#### DOI: 10.20103/j.stxb.202406191422

赵祖燕,王科,戚玉娇.茂兰喀斯特森林倒木呼吸特征及呼吸速率模型构建.生态学报,2025,45(4):1890-1899. Zhao Z Y, Wang K, Qi Y J. Respiratory characteristics and models construction of fallen woods in Maolan Karst Forests. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(4): 1890-1899.

# 茂兰喀斯特森林倒木呼吸特征及呼吸速率模型构建

赵祖燕1,王 科2,戚玉娇1,\*

1 贵州大学林学院,贵阳 550025 2 开阳县楠木渡镇农业农村综合服务中心,贵阳 550025

**摘要**:倒木是森林碳库的重要组成部分,其呼吸释放的 CO<sub>2</sub>对全球气候变化和碳循环具有重要意义。采用动态密闭气室分析法 (EGM-4 便携式环境气体检测系统连接自制腔室)对贵州茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林中分别处于轻度、中度和重度腐烂等 级的狭叶润楠(*Machilus rehderi*)、细叶青冈(*Cyclobalanopsis gracilis*)、化香(*Platycarya strobilacea*)和枫香(*Liquidambar formosana*) 4 种常见树种倒木呼吸进行日、季节动态监测,分析时间、树种、腐烂程度、倒木温度和倒木基质特性对倒木呼吸速率的影响,提 取影响倒木呼吸速率的关键性影响因子,并以单木作为随机效应构建倒木呼吸速率与各影响因子的线性混合效应模型。结果 表明:1)喀斯特森林不同树种倒木呼吸的年变化均表现出一致的单峰曲线模式,最大值出现在夏季(平均 1.14 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>), 最小值出现在冬季(平均 0.13 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>)。2)倒木呼吸速率受到季节因素的显著影响(P < 0.001),且季节、树种、腐烂程度 之间存在显著的交互效应(P < 0.01)。倒木呼吸速率与倒木温度、倒木初始氮含量呈显著正相关,与倒木含水量呈显著负相关。 3)考虑单木水平随机效应的混合模型拟合精度( $R^2 = 0.90$ ,AIC = 125.241,BIC = 146.082)优于扩展模型( $R^2 = 0.83$ ,AIC = 139.062, BIC = 152.881)和基础线性模型( $R^2 = 0.73$ ,AIC = 151.660,BIC = 159.476)。本研究揭示了倒木呼吸速率的年动态特征及其主要 影响因素,强调了腐烂程度和环境因素对倒木 CO<sub>2</sub>释放的重要作用。这些结果为喀斯特森林碳循环的深入研究提供了重要依 据,也为森林碳模型的改进提供了数据支持。

关键词:喀斯特森林;倒木;呼吸速率;影响因素;线性混合模型

# Respiratory characteristics and models construction of fallen woods in Maolan Karst Forests

ZHAO Zuyan<sup>1</sup>, WANG Ke<sup>2</sup>, QI Yujiao<sup>1,\*</sup>

1 College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China

2 Kaiyang County Nanmudu Town Agriculture and Rural Comprehensive Service Center, Guiyang 550025, China

**Abstract**: Fallen wood constitutes a critical component of the forest carbon pool, and the  $CO_2$  emitted through its respiration is of great significance to global climate change and carbon cycle. In-depth study of the changing characteristics of respiration rate of fallen wood and its influencing factors can help to improve the understanding of the carbon dynamics of forest ecosystems. Karst forest is a natural forest with strong originality and more fallen woods in China, but the understanding of the respiratory model and driving factors of karst forest fallen woods is still unclear. Fallen woods are vital part of forest carbon pool, and the  $CO_2$  released by their respiration is relevant to global climate change and carbon cycle. The dynamic closed-air chamber analysis method, utilizing the EGM-4 portable environmental gas detection system linked to a self-made chamber, was employed to monitor the daily and seasonal respiration dynamics of fallen woods from four prevalent tree species (*Machilus rehderi*, *Cyclobalanopsis gracilis*, *Platycarya strobilacea*, and *Liquidambar formosana*) at

基金项目:国家自然科学基金项目(32060266);贵州省科技计划项目(黔科合基础-ZK[2024]重点005)

收稿日期:2024-06-19; 网络出版日期:2025-01-07

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: yiqi@ gzu.edu.cn

varying decay stages in karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. We assessed the impacts of time, tree species, decay degree, and physicochemical properties on the respiration rate of fallen wood, identified the principal factors influencing this rate, and developed a linear mixed-effects model incorporating these factors, with individual pieces of wood treated as a random effect. The results indicated; 1) The annual respiration variation of fallen wood from different tree species in karst forests exhibited a uniform pattern of single-peaked curves, peaking in summer (average 1.14 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>) and bottoming out in winter (average 0.13 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>). 2) The respiration rate of fallen wood was profoundly influenced by seasonal factors (P < 0.001), with a notable interactive effect observed among seasons, species, and decay degree (P < 0.01). The respiration rate of fallen woods was positively correlated with the temperature and initial elemental nitrogen content of theirselves, and negatively correlated with the water content. 3) The linear mixed –effects model's fit accuracy ( $R^2 = 0.90$ , AIC = 125.241, BIC = 146.082), accounting for the random effect of individual pieces of wood, outperforms the extended model ( $R^2 = 0.83$ , AIC = 139.062, BIC = 152.881) and the basic linear model ( $R^2 = 0.73$ , AIC = 151.660, BIC = 159.476). This study revealed the annual dynamic characteristics of the inverted respiration rate and its main factors, emphasizing the important role of the degree of decay and environmental factors on the release of inverted CO<sub>2</sub>. These results provide an important basis for the further study of the carbon cycle in karst forests, and also provide data support for the improvement of the forest carbon model.

