

DOI: 10.5846/stxb202006051459

李亚非, 胡宗达, 余昊, 胡璟, 刘兴良, 罗明霞, 欧定华, 吴德勇. 改变凋落物输入对川西亚高山天然次生林土壤呼吸的影响. 生态学报, 2021, 41(7): 2687-2697.

Li Y F, Hu Z D, Yu H, Hu J, Liu X L, Luo M X, Ou D H, Wu D Y. Effects of litter manipulation on soil respiration in natural secondary forest in subalpine area of western Sichuan Province, China. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(7): 2687-2697.

# 改变凋落物输入对川西亚高山天然次生林土壤呼吸的影响

李亚非<sup>1</sup>, 胡宗达<sup>1,\*</sup>, 余昊<sup>1</sup>, 胡璟<sup>2</sup>, 刘兴良<sup>3</sup>, 罗明霞<sup>1</sup>, 欧定华<sup>1</sup>, 吴德勇<sup>1</sup>

1 四川农业大学资源学院, 成都 611130

2 湖南农业大学资源环境学院, 长沙 410128

3 四川省林业科学研究院, 成都 610081

**摘要:** 2019 年 5 月—10 月, 采用 LI-8100A 土壤碳通量自动测量分析仪对川西米亚罗林区 20 世纪 60 年代采伐后经自然更新恢复形成的岷江冷杉(*Abies faxoniana*)次生针叶林(针叶林)、红桦(*Betula albo-sinensis*) + 青榨槭(*Acer davidii*) + 岷江冷杉次生针阔混交林(针阔混交林)和青榨槭 + 红桦 + 陕甘花楸(*Sorbus koehneana* Schneid)次生阔叶林(阔叶林)的土壤呼吸及土壤温湿度因子(对照、去除凋落物和加倍凋落物)进行观测。结果显示: 去除和加倍凋落物对土壤温湿度的影响不显著, 且 3 种林型之间的土壤呼吸速率差异不显著。与对照相比, 去除凋落物使针叶林、针阔混交林、阔叶林的土壤呼吸速率分别降低了 17.65%、21.01% 和 19.83% ( $P < 0.05$ ); 加倍凋落物则分别增加 6.76%、7.28%、8.16% ( $P > 0.05$ )。3 种林分土壤呼吸速率均与土壤温度极显著指数相关, 与土壤湿度不相关。对照  $Q_{10}$  值变幅为 2.01—3.29, 去除凋落物降低了 3 种林型的  $Q_{10}$  值; 加倍凋落物分别提高了针叶林和降低了针阔混交林和阔叶林的  $Q_{10}$  值。土壤呼吸速率仅表现在天然次生林对照处理中受到土壤 pH、有机质、可溶性有机氮和草本 Pielou 均匀度指数的显著影响。研究结果表明, 天然次生阔叶林和针阔混交林凋落物对土壤呼吸的贡献及  $Q_{10}$  值高于天然次生针叶林, 说明在未来  $CO_2$  浓度及温度升高背景下, 地表凋落物增加并未引起天然次生林土壤呼吸速率成倍增加, 更有利于该区域天然次生林尤其是针叶林的土壤碳吸存。

**关键词:** 土壤呼吸; 凋落物; 天然次生林; 土壤理化性质

## Effects of litter manipulation on soil respiration in natural secondary forest in subalpine area of western Sichuan Province, China

LI Yafei<sup>1</sup>, HU Zongda<sup>1,\*</sup>, YU Hao<sup>1</sup>, HU Jing<sup>2</sup>, LIU Xingliang<sup>3</sup>, LUO Mingxia<sup>1</sup>, OU Dinghua<sup>1</sup>, WU Deyong<sup>1</sup>

1 College of Resources, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

2 College of Resources and Environment, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

3 Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China

**Abstract:** Natural secondary forests play a crucial role in the subalpine forests of the upper reaches Minjiang River in the eastern margin of the Tibetan Plateau. However, the knowledge about influence of litter on soil respiration remain inadequately understood for the secondary forests. In order to evaluate the impact of litter on soil respiration under different natural secondary forests in subalpine area of western Sichuan Province, China. Aboveground litter manipulation experiment was carried out in three natural secondary forests including *Abies faxoniana* secondary coniferous forest, *Betula albo-sinensis* + *Acer davidii* + *A. faxoniana* secondary mixed broadleaf-conifer forest, and *A. davidii* + *B. albo-sinensis* + *Sorbus koehneana*

**基金项目:** 国家重点研发课题(2017YFC0505004); 四川省环境治理与生态保护重大科技专项(2018SZDX0031)

**收稿日期:** 2020-06-05; **网络出版日期:** 2021-01-28

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huzd98@163.com

*Schneid* broad-leaved forest by natural alternation after timber exploitation in 1960s in Jiabigou forest zone of Miyaluo town. Litter treatments consisted of control (CK, litter inputs un-allowed), no litter (aboveground litter excluded), and double litter (aboveground litter doubled by adding litter removed) in September 2018. Soil respiration rates were measured using automated CO<sub>2</sub> efflux systems (LI-COR 8100A) about every two weeks during the growing season in 2019 (May to October). During the experimental period, the litter addition and exclusion did not significantly affect soil temperature and moisture, respectively. Soil respiration rates among three forest types showed no significant difference. Soil respiration rate of the litter exclusion was 17.65%, 21.01%, 19.83% lower than that of control treatment ( $P < 0.05$ ) of the secondary coniferous forest, secondary mixed broadleaf-conifer forest and broad-leaved forest, respectively. While the soil respiration rate of litter addition was 6.76%, 7.28%, and 8.16% higher ( $P > 0.05$ ) in the three forest types, respectively. There was a significantly exponential correlation between soil respiration and soil temperature in all treatments ( $P < 0.01$ ), while no correlation was found with soil moisture. The  $Q_{10}$  of control were 2.01—3.29. Compared with the control, the litter exclusion decreased all  $Q_{10}$  in three forests, while the litter addition increased the  $Q_{10}$  in the secondary coniferous forest, but decreased in secondary mixed broadleaf-conifer forest and secondary broad-leaved forest instead. The regression analysis indicates that soil pH, soil organic matter, dissolved organic nitrogen and Pielou index of herb layer had significant correlation with soil respiration rate in control plots of the natural secondary forests, respectively. It could be seen that the contribution of aboveground litter to soil respiration and  $Q_{10}$  in broad-leaved forest and mixed broadleaf-conifer forest were higher than those in coniferous forest. Additionally, the magnitude of the increase did not match up with the doubling of litter inputs, indicating that under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature, the increased aboveground litter may be advantageous to the forest soil carbon sequestration in coniferous forest.

