可能是主要的限制因素。在积雪条件下, 可溶性碳比较充足, 可以满足在零度左右的微生物活力, 但当土壤温度升高后, 代谢增加, 土壤可溶性碳难以满足呼吸的需要。但这种机制尚不清楚, 大多研究停留在假说阶段。尽管在极地苔原和高山开展了一些研究, 但结论不同, 甚至相反。

##### 4.3.2 不同群落类型冬季土壤呼吸速率的差异

不同群落类型冬季土壤呼吸速率具有明显的差异, 但其影响机制尚不清楚。影响苔原群落冬季土壤呼吸速率大小的可能机制在于: 1) 雪被厚度、CO<sub>2</sub> 积累和扩散速率 (Brooks *et al.*, 1997); 2) 雪对土壤温度的绝缘效应 (Oechel *et al.*, 1997) 和相关联的非冻结自由水的可获取性 (Osterkamp & Romanovsky, 1997); 3) 地形和植被 (Evans *et al.*, 1989; Sommerfeld *et al.*, 1993) 以及它们对雪分布和积累模式的影响;

4) 微生物呼吸底物可获取性 (Nadelhoffer *et al.*, 1991)。

##### 4.3.3 冬季土壤呼吸所涉及的关键生态学过程

冬季土壤呼吸所涉及的关键生态学过程尚不清楚, 现有研究绝大多数停留在假说阶段, 亟待验证。例如, 夏季和冬季微生物可能对温度的响应机制不同。冬季微生物对夏季微生物可以存活温度非常敏感。在冬季, 土壤微生物可以在零度以下进行呼吸, 而在夏季, 土壤呼吸在零度以下很难检测出来。冬季微生物和夏季微生物不同的特性是由于优势种的转变 (Lipson *et al.*, 1999), 还是由于相对稳定的微生物物种的生理适应所致, 仍是一个未知数。

##### 4.3.4 冬季土壤呼吸的温度敏感性

冬季土壤呼吸的温度敏感性在很大程度上决定全球变暖对生态系统 CO<sub>2</sub> 收支的影响, 然而, 目前极少研究涉及土壤呼吸在冬季低温下的温度敏感性。因此, 未来急需开展土壤呼吸及其相关环境因子在全年的测量, 以揭示影响冬季土壤呼吸时空动态的机制。研究土壤呼吸对低温的敏感性以及相关的生态过程将是今后该领域研究的重点。

## 参 考 文 献

- Adams JM, Faure H, Fauredenard L (1990). Increases in terrestrial carbon storage from the last glacial maximum to the present. *Nature*, 348, 711 - 714.
- Bertrand A, Robitaille G, Nadeau P (1994). Effects of soil freezing and drought stress on abscisic acid content of sugar maple sap and leaves. *Tree Physiology*, 14, 413 - 425.
- Brooks PD, Campbell DH, Tonnessen KA, Heuer K (1999). Natural variability in N export from headwater catchments: snow cover controls on ecosystem N retention. *Hydrological Processes*, 13, 2191 - 2201.
- Brooks PD, McKnight D, Elder K (2004). Carbon limitation of soil respiration under winter snowpacks: potential feedbacks between growing season and winter carbon fluxes. *Global Change Biology*, 11, 231 - 238.
- Brooks PD, Schmidt SK, Williams MW (1997). Winter production of CO<sub>2</sub> and N<sub>2</sub>O from alpine tundra: environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes. *Oecologia*, 110, 403 - 413.
- Brooks PD, Williams MW, Schmidt SK (1996). Microbial activity under alpine snowpacks, Niwot Ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, 32, 93 - 113.
- Brooks PD, Williams MW, Schmidt SK (1998). Inorganic N and microbial biomass dynamics before and during spring snowmelt. *Biogeochemistry*, 43, 1 - 15.
- Cerling TE (1984). The stable isotopic composition of modern soil carbonate and its relationship to climate. *Earth and Planetary*