Key Words: karst forest; fallen woods; respiration; influencing factors; linear mixed model

倒木是指森林中粗头直径≥10 cm 且长度≥1 m,倾斜角度偏离垂直方向超过 45°的木质残体<sup>[1]</sup>,它是由 森林中林木的自然死亡、竞争和排斥以及自然和人为干扰形成的,是森林生态系统的重要结构和功能组成部 分<sup>[2]</sup>。研究表明,倒木碳储量中约 70%的碳是以呼吸(CO<sub>2</sub>)形式向大气中排放,且具有长期、持续的释放效 应,是大气 CO<sub>2</sub>的重要来源<sup>[3]</sup>。量化倒木呼吸速率对精确估测森林生态系统的碳收支具有重要意义。

倒木呼吸速率变化因季节、树种、腐烂程度而异<sup>[4]</sup>,主要受到温度、含水量、底物的养分含量及分解者(昆虫、微生物)等环境和生物因素的作用<sup>[5-6]</sup>。研究发现,温度是影响倒木呼吸速率的主导因素,且倒木温度与 其呼吸速率呈现正相关。温度升高会增强微生物的活性,加快倒木分解的速率,从而促进有机物质的矿化和 CO<sub>2</sub>的释放<sup>[7-8]</sup>。倒木含水量作为直接影响倒木进行生理活动的非生物因子,能够描述倒木呼吸速率的变异 性<sup>[9]</sup>。另外,倒木分解与分解过程中其本身的 C、N 积累有关<sup>[10]</sup>。Mackensen 等<sup>[11]</sup>发现澳大利亚辐射松 (*Pinus radiata*)的倒木呼吸速率与 C/N 呈负相关。同样,腐烂等级可能通过影响倒木的微生物种类、数量、含 水量及透气性等因素间接影响倒木呼吸速率。多数研究表明,倒木的呼吸速率随着分解的进行而增加,但不 同地区倒木呼吸速率最高值出现的腐烂程度有差异<sup>[7,12]</sup>。综上,倒木呼吸速率与环境条件、倒木腐烂等级和 自身理化特性等密切关联。然而目前仍然少见多种不同因子共同影响倒木呼吸速率的研究,尤其是将倒木树 种、腐烂等级和时间的影响进行综合考虑的更是鲜有报道。

近年来,已有许多学者针对不同树种构建了特定的倒木呼吸速率模型。如吴家兵等<sup>[13]</sup>以长白山红松 (Pinus koraiensis)和紫锻(Tilia amurensis)为研究对象,采用传统回归方法构建了倒木呼吸速率模型,慈航 等<sup>[14]</sup>采用同样的方法构建了马尾松(Pinus massoniana)和石栎(Lithocarpus glaber)倒木的指数模型。然而,这 些模型仅考虑温度为自变量,能反映模型平均变化趋势,但倒木呼吸是一个复杂的过程,受众多因素的影响。 为避免以温度为单一自变量对倒木呼吸速率预测产生较大的误差,越来越多的研究将树种、倒木腐烂等级、理 化成分等相关因子作为预测变量构建了广义模型<sup>[15-16]</sup>。广义线性模型能够提升倒木呼吸速率模型的拟合精 度,然而基于最小二乘法模拟参数反映的仍然是模型平均变化趋势,不能体现林木个体间和样地间倒木呼吸 速率曲线变化及差异性。线性混合效应模型是一种应用最大似然法进行参数估计的统计模型,不仅考虑固定 效应,还考虑了随机效应,可以同时反映整体变化规律和不同个体在整体中的变化,方差协方差结构还能反映 数据之间的自相关和异质性<sup>[17]</sup>,能有效弥补上述不足从而提高预测精度并解释随机误差的来源。目前混合 效应模型已被广泛应用于林业建模中,包括树高一胸径模型<sup>[18]</sup>,单木生长和枯损模型等<sup>[19-20]</sup>,但应用混合效 应模型来预测倒木呼吸速率的研究较为少见。

茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林是世界同纬度地区仅有的典型原生喀斯特森林,具有物种丰富、原生性强,岩石裸露率高等特点,但该森林生态系统较为脆弱,成土慢且土层浅薄不连续<sup>[21-22]</sup>。倒木作为喀斯特森林的重要组成部分,对维持森林生态系统碳平衡和生物多样性及更新等方面具有显著影响。以往对该地区森林的研究主要集中于土壤和植物群落<sup>[23-25]</sup>,对倒木的组成、分布和功能研究较少<sup>[26]</sup>,对其分解过程中的 CO<sub>2</sub>释放效应方面的研究更为鲜见。对于土壤稀缺的喀斯特森林来说,倒木的持续释放效应显得尤为重要。本文以茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林为研究对象,采用动态密闭气室分析法对林中常见树种倒木进行一年的呼吸速率测定,量化倒木呼吸速率的时间动态,系统地分析倒木温度、季节、白昼、树种和腐烂程度对倒木呼吸速率的影响,并构建倒木呼吸速率与倒木温度和理化特性的线性混合效应模型,为喀斯特森林生态系统碳循环预测提供基础数据,为该区退化森林修复和科学管理提供理论依据。

## 1 材料与方法

#### 1.1 研究区概况

研究区位于贵州省南部黔、桂交界处的茂兰国家级自然保护区(107°56′E,25°17′N)。(图1)。该区面积 约212.85 km<sup>2</sup>,海拔为430—1078.6 m,基岩裸露,土壤面积少且土层浅薄,为典型的喀斯特峰丛地貌。成土母 岩以中下石炭纪白云岩及石灰岩为主,土壤以黑色石灰土为主,pH 7.5—8.0。年均气温 15.3 ℃,年均降水量 1750 mm,年均相对湿度 83%,属中亚热带季风湿润气候。保护区内有世界上喀斯特地貌区少有的原生性强、 连片面积大且保存完整的喀斯特常绿落叶阔叶混林。该森林植物种类丰富,有木本植物 37 科 58 属 70 种,其 中 41 种为常绿树种,29 种为落叶树种,以樟科(Lauraceae)、蔷薇科(Rosaceae)、无患子科(Sapindaceae)和漆 树科(Anacardiaceae)树种为主<sup>[27]</sup>。



图 1 研究区示意图 Fig.1 Diagram of study area

http://www.ecologica.cn

#### 1.2 材料获取及处理

#### 1.2.1 试验设计

在茂兰国家级自然保护区喀斯特常绿落叶阔叶混交林内,选取4种常见树种:狭叶润楠(Machilus rehderi)、细叶青岗(Cyclobalanopsis gracilis)、化香(Platycarya strobilacea)和枫香(Liquidambar formosana),每个树种3个腐烂程度(轻度腐烂、中度腐烂和重度腐烂)的倒木。在每根倒木上安装3个直径10 cm 的 PVC 环, PVC 环用中性硅酮防水胶固定密封,为避免 PVC 环内积水,将其安装在实验倒木的侧面。在各 PVC 环附近 钻取深度约2 cm 的小孔,以便于温度探针的插入,未测量时将小孔密封。另外,为了减少安装过程中扰动倒 木而影响试验结果,测量在 PVC 环安装完2个月后进行。

#### 1.2.2 倒木呼吸速率的测定

于 2018 年 7 月至 2019 年 7 月期间,采用便携式环境气体检测仪(EGM-4)对安装 PVC 环的倒木直接进 行表面水蒸气压和呼吸速率测定。测量倒木过程中需保证呼吸室紧扣已安装的 PVC 环,使呼吸室内的气流 能够充分与倒木表面的气体混合。观测频率为每个季节 1 次,每个季节按早(8:00—11:00)、中(11:00— 14:00)、晚(14:00—17:00)各测定 1 次,每次测量重复 3 次,每次测定时间为 2 min。

## 1.2.3 倒木温度、含水量及密度的测定

倒木温度和含水率随倒木呼吸通量同时测量。使用手持式长杆温度计在大约2cm深度测量倒木温度,测量完毕后将小孔密封。在每次呼吸测量期间,为了确定倒木的含水量和密度,从每个倒木上切下一个约2cm厚的圆盘,在转移到实验室之前将其密封在塑料袋中以保持水分含量。现场测量完成后,用排水法测其体积并称鲜重,后将倒木在70℃下烘箱干燥,并称重,由此得出其质量含水量。倒木密度测定对倒木的一部分样品先进行饱水处理再用排水法求体积,然后烘干(65℃)至恒重后称重,用公式 *Q*=*G*/*V* 即可求的倒木的密度,其中*Q* 为所测倒木密度,*G* 为样品重量,*V* 为体积。

1.2.4 倒木化学元素含量测定

2018 年 7 月至 2019 年 7 月,进行倒木呼吸测定后,从不同树种不同腐烂等级的每个倒木上切下一个月 2 cm厚圆盘带回实验室。将取得的圆盘在 70 ℃下烘箱干至恒质量,然后称重并劈成小薄片,进行粉碎处理后 充分混合,使其能通过 0.25 mm 筛,随后进行全氮、全磷和全钾元素含量测定。全氮用凯氏定氮法测定,全磷 用酸溶—钼锑抗比色法测定,全钾用碱熔—火焰光度法测定。总观测指标见表 1。

