

DOI: 10.20103/j.stxb.202311302620

雷骋昊, 苏香萍, 王云, 陈相标, 熊德成, 陈仕东, 杨智杰. 增温对亚热带杉木人工林土壤微生物呼吸及熵值的影响. 生态学报, 2024, 44(14): 6186-6194.

Lei C H, Su X P, Wang Y, Chen X B, Xiong D C, Chen S D, Yang Z J. Effects of warming on soil microbial respiration and entropy in subtropical Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(14): 6186-6194.

增温对亚热带杉木人工林土壤微生物呼吸及熵值的影响

雷骋昊^{1, 2}, 苏香萍^{1, 2}, 王云^{1, 2}, 陈相标^{1, 2}, 熊德成^{1, 2}, 陈仕东^{1, 2}, 杨智杰^{1, 2, *}

1 福建师范大学 地理科学学院, 福州 350117

2 福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站, 三明 365002

摘要: 增温通过改变微生物生物量和微生物代谢状况影响土壤微生物呼吸。然而, 有关亚热带地区土壤微生物呼吸如何响应长期土壤增温尚不清楚。以增温 7 年后的杉木人工林为研究对象, 比较增温对杉木人工林土壤微生物呼吸和微生物代谢熵的影响。结果表明: (1) 增温后, 微生物生物量碳在 8 月份和 12 月份分别降低了 32.1% 和 59.8% ($P < 0.05$)。 (2) 增温后土壤基础呼吸与底物诱导呼吸与对照相比均无显著差异; 水分添加后, 与基础呼吸相比, 增温和对照的土壤呼吸在 8 月显著增加了 38.3% 和 104.8%; 葡萄糖添加后, 增温和对照的底物诱导呼吸在 8 月份分别显著增加了 113.1% 和 152.9%, 在 12 月份分别显著增加了 118.0% 和 160.9% ($P < 0.05$)。 (3) 增温后, 微生物代谢熵在 12 月显著增加了 127.7%, 8 月无显著变化 ($P < 0.05$)。 (4) 在增温和对照处理中, 微生物代谢熵与可溶性有机碳和微生物生物量碳含量呈负相关, 与土壤含水率正相关 ($P < 0.05$)。 研究结果表明, 土壤增温 7 年后碳的可利用性和水分的降低是影响杉木人工林土壤微生物呼吸的重要因素。

关键词: 增温; 微生物呼吸; 代谢熵; 杉木人工林

Effects of warming on soil microbial respiration and entropy in subtropical Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation

LEI Chenghao^{1, 2}, SU Xiangping^{1, 2}, WANG Yun^{1, 2}, CHEN Xiangbiao^{1, 2}, XIONG Decheng^{1, 2}, CHEN Shidong^{1, 2}, YANG Zhijie^{1, 2, *}

1 School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350117, China

2 Fujian Sanming Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Sanming 365002, China

Abstract: Increasing global temperatures have accelerated the soil carbon cycle, greatly affecting the carbon dynamics in forest ecosystem. Warming also impacts the growth and metabolism of soil microorganisms, influencing the decomposition of organic matter, and then affects soil respiration. However, it remains unclear how soil microbial respiration responds to long-term soil warming in subtropical areas. In this study, we investigated the effects of long-term soil warming on soil carbon dynamics by measuring soil basal respiration and substrate-induced respiration. Soil samples were taken from a depth of 0–10 cm in control and warming (7 years, +4°C) plots in August and December, respectively. Glucose solution or an equal volume of deionized water was added to the soil samples, with the original soil serving as the control. The soil was incubated at 25 °C for 4 hours, and soil basal respiration and substrate-induced respiration were measured to analyze the effects of warming on soil microbial respiration and microbial metabolic entropy (qCO_2). We found that: (1) Soil warming

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31930071, 32192433, 32271727); 福建省自然科学基金项目 (2023J0010)

收稿日期: 2023-11-30; **网络出版日期:** 2024-05-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhijieyang@fjnu.edu.cn

significantly decreased soil microbial biomass carbon (MBC) by 32.1% and 59.8% in August and December, respectively ($P < 0.05$). (2) Soil warming did not significantly affect the response of the soil basal respiration and substrate-induced respiration, possibly due to the thermal adaptation of microorganisms. Moreover, after water supplementation, soil respiration in the warming and control plots significantly increased by 38.26% and 104.81% in August, compared to soil basal respiration. This increase suggests that soil moisture is a crucial factor affecting soil microbial respiration. After glucose supplementation, substrate-induced respiration significantly increased by 113.05% and 152.87% in August and 117.98% and 160.92% in December, respectively, indicating that substrate availability is another key factor affecting soil microbial respiration. (3) Soil warming increased microbial metabolic entropy by 127.7% in December, but there was no significant difference in August, which was related to the decrease in MBC. (4) Soil dissolved organic carbon and soil microbial biomass carbon were negatively correlated with microbial metabolic entropy, while showing a positive correlation with soil water content in both warming and control treatments ($P < 0.05$). Our results suggested that after seven years of soil warming, carbon availability and the decrease in soil moisture are important factors affecting soil microbial respiration in subtropical Chinese fir plantations.

