

文章编号:1001-8166(2007)09-0976-11

南亚热带森林凋落物对土壤呼吸的贡献及其影响因素*

邓琦^{1,2}, 刘世忠¹, 刘菊秀¹, 孟泽¹, 张德强¹

(1. 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:应用静态箱—气相色谱法对鼎湖山南亚热带3种主要类型森林土壤呼吸(S+L和S)进行长达31个月的连续观测,结果表明:季风常绿阔叶林(BF)、针阔叶混交林(MF)和马尾松林(PF)凋落物对土壤呼吸年平均贡献率分别为27.82%、33.29%和36.35%,而且3个林型具有相同的季节动态特征,高峰期出现在雨季(4~9月),分别占全年贡献量的71.87%、61.89%和70.39%。土壤呼吸(S+L)与凋落物输入量的季节变化有极显著正相关性($P < 0.001$);土壤含水量与凋落物对土壤呼吸贡献的相关性均达到极显著水平($P < 0.001$);土壤温度与土壤呼吸通量呈显著的正相关关系,但与凋落物对土壤呼吸的贡献的关系并不明显;降雨天气凋落物对土壤呼吸贡献率分别为28.63%、38.20%和40.12%,显著高于晴朗天气。

关键词:南亚热带森林;土壤呼吸;凋落物;贡献;影响因素

中图分类号:S718.5

文献标识码:A

土壤是陆地生态系统最大的碳库^[1],其碳(C)贮量达1 500 Pg(1 Pg = 10^{15} g),大约是大气层C贮量(750 Pg)的2倍,陆地植被C贮量的3倍^[2,3]。土壤呼吸(soil respiration)是指土壤向大气释放CO₂的过程,主要由微生物氧化有机物和根系呼吸产生,只有极小部分来自于土壤动物呼吸和化学氧化。土壤呼吸是陆地生态系统碳循环的重要组成部分,是除植被光合作用之外陆地生态系统碳收支中最大的通量^[4],在全球碳收支中扮演着极为重要的角色,其变化对全球碳平衡产生重大影响^[5]。

当前对森林生态系统C循环,尤其是森林土壤呼吸各组分的评估仍然存在很大的不确定^[6-12]。在自然生态系统中,土壤呼吸所利用的碳源主要分为地下部分和地上部分。地下部分主要是以细根死亡、根系分泌物方式进入土壤,或者直接利用植物光

合产物进行根呼吸。根系对土壤呼吸的贡献已经得到较深入的了解,很多研究表明其范围为30%~93%^[13-17]。

凋落物作为土壤呼吸地上部分的主要碳源,是森林第一性生产力的重要组成部分,在森林生态系统的物质循环和养分平衡中起重要作用。许多研究表明去除森林凋落物会显著降低土壤呼吸通量^[4,9,18-20],Subke等^[21]利用同位素技术也证明了同样结果,并发现保留凋落物样地中真菌生物量明显高于去除凋落物样地,但缺乏对不同演替阶段森林凋落物对土壤呼吸贡献的差异比较及其季节动态的研究,另外Raich等^[22]还测定了凋落物对全球森林生态系统中土壤呼吸的平均贡献率为33%,并证明森林土壤呼吸速率与凋落物量具有显著的线性关系。然而凋落物对土壤呼吸的贡献并不完全是来源

收稿日期:2007-02-28;修回日期:2007-08-07.

* 基金项目:国家自然科学基金面上项目“南亚热带森林土壤呼吸对水热季节分配格局的响应与适应”(编号:30570350);中国科学院知识创新工程重要方向性项目“亚热带森林土壤动物功能群对土壤C、N等动态及植物根际特性的影响”(编号:KZCX2-YW-413)资助。

作者简介:邓琦(1981-),男,广东清远人,硕士研究生,主要从事生态系统生态学研究工作。E-mail: dengqi@scib.ac.cn

* 通讯作者:张德强(1963-),男,广东惠州人,研究员,主要从事生态系统生态学及生态系统对全球变化响应与适应等研究工作。

E-mail: zhangdeq@scib.ac.cn

于凋落物自身分解释放的 CO_2 , 凋落物对土壤呼吸的贡献是一个非常复杂的生物学过程, 忽略其复杂的贡献机理及其他环境影响因素, 将难以正确评价凋落物对土壤呼吸的贡献。为此, 我们在鼎湖山国家级自然保护区选取不同演替阶段的 3 种代表性森林(季风常绿阔叶林、针阔叶混交林、马尾松林)土壤为研究对象, 对其土壤呼吸进行连续观测, 旨在探明: ①不同类型森林凋落物对土壤呼吸的贡献; ②凋落物对土壤呼吸贡献的季节动态; ③凋落物对土壤呼吸贡献的机理及其影响因素。为准确评估森林土壤 CO_2 排放和科学评价全球碳循环提供科学支撑。