**Key Words:** soil respiration; litter; natural secondary forest; physical and chemical properties of soil

森林土壤作为碳储存的重要组分,在森林生态系统中扮演着十分重要的角色。土壤碳排放是连接土壤碳库和大气 CO<sub>2</sub> 重要纽带,每年向大气排放的约 50 Pg C 来自凋落物和土壤有机质的分解<sup>[1]</sup>。凋落物作为影响土壤呼吸的一个重要因子,分解速率因其质量和数量不同而异<sup>[2]</sup>,对土壤呼吸速率的影响也就不尽相同<sup>[3-4]</sup>。在全球尺度上,凋落物对土壤呼吸的平均贡献率约为 20%—30%<sup>[5]</sup>,而温带地区森林植被地表凋落物的贡献则为 15%—31%<sup>[6-9]</sup>。有研究显示,凋落物量与土壤呼吸速率正相关或不相关<sup>[10-11]</sup>,凋落物的去除和添加可降低或增加土壤呼吸速率<sup>[7,12-13]</sup>,但增减幅度与凋落物输入量并不完全同步<sup>[13-15]</sup>,一方面源于地上凋落物输入量增加可能提升现存有机质的分解速率<sup>[16]</sup>或对其分解速率没有显著影响<sup>[17]</sup>;另一方面由于去除和添加凋落物改变了表层土壤碳源的供给水平和土壤的水热条件<sup>[14,18]</sup>。可见凋落物输入量对土壤碳排放的影响较为复杂。此外,不同林型的土壤温湿度、地上生物量、根系周转、土壤有机碳氮及其活性组分储量的不同,其土壤呼吸的响应也不尽相同<sup>[19-21]</sup>。

次生林作为川西亚高山林区的主要森林类型之一,在水源涵养、气候调节、水土保持等方面起着重要作用。近年来,人们对川西亚高山森林土壤呼吸进行了大量研究<sup>[22-25]</sup>,发现土壤呼吸速率主要受控于温度的变化,认为全球气候变暖可能会导致该区域森林土壤呼吸速率增加,但不同森林类型的碳排放量高低各异<sup>[26-27]</sup>,主要由于凋落物量、地形以及微气候等的差异所致<sup>[9,27-28]</sup>。因此,有必要进一步探究该区域土壤碳排放对不同林型的响应及其影响因素。有研究表明,次生针阔混交林和次生桦木林凋落物储量分别为 4.10 t/hm<sup>2</sup>和 3.52 t/hm<sup>2</sup>,凋落物分解速率较快有利于土壤养分的补充<sup>[29]</sup>,表明地上凋落物可能是该林区土壤呼吸的重要来源。然而关于凋落物对土壤呼吸影响的研究主要针对粗枝云杉(*Picea asperata*)人工林<sup>[30]</sup>,对天然次生林尤其是相同母质及气候背景下地表凋落物对土壤呼吸影响的相关量化研究至今未见报道。鉴此,本研究在川西亚高山米亚罗林区,选择 20 世纪 60 年代采伐后经自然更新恢复形成的天然次生林,监测 3 种处理(对照、添加和去除地表凋落物)下的土壤呼吸速率及其相关环境因子,拟解决以下科学问题:(1)分析生长季

内去除和加倍地表凋落物对土壤呼吸的影响程度;(2)探究控制土壤呼吸的主要影响因素;(3)评估凋落物对天然次生林土壤呼吸的贡献率。本研究有助于了解环境条件相似背景下天然次生林凋落物对土壤呼吸及其温度敏感性的影响程度,也可为天然次生林土壤碳库管理提供参考。

## 1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝藏族羌族自治州理县米亚罗林区,海拔范围 2200—5500 m,属于青藏高原—四川盆地的过渡地带。气候受高原地形影响,具有典型的高山气候特征。年均温度 6—12℃,1 月份平均气温 -8℃,7 月份平均气温 12.6℃,年均降雨量 700—1400 mm,集中于 5—10 月的生长季,森林土壤类型以山地棕壤为主。

实验样地位于理县夹壁乡下辖的夹壁沟天然次生林林区(102°50′20″ E, 31°37′15″ N),海拔范围 3113—3172 m,土壤母质和气候背景相似。林型主要是青榨槭(*Acer davidii*)+红桦(*Betula albo-sinensis*)+陕甘花楸(*Sorbus koehneana* Schneid)次生阔叶林(简称阔叶林)、红桦+青榨槭+岷江冷杉次生针阔混交林(针阔混交林)和岷江冷杉(针叶林)等 3 种天然次生林。主要物种有青榨槭(*Acer davidii*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)、岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、青莢叶(*Helwingia japonica*)、陕甘花楸(*Sorbus koehneana* Schneid)、野樱桃(*Cerasus szechuanica*)、忍冬(*Lonicera japonica*)、鞘柄菝葜(*Smilax stans*)、苔草(*Carex doniana*)、山酢浆草(*Oxalis acetosella*)、卵叶韭(*Allium ovalifolium*)、掌叶橐吾(*Ligularia przewalskii*)、圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum*)、冷水花(*Pilea notata*)等。本研究选取针叶林、针阔混交林和阔叶林 3 种林型为试验样地,样地基本概况见表 1。

表 1 样地基本概况

Table 1 Basic condition of plots

样地参数 Sample parameters	针叶林 Coniferous forest	针阔混交林 Mixed conifer forest	broadleaf-	阔叶林 Broad-leaved forest
海拔 Altitude/m	3172	3159		3113
坡向 Aspect	东北坡	东北坡		东北坡
草本群落盖度 Community coverage of herb/%	8.6	11.18		12.5
主要树种 Dominant species	冷杉、红桦	青榨槭、红桦、多毛槲、冷杉、西南花楸		红桦、青榨槭、多毛槲、细齿稠李
平均胸径 Average diameter at breast height/cm	7.44	4.19		4.3
平均树高 Average tree height/m	9.05	6.78		6.79
密度 Density/(株/hm <sup>2</sup> )	1075	1871		1775
pH	5.18±0.16a	5.34±0.09a		5.37±0.10a
碳氮比 The ratio of carbon to nitrogen	13.41±1.33a	11.43±1.07b		12.01±1.02ab
有机质 SOM Soil organic matter/(g/kg)	89.30±10.91b	152.11±7.66b		171.21±12.39a
可溶性有机氮 DON Dissolved organic nitrogen/(mg/kg)	21.51±5.15a	30.10±4.20a		41.10±4.68a

同一行中不同字母代表差异显著( $P<0.05$ ),表中数据为平均值±标准误差

## 2 研究方法

### 2.1 试验样地设置

2018 年 8 月,在针叶林、针阔混交林和阔叶林 3 种林型中,按照相邻原则(即依据试验样地具体情况,样地间隔 $\geq 20$  m;林型间距 $>20$  m),用罗盘仪(DQL-1)分别设置 3 个投影为 20 m×20 m 的标准样方,在每个样方内随机设置 3 种处理,每种处理为 1 m×1 m 的小样方,即:(1)对照处理(CK),不做任何处理,保持原状;(2)去除凋落物(RL),清除小样方内全部地表凋落物;(3)加倍凋落物(DL),将去除凋落物处理小样方内的

