

DOI: 10.5846/stxb201811302605

段北星, 蔡体久, 宋浩, 肖瑞晗. 寒温带兴安落叶松林凋落物层对土壤呼吸的影响. 生态学报, 2020, 40(4): 1357-1366.

Duan B X, Cai T J, Song H, Xiao R H. Effect of soil litterfall on soil respiration in cold-temperate Larch forest. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(4): 1357-1366.

寒温带兴安落叶松林凋落物层对土壤呼吸的影响

段北星^{1,2}, 蔡体久^{1,2,*}, 宋 浩^{1,2}, 肖瑞晗^{1,2}

1 东北林业大学, 哈尔滨 150040

2 东北林业大学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: 为了进一步探讨土壤凋落物层对土壤呼吸的影响, 用 Li-6400 对大兴安岭北部 3 种林型 (白桦-落叶松林、樟子松-落叶松林和落叶松纯林) 自然状态的土壤呼吸 (R_s)、去凋落物后的土壤呼吸 (R_d) 以及凋落物呼吸 (R_L) 进行测定, 结果表明: 凋落物层的去除会使土壤呼吸速率降低, 3 种林型观测期内平均 R_s 分别为 $7.32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $8.55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $6.66 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 平均 R_d 分别为 $6.46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $7.98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $5.74 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。但去除凋落物后的土壤总呼吸速率较自然状态下分别升高了 13.85%、16.21% 和 13.73%; 凋落物的去除并不影响土壤呼吸的季节动态规律, 3 种林型的 R_s 和 R_d 均呈明显的单峰曲线变化规律, 峰值均出现在 8 月, 而 R_L 的季节变化不明显。凋落物的去除对土壤温度和湿度的影响不显著 ($P>0.05$), 整个观测期 3 种林型内凋落物去除后平均土壤温度升高了 0.11—0.16℃, 平均含水量白桦-落叶松林和落叶松林增幅为 2.92% 和 3.10%, 而樟子松-落叶松林则下降了 16.39%; R_s 和 R_d 均与土壤 10 cm 温度 (T_{10}) 呈显著正相关, 凋落物层的去除使温度对呼吸的影响变大, T_{10} 可以解释 3 种林型 R_s 和 R_d 季节变化的 49.7%—57.0% 和 56.7%—61.3%, 而土壤 10 cm 湿度 (W_{10}) 对土壤呼吸的影响均较小, 且存在林型间的差异。可见, 地表凋落物层是森林土壤呼吸的重要部分, 凋落物层的有无对土壤呼吸和土壤温湿度都会产生较大影响, 研究凋落物呼吸对于土壤呼吸具有重要意义。

关键词: 土壤呼吸; 凋落物; 季节动态; 土壤温湿度

Effect of soil litterfall on soil respiration in cold-temperate Larch forest

DUAN Beixing^{1,2}, CAI Tijiu^{1,2,*}, SONG Hao^{1,2}, XIAO Ruihan^{1,2}

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

2 Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: In order to understand the effect of soil litterfall on soil respiration, the Li-6400 chamber was used to measure the respiration of the soil without treatment (R_s), the soil removed litterfall (R_d), and the litterfall respiration (R_L) in three forest types (*Betula platyphylla*-*Larix gmelinii* forest, *Pinus sylvestris* var. *mongolica*-*Larix gmelinii* forest, and pure *Larix gmelinii* forest) in northern DaXing'an Mountains. The soil respiration rate decreased when the litterfall was removed. In the observation period, the average R_s were $7.32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $8.55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and $6.66 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in BL, PL, and L, respectively. The average R_d were $6.46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $7.98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and $5.74 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively. However, the total soil respiration rate increased by 13.85%, 16.21%, and 13.73% in BL, PL, and L, respectively. The R_s and R_d presented a shape of single-peak curve in three forest types, which were not affected by litterfall removing. The peak values of R_s and R_d appeared in August, while the R_L did not show an obvious seasonal dynamic. There was no significant changes ($P>0.05$) in soil temperature and soil humidity whenever the litterfall was removed or not. The increases in average soil temperature ranged from 0.11 to 0.16℃ in three forest types. The average soil humidity increased by 2.92%, 3.10% for BL

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31770488)

收稿日期: 2018-11-30; 网络出版日期: 2019-11-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caitijiu1963@163.com

and L , respectively, while it decreased by 16.39% in PL in the observation period. There were significantly positive correlations between R_s and R_d and the temperature of top 10 cm (T_{10}), which could explain 49.7%—57.0% of total changes in the seasonal dynamic of R_s and 56.7%—61.3% of R_d , respectively. However, the influence of the humidity of top 10 cm (W_{10}) on soil respiration was weak and varied in three forest types. The respiration of surface litterfall is an important part of soil respiration. Also, the surface litterfall has great influence on soil respiration, soil temperature, and soil humidity. The study of litterfall respiration is of great significance for soil respiration.

Key Words: soil respiration; litterfall; seasonal dynamic; soil temperature and humidity

土壤是全球碳循环过程中第二大碳通量来源。土壤呼吸是指土壤产生并且向大气中释放 CO_2 的过程,它是土壤和大气之间一个主要的 CO_2 交换过程,在调节陆地生态系统土壤碳库和净碳平衡上起着至关重要的作用^[1-3]。因此,土壤呼吸的变化将会直接影响全球碳平衡。凋落物作为土壤碳库的重要组成部分^[4],其在质量和数量上的变化都会引起土壤呼吸速率和温度敏感性的变化^[5-9];在森林生态系统中,凋落物呼吸对土壤呼吸的贡献率可达 1.7%—49%^[10],贡献率随着纬度的升高呈现下降的趋势,在低纬度地区,对于水热条件较好的热带和亚热带,凋落物呼吸的贡献率高达 30% 以上^[11-12],在水热条件适中的中纬度温带地区维持在 20% 左右^[13-14],而在高纬度寒温带地区由于土壤温度较低,凋落物呼吸的贡献率一般为 10% 左右^[15-16]。以往土壤呼吸中对凋落物的研究主要在凋落物的去除和添加方面,凋落物的去除与否不但影响土壤温度和湿度的改变^[17-19],也会影响土壤碳源的输入途径^[10]。有研究表明,去除凋落物可以显著降低土壤呼吸速率^[9,17,20-22],但其影响程度在林型之间有一定差异^[9,17-18],且研究主要注重于凋落物去除后土壤呼吸的改变。目前凋落物的呼吸主要采用减差法获得^[23],即凋落物呼吸为自然状态下的土壤呼吸减去去凋落物后的土壤呼吸,但由于在细微尺度上随机因素的作用会逐渐增大^[24],土壤呼吸的空间异质性更大^[25],减差法往往会导致凋落物的呼吸出现负值,其次,凋落物去除后被去除的凋落物和土壤水热条件的变化也会导致减差法获得的结果不准确。因此,为了更准确的理解凋落物的去除对整个土壤呼吸的影响,要分别对两种呼吸进行测量。本研究主要针对凋落物去除后的土壤呼吸、凋落物的呼吸以及土壤总呼吸进行研究,探究凋落物去除处理和自然状态下土壤总呼吸的变化,以期进一步了解凋落物的有无对土壤总呼吸的影响。