1 研究地概况

研究样地位于鼎湖山国家自然保护区, 是中国科学院鼎湖山森林生态系统定位研究站所在地, 地处广东省中部 ($112^{\circ}33'E$, $23^{\circ}10'N$), 面积约 $1\ 100\ \text{hm}^2$, 属亚热带季风性气候型。该地区年平均温度为 20.8°C , 最冷月(1月)和最热月(7月)的平均温度分别为 12.6°C 和 28.0°C , 年平均相对湿度为 80%。年平均降雨量为 $1\ 956\ \text{mm}$, 年平均蒸发量为 $1\ 115\ \text{mm}$ 。降雨季节分配不均, 4~9 月为雨季, 约占全年降雨量的 75%, 10 月至翌年 3 月则为旱季。3 个森林样地概述如下:

(1) 季风常绿阔叶林(BF): 南亚热带代表性的森林类型^[23,24]。主要分布在海拔 $250\sim 300\ \text{m}$, 为保护区的核心区。保存较完好, 已有 400 多年的历史, 为锥栗(*Castanopsis chinensis*)、荷木(*Schima superba*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)群落, 结构复杂, 种类丰富。垂直结构可分为 5 层, 即乔木 3 个亚层、幼树灌木层、草本苗木层。此外还有丰富的层

间植物, 主要是木质藤本植物和附生植物^[25,26]。群落总生物量约为 $380\ \text{t}/\text{hm}^2$ ^[27], 土壤属发育于砂岩母质上的水化赤红壤, 自然酸化严重, pH 值(水堤)在 4.0 左右, 土层厚度一般为 $60\sim 90\ \text{cm}$ ^[28], 表层有机质含量为 3%~4%^[29]。

(2) 针阔叶混交林(MF): 人工种植的马尾松因一些阔叶树种入侵而自然形成的过渡类型的针叶、阔叶混交林, 属针叶林向阔叶林演替过渡的中间阶段, 主要分布在海拔 $200\ \text{m}$ 左右, 在鼎湖山分布面积最大, 约有 50 年历史。结构较简单, 仅可分成 4 层。乔木分 2 个亚层, 盖度在 90% 以上^[25,26]。群落总生物量约为 $260\ \text{t}/\text{hm}^2$ ^[30], 土壤属发育于砂页岩母质上的赤红壤, 属强酸性反应, pH 值(水堤)在 4.5 左右, 土层厚度一般为 $30\sim 60\ \text{cm}$ ^[28], 表层有机质含量约为 3%^[29]。

(3) 马尾松林(PF): 于 1950 年左右人工种植, 种植后常受人为活动干扰(主要为收割凋落物和林下植被), 属演替前期阶段, 在南方丘陵山地有广泛的代表性, 主要分布在海拔 $50\sim 200\ \text{m}$, 林龄约为 50 年。群落以马尾松树种为主, 还有少量的桉树, 结构简单, 乔木仅 1 层且林冠稀疏, 但林下层植物较稠密^[24,25]。群落总生物量约为 $122\ \text{t}/\text{hm}^2$, 土壤属发育于砂页岩母质上的赤红壤, pH 值(水堤)为 4.5~5.0, 表层有机质含量约为 2%^[29]。但近年来, 由于燃料结构的改善, 当地居民极少上山收割林下植被和枯枝落叶作柴薪, 越来越多的阔叶林树种如鸭脚木(*Schefflera octophylla*)、黧蒴(*Castanopsis fissa*)、荷木(*Schima superba*)、三叉苦(*Evodia lepta*)等入侵, 有加速向混交林过渡的趋势。

实验点所在 3 个样地植被及土壤概况见表 1。

表 1 实验点的植被及土壤(0~10 cm)概况

Table 1 General situation of the vegetation and soil characters(0~10 cm) in the experimental sites

植被类型	盖度 (%)	坡度	叶面积指数	生物量 (t/hm^2)	森林凋落物		有机质 (%)	土壤年平均含水量
					凋落物量 ($\text{t}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$)	现存量 (t/hm^2)		
PF	约 50	10~15	3.6	122	3.31(0.57)	4.36(1.46)	2.33(0.27)	24.90(1.10)
MF	>90	10~15	4.8	260	8.50(0.62)	4.97(1.03)	2.68(0.35)	25.97(0.91)
BF	>95	10	6.2	380	8.28(0.64)	3.28(0.71)	3.89(0.58)	38.57(1.19)

