

DOI: 10.20103/j.stxb.202405151106

黄河,王传宽,张全智.植物残体改变对东北 4 种典型林型土壤呼吸及其组分的影响.生态学报,2024,44(23):10699-10712.

Huang H, Wang C K, Zhang Q Z. Effect of plant detritus changes on soil respiration and its components for four typical forests in Northeast of China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(23): 10699-10712.

植物残体改变对东北 4 种典型林型土壤呼吸及其组分的影响

黄 河^{1,2}, 王传宽^{1,2}, 张全智^{1,2,*}

1 东北林业大学生态学院, 哈尔滨 150040

2 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

摘要: 土壤呼吸是陆地生态系统向大气释放的最大的二氧化碳通量, 受底物性质、环境因子等各因素的驱动, 其中森林凋落物的性状和数量是影响土壤呼吸的重要因素。以东北地区凋落物性质具有显著差异的 4 种典型林型为研究对象, 即杨桦林 (AB)、硬阔叶林 (HW)、红松林 (PK)、蒙古栎林 (QM); 基于植物残体添加和移除 (DIRT, Detrital Input and Removal Treatment) 实验, 测定土壤呼吸和凋落物呼吸, 探究凋落物和根对土壤呼吸的贡献, 揭示其对土壤呼吸的影响机制。研究表明: 植物残体改变对四种林型的土壤呼吸的影响表现出了一致的趋势, 凋落物去除延迟了土壤呼吸的峰值出现时间, 减小了土壤呼吸的季节变异; AB、HW、PK 和 QM 的生长季土壤呼吸通量在 6 种 DIRT 处理间的波动范围依次为 270—667 gC/m²、284—598 gC/m²、234—610 gC/m²、274—668 gC/m², 地下呼吸通量在 6 种 DIRT 处理间的波动范围依次分别为 270—485 gC/m²、284—505 gC/m²、131—356 gC/m²、186—455 gC/m², 二者皆因凋落物量加倍而显著增加, 因凋落物去除和根切断而显著减少。凋落物呼吸对环境因子更敏感, 受到凋落物量、根系、凋落物碳氮比、土壤温度和土壤湿度控制, 而地下呼吸仅受土壤温度和根系的控制。AB、HW、PK 和 QM 的单位质量凋落物呼吸在不同处理间波动范围依次分别为 0.032—0.046 μmol s⁻¹ g⁻¹、0.041—0.055 μmol s⁻¹ g⁻¹、0.052—0.059 μmol s⁻¹ g⁻¹ 和 0.038—0.047 μmol s⁻¹ g⁻¹, 除在杨桦林中在不同处理间存在显著差异外, 其余林型均无显著差异; AB、HW、PK 和 QM 的凋落物呼吸占土壤呼吸的比值在不同处理间的波动范围依次分别为 14%—33%、9%—21%、19%—62%、16%—46%, 其中以 PK 的占比为最高; 根切断和凋落物加倍对单位质量的凋落物呼吸具有一定的抑制作用。本研究为构建温带森林碳循环模型提供了理论依据和数据支持。

关键词: 土壤呼吸; 温度敏感性; 凋落物呼吸; 温带森林

Effect of plant detritus changes on soil respiration and its components for four typical forests in Northeast of China

HUANG He^{1,2}, WANG Chuankuan^{1,2}, ZHANG Quanzhi^{1,2,*}

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

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

Abstract: Soil respiration, the largest CO₂ flux released into the atmosphere from terrestrial ecosystems, is driven by various factors, including substrate properties and environmental conditions. Litter quality and quantity are important factors affecting soil respiration. Using the plant detritus input and removal (DIRT) experiment, we assessed soil and litter respiration in four distinct forest types in Northeast China—namely, Aspen-birch (AB), hardwood (HW), Korean pine (PK), and Mongolian oak (QM) forests—to explore the contributions of litter and roots to soil respiration and the

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2021YFD2200401); 国家自然科学基金 (32071748)

收稿日期: 2024-05-15; **网络出版日期:** 2024-10-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qzhang@nefu.edu.cn

mechanisms influencing them. The results showed consistent trends in the effects of plant detritus on soil respiration. Litter removal delayed the peak time of soil respiration and reduced the seasonal variation of soil respiration. The fluctuation range of soil respiration flux in growing season under the six DIRT treatments was 270—667 gC/m², 284—598 gC/m², 234—610 gC/m² and 274—668 gC/m² in AB, HW, PK, and QM, respectively. And the underground respiration flux in growing season under the six DIRT treatments were 270—485 gC/m², 284—505 gC/m², 131—356 gC/m², and 186—455 gC/m², respectively. Doubling litter significantly increased soil and underground respiration fluxes, while litter removal and root cutting significantly reduced them. Litter respiration was more sensitive to environmental factors and was affected by litter quantity, root, litter C/N, soil temperature, and soil moisture, while underground respiration was only affected by soil temperature and root. The fluctuation range of litter respiration per unit mass under the six DIRT treatments was 0.032—0.046 μmol s⁻¹ g⁻¹, 0.041—0.055 μmol s⁻¹ g⁻¹, 0.052—0.059 μmol s⁻¹ g⁻¹ and 0.038—0.047 μmol s⁻¹ g⁻¹ in AB, HW, PK, and QM, respectively, there was significant difference only in AB. The litter respiration account for 14%—33%, 9%—21%, 19%—62%, and 16%—46% of the soil respiration for the DIRT treatments in AB, HW, PK, and QM, respectively. The proportion of litter respiration in PK was the highest among them. Root cutting and litter doubling had some inhibitory effects on litter respiration per unit mass. This study provides theoretical basis and data support for the construction of forest carbon cycle model for the temperate forest.

Key Words: soil respiration; temperature sensitivity; litter respiration; temperate forest

在全球气候变化引起大气 CO₂ 浓度显著上升的背景下, 森林的碳汇作用日益受到重视。我国东北森林具有高碳储存密度、长碳滞留时间的特点, 其固碳量平均为 6.5×10^8 tC/a, 具有巨大的碳汇潜力, 是我国碳固持研究的重要区域。土壤呼吸是森林中除冠层光合碳通量的第二大碳通量, 也是最大的碳排放通量^[1], 其微小波动都会对大气 CO₂ 产生显著影响^[2-3]。土壤呼吸在很大程度上反映了土壤对碳的长期封存能力, 对森林碳汇有重要影响^[4], 其受到气候(温度和降水)、微生物群落、有机碳的可利用性等生物和非生物因素的复杂交互作用的影响^[5-6]。因此, 研究土壤碳固持及其稳定, 特别是探究土壤呼吸的主要影响因子具有重要的意义^[7]。

地上和地下凋落物是土壤有机碳的重要来源^[7-8], 在全球碳循环中, 凋落物碳库是在植物碳库和土壤碳库之间承担中转作用的重要纽带, 连接了土壤—植被—大气连续体^[9]。凋落物的分解和根系营养的回归是植被通过光合固定的碳输入土壤封存的两个重要途径, 对维持土壤内部的碳平衡具有重要意义^[10-13]; 同样的, 凋落物和根也能通过直接或间接的方式影响土壤碳的输出, 即土壤呼吸^[13-15]。凋落物和根作用于土壤呼吸的直接方式包括凋落物和死根自身的分解碳释放、根系分泌物和可溶性碳对土壤异养呼吸的刺激、以及凋落物对土壤 CO₂ 排放的物理屏蔽作用^[16], 间接方式则包括改善土壤孔隙结构和微生物群落结构^[17-18]、改变土壤温湿度及其波动性^[19]、改变土壤呼吸对温度的敏感性等^[20-21]。对于凋落物和根对土壤呼吸的影响, 来自不同区域和森林类型的研究结果有所不同: 在对哀牢山常绿阔叶林^[22]的研究结果显示, 在凋落物去除后土壤呼吸降低, 凋落物倍增后土壤呼吸升高; 而对大兴安岭的针叶林和针阔混交林的研究结果显示, 凋落物去除导致了土壤呼吸的升高^[22]。在山西油松人工林内, 凋落物对土壤呼吸的影响大于根系^[23]; 而在云南松林内, 根系对土壤呼吸的影响却大于凋落物^[24]。以往研究在论述凋落物和根对土壤呼吸的影响时, 常常缺乏对土壤呼吸地上和地下不同组分的细致划分, 针叶林与阔叶林、常绿林与落叶林等群落类型对各组分的呼吸影响, 尤其在同一地区的不同森林群落的地上、地下凋落物对土壤呼吸各组分如何影响是否具有—致, 仍尚无定论, 影响机制仍不明确。