- Science Letters*, 71, 229 – 240.
- Chapin FS, Zimov SA, Shaver GR (1996). CO<sub>2</sub> fluctuation at high latitudes. *Nature*, 383, 585 – 586.
- Clein JS, Schimel JP (1995). Microbial activity of tundra and taiga soils at sub-zero temperatures. *Soil Biology Biochemistry*, 27, 1231 – 1234.
- Collin M, Rasmussen A (1988). A comparison of gas diffusivity models for unsaturated porous media. *Soil Science Society of American Journal*, 53, 1559 – 1565.
- Conant RT, Dalla-Betta P, Klopatek CC (2004). Controls on soil respiration in semiarid soils. *Soil Biology Biochemistry*, 36, 945 – 951.
- de Jong E, Schappert HJV (1971). Calculating of soil respiration and activity from CO<sub>2</sub> profiles in the soil. *Soil Science*, 113, 328 – 333.
- Decker KL, Wang D, Waite C (2003). Snow removal and ambient air temperature effects on forest soil temperatures in northern Vermont. *Soil Science Society of American Journal*, 67, 1234 – 1242.
- Dixon RK, Brown S, Houghton RA (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263, 185 – 190.
- Elberling B (2007). Annual soil CO<sub>2</sub> effluxes in the High Arctic: the role of snow thickness and vegetation type. *Soil Biology Biochemistry*, 39, 646 – 654.
- Evans BM, Walker DA, Benson CS (1989). Spatial interrelationships between terrain, snow distribution and vegetation patterns at an arctic foothills site in Alaska. *Holarctic Ecology*, 12, 270 – 278.
- Fahnestock JT, Jones MH, Brooks PD (1998). Winter and early spring CO<sub>2</sub> efflux from tundra communities of northern Alaska. *Journal of Geophysical Research Atmosphere*, 103, 29023 – 29027.
- Fahnestock JT, Jones MH, Welker JM (1999). Wintertime CO<sub>2</sub> efflux from arctic soils: implications for annual carbon budgets. *Global Biogeochemistry Cycle*, 13, 775 – 779.
- Fisk MC, Schmidt SK, Seastedt TR (1998). Topographic patterns of above- and belowground production and nitrogen cycling in alpine tundra. *Ecology*, 79, 2253 – 2266.
- Fitzhugh RD (2003). Soil freezing and the acid-base chemistry of soil solutions in a northern hardwood forest. *Soil Science Society of American Journal*, 67, 1897 – 1908.
- Fung IY, Tucker CJ, Prentice KC (1987). Application of advanced very high resolution vegetation index to study atmosphere-biosphere exchange of CO<sub>2</sub>. *Journal of Geophysical Research*, 92, 299 – 301.
- Giardina CP, Ryan MG (2002). Total belowground carbon allocation in a fast-growing *Eucalyptus* plantation estimated using a carbon balance approach. *Ecosystems*, 5, 487 – 499.
- Groffman PM, Driscoll CT, Fahey TJ (2001). Colder soils in a warmer world: a snow manipulation study in a northern hardwood forest ecosystem. *Biogeochemistry*, 56, 135 – 150.