注: 括号内数字为年际间的标准差

2 研究方法

土壤呼吸速率利用静态箱—气相色谱法测定。采样箱为组合式, 即由底座、顶箱两部分组成, 均为

不锈钢板制成。底座: 长(L) \times 宽(W) \times 高(H) \times 钢板厚度(T) = $500\ \text{mm} \times 500\ \text{mm} \times 100\ \text{mm} \times 2.5\ \text{mm}$; 水封槽: $W \times H \times T = 20\ \text{mm} \times 30\ \text{mm} \times 2.5\ \text{mm}$; 顶箱: $L \times W \times H \times T = 500\ \text{mm} \times 500\ \text{mm} \times 500\ \text{mm} \times$

1.5 mm。顶箱封顶,内装 2 个轴流混气扇、采样管、温度传感器。实验观测前将底座打入采样位点的土壤里,鉴于样地有一定的坡度,水封槽内粘贴弹性胶带进行密封。

每个林地进行 2 种处理:①观测前去除地表凋落物(S);②保留地表凋落物(S+L)。每个处理设 6 个重复,通过测量箱内气体浓度的变化计算土壤 CO₂ 排放通量。具体步骤是:在每个采样点罩箱后 0、10、20、30 min 分别用 100 mL 医用注射器采集箱内气体 90 mL,采样后及时带回实验室当天分析。其中 CO₂ 气体浓度用 HP4890D(美国 Agilent 公司生产)气相色谱仪测定,CO₂ 经镍触媒转化器转化后,用氢焰离子化检测器(FID)进行检测,检测器、转化器、分离柱温度分别为 200、375、55℃,载气为高纯氮气,流速 30 mL/min。

此外,同步用便携式数字温度计(JM624,天津立文电子有限公司生产)观测气温、地表温度和地下 5 cm 深土壤温度。在离地箱周围内 50 cm 选取 5 个测量点,用 TDR 土壤测墒仪(MPKit,江苏瑞迪生科技有限公司生产)测定地下 0~5 cm 土壤含水量,取 5 点的平均值代表采样点的土壤含水量。该实验从 2003 年 3 月至 2005 年 10 月,每周进行 1 次野外土壤呼吸速率及相关环境因子的观测。由于实验大楼改造装修,于 2005 年 11 月停止观测。因此,文中

2005 年 11 月至 2006 年 3 月的土壤呼吸数据是利用了 3 个林型内小气候观测仪所观测到的地下 5 cm 温度,然后根据各自土壤呼吸与土壤温度的指数关系公式计算得来。森林凋落物用凋落物收集器收集,每月定时收集 1 次,烘干称重。

土壤呼吸速率用地表 CO₂ 气体通量表示,气体的通量是指单位时间单位面积观测箱内该气体质量的变化,一般正值表示气体从土壤排放到大气,负值表示土壤吸收大气中的该气体,用公式表示为:

$$F = (\Delta m / \Delta t) \times [D \times (V/A)] \\ = h \times D \times (\Delta m / \Delta t)$$

式中, F 为气体通量 ($\text{mg}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$), V 为观测箱的容积, A 为观测箱底面积, D 为箱内气体密度, $(\Delta m / \Delta t)$ 是气体在观测时间内浓度随时间变化的直线斜率, h 为观测箱高度。

3 结果与分析

3.1 凋落物对土壤呼吸贡献的空间差异

假设保留凋落物与去除凋落物土壤呼吸之差为凋落物对土壤呼吸的贡献,则 BF、MF 和 PF 凋落物对土壤呼吸的年平均贡献量分别为 $1\ 074.5 \pm 197.5$ 、 $1\ 077.6 \pm 35.8$ 和 $890.6 \pm 223.5 \text{ gCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ (表 2)。方差分析表明,BF 和 MF 两者贡献量无明显差异,而两者与 PF 具有极显著差异($P < 0.001$);

表 2 南亚热带森林凋落物对土壤呼吸的贡献量与凋落物的输入量的森林类型和年际间变化
Table 2 Forest types changes and inter-annual variations between contributions of litter fall to soil respiration and litter fall in southern subtropical forest of China