大兴安岭地区是我国唯一的高纬度寒温带地区,兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 林是大兴安岭地区典型的地带性植被和森林生态系统的顶级群落,其不仅对于整个大兴安岭地区生态平衡起着重要作用,还对我国以及全球气候变化有着重要的影响。本研究针对这一地区 3 种不同树种组成的兴安落叶松林进行研究,探讨生长季内凋落物的有无对土壤呼吸的影响,及其对环境因子的响应,为进一步了解寒温带凋落物呼吸提供科学依据,从而为进一步研究北方森林区域碳循环提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黑龙江漠河森林生态系统国家定位观测研究站 (53°17'—53°30'N, 122°06'—122°27'E), 该地区属于寒温带大陆性气候,是多年冻土区,四季分明,海拔 300—700 m,年均温 -4.9℃,多年平均降水量 350—500 mm,年无霜期 80—90 d。地带性土壤为棕色针叶林土,地带性植被是以兴安落叶松为优势建群种的明亮针叶林。其他伴生树种有樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、白桦 (*Betula platyphylla*) 和山杨 (*Populus davidiana*) 等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

本研究主要针对 3 种不同类型的兴安落叶松林,分别为兴安落叶松纯林(L 表示)、樟子松-兴安落叶松混

交林(PL表示)(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*-*Larix gmelinii*)和白桦-兴安落叶松混交林(BL表示)(*Betula platyphylla*-*Larix gmelinii*)。于2016年5月,在每种林型内选择典型区域随机布设3块20 m×20 m的样地。每个样地内随机设置三组内径10.4 cm,高为8 cm的PVC土壤呼吸环,每一组两个环,环的一端削尖,压入土中,以减少布置土壤环时对土壤的镇压作用。土壤环露出地面高度均为2—3 cm,并保证在整个测定期内环的位置不变,分别进行A、D处理,即A为未进行任何处理,测定土壤总呼吸,D为去掉枯枝落叶层,测定去除凋落物的土壤呼吸。同时每次测定时,在每组环的周围放置一个相同的呼吸环,轻轻压实,用土壤刀伸入土壤3 cm左右沿着环内壁轻轻切割,割断连着环外的环内凋落物,然后去掉呼吸环,用土壤刀原样取出环内的凋落物,置于放置在塑料泡沫的内径10.4 cm,高为3 cm的PVC土壤呼吸环中,测定凋落物的呼吸,测定完成后将凋落物原样放回。于2016年6月到9月进行全面测定,每月选择天气良好的时间利用Li-6400光合仪链接土壤呼吸室测定不同处理的土壤呼吸1—2次。

表1 3种林型样地基本概况

Table 1 The basic situation of three forest types

林型 Forest types	海拔 Altitude/m	树种组成 Species composition	平均胸径 Average DBH/cm	平均树高 Mean height/m	郁闭度 Canopy Density	林下主要植物 Mean species composition
BL	539±4	5 落 4 白 1 山	白 11.42 落 31.12	白 14.86 落 17.53	0.7	1、2、3、4、5、10
PL	555±4	4 落 4 樟 2 山	落 24.40 樟 31.12 山 9.55	落 13.60 樟 22.35 山 12.81	0.7	2、5、6、9、10
L	332±3	10 落	落 13.69	落 14.27	0.8	2、6、7、8、9

BL: 白桦-兴安落叶松(*Betula platyphylla*-*Larix gmelinii*)林, PL: 樟子松-兴安落叶松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*-*Larix gmelinii*)林, L: 兴安落叶松(*Larix gmelinii*)林; 1: 山刺玫(*Rosa davurica*), 2: 兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*), 3: 羽节蕨(*Gymnocarpium jessoense*), 4: 北国红豆(*Vaccinium macrocarpon*), 5: 矮生悬钩子(*Rubus clivicola*), 6: 笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*), 7: 风毛菊(*Saussurea amurensis*), 8: 唐松草(*Thalictrum aquilegifolium* var. *sibiricum*), 9: 杜香(*Ledum palustre*), 10: 越桔(*Vaccinium vitis-idaea*)

1.2.2 土壤呼吸与各呼吸组分计算

根据以上不同的处理方式,土壤呼吸及其各组分之间的关系计算:A处理即为实测土壤总呼吸 R_s ;D为去掉凋落物后土壤呼吸 R_D ;实测凋落物呼吸为 R_L ;通过计算所得的土壤总呼吸 R_{s1} ,为 $R_{s1}=R_D+R_L(1)$ 。

1.2.3 土壤温湿度的测定

本研究使用Li-6400-09叶室链接到Li-6400便携式CO₂/H₂O分析系统(Li-Cor Inc, NE, USA)自带的土壤温度探针测定3种林型10 cm深处的土壤温度 T_{10} ,并与测定土壤呼吸的时间同步。同时用TDR(Spectrum Technologies, USA)探针测定10 cm深土壤湿度 W_{10} 。

1.2.4 土壤呼吸与土壤温湿度模型模拟

土壤呼吸速率与土壤温度的关系采用指数模型模拟^[3]:

$$R_s = \alpha \times e^{\beta \times T} \quad (2)$$

式中, R_s 为平均土壤呼吸速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), T 为土壤温度($^{\circ}\text{C}$), α 为0 $^{\circ}\text{C}$ 时土壤呼吸速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), β 为温度反应系数。