- Groffman PM, Hardy JP, Driscoll CD (2006). Snow depth, soil freezing, and fluxes of carbon dioxide, nitrous oxide and methane in a northern hardwood forest. *Global Change Biology*, 12, 1748 – 1760.
- Grogan P, Jonasson S (2006). Ecosystem CO<sub>2</sub> production during winter in a Swedish subarctic region: the relative importance of climate and vegetation type. *Global Change Biology*, 12, 1479 – 1495.
- Hirano T (2005). Seasonal and diurnal variations in topsoil and subsoil respiration under snowpack in a temperate deciduous forest. *Global Biogeochemistry Cycles*, 19, GB2011, doi:10.1029/2004GB002259.
- Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ (2001). *Climate Change 2001: the Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Hubbard RM, Ryan MG, Elder K, Rhoades CC (2005). Seasonal patterns in soil surface CO<sub>2</sub> flux under snow cover in 50 and 300 year old subalpine forest. *Biogeochemistry*, 73, 93 – 107.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2001). *Climate Change 2001: the Scientific Basis. Technical Summary*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Irvine J, Law BE (2002). Contrasting soil respiration in young and old-growth ponderosa pine forests. *Global Change Biology*, 8, 1183 – 1194.
- Jones HG (1999). The ecology of snow-covered systems: a brief overview of nutrient cycling and life in the cold. *Hydrological Processes*, 13, 2135 – 2147.
- Kennedy AD (1993). Water as a limiting factor in the antarctic terrestrial environment. *Arctic Alpine Research*, 25, 308 – 315.
- Kicklighter DW (1994). Aspects of spatial and temporal aggregation in estimating regional carbon dioxide fluxes from temperate forest soils. *Journal of Geophysical Research*, 99, 1303 – 1315.
- Kurganova I, de Gerenyu VL, Rozanova L, Saponov D, Myakshina T, Kudeyarov V (2003). Annual and seasonal CO<sub>2</sub> fluxes from Russian southern taiga soils. *Tellus*, 55B, 338 – 344.
- Lafleur PM, Roulet NT, Bubier JL (2003). Interannual variability in the peatland-atmosphere carbon dioxide exchange at an ombrotrophic bog. *Global Biogeochemistry Cycles*, 17, 1036, doi: 10.1029/2002GB001983
- Latenser M, Schneebeli M (2003). Long-term snow climate trends of the Swiss Alps (1931 ~ 99). *International Journal of Climatology*, 23, 733 – 750.
- Lehrsch GA, Sojka RE, Carter DL (1991). Freezing effects on aggregate stability affected by texture, mineralogy, and organic matter. *Soil Science Society of America Journal*, 55, 1401 – 1406.
- Lipson DA, Schadt CW, Schmidt SK (2002). Changes in microbial community structure and function following snowmelt in an alpine soil. *Microbial Ecology*, 43, 307 – 314.