林型	观测年份	土壤呼吸 S+L ($\text{gCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$)	土壤呼吸 S ($\text{gCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$)	凋落物对土壤 呼吸的贡献量 ($\text{gCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$)	凋落物的输入量 ($\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$)	凋落物对土壤 呼吸的贡献率 (%)	降雨量 (mm/a)
BF	2003-04 ~ 2004-03	4 193.1(147.5)	3 035.5(101.8)	1157.6(73.1)	846.1(40.9)	26.2(11.8)	1513.8(119.2)
	2004-04 ~ 2005-03	3 570.9(109.1)	2 793.0(86.2)	777.9(42.9)	524.9(24.7)	21.4(9.9)	1187.5(101.9)
	2005-04 ~ 2006-03	4 115.1(68.5)	2 628.1(28.6)	1187.0(65.3)	781.5(13.4)	34.6(12.3)	1925.2(218.4)
	年平均	3 959.7(259.2)	2 885.5(100.0)	1074.5(197.5)	684.2(108)	27.4(4.8)	1542.2(255.6)
	变异系数	0.06	0.05	0.21	0.16	0.18	0.17
MF	2003-04 ~ 2004-03	3 568.3(131.9)	2 097.1(92.0)	1471.2(50.0)	875.9(34.8)	43.1(10.4)	1513.8(119.2)
	2004-04 ~ 2005-03	3 042.8(93.0)	2 322.8(95.6)	720.1(17.3)	714.0(22.9)	27.5(15.3)	1187.5(101.9)
	2005-04 ~ 2006-03	3 594.7(50.4)	2 517.0(40.0)	1077.6(35.8)	840.8(12.6)	29.6(9.9)	1925.2(218.4)
	年平均	3 401.9(239.4)	2 312.3(143.5)	1089.6(254.4)	810.2(64.2)	33.4(6.5)	1542.2(255.6)
	变异系数	0.07	0.06	0.23	0.08	0.19	0.17
PF	2003-04 ~ 2004-03	2 325.9(91.7)	1 629.0(61.3)	696.9(34.0)	557.8(23.2)	28.7(6.9)	1513.8(119.2)
	2004-04 ~ 2005-03	2 135.2(81.5)	1 386.0(57.6)	749.2(28.4)	523.0(16.0)	36.2(7.7)	1187.5(101.9)
	2005-04 ~ 2006-03	2 594.0(46.1)	1 368.2(13.1)	1225.8(37.9)	550.2(20.6)	45.9(8.9)	1925.2(218.4)
	年平均	2 351.7(161.5)	1 461.0(111.9)	890.6(223.5)	543.8(26.8)	36.9(6.0)	1542.2(255.6)
	变异系数	0.07	0.08	0.25	0.16	0.16	0.17

注:括号内数字为标准差,文中 2005 年 11 月—2006 年 3 月的土壤呼吸数据是利用了 3 个林型内小气候观测仪所观测到的地下 5 cm 温度,然后根据图 5 中土壤呼吸与土壤温度的指数关系公式计算得来

平均贡献率则分别为 27.4 ± 4.8 、 33.4 ± 6.5 和 36.9 ± 6.0 (表 2), 与 Raich 等^[22] 测定凋落物对全球森林生态系统中土壤呼吸的平均贡献率 33% 接近。

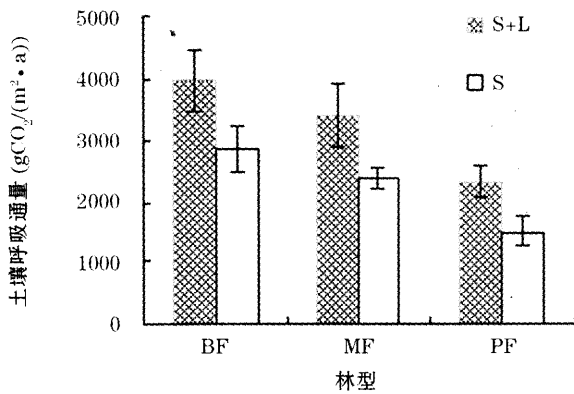


图 1 南亚热带不同森林土壤呼吸的年呼吸通量

Fig. 1 Annual soil respirations in southern subtropical forests of China

3.2 凋落物对土壤呼吸贡献的季节动态

由图 2 可以看出, 鼎湖山森林凋落物对土壤呼吸的贡献有明显的季节动态特征, 表现为: BF、MF、PF 3 个林型凋落物对土壤呼吸的贡献量主要在雨季 (4 ~ 9 月), 分别占全年贡献量的 71.87%、61.89% 和 70.39%, 而旱季较低, 这与土壤呼吸通量的季节动态相一致^[31-33]。

4 讨论

4.1 不同森林类型凋落物对土壤呼吸的贡献及其与凋落物输入的关系

不同森林类型凋落物对土壤呼吸的贡献具有显著差异。由表 2 可以看出, BF、MF、PF 3 个林型的土壤呼吸 (S + L 和 S) 及凋落物对土壤呼吸的贡献都随正向演替的进行而增加, 但凋落物对土壤呼吸的贡献率却逐渐减小, 可见随着森林正向演替的进行, 森林生态系统净第一生产力 (NPP) 不断升高, 且分配地下碳量的比例越来越高, 表明凋落物的输入对于演替初期生产力较低的马尾松林的土壤呼吸作用更为重要。BF、MF、PF 3 个林型的凋落物对土壤呼吸的贡献量与凋落物输入量具有相对一致的变化趋势。3 个林型的凋落物年平均输入量分别为 691.19 ± 172.26 、 805.29 ± 81.45 和 558.02 ± 34.79 g / (m² · a) (表 2), 体现出凋落物对土壤呼吸的贡献量与森林的群落结构、森林凋落物输入量和现存量、生物量及初级生产力等密切相关。有对照实验表明, 凋落物的初始含氮量较高、C/N 比值较低、分解