在气候条件、土壤类型相同的地域, 不同的林型的凋落物质量^[25]和细根周转^[26]等特性存在较大差异性, 林地凋落物量和根系对土壤碳释放动态和释放通量如何影响, 对不同的林型的影响趋势一致, 其影响机制是什么? 基于此, 本研究以东北东部山区凋落物性质差异较大的 4 种典型林型为研究对象, 并基于凋落物输入

和移除实验(Detritus Input and Removal Treatments, DIRT)^[27],量化凋落物和根处理对不同森林群落的土壤呼吸(R_s)及其各组分,包括凋落物呼吸(R_l)、根呼吸(R_r)和土壤异养呼吸(R_m)的动态格局及其差异性,揭示环境因子和凋落物的性质和数量对土壤呼吸及其各组分的影响机制,为理解森林土壤碳固存途径和构建东北森林碳循环模型提供理论基础和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

本研究地位于黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外观测研究站,地理坐标为 45°24' N, 127°28' E, 平均海拔约 400 m。该区属典型大陆性温带季风气候,冬季漫长而干冷,夏季短促而湿热,降水主要集中在 7—8 月份,年平均降水量 723 mm,年平均蒸发量 1093 mm,年平均气温 2.7℃,年平均总日照时数 1856.8 h,无霜期约为 120—140 d。地带性土壤为暗棕壤。现有的主要植被类型是经过不同程度的人为干扰而形成的典型的东北东部山区天然次生林,代表了东北东部山区典型的林型。本研究选取处于相同气候条件下林龄(皆伐后的年数)相近的 4 种典型林型,即:红松林(PK)、杨桦林(AB)、蒙古栎林(QM)和硬阔叶林(HW),其林分特征和立地状况见表 1^[28]。

表 1 研究样地概况

Table 1 Summary of site conditions

林型 Forest types	坡位 Slope position	坡度 Slope/(°)	林龄 Age of forest/year	树种组成 Tree species composition
红松林 PK	中坡 Mesoslope	12	57	7PK2BP1FM - QM
杨桦林 AB	中坡 Mesoslope	10	73	6BP1PU1FM1AM1UJ+QM
蒙古栎林 QM	上坡 Upslope	23	74	10QM+TA+BP
硬阔叶林 HW	沟 Cheuch	7	68	6FM2JM1QM1UJ+AM-PA

AM、BP、QM、JM、FM、TA、PK、PA、PU 和 UJ 分别表示五角槭(*Acer pictum* subsp. *mono*)、白桦(*Betula platyphylla*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、红松(*Pinus koraiensis*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、大青杨(*Populus ussuriensis*)和春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*),树种组成中的数字示该树种胸高断面面积所占的成数,+、-分别表示组成比例<5%和<2%

AM: *Acer pictum* subsp. *mono*, BP: *Betula platyphylla*, QM: *Quercus mongolica*, JM: *Juglans mandshurica*, FM: *Fraxinus mandshurica*, TA: *Tilia amurensis*, PK: *Pinus koraiensis*, PA: *Phellodendron amurense*, PU: *Populus ussuriensis*, UJ: *Ulmus davidiana* var. *japonica*. The numbers in the tree species composition showed the percentage of breast height area of the tree species, and+and-showed the composition ratio <5% and <2%, respectively

1.2 样地布置

于 2022 年 6 月份,采用随机区组设计,在每个林型内设置 18 个 2m×2m 的样方,样方间距不小于 3m,每个林型设 3 个区组,每 6 个相近样方为一区组。按照植物残体输入与移除实验,在每个区组内进行凋落物和根的处理,共计 6 个处理方式,分别为:对照(CK)、去除地上凋落物并切断根(-L-R)、去除地上凋落物(-L)、切断根(-R)、地上凋落物量加倍(+L)、地上凋落物量加倍并切断根(+L-R)。去除地上凋落物处理为清除地表未分解和半分解的枯落物、地被物;地上凋落物量加倍处理为向样方内添加等同于林地平均的凋落物量;切断根处理为在样方周围挖掘 33cm 深的壕沟,切断所有根系,埋入 1.2mm 厚铝板后填埋土壤;对照处理为将样方内凋落物量调整至林地平均水平。于 2022 年 10 月份完成凋落物的加倍和去除处理,并在样地上方搭设 1.5m 高、具有坡度的钢结构支架,支架上铺设 20 目聚乙烯纱网并固定,防止外来凋落物进入。每个样方内设置 2 个内径 20cm 的 PVC 环,插入土壤约 5cm,用于测量土壤呼吸速率(R_s);再设置 2 个同规格的 PVC 环,底部用纱网包裹,用松紧绳绑紧,内盛的单位面积的凋落物量与样方相等,放置于裸露土壤之上,不插入土壤,用于测量凋落物呼吸速率(R_l)。实验过程中定期清除样方内生长出的植物。

1.3 数据采集

于 2022 年 6 月,为消除同一林型不同样方本底值的差异,在进行凋落物处理前,利用 LI-8100 开路式土壤碳通量测量系统(美国 LI-COR 公司)在所有样方内测量 R_s ;利用红外线测温仪测定凋落物表面温度(T_l);

利用 TDR-300 土壤水分速测仪(美国 SPECTRUM 公司)测定土壤 5cm 的体积含水率(M_s),利用插针式温度计测定土壤 5cm 温度(T_s)。同时,每个林型选择一个区组,使用土壤温湿度记录仪 HZ-TJ2(北京合众博普公司)进行连续监测,每 30min 采集一次样方中心土壤 5cm 温度和湿度数据。选择本底值相近的样方开展 DIRT 处理实验,并于 2023 年 5 月—10 月,每隔 20d 测定一次 R_s 、 R_l 、 M_s 、 T_s 和 T_l 。测量 R_l 时,快速将盛有凋落物的 PVC 环连同纱网与土壤表面分离,置于特制的密闭托盘(高密度海绵材质,内径略小于 PVC 环外径,保证环底部无气体交换),测定 R_l ,测定后立即置于原位。 R_s 和 R_l 的测量时长均为 90s,测定时间均匀分布在 8:30—18:00。

1.4 数据处理分析

在本实验中, R_s 包括了 R_l 、 R_r 和 R_m 。 R_r 与 R_m 之和为地下呼吸通量(R_u),其数值等于同一样方内 R_s 与 R_l 的差值,计算公式为公式(1)。在 -L、CK 和 +L 处理的样方内, R_r 分别等于其 R_s 与同一区组内 -L-R、-R 和 -R+L 处理 R_s 的差值,计算公式为公式(2)。在 -R、-L-R 和 +2L-R 处理的样方内, R_r 为 0,此时 R_u 等于 R_m 。 R_s 、 R_l 都与 T_s 、 M_s 使用公式(3)的双因子模型^[29]分别进行拟合,用相关分析检验拟合的相关系数和方差分析的显著性水平。 Q_{10} 是衡量土壤呼吸对温度敏感程度的指标,即每增温 10°C 时 R_s 所增长的倍数^[30],重新构建 R_s 、 R_l 与 T_s 的单因子模型,即公式(4),用于计算 Q_{10} ,计算方法为公式(5)。使用标准主轴分析(SMA)分析同一林型不同处理下, R_s 和 R_l 的自然对数值与 T_s 拟合直线的斜率差异,即不同处理间 R_s 和 R_l 的 Q_{10} 的差异。

$$R_u = R_m + R_r = R_s - R_l \quad (1)$$

$$R_r = R_s - R_{s-R} \quad (2)$$

$$R = a \times e^{b \times T_s} \times M_s^c \quad (3)$$

$$R = a \times e^{b \times T_s} \quad (4)$$

$$Q_{10} = e^{10 \times b} \quad (5)$$

式中, R_u 为地下呼吸, R_m 为土壤异养呼吸, R_r 为根系呼吸, R_s 为土壤呼吸, R_l 为凋落物呼吸, R 为任一类型的土壤呼吸, R_{s-R} 为切除根系样方的土壤呼吸; a 、 b 、 c 为模型拟合参数,其中, b 为 R 与 T_s 的拟合模型参数, c 为 R 与 M_s 的拟合模型参数。 Q_{10} 为温度敏感系数。