表 1 观测指标统计							
Table 1 Observation index statistics							
测量因子	最大值	最小值	平均值	标准差			
Measure factor	Max	Min	Mean	SD			
倒木呼吸速率 Fallen wood respiration rate/(g CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> h <sup>-2</sup> )	2.39	0.02	0.61	0.45			
表面水蒸气压 Surface vapor pressure/Pa	35.20	9.20	22.67	8.29			
温度 Temperature/℃	25.37	2.37	16.45	7.29			
全氮 TN/(g/kg)	2.70	0.40	1.10	0.63			
全磷 TP/(g/kg)	0.16	0.02	0.08	0.05			
全钾 TK/(g/kg)	0.19	0.01	0.08	0.05			
TN/TP/%	26.23	8.25	15.97	5.93			
含水量 Water content/%	0.79	0.18	0.57	0.18			
密度 Density/(g/m <sup>3</sup> )	0.52	0.15	0.29	0.10			

TN:全氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total phosphorus; TK:全钾 Total kalium; SD: Standard deviation

#### 1.3 倒木呼吸速率模型拟合

#### 1.3.1 基础模型

采用指数模型作为基础模型拟合倒木呼吸速率与倒木温度之间的关系:

$$R = a_0 e^{bT}$$

式中, R 为倒木呼吸速率, T 为倒木温度,  $a_0$ 、 $b_1$ 为模型中的参数。

1.3.2 扩展模型

在基础模型的基础上,以倒木呼吸速率为因变量,环境因子和倒木理化因子为自变量构建倒木呼吸速率 扩展模型。在模拟过程中,为了避免自变量间的多重共线性和过参数化问题,采用方差膨胀因子(VIF)对自 变量进行共线性检验,采用逐步回归方法筛选出重要变量,只有回归系数显著(P<0.05),且方差膨胀因子小 于5的因子才能进入模型。通过共线性检验和变量筛选,最后选取了温度、含水量、氮含量3个因子作为固定 效应进行倒木呼吸速率模型的构建。同时,将倒木呼吸速率进行自然对数转换,以满足模型的线性和方差齐 性。最后确定的扩展模型如下:

$$ln(R_{CWD}) = a_0 + b_1 T + b_2 W + b_3 TN$$

式中, $a_0$ 为截距, $b_1$ 、 $b_2$ 、 $b_3$ 为回归系数,T为温度,W为含水量,TN为倒木 N 含量。 **1.3.3** 线性混合效应模型

以扩展模型为基础,以单木作为随机水平构建倒木呼吸速率的线性混合效应模型,模型形式如下:

 $ln(R_{CWD}) = a_0 + a_0 m_{0i} + (b_1 + m_{1i}) T_i + (b_2 + m_{2i}) W_i + (b_3 + m_{3i}) TN_i + \varepsilon_i$ 

$$(\varepsilon i) \sim N(0, R_i)$$

# $(m_{0i}m_{1i}m_{2i}m_{3i}) \sim N(0, Dm)$

式中,*i*为单木水平编号,*m*<sub>1i</sub>、*m*<sub>2i</sub>、*m*<sub>3i</sub>、*m*<sub>4i</sub>分别为单木水平随机效应参数,*ɛ*<sub>i</sub>为残差向量,*R*<sub>i</sub>为第*i*单木水平误 差效应的方差协方差结构矩阵,*Dm*为单木水平随机参数的方差协方差结构矩阵。

在构建模型时选择 80%数据用于模型拟合,20%数据用于模型检验。采用赤池信息准则(AIC)、贝叶斯 信息准则(BIC)和对数似然值(Log Likelihood)对不同随机效应参数及其组合模型的拟合效果进行比较,通过 决定系数(*R*<sup>2</sup>)、均方根误差(RMSE)、平均绝对误差(MAE)3个统计指标对模型检验结果进行评价。AIC、 BIC、RMSE、MAE 值越小,*R*<sup>2</sup>、Log Likelihood 值越大,表示模型拟合效果越好。

1.4 数据分析

通过多因素重复测量方差分析(MANOVA for Repeated Measurement)分析树种、腐烂程度、时间及它们之间的交互效应对倒木呼吸速率的影响。使用 R 语言中 minpack.lm 包和 lme4 包分别构建倒木呼吸速率与影响因子的基础线性模型和线性混合效应模型。统计分析采用 SPSS 26.0 软件和 R 语言完成,绘图使用 R 语言 中 ggplot2 包完成。

## 3 结果与分析

3.1 倒木呼吸速率的时间变化特征

倒木全年的平均呼吸速率为 0.61 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>。不同类型的倒木呼吸速率在早、中、晚时基本呈现出 高—低—高模式(图 2),平均呼吸速率分别为 0.63、0.55、0.63 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>。各类型倒木呼吸速率在白昼变 化中的波动幅度不同。从树种看,化香树的呼吸速率波动幅度最大(0.55—0.67 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>),细叶青冈次 之(0.59—0.69 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>),枫香树波动最小(0.57—0.63 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>)。从腐烂程度看,中度腐烂的呼吸 速率波动最大(0.52—0.66 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>),轻度腐烂波动最小(0.58—0.64 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>)。