凋落物均匀添加到加倍凋落物的小样方中。每种处理 3 个重复,每个林型各设置 27 个小样方,并在去除凋落物小样方的上方 0.5—0.8 m 高处放置一个 1 m×1 m 的尼龙网,以阻止凋落物掉入小样方内。

## 2.2 土壤呼吸与土壤温湿度测定

每个小样方内埋设一个 PVC 环,其中去除凋落物处理的 PVC 环为直径 20 cm×高 8 cm;对照和加倍凋落物处理的 PVC 环为直径 20 cm×高 12 cm。所有 PVC 环平行地表插入土壤 5 cm,监测期间 PVC 环的位置保持不变。于 2019 年生长季(5 月—10 月)利用 LI-8100A 土壤碳通量自动测量系统(LI-COR, NE, USA)测定土壤呼吸速率( $R_s$ ),每月测定 2 次(测定时间间隔约 2 周),每次测定尽量选取晴朗天气进行观测,测量时间为 9:00—14:00。在测定土壤呼吸的同时,分别采用 LI-8100A 自带的温度探针与水分传感器(ML2x)同步测定土壤 5 cm 处的土壤温度( $T$ )和湿度(体积含水量,  $W$ ),每个观测点重复测定 2 次取平均值。此外,观测期内,因 2019 年 8 月下旬去往研究区域的道路因突发泥石流滑坡导致交通中断,故 8 月只在中上旬测定一次。

## 2.3 物种调查与土壤理化性质测定

利用生态学群落样方调查法,对每个标准样方进行调查,主要记录和测量各样方内乔木(胸径 $\geq 1.5$  cm)的物种名称、盖度、数量、高度、群落盖度等,同时按照“梅花 5 点法”布设 5 个 1 m×1 m 小样方,记录草本植物名称、株数、高度等指标。此外,将 20 m×20 m 样地按照网格法划分为 4 个 10 m×10 m 的亚样方,用不锈钢土钻在每个亚样方内按照“梅花 5 点法”钻取 0—20 cm 表层土壤(共计 20 钻土样),充分混合后,按四分法取一个混合样装袋带回实验室,去除土壤中的石砾、根系和杂物,过 2 mm 土壤筛,每个土壤样品分为 2 份备用。

土壤有机质(SOM)含量采用重铬酸钾氧化-外加热法测定<sup>[31]</sup>;土壤 pH 值采用电位法测定<sup>[31]</sup>;土壤全氮(TN)含量采用硫酸-催化剂消解-流动分析仪法(AA3 连续流动分析仪 CFA,德国);土壤可溶性有机氮(DON)含量=可溶性总氮含量(DTN,紫外分光光度计测定)-可溶性无机氮含量(DIN,AA3 连续流动分析仪测定)。

## 2.4 数据处理与分析

选用 Margalef 丰富度指数、Shannon 指数、Simpson 优势度指数、Pielou 均匀度指数计算乔木层和草本层的物种多样性<sup>[32]</sup>。

采用指数模型  $R_s = ae^{bT}$ 、线性模型  $R_s = aW + b$  与双因素模型  $R_s = ae^{bT}W^c$  分析观测期内土壤呼吸与土壤温度和湿度的关系,式中  $R_s$  为土壤呼吸速率( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $T$  为 5 cm 处土壤温度( $^{\circ}\text{C}$ ),  $W$  为 5 cm 处土壤体积含水率(%),  $a$ 、 $b$ 、 $c$  为拟合参数。

温度敏感系数( $Q_{10}$ ):  $Q_{10} = e^{10b}$ ,式中  $b$  为土壤呼吸与温度拟合参数。

凋落物贡献率:  $S_i = (R - R_E) / R \times 100\%$ ,式中  $S_i$  为凋落物贡献率,  $R$  为对照土壤呼吸速率平均值,  $R_E$  为去除凋落物的土壤呼吸速率平均值。

利用单因素方差分析(One way ANOVA)比较不同林型及处理间平均土壤呼吸速率与土壤温湿度的差异性;利用重复测量方差分析(Repeated measure ANOVA)检验林型与凋落物处理的交互效应;用非线性回归(Regression analysis)分析土壤呼吸速率与土壤理化性质、物种多样性指数的相关性。数据统计分析采用 SPSS 26.0,用 Sigmaplot 14.0 软件制图。

## 3 结果与分析

### 3.1 土壤温湿度变化

针叶林、针阔混交林和阔叶林 3 种林型中(图 1),去除凋落物(RL)、加倍凋落物(DL)和对照(CK)的土壤温湿度均表现为先升高后下降的变化趋势( $P < 0.05$ )。从表 2 可知,同一林型中,3 种处理间 5 cm 土壤温湿度差异性均不显著( $P > 0.05$ )。不同林型间相同处理的土壤温度亦无显著差异( $P > 0.05$ );而土壤湿度显著性差异表现不一,其中 RL 处理在不同林型之间未表现出显著差异性,DL 处理在针叶林(19.55%)与针阔混交林(21.36%)间差异显著( $P < 0.05$ ),CK 在针阔混交林(23.37%)与阔叶林(19.96%)间差异显著( $P < 0.05$ )。



