

去除和添加凋落物对木荷林土壤呼吸的短期影响*

高 强^{1,2} 马明睿^{1,2} 韩 华^{1,2} 张维砚^{1,2} 王昊彬^{1,2} 郑泽梅^{1,2} 由文辉^{1,2*}

(¹华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; ²浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114)

摘 要 凋落物作为土壤呼吸的重要碳源, 其输入的数量和质量将对土壤呼吸产生重要影响。自 2011 年 2 月—2012 年 5 月, 在浙江天童森林生态系统设置对照、去除和加倍凋落物处理, 研究不同凋落物处理对木荷 (*Schima superba*) 林土壤呼吸速率、土壤温度和土壤含水量的影响。结果表明: 去除和加倍凋落物对土壤温度的影响不显著, 对土壤含水量的影响显著。相比对照的土壤呼吸速率 $2.52 \pm 0.29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 去除凋落物使土壤呼吸速率显著降低了 25.32%; 而加倍凋落物处理与对照之间的土壤呼吸速率无显著差异。不同凋落物处理下土壤呼吸均表现出明显的季节变化, 凋落物处理在湿季对土壤呼吸速率的影响接近显著 ($P=0.065$), 在干季不显著, 并且湿季的土壤呼吸速率显著高于干季。不同凋落物处理的土壤呼吸速率与土壤温度均呈显著相关, 土壤温度解释了土壤呼吸速率变异程度的 80.1%~90.3%, Q_{10} 值分别为 2.42、2.48 和 2.24; 而土壤呼吸速率与土壤含水量之间的相关性不显著。研究结果表明, 短期凋落物处理对土壤呼吸产生了影响, 并且这种影响因季节差异而不同, 证明了凋落物对于改变森林生态系统土壤呼吸和碳循环具有重要作用。

关键词 凋落物; 土壤温度; 土壤含水量; Q_{10} 值

中图分类号 S154.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2015)5-1189-09

Short-term effects of aboveground litter exclusion and addition on soil respiration in a *Schima superba* forest in Zhejiang Province, Eastern China. GAO Qiang^{1,2}, MA Ming-rui^{1,2}, HAN Hua^{1,2}, ZHANG Wei-yan^{1,2}, WANG Hao-bin^{1,2}, ZHENG Ze-mei^{1,2}, YOU Wen-hui^{1,2**} (¹College of Ecological and Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200241, China; ²Tiantong National Station of Forest Ecosystem, Chinese National Ecosystem Observation and Research Network, Ningbo 315114, Zhejiang, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(5): 1189–1197.

Abstract: Litter as one of the major carbon (C) source of soil respiration may affect the soil respiration via its quantity and quality. In order to examine the quantitative differences of soil respiration rate, soil temperature and soil moisture induced by litter exclusion and addition, a litter manipulation experiment with litter exclusion and addition was conducted in *Schima superba* forest in Tiantong Forest Ecosystem, Zhejiang Province, China from February 2011 to May 2012. The treatments of litter exclusion and addition had a significant effect on soil moisture, but no significant effect on soil temperature. Compared with the mean soil respiration rate in the control ($2.52 \pm 0.29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), the soil respiration rate was significantly decreased by 25.32% by litter exclusion but not significantly affected by litter addition treatment. The soil respiration showed an obvious seasonal variability under all three litter treatments, with a marginally significant difference in wet season ($P=0.065$), but no significant change in dry season. Meanwhile, soil respiration rates in wet season were much higher than that in dry season for the three litter treatments. A significant exponential correlation was found between the soil respiration rate and the soil temperature at 10 cm depth, which explained 80.1%–90.3% of seasonal variation of soil respiration rate under three litter treatments. The Q_{10} values in the control, litter exclusion and litter addition treatments were 2.42, 2.48 and 2.24, respectively. There was no significant

* 国家自然科学基金项目(31000231)和浙江天童国家野外科学观测站开放课题(TT201001)资助。

** 通讯作者 E-mail: youwh@yjsy.ecnu.edu.cn

收稿日期: 2014-09-10 接受日期: 2014-12-16

relationship between soil respiration rate and soil moisture under three litter treatments. The results indicated that the short-term effects of litter manipulation on soil respiration were dependent on seasonal changes, and litter played a great role in altering soil respiration and soil C cycle in forest ecosystems.

Key words: litter; soil temperature; soil moisture; Q_{10} value.

DOI:10.13292/j.1000-4890.20150304.010

全球尺度上,土壤比植物和大气储存有更多的有机碳(IPCC 2007),其储量占陆地生态系统碳储量的3/4以上(Lal 2004)。其中,土壤呼吸是全球碳循环的主要通过程和重要组成部分(Raich *et al.* 1992)。作为第二大的碳通量,其排放量($76.5 \text{ Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$)大约是化石燃料燃烧和森林砍伐释放量的10倍以上(Schimel *et al.* 2000)。土壤呼吸在陆地生态系统碳循环过程中起到了非常重要的调控作用(Raich *et al.* 1992; Lal 2004),它的微小变化都会对大气 CO_2 释放量和全球碳平衡产生显著影响(Burton *et al.* 2003)。

全球气候变化导致植物净初级生产力增加(Sayer *et al.* 2006a; Xu *et al.* 2013),进而促进了凋落物生产量的增加(Liu *et al.* 2005; Crow *et al.* 2009a)。凋落物是碳循环的一个重要组成部分,它通过在土壤和大气中间形成的缓冲层调控着土壤小气候(Sayer 2006)。同时,作为土壤重要的碳和营养元素来源,凋落物在数量(Sayer 2006)和质量(Liu *et al.* 2005)上的改变,可以影响植物根系活动、土壤微生物群落(Ryan *et al.* 2005; Sayer *et al.* 2006a)以及土壤呼吸。森林土壤呼吸速率和凋落物量之间存在显著的线性关系(Raich *et al.* 1989),即土壤呼吸随着凋落物增加而增加,随着凋落物减少而减少。在森林生态系统中,去除和添加凋落物可以显著降低和增加土壤呼吸速率(Nadelhoffer *et al.* 2004; Sulzman *et al.* 2005; Sayer *et al.* 2007; Wang *et al.* 2013; Yan *et al.* 2013),主要是因为去除和添加凋落物改变了土壤表面碳源的供给,并且可能改变了土壤的水热条件(Leff *et al.* 2012; Wang *et al.* 2013)。同时,去除和添加凋落物也可以通过改变土壤生物数量和活性而影响土壤碳库(王清奎 2011)。另外,凋落物对土壤呼吸的贡献,除了来自凋落物自身分解作用所产生的 CO_2 ,还包括由新输入凋落物对土壤有机质刺激所产生的“激发效应”(Crow *et al.* 2009a; Kuzyakov 2010; 王清奎, 2011)。它往往造成由添加凋落物所引起土壤呼吸速率增加的幅度大于因去除凋落物所引起土壤呼吸