各类型的倒木呼吸速率季节变化曲线均呈现一致的单峰型(图 2),高峰值均出现在夏季(1.14 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>),低峰值均出现在冬季(0.13 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>)。从树种看,冬季与夏季呼吸速率差值最大的是细叶青冈 (1.16 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>),狭叶润楠次之(1.10 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>),差值最小的是化香树(0.89 g CO<sub>2</sub>m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>)。从腐 烂程度看,冬季与夏季呼吸速率差值最大的是中度腐烂(1.10 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>),差值最小的是轻度腐烂(0.85 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>)。相对于白昼变化,倒木呼吸速率季节变化的幅度更大。

3.2 倒木呼吸速率估算模型构建

利用筛选出的对倒木呼吸速率影响显著的因子温度、含水量和氮含量分别构建基础模型、扩展模型和线



图 2 不同类型倒木的呼吸速率的时间变化 Fig.2 Temporal changes in respiratory rate of different types of fallen wood

性混合效应模型。由表 2 所示,基础模型的拟合精度最低,AIC 为 151.66、BIC 为 159.48, Log Likelihood 为 -72.83。扩展模型拟合效果优于基础模型,其 AIC 为 139.06, BIC 为 152.88, Log Likelihood 为-64.53。线性混 合效应模型拟合精度最高,其 AIC、BIC 和 Log Likelihood 分别为 125.24、146.08 和-54.62。由此可知,发现与 没有加入随机效应的传统模型相比,加入随机效应的线性混合效应模型的 AIC 值、BIC 值降低, Log Likelihood 值增大,说明加入随机效应的模型拟合精度有所提高。

表 2 各模型拟合效果比较						
Table 2 Comparison of fitting effect of each model						
模型 Model	随机参数 Random parameter	AIC	BIC	Log Likelihood		
基础模型 Basic model	无	151.66	159.48	-72.83		
扩展模型 Extended model	无	139.06	152.88	-64.53		
混合效应模型 Mixed effect model	a <sub>0</sub> , <i>T</i>	125.24	146.08	-54.62		

AIC:赤池信息准则 Akaike information criterion;BIC:贝叶斯信息准则 Bayesian information criterion;Log Likelihood:对数似然值 Log Likelihood function value;a0:截距 Intercept;T:温度 Temperature

利用独立验证数据对倒木呼吸速率模型进行验证,并采用平均绝对误差(MAE)和均方根误差(RMSE)两个指标来量化基础模型、扩展模型和线性混合效应模型的预测效果。由表3可知,线性混合效应模型比传统模型的拟合精度高,*R*<sup>2</sup>提高了0.12,RMSE、MAE分别降低了0.0799、0.1518。3个模型的预测精度由低到高依次为基础模型、扩展模型和混合效应模型,说明增加倒木理化因子变量和单木水平随机参数均能提升模型拟合能力,与建模结果一致。

3.3 倒木呼吸速率的影响因素

由多因素重复测量方差分析结果可知(表4),季节变化对倒木呼吸速率的影响达到极显著水平(F=

http://www.ecologica.cn

48.00,P<0.001),并与树种和腐烂程度存在显著的交互作用(F=5.5,P<0.05)。而白昼变化、树种和腐烂等级 对倒木呼吸速率没有显著影响(P>0.05)。因此,在不考虑季节变化的情况下,倒木呼吸速率不能很好地用树 种和腐烂程度的交互作用来解释(F=0.65, P=0.69)。可知, 树种对呼吸速率的影响取决于腐烂程度和季节 因素的共同作用,腐烂程度对呼吸速率的影响取决于树种和季节因素的共同作用(P<0.01)。

Table 3 Basic linear model and mixed effect model test results statistics							
模型 Model	$R^2$	RMSE	MAE	模型 Model	$R^2$	RMSE	MAE
基础模型 Basic model	0.75	0.48	0.39	混合效应模型 Mixed effect model	0.87	0.40	0.24
扩展模型 Extended model	0.77	0.46	0.34				

表 3 基本线性模型和混合效应模型检验结果统计

RMSE:均方根误差 Root mean squared error; MAE:平均绝对误差 Mean absolute error

衣 4 闰个吁吸述华的多凶系里复测里力左方忻	表 4	倒木呼吸速率的多因素重复测量方差分析
------------------------	-----	--------------------

#### Table 4 Multivariate repeated measures analysis of variance for fallen wood respiration rate

方差来源 Soruce of variation	F	Р
白昼变化 Daytime variation	1.69	0.20
白昼变化 * 树种 Daytime variation * varieties of trees	0.25	0.96
白昼变化 * 腐烂程度 Daytime variation * degree of decay	0.18	0.85
白昼变化 * 树种 * 腐烂程度 Daytime variation * varieties of trees * degree of decay	1.04	0.42
季节变化 Seasonal variation	48.00	< 0.001
季节变化 * 树种 Seasonal variation * varieties of trees	2.10	0.09
季节变化 * 腐烂程度 Seasonal variation * degree of decay	2.44	0.07
季节变化 * 树种 * 腐烂程度 Seasonal variation * varieties of trees * degree of decay	5.50	< 0.01
树种 Varieties of trees	0.07	0.25
腐烂程度 Degree of decay	0.03	0.84
树种 * 腐烂程度 Varieties of trees * degree of decay	0.65	0.69