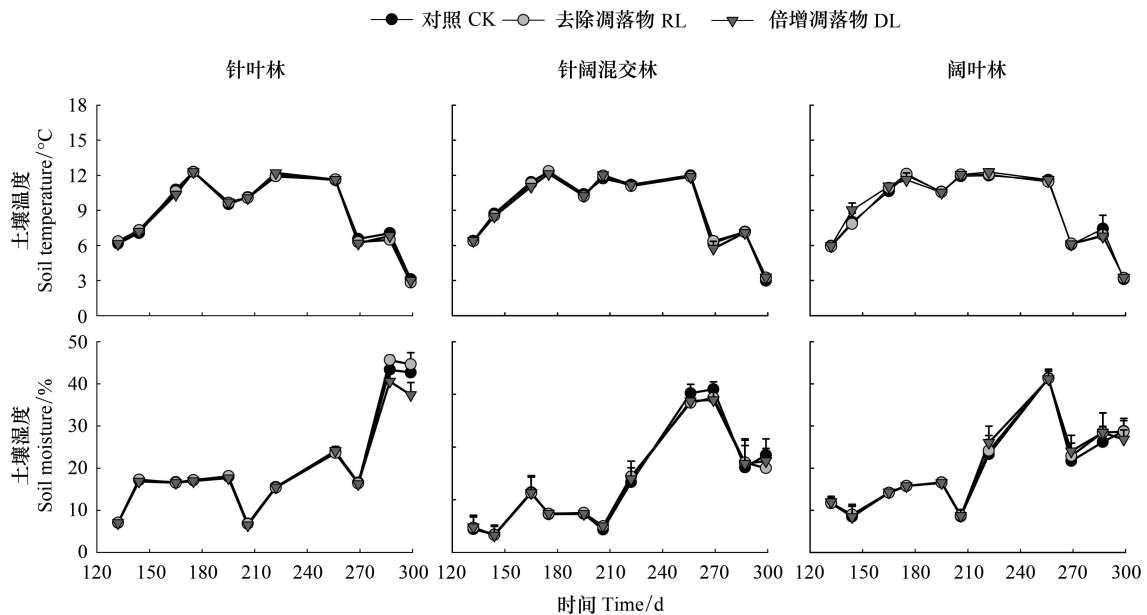


图1 川西亚高山天然次生针叶林、针阔混交林和阔叶林不同处理土壤温度和湿度动态变化

Fig.1 Dynamics of soil temperature and moisture under different litter treatments in natural secondary coniferous forest, secondary mixed broadleaf-conifer forest and broad-leaved forest

CK:对照 Control check;RL:去除凋落物 Removal litter;DL:倍增凋落物 Double litter

表2 土壤温湿度、呼吸速率均值与温度敏感性系数

Table 2 Average of soil temperature, moisture, respiration rate and  $Q_{10}$ 

处理 Treatment	林型 Forest type	土壤温度 Soil temperature/°C	土壤湿度 Soil moisture/%	土壤呼吸速率 Soil respiration rate/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	温度敏感性系数 Temperature sensitivity index/( $Q_{10}$ )
对照 CK	针叶林	8.75±0.29Aa	20.42±1.21ABa	3.40±0.17Aa	2.01
Control check	针阔混交林	9.13±0.31Aa	23.37±1.14Aa	3.57±0.14Aa	3.29
	阔叶林	9.02±0.33Aa	19.96±1.17Ba	3.43±0.17Aa	3.06
去除凋落物 RL	针叶林	8.67±0.30Aa	20.76±1.28Aa	2.80±0.13Ab	1.63
Removal litter	针阔混交林	9.13±0.30Aa	23.11±1.08Aa	2.82±0.17Ab	2.94
	阔叶林	9.01±0.32Aa	20.11±1.17Aa	2.76±0.15Ab	2.83
倍增凋落物 DL	针叶林	8.68±0.30Aa	19.55±1.12Ba	3.63±0.13Aa	2.08
Double litter	针阔混交林	9.04±0.30Aa	23.16±1.08Aa	3.83±0.17Aa	2.78
	阔叶林	9.05±0.18Aa	20.17±1.21ABa	3.71±0.18Aa	2.69

同列不同小写字母代表相同林型下不同处理差异显著( $P<0.05$ ),同列不同大写字母表示不同林型相同处理差异显著( $P<0.05$ )

### 3.2 去除和添加凋落物对土壤呼吸的影响

3种林型不同处理的土壤呼吸速率均与温度季节变化趋势基本一致(图2)。由表2可知,在3种次生林中,CK土壤呼吸速率与DL差异均不显著,而与RL均有显著差异( $P<0.05$ ),针叶林、针阔混交林、阔叶林土壤呼吸速率均表现为 $RL<CK<DL$ ,而相同处理下不同林型间的土壤呼吸速率差异不显著( $P>0.05$ )。

针叶林中CK与DL平均土壤呼吸速率分别为 $3.40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 与 $3.63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,RL较CK降低 $0.60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;针阔混交林中CK与DL平均土壤呼吸速率分别为 $3.57$ 、 $3.83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,RL较CK降低 $0.75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;阔叶林中CK与DL平均土壤呼吸速率分别为 $3.43$ 、 $3.71 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,RL较CK降低 $0.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (表2)。去除凋落物后土壤呼吸速率在针叶林、针阔混交林和阔叶林中分别降低了17.65%、21.01%、

19.83%,而加倍凋落物的土壤呼吸速率则分别增加了 6.76%、7.28%和 8.16%。

重复测量方差分析(表 3)可知,时间、凋落物处理对土壤呼吸均表现出显著的影响( $P<0.05$ ),而林型的影响不显著( $P>0.05$ );林型与凋落物处理对土壤呼吸不存在显著的交互作用( $P>0.05$ )。

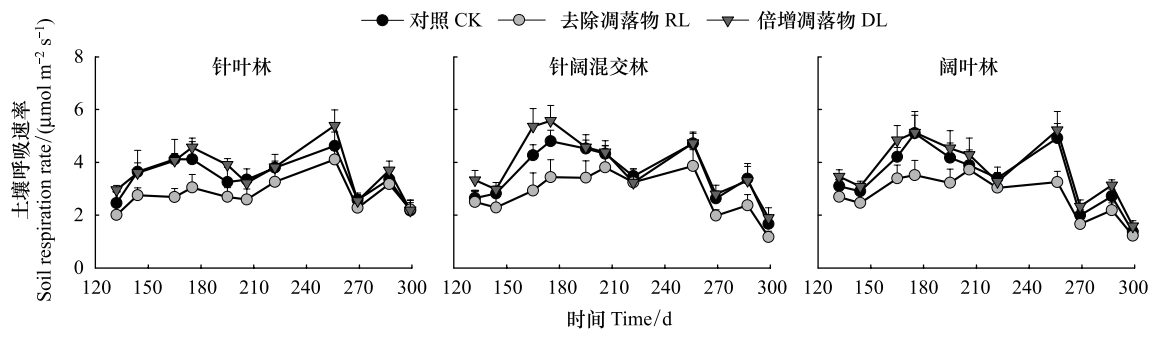


图 2 针叶林、针阔混交林和阔叶林不同凋落物处理土壤呼吸动态变化

Fig.2 Dynamics of soil respiration rate under different litter treatments in natural secondary coniferous forest, secondary mixed broadleaf-conifer forest and broad-leaved forest

表 3 土壤呼吸的重复测量方差分析

Table 3 Repeat measure ANOVA about soil respiration

影响因子 Factors	<i>F</i>	<i>P</i>
时间 Time	39.520	0.000
凋落物处理 Treatment	7.154	0.001
林型 Forest type	0.141	0.869
凋落物处理×时间 Treatment× Time	2.222	0.004
林型×时间 Forest type× Time	3.560	0.000
林型×凋落物处理 Forest type× Treatment	0.025	0.999
林型×时间×凋落物处理 Forest type× Time× Treatment	0.819	0.773