将生长季期间连续监测的 T_s 、 M_s 数据代入公式(3)的双因子模型中,即得到 R_s 和 R_l 的连续监测数据,进行时间轴上的积分,得到生长季 R_s 和 R_l 的生长季通量,代入计算式算出 R_u 、 R_m 、 R_r 的生长季通量后,对同一林型不同处理下的生长季 R_s 、 R_u 、 R_l 、单位质量的 R_l 及其季节变异系数分别进行单因素方差分析,使用邓肯检验分析其差异显著性。凋落物性质数据(凋落物碳、氮、磷数据)来自黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站长期观测数据。以上数据分析均在 R 语言(4.0.3 版本)中进行,路径分析使用 lavaan 包构建。显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 各 DIRT 处理土壤呼吸季节动态

R_s 的季节波动表现出明显的单峰规律。 R_s 和 R_l 的峰值均出现在夏季,但不同林型的峰值出现时间不同。AB、PK 中对照组的 R_s 峰值出现在 7 月末,HW 的峰值出现在 7 月初,QM 的峰值在 7 月初和 7 月末均有出现;而去除凋落物后,在除 HW 以外的 3 种林型中, R_s 的峰值均推迟到了 7 月末到 8 月中(图 1)。 R_l 的峰值则均出现在 7 月初到 7 月末(图 2)。

-L-R 的 R_s 在各处理中为最低,AB、HW、PK 和 QM 的 R_s 的季节波动范围依次分别为 0.88—3.34 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ 、1.03—2.29 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ 、1.00—3.82 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ 和 1.02—3.88 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$,均存在显著的季节动态($P < 0.001$)。+L 的 R_s 在各处理中为最高,AB、HW、PK 和 QM 的 R_s 的季节波动范围依次分别为 1.28—8.88 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ 、1.47—5.80 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ 、1.41—9.60 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ 和 1.51—10.43 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$,均存在显著的季节

动态($P<0.001$)(图 1)。

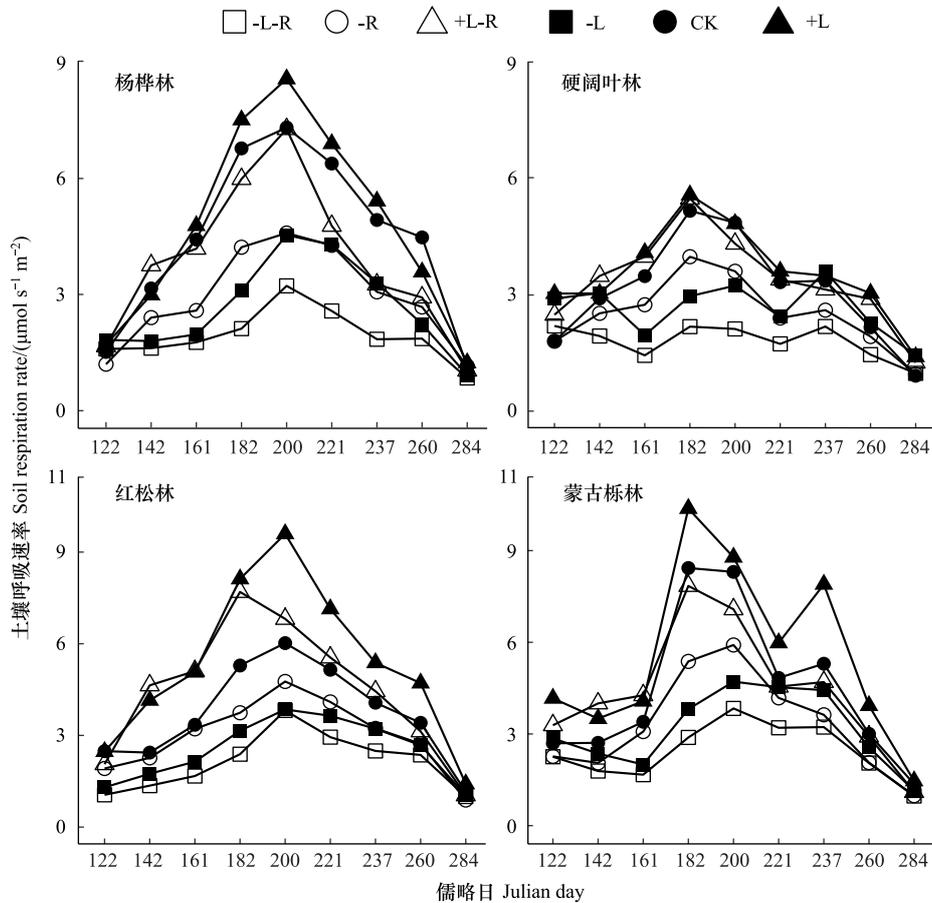


图 1 四种林型不同植物残体处理的土壤呼吸季节动态

Fig.1 Seasonal dynamics of soil respiration under different plant detritus change treatments of the four forest types

CK、-L-R、-L、-R、+L、+L-R 分别表示对照、去除凋落物并切断根、去除凋落物、切断根、凋落物加倍、凋落物加倍并切断根

R_I 的季节波动同样表现出明显的单峰规律。-R 的 R_I 在各处理中为最低, AB、HW、PK 和 QM 的 R_I 的季节波动范围依次分别为 $0.25\text{—}2.37\ \mu\text{mol s}^{-1}\ \text{m}^{-2}$ 、 $0.12\text{—}1.30\ \mu\text{mol s}^{-1}\ \text{m}^{-2}$ 、 $0.23\text{—}2.95\ \mu\text{mol s}^{-1}\ \text{m}^{-2}$ 和 $0.16\text{—}3.60\ \mu\text{mol s}^{-1}\ \text{m}^{-2}$, 均存在显著的季节动态($P<0.001$)。+L 的 R_I 在各处理中为最高, AB、HW、PK 和 QM 的 R_I 的季节波动范围依次分别为 $0.42\text{—}4.90\ \mu\text{mol s}^{-1}\ \text{m}^{-2}$ 、 $0.28\text{—}3.10\ \mu\text{mol s}^{-1}\ \text{m}^{-2}$ 、 $0.46\text{—}6.01\ \mu\text{mol s}^{-1}\ \text{m}^{-2}$ 和 $0.27\text{—}6.72\ \mu\text{mol s}^{-1}\ \text{m}^{-2}$, 均存在显著的季节动态($P<0.001$)(图 2)。

植物残体处理改变了 R_s 的季节变异系数。AB 和 QM 各处理的 R_s 的季节变异系数的波动范围依次分别为 $0.36\text{—}0.56$ 和 $0.39\text{—}0.56$, 且在各处理间存在显著的差异($P<0.001$, $P = 0.001$); 但是, HW 和 PK 的 R_s 的季节变异系数在各处理间差异不显著($P=0.829$, $P=0.586$)。AB 和 QM 的 R_u 的季节波动变异系数在各处理间的波动范围依次分别为 $0.36\text{—}0.82$ 和 $0.38\text{—}0.73$, 且在处理间同样存在显著差异($P=0.014$, $P=0.079$, $P=0.011$), 变化趋势与 R_s 的季节波动变异系数相似, 在 PK 中, 虽处理间不存在显著差异($P=0.079$), 但多重比较显示出相同的规律, 即凋落物添加处理(+L, +L-R)的 R_u 的季节波动的变异系数显著高于凋落物去除处理(-L, -L-R)(图 3)。AB、HW、PK 和 QM 的 R_I 的季节波动的变异系数的均值依次分别为 0.56 、 0.65 、 0.53 和 0.83 , 处理间差异不显著($P > 0.05$)。