在影响倒木呼吸速率的众多因子及其复杂交互作用中(表4),温度、含水量和氮含量是其中的主要影响 因子(表5)。将单木作为随机水平,由温度、含水量和氮含量构建的线性混合效应模型解释了倒木呼吸速率 90%的变异性。基础模型、扩展模型和线性混合效应模型的各参数均在 0.05 水平上显著。倒木呼吸速率与 倒木温度、含水量、氮含量显著相关。模型的计数部分结果显示,倒木温度和倒木氮含量的参数估计值为正 值,说明随倒木温度的升高和倒木氮含量的增加,倒木呼吸速率增大,而倒木含水量的参数估计值为负值,说 明倒木呼吸速率随倒木含水量的增加而减小。

Table 5 Parameter estimates for each model									
参数 Parameter	基础模型 Basic model	扩展模型 Extended model	混合效应模型 Mixed effect model	参数 Parameter	基础模型 Basic model	扩展模型 Extended model	混合效应模型 Mixed effect model		
a <sub>0</sub>	0.07 ***	-2.61 ***	-2.69 ***	$R^2$	0.73	0.83	0.90		
$\mathbf{b}_1$	0.11 ***	0.11 ***	0.114 **	AIC	151.66	139.06	125.24		
b2		-0.75 **	-0.90 **	BIC	159.48	152.88	146.08		
b3		0.41 ***	0.39 ***						

表5 各模型的参数估计值

\*表示 P<0.05, \*\*表示 P<0.01, \*\*\*表示 P<0.001

#### 4 讨论

4.1 倒木呼吸速率的时间动态

一般来说,大多数倒木呼吸的季节动态变化均呈现单峰曲线模式,最高值出现在7-8月,最低值出现在

1-3月<sup>[16,28]</sup>。本研究中不同树种的倒木呼吸速率的季节变化曲线呈单峰型,整体表现为夏季(7月)最高,冬季(1月)最低,与前人的研究结果一致。先前有研究报道,倒木呼吸速率的日变化模式与温度的日变化格局一致,最高值出现在中午<sup>[29]</sup>。本研究倒木呼吸速率在早、中、晚3个时间段差异不显著(P>0.05),这可能与茂兰喀斯特森林的特殊地形有关。倒木的分解和呼吸过程通常受到生境条件(如光照、温度和湿度)的影响,我们的研究样点选取在峰从之间的谷底平缓地域,且因群峰环绕谷底区域具有存温的特点,生境条件在一天中的变化可能不明显,微生物活性对倒木呼吸速率的贡献也保持相对稳定,因此倒木呼吸速率日变化不显著。 4.2 倒木呼吸速率模型结果分析

本研究构建的基础模型、扩展模型和线性混合效应模型的倒木呼吸速率模型拟合精度:线性混合效应模型>扩展模型>基础模型(表 2)。基础模型仅考虑温度作为影响倒木呼吸速率的主要因子,模型拟合效果一般,尤其在喀斯特这种地形地貌复杂,立地类型多样的地区。为避免以温度为单一变量对倒木呼吸速率预测 产生较大的误差,扩展模型在基础模型的基础上同时关注倒木含水量和初始元素氮含量的影响,使得模型可 以综合考虑多种因素共同作用,从而对原有基础模型参数的误差进行校正。但基础模型和扩展模型均是对数 据进行全局拟合,只能反应总样本的平均变化趋势,忽略了林木个体间的差异,也没有考虑数据间的时空序列 相关性,势必会对模型的准确性造成影响<sup>[30]</sup>。考虑可能会受到内部分组如倒木个体的影响的线性混合效应 模型大大提高了估测精度。实际上,线性混合效应模型由固定效应和随机效应两部分组成,既可以同时反映 整体变化规律和不同个体在整体中的变化,又能以随机效应参数的方差、协方差等信息来反映倒木个体间的 差异。此外,倒木呼吸速率数据来自于不同时间间隔下的多次重复观测,这类数据常伴随异方差和自相关特 性,违背了普通回归分析中的独立性假设,导致参数估计可能产生偏差。而线性混合效应模型在处理连续观 测数据存在的序列相关性等问题时,通过引入随机参数,并用方差-协方差结构有效应对数据间的相关性及 异质性,具有其他模型无法比拟的优势<sup>[31]</sup>。本研究所建立的倒木呼吸速率最优线性混合效应模型能够对喀 斯特森林倒木呼吸速率进行更好的估计。

4.3 倒木呼吸速率的驱动因子

本研究得出倒木呼吸速率受季节变化的显著影响(表 4, P<0.001), 孙秀云等<sup>[16]</sup>研究东北主要树种倒木 呼吸和 Tang 等<sup>[28]</sup>研究美国五大湖区域老龄森林倒木也得出同样结论。季节变化会引起某些环境因子如温 度、湿度和光照的改变, 而在影响倒木呼吸动态的诸多环境因子中, 温度起主导作用<sup>[14,29]</sup>。温度通过影响微 生物活性间接影响倒木呼吸速率, 温度升高微生物活性增强, 倒木分解、有机物的矿化和 CO<sub>2</sub>的释放加速。本 研究中倒木呼吸速率与其温度呈显著的正相关关系, 与刘强等<sup>[32]</sup> 对福建万木林粗木质残体呼吸研究以及吴 家兵等<sup>[13]</sup> 对长白山地区红松和紫锻倒木的呼吸研究结果一致。