### 3.3 去除和加倍凋落物土壤呼吸速率与水热因子的关系

3 种林型不同凋落物处理土壤呼吸速率与土壤温度呈极显著指数相关( $P<0.01$ ),土壤温度可解释土壤呼吸速率变化的 31.80%—58.84%(图 3),与土壤湿度相关性不显著( $P>0.05$ )。针叶林、针阔混交林、阔叶林的 CK 土壤呼吸  $Q_{10}$  值分别为 2.01、3.29、3.06,RL 的  $Q_{10}$  值较 CK 分别降低 0.38、0.35、0.23,DL 较 CK 分别增加 0.07、降低 0.51、降低 0.37,针叶林的  $Q_{10}$  值表现为  $RL<CK<DL$ ,针阔混交林与阔叶林均表现为  $DL<RL<CK$ (表 2)。

土壤呼吸与温湿度的双因素模型分析(表 4)表明,土壤温湿度共同解释针叶林中 CK、RL、DL 土壤呼吸季节变化的 27.94%、46.19%、55.32%;针阔混交林中 CK、RL、DL 土壤呼吸季节变化的 66.93%、30.74%、50.84%;阔叶林中 CK、RL、DL 土壤呼吸季节变化的 45.16%、38.51%、36.68%,其中针叶林的 CK,针阔混交林的 RL、DL,阔叶林的 CK、RL、DL 温湿度共同解释率要低于对应的单因素模型解释率(图 3),说明研究区域生长季节降水量充沛条件下,土壤温度是影响其碳排放的关键因素。

### 3.4 土壤呼吸与土壤理化性质、物种多样性的关系

通过土壤理化性质及物种多样性指数与土壤呼吸速率的非线性回归分析(图 4),发现天然次生林土壤呼吸速率与 pH、SOM、DON 及草本 Pielou 均匀度指数显著相关仅出现在 CK 处理,这可能是因为凋落物的去除和加倍在短期内并未引起土壤温湿度以及土壤底物的明显变化。SOM 与 CK 土壤呼吸速率呈极显著的 3 次曲线相关( $P<0.01$ ),可解释土壤呼吸速率变异的 93.48%,土壤 SOM 含量低于 99.20 g/kg 或高于 171.47 g/kg

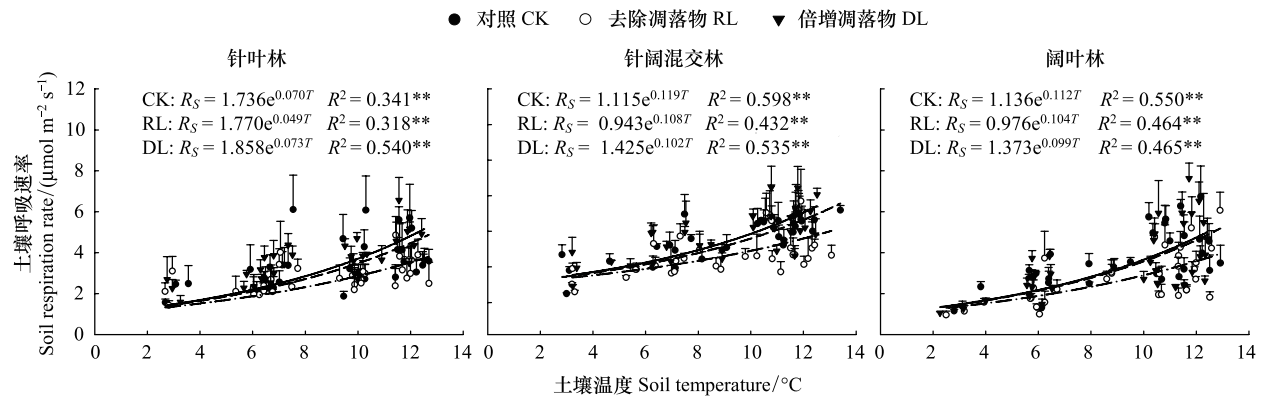


图 3 土壤呼吸速率与温度的关系

Fig.3 Relationship between soil temperature and respiration rate

\* \*:在 0.01 水平差异显著

时,土壤呼吸速率呈下降趋势,在 99.20—171.47 g/kg 则表现为上升趋势,说明土壤有机质含量过高或过低可能会限制土壤碳排放;pH、DON 和草本 Pielou 均匀度指数与 CK 土壤呼吸速率呈显著的二次曲线相关 ( $P < 0.05$ ),解释率分别为 78.08%、77.94%、69.25%,pH 值低于 5.30、DON 含量低于 30.50 mg/kg、草本 Pielou 均匀度指数大于 0.88 时,土壤呼吸速率表现为下降趋势,反之呈上升趋势。

表 4 土壤湿度与土壤呼吸速率回归模型

Table 4 Two factor regression models of soil temperature and moisture with respiration rate

模型参数 Model parameters	针叶林 Coniferous forest			针阔混交林 Mixed broadleaf-conifer forest			阔叶林 Broad-leaved forest		
	CK	RL	DL	CK	RL	DL	CK	RL	DL
$a$	1.496	0.836	1.198	1.528	1.428	2.144	1.197	1.109	1.501
$b$	0.069	0.061	0.074	0.096	0.088	0.088	0.103	0.100	0.087
$c$	0.070	0.231	0.158	-0.021	-0.052	-0.083	0.029	-0.011	0.029
$R^2$	0.279 **	0.462 **	0.553 **	0.669 **	0.307 **	0.508 **	0.452 **	0.385 **	0.367 **

\* \*:在 0.01 水平差异显著

## 4 讨论

### 4.1 凋落物去除和添加对土壤呼吸的影响

森林地表凋落物数量和质量引起土壤微环境变化而影响到土壤微生物种类和数量<sup>[33]</sup>,导致土壤有机质分解速率快慢程度不一<sup>[34]</sup>,进而影响到土壤碳排放<sup>[35-36]</sup>。有研究表明,去除凋落物一方面减少了土壤有机碳的输入,另一方面附着在凋落物表层的土壤微生物也随之被去除,造成土壤呼吸速率降低<sup>[37]</sup>。本研究发现,去除凋落物使 3 种次生林土壤呼吸速率降低了 17.65%—21.01% ( $P < 0.05$ ),降幅高于该区域人工云杉林 (14.21%)<sup>[9]</sup>和次生桦木林 (17%)<sup>[30]</sup>,但低于温带油松次生林 (18.8%—47.0%)<sup>[38]</sup>,高于法国温带山毛榉林 (8.0%)<sup>[39]</sup>,与美国温带老针叶林 (19.0%) 相近<sup>[7]</sup>,主要是因为不同林分物种组成结构不同,凋落物数量和质量存在差异,其周转速率快慢各异所致<sup>[29,40]</sup>。本研究结果显示,凋落物贡献率表现为针叶林 (17.65%) < 阔叶林 (19.83%) < 针阔混交林 (21.01%),与冯华敏等<sup>[41]</sup>的研究结果 (针叶林 20.6% < 针阔混交林 21.1%) 相似;针叶林地表凋落物具有较高含量的木质素、酚类等物质使得分解速率较低<sup>[42]</sup>,导致其土壤呼吸贡献率小于阔叶林,与邓琦等<sup>[43]</sup>对鼎湖山森林的研究结果 (阔叶林 27.82% < 针阔混交林 33.29% < 马尾松林 36.35%) 和韩海燕等<sup>[44]</sup>对三峡库区森林的研究结果 (阔叶林 11% < 针叶林 24% = 针阔混交林 24%) 并不相同,说明凋落物的贡献率具有明显的空间变异性,可能与不同的林分结构、气候状况和立地条件等有关。