速率减少的幅度(Nadelhoffer *et al.* 2004; Sulzman *et al.* 2005)。

尽管去除和添加凋落物对土壤呼吸的影响已有不少研究,但这种影响会因森林类型(Li *et al.* 2004; Sulzman *et al.* 2005; Wang *et al.* 2013; Yan *et al.* 2013),试验周期(Sayer 2006; Crow *et al.* 2009a; 王光军等 2009b; Wang *et al.* 2013)以及干湿季变化(邓琦等 2007)的不同而异。常绿阔叶林是我国东部地带性植被、全球常绿阔叶林的主体,同时也是我国生产力最高、生物多样性最丰富的植被类型之一(宋永昌等 1995)。木荷(*Schima superba*)作为亚热带常绿阔叶林分布最广的优势种之一,在森林生态系统演替和天然更新中发挥着重要作用。本研究是在木荷林土壤呼吸规律已有研究的基础上(郭明等 2011; 周文嘉等 2011),通过去除和添加凋落物处理的控制试验,研究不同凋落物处理对土壤呼吸和环境因子的影响机制,为准确评估和理解亚热带木荷林土壤碳库和碳循环过程提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验地位于浙江省宁波市天童森林生态系统国家野外科学观测站($29^{\circ}52'N$, $121^{\circ}39'E$, 海拔 200 m)。该区域位于中亚热带北缘,具有典型的亚热带季风气候,年均气温为 16.2°C ,通常每年有2个降水相对集中的湿季(4—6月和9—11月),年均降雨量为1374.7 mm。土壤类型为黄红壤,土壤质地以中壤到重壤为主,成土母质为中生代的沉积岩和部分酸性火成岩以及石英和花岗岩的残积风化物。土壤有机层厚度一般为5 cm左右,pH值范围为4.4~5.1(宋永昌等 1995)。

本研究于2010年12月开始,选取林龄为50年左右的木荷林作为研究对象,木荷林是20世纪60年代左右砍伐后,经保护自然生长成的次生林。林分密度为 $3767 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$,乔木层优势种主要为木荷、石栎(*Lithocarpus glaber*)等,灌木层主要优势种

为连蕊茶 (*Camellia fraterna*)。土壤容重为 $1.3 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$, 有机碳含量为 $35.0 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 细根生物量为 $2.8 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, 地表凋落物存贮量为 $1.6 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ (郭明等 2011)。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

2011 年 1 月初, 在浙江天童森林生态系统国家野外科学观测站, 选取立地较为整齐平坦、土壤养分含量和林分密度相对均匀的木荷林设置样地。随机选取 3 块 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 样地, 每块样地间隔 10 m 以上。在每块样地内, 随机放置 3 个 PVC 土壤环, 分别设置为去除 (NL) 凋落物, 加倍 (DL) 凋落物, 以及对照 (CK) 3 种凋落物处理。PVC 土壤环的内径 20 cm, 高 10 cm, 将 PVC 土壤环一头削尖, 插入土中, 露出地面 3 cm 左右, 在整个测定过程中保持位置不变。

具体设置方法是: (1) 去除凋落物: 第 1 次处理时, 剔除在每个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 样地内随机选取的 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 地表凋落物, 放置 PVC 土壤环, 并在上方 0.5 m 处用 1 mm 孔径尼龙网设置 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 的凋落物隔离网, 以防止后续凋落物落到地表, 网内凋落物每月月初收集 1 次; (2) 加倍凋落物: 放置 PVC 土壤环后, 每月初将去除凋落物处理每月收集到的凋落物, 均匀添加到加倍凋落物处理 PVC 土壤环所在的等面积区域; (3) 对照: 放置 PVC 土壤环后, 试验期间不对其进行任何改变, 保持凋落物凋落的自然状态和过程作为参考。

1.2.2 土壤呼吸、温度和含水量的测定

2011 年 2 月初 (第 1 次凋落物加倍处理完成) 至 2012 年 5 月, 在每月上下旬选取 1~2 个晴天, 于 9:00—12:00, 利用 Li-8100 土壤 CO_2 通量全自动测量系统 (Li-8100, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA), 对不同凋落物处理下的土壤呼吸速率进行测定, 取不同处理多次测定平均值作为该种处理土壤呼吸速率值。试验周期内共测定 28 次。测定土壤呼吸速率的同时, 用 Li-8100 系统自带的土壤温度探针测定 10 cm 的土壤温度, 用 EC-5 (Echo EC-5, Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA) 测定 5 cm 的土壤体积含水量, 测定时尽量靠近 PVC 土壤环外壁。为了保证不同凋落物处理土壤微环境一致, 每次测定前 24 h, 在不扰动 PVC 土壤环的前提下, 将土壤环上面的地表植被自土壤表层彻底剪除并保留枯枝落叶, 同时去除表层昆虫等活体生物, 尽量不破坏土壤, 以减少土壤扰动及根系损伤对测定结果产生的影响。

1.3 数据处理

数据分析前, 将测定日不同凋落物处理下各测定点土壤呼吸速率、温度和含水量数值进行平均, 并对所有数据进行正态分布和方差齐性检验。采用重复测量方差分析 (repeated measures ANOVA) 结合 LSD 多重比较, 分析去除和加倍凋落物处理影响下土壤呼吸速率、土壤温度和土壤含水量在整个试验周期, 以及分别在湿季和干季内的差异显著性。同时, 应用 t -检验比较去除、加倍凋落物处理下土壤温度、土壤含水量和土壤呼吸速率在湿季和干季间的差异显著性。所有数据分为不连续的时间段, 分别是湿季 (4—6, 9—11 月) 和干季 (7—8, 12—3 月)。