本研究发现倒木呼吸速率显著受季节、树种、腐烂程度3者的交互作用显著影响(表4,P<0.01),与张丽 敏等<sup>[29]</sup>对东北11树种倒木呼吸的研究结果相似。不同的树种和腐烂等级的倒木个体结构和化学特性存在 差异,而这些差异通常是影响倒木呼吸速率的关键因素。本研究中倒木呼吸速率与倒木含水量间呈显著负相 关,与孙秀云等<sup>[16]</sup>研究倒木含水量对白桦、紫椴、蒙古栎、水曲柳和落叶松的倒木呼吸速率有负效应的结果 一致。但Wang等<sup>[7]</sup>研究美国黑云杉发现倒木呼吸速率随含水量增加而升高;贺旭东等<sup>[33]</sup>报道万木林常绿 阔叶林的倒木呼吸速率与含水量相关性不显著;吴家兵等<sup>[13]</sup>研究得出长白山地区红松和紫椴的倒木呼吸速 率随含水量先增加后降低。这些研究结果表明,倒木呼吸速率可能与倒木含水量高低有关,当含水量超过一 定的阈值,就会限制氧气的扩散速率,影响微生物的活动<sup>[8]</sup>。茂兰喀斯特区域气候湿润,年降雨量丰沛,倒木 的高含水量抑制了微生物活性及酶活性,从而减慢了倒木有机物的分解与呼吸作用。此外,我们的研究发现 倒木氮含量与倒木呼吸速率呈显著的正相关,这与 Noh 等<sup>[10]</sup>和 Johnston 等<sup>[34]</sup>的研究结果相吻合。氮元素是 微生物在分解过程中酶合成以及构成体内蛋白质结构的重要元素,倒木中氮含量高低会影响倒木微生物群落 及其分泌的胞外酶活性的大小。随着真菌因氮和降雨期间氮的输入,倒木中氮浓度升高,微生物群落的多样 性水平以及代谢能力增强,倒木分解和 CO<sub>2</sub>释放速度增大<sup>[35]</sup>。

#### 5 结论

喀斯特森林倒木呼吸速率受到季节的强烈影响,夏季最高(1.14 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>),冬季最低(0.13 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-2</sup>)。季节、树种、腐烂程度三者对呼吸速率的影响存在交互作用(P<0.01),倒木呼吸速率随倒木温度的升高和倒木氮含量的增加而增大,随倒木含水量的增加而减少。线性混合效应模型拟合精度(R<sup>2</sup>=0.90,AIC=125.24,BIC=146.08)均高于扩展模型(R<sup>2</sup>=0.83,AIC=139.06,BIC=152.88)和基础模型(R<sup>2</sup>=0.73,AIC=151.66,BIC=159.48),可为喀斯特常绿落叶阔叶混交林碳循环的深入研究提供有价值的数据参考。在未来的研究中,尝试运用线性混合效应模型来估算大区域尺度的倒木呼吸速率可以为森林生态系统的科学管理及可持续发展提供更加全面的科学参考。