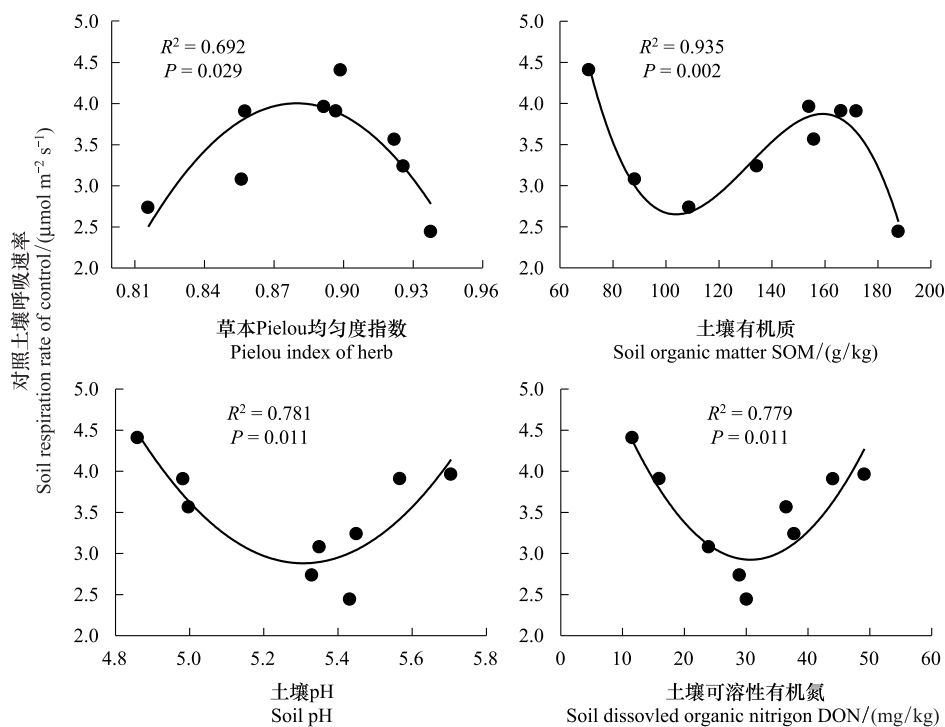


图4 对照土壤呼吸速率与土壤理化性质、物种多样性的关系

Fig.4 Relationship between soil physical and chemical properties, diversity indexes and soil respiration rate of control

新鲜凋落物输入一般会带来微生物可利用的有效碳源<sup>[45]</sup>,凋落物的增加会刺激有机质分解,但土壤呼吸以及土壤微生物活性对其响应时限不同,造成土壤“激发效应”响应的持续时间不尽相同<sup>[46]</sup>,进而对土壤呼吸影响程度亦不同<sup>[47]</sup>。本研究中,加倍凋落物使3种次生林土壤呼吸速率比对照增加了6.76%—8.16%,其增幅小于去除凋落物后土壤呼吸速率的降幅,凋落物的加倍处理并未引起土壤呼吸成倍增加,与已有研究结果<sup>[14,48]</sup>相似,究其原因:一方面凋落物的去除减少了土壤有效性养分供给而影响到微生物数量及其活性,引发土壤呼吸速率降低<sup>[37,49]</sup>;另一方面凋落物层厚度增加产生对土壤CO<sub>2</sub>排放的屏蔽作用与凋落物自身分解释放CO<sub>2</sub>的多少存在一定平衡关系<sup>[18,50]</sup>。

#### 4.2 凋落物去除和添加对温度敏感性的影响

土壤呼吸的 $Q_{10}$ 值常受到土壤生物、底物有效性、温湿度以及实验方法等差异的影响而表现出不确定性<sup>[51]</sup>。本研究中,3种林型不同处理的 $Q_{10}$ 值变幅为1.63—3.29,位于我国森林土壤呼吸 $Q_{10}$ 值范围(1.10—5.18)内<sup>[52]</sup>,其中次生针叶林对照 $Q_{10}$ 值(2.01)低于该研究区域的粗枝云杉人工林(4.09)<sup>[9]</sup>和岷江冷杉原始林(4.71)<sup>[27]</sup>;次生针阔混交林对照 $Q_{10}$ 值(3.29)低于粗枝云杉阔叶混交林(3.56),高于红桦—岷江冷杉天然次生林(3.06)<sup>[27]</sup>。不同处理下的 $Q_{10}$ 值均表现为针叶林<阔叶林<针阔混交林,其中针阔混交林和阔叶林 $Q_{10}$ 值均表现为对照高于去除和添加凋落物(表2),这与已有研究结果一致<sup>[53]</sup>,表明凋落物输入方式的改变会降低土壤呼吸温度敏感性,其原因可能是凋落物的添加和去除缩小了地表日温差导致温度敏感性降低<sup>[54]</sup>;但在次生针叶林中,加倍凋落物则提高了温度敏感性,这可能是因为土壤呼吸温度敏感性变化较为复杂,并非仅受单一因素制约,而是受土壤温湿度、物种特性、底物供应等多因素协同作用影响<sup>[1,27,35]</sup>。

#### 4.3 土壤理化性质和物种多样性对土壤呼吸的影响

不同林型土壤理化性质差异导致土壤微生物群落结构及活性、土壤酶活性、植物根系发育等不同,进而影响土壤呼吸速率的变化<sup>[55]</sup>,而物种多样性的高低也是造成土壤呼吸出现差异的重要因素之一<sup>[56-57]</sup>。本研究发现,土壤pH、有机质、可溶性有机氮与草本Pielou均匀度指数是影响天然次生林对照土壤呼吸的主要因素。