较快的凋落物叶影响下的土壤微生物量也较高^[34], 相应的地表 CO₂ 释放通量也高^[35]。本研究的 3 个林型的凋落物 C/N 比值随凋落物的组成而有显著差异, PF 的凋落松针的 C/N 比值为 95.2, 远高于 BF 和 MF 的阔叶凋落物的 C/N 比值^[36], 因此凋落物性质的差异也影响了其对土壤呼吸的贡献。

在年际变化上也具有似趋势。如表 2, BF 和 MF 在 2003-04 ~ 2004-03 年和 2005-04 ~ 2006-03 年的凋落物对土壤呼吸的贡献量与凋落物的输入量较高, 2004-04 ~ 2005-03 年则较低; 此外与这 3 年降雨量丰贫也有一定相关性。马尾松林由于林冠稀疏, 靠近居民区, 易受外界环境或者人类干扰, 相关性相对较差。

凋落物对土壤呼吸贡献的季节变化表明, 雨季凋落物的输入量大, 而且水热条件充沛, 微生物活性高, 凋落物分解快, 对土壤呼吸的贡献量也高; 而在旱季则相反 (图 2)。Raich 等^[21] 研究证明, 森林土壤呼吸速率与凋落物量具有显著的线性关系。由于鼎湖山气候森林具有雨热同季的特点, 3 个林型里, 凋落物在雨季分解得快, 土壤呼吸 (S + L) 是随着所在月份的凋落物的输入而增加的, 而旱季低温少雨, 不利于凋落物的分解, 响应往往发生滞后现象^[37]; 由于 3 个林型的凋落物性质不同, PF 多为难分解的凋落针叶, 滞后现象更加明显。如图 3a 和图 3b 也可以看出, 土壤呼吸 (S + L) 的季节动态与凋落物输入两者间具有极显著的正相关线性关系 ($P < 0.001$), 我们的结果支持 Raich 等证明的观点。

4.2 降雨的影响

降雨能显著提高凋落物对土壤呼吸的贡献率。BF、MF、PF 3 个林型在降雨天气 (晴朗天气) 里凋落物对土壤呼吸的贡献率分别为 $28.63\% \pm 24.57\%$ ($20.11\% \pm 20.71\%$)、 $38.20\% \pm 16.21\%$ ($32.08\% \pm 23.80\%$) 和 $40.12\% \pm 13.58\%$ ($30.51\% \pm 15.46\%$)。

方差分析发现, 3 个林型保留凋落物土壤呼吸通量在降雨天气和晴朗天气两者间具有极显著差异 ($P < 0.001$), 去除凋落物则差异不大 ($P > 0.05$)。从图 4 也可以看出, 在同一土壤温度下降雨天气的土壤呼吸通量 S + L 要比晴朗天气高, 且随着土壤温度的升高 (即在雨季中) 增幅越大; 而去除凋落物则无明显变化。这说明降雨对土壤呼吸 S 的影响不大, 主要促进了凋落物对土壤呼吸的贡献。很多研究也表明, 降雨 (包括雨中和雨后) 能使土壤呼吸通量发生剧烈变化^[38-45]。Salamanca 等^[46] 通过控制实验也发现, 屏蔽降雨处理下土壤呼吸速率明显低

于部分屏蔽降雨和自然降雨;而 Lee 等^[47]也通过人工模拟降雨实验证明了保留凋落物土壤呼吸在雨中发生剧增,而去除凋落物则是有所降低的。这是由于降雨的淋溶作用能加速凋落物的分解^[48],并随着雨水在土壤中的渗透作用把凋落物层中丰富的营养成分转移到土壤深层中去^[49],从而刺激土壤微生物

活性,提高凋落物对土壤呼吸的贡献率,最终迅速增强土壤呼吸通量,而去除凋落物后降雨在温度较低(即处于旱季,土壤含水量也较低)时,由于替代效应^[49],土壤呼吸会升高,而随着温度升高,降雨更容易使土壤达到饱和,发生阻滞效应^[49],土壤呼吸反而下降的趋势。此外在季节变化和年际间,凋落物