土壤温度敏感性指数用 Q_{10} 表示,它是指是指温度升高10 $^{\circ}\text{C}$ 时土壤呼吸速率变化的倍数^[26]:

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

式中, β 为温度反应系数。

土壤呼吸与土壤湿度的关系采用线性模型^[27]:

$$R_s = aW + b \quad (4)$$

式中, R_s 为平均土壤呼吸速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), W 为土壤湿度(%), a 为水分反应系数, b 为截距。

1.3 数据处理

数据统计分析采用 SPSS 20, 对不同林型及处理间的土壤呼吸、凋落物土壤呼吸以及凋落物呼吸和土壤温湿度进行方差分析; 并对呼吸速率与土壤温湿度间的关系做拟合。

2 结果与分析

2.1 不同处理下土壤温湿度季节动态

观测期内, 3 种林型凋落物去除 (D) 和自然状态下 (A) 土壤 10 cm 温度和湿度变化规律均基本一致 (图 1), 2 种处理下 T_{10} 均表现出明显的单峰曲线规律, 且峰值都出现在 8 月 5 日, 凋落物的去除并没有改变土壤 10 cm 温度 (T_{10}) 的变化规律, 2 种处理下 3 种林型 T_{10} 的差异均不显著 ($P > 0.05$), 但 T_{10} 的季节变化显著 ($P < 0.01$)。凋落物去除会使 T_{10} 有所升高, 在观测期内, T_{10} 分别上升了 0.15°C (BL)、 0.11°C (PL) 和 0.16°C (L)。不同处理下, 3 种林型 W_{10} 均表现出极显著的季节性差异 ($P < 0.01$), 但 2 种处理下 W_{10} 的差异均不显著 ($P > 0.05$)。去除凋落物后, L 和 BL 的 W_{10} 分别上升了 2.92% 和 3.10%, 而 PL 的 W_{10} 则降低了 16.39%。

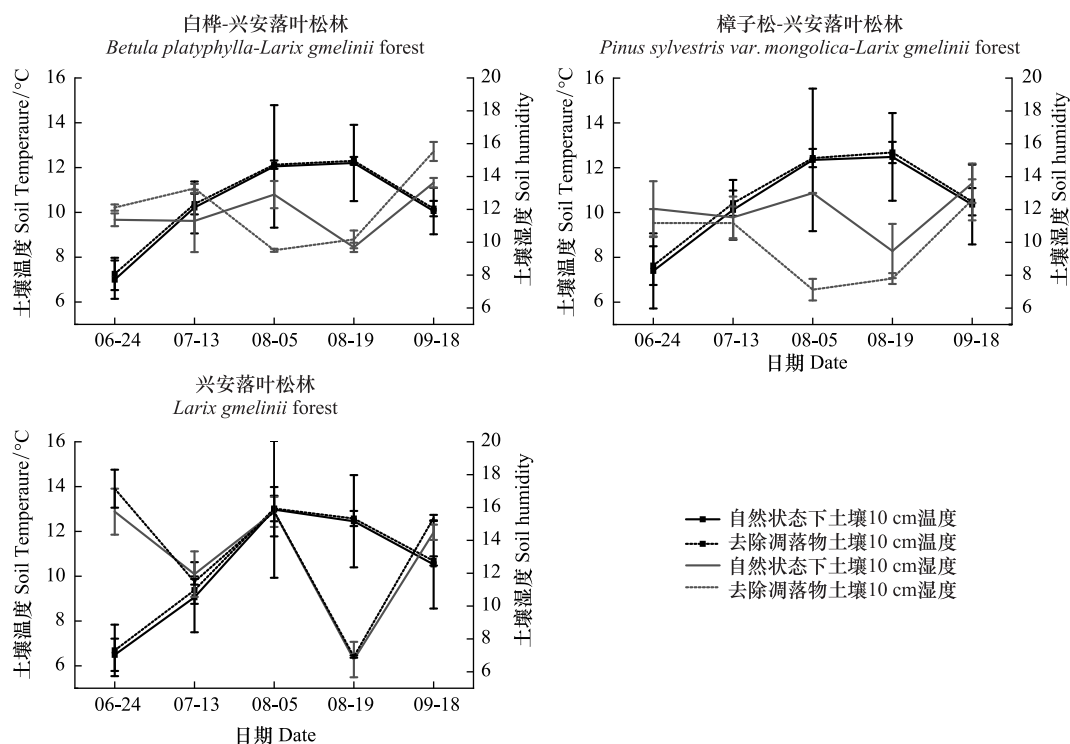


图 1 3 种林型去除凋落物与自然状态下土壤温湿度的季节动态

Fig.1 Seasonal dynamics of soil temperature and moisture of three forest types in litterfall removal and in its natural state

BL, 白桦-兴安落叶松林 *Betula platyphylla-Larix gmelinii* forest; PL, 樟子松-兴安落叶松林 *Pinus sylvestris* var. *mongolica-Larix gmelinii* forest; L, 兴安落叶松林 *Larix gmelinii* forest

2.2 3 种林型土壤呼吸速率 (R_s 、 R_d 和 R_L) 季节动态

凋落物的去除并不影响土壤呼吸的季节动态, 3 种林型自然状态下的土壤总呼吸 (R_s) 和去凋落物后土壤呼吸 (R_d) 的变化相同, 都呈现出明显的单峰曲线的季节动态, 且月际变化差异显著 ($P < 0.05$), 峰值在 8 月 5 日 (图 2); R_s 和 R_d 的最大值分别为 $10.58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $9.25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (BL); $11.75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $10.57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PL); $10.07 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $8.20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (L)。在整个生长季内, 3 种林型平均 R_s 表现为 PL ($8.55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > BL ($7.32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > L ($6.66 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($P < 0.05$), 平均 R_d 表现为 PL ($7.98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > BL ($6.46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > L ($5.74 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($P < 0.05$), $R_s > R_d$, 说明凋落物的去除会降低土壤总呼吸的

呼吸速率;去除凋落物后,观测期内土壤呼吸的减幅分别为 7.09%—16.68% (BL)、5.99%—20.15% (L) 和 5.85%—10.00% (PL)。3 种林型凋落物呼吸 (R_L) 的变化趋势相似,8 月的凋落物呼吸较高,而 6 月和 9 月较低,但季节动态不明显 ($P>0.05$)。生长季内 R_L 的平均呼吸速率依次为 L ($2.08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $>$ BL ($2.04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $>$ PL ($1.96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$),凋落物呼吸在林型之间的差异不显著 ($P>0.05$)。