有机质是微生物的能量来源<sup>[58]</sup>,微生物较高的底物亲和力与有机质的矿化密不可分,此外有机质也会对土壤通气性产生重要影响<sup>[59]</sup>,从而间接影响土壤 CO<sub>2</sub> 排放;土壤 pH 可通过影响土壤基质、养分利用进而干扰微生物与酶的活性<sup>[60]</sup>,使土壤呼吸发生变化。刘丽等<sup>[61]</sup>在对酸性土壤的研究中,发现 pH 值显著影响到土壤细菌、真菌群落结构与多样性,本研究中土壤 pH 变幅为 5.18—5.37,亦有可能影响其土壤微生物群落,进而使土壤呼吸出现明显变化;土壤有机质与可溶性氮组分一般可通过干湿沉降、凋落物输入、根系和微生物代谢、根系与有机体的更替等途径进入土壤<sup>[62]</sup>,可能会从多方面影响土壤呼吸作用。此外,土壤呼吸作为土壤理化性质的具体体现,也是植物生长繁育状况的重要表征,据 Murphy 等<sup>[57]</sup>的研究结果,树种构成复杂的森林较单种栽培其林木生物量更大,生长速度更快,他们认为更高的物种多样性有利于提高植物生产力<sup>[63]</sup>,增加土壤碳输入,并通过影响根系呼吸或根际碳的供给水平影响微生物呼吸,进而提高土壤呼吸速率。

相关研究表明,土壤呼吸速率与土壤 pH、有机质和可溶性有机氮显著线性正相关<sup>[27,64]</sup>,且随植物群落的均匀度指数和丰富度指数的增大而增加<sup>[65]</sup>。本研究发现,天然次生林对照处理中,土壤呼吸速率与相关因子均呈显著的非线性相关,说明生境相似情况下,物种的群落分布及底物有效性是影响土壤呼吸的主要因素,但其对土壤呼吸的影响存在阈值,主要源于微生物与植物都有最适宜自身活动的群落结构和土壤养分含量,当土壤理化性质与植物多样性指数越接近适宜范围,土壤微生物与植物的活动就越旺盛,碳释放量就越高。此外,去除和添加凋落物后,天然次生林土壤呼吸与土壤理化性质、物种多样性指数均无显著相关性,可见土壤呼吸对土壤理化性质和植物多样性的响应较为敏感,凋落物输入方式对两者关联性的具体影响有待进一步的长期观测。

#### 参考文献 (References):

- [1] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 1992, 44 (2): 81-99.
- [2] Wang Y Z, Zheng J Q, Boyd S E, Xu Z H, Zhou Q X. Effects of litter quality and quantity on chemical changes during eucalyptus litter decomposition in subtropical Australia. *Plant and Soil*, 2019, 442(1): 65-78.
- [3] Li W B, Bai Z, Jin C J, Zhang X Z, Guan D X, Wang A Z, Yuan F H, Wu J B. The influence of tree species on small scale spatial heterogeneity of soil respiration in a temperate mixed forest. *Science of The Total Environment*, 2017, 590-591: 242-248.
- [4] Peng Y, Song S Y, Li Z Y, Li S, Chen G T, Hu H L, Xie J L, Chen G, Xiao Y L, Liu L, Tang Y, Tu L H. Influences of nitrogen addition and aboveground litter-input manipulations on soil respiration and biochemical properties in a subtropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 142: 107694.
- [5] Raich J W, Nadelhoffer K J. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 1989, 70(5): 1346-1354.
- [6] 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.
- [7] Sulzman E W, Brant J B, Bowden R D, Lajtha K. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO<sub>2</sub> efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochemistry*, 2005, 73(1): 231-256.
- [8] Bowden R D, Nadelhoffer K J, Boone R D, Melillo J M, Garrison J B. Contributions of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, 23(7): 1402-1407.
- [9] 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.
- [10] 陈光水, 杨玉盛, 谢锦升, 杜紫贤, 张静. 中国森林的地下碳分配. *生态学报*, 2007, 27(12): 5148-5157.
- [11] Raich J W, Potter C S, Bhagawati D. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94. *Global Change Biology*, 2002, 8(8): 800-812.
- [12] 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.
- [13] Wang Q K, He T X, Wang S L, Liu L. Carbon input manipulation affects soil respiration and microbial community composition in a subtropical coniferous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 178-179: 152-160.
- [14] 李晓杰, 刘小飞, 熊德成, 林伟盛, 林廷武, 施友文, 谢锦升, 杨玉盛. 中亚热带杉木人工林和米槠次生林凋落物添加与去除对土壤呼吸的影响. *植物生态学报*, 2016, 40(5): 447-457.