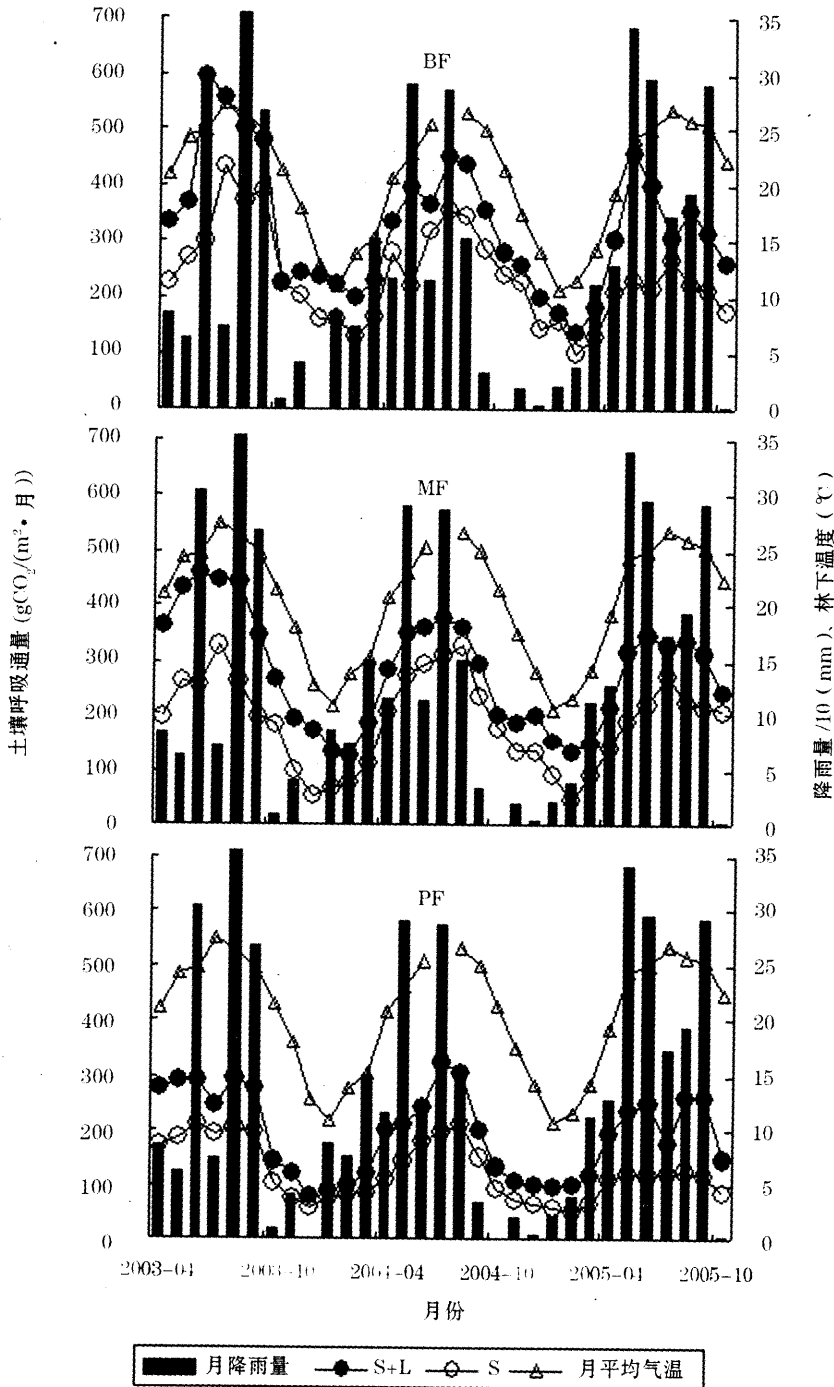


图 2 南亚热带森林土壤呼吸通量的季节动态

Fig. 2 Seasonal dynamics of soil respiration in southern subtropical forest of China