Key Words: warming; soil microbial respiration; metabolic entropy; Chinese fir plantation

土壤微生物呼吸是陆地生态系统向大气排放 CO_2 的最大单一来源,约为人为排放的 10 倍^[1]。土壤微生物呼吸的微小变化将引起大气 CO_2 浓度的明显改变^[2]。21 世纪末,全球地表温度将会升高 4°C ^[3],这将可能进一步增加土壤有机碳分解,形成对气候变化的正反馈^[4-5]。然而,已有的增温主要集中于热带森林^[6]、温带荒漠^[7]、高寒草甸^[8]、温带草原^[9-11]、温带森林^[12-13] 和北极苔原^[14-15] 等生态系统中,低纬度地区的热带亚热带森林土壤微生物呼吸如何响应增温的研究仍十分缺乏。

Yang 等综合分析全球 187 项野外增温实验结果发现,增温使土壤微生物呼吸显著增加了 11.8%,但不同生态系统间差异显著^[16]。Nottingham 等在热带森林开展的增温实验发现,增温后土壤呼吸增加了 55%,增加的 CO_2 排放主要由土壤微生物对土壤有机碳的分解贡献^[6]。然而,Zhao 等在青藏高原半干旱草地生长季进行增温发现,增温后土壤微生物呼吸降低 37%^[8]。Nyberg 等在塔斯马尼亚草原进行增温后发现,增温后土壤呼吸增加 28%,但在室内培养实验中发现,增温未显著影响土壤微生物呼吸^[10]。因此,增温在不同区域对土壤呼吸的影响还存在较大的不确定性。此外,增温对土壤微生物呼吸的影响存在季节差异。Miao 等利用开顶箱式增温对温带半干旱草原进行增温发现,相较于夏季,冬季增温使土壤呼吸增加 42.1%^[11];Contosta 等在温带哈佛森林增温研究中发现,增温使全年的土壤呼吸增加了 44%,仅春季和秋季最为显著^[13]。然而,目前有关增温后亚热带森林土壤微生物呼吸的季节变化仍不清晰。

土壤水分和底物有效性的差异是增温后土壤微生物呼吸季节响应不确定性的主要原因^[17]。一方面,增温通常会导致土壤干燥,使水分供应减少,进而抑制土壤微生物活性和土壤微生物呼吸^[18]。室内培养实验表明,土壤水分通过调节微生物的胞外酶活性和碳利用效率,影响微生物呼吸的热补偿反应,从而影响土壤微生物呼吸对增温的响应^[19];Yu 等在温带荒漠草原的增温实验中发现,水分会影响微生物生物量和土壤有机碳含量,从而影响土壤微生物呼吸对增温的响应^[20]。另一方面,底物有效性是影响土壤微生物生长、代谢状况和呼吸的关键因素^[21-22]。当底物供应充足时,增温显著促进青藏高原高寒草甸的土壤呼吸^[23]。但增温后土壤微生物活性增强,微生物易利用的活性碳库减小,又抑制了土壤微生物呼吸^[24]。He 等对高寒草甸土进行的室内培养实验表明,增温引起的底物变化决定土壤微生物呼吸对长期增温的响应^[25]。因此,明晰土壤微生物呼吸如何响应水分和底物的有效性对于理解亚热带长期土壤增温后土壤碳-气候反馈具有重要的意义。

杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 是我国亚热带地区的主要造林树种,约占人工林面积的 25%^[26]。亚热带地区受季风影响显著,季节温度变化幅度较大^[27]。在夏季,高温会使土壤水分蒸发和植物蒸腾速率增加,导致土壤水分减少,从而影响植物和微生物生长;而冬季,气温相对较低,植物生长减缓,土壤微生物可利用底物

数量下降,影响微生物活动,最终导致土壤呼吸减缓。本研究以福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站的野外原位土壤增温平台的杉木人工林(已稳定增温7年)为研究对象,选取夏季(8月,高温干旱期)、冬季(12月,低温干旱期)进行土壤取样,研究土壤微生物呼吸及其熵值对增温和季节的响应特征,为准确预测未来气候变化背景下土壤碳动态提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究样地位于福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站莘口观测点(26°9'N, 117°28'E),地形以低山丘陵为主。研究区属亚热带季风气候,年均温为 19.1 °C,年平均降水量为 1670 mm(主要集中于3—8月)。依据中国土壤分类系统,本地区土壤类型以砂岩发育的红壤为主,pH 值 4.3±0.02。

1.2 样地设置与样品采集

试验地采用随机区组设计,设置土壤增温(环境温度+4 °C, W)和对照(环境温度, CT)两种处理,各5个重复。土壤增温采用埋地电缆增温方式,增温电缆于2014年10月埋入,埋藏深度为10 cm,间隔为20 cm,于2015年10月开始增温,目前已稳定增温7年。杉木人工林于2014年2月种植,每个样方面积为15 m×15 m,每个样方栽植56棵杉木幼苗。

2022年的夏季和冬季,在每个样地内按照“S”型法随机选取4个采样点,先去除地表凋落物,再利用土钻(内径5 cm)取0—10 cm土样。所有土样在采集后装入自封袋中,立即带回实验室进行处理。将所采集的土壤样品分两份保存,一份在去除根系、凋落物和其他杂质后,装入培养瓶,用于测定土壤基础呼吸和底物诱导呼吸,另一份过2 mm筛,用于测定土壤其余指标。