土壤呼吸速率与土壤温度之间的关系采用指数回归模型分析, 回归模型为: $R_s = ae^{bT}$ (Luo *et al.*, 2001)。式中 R_s 为土壤呼吸速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), T 为土壤温度 ($^\circ\text{C}$), a 为 $0 \text{ }^\circ\text{C}$ 时土壤呼吸速率, b 为温度反应常数 (Luo *et al.*, 2001)。温度敏感性系数 Q_{10} 值计算方法: $Q_{10} = e^{10b}$, b 同上式 (Qi *et al.*, 2001)。去除和添加凋落物处理对土壤呼吸贡献率 = (去除/加倍凋落物处理的土壤呼吸速率 - 凋落物对照处理的土壤呼吸速率) / 凋落物对照处理的土壤呼吸速率 $\times 100\%$ 。所有统计分析和绘图均在 SPSS 20.0 和 SigmaPlot 10.0 中实现。

2 结果与分析

2.1 凋落物对土壤温度和土壤含水量的影响

木荷林中, 在对照、去除和加倍凋落物处理下, 土壤温度均呈现明显的季节变化 (图 1), 但不同处理间的差异不显著 (表 1), 并且土壤温度在湿季均显著高于干季 ($P < 0.05$) (表 2)。与平均土壤温度

表 1 木荷林 3 种凋落物处理在湿季、干季以及整个试验周期内土壤呼吸速率 (R_s)、土壤温度 (T) 和土壤含水量 (M) 的重复测量方差分析

Table 1 Repeated measures ANOVA for soil respiration rate (R_s), soil temperature (T) and soil moisture (M) by three litter treatments in wet season, dry season and whole study period in *Schima superba* forest

指标		湿季		干季		整个周期	
		(4—6, 9—11 月)		(7—8, 12—3 月)			
		月份 间效应	处理 间效应	月份 间效应	处理 间效应	月份 间效应	处理 间效应
R_s	F	33.0	4.5	51.3	2.2	47.1	3.8
	P	0.000	0.065	0.000	0.188	0.000	0.087
T	F	403.1	1.2	2435.9	3.6	1641.2	2.2
	P	0.000	0.368	0.000	0.092	0.000	0.188
M	F	7.1	9.0	3.0	10.6	4.6	10.2
	P	0.000	0.016	0.004	0.011	0.000	0.012

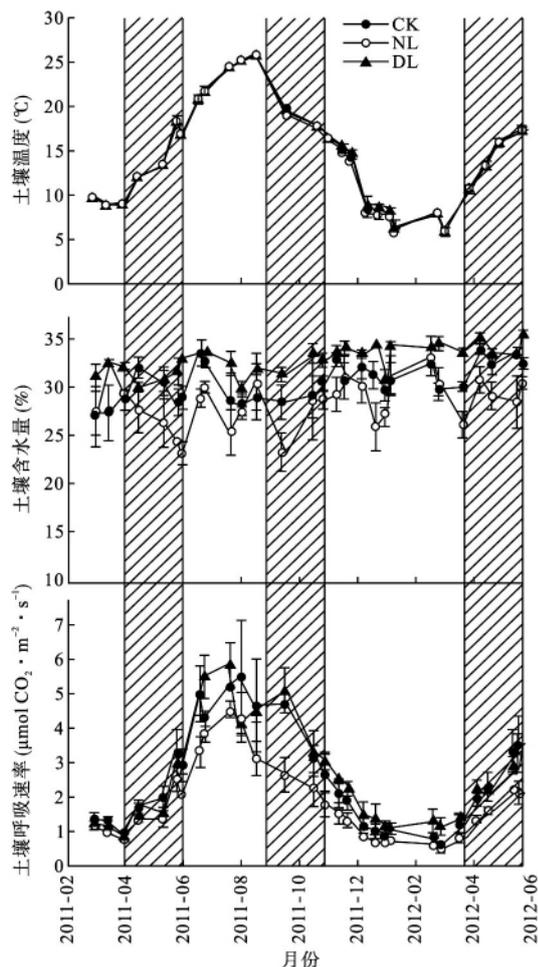


图1 土壤温度、土壤含水量和土壤呼吸速率在木荷林3种凋落物处理的季节动态

Fig.1 Seasonal variations of soil temperature, soil moisture and soil respiration rate under three litter treatments in *Schima superba* forest

$N=3$, 数据为平均值 \pm 标准误; 阴影部分表示湿季。NL, 去除凋落物, DL, 加倍凋落物, CK, 对照。下同。

相似, 湿季和干季内土壤温度在3种凋落物处理间的差异也不显著(表2)。

土壤含水量在3种凋落物处理均未呈现季节动态(图1), 去除凋落物显著降低了土壤含水量, 而加倍凋落物和对照之间的土壤含水量无显著差异(表2)。不同季节内, 对照处理湿季土壤含水量显著高于干季, 去除和加倍凋落物处理的土壤含水量在湿季和干季间差异不显著(表2)。湿季内, 去除凋落物显著降低了土壤含水量, 而加倍凋落物和对照之间的土壤含水量没有显著差异(表2); 干季内则是加倍凋落物显著提高了土壤含水量, 而去除凋落物和对照之间的土壤含水量没有显著差异(表2)。

2.2 凋落物对土壤呼吸的影响

木荷林内, 土壤呼吸速率在对照、去除和加倍凋

落物处理均呈现明显的季节动态, 变化趋势与土壤温度相似(图1)。土壤呼吸速率在对照、去除和加倍凋落物处理的平均值分别为 2.52 ± 0.29 、 1.83 ± 0.22 和 $2.61 \pm 0.28 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 大小顺序为加倍凋落物>对照>去除凋落物(表2), 但只有去除凋落物显著降低了土壤呼吸速率(表2), 加倍凋落物没有显著影响土壤呼吸速率(表2)。不同季节内, 对照、去除和加倍凋落物处理下土壤呼吸速率均表现为湿季显著高于干季(表2)。在湿季和干季内, 土壤呼吸速率对不同凋落物处理响应结果不同, 具体表现为: 湿季内, 去除凋落物显著降低了土壤呼吸速率(表2), 这与整个试验周期内的响应结果一致, 而干季内, 3种凋落物处理间的土壤呼吸速率无显著差异(表2)。