- Lipson DA, Schmidt SK, Monson RK (1999). Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem. *Ecology*, 80, 1623 – 1631.
- Lloyd J, Taylor JA (1994). On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 8, 315 – 323.
- Marchand PJ (1987). *Life in the Cold: an Introduction to Winter Ecology*. University Press of New England, Hanover, NH, USA.
- Mariko S, Nishimura N, Mo W (2000). Winter CO<sub>2</sub> flux from soil and snow surfaces in a cool-temperate deciduous forest. *Japan Ecological Research*, 15, 363 – 372.
- Massman WJ, Sommerfeld RA, Mosier AR (1997). A model investigation of turbulence-driven pressure-pumping effects on the rate of diffusion of CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>O, and CH<sub>4</sub> through layered snowpacks. *Journal of Geophysical Research Atmosphere*, 102, 18851 – 18863.
- Massman WJ, Sommerfeld RA, Zeller K (1995). CO<sub>2</sub> flux through a Wyoming seasonal snowpack: diffusional and pressure pumping effects. In: Hudnell L, Rochelle S eds. *Biogeochemistry of Snow-Covered Catchments*. International Association of Hydrological Sciences, Wallingford, UK, 71 – 79.
- Mast MA, Wickland KP, Striegl RT (1998). Winter fluxes of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> from subalpine soils in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Global Biogeochemistry Cycles*, 12, 607 – 620.
- Mazur P (1980). Limits to life at low temperatures and at reduced water contents and water activities. *Origins of Life*, 10, 137 – 159.
- McDowell NG, Marshall JD, Hooker TD (2000). Estimating CO<sub>2</sub> flux from snowpacks at three sites in the Rocky Mountains. *Tree Physiology*, 20, 745 – 753.
- Measures J (1975). Role of amino acids in osmoregulation of non-halophilic bacteria. *Nature*, 257, 398 – 400.
- Melillo JM, Steudler PA, Aber JD (2002). Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 298, 2173 – 2176.
- Meyer ED, Sinclair NA, Nagy B (1975). Comparison of the survival and metabolic activity of psychrophilic and mesophilic yeasts subjected to freeze-thaw stress. *Applied Microbiology*, 29, 739 – 744.
- Mikan C, Schimel J, Doyle A (2002). Temperature controls of microbial respiration above and below freezing in Arctic tundra soils. *Soil Biology Biochemistry*, 34, 1785 – 1795.
- Monson RK (2005). Climatic influences on net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange during the transition from wintertime carbon source to springtime carbon sink in a high-elevation, subalpine forest. *Oecologia*, 146, 130 – 147.
- Monson RK, Burns SP, Williams MW (2006a). The contribution of beneath-snow soil respiration to total ecosystem respiration in a high-elevation, subalpine forest. *Global Biogeochemistry Cycles*, 20, GB3030, doi:10.1029/2005GB002684.
- Monson RK, Turnipseed AA, Sparks JP (2002). Carbon sequestration in a high-elevation, subalpine forest. *Global Change Biology*, 8, 459 – 478.
- Monson RK, Lipson DL, Burns SP (2006b). Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition. *Nature*, 439, 711 – 714.
- Mote PW, Hamlet AF, Clark MP (2005). Declining mountain snow pack in western North America. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 86, 39 – 49.
- Nadelhoffer KJ, Giblin AE, Shaver GR (1991). Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in six arctic soils. *Ecology*, 72, 242 – 253.
- Osterkamp TE, Romanovsky VE (1997). Freezing of the active layer on the coastal plain of the Alaskan Arctic. *Permafrost and Periglacial Process*, 8, 23 – 33.
- Oechel WC, Vourlitis G, Hastings SJ (1997). Cold season CO<sub>2</sub> emission from arctic soils. *Global Biogeochemistry Cycles*, 11, 163 – 172.
- Oechel WC, Vourlitis GL, Hastings SJ (2000). Acclimation of ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature*, 406, 978 – 981.
- Panikov NS, Flanagan PW, Oechel WC (2006). Microbial activity in soils frozen to below – 39 °C. *Soil Biology Biochemistry*, 38, 785 – 794.
- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon-dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81 – 99.
- Rascher CM, Driscoll CT, Peters NE (1987). Concentration and flux of solutes from snow and forest floor during snowmelt in the west-central Adirondack region of New York. *Biogeochemistry*, 3, 209 – 224.
- Ron Vaz MD, Edwards AC, Shand CA (1994). Changes in the chemistry of soil solution and acetic-acid extractable P following different types of freeze/thaw episodes. *European Journal of Soil Science*, 45, 353 – 359.
- Rustad LE, Fernandez IJ (1998). Experimental soil warming effects on CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> flux from a low elevation spruce-fir forest soil in Maine, USA. *Global Change Biology*, 4, 597 – 605.
- Ryan MG, Waring RH (1992). Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. *Ecology*, 73, 2100 – 2108.
- Schimel JP, Clein JS (1996). Microbial response to freeze-thaw cycles in tundra and taiga soils. *Soil Biology Biochemistry*, 28, 1061 – 1066.
- Schimel JP, Fahnstock J, Michaelson G (2006). Cold-season production of CO<sub>2</sub> in arctic soils: can laboratory and field estimates be reconciled through a simple modeling approach? *Arctic Antarctic Alpine Research*, 38, 249 – 256.
- Schmidt SK, Lipson DA (2004). Microbial growth under the snow: implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils. *Plant and Soil*, 259, 1 – 7.
- Schimel JP, Mikan C (2005). Changing microbial substrate use in Arctic tundra soils through a freeze-thaw cycle. *Soil Biology Bio-*