2.2 各 DIRT 处理土壤呼吸与环境因子的关系

AB、PK、QM 各个处理的 R_s 均与 T_s 呈显著的指数函数型关系, 与 M_s 呈幂函数关系; 其决定系数(R^2) 在

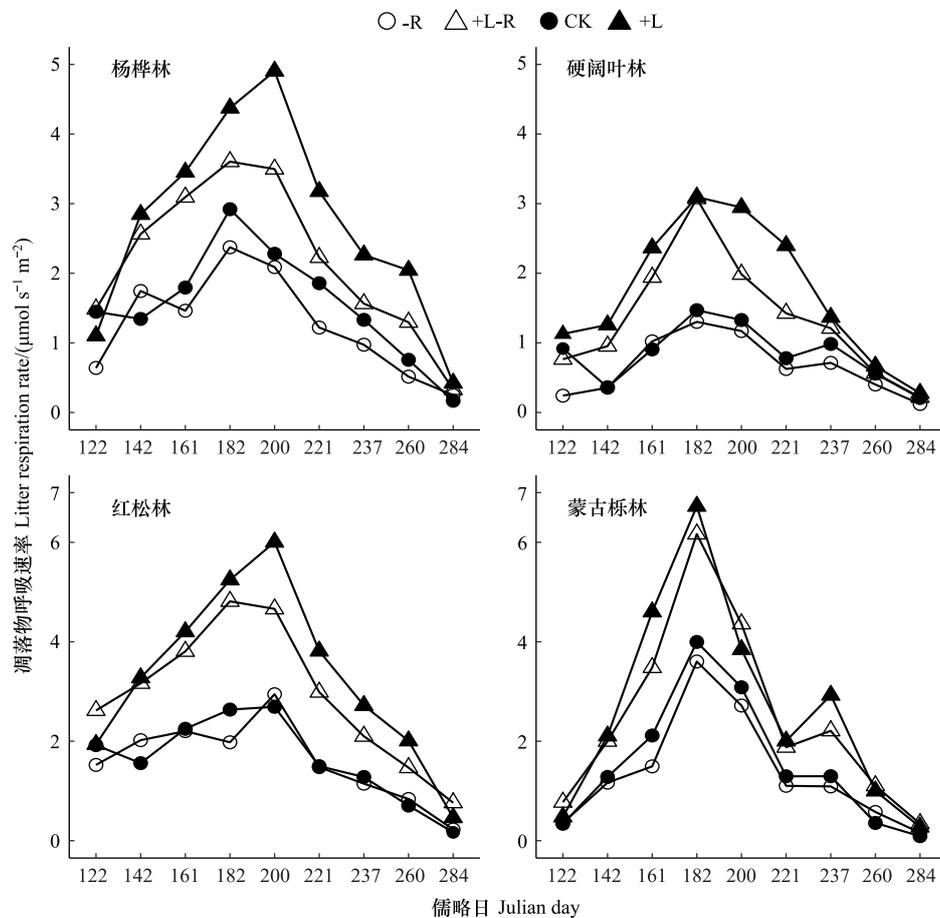


图2 四种林型不同植物残体处理的凋落物呼吸季节动态

Fig.2 Seasonal dynamics of litter respiration under different plant detritus change treatments of the four forest types

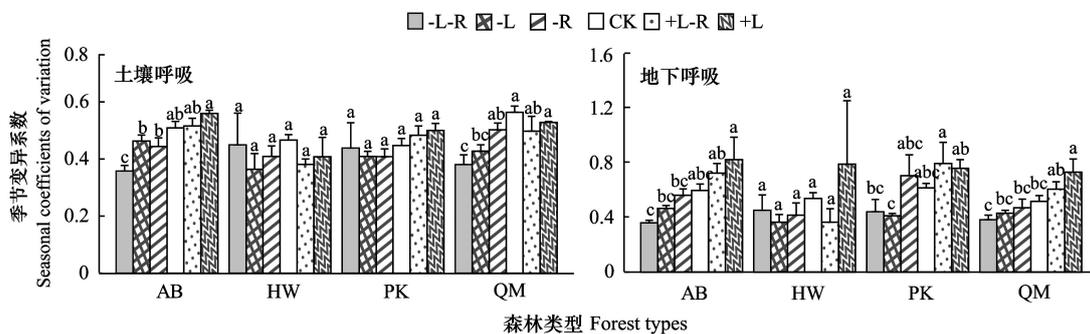


图3 四种林型不同植物残体改变的土壤呼吸和地下呼吸季节变异系数

Fig.3 Seasonal variation coefficients of soil respiration and underground respiration under different plant detritus change treatments of the four forest types

AB、HW、PK、QM 分别表示杨桦林、硬阔叶林、红松林和蒙古栎林,小写字母表示显著性分组($\alpha = 0.05$)

6 个处理间的波动范围依次分别为 0.48—0.82、0.61—0.88 和 0.54—0.80;而 HW 中 R_s 与 T_s 呈显著的指数函数型关系,与 M_s 的相关关系不显著。AB、HW、PK 和 QM 中 R_s 的 Q_{10} 波动范围依次分别为 1.67—2.99、1.40—2.25、1.37—2.09、1.42—2.42(表 2)。AB、HW、PK、QM 各个处理的 R_l 与 T_s 呈显著的指数函数型关系,与 M_s 呈幂函数关系;其 R^2 在 6 个处理间的波动范围依次分别为 0.38—0.66、0.36—0.56 和 0.39—0.53。AB、HW、PK 和 QM 中 R_l 的 Q_{10} 波动范围依次分别为 1.11—2.31、1.51—3.87、0.91—1.49、2.65—4.31(表 3)。标准主轴

分析结果显示, -L-R 处理显著降低了 AB 中 R_s 的 Q_{10} ($P < 0.001$), 但对 R_l 的 Q_{10} 无显著影响 ($P > 0.05$) (表 2, 表 3)。

表 2 四种林型不同植物残体改变的土壤呼吸与土壤 5cm 温度和湿度的拟合参数

Table 2 Fitting parameters of soil respiration and soil temperature and moisture at 5cm depth under different plant detritus change treatments of the four forest types

林型 Forest types	处理 Treatments	a	b	c	$P.b$	$P.c$	R^2	Q_{10}
AB	-L-R	-2.720	0.052	0.705	0.001	0.046	0.654	2.052 ^b
	-L	-2.916	0.083	0.744	<0.001	<0.001	0.823	2.883 ^a
	-R	-1.500	0.085	0.360	<0.001	0.102	0.758	2.589 ^{ab}
	CK	-2.235	0.110	0.609	<0.001	0.001	0.811	3.253 ^a
	+L-R	-0.397	0.072	0.207	0.024	0.781	0.480	2.370 ^{ab}
	+L	-1.306	0.104	0.373	<0.001	0.189	0.619	2.887 ^a
HW	-L-R	-0.025	0.034		0.372		-0.007	1.400 ^a
	-L	0.283	0.043		0.143		0.047	1.537 ^a
	-R	-0.185	0.072		0.008		0.219	2.046 ^a
	CK	-0.092	0.081		0.002		0.288	2.247 ^a
	+L-R	0.350	0.057		0.016		0.179	1.770 ^a
	+L	0.710	0.035		0.169		0.037	1.419 ^a
PK	-L-R	-1.908	0.069	0.428	<0.001	0.140	0.661	2.238 ^a
	-L	-2.724	0.074	0.694	<0.001	<0.001	0.875	2.328 ^a
	-R	-5.504	0.042	1.553	0.003	0.001	0.612	1.868 ^a
	CK	-2.941	0.056	0.951	<0.001	<0.001	0.703	1.924 ^a
	+L-R	-6.145	0.031	1.879	0.038	<0.001	0.642	1.864 ^a
	+L	-3.699	0.065	1.227	<0.001	<0.001	0.675	2.061 ^a
QM	-L-R	-2.194	0.042	0.663	0.040	<0.001	0.803	2.989 ^a
	-L	-1.505	0.088	0.335	0.001	0.019	0.719	3.625 ^a
	-R	-2.758	0.077	0.715	0.002	0.011	0.587	2.950 ^a
	CK	-2.322	0.075	0.749	0.001	<0.001	0.730	3.316 ^a
	+L-R	-3.060	0.035	1.053	0.132	<0.001	0.536	2.164 ^a
	+L	-1.460	0.077	0.555	0.003	0.009	0.562	2.933 ^a

拟合模型形式为 $R = a \times e^{b \times Ts} \times Ms^c$, R 、 Ts 和 Ms 分别代表土壤呼吸或凋落物呼吸、土壤 5cm 温度和土壤 5cm 湿度, 表中 $P.b$ 、 $P.c$ 、 R^2 、 Q_{10} 分别代表模型中系数 b 、 c 的 P 值、决定系数和土壤呼吸或凋落物呼吸的 Q_{10} 值, Q_{10} 值后的小写字母表示显著性分组 ($\alpha = 0.05$);

The fitted model is $R = a \times e^{b \times Ts} \times Ms^c$. R , Ts , and Ms represent soil respiration or litter respiration, soil 5cm temperature and moisture, respectively. In the table, $P.b$, $P.c$, R^2 and Q_{10} represent the P values of coefficients b and c in the model, coefficient of determination and Q_{10} value of soil respiration, respectively. The lowercase letters after the Q_{10} value indicate significant grouping ($\alpha = 0.05$)