1.3 土壤样品测定

土壤含水率(Soil water content, SWC)用重量法进行测定。土壤可溶性有机碳(Dissolved organic carbon, DOC)、可溶性有机氮(Dissolved organic nitrogen, DON)、土壤铵态氮(Soil ammonium nitrogen, NH₄⁺-N)和硝态氮(Soil nitrate nitrogen, NO₃⁻-N)先用2 mol/L的氯化钾溶液按照1:4的土水比进行浸提,经震荡、离心和过滤后,分别用总有机碳分析仪(TOC-VCPH/CPN Analyzer, Shimadzu, 日本)和连续流动分析仪(Skalar San++, 荷兰)测定。微生物生物量碳(Microbial biomass carbon, MBC)和微生物生物量氮(Microbial biomass nitrogen, MBN)采用氯仿熏蒸-硫酸钾浸提法进行测定。用总有机碳分析仪测定浸提液中的有机碳含量。试验地的土壤性质如表1所示。

表1 试验地土壤性质

Table 1 Soil properties of the experimental site

| 月份 Month | 处理类型 Treatment | 含水率 SWC /% | 可溶性 有机碳 DOC/ (mg/kg) | 可溶性 有机氮 DON/ (mg/kg) | 微生物 生物量碳 MBC/ (mg/kg) | 微生物 生物量氮 MBN/ (mg/kg) | 铵态氮 NH ₄ ⁺ -N/ (mg/kg) | 硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/ (mg/kg) |
|-------------|-------------------|------------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--|--|
| 8 | 对照 | 13.2Ba | 152.24±9.14Aa | 41.45±2.05Aa | 213.08±23.82Aa | 12.22±0.78Ba | 3.91±0.25Aa | 0.3±0.04Aa |
| | 增温 | 10.5Bb | 126.74±3.54Ab | 30.92±1.25Ab | 144.66±9.66Ab | 7.91±0.79Ab | 3.13±0.14Aa | 0.7±0.20Aa |
| 12 | 对照 | 19.9Aa | 123.16±4.69Ba | 20.25±1.36Ba | 213.12±20.05Aa | 17.05±1.02Aa | 2.64±0.23Ba | 0.2±0.01Ba |
| | 增温 | 15.5Ab | 108.02±4.34Ba | 16.67±1.24Ba | 85.72±4.32Bb | 4.11±1.05Bb | 2.92±0.63Aa | 0.1±0.02Ba |

SWC: 含水率 Soil water content; DOC: 可溶性有机碳 Dissolved organic carbon; DON: 可溶性有机氮 Dissolved organic nitrogen; MBC: 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon; MBN: 微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen; NH₄⁺-N: 铵态氮 Ammonium nitrogen; NO₃⁻-N: 硝态氮 Nitrate nitrogen; 表中数字为平均值±标准误; 不同大写字母表示相同处理不同月份间差异显著, 不同小写字母表示同一月份不同处理间差异显著(P<0.05)

基础呼吸和底物诱导呼吸(分别添加葡萄糖溶液和去离子水)通过室内培养法进行测定。分别称取3份5 g过2 mm筛的鲜土于300 mL培养瓶中(共计180个样品),上覆保鲜膜,在保鲜膜上扎小孔以维持培养期间培养瓶内外的气体交换。培养箱设置温度为25 °C,将培养瓶放入培养箱中预培养12小时。对于基础呼

吸,在预培养结束后利用不含 CO₂的高纯空气对培养瓶进行洗气处理,再次将培养瓶密封后放入培养箱并记录放入时间。4 小时后将培养瓶取出,利用注射器抽取培养瓶顶部 50 mL 气体,注入 LI—850 (Li-Cor Inc, Lincoln, NE, 美国) 中测定 CO₂ 浓度。对于最佳葡萄糖浓度,称取 5 g 的土壤样品 6 份,放入 300 mL 的培养瓶中,向土壤中加入浓度为 0、200、400、600、800 μg/g 和 1000 μg/g 的葡萄糖溶液,将土壤调节至田间持水量,加盖密封 1 小时后测定 CO₂ 浓度,绘制葡萄糖饱和曲线。结果表明,添加 800 μg/g 的葡萄糖溶液释放的 CO₂ 浓度最大。对于底物诱导呼吸,在预培养结束后分别加入 800 μg/g 的葡萄糖溶液或等体积的去离子水,使土壤水分接近 60% 田间持水率,同时进行洗气处理。将培养瓶密封,放入培养箱中培养 4 小时后,将培养瓶取出,利用 LI—850 测得此时的 CO₂ 浓度。

土壤微生物呼吸速率计算公式如下^[28]:

$$R_s = 22.4 \times \frac{v}{m} \times \frac{\Delta c}{\Delta t} \times \frac{273}{(273 + T)} \times C_M$$

式中, R_s 为呼吸速率 ($\mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$), v 为培养瓶内气体体积 (m^3), m 为土重 (g), $\Delta c/\Delta t$ 为单位时间内 CO₂ 变化量 ($\mu\text{mol mol}^{-1} \text{h}^{-1}$), T 为培养温度 ($^{\circ}\text{C}$), C_M 为碳原子的摩尔质量 (即 12), 用理想气体定律测定了培养温度下 CO₂ 的摩尔体积。

土壤微生物代谢熵 ($q\text{CO}_2$) 计算公式为^[29]:

$$q\text{CO}_2 = \frac{\text{CO}_2 - \text{C}}{\text{MBC}}$$

式中, $\text{CO}_2 - \text{C}$ 为培养 4 h 中通过呼吸释放的碳 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$)。