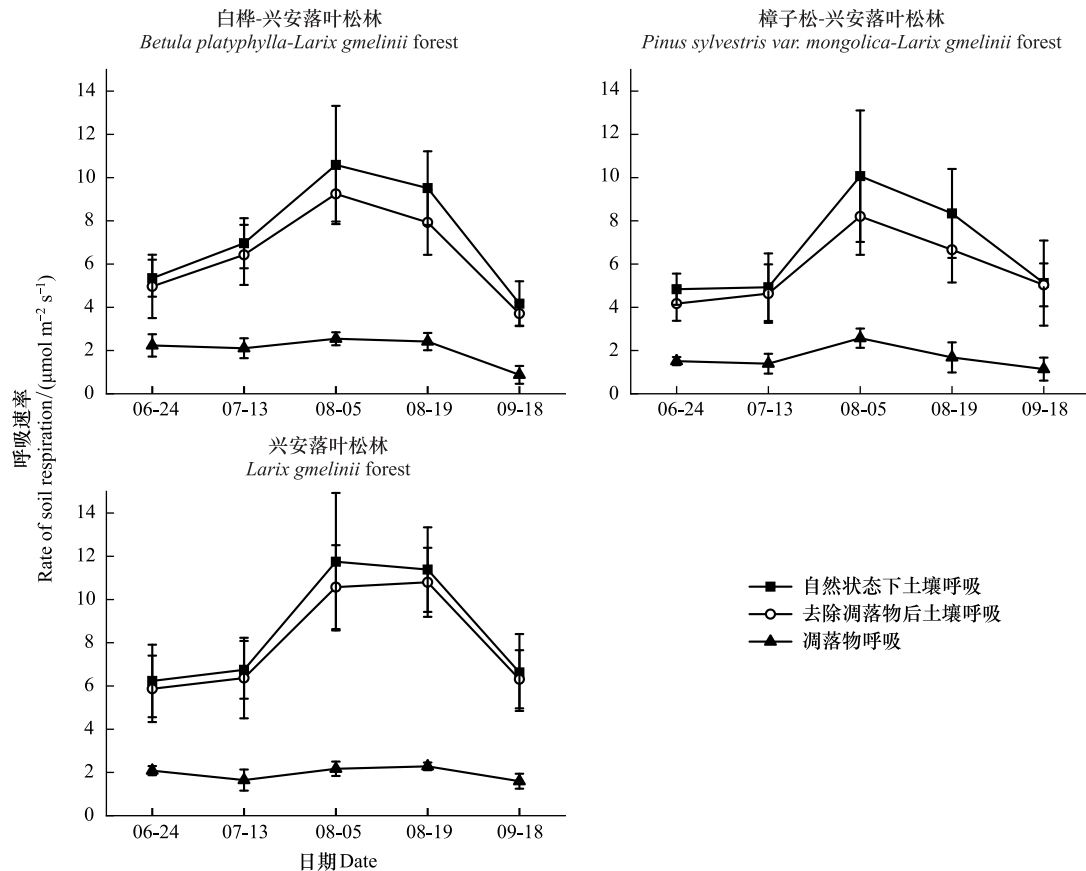


图 2 3 种林型土壤呼吸的季节动态

Fig.2 Seasonal dynamics of soil respiration of R_S , R_D and R_L in three forest types

2.3 不同处理下土壤总呼吸动态

本研究中,2 种不同处理下所得出的土壤总呼吸也具有相同的季节动态(图 3),自然状态下测得的土壤总呼吸 R_S 与计算所得出的土壤总呼吸 R_{S1} (公式 1) 均表现为明显的单峰曲线的变化趋势,峰值也均在 8 月 5 日,季节差异显著 ($P<0.05$)。在观测期内,3 种林型平均 R_{S1} 大小依次为 BL ($8.49 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $>$ PL ($7.91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $>$ L ($7.40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($P<0.05$),平均 R_{S1} 比 R_S 高出 13.73%—16.21% ($P>0.05$)。这表明,虽然去掉凋落物后土壤呼吸会变小,但去除凋落物后土壤直接暴露在大气中,土壤微环境的改变会使土壤总呼吸速率变大。这也意味着,单纯的去除凋落物会增大森林土壤总的碳排放。

2.4 土壤呼吸对土壤 10 cm 温湿度的响应

分别以土壤 10 cm 温度 (T_{10}) 和湿度 (W_{10}) 作为自变量,不同类型土壤呼吸速率作为因变量做回归方程(表 2)。结果表明:3 种林型中, R_S 和 R_D 与 T_{10} 拟合度均较好,土壤呼吸与 T_{10} 之间均存在显著的指数正相关关系 ($P<0.05$), T_{10} 分别可以解释 BL、PL 和 L 的 R_S 和 R_D 季节变化的 49.7%—57.0% 和 56.7%—61.3%,说明温度是影响这一地区兴安落叶松林土壤呼吸的主要因子;同时土壤温度敏感性 (Q_{10}) 的结果也表明土壤呼吸对温度的反应敏感。但 R_S 和 R_D 对 T_{10} 的反应有所差异, T_{10} 对 R_D 的季节性影响较大,对 R_S 的影响相对较小;但 3 种