表 3 四种林型不同植物残体改变的凋落物呼吸与土壤 5cm 温度和湿度的拟合参数

Table 3 Fitting parameters of litter respiration and soil 5cm temperature and moisture at 5cm depth under different plant detritus change treatments of the four forest types

林型 Forest types	处理 Treat	a	b	c	$P.b$	$P.c$	R^2	Q_{10}
AB	-R	-6.415	0.037	1.567	0.224	0.006	0.387	2.239 ^a
	CK	-7.199	0.047	1.907	0.039	<0.001	0.662	2.081 ^a
	+L-R	-3.939	0.014	1.186	0.553	0.138	0.458	1.914 ^a
	+L	-4.056	0.084	1.028	0.001	0.012	0.457	2.463 ^a
HW	-R	-5.568	0.135	0.686	0.011	0.316	0.270	4.567 ^a
	CK	-5.424	0.055	1.052	0.120	0.010	0.280	1.985 ^a
	+L-R	-6.456	0.096	1.225	0.028	0.130	0.278	3.263 ^a
	+L	-6.610	0.041	1.504	0.288	0.008	0.273	1.997 ^a

续表

林型 Forest types	处理 Treat	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>P.b</i>	<i>P.c</i>	<i>R</i> ²	<i>Q</i> ₁₀
PK	-R	-11.713	-0.017	3.181	0.499	0.001	0.363	1.274 ^a
	CK	-8.108	-0.001	2.322	0.977	<0.001	0.559	1.251 ^a
	+L-R	-6.354	-0.009	1.957	0.615	<0.001	0.389	1.256 ^a
	+L	-5.847	0.040	1.764	0.057	<0.001	0.458	1.663 ^a
QM	-R	-4.822	0.146	0.682	0.006	0.242	0.394	5.799 ^a
	CK	-7.371	0.097	1.714	0.086	0.001	0.530	7.323 ^a
	+L-R	-5.066	0.100	1.121	0.022	0.025	0.430	4.263 ^a
	+L	-4.444	0.118	0.953	0.031	0.038	0.391	5.441 ^a

通过凋落物量、凋落物性质、土壤温度、土壤湿度等作为复合变量与各 *R_s* 组分通量进行路径分析拟合显示结果良好 ($\chi^2 = 2.59, P = 0.86, GFI = 1.00, RMSEA < 0.001$), 可以分别解释 *R_l*、*R_u* 和 *R_s* 的 60%、48% 和 94% 的变异。*R_l* 受到 *T_s* ($r = 0.12, P < 0.001$)、*M_s* ($r = 0.30, P < 0.001$)、凋落物 *C:N* ($r = 0.22, P < 0.001$)、植物根系 ($r = 0.22, P < 0.001$) 显著的直接正向影响, 其中, *R_l* 与 *M_s* 的相关性为最高。而 *R_u* 只受 *T_s* ($r = 0.65, P < 0.001$) 和植物根系 ($r = 0.24, P < 0.001$) 显著的直接正向影响 (图 4)。

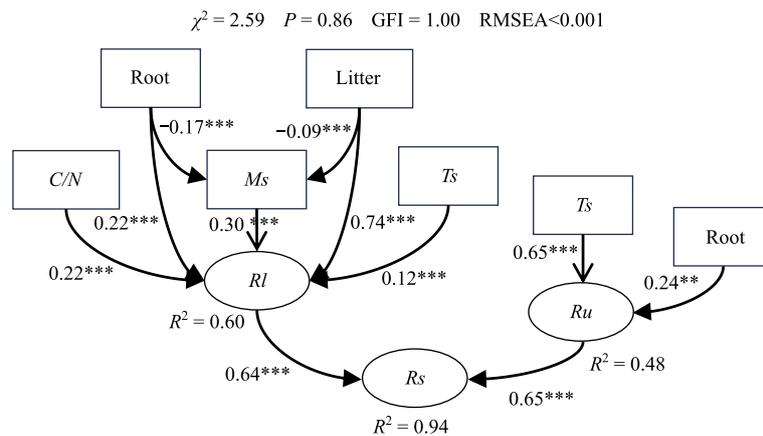


图 4 不同植物残体改变的土壤呼吸组分与影响因子的路径分析

Fig. 4 Path analysis of soil respiration components and influencing factors under different plant detritus change treatments

图中 Litter, Root, *C:N*, *T_s*, *M_s*, *R_s*, *R_l* 和 *R_u* 分别表示凋落物量、根、凋落物碳氮比、温度、湿度、土壤呼吸、凋落物呼吸和地下呼吸。采用卡方 (χ^2)、拟合优度指数 (GFI) 和近似均方根误差 (RMSEA) 评价模型, 模型中的四边形方框代表各个变量, 箭头旁的数字代表标准化后的路径系数, *R*² 表示土壤环境因子对变量变异的解释度, 显著水平为 * $P < 0.05$ 、** $P < 0.01$ 、*** $P < 0.001$

2.3 各 DIRT 处理土壤呼吸生长季通量的差异

AB、HW、PK、QM 的 *R_s* 生长季通量在 6 种处理间波动范围依次为 270—667 gC/m²、284—598 gC/m²、234—610 gC/m²、274—668 gC/m², *R_u* 生长季通量的波动范围依次为 270—485 gC/m²、284—505 gC/m²、131—356 gC/m²、186—455 gC/m², *R_l* 生长季通量的波动范围依次为 74—230 gC/m²、47—128 gC/m²、49—287 gC/m²、92—230 gC/m² (图 5); 在对照处理中, AB、HW、PK、QM 的 *R_l* 生长季通量占 *R_s* 生长季通量的比例依次分别为 14%、9%、22%、16%, *R_u* 生长季通量占 *R_s* 生长季通量的比例依次分别为 18%、13%、51%、44% (图 6)。除 HW 中 +L-R、+L 处理间差异不显著外, 凋落物和根处理显著改变了所有林型的 *R_s* 生长季通量 ($P < 0.05$), 但在不同林型中各处理表现的促进或抑制作用不同 (图 5)。在所有林型中, +L 均显著提高了 *R_s* 生长季通量, -L-R、-L 和 -R 均显著降低了 *R_s* 生长季通量, 但在 AB 和 HW 中, -L 对 *R_s* 生长季通量造成的抑制作用更大, 而在 PK 和 QM 中, -R 对 *R_s* 生长季通量造成的抑制作用更大; 在 AB 和 HW 中, +L-R 显著提高

了 R_s 生长季通量,而在 PK 和 QM 中,+L-R 均显著降低了 R_s 生长季通量。

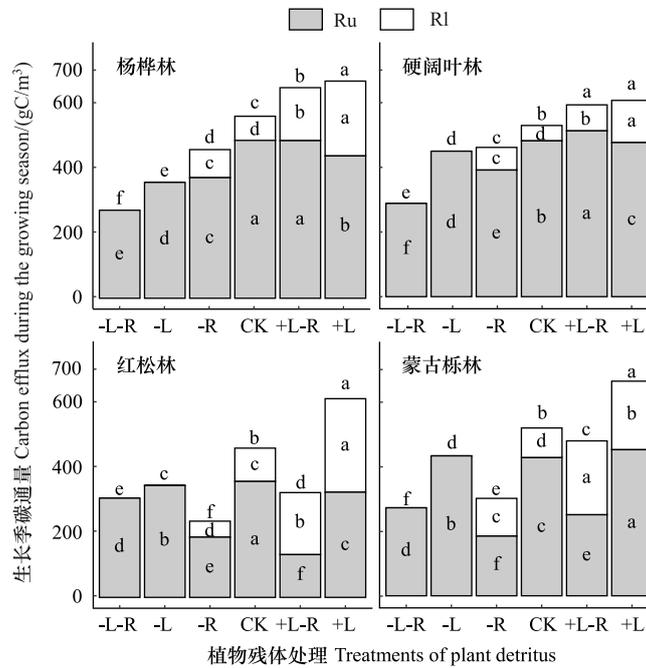


图 5 四种林型不同植物残体改变的生长季土壤呼吸各组分累积 CO₂ 通量

Fig.5 The growing season cumulative CO₂ fluxes of each component of soil respiration under different plant detritus change treatments of the four forest types