1.4 统计分析

利用独立样本 T 检验比较不同月份中增温和对照处理的土壤基础呼吸、底物诱导呼吸、DOC、MBC、SWC 等数据间有无显著差异。另外,本研究采用双因素方差分析比较增温和月份及其交互作用对 DOC、MBC、SWC、基础呼吸、底物诱导呼吸 (加水或加葡萄糖) 和 $q\text{CO}_2$ 的影响。以上统计分析均使用 SPSS 27 软件进行,利用 Origin 2021 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 增温对土壤含水率、可溶性有机碳和微生物生物量碳的影响

增温显著降低了 SWC、DOC 和 MBC (图 1)。与对照相比,增温使 SWC 在 8 月份和 12 月份分别降低了 20.0% 和 22.1%。DOC 在 8 月份降低了 16.8%, 12 月份无差异。MBC 在 8 月份和 12 月份分别降低了 32.1% 和 59.8% ($P < 0.05$)。月份显著影响 SWC (图 1)。与 8 月份相比, 12 月份增温和对照处理中的 SWC 分别显著增加了 32.1% 和 33.9% ($P < 0.05$)。

2.2 增温对土壤基础呼吸和底物诱导呼吸的影响

增温对土壤基础呼吸和底物诱导呼吸均无显著影响,但月份显著影响了基础呼吸和底物诱导呼吸 (图 2)。在增温和对照处理中,与 8 月份相比, 12 月份的基础呼吸分别显著增加了 36.7% 和 50.6%; 底物诱导呼吸分别增加了 39.9% 和 55.4% ($P < 0.05$) (图 2)。

水分添加显著增加了 8 月份的呼吸速率 (图 2)。与基础呼吸相比,添加水分后 8 月份增温和对照中的呼吸速率显著增加了 38.3% 和 104.8% ($P < 0.05$) (图 2)。葡萄糖添加显著增加了底物诱导呼吸 (图 2)。与基础呼吸相比, 8 月份增温和对照的底物诱导呼吸分别显著增加了 113.1% 和 152.9% ($P < 0.05$); 12 月份增温和对照的底物诱导呼吸分别显著增加了 118.0% 和 160.9% ($P < 0.05$) (图 2)。

2.3 增温土壤微生物代谢熵的影响

增温显著增加了 12 月份的微生物代谢熵。与对照相比,增温使 12 月份的微生物代谢熵增加了 151.2% ($P < 0.05$) (图 3)。月份显著影响增温处理中的微生物代谢活性。结果表明, 12 月份增温处理中的微生物代

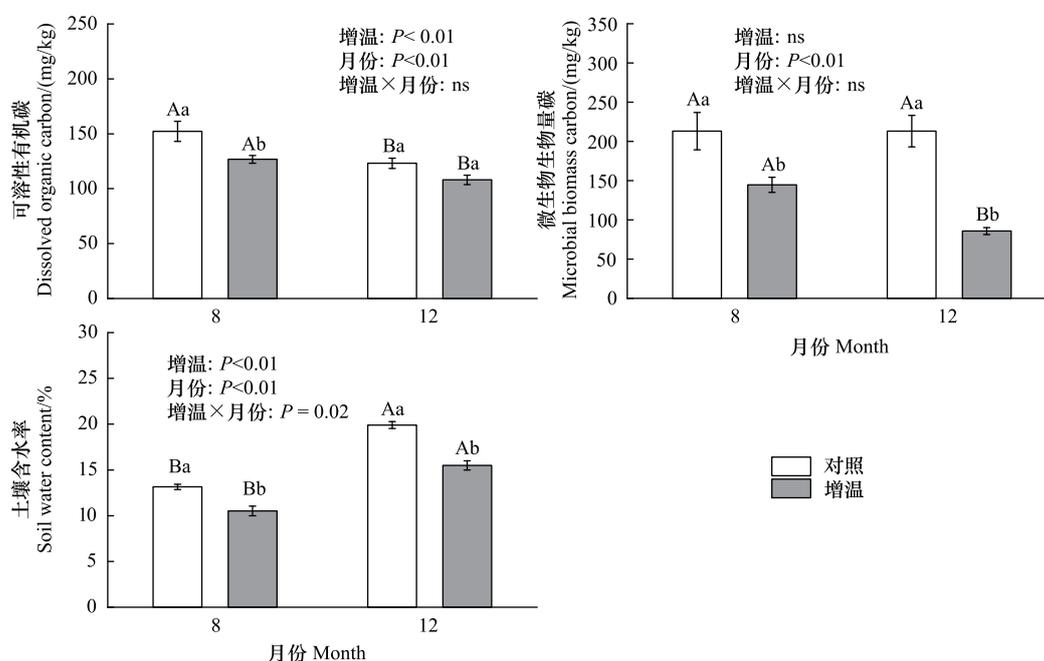


图 1 增温对土壤可溶性有机碳、微生物生物量碳和土壤含水率的影响

Fig.1 Effects of warming on soil dissolved organic carbon, microbial biomass carbon and soil water content in different months

不同大写字母表示相同处理不同月份间差异显著 ($P < 0.05$); 不同小写字母表示同一月份不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