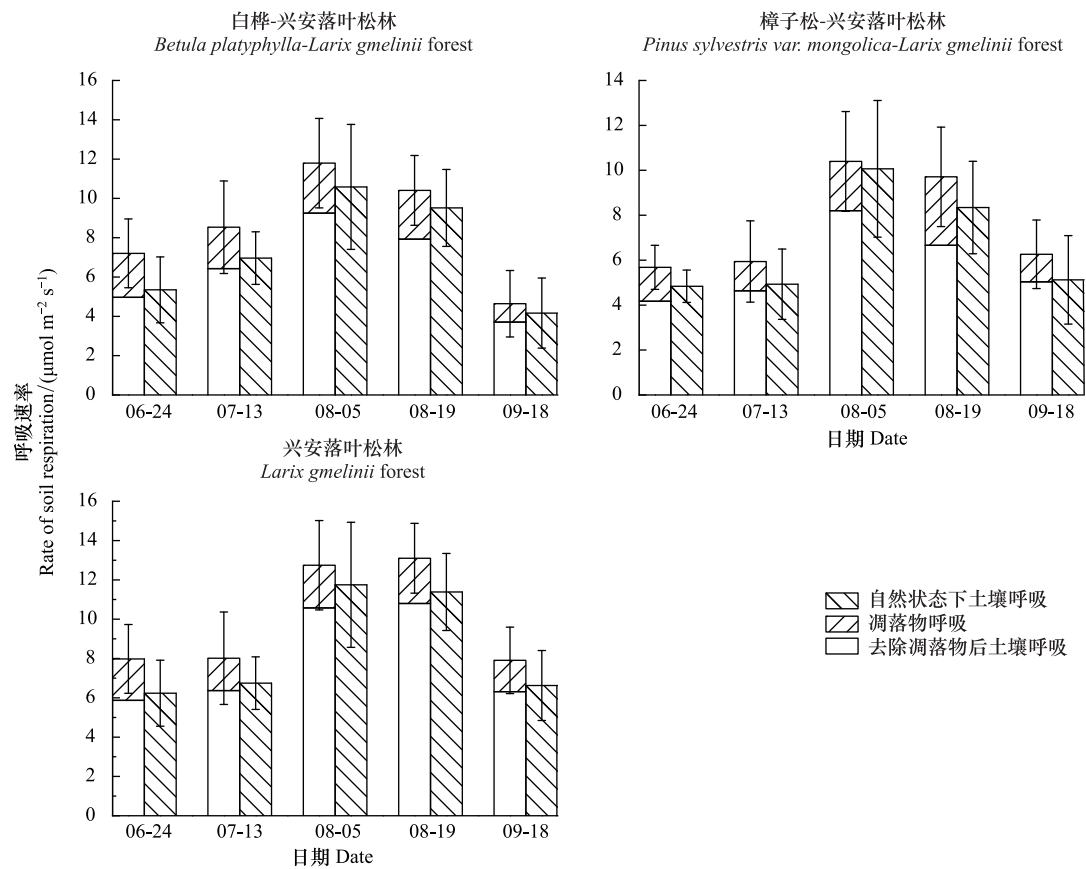


图 3 3 种林型 2 种不同处理下土壤总呼吸的季节动态

Fig.3 Seasonal dynamics of three forest types total soil respiration in two dealing

林型 R_s 的 Q_{10} 却要大于 R_D 。3 种林型 R_s 和 R_D 与 W_{10} 的线性回归结果存在差异, W_{10} 与 BL 的 R_s 和 PL 的 R_s 、 R_D 表现出显著负相关 ($P<0.05$), 但 W_{10} 只能解释 2 种林型 R_s 季节变化的 10.6% 和 11.6% 和 PL 的 R_D 季节变化的 12.6%, 远小于温度对呼吸的影响, 而 L 的 W_{10} 与 R_s 和 R_D 相关性均不显著 ($P>0.05$)。可以看出, 凋落物去除后土壤温湿度对土壤呼吸也会产生较大影响。

表 2 3 种林型土壤呼吸与土壤 10 cm 温度 (T_{10}) 和湿度 (W_{10}) 的回归关系

Table 2 The regression correlation between soil respiration and soil temperature (T_{10}) and soil humidity (W_{10}) in three forest types								
呼吸类型 Soil respiration types	林型 Forest types	温度 Temperature				湿度 Humidity		
		回归方程 Regression equation	R^2	P	Q_{10}	回归方程 Regression equation	R^2	P
R_s	BL	$R_s = 2.216e^{0.112 T_{10}}$	0.497	<0.05	3.06	$R_s = -0.331 W_{10} + 10.127$	0.106	<0.05
	PL	$R_s = 1.807e^{0.110 T_{10}}$	0.570	<0.05	3.00	$R_s = -0.341 W_{10} + 10.950$	0.116	<0.05
	L	$R_s = 1.807e^{0.119 T_{10}}$	0.540	<0.05	3.29	$R_s = -0.149 W_{10} + 7.996$	0.031	>0.05
R_D	BL	$R_D = 1.974e^{0.111 T_{10}}$	0.613	<0.05	3.03	$R_D = 0.180 W_{10} + 5.715$	0.001	>0.05
	PL	$R_D = 2.463e^{0.107 T_{10}}$	0.567	<0.05	2.91	$R_D = -0.374 W_{10} + 10.573$	0.126	<0.05
	L	$R_D = 2.492e^{0.077 T_{10}}$	0.610	<0.05	2.15	$R_D = 0.040 W_{10} + 4.346$	0.013	>0.05

R_s , 自然状态下土壤呼吸, natural soil respiration; R_D , 去除凋落物后土壤呼吸, soil respiration in litterfall removal