#### 参考文献(References):

- [1] Harmon M E, Hua C. Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. BioScience, 1991, 41(9): 604-610.
- [2] 刘双江.大兴安岭火烧迹地粗木质残体的特征及其对土壤的影响[D].哈尔滨:东北林业大学,2016.
- [3] Chambers J Q, Schimel J P, Nobre A D. Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests. Biogeochemistry, 2001, 52(2): 115-131.
- [4] Herrmann S, Bauhus J. Effects of moisture, temperature and decomposition stage on respirational carbon loss from coarse woody debris (CWD) of important European tree species. Scandinavian Journal of Forest Research, 2013, 28(4): 346-357.
- [5] Shorohova E, Kapitsa E. Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests. Forest Ecology and Management, 2014, 315: 173-184.
- [6] Brischke C, Rapp A O. Influence of wood moisture content and wood temperature on fungal decay in the field: observations in different microclimates. Wood Science and Technology, 2008, 42(8): 663-677.
- [7] Wang C K, Bond-Lamberty B, Gower S T. Environmental controls on carbon dioxide flux from black spruce coarse woody debris. Oecologia, 2002, 132(3): 374-381.
- [8] Progar R A, Schowalter T D, Freitag C M, Morrell J J. Respiration from coarse woody debris as affected by moisture and saprotroph functional diversity in Western Oregon. Oecologia, 2000, 124(3): 426-431.
- [9] Harmon M, Franklin J, Swanson F, Sollins P, Gregory S, Lattin J, Anderson N, Cline S, Aumen N, Sedell J, Lienkaemper G, Cromack K, Cummins K. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in Ecological Research, 2004, 34: 59-234.
- [10] Noh N, Yoon T, Kim R H, Bolton N, Kim C, Son Y. Carbon and nitrogen accumulation and decomposition from coarse woody debris in a naturally regenerated Korean red pine (*Pinus densiflora* S. et Z.) forest. Forests, 2017, 8(6): 214.
- [11] Mackensen J, Bauhus J, Webber E. Decomposition rates of coarse woody debris—a review with particular emphasis on Australian tree species. Australian Journal of Botany, 2003, 51(1): 27.
- [12] Gough C M, Vogel C S, Kazanski C, Nagel L, Flower C E, Curtis P S. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest. Forest Ecology and Management, 2007, 244(1/2/3): 60-67.
- [13] 吴家兵,关德新,韩士杰,裴铁璠,施婷婷,张弥.长白山地区红松和紫椴倒木呼吸研究.北京林业大学学报,2008,30(2):14-19.
- [14] 慈航,李兆佳,周光益,赵厚本,邱治军,杨乐苏. 温度和元素含量对流溪河 2 个树种粗木质残体呼吸季节动态的影响. 林业科学研究, 2018,31(5):74-81.
- [15] Renninger H J, Carlo N, Clark K L, Schäfer K V R. Modeling respiration from snags and coarse woody debris before and after an invasive gypsy moth disturbance. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2014, 119(4): 630-644.
- [16] 孙秀云,王传宽. 东北主要树种倒木分解释放的 CO2通量. 生态学报,2007,27(12): 5130-5137.
- [17] 姜立春,张锐,李凤日. 基于线性混合模型的落叶松枝条长度和角度模型. 林业科学,2012,48(5): 53-60.
- [18] Sharma M, Parton J. Height-diameter equations for boreal tree species in Ontario using a mixed-effects modeling approach. Forest Ecology and Management, 2007, 249(3): 187-198.
- [19] 李春明. 基于广义线性混合效应模型的蒙古栎林单木枯损建模及影响因子分析. 林业科学研究, 2020, 33(6): 105-113.
- [20] 陈国栋,杜研,丁佩燕,郭珂歆,尹忠冬.基于混合效应模型的新疆天山云杉单木胸径预测模型构建.北京林业大学学报,2020,42(7):

#### http://www.ecologica.cn

12-22.

- [21] 李阳兵,王世杰,周德全. 茂兰岩溶森林的生态服务研究. 地球与环境,2005,33(2): 39-44.
- [22] 玉屏,兰洪波,冉景丞,姚正明. 茂兰自然保护区生物多样性现状及保护对策. 现代农业科技,2011(15): 233-234.
- [23] 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 刘璐. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林植被的空间异质性. 西北植物学报, 2011, 31(4): 815-822.
- [24] 龙翠玲,余世孝,熊志斌,魏鲁明. 茂兰喀斯特森林林隙的植物多样性与更新. 生物多样性,2005,13(1):43-50.
- [25] 刘济明. 茂兰喀斯特森林中华蚊母树群落土壤种子库动态初探. 植物生态学报,2000,24(3): 366.
- [26] 戚玉娇,张广奇,熊志斌,杨婷婷.喀斯特常绿落叶阔叶混交林粗木质残体的空间分布格局.生态学报,2019,39(13):4933-4943.
- [27] 吴邦利,龙翠玲,秦随涛. 茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林群落组成和优势种更新类型. 热带亚热带植物学报,2018,26(6): 651-660.
- [28] Tang J W, Bolstad P V, Desai A R, Martin J G, Cook B D, Davis K J, Carey E V. Ecosystem respiration and its components in an old-growth forest in the Great Lakes region of the United States. Agricultural and Forest Meteorology, 2008, 148(2): 171-185.
- [29] 张利敏,王传宽,唐艳. 11 种温带树种粗木质残体呼吸的时间动态. 生态学报,2010,30(12): 3126-3134.
- [30] Fortin M, Bedard S, DeBlois J, Meunier S. Predicting individual tree mortality in northern hardwood stands under uneven-aged management in southern Québec, Canada. Annals of Forest Science, 2008, 65(2): 205/1-205/11.
- [31] Groom J D, Hann D W, Temesgen H. Evaluation of mixed-effects models for predicting Douglas-fir mortality. Forest Ecology and Management, 2012, 276: 139-145.
- [32] 刘强,杨智杰,贺旭东,陈光水,郑群瑞.中亚热带常绿阔叶林粗木质残体呼吸季节动态及影响因素.生态学报,2012,32(10):3061-3068.
- [33] 贺旭东. 万木林常绿阔叶林粗木质残体碳库及其呼吸通量研究[D].福州: 福建师范大学,2010.
- [34] Johnston S R, Boddy L, Weightman A J. Bacteria in decomposing wood and their interactions with wood-decay fungi. Fems Microbiology Ecology, 2016,92(11): fiw179.
- [35] Noll L, Leonhardt S, Arnstadt T, Hoppe B, Poll C, Matzner E, Hofrichter M, Kellner H. Fungal biomass and extracellular enzyme activities in coarse woody debris of 13 tree species in the early phase of decomposition. Forest Ecology and Management, 2016, 378: 181-192.