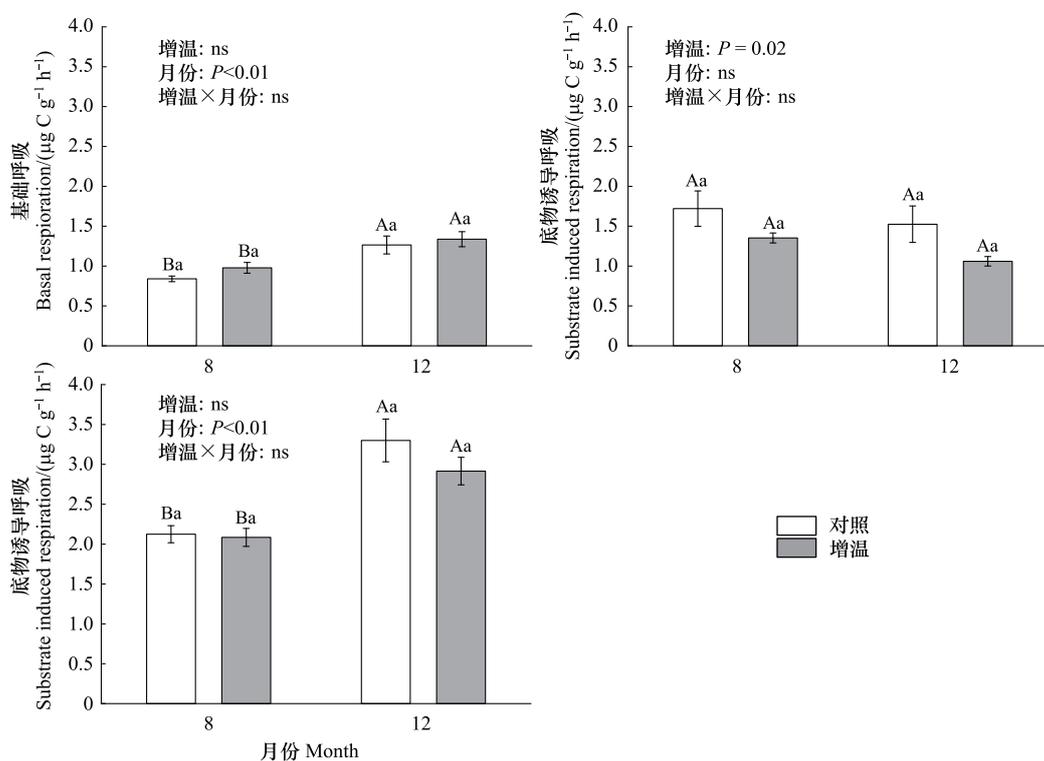


图 2 增温对基础呼吸和底物诱导呼吸的影响

Fig.2 Effects of warming on basal respiration and substrate-induced respiration in different months

不同大写字母表示相同处理不同月份间呼吸速率差异显著 ($P < 0.05$); 不同小写字母表示同一月份不同处理间呼吸速率差异显著 ($P < 0.05$)

谢熵比 8 月份显著增加了 127.7% ($P < 0.05$) (图 3)。

增温处理下土壤微生物代谢熵与环境因子间的相关关系如图 4 所示。增温和对照处理中,微生物代谢熵与 DOC 和 MBC 含量呈负相关($P < 0.05$)。微生物代谢熵与土壤含水率呈显著正相关($P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 增温对土壤微生物呼吸的影响

土壤微生物呼吸代表着微生物对土壤有机质的利用状况,反映了微生物活性和物质代谢强度^[30]。增温可以通过影响温度、土壤水分、底物有效性、微生物生长和活性等影响土壤微生物呼吸^[31]。本研究中,增温 7 年后,增温与对照处理的土壤基础呼吸在 8 月和 12 月均无显著差异,这与以往的研究结果一致^[32]。Bradford 等在温带哈佛森林野外原位增温实验也发现,尽管土壤呼吸在增温的前 6 年显著增加 28%,但在增温 10 年后土壤呼吸与对照相似,这主要是因为增温引起的碳底物的减少,微生物生物量降低,微生物呼吸对温度升高产生热适应现象^[33]。本研究也发现增温后土壤 DOC 含量和 MBC 含量显著降低,这表明本地区的杉木人工林

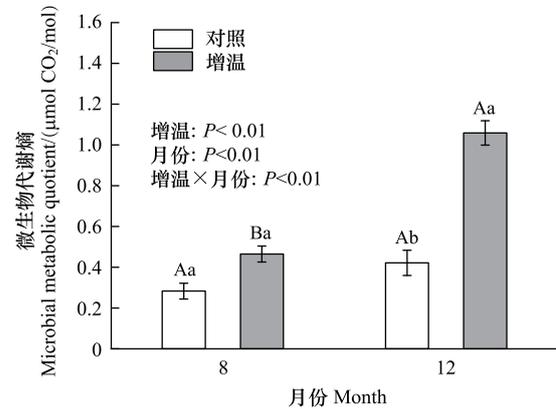


图 3 增温对微生物代谢熵的影响

Fig.3 Effects of warming on microbial metabolic quotient in different months

不同大写字母表示相同处理不同月份间微生物代谢熵差异显著 ($P < 0.05$); 不同小写字母表示同一月份不同处理间微生物代谢熵差异显著 ($P < 0.05$)