2.3 凋落物对土壤呼吸的贡献

去除和加倍凋落物处理对木荷林土壤呼吸产生了明显影响(图2)。试验周期内, 去除凋落物处理平均降低了25.32%的土壤呼吸速率。相反, 加倍凋落物处理使土壤呼吸速率平均增加了17.86%。去除和加倍凋落物处理对土壤呼吸速率的影响幅度在湿季和干季内表现不同, 其中去除凋落物处理的土壤呼吸速率在湿季和干季分别降低了28.53%和21.61%, 湿季降低幅度大于干季; 加倍凋落物处理后土壤呼吸速率在湿季和干季分别增加了30.65%和28.66%, 湿季的增加幅度大于干季。同时, 去除凋落物处理对土壤呼吸速率的影响在不同时间波动较小, 加倍凋落物处理对土壤呼吸速率的影响, 在试验开始阶段的趋势并不明显, 而是随着时间的推移逐渐增强(图2)。

表2 土壤温度、含水量和土壤呼吸速率在不同季节和3种凋落物处理间的差异

Table 2 Differences of soil temperature, soil moisture and soil respiration rate between seasons under three litterfall treatments for *Schima superba* forest

指标	时间	对照	去除凋落物	加倍凋落物
土壤温度 T (°C)	湿季	16.9 ± 0.7 a*	16.7 ± 0.7 a*	16.8 ± 0.7 a*
	干季	12.3 ± 2.0 b*	12.1 ± 2.1 b*	12.4 ± 2.0 a*
	平均	14.8 ± 1.1 a	14.6 ± 1.1 a	14.8 ± 1.1 a
土壤含水量 M (%)	湿季	31.49 ± 0.51 a*	28.12 ± 0.67 b	33.21 ± 0.40 a
	干季	30.17 ± 0.49 b*	28.70 ± 0.66 bc	32.88 ± 0.44 a
	平均	30.88 ± 0.37 a	28.39 ± 0.47 b	33.06 ± 0.29 a
土壤呼吸速率 R_s ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	湿季	3.00 ± 0.28 a*	2.09 ± 0.19 b*	3.09 ± 0.31 a*
	干季	1.97 ± 0.51 a*	1.52 ± 0.40 a*	2.06 ± 0.45 a*
	平均	2.52 ± 0.29 a	1.83 ± 0.22 b	2.61 ± 0.28 a

数值为平均值 \pm 标准误。 $N=3$ 。同行不同小写字母表示3种凋落物处理间差异显著($P<0.05$); * 同种凋落物处理在不同季节间差异显著($P<0.05$)。

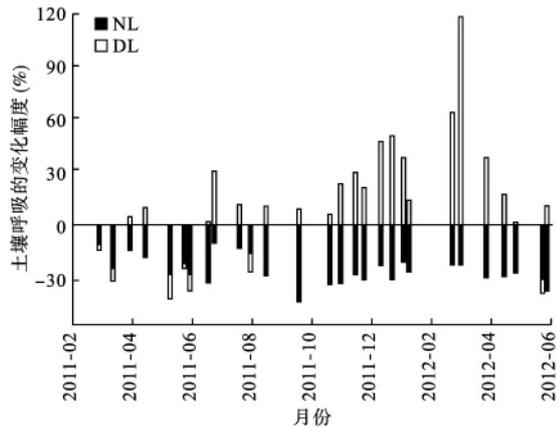


图2 去除和加倍凋落物影响下土壤呼吸速率的变化幅度
Fig.2 Fluctuation of soil respiration rate induced by litter exclusion and addition in *Schima superba* forest

2.4 土壤呼吸与土壤温度和含水量的关系

图3表明,去除和加倍凋落物处理并没有改变土壤温度与土壤呼吸速率的指数关系。对照、去除和加倍凋落物处理的土壤温度与土壤呼吸速率之间均呈现显著指数相关关系,回归方程系数如表3所示。土壤温度在对照、去除和加倍凋落物处理中分别解释了89.5%、90.3%和80.1%土壤呼吸速率的变异。另外, Q_{10} 作为土壤呼吸温度敏感性系数,反映了土壤呼吸速率对于土壤温度的敏感性。对照、去

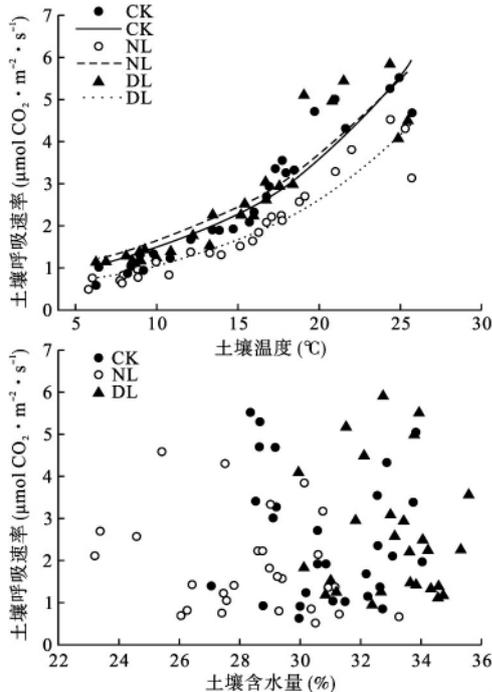


图3 不同凋落物处理下土壤呼吸速率与土壤温度和土壤含水量的回归关系
Fig.3 Regression relationships between soil respiration rate, temperature and moisture under different litter treatments in *Schima superba* forest

表3 不同凋落物处理土壤呼吸速率与土壤温度的指数关系模型

Table 3 Exponential relationships between soil respiration rate and temperature under different litter treatments