- chemistry*, 37, 1411 – 1418.
- Sommerfeld RA, Massman WJ, Musselman RC (1996). Diffusional flux of CO<sub>2</sub> through snow: spatial and temporal variability among alpine-subalpine sites. *Global Biogeochemical Cycles*, 10, 473 – 482.
- Sommerfeld RA, Mosier AR, Musselman RC (1993). CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O flux through a Wyoming snowpack and implications for global budgets. *Nature*, 361, 140 – 142.
- Stottleyer R, Toczydlowski D (1991). Stream chemistry and hydrologic pathways during snowmelt in a small watershed adjacent Lake Superior. *Biogeochemistry*, 13, 177 – 197.
- Stottleyer R, Toczydlowski D (1996). Precipitation, snowpack, stream-water ion chemistry, and flux in a northern Michigan watershed, 1982 – 1991. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 2659 – 2672.
- Stottleyer R, Toczydlowski D (1999). Seasonal changes in precipitation, snowpack, snowmelt, soil water and streamwater chemistry, northern Michigan. *Hydrological Processes*, 13, 2215 – 2232.
- Suni T, Berninger F, Markkanen T (2003). Interannual variability and timing of growing-season CO<sub>2</sub> exchange in a boreal forest. *Journal of Geophysical Research*, 108, 2312 – 2318.
- Suzuki S, Ishizuka S, Kitamura K (2006). Continuous estimation of winter carbon dioxide efflux from the snow surface in a deciduous broadleaf forest. *Journal of Geophysical Research*, 111, D17101, doi:10.1029/2005JD006595.
- Taylor BR, Jones HG (1990). Litter decomposition under snow cover in a balsam fir forest. *Canadian Journal of Botany*, 68, 112 – 120.
- Uchida M, Mo W, Nakatsubo T (2005). Microbial activity and litter decomposition under snow cover in a cool-temperate broad-leaved deciduous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 134, 102 – 109.
- Wang CK, Bond-Lamberty B, Gower ST (2003). Soil surface CO<sub>2</sub> flux in a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research*, 108, 8224, doi:10.1029/2001JD000861.
- Welker JM, Fahnestock JT, Jones MH (2000). Annual CO<sub>2</sub> flux in dry and moist Arctic tundra: field responses to increases in summer temperatures and winter snow depth. *Climatic Change*, 44, 139 – 150.
- White R, Murray S, Rohweder M (2000). *Pilot Analysis of Global Ecosystems (PAGE): Grassland Ecosystems*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Wickland KP, Striegl RG, Mast MA (2001). Carbon gas exchange at a southern Rocky Mountain wetland, 1996 – 1998. *Global Biogeochemistry Cycles*, 15, 321 – 335.
- Williams MW, Melack JM (1991). Solute chemistry of snowmelt and runoff in an alpine basin, Sierra Nevada. *Water Resource Research*, 27, 1575 – 1588.
- Winston GC, Stephens BB, Sundquist ET, Hardy JP, Davis RE (1995). Seasonal variability in gas transport through snow in a boreal forest. In: Tonnessen K, Williams MW, Trantor M eds. *Biogeochemistry of Seasonally Snow-Covered Catchments*. International Association of Hydrological Sciences, Wallingford, UK, 61 – 70.
- Winston GC, Sundquist ET, Stephens BB (1997). Winter CO<sub>2</sub> fluxes in a boreal forest. *Journal of Geophysical Research*, 102, 28795 – 28804.
- Zimov SA, Davidov SP, Voropaev YV (1996). Siberian CO<sub>2</sub> efflux in winter as a CO<sub>2</sub> source and cause of seasonality in atmospheric CO<sub>2</sub>. *Climatic Change*, 33, 111 – 120.
- Zimov SA, Zimova GM, Daviodov SP (1993). Winter biotic activity and production of CO<sub>2</sub> in Siberian soils: a factor in the greenhouse effect. *Journal of Geophysical Research*, 98, 5017 – 5023.