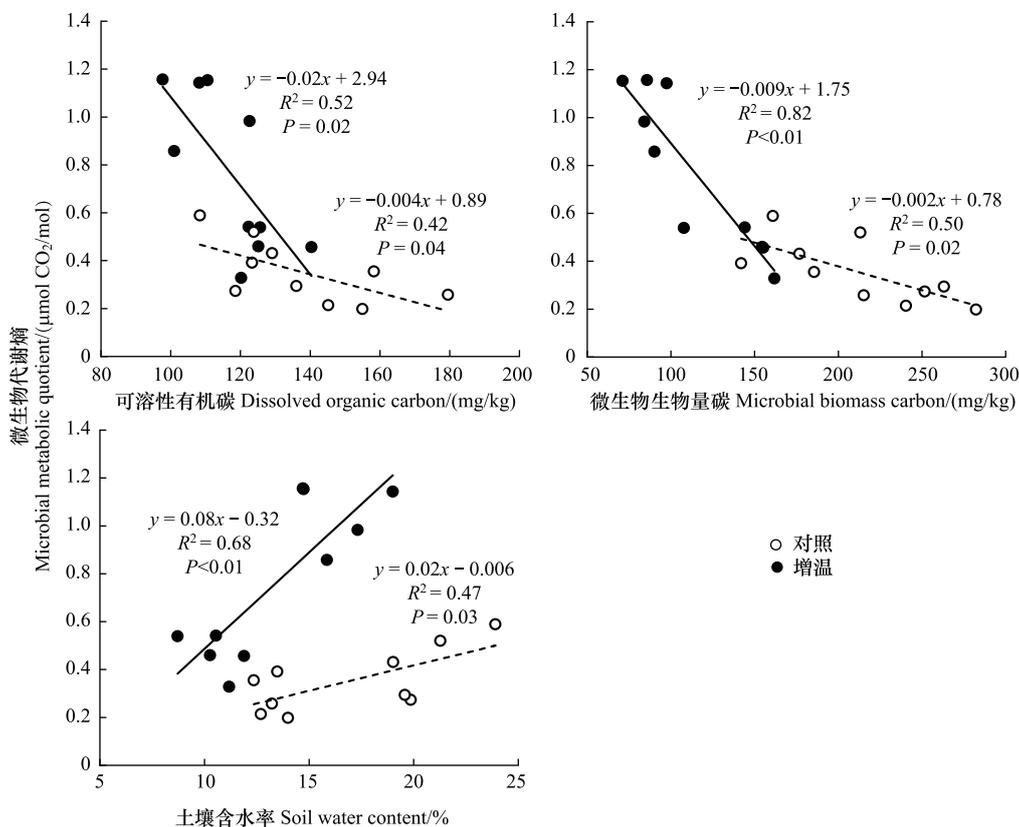


图 4 环境因子与微生物代谢熵的回归分析

Fig.4 Correlation analysis between environmental factors and microbial metabolic entropy

实线表示增温处理中微生物代谢熵与环境因子间的回归分析;虚线表示对照处理中微生物代谢熵与环境因子间的回归分析

在经历长期土壤增温后土壤微生物呼吸可能也产生了热适应性。温度可以通过影响土壤微生物的底物供应来影响微生物呼吸^[31]。增温后,土壤微生物呼吸对底物的需求增加,大量活性碳底物被消耗。随着增温时间的延长,微生物的底物可利用性则影响着土壤微生物呼吸对温度的响应^[31]。本研究中,添加葡萄糖后,底物限制得到缓解,底物诱导呼吸显著增加,但增温土壤的呼吸速率仍低于对照土壤,这表明增温对土壤微生物呼吸的影响不仅与底物有关^[12],可能还与土壤水分的可利用性有关。以往的研究发现增温后土壤水分的降低也会抑制微生物的呼吸速率^[34]。在本研究中,我们发现在 7 年土壤增温后,杉木人工林的 SWC 在增温后显著下降。这表明水分也是影响土壤微生物呼吸不可忽视的重要因素之一。

在季节尺度上,本研究中 8 月份的土壤基础呼吸显著小于 12 月份。这可能由于本地区 8 月份降水量较少,但气温较高,土壤蒸发加剧导致土壤干旱。一般来说,8 月份处于杉木生长较旺盛时期,植物光合作用较强,通过根系向土壤中输送光合产物较多,微生物可利用的底物丰富^[35]。但由于土壤干旱,微生物对水分敏感性降低,微生物通过呼吸分解的有机质减少^[36]。此外,根系受水分限制,生长减缓,光合产物输送受限,微生物可利用底物减少,使得微生物生物量和活性降低,这可能是造成土壤基础呼吸大幅降低的重要原因^[17]。12 月份,杉木处于生长潜伏期,光照较少,温度较低,树木光合作用减缓,新近光合产物较少,微生物可利用底物较少,微生物呼吸受限。我们前期研究发现,新近光合产物是亚热带土壤微生物呼吸的主要碳源,其所贡献了土壤微生物呼吸碳源的 88%,并且土壤微生物呼吸速率更多地与光合速率的季节变化有关^[37]。因此,土壤干旱和由光合产物季节变化所引起的底物可利用性的季节差异可能是土壤基础呼吸和底物诱导呼吸季节差异的主要原因。

3.2 增温对土壤微生物代谢熵的影响

增温通过改变微生物代谢活性,促进土壤有机碳排放^[38]。 $q\text{CO}_2$ 值越高,表明单位微生物量释放的 CO_2 越多,土壤微生物群落对底物的利用效率越低^[39]。本研究中,增温后土壤微生物代谢熵显著高于对照处理,表明微生物维持自身生存所需的能量增加,释放的 CO_2 相对较多,微生物体内周转较慢^[40],从而导致微生物代谢效率降低(图 3),这与 Schindlbacher 等在温带森林增温实验的结果一致^[41]。增温后增加的微生物代谢熵主要是由 MBC 的降低引起的,因为研究并未发现基础呼吸在增温和对照中的显著差异^[42]。Bradford 的研究表明,增温后土壤水分的降低会降低微生物可利用底物的扩散速率,导致微生物的底物可用性下降^[43],从而降低 MBC 含量。