为作图的方便,月降雨量取实测值的 1/10

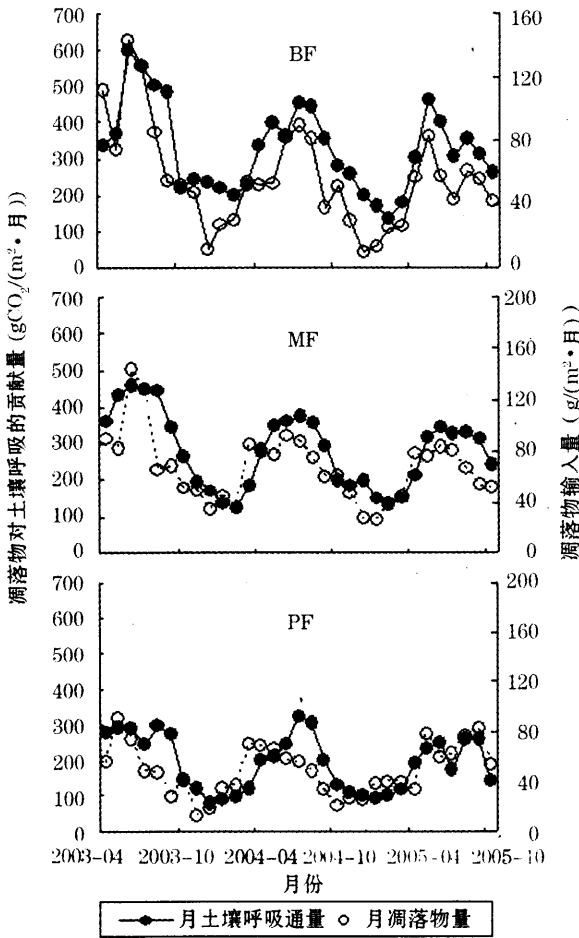


图3a 南亚热带森林土壤呼吸(S+L)与凋落物输入量的季节动态

Fig. 3a Seasonal dynamics between soil respiration(S+L) and litter fall in southern subtropical forest of China

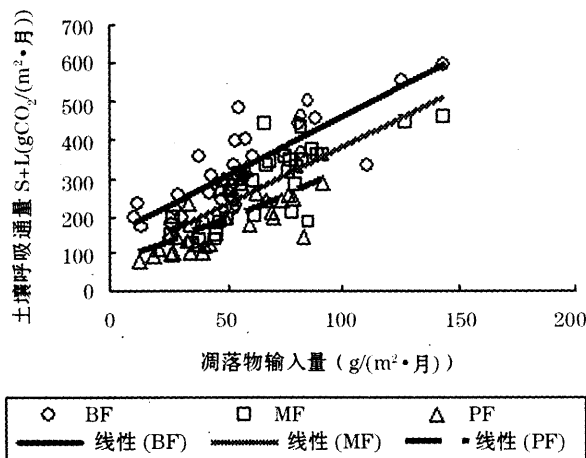


图3b 南亚热带森林土壤呼吸(S+L)与凋落物输入量的相关性

Fig. 3b Correlations between soil respiration(S+L) and litter fall in southern subtropical forest of China

对土壤呼吸的贡献与降雨量也具有密切相关(表2、表4),说明降雨也是凋落物对土壤呼吸贡献的重要因素。

4.3 水分与温度的影响

凋落物的分解(分解伴随CO₂的释放)与环境条件(尤其是水分和温度)的变化密切相关。南亚热带森林降雨季节分配不均,另外与土壤呼吸(S+L和S)不同,凋落物层缺乏土壤成分,难以保持水分,因此凋落物对土壤呼吸的贡献对水分较为敏感,相关系数较高,可能是制约南亚热带森林凋落物对土壤呼吸贡献的主要环境因子;而林下气温常年变幅较小,长期保持适宜凋落物分解的较高水平,因此与各种温度相关性较不明显(表3)。

分析降雨量、气温与凋落物输入量的相关性也同样发现,降雨量和凋落物输入是凋落物对土壤呼吸贡献的主要影响因子,气温则较弱(表4)。针阔叶混交林凋落物的输入量较大,凋落物性质也易分解,通过凋落物对土壤养分和碳源的补充一直不缺乏,另外其森林盖度较高,响应较不敏感,因此其环境因子相关性最低;进一步分析,马尾松林环境因子相关性均达到极显著水平,明显高于其他两个林型,表明在凋落物的输入量较少,并且凋落物性质较难分解的林型,其环境因子的作用可能更为重要。

4.4 凋落物对土壤呼吸贡献的机理

凋落物对土壤呼吸的贡献机理是一个非常复杂的生物学过程,它能通过多种直接和间接的贡献途径获得实现。对其进行深入探讨,为正确评价凋落物对土壤呼吸的贡献,准确评估森林土壤CO₂排放和科学评价全球碳循环提供科学支撑具有十分重要的意义。

凋落物对土壤呼吸的贡献最直接体现在通过凋落物自身分解释放CO₂通量。而根据鼎湖山3个林型凋落物的现存量、输入量和年分解率的数据,算得BF、MF和PF凋落物自身分解释放的CO₂通量分别为:597 ± 129、736 ± 187和582 ± 181 gCO₂/(m²·a),明显低于凋落物对土壤呼吸的贡献量,可见凋落物自身分解释放的CO₂通量并不能完全代表凋落物对土壤呼吸的贡献。