R_l 、 R_u 分别表示凋落物呼吸和地下呼吸,柱中字母表示该组分在不同处理间的差异显著性,柱顶字母表示土壤呼吸在不同处理间的差异显著性

根对单位质量的 R_l 存在积极影响。AB、HW、PK、QM 的单位质量 R_l 波动范围依次为 0.032—0.046 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{g}^{-1}$ 、0.042—0.055 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{g}^{-1}$ 、0.052—0.059 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{g}^{-1}$ 、0.038—0.047 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{g}^{-1}$ 。在 AB,根切断和地上凋落物添加的叠加处理显著降低了单位质量的 R_l ($P < 0.001$),且保留根系时,单位质量的 R_l 均高于切断根系,但 HW、PK 和 QM 中,单位质量 R_l 在各处理间无显著差异($P > 0.05$)(图 7)。

3 讨论

3.1 凋落物残体变化对土壤呼吸季节动态和变异的影响

凋落物是影响土壤呼吸季节变异的重要影响因素,土壤呼吸、凋落物呼吸的季节波动呈现单峰规律,峰值出现在夏季(图 1),与以往研究结果相似^[31];但是,不同林型的 R_s 的峰值出现时间不同,其主要由凋落物呼吸控制。5 月到 10 月是森林生长季,也是 R_s 的高峰期,此时 R_s 对环境因子变化的响应更敏感^[32-33],因此

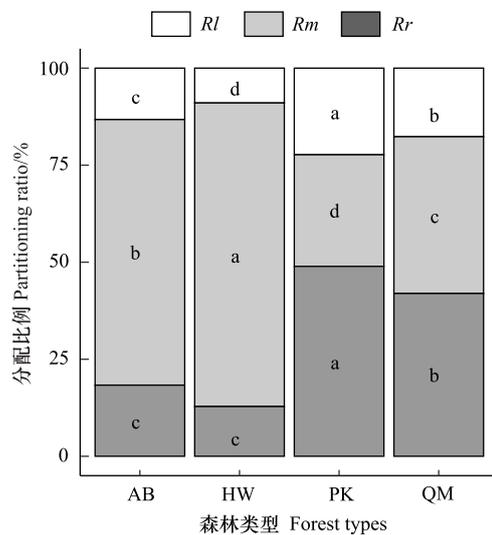


图 6 四种林型生长季土壤呼吸通量各组分所占比例
Fig.6 Proportion of each component of soil respiration carbon efflux during the growing season of the four forest types
 R_m 表示土壤异养呼吸

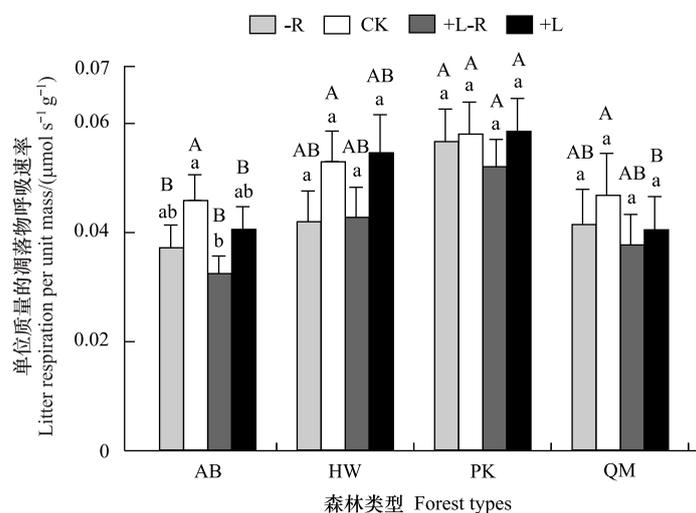


图7 四种林型不同植物残体改变的单位质量的凋落物呼吸

Fig.7 Litter respiration per unit litter mass under different plant detritus change treatments of the four forest types

本研究选取5月初到10月末进行。AB、PK中的 R_s 峰值出现在7月末,HW的 R_s 峰值出现在7月初,QM的 R_s 峰值在7月初和7月末均有出现(图1)。在QM,凋落物去除延迟了 R_s 的峰值出现时间;在HW则无此差异;而在AB和PK中,凋落物去除虽然没有改变实测的 R_s 的峰值出现时间,但将 R_s 的次峰值出现时间从7月初改变成8月中(图1),因此可合理推测在这两个林型中,实际的 R_s 的峰值出现时间应从7月初到7月末之间延迟到了7月末到8月初之间。 R_s 峰值延迟的原因是其主要被 R_l 调控,而 R_l 的峰值出现时间均晚于 R_u 。 R_l 和 R_u 的峰值出现时间的差异则是由于二者对温度和降水(湿度)响应程度的不同(图4): R_l 主要受降水和湿度影响,因为淋溶导致了凋落物的可溶性碳的大量释放^[34-35];而对于 R_m 而言,温度是在季节尺度上的主要控制因子,降水只在旱湿变化更加剧烈的年际尺度间才能发挥控制作用^[36]。在7月初的测定前,4个林型的样地均报道有降雨,且测定时天气为阴;而7月末测定前已持续无降雨一周以上,且测定时天气晴朗,地面温度较高。降水与温度变化的不同步导致了 R_s 各组分变化的不同步,最终导致了去除凋落物后 R_s 峰值出现时间的改变。

凋落物处理对土壤呼吸的季节变异幅度有显著影响,凋落物去除削弱了土壤呼吸、尤其是地下呼吸的季节变异大小(图3)。在AB和QM中,凋落物去除(-L和-L-R处理)显著减小了 R_s 和 R_u 的季节变异,但对 R_l 的季节变异无影响。此外,+L处理显著增加了QM的 R_u 季节变异,-L处理显著降低了PK的 R_u 季节变异(图3)。 R_u 的季节波动比 R_l 更强烈地受到凋落物处理的影响,且控制了 R_s 的季节变异对凋落物处理的响应。在东南地区进行的研究发现,凋落物处理对 R_s 的季节变异没有显著差异^[31];在寒温带进行的研究中,也没有发现根处理对 R_s 季节变异的显著影响^[37]。探讨 R_s 季节变异的研究文献在国内外相对较少,本研究观察到的去除凋落物对 R_s 季节变异的抑制可能是由于相比 R_u , R_l 对季节间温度的变化更不敏感(图4),但这无法解释 R_u 季节变异的下降,其具体原因有待进一步研究。

3.2 植物残体变化对土壤呼吸温度敏感性及土壤温湿度的影响

凋落物与根去除的协同处理(-L-R)显著降低了AB中土壤呼吸的 Q_{10} (表2),但对凋落物呼吸的 Q_{10} 无显著影响(表3)。这表明植物残体处理对 R_u 的 Q_{10} 具有更强烈的影响,其影响途径可能有二:一是 R_r 具有高温敏感性,根切断剔除了 R_u 中高 Q_{10} 的部分,使总体 Q_{10} 下降;二是 R_m 的 Q_{10} 受湿度影响^[38],而凋落物和根去除改变了土壤湿度(图4,图8)。在中部地区^[39]和华北地区^[40]的研究都曾报道了是凋落物处理影响了 Q_{10} 而非根系;而在中部地区^[41]和西南地区^[42]的研究却报道了根系切断后 Q_{10} 的显著提高,凋落物与根对 R_sQ_{10} 的影响在不同地区的研究中表现不同,仍有待研究。此外,相较于凋落物和根的短期处理, R_s 的 Q_{10} 可能

更多地取决于立地条件如土壤微生物群落^[30,43]、土壤物理性质(如容重、pH、碳氮比)等。

根去除提高了土壤湿度,而凋落物缓和了高温和干旱。路径分析显示凋落物和根对土壤温度无显著影响,但均显著抑制了土壤湿度(图 4)。此结果受到各林型的凋落物、林地微环境等特征的影响,HW 其处于下坡位,凋落物量较少,而土壤水分含量较高,因此导致了凋落物抑制土壤湿度的结果。在对四种林型分别进行路径分析后我们发现:在坡位较高、相对干旱的 AB 和 QM 中,凋落物对土壤湿度有显著的促进作用($P < 0.05$),在地处阳坡、林下光照充足的 QM 中,凋落物对土壤温度也有显著的抑制作用($P < 0.05$);而在较为阴暗潮湿的 HW 和 PK 中,凋落物对土壤湿度均则无显著影响(图 8)。根去除对土壤湿度的促进可能来源于根系蒸腾的丧失和留置于土壤中的铝板对壤中流的阻截作用;而凋落物抑制温度、提高湿度的作用很可能来源于其对光照的遮挡和对土壤水分蒸腾的抑制。