本研究中,8 月的微生物代谢熵低于 12 月,表明旱季的土壤微生物活性较低,这可能是干旱造成的底物有效性降低,微生物分解受限^[17]。微生物代谢熵的季节差异还可能与底物利用模式的改变有关。Hicks Pries 等在针叶林全剖面增温中发现,微生物夏季以糖类和有机酸等氧化底物为主,冬季则以脂质和蛋白质等还原底物为主,冬季增温处理中的代谢熵显著高于夏季增温处理,这可能由于增温导致的利用氧化碳底物的微生物活性增加^[22]。

4 结论

亚热带杉木人工林在增温七年后土壤基础呼吸无显著变化,这可能是与土壤增温后 SWC、DOC 的降低导致 MBC 降低有关。在不同季节中,土壤基础呼吸表现出高温干旱的 8 月小于低温干旱的 12 月的特点,这与土壤水分所引起的干旱和新近光合产物输入差异引起的土壤微生物活性的季节变化有关。增温处理中,土壤微生物代谢熵显著增加,表明增温后微生物代谢效率显著降低,单位微生物固碳减少。

参考文献(References):

- [1] Metcalfe D B, Fisher R A, Wardle D A. Plant communities as drivers of soil respiration: pathways, mechanisms, and significance for global change. *Biogeosciences*, 2011, 8(8): 2047-2061.
- [2] 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(1): 3452.

- [3] 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. Cambridge University Press, 2022.
- [4] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 2010, 464: 579-582.
- [5] 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.
- [6] Nottingham A T, Meir P, Velasquez E, Turner B L. Soil carbon loss by experimental warming in a tropical forest. *Nature*, 2020, 584: 234-237.
- [7] Yu H Y, Liu X D, Ma Q H, Yin Z T, Wang Y H, Xu Z Z, Zhou G S. Climatic warming enhances soil respiration resilience in an arid ecosystem. *Science of the Total Environment*, 2021, 756: 144005.
- [8] Zhao J X, Tian L H, Wei H X, Sun F D, Li R C. Negative responses of ecosystem autotrophic and heterotrophic respiration to experimental warming in a Tibetan semi-arid alpine steppe. *CATENA*, 2019, 179: 98-106.
- [9] Fang C, Ke W B, Campioli M, Pei J Y, Yuan Z Q, Song X, Ye J S, Li F M, Janssens I A. Unaltered soil microbial community composition, but decreased metabolic activity in a semiarid grassland after two years of passive experimental warming. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(21): 12327-12340.
- [10] Nyberg M, Hovenden M J. Warming increases soil respiration in a carbon-rich soil without changing microbial respiratory potential. *Biogeosciences*, 2020, 17(17): 4405-4420.
- [11] Miao Y, Liu M Z, Xuan J, Xu W, Wang S L, Miao R H, Wang D, Wu W, Liu Y Z, Han S J. Effects of warming on soil respiration during the non-growing seasons in a semiarid temperate steppe. *Journal of Plant Ecology*, 2020, 13(3): 288-294.
- [12] Bradford M A, Davies C A, Frey S D, Maddox T R, Melillo J M, Mohan J E, Reynolds J F, Treseder K K, Wallenstein M D. Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecology Letters*, 2008, 11(12): 1316-1327.
- [13] Contosta A R, Frey S D, Cooper A B. Seasonal dynamics of soil respiration and N mineralization in chronically warmed and fertilized soils. *Ecosphere*, 2011, 2(3): 1-21.
- [14] Biasi C, Meyer H, Rusalimova O, Hämmerle R, Kaiser C, Baranyi C, Daims H, Lashchinsky N, Barsukov P, Richter A. Initial effects of experimental warming on carbon exchange rates, plant growth and microbial dynamics of a lichen-rich dwarf shrub tundra in *Siberia*. *Plant and Soil*, 2008, 307(1): 191-205.
- [15] Mikan C J, Schimel J P, Doyle A P. Temperature controls of microbial respiration in Arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(11): 1785-1795.
- [16] Yang L, Pan J X, Wang J S, Tian D S, Zhang C Y, Zhao X H, Hu J, Yang W, Yan Y J, Ma F F, Chen W N, Quan Q, Wang P Y, Niu S L. Soil microbial respiration adapts to higher and longer warming experiments at the global scale. *Environmental Research Letters*, 2023, 18(3): 034044.
- [17] 杨智杰, 郑裕雄, 陈仕东, 刘小飞, 熊德成, 林伟盛, 胥超, 杨玉盛, 史思红. 应用小波多尺度分析亚热带森林土壤异养呼吸特征. *生态学报*, 2018, 38(14): 5078-5086.
- [18] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440(7081): 165-173.
- [19] Li J T, Zhang Y, Chen H Y, Sun H M, Tian W T, Li J Q, Liu X, Zhou S R, Fang C M, Li B, Nie M. Low soil moisture suppresses the thermal compensatory response of microbial respiration. *Global Change Biology*, 2023, 29(3): 874-889.
- [20] Yu H Y, Xu Z Z, Zhou G S, Shi Y H. Soil carbon release responses to long-term versus short-term climatic warming in an arid ecosystem. *Biogeosciences*, 2020, 17(3): 781-792.
- [21] Karhu K, Auffret M D, Dungait J A J, Hopkins D W, Prosser J I, Singh B K, Subke J A, Wookey P A, Agren G I, Sebastià M T, Gouriveau F, Bergkvist G, Meir P, Nottingham A T, Salinas N, Hartley I P. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature*, 2014, 513(7516): 81-84.
- [22] Hicks Pries C, Angert A, Castanha C, Hilman B, Torn M S. Using respiration quotients to track changing sources of soil respiration seasonally and with experimental warming. *Biogeosciences*, 2020, 17(12): 3045-3055.
- [23] Peng F, Zhang W J, Li C Y, Lai C M, Zhou J, Xue X, Tsunekawa A. Sustained increase in soil respiration after nine years of warming in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2020, 379: 114641.
- [24] Melillo J M, Frey S D, DeAngelis K M, Werner W J, Bernard M J, Bowles F P, Pold G, Knorr M A, Grandy A S. Long-term pattern and

- magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world. *Science*, 2017, 358(6359): 101-105.
- [25] 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.
- [26] Chen F S, Niklas K J, Liu Y, Fang X M, Wan S Z, Wang H M. Nitrogen and phosphorus additions alter nutrient dynamics but not resorption efficiencies of Chinese fir leaves and twigs differing in age. *Tree Physiology*, 2015, 35(10): 1106-1117.
- [27] 王会军, 范可. 东亚季风近十年来的主要变化特征. *大气科学*, 2013, 37(2): 313-318.
- [28] Huang J X, Lin T C, Xiong D C, Yang Z J, Liu X F, Chen G S, Xie J S, Li Y Q, Yang Y S. Organic carbon mineralization in soils of a natural forest and a forest plantation of southeastern China. *Geoderma*, 2019, 344: 119-126.
- [29] 吴东梅, 郭剑芬, 张政, 李帅军, 杨玉盛. DOM 对米楮次生林不同土层土壤微生物呼吸及其熵值的影响. *生态学报*, 2018, 38(11): 3806-3815.
- [30] Wang Q, He N P, Yu G R, Gao Y, Wen X F, Wang R F, Koerner S E, Yu Q. Soil microbial respiration rate and temperature sensitivity along a north-south forest transect in Eastern China: patterns and influencing factors. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2016, 121(2): 399-410.
- [31] 孙宝玉, 韩广轩. 模拟增温对土壤呼吸影响机制的研究进展与展望. *应用生态学报*, 2016, 27(10): 3394-3402.
- [32] Zhang Q F, Qin W K, Feng J G, Li X J, Zhang Z H, He J S, Schimel J P, Zhu B. Whole-soil-profile warming does not change microbial carbon use efficiency in surface and deep soils. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023, 120(32): e2302190120.
- [33] Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298(5601): 2173-2176.
- [34] Cruz-Paredes C, Tólmel D, Rousk J. Can moisture affect temperature dependences of microbial growth and respiration? *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156: 108223.
- [35] 张礼宏, 钟波元, 陈廷廷, 熊德成, 闫晓俊, 陈光水. 大气和土壤增温对杉木幼苗地上物候及生长的影响. *生态学报*, 2020, 40(12): 4146-4156.
- [36] Jung C G, Du Z G, Hararuk O, Xu X, Liang J Y, Zhou X H, Li D J, Jiang L F, Luo Y Q. Long-term measurements in a mixed-grass prairie reveal a change in soil organic carbon recalcitrance and its environmental sensitivity under warming. *Oecologia*, 2021, 197(4): 989-1002.
- [37] Yang Z J, Lin T C, Wang L X, Chen S D, Liu X F, Xiong D C, Xu C, Arthur M, McCulley R, Shi S H, Yang Y S. Recent photosynthates are the primary carbon source for soil microbial respiration in subtropical forests. *Geophysical Research Letters*, 2022, 49(22): e2022GL101147.
- [38] 黄锦学, 熊德成, 刘小飞, 杨智杰, 谢锦升, 杨玉盛. 增温对土壤有机碳矿化的影响研究综述. *生态学报*, 2017, 37(1): 12-24.
- [39] Zhao F Z, Ren C J, Han X H, Yang G H, Wang J, Doughty R. Changes of soil microbial and enzyme activities are linked to soil C, N and P stoichiometry in afforested ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 2018, 427: 289-295.
- [40] 纪娇娇, 郑蔚, 杨智杰, 王全成, 熊德成, 胥超, 杨玉盛. 亚热带森林转换对土壤微生物呼吸及其熵值的影响. *生态学报*, 2020, 40(3): 800-807.
- [41] Schindlbacher A, Schnecker J, Takriti M, Borken W, Wanek W. Microbial physiology and soil CO₂ efflux after 9 years of soil warming in a temperate forest-no indications for thermal adaptations. *Global Change Biology*, 2015, 21(11): 4265-4277.
- [42] Dove N C, Torn M S, Hart S C, Taş N. Metabolic capabilities mute positive response to direct and indirect impacts of warming throughout the soil profile. *Nature Communications*, 2021, 12: 2089.
- [43] Bradford M A. Thermal adaptation of decomposer communities in warming soils. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 333.