凋落物处理	a	b	参数			
			N	R ²	P	Q ₁₀
CK	0.6107	0.0884	28	0.895	<0.001	2.42
NL	0.4267	0.0909	28	0.903	<0.001	2.48
DL	0.7237	0.0808	28	0.801	<0.001	2.24

模型: $R_s = ae^{bt}$ 。

除和加倍凋落物处理下 Q_{10} 分别为 2.42、2.48 和 2.24(表3),大小顺序为: 去除凋落物>对照>加倍凋落物,说明去除和加倍凋落物处理可能影响土壤呼吸的温度敏感性,而且与去除凋落物处理相比,加倍凋落物对土壤呼吸温度敏感性的影响程度更大。

土壤呼吸速率与土壤含水量的回归分析表明,3种凋落物处理土壤呼吸速率与土壤含水量之间相关性不显著(图3),说明土壤含水量不能很好地解释凋落物处理下土壤呼吸速率的变异。

3 讨论

3.1 凋落物处理对土壤呼吸的影响

凋落物作为土壤有机质的重要来源和土壤呼吸的重要组成部分,改变凋落物输入首先可以改变凋落物数量、有机质来源和土壤养分,从而影响土壤微生物群落和土壤呼吸(Crow et al., 2009b; Chen et al., 2012)。在森林生态系统,添加和去除凋落物能显著增加和降低凋落物分解(Sayer et al., 2006b)和土壤呼吸速率(Boone et al., 1998; Nadelhoffer et al., 2004; Sulzman et al., 2005)。而且,加倍凋落物所引起的土壤呼吸的增加程度远大于去除凋落物所引起的土壤呼吸的降低程度(Raich et al., 1992; Nadelhoffer et al., 2004; Sulzman et al., 2005; Wang et al., 2013),说明额外的凋落物输入可能刺激了现存有机质的分解(Nadelhoffer et al., 2004)。向土壤中添加简单和复杂的有机基质会引起土壤中原有有机物的短期变化,这种现象称为“激发效应”(Kuzakov et al., 2000)。再者,凋落物输入途径和量的变化还可以通过改变凋落物层和土壤微生物群落来影响土壤碳库和碳循环。凋落物作为土壤动物和微生物重要的食物来源,其蓄积量决定了土壤动物和微生物的数量,引起土壤呼吸速率的改变(刘尚华等, 2008)。并且加倍凋落物还增加了凋落物层的真菌和细菌的总生物量,去除凋落物减少了真菌总生物量,从而影响土壤呼吸(Nadelhoffer et al., 2004)。

通常认为,去除和添加凋落物能显著降低和增加土壤呼吸(Boone *et al.*, 1998; Nadelhoffer *et al.*, 2004; Sulzman *et al.*, 2005)。一般情况下,去除凋落物后,土壤呼吸速率会降低7%~60%(Sayer *et al.*, 2006b),不同的响应结果可能与研究区域、地理位置、地上植被类型、凋落物去除时间,以及土壤呼吸测定时间的不同有一定关系(Sayer *et al.*, 2006b; Leff *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2013)。本研究结果与其他研究结果相似(Sayer *et al.*, 2007; Leff *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2013),去除凋落物显著降低了土壤呼吸速率(表1、表2),并且本研究中土壤呼吸速率降低的比例(25.32%)处于7%~60%,也处于中国南方亚热带森林3个演替阶段的17%~44%之内(Tang *et al.*, 2006),与温带森林的22%(Rey *et al.*, 2002),马尾松林的22%(Yan *et al.*, 2013),亚热带森林的22.6%(Wang *et al.*, 2013)以及混交林的24%较为接近(Yan *et al.*, 2013),高于杉木人工林的14.97%和枫香林的18.62%(王光军等, 2009a, 2009b),但低于樟树林的39%(Yan *et al.*, 2013)和热带山地云雾林的37%(Zimmermann *et al.*, 2009)。去除凋落物能显著降低土壤呼吸,这是因为凋落物量的减少意味着新输入的待分解有机碳数量会减少,并且去除凋落物可以改变土壤微生物群落的结构组成,最终导致土壤呼吸速率降低(Li *et al.*, 2004)。与之相反,加倍凋落物可以显著增加土壤有机碳的输入量,同时生长在老叶上的微生物群落在某种程度上增加了分解者的数量,所以去除凋落物并不仅是对土壤呼吸底物来源的基质的去除,也是对分解者的去除。

本研究中,加倍凋落物提高了17.86%的土壤呼吸速率(图2),低于因去除凋落物而降低的土壤呼吸速率比例(25.32%),这说明去除和加倍凋落物处理对土壤呼吸的影响并不成同等比例。这与汪金松等(2012)在油松人工林以及Boone等(1998)在哈佛森林的研究结果一致,并且本研究对照与加倍凋落物处理之间土壤呼吸速率的差异并不显著,这与Yan等(2013)在樟树林和马尾松林的结果一致。通常认为,添加凋落物后会提高土壤呼吸速率(Sayer 2006),这更多的是因为凋落物添加后造成的“激发效应”,即凋落物的输入增加了土壤微生物碳和能量的输入,同时使更多新鲜植物有机碳残体输入土壤,提高了土壤有机碳矿化速率,最终提高土壤呼吸速率(Kuzyakov, 2010)。但也有一些研究表

明,新的有机碳输入可以补偿固有有机碳分解所造成的损耗,从而达到新的平衡,并不产生更多的“激发效应”(Kuzyakov, 2011; Leff *et al.*, 2012)。在这种情况下,正如本研究结果所示,加倍凋落物处理并未显著增加土壤呼吸速率(表2)。这一结果还有可能由其他几个方面因素造成:首先,在试验期间,可用于分解的底物基质并未对土壤微生物产生限制作用,所以,加倍凋落物处理不会对土壤呼吸速率产生显著影响;其次,凋落物自身分解也需要一定时间,相比在温带和寒带群落中进行的凋落物控制试验(2~8年)(Fröberg *et al.*, 2005; Sulzman *et al.*, 2005),本研究的周期较短,而由此造成的凋落物分解可能不完全,使得加倍凋落物处理对土壤呼吸速率的显著影响还未能完全产生;第三,在不同类型森林生态系统中,土壤呼吸和微生物活动对凋落物处理响应的的时间不同(Nadelhoffer *et al.*, 2004),造成土壤“激发效应”的持续时间也不同(Fontaine *et al.*, 2007)。