3 讨论

凋落物层是土壤中独特的结构层次, 在陆地生态系统中对于地上部分和地下部分起着连接的纽带作

用^[28]。凋落物是土壤碳库输入的一个主要来源^[29],是土壤呼吸的一个重要组成部分^[4]。凋落物的有无对土壤呼吸会产生显著影响^[18,30],本研究结果表明,在观测期内, R_s 总是大于 R_D ,凋落物的去除会使土壤呼吸减小,这与其他地区的研究结果相同^[9,31-32]。首先凋落物的去除会减少土壤碳源的输入^[29],土壤呼吸相应就会变小;其次,去除凋落物后,表层土壤微生物的数量减少,失去了凋落物所营造的微环境的保护,部分微生物的活性也会降低^[33],从而降低土壤呼吸;同时,凋落物呼吸是土壤呼吸的重要部分,凋落物的去除本身就会降低土壤呼吸速率。不同地区的去除凋落物后土壤呼吸减小幅度不同,观测期内 3 种林型去除凋落物后土壤呼吸降低了 6.27%—12.02%,这一结果小于很多地区的研究结果^[18,29-30]。这可能是不同地区气候条件和凋落物的类型不同造成的。凋落物去除后,去除凋落物的土壤总呼吸 R_{st} 大于自然状态下的土壤呼吸 R_s ,平均升高幅度达 13.73%—16.21%,这说明凋落物层可以在一定程度上降低土壤总 CO_2 的排放。这是因为凋落物去除后,一方面土壤与会直接接触空气,充足的空气使土壤微生物与土壤根系生理活动更加活跃,加上凋落物的呼吸,土壤总 CO_2 的排放量也会相应升高;另一方面,凋落物的去除会使土壤温湿度发生变化(图 1),土壤温度的升高也会促使土壤微生物和植物根系释放更多的 CO_2 。有研究表明,凋落物层可以在土壤呼吸中扮演屏障角色,减缓土壤的碳释放过程^[29],本研究中凋落物去除后土壤总呼吸上升的幅度明显大于土壤呼吸的降低幅度,这说明凋落物层对土壤碳释放的屏蔽作用要大于其对土壤呼吸的直接贡献,彭信浩等^[34]对华北落叶松林凋落物对土壤呼吸的研究表明,凋落物加倍处理使土壤呼吸上升的幅度 16.06%,明显小于去掉凋落物使土壤呼吸降低的幅度 40.16%;葛晓改等^[35]研究凋落物输入对毛竹林土壤呼吸温度敏感性的影响研究中也表明,凋落物的移除处理较添加处理对土壤的影响大,均表明了凋落物对土壤呼吸的屏蔽作用。观测期内 3 种林型 R_s 和 R_D 均呈现出明显的单峰曲线变化规律,峰值均出现在 8 月初,凋落物的存在与否并不影响土壤呼吸的季节动态规律,这与谢育利^[17]和李伟等^[18]在其他地区的研究结果一致。凋落物对土壤呼吸的最直接贡献来源于凋落物自身分解产生的 CO_2 ^[36],本研究中,所测的 R_L 虽然无明显季节动态,但也呈现出 8 月高而 6 月和 9 月低的动态规律,与张彦军等^[23]的研究结果相同;观测期内 3 种林型凋落物呼吸速率变化范围分别是:BL 为 $0.88—2.54 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 、PL 为 $1.59—2.28 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 、L 为 $1.14—2.57 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ (图 2),并没有表现出明显的差异($P>0.05$)。这可能是研究区位于寒温带地区,平均气温较低,凋落物分解比较缓慢,因此可能造成凋落物呼吸在林型之间的差异不显著。

凋落物层对土壤微环境起着重要作用,凋落物层可以影响土壤水热条件,从而影响土壤碳排放。本研究中,凋落物去除与否对土壤水分影响不大,3 种林型土壤 10 cm 湿度在 2 种处理下差异不显著。去除凋落物后 10 cm 土壤温度平均升高了 $0.11—0.16^{\circ}C$,这与以往很多研究结果相同,表明凋落物去除使土壤温度升高^[33]。这是因为在外界环境温度升高时,凋落物层能阻截太阳辐射,抑制土壤温度的升高,起到土壤保凉作用^[37],而去除凋落物后这种作用将不存在。凋落物的去除会使土壤温度升高,而实际观测结果表明土壤呼吸速率降低,这可能是因凋落物去除引起的土壤温度变化较小,对土壤呼吸的影响也较小,凋落物本身对土壤呼吸的贡献会掩盖温度变化对土壤呼吸的影响,从而导致土壤呼吸实际观测值减小,此外,野外观测的土壤呼吸受到多种因子的综合影响^[38],这也可能导致观测值较小。

土壤温度和湿度是影响土壤呼吸的 2 个重要的影响因子。本研究中 R_s 和 R_D 与土壤 10 cm 温度的回归结果表明,两种处理下所测的土壤呼吸与 T_{10} 均有明显的指数相关关系($P<0.05$), T_{10} 分别能解释 R_s 季节变化的 49.7%—57.0%和 R_D 季节变化的 56.7%—61.3%,这与以往的研究结果相同^[2,39-40],说明温度是本地区土壤呼吸的主要影响因子,但去除凋落物后 T_{10} 与 R_D 的相关性较高,这表明凋落物去除后,温度对土壤呼吸的影响会变大。土壤呼吸对温度的敏感性通常用 Q_{10} 表示,是指温度升高 $10^{\circ}C$ 时土壤呼吸速率变化的倍数。土壤呼吸的敏感性会因土壤生物种类和数量、呼吸底物的质量和数量等不同产生差异^[41],同时温度^[33,41]、水分^[42-43]等因子也会对 Q_{10} 值产生影响, Q_{10} 值通常在 1.8—4.1 之间^[25]。本研究中,3 种林型自然状态和凋落物去除处理下的 Q_{10} 值分别在 3.00—3.29 和 2.15—3.03 之间,大小属于正常范围。但 R_s 的 Q_{10} 值大于 R_D 处理 Q_{10} 值,表明自然状态下土壤呼吸对土壤温度的变化更敏感,去除凋落物会使土壤呼吸的温度敏感性减小,这与以往的研

究结果相同^[31,33],这是因为凋落物层在土壤和大气之间起着缓冲作用,一方面,凋落物能够改变林地微环境,缩小土壤日温差^[37],从而为微生物的生理活动维持了相对稳定的环境,使土壤呼吸对温度变化敏感^[44-45];另一方面,在一般情况下随着温度的升高,土壤呼吸的 Q_{10} 值会下降^[41],而去除凋落物层后,土壤直接接触空气,会使土壤温度较原来有所上升,同时,由于失去凋落物的保温作用,土壤昼夜温度变化会变大,因此其对温度敏感性会下降。土壤湿度对土壤呼吸的影响比较复杂,目前关于土壤呼吸与土壤湿度的研究结果差异很大^[9,40,46],在本研究中,凋落物的去除和自然状态下的 W_{10} 差异并不显著 ($P>0.05$)。土壤湿度对土壤呼吸的作用远小于温度,以往研究也有得出土壤湿度对土壤呼吸的影响较小的结论^[47-49]。土壤湿度受降水的影响很大,生长季内降水在时间上分布不均匀,导致土壤含水量随着降水也会发生明显变化,野外实验测定时间均选在无雨晴朗的天气状况下,这样会使使表层土壤湿度并没有表现出明显季节性梯度变化,导致土壤湿度对土壤呼吸的作用较小,而实验室模拟实验往往能更好的说明土壤湿度和土壤呼吸的关系,当土壤含水量在田间持水量之下时,土壤呼吸对土壤湿度有很好的响应^[50-51]。本研究中虽然 W_{10} 对土壤呼吸的影响较小,但凋落物去除后 W_{10} 对土壤呼吸的影响也会变大。