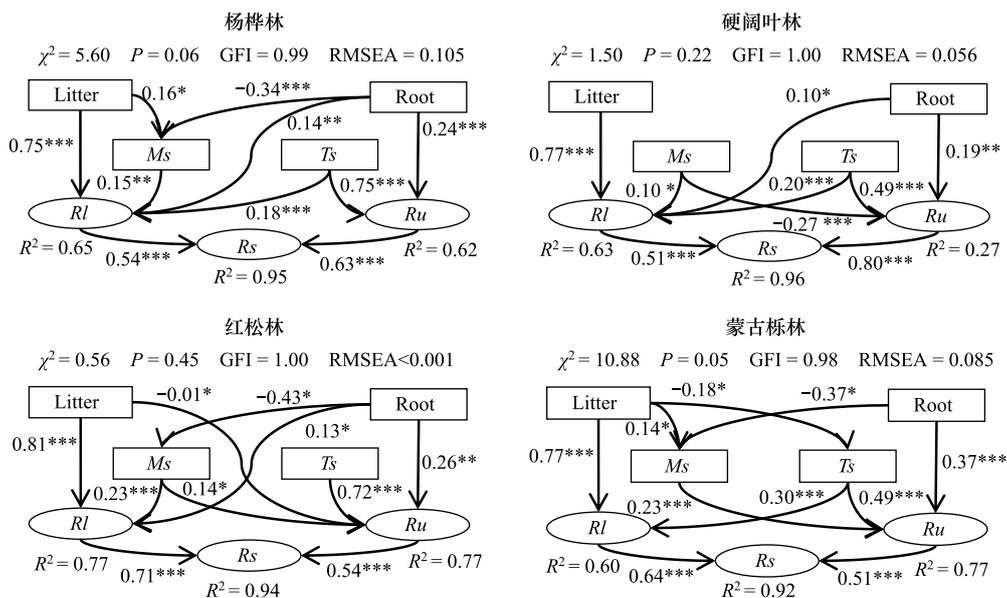


图 8 四种林型不同植物残体改变的土壤呼吸组分与影响因子的路径分析

Fig.8 Path analysis of soil respiration components and influencing factors under different plant detritus change treatments of the four forest types

3.3 植物残体对土壤呼吸生长季通量贡献的差异性

凋落物添加提高了土壤呼吸生长季通量,凋落物和根去除降低了土壤呼吸生长季通量,但二者的相对重要程度在不同林型中表现不同(图 5、图 6)。在所有林型中,+L 均显著提高了 R_s 生长季通量,-L-R、-L 和 -R 均显著降低了 R_s 生长季通量(图 5),此结果与多数的以往研究结果相同^[18,40,44-45]。虽然 4 种林型中 R_s 生长季通量都对凋落物和根有着依赖性,但由于不同林型中凋落物和根对 R_s 生长季通量的贡献程度不同,导致 R_s 生长季通量对各处理响应不同。PK 和 QM 的 R_s 生长季通量更依赖地下根系,在对照组中,PK 和 QM 中 R_r 对 R_s 生长季通量的贡献分别为 0.51、0.44,远高于 AB 和 HW 的 0.16、0.11;而在 AB 和 HW 的 R_s 生长季通量更依赖地上凋落物(图 6)。在 AB 和 HW,-L 对 R_s 生长季通量造成的抑制作用更大,而在 PK 和 QM,-R 对 R_s 生长季通量造成的抑制作用更大。这一差异也体现在+L-R 处理对 R_s 生长季通量的影响中:在 PK 和 QM,由于 R_r 对 R_s 生长季通量的贡献大于 R_l , R_r 去除不能被凋落物加倍提升的 R_l 所完全补偿,因此+L-R 均显著降低了 R_s 生长季通量;在 AB 和 HW 则与其相反, R_r 对 R_s 生长季通量的贡献小于凋落物,因此+L-R 就提高了 R_s 生长季通量(图 5)。注意到,这里讨论的“凋落物对 R_s 的贡献”指 -L 处理的 R_s 与 CK 的差值,而非实测的 R_l 。事实上,PK 和 QM 的 R_l 占 R_s 生长季通量的比例也显著大于 AB 和 HW(图 6),但 AB 和 HW 的 -L 处理仍降低了相较于 PK 和 QM 更多的 R_s 生长季通量(图 5)。因此在 AB 和 HW,凋落物对 R_s 的贡献应更

多的是间接贡献,如凋落物对土壤理化性质、底物浓度、菌根活性、微生物活性、土壤水热条件的影响,但具体的影响因子仍有待研究。+L 处理虽然提高了 4 种林型的 R_s 生长季通量,但这几乎完全是依靠 R_l 生长季通量的提升导致的,并非激发效应导致的 R_u 生长季通量的提升。4 种林型+L 处理的 R_s 生长季通量均显著高于 CK,但仅在 QM 中,+L 处理的 R_u 生长季通量显著高于 CK,而在其余 3 种林型中,+L 处理的 R_u 生长季通量则显著低于 CK(图 5)。出现此结果的可能原因有:一是凋落物的物理屏障作用^[46],由于+L 导致土壤与大气之间的缓冲层的厚度增加,在凋落物层积蓄了高浓度的 CO_2 ,使得土壤与大气之间的气体交换更加困难,降低了 R_s ,而 QM 中的凋落物叶片大而厚实,容易卷曲形成大的空隙,有利于气体交换;二是底物优先利用假说:由于凋落物的碳氮比更高,更适合被土壤微生物利用,在微生物活动强度受限时,其更倾向于利用高质量的凋落物碳源,放缓对难分解的地下矿质土壤碳源的分解,但这无法解释+L 处理的 R_u 生长季通量在不同林型间的表现不同,QM 的凋落物质量并非所有林型中最低。与+L 处理相同,-L 处理的 R_u 也仅在 QM 中显著高于 CK,而在其余 3 种林型中显著低于 CK(图 5)。这表明凋落物的碳输入是 AB、HW、PK 三种林型 R_m 的主要限制因子;而在 QM 中,平均湿度为 36.5%,低于其他三种林型(41.1%、64.9%、41.9%),因此湿度等其他环境因子才是主要限制因子,导致 R_u 对凋落物碳输入不敏感。

凋落物加倍导致单位质量的凋落物呼吸受抑制。在 AB,根切断与凋落物加倍的叠加处理(+L-R)甚至显著降低了单位质量的 R_l ,在其他林型,+L-R 处理也造成了不同程度的单位质量 R_l 的降低(图 7)。其原因一方面是由上文提到的“屏蔽作用”,另一方面是微生物本身代谢速度有限,凋落物层中碳来源充足,根据酶促反应的米氏方程,此时微生物酶活性成为更重要的限制因子^[47]。除此以外,根切断也使单位质量 R_l 受抑制,这可能是挖壕沟导致的土壤湿度升高所致,也可能反映了土壤与凋落物是微生物生活环境连续体:由于凋落物分解与凋落物自身碳氮比呈正相关(图 4),也与土壤碳氮比呈正相关^[48],而根系分泌物和凋落物的碳氮比均高于土壤,因此根的存在有利于土壤碳氮比的提高,对植物残体的分解有益。

4 结论

凋落物和根是影响土壤呼吸的重要因素,但在不同林型中重要性不同:在杨桦林和硬阔叶林中,根对土壤呼吸的贡献更大;而在红松林和蒙古栎林中,凋落物对土壤呼吸的贡献更大。凋落物分别通过影响凋落物呼吸和地下呼吸,控制了杨桦林、蒙古栎林和红松林土壤呼吸的峰值出现时间、以及蒙古栎林和红松林的土壤呼吸季节变异系数。凋落物呼吸对环境因子更敏感,受到凋落物量、根系、凋落物碳氮比、土壤温度和土壤湿度的直接控制,而地下呼吸仅受土壤温度和根系的直接控制。凋落物对土壤呼吸的促进主要通过自身呼吸的增多来进行,自然状态下对生长季节土壤呼吸的贡献率为 9%—22%,其中红松林的贡献为最高,但在凋落物层过厚时,对杨桦林、红松林和硬阔叶林的土壤异养呼吸产生了抑制作用。

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] Raich J W, Tufekcioglu A. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 71-90.
- [3] Yan J H, Zhang D Q, Liu J X, Zhou G Y. Interactions between CO_2 enhancement and N addition on net primary productivity and water-use efficiency in a mesocosm with multiple subtropical tree species. *Global Change Biology*, 2014, 20(7): 2230-2239.
- [4] Kudeyarov V N. Soil respiration and carbon sequestration: a review. *Eurasian Soil Science*, 2023, 56(9): 1191-1200.
- [5] Dacal M, Delgado-Baquerizo M, Barquero J, Berhe A A, Gallardo A, Maestre F T, García-Palacios P. Temperature increases soil respiration across ecosystem types and soil development, but soil properties determine the magnitude of this effect. *Ecosystems*, 2022, 25(1): 184-198.
- [6] Lei J S, Guo X, Zeng Y F, Zhou J Z, Gao Q, Yang Y F. Temporal changes in global soil respiration since 1987. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 403.
- [7] Castellano M J, Mueller K E, Olk D C, Sawyer J E, Six J. Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept. *Global Change Biology*, 2015, 21(9): 3200-3209.