此外,去除和加倍凋落物对土壤呼吸的影响,还表现在改变凋落物向土壤中的养分释放,而土壤营养元素含量的高低,可以调控植物根系生长发育。作为植物重要的吸收器官和代谢器官,根系的生长发育直接影响到根呼吸的大小,尤其是土壤氮元素可以通过影响细根代谢强度等方面影响根呼吸。有研究表明,细根的氮含量与根呼吸具有线性相关(Pregitzer *et al.*, 1998)。Burton等(2000)指出,氮有效性高的细根代谢强度大,分配于细根的碳水化合物多并且根呼吸速率高。Xu等(2013)通过对68篇改变地上凋落物输入的研究进行的整合分析发现,去除凋落物使得土壤氮含量平均降低了14%,但添加凋落物对土壤氮含量并没有显著影响。那么,去除和加倍凋落物处理对土壤氮含量的不同影响,会导致它们对细根吸收氮含量的不同影响,从而可能导致不同凋落物处理影响下根呼吸速率的响应产生差异。这可能也是本研究中去除凋落物显著降低土壤呼吸速率,而加倍凋落物与对照间土壤呼吸速率没有显著差异的另一个原因。

去除和加倍凋落物对土壤养分的影响,还可能体现在对植物萌发和生长状况的影响(de Dieu Nzila *et al.*, 2002; Haeussler *et al.*, 2005),从而改变光合产物提供根代谢和生长所需的碳输入,影响根生物量和根呼吸强度。例如,在加拿大的美洲山杨林(*Populus tremuloides*),去除森林枯落物层后第1年虽然刺激了杨树的更新,但抑制了杨树和白云杉的

高度生长(Haeussler *et al.* 2005)。在刚果的森林, 去除凋落物2年后树木的生长显著降低, 而加倍凋落物则刺激了树木生长(de Dieu Nzila *et al.*, 2002)。因此在森林生态系统中, 阻止凋落物进入土壤表面或者去除凋落物的处理会造成土壤呼吸速率的显著降低(Zimmermann *et al.* 2009)。显然, 去除和加倍凋落物对植物生长和根呼吸的影响主要是通过改变凋落物分解向土壤中的养分释放, 进而改变了土壤养分的可利用性和对植物的养分供应。

3.2 凋落物处理对土壤呼吸影响的季节差异

3种凋落物处理对土壤呼吸的影响都呈现明显季节动态, 变化趋势与土壤温度相似(图1)。凋落物处理对土壤呼吸在不同季节的影响不同。湿季内3种凋落物处理间土壤呼吸速率的差异接近显著($P=0.065$) (表1), 而干季内凋落物处理对土壤呼吸速率没有显著影响($P=0.188$) (表1), 其中湿季内, 去除凋落物与对照之间的土壤呼吸速率存在显著差异(表2), 加倍凋落物与对照间土壤呼吸速率无显著差异($P>0.05$) (表2)。这说明3种凋落物处理对土壤呼吸速率的显著影响, 主要体现在湿季内去除凋落物对土壤呼吸速率的显著影响, 而加倍凋落物对土壤呼吸速率的影响有限。

另外3种凋落物处理下的土壤呼吸速率均表现为湿季显著高于干季($P<0.05$) (表2), 说明凋落物处理对土壤呼吸的影响主要发生在湿季, 这与邓琦等(2007)在南亚热带森林的研究结果一致。产生这样的季节差异主要是因为, 在温度更高的湿季, 水热条件好, 利于植物光合作用, 促进生长, 可以提供土壤更多的碳输入, 同时土壤温度高增强土壤微生物和酶活性, 因此使得土壤呼吸速率更高。相反, 干季的水热条件差, 由于植物生长较慢, 土壤微生物活性差, 土壤呼吸速率就会较低。这与南亚热带森林生态系统(Mo *et al.* 2007 2008; 邓琦等 2009)的研究结果一致。同时, 凋落物分解与温度存在相关性, 因此, 湿季温度较高, 可能造成凋落物自身 CO_2 释放量的增加, 也就是凋落物分解速率更高, 从而显著提高土壤呼吸速率; 反之, 干季不利于凋落物的分解, 土壤呼吸速率较低。

3.3 土壤温度和含水量对土壤呼吸的影响

凋落物层在大气和土壤之间起着保护作用, 调控着诸如土壤温度、土壤含水量等土壤的理化性质(Sayer 2006)。土壤温度和土壤水分的有效性也可以直接改变植物根系的活动以及土壤微生物, 甚至

影响土壤自养呼吸和异养呼吸(Raich *et al.*, 1992)。

土壤温度在对照、去除和加倍凋落物处理之间的变化很小, 而且没有显著差异, 这可能是因为虽然对土壤表面进行了去除或加倍凋落物处理, 但木荷林内郁闭度较好, 并没有更多的太阳辐射进入林内, 从而缓解了凋落物处理间土壤温度的差异。本研究结果显示, 3种凋落物处理下的土壤呼吸速率与土壤温度之间都具有显著指数相关性($P<0.001$), 3种凋落物处理都没有改变土壤呼吸速率与土壤温度的指数关系, 并且土壤温度解释了土壤呼吸速率80.1%~90.3%的变异, 说明土壤温度是影响木荷林土壤呼吸速率的主要因素, 这与已有的研究结果(Sulzman *et al.* 2005; Tu *et al.* 2011; Savage *et al.*, 2013)一致。

不同凋落物处理土壤含水量不能很好地解释因去除和加倍凋落物处理产生的土壤呼吸差异, 这与王光军等(2009b)在杉木林的研究结果一致。这可能是因为浙江天童地区降雨较多, 不同凋落物处理下土壤含水量变化范围相对平均, 并且保持在较高水平(20%~35%), 难以成为影响土壤呼吸速率的主要限制因子。虽然土壤含水量和土壤呼吸速率无明显相关性, 但是去除和加倍凋落物处理显著改变了土壤含水量, 表现为去除凋落物降低了土壤含水量, 加倍凋落物提高了土壤含水量。土壤含水量可以通过改变土壤微生物量、活性以及植物根系生长状况, 从而影响土壤呼吸速率(王光军等, 2009b)。土壤呼吸速率在去除、加倍凋落物处理下的响应结果也可能是由土壤含水量差异间接造成的。