- [15] 王光军, 田大伦, 闫文德, 朱凡, 项文化, 梁小翠. 改变凋落物输入对杉木人工林土壤呼吸的短期影响. 植物生态学报, 2009, 33(4): 739-747.
- [16] Pisani O, Lin L H, Lun O O Y, Lajtha K, Nadelhoffer K J, Simpson A J, Simpson M J. Long-term doubling of litter inputs accelerates soil organic matter degradation and reduces soil carbon stocks. Biogeochemistry, 2016, 127(1): 1-14.
- [17] Schneck J, Borken W, Schindlbacher A, Wanek W. Little effects on soil organic matter chemistry of density fractions after seven years of forest soil warming. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 103: 300-307.
- [18] 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.
- [19] Raich J W, Tufekciogul A. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. Biogeochemistry, 2000, 48(1): 71-90.
- [20] Shi P, Qin Y L, Liu Q, Zhu T T, Li Z B, Li P, Ren Z P, Liu Y, Wang F C. Soil respiration and response of carbon source changes to vegetation restoration in the Loess Plateau, China. Science of The Total Environment, 2020, 707: 135507.
- [21] Hawkes C V, Shinada M, Kivlin S N. Historical climate legacies on soil respiration persist despite extreme changes in rainfall. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 143: 107752.
- [22] 陈宝玉, 刘世荣, 葛剑平, 王辉, 常建国, 孙甜甜, 马姜明, 施恭喆. 川西亚高山针叶林土壤呼吸速率与不同土层温度的关系. 应用生态学报, 2007, 18(6): 1219-1224.
- [23] 胡宗达, 刘世荣, 胡璟, 刘兴良, 余昊, 李登峰, 何飞. 川西亚高山川滇高山栎林火烧迹地土壤呼吸特征及其影响因素. 林业科学, 2018, 54(2): 18-29.
- [24] 张军, 刘婷, 李安迪, 孙守琴. 不同苔藓斑块对亚高山针叶林土壤呼吸和有机碳累积的影响. 山地学报, 2019, 37(1): 21-29.
- [25] 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(1): 37864.
- [26] Chen Y C, Luo J, Li W, Yu D, She J. Comparison of soil respiration among three different subalpine ecosystems on eastern Tibetan Plateau, China. Soil Science and Plant Nutrition, 2014, 60(2): 231-241.
- [27] 刘顺, 杨洪国, 罗达, 史作民, 刘千里, 张利. 川西亚高山不同森林类型土壤呼吸和总硝化速率的季节动态. 生态学报, 2019, 39(2): 550-560.
- [28] Liu Q, Zhao C Z, Cheng X Y, Yin H J. Soil respiration and carbon pools across a range of spruce stand ages, Eastern Tibetan Plateau. Soil Science and Plant Nutrition, 2015, 61(3): 440-449.
- [29] 张远东, 刘彦春, 顾峰雪, 郭明明, 缪宁, 刘世荣. 川西亚高山五种主要森林类型凋落物组成及动态. 生态学报, 2017, 39(2): 502-508.
- [30] Luo S Z, Liu G H, Li Z S, Hu C J, Gong L, Wang M, Hu H F. Soil respiration along an altitudinal gradient in a subalpine secondary forest in China. iForest-Biogeosciences and Forestry, 2015, 8(4): 526-532.
- [31] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [32] 杨路存, 赵玉红, 徐文华, 周国英. 青海省高寒灌丛物种多样性、生物量及其关系. 生态学报, 2018, 38(1): 309-315.
- [33] 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.
- [34] Sayer E J, Wright S J, Tanner E V J, Yavitt J B, Harms K E, Powers J S, Kaspari M, Garcia M N, Turner B L. Variable responses of lowland tropical forest nutrient status to fertilization and litter manipulation. Ecosystems, 2012, 15(3): 387-400.
- [35] 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.
- [36] Chen D M, Zhou L X, Wu J P, Hsu J, Lin Y B, Fu S L. Tree girdling affects the soil microbial community by modifying resource availability in two subtropical plantations. Applied Soil Ecology, 2012, 53: 108-115.
- [37] Li Y Q, Xu M, Sun O J, Cui W C. Effects of root and litter exclusion on soil CO<sub>2</sub> efflux and microbial biomass in wet tropical forests. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(12): 2111-2114.
- [38] 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.
- [39] Ngao J, Epron D, Brechet C, Granier A. Estimating the contribution of leaf litter decomposition to soil CO<sub>2</sub> efflux in a beech forest using <sup>13</sup>C-depleted litter. Global Change Biology, 2005, 11(10): 1768-1776.
- [40] 黄玉梅, 杨万勤, 张健. 川西亚高山云杉叶凋落物质量损失过程及土壤生物的作用. 长江流域资源与环境, 2015, 24(4): 676-683.
- [41] 冯华敏, 王玉杰, 王云琦, 雷声坤, 刘春霞, 周彬. 重庆市缙云山 3 种森林类型的土壤呼吸特征研究. 水土保持通报, 2011, 31(5): 38-44.
- [42] 杨万勤, 邓仁菊, 张健. 森林凋落物分解及其对全球气候变化的响应. 应用生态学报, 2007, 18(12): 2889-2895.
- [43] 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.
- [44] 韩海燕, 曾立雄, 雷静品, 吴波, 肖文发, 张涛, 王鹏程. 三峡库区兰陵溪小流域 3 种林型土壤呼吸组分的量化. 东北林业大学学报,

- 2014, 42(3): 73-76.
- [45] Aerts R, De Caluwe H. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology*, 1997, 78(1): 244-260.
- [46] Fontaine S, Barot S, Barré 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.
- [47] Crow S E, Lajtha K, Bowden R D, Yano Y, Brant J B, Caldwell B A, Sulzman E W. Increased coniferous needle inputs accelerate decomposition of soil carbon in an old-growth forest. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(10): 2224-2232.
- [48] 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.
- [49] Jílková V, Sim A, Thornton B, Jandová K, Cajthaml T, Paterson E. Impact of plant species and atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on rhizodeposition and soil microbial activity and community composition. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2020, 183(3): 327-337.
- [50] 王丽丽, 宋长春, 葛瑞娟, 宋艳宇, 刘德燕. 三江平原湿地不同土地利用方式下土壤有机碳储量研究. *中国环境科学*, 2009, 29(6): 656-660.
- [51] 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.
- [52] Xu Z F, Tang S S, Xiong L, Yang W Q, Yin H J, Tu L H, Wu F Z, Chen L H, Tan B. Temperature sensitivity of soil respiration in China's forest ecosystems: Patterns and controls. *Applied Soil Ecology*, 2015, 93: 105-110.
- [53] Boone R D, Nadelhoffer K J, Canary J D, Kaye J P. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 1998, 396(6711): 570-572.
- [54] 赵昕, 张万军, 沈会涛, 艾治频, 廉诗启, 刘长柏. 针阔树种人工林地表凋落物对土壤呼吸的贡献. *中国生态农业学报*, 2014, 22(11): 1318-1325.
- [55] 张雪, 梅莉, 宋利豪, 刘力诚, 赵泽尧. 模拟氮沉降对马尾松土壤微生物群落结构及温室气体释放的影响. *生态学报*, 2019, 39(6): 1917-1925.
- [56] Ward S E, Bardgett R D, McNamara N P, Ostle N J. Plant functional group identity influences short-term peatland ecosystem carbon flux: evidence from a plant removal experiment. *Functional Ecology*, 2009, 23(2): 454-462.
- [57] Murphy M, Balser T, Buchmann N, Hahn V, Potvin C. Linking tree biodiversity to belowground process in a young tropical plantation: Impacts on soil CO<sub>2</sub> flux. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(7): 2577-2588.
- [58] Schimel J P, Bennett J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 2004, 85(3): 591-602.
- [59] 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.
- [60] 朱楠, 王彬, 王云琦, 孙素琪, 吴超, 刘李紫渊. 重庆缙云山 4 种典型林分生长季土壤呼吸特征及其与环境因子的关系. *中国水土保持科学*, 2014, 12(2): 16-23.
- [61] 刘丽, 徐明恺, 汪思龙, 张倩茹, 王楠, 潘华奇, 胡江春. 杉木人工林土壤质量演变过程中土壤微生物群落结构变化. *生态学报*, 2013, 33(15): 4692-4706.
- [62] Kalbitz K, Solinger S, Park J H, Michalzik B, Matzner E. Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review. *Soil Science*, 2000, 165(4): 277-304.
- [63] Caspersen J P, Pacala S W. Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research*, 2001, 16(5): 895-903.
- [64] Iqbal J, Hu R G, Feng M L, Lin S, Malghani S, Ali I M. Microbial biomass, and dissolved organic carbon and nitrogen strongly affect soil respiration in different land uses: a case study at Three Gorges Reservoir Area, South China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2010, 137(3/4): 294-307.
- [65] 李瑞, 王霖娇, 盛茂银, 郭杰. 喀斯特石漠化演替中植物多样性及其与土壤理化性质的关系. *水土保持研究*, 2016, 23(5): 111-119.