- [8] Almeida L F J, Souza I F, Hurtarte L C C, Teixeira P P C, Inagaki T M, Silva I R, Mueller C W. Forest litter constraints on the pathways controlling soil organic matter formation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 163: 108447.
- [9] DeForest J L, Chen J Q, McNulty S G. Leaf litter is an important mediator of soil respiration in an oak-dominated forest. *International Journal of Biometeorology*, 2009, 53(2): 127-134.
- [10] Zhang X Y, Li Y, Ning C, Zheng W, Zhao D Y, Li Z Q, Yan W D. Litter management as a key factor relieves soil respiration decay in an urban-adjacent camphor forest under a short-term nitrogen increment. *Forests*, 2020, 11(2): 216.
- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] Wan X H, Huang Z Q, He Z M, Yu Z P, Wang M H, Davis M R, Yang Y S. Soil C: N ratio is the major determinant of soil microbial community structure in subtropical coniferous and broadleaf forest plantations. *Plant and Soil*, 2015, 387(1): 103-116.
- [14] Höglberg M N, Höglberg P, Myrold D D. Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three? *Oecologia*, 2007, 150(4): 590-601.
- [15] Ushio M, Balsler T C, Kitayama K. Effects of condensed tannins in conifer leaves on the composition and activity of the soil microbial community in a tropical montane forest. *Plant and Soil*, 2013, 365(1): 157-170.
- [16] 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.
- [17] Phillips R L, Zak D R, Holmes W E, White D C. Microbial community composition and function beneath temperate trees exposed to elevated atmospheric carbon dioxide and ozone. *Oecologia*, 2002, 131(2): 236-244.
- [18] 段北星, 蔡体久, 宋浩, 肖瑞哈. 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.
- [19] Weiland L, Rogers C A, Sothe C, Arain M A, Gonsamo A. Satellite-based land surface temperature and soil moisture observations accurately predict soil respiration in temperate deciduous and coniferous forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 340: 109618.
- [20] 张东秋, 石培礼, 张宪洲. 土壤呼吸主要影响因素的研究进展. *地球科学进展*, 2005, 20(7): 778-785.
- [21] 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.
- [22] 武传胜, 沙丽清, 张一平. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林凋落物对土壤呼吸及其温度敏感性的影响. *东北林业大学学报*, 2012, 40(6): 37-40.
- [23] 汪金松, 赵秀海, 张春雨, 康峰峰, 尚宝山, 池青俊. 改变 C 源输入对油松人工林土壤呼吸的影响. *生态学报*, 2012, 32(9): 2768-2777.
- [24] 左嫚, 黎建强, 杨关吕, 胡景, 孙轲. 基于 DIRT 处理的云南松林地土壤呼吸及其组分研究. *中南林业科技大学学报*, 2021, 41(8): 125-133.
- [25] 马转转, 张全智, 王传宽. 六种温带森林类型凋落物量长期动态及其环境驱动. *生态学报*, 2023, 43(17): 7307-7316.
- [26] Wang N, Wang C K, Quan X K. Variations in fine root dynamics and turnover rates in five forest types in northeastern China. *Journal of Forestry Research*, 2020, 31(3): 871-884.
- [27] Shen Y W, Feng J G, Zhou D Y, He K Y, Zhu B. Impacts of aboveground litter and belowground roots on soil greenhouse gas emissions: Evidence from a DIRT experiment in a pine plantation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 343: 109792.
- [28] 张全智, 王传宽. 6 种温带森林碳密度与碳分配. *中国科学 C 辑*, 2010, 40(7): 621-631.
- [29] 姜艳, 王兵, 汪玉如, 杨清培. 亚热带林分土壤呼吸及其与土壤湿度关系的模型模拟. *应用生态学报*, 2010, 21(7): 1641-1648.
- [30] 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.
- [31] 王国兵, 唐燕飞, 阮宏华, 施政, 何容, 王莹, 蔺菲, 苏广鑫. 次生栎林与火炬松人工林土壤呼吸的季节变异及其主要影响因子. *生态学报*, 2009, 29(2): 966-975.
- [32] Lei L, Xiao W F, Zeng L X, Liu C F, Zhu J H, Li M H. Phenological season-dependent temperature effects on soil respiration in a subtropical *Pinus massoniana* forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 323: 109086.
- [33] Han Y J, Wang G S, Xiang D F, Zhou S H, Xiong L H. Biophysical control of daytime and nighttime soil respiration during growing and non-growing seasons in a temperate deciduous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2024, 350: 109998.
- [34] Sokol N W, Bradford M A. Microbial formation of stable soil carbon is more efficient from belowground than aboveground input. *Nature Geoscience*, 2019, 12: 46-53.
- [35] Ma N, Ji Y K, Yue K, Peng Y, Li C H, Zhang H, Ma Y D, Wu Q Q, Li Y. Effect of the seasonal precipitation regime on shrub litter

- decomposition in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2023, 548: 121423.
- [36] Scott-Denton L E, Sparks K L, Monson R K. Spatial and temporal controls of soil respiration rate in a high-elevation, subalpine forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(4): 525-534.
- [37] 李海兴, 满秀玲, 高明磊. 根系对寒温带冻土区兴安落叶松林土壤碳通量的影响. *生态学报*, 2024, 44(10): 4319-4333.
- [38] Suseela V, Conant R T, Wallenstein M D, Dukes J S. Effects of soil moisture on the temperature sensitivity of heterotrophic respiration vary seasonally in an old-field climate change experiment. *Global Change Biology*, 2012, 18(1): 336-348.
- [39] Zhuang W L, Liu M Y, Wu Y L, Ma J T, Zhang Y J, Su L, Liu Y C, Zhao C C, Fu S L. Litter inputs exert greater influence over soil respiration and its temperature sensitivity than roots in a coniferous forest in north-south transition zone. *The Science of the Total Environment*, 2023, 886: 164009.
- [40] 何可宜, 沈亚文, 冯继广, 韩孟光, 周益奇, 朱彪. 植物残体输入改变对樟子松人工林土壤呼吸及其温度敏感性的影响. *北京大学学报: 自然科学版*, 2021, 57(2): 361-370.
- [41] Li Y, Zhang J L, Li E Z, Miao Y, Han S J, Liu Y C, Liu Y Z, Zhao C C, Zhang Y J. Changes in carbon inputs affect soil respiration and its temperature sensitivity in a broadleaved forest in central China. *CATENA*, 2022, 213: 106197.
- [42] Wu C S, Zhang Y P, Xu X L, Sha L Q, You G Y, Liu Y H, Xie Y N. Influence of interactions between litter decomposition and rhizosphere activity on soil respiration and on the temperature sensitivity in a subtropical montane forest in SW China. *Plant and Soil*, 2014, 381(1): 215-224.
- [43] Johnston A S A, Sibly R M. The influence of soil communities on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(10): 1597-1602.
- [44] 覃志伟. 广西凭祥两种过熟人工林凋落物对土壤呼吸的影响[D]. 南宁: 广西大学, 2019.
- [45] 杨勇. 贺兰山典型林分凋落物对土壤呼吸的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2022.
- [46] 袁红叶. 川中丘陵区不同林地土壤呼吸及枯落物分解释放 CO₂ 特征研究[D]. 重庆: 西南大学, 2008.
- [47] Chen S T, Zou J W, Yao X W, Wang J, Hu Z H, Lu Y Y. A biophysical model to simulate seasonal variations of soil respiration in agroecosystems in China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 338: 109524.
- [48] Spohn M. Microbial respiration per unit microbial biomass depends on litter layer carbon-to-nitrogen ratio. *Biogeosciences*, 2015, 12(3): 817-823.