3.4 土壤呼吸温度敏感性的变化

土壤呼吸速率温度敏感性系数 Q_{10} 值在不同的生态系统有所不同, 受到土壤生物、底物质量等多种因素调控, 并且随着土壤温度和含水量的变化而变化(杨庆朋等, 2011)。本试验凋落物对照处理的 Q_{10} 值为2.42, 处于全球(1.8~4.1)范围之内(Bååth *et al.* 2003), 接近全球各生态系统 Q_{10} 值中位数2.4(Raich *et al.*, 1992), 高于热带森林平均值2.1(Bekku *et al.* 2003), 同时处于我国森林土壤呼吸 Q_{10} 值(1.33~5.53)的范围之内(陈光水等, 2008), 但低于我国亚热带森林的平均值2.55(黄承才等, 1999)。去除和加倍凋落物处理对土壤呼吸温度敏感性的影响, 可能因研究区域、森林类型等方面的不同而产生差异。本研究中, 去除和加倍凋落物处理的 Q_{10} 值为2.48和2.24, 说明相比对照的 Q_{10} 值, 去

除凋落物处理增加了土壤呼吸速率温度敏感性,这与枫香林、樟树林的研究结果(王光军等 2009a)一致,而与邓琦等(2007)在南亚热带森林的研究结果相反;也说明加倍凋落物处理降低了土壤呼吸速率的温度敏感性,这与Boone等(1998)在Harvard森林的研究结果一致。去除凋落物增加土壤呼吸温度敏感性,说明土壤中稳定有机碳对温度升高的敏感性要比活性有机碳强,加倍凋落物降低土壤呼吸温度敏感性可能是因为土壤温度升高造成的(Yuste *et al.* 2007)。因此,本研究中,干季内加倍凋落物处理下相对较高的土壤温度(表2)可能在一定程度上解释了加倍凋落物处理降低土壤呼吸温度敏感性。

本研究阐明了去除和加倍凋落物处理对浙江天童亚热带木荷林土壤呼吸的短期影响,分析了不同凋落物处理水热因子的变化以及它们对土壤呼吸的短期影响。由于试验周期具有一定局限性,特别是加倍凋落物对土壤呼吸的影响没有明显变化,今后还需进行长期试验验证。此外,应加强改变凋落物输入对土壤碳库各组分以及土壤生物影响的研究,以加深对森林土壤碳循环在全球变化背景下响应机制的了解。

参考文献

- 陈光水,杨玉盛,吕萍萍,等. 2008. 中国森林土壤呼吸模式. 生态学报, **28**(4): 1748-1761.
- 邓琦,刘世忠,刘菊秀,等. 2007. 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, **9**(22): 976-986.
- 邓琦,周国逸,刘菊秀,等. 2009. CO₂浓度倍增、高氮沉降和高降雨对南亚热带人工模拟森林生态系统土壤呼吸的影响. 植物生态学报, **33**(6): 1023-1033.
- 郭明,康蒙,仲强,等. 2011. 浙江天童森林退化和受损对土壤呼吸的影响. 华东师范大学学报: 自然科学版, (4): 53-60.
- 黄承才,葛滢,常杰,等. 1999. 中亚热带东部三种主要木本群落土壤呼吸的研究. 生态学报, **19**(3): 36-40.
- 刘尚华,吕世海,冯朝阳,等. 2008. 京西百花山区六种植物群落凋落物及土壤呼吸特性研究. 中国草地学报, **30**(1): 78-86.
- 宋永昌,王祥荣. 1995. 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海: 上海科学技术文献出版社.
- 汪金松,赵秀海,张春雨,等. 2012. 改变C源输入对油松人工林土壤呼吸的影响. 生态学报, **32**(9): 2768-2777.
- 王光军,田大伦,闫文德,等. 2009a. 去除和添加凋落物对枫香(*Liquidambar formosana*)和樟树(*Cinnamomum camphora*)林土壤呼吸的影响. 生态学报, **29**(2): 643-652.
- 王光军,田大伦,闫文德,等. 2009b. 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, **33**(4): 739-

- 747.
- 王清奎. 2011. 碳输入方式对森林土壤碳库和碳循环的影响研究进展. 应用生态学报, **22**(4): 1075-1081.
- 杨庆朋,徐明,刘洪升,等. 2011. 土壤呼吸温度敏感性的影响因素和不确定性. 生态学报, **31**(8): 2301-2311.
- 周文嘉,石兆勇,王妮. 2011. 中国东部亚热带森林土壤呼吸的时空格局. 植物生态学报, **35**(7): 731-740.
- Bååth E, Wallander H. 2003. Soil and rhizosphere microorganisms have the same Q_{10} for respiration in a model system. *Global Change Biology*, **9**: 1788-1791.
- Bekku YS, Nakatsubo T, Kume A, *et al.* 2003. Effect of warming on the temperature dependence of soil respiration rate in arctic, temperate and tropical soils. *Applied Soil Ecology*, **22**: 205-210.
- Boone RD, Nadelhoffer KJ, Canary JD, *et al.* 1998. Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, **396**: 570-572.
- Burton A, Pregitzer K, Hendrick R. 2000. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, **125**: 389-399.
- Burton AJ, Pregitzer KS. 2003. Field measurements of root respiration indicate little to no seasonal temperature acclimation for sugar maple and red pine. *Tree Physiology*, **23**: 273-280.
- Chen D, Zhou L, Wu J, *et al.* 2012. Tree girdling affects the soil microbial community by modifying resource availability in two subtropical plantations. *Applied Soil Ecology*, **53**: 108-115.
- Crow SE, Lajtha K, Bowden RD, *et al.* 2009a. Increased coniferous needle inputs accelerate decomposition of soil carbon in an old-growth forest. *Forest Ecology and Management*, **258**: 2224-2232.
- Crow SE, Lajtha K, Filley TR, *et al.* 2009b. Sources of plant-derived carbon and stability of organic matter in soil: Implications for global change. *Global Change Biology*, **15**: 2003-2019.
- Curiel Yuste J, Baldocchi DD, Gershenson A, *et al.* 2007. Microbial soil respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Global Change Biology*, **13**: 2018-2035.
- de Dieu Nzila J, Bouillet JP, Laclau JP, *et al.* 2002. The effects of slash management on nutrient cycling and tree growth in *Eucalyptus* plantations in the Congo. *Forest Ecology and Management*, **171**: 209-221.
- Fontaine S, Barot S, Barre P, *et al.* 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, **450**: 277-280.
- Fröberg M, Kleja DB, Bergkvist B, *et al.* 2005. Dissolved organic carbon leaching from a coniferous forest floor: A field manipulation experiment. *Biogeochemistry*, **75**: 271-287.
- Haeussler S, Kabzems R. 2005. Aspen plant community response to organic matter removal and soil compaction. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**: 2030-2044.
- IPCC. 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis: Summary for policymakers. IPCC WGI Fourth Assessment Report. New York: Cambridge University Press.
- Kuzyakov Y. 2010. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, **42**: 1363-1371.