凋落物呼吸是土壤呼吸中不可忽略的一部分,其对土壤呼吸的影响机理包含了一系列复杂过程,凋落物的存在与否会直接或者间接影响土壤呼吸过程。其中凋落物分解过程产生的 CO_2 排放就是对土壤呼吸的直接影响,有研究表明凋落物释放 CO_2 通量低于凋落物对土壤呼吸的贡献量^[12,52];凋落物还会参与各种物理、化学和生物过程起到屏蔽气体传输、改变土壤水热条件、增加或者减少土壤碳源等作用,从而影响整个土壤生态系统的结构与功能等,进而作用于土壤呼吸^[29]。因此,为了更准确理解凋落物呼吸的贡献,还需对凋落物的生理生化机制做进一步的研究。

4 结论

凋落物是影响土壤呼吸的重要因素,在本研究中,凋落物的去除会使土壤温度升高,改变土壤湿度,降低土壤呼吸的速率。但土壤凋落物层对土壤呼吸的屏蔽作用要大于凋落物对土壤呼吸的贡献,即凋落物去除后土壤总呼吸会变大。土壤温度与土壤呼吸速率存在显著的正相关关系 ($P<0.05$),且凋落物层的去除使温度对呼吸的影响变大;土壤湿度与土壤呼吸的相关性不显著 ($P>0.05$)。本研究说明寒温带森林生态系统凋落物对土壤呼吸产生较大影响,因此,在树种配置和森林抚育经营时为降低土壤呼吸应考虑凋落物的管理。

参考文献 (References):

- [1] Singh J S, Gupta S R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The Botanical Review*, 1977, 43(4): 449-528.
- [2] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 1992, 44(2): 81-99.
- [3] Luo Y Q, Wan S Q, Hui D F, Wallace L L. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001, 413(6856): 622-625.
- [4] Raich J W, Potter C S, Bhagawati D. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94. *Global Change Biology*, 2002, 8(8): 800-812.
- [5] Sayer E J. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 2006, 81(1): 1-31.
- [6] Liu L L, King J S, Giardina C P. Effects of elevated concentrations of atmospheric CO_2 and tropospheric O_3 on leaf litter production and chemistry in trembling aspen and paper birch communities. *Tree Physiology*, 2005, 25(12): 1511-1522.
- [7] Kaneda S, Frouz J, Baldrian P, Cajthaml T, Kristůfek V. Does the addition of leaf litter affect soil respiration in the same way as addition of macrofauna excrements (of *Bibiomarici* Diptera larvae) produced from the same litter? *Applied Soil Ecology*, 2013, 72: 7-13.
- [8] Suseela V, Tharayil N, Xing B S, Dukes J S. Warming alters potential enzyme activity but precipitation regulates chemical transformations in grass litter exposed to simulated climatic changes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 102-112.
- [9] 余再鹏, 万晓华, 胡振宏, 王民煌, 刘瑞强, 郑璐嘉, 何宗明, 黄志群. 亚热带杉木和米老排人工林土壤呼吸对凋落物去除和交换的响应. *生态学报*, 2014, 34(10): 2529-2538.
- [10] 陈光水, 杨玉盛, 吕萍萍, 张亿萍, 钱小兰. 中国森林土壤呼吸模式. *生态学报*, 2008, 28(4): 1748-1761.
- [11] Zimmermann M, Meir P, Bird M, Malhi Y, Ccahuana A. Litter contribution to diurnal and annual soil respiration in a tropical montane cloud

- forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(6): 1338-1340.
- [12] 邓琦, 刘世忠, 刘菊秀, 孟泽, 张德强. 南亚热带森林凋落物对土壤呼吸的贡献及其影响因素. *地球科学进展*, 2007, 22(9): 976-986.
- [13] 赵昕, 张万军, 沈会涛, 艾治频, 廉诗启, 刘长柏. 针阔树种人工林地凋落物对土壤呼吸的贡献. *中国生态农业学报*, 2014, 22(11): 1318-1325.
- [14] 周小刚, 郭胜利, 车升国, 张芳, 邹俊亮, 张彦军, 南雅芳, 李泽, 蒲辉. 黄土高原刺槐人工林地凋落物对土壤呼吸的贡献. *生态学报*, 2012, 32(7): 2150-2157.
- [15] Kim H, Hirano T, Koike T, Urano S. Contribution of litter CO₂ production to total soil respiration in two different deciduous forests. *Phyton-Annales Rei Botanicae*, 2005, 45(4): 385-388.
- [16] Liang N, Hirano T, Zheng Z M, Tang J, Fujinuma Y. Soil CO₂ efflux of a larch forest in northern Japan. *Biogeosciences*, 2010, 7(11): 3447-3457.
- [17] 谢育利, 陈云明, 唐亚坤, 吴旭, 温杰. 地表凋落物对油松、沙棘人工林土壤呼吸的影响. *水土保持研究*, 2017, 24(6): 52-61.
- [18] 李伟, 刘小飞, 陈光水, 赵本嘉, 邱曦, 杨玉盛. 凋落物对中亚热带米槠天然林和人工林土壤呼吸的影响. *林业科学*, 2016, 52(11): 11-18.
- [19] 张素彦, 蒋红志, 王扬, 张艳杰, 鲁顺保, 白永飞. 凋落物去除和添加处理对典型草原生态系统碳通量的影响. *植物生态学报*, 2018, 42(3): 349-360.
- [20] Sulzman E W, Brant J B, Bowden R D, Lajtha K. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochemistry*, 2005, 73(1): 231-256.
- [21] 陈毅, 闫文德, 郑威, 廖菊阳, 盘昱良, 梁小翠, 杨坤. 模拟氮沉降凋落物管理对樟树人工林土壤呼吸的影响. *生态学报*, 2018, 38(21): 7830-7839.
- [22] 白英辰, 陈晶, 康峰峰, 程小琴, 韩海荣, 朱江. 模拟氮沉降下不同凋落物处理对太岳山华北落叶松林土壤呼吸的影响. *中南林业科技大学学报*, 2017, 37(4): 92-99.
- [23] 张彦军. 凋落物呼吸温度敏感性的变化特征及其影响因素. *环境科学*, 2017, 38(8): 3497-3506.
- [24] 严俊霞, 孙琦, 李君剑, 李洪建. 不同取样尺度和数量下针阔混交林土壤呼吸的空间异质性. *环境科学*, 2019, 40(1): 383-391.
- [25] 史宝库, 金光泽, 汪兆洋. 小兴安岭5种林型土壤呼吸时空变异. *生态学报*, 2012, 32(17): 5416-5428.
- [26] Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, de Parri I, Jarvis P G, Valentini R. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in central Italy. *Global Change Biology*, 2002, 8(9): 851-866.
- [27] Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 1998, 4(2): 217-227.
- [28] Zhang Z H, Duan J C, Wang S P, Luo C Y, Chang X F, Zhu X X, Xu B, Wang W Y. Effects of land use and management on ecosystem respiration in alpine meadow on the Tibetan plateau. *Soil and Tillage Research*, 2012, 124: 161-169.
- [29] 吕富成, 王小丹. 凋落物对土壤呼吸的贡献研究进展. *土壤*, 2017, 49(2): 225-231.
- [30] 王光军, 田大伦, 闫文德, 朱凡, 李树战. 去除和添加凋落物对枫香(*Liquidambar formosana*)和樟树(*Cinnamomum camphora*)林土壤呼吸的影响. *生态学报*, 2009, 29(2): 643-652.
- [31] 陈灿, 江灿, 范海兰, 林勇明, 吴承祯. 凋落物去除/保留对杉木人工林林窗和林内土壤呼吸的影响. *生态学报*, 2017, 37(1): 102-109.
- [32] 于舒, 韩海荣, 康峰峰, 赵金龙, 立天宇, 高晶, 宋小帅. 去除凋落物对不同林龄油松次生林土壤呼吸的影响. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2016, 44(7): 122-130.
- [33] 熊莉, 徐振锋, 杨万勤, 殷睿, 唐仕姗, 王滨, 徐李亚, 常晨晖. 川西亚高山粗枝云杉人工林地上凋落物对土壤呼吸的贡献. *生态学报*, 2015, 35(14): 4678-4686.
- [34] 彭信浩, 韩海荣, 徐小芳, 蔡锰柯, 白英辰, 程小琴. 间伐和改变凋落物输入对华北落叶松人工林土壤呼吸的影响. *生态学报*, 2018, 38(15): 5351-5361.
- [35] 葛晓改, 童冉, 曹永慧, 周本智, 肖文发, 王小明, 陆人方. 模拟干旱下凋落物输入对毛竹林土壤呼吸及温度敏感性的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2233-2242.
- [36] 刘瑞鹏, 毛子军, 李兴欢, 孙涛, 李娜, 吕海亮, 刘传照. 模拟增温和不同凋落物基质质量对凋落物分解速率的影响. *生态学报*, 2013, 33(18): 5661-5667.
- [37] 潘开文, 何静, 吴宁. 森林凋落物对林地微生物的影响. *应用生态学报*, 2004, 15(1): 153-158.
- [38] 段北星, 满秀玲, 宋浩, 刘家霖. 大兴安岭北部不同类型兴安落叶松林土壤呼吸及其组分特征. *北京林业大学学报*, 2018, 40(2): 40-50.
- [39] 冯朝阳, 吕世海, 高吉喜, 刘尚华, 林栋. 华北山地不同植被类型土壤呼吸特征研究. *北京林业大学学报*, 2008, 30(2): 20-26.
- [40] 赵冰清, 王云琦, 王彬, 王玉杰, 张会兰. 环境因子对重庆缙云山林地土壤呼吸动态特征的作用. *北京林业大学学报*, 2014, 36(3): 83-89.

- [41] 杨庆朋, 徐明, 刘洪升, 王劲松, 刘丽香, 迟永刚, 郑云普. 土壤呼吸温度敏感性的影响因素和不确定性. 生态学报, 2011, 31(8): 2301-2311.
- [42] 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.
- [43] Zhang Y J, Guo S L, Zhao M, Du L L, Li R J, Jiang J S, Wang R, Li N N. Soil moisture influence on the interannual variation in temperature sensitivity of soil organic carbon mineralization in the Loess Plateau. *Biogeosciences*, 2015, 12(11): 3655-3664.
- [44] 魏书精, 罗碧珍, 孙龙, 魏书威, 刘芳芳, 胡海清. 森林生态系统土壤呼吸时空异质性及影响因子研究进展. 生态环境学报, 2013, 22(4): 689-704.
- [45] 高强, 马明睿, 韩华, 张维砚, 王昊彬, 郑泽梅, 由文辉. 去除和添加凋落物对木荷林土壤呼吸的短期影响. 生态学杂志, 2015, 34(5): 1189-1197.
- [46] 马和平, 郭其强, 李江荣, 周晨霓. 色季拉山 4 种林型土壤呼吸及其影响因子. 土壤学报, 2016, 53(1): 253-260.
- [47] 陆彬, 王淑华, 毛子军, 孙涛, 贾桂梅, 靳世波, 孙鹏飞, 程春香. 小兴安岭 4 种原始红松林群落类型生长季土壤呼吸特征. 生态学报, 2010, 30(15): 4065-4074.
- [48] 左强, 何怀江, 张春雨, 赵秀海, 张君, 李金功. 采伐对蛟河阔叶红松混交林土壤呼吸的影响. 北京林业大学学报, 2016, 38(4): 71-76.
- [49] 邓翠, 吕茂奎, 曾敏, 张康靖, 张浩, 谢锦升. 红壤侵蚀区植被恢复对土壤呼吸及其温度敏感性的影响. 土壤学报, 2019, 56(1): 135-145.
- [50] Davidson E A, Verchot L V, Catt  nio J H, Ackerman I L, Carvalho J E M. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 53-69.
- [51] Lavigne M B, Foster R J, Goodine G. Seasonal and annual changes in soil respiration in relation to soil temperature, water potential and trenching. *Tree Physiology*, 2004, 24(4): 415-424.
- [52] 骆土寿, 陈步峰, 李意德, 林明献, 周光益, 陈德祥, 邱坚锐. 海南岛尖峰岭热带山地雨林土壤和凋落物呼吸研究. 生态学报, 2001, 21(12): 2013-2017.