- Kuzyakov Y. 2011. Ecology: Prime time for microbes. *Nature Climate Change*, **1**: 295–297.
- Kuzyakov Y, Friedel JK, Stahr K. 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, **32**: 1485–1498.
- Lal R. 2004. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, **304**: 1623–1627.
- Leff JW, Wieder WR, Taylor PG, et al. 2012. Experimental litterfall manipulation drives large and rapid changes in soil carbon cycling in a wet tropical forest. *Global Change Biology*, **18**: 2969–2979.
- Li Y, Xu M, Sun OJ, et al. 2004. Effects of root and litter exclusion on soil CO₂ efflux and microbial biomass in wet tropical forests. *Soil Biology and Biochemistry*, **36**: 2111–2114.
- Liu L, King JS, Giardina CP. 2005. Effects of elevated concentrations of atmospheric CO₂ and tropospheric O₃ on leaf litter production and chemistry in trembling aspen and paper birch communities. *Tree Physiology*, **25**: 1511–1522.
- Luo Y, Wan S, Hui D, et al. 2001. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, **413**: 622–625.
- Mo J, Zhang W, Zhu W, et al. 2007. Response of soil respiration to simulated N deposition in a disturbed and a rehabilitated tropical forest in southern China. *Plant and Soil*, **296**: 125–135.
- Mo J, Zhang W, Zhu W, et al. 2008. Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China. *Global Change Biology*, **14**: 403–412.
- Nadelhoffer KJ, Boone RD, Bowden RD, et al. 2004. The DIRT experiment: Litter and root influences on forest soil organic matter stocks and function // Aber JD, ed. *Forests in Time: The Environmental Consequences of 1000 Years of Change in New England*. New Haven, CT: Yale University Press: 300–315.
- Pregitzer KS, Laskowski MJ, Burton AJ, et al. 1998. Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiology*, **18**: 665–670.
- Qi Y, Xu M. 2001. Spatial and seasonal variations of Q₁₀ determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest. *Global Biogeochemical Cycles*, **15**: 687–696.
- Raich JW, Nadelhoffer KJ. 1989. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: Global trends. *Ecology*, **70**: 1346–1354.
- Raich JW, Schlesinger WH. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, **44**: 81–99.
- Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, et al. 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology*, **8**: 851–866.
- Ryan MG, Law BE. 2005. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, **73**: 3–27.
- Savage KE, Parton WJ, Davidson EA, et al. 2013. Long-term changes in forest carbon under temperature and nitrogen amendments in a temperate northern hardwood forest. *Global Change Biology*, **19**: 2389–2400.
- Sayer EJ. 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, **81**: 1–31.
- Sayer EJ, Powers JS, Tanner EVJ. 2007. Increased litterfall in tropical forests boosts the transfer of soil CO₂ to the atmosphere. *PLoS ONE*, **2**: e1299.
- Sayer EJ, Tanner EVJ, Cheesman AW. 2006a. Increased litterfall changes fine root distribution in a moist tropical forest. *Plant and Soil*, **281**: 5–13.
- Sayer EJ, Tanner EVJ, Lacey AL. 2006b. Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and mesoarthropod abundance in a tropical moist forest. *Forest Ecology and Management*, **229**: 285–293.
- Schimel D, Melillo J, Tian H, et al. 2000. Contribution of increasing CO₂ and climate to carbon storage by ecosystems in the United States. *Science*, **287**: 2004–2006.
- Sulzman EW, Brant JB, Bowden RD, et al. 2005. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest. *Biogeochemistry*, **73**: 231–256.
- Tang XL, Zhou GY, Liu SG, et al. 2006. Dependence of soil respiration on soil temperature and soil moisture in successional forests in southern China. *Journal of Integrative Plant Biology*, **48**: 654–663.
- Tu LH, Hu TX, Zhang J, et al. 2011. Short-term simulated nitrogen deposition increases carbon sequestration in a *Pleio-blastus amarus* plantation. *Plant and Soil*, **340**: 383–396.
- Wang Q, He T, Wang S, et al. 2013. Carbon input manipulation affects soil respiration and microbial community composition in a subtropical coniferous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **178–179**: 152–160.
- Xu S, Liu L, Sayer EJ. 2013. Variability of aboveground litter inputs alters soil physicochemical and biological processes: A meta-analysis of litterfall manipulation experiments. *Biogeosciences Discuss*, **10**: 5245–5272.
- Yan W, Chen X, Tian D, et al. 2013. Impacts of changed litter inputs on soil CO₂ efflux in three forest types in central south China. *Chinese Science Bulletin*, **58**: 750–757.
- Zimmermann M, Meir P, Bird M, et al. 2009. Litter contribution to diurnal and annual soil respiration in a tropical montane cloud forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **41**: 1338–1340.

作者简介 高 强,男,1981年生,博士研究生。主要研究方向为全球变化与陆地生态系统 C、N 循环。E-mail: gaoqiang81@gmail.com
责任编辑 张 敏