凋落物性质以及数量的不同和季节变化影响着微生物数量的变化。Subke等^[20]研究表明保留凋落物样地中真菌生物量要比去除凋落物后的高;Li等^[21]也测定去除凋落物后土壤的微生物生物量相对于对照点减少了将近70%,土壤微生物活性也相

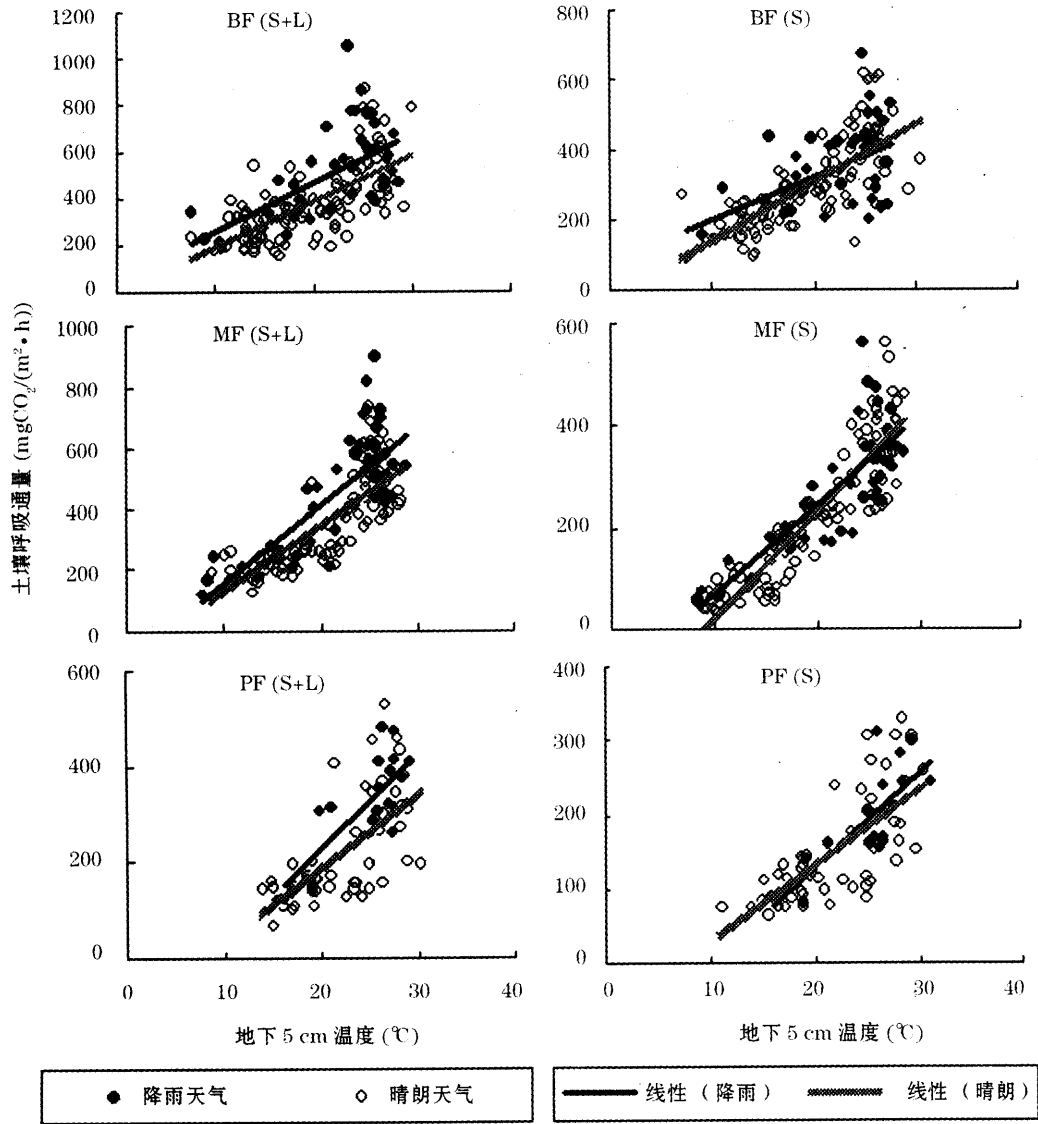


图 4 南亚热带森林降雨事件对土壤呼吸影响的差异

Fig. 4 Differences between the influence of rainfall event to soil respiration in southern subtropical forest of China

降雨天气土壤呼吸通量为小雨中或者大雨后的当天观测到的土壤呼吸通量

表 3 南亚热带森林凋落物对土壤呼吸的贡献与各环境因子的相关系数

Table 3 Correlations matrix for contributions of litter fall to soil respiration and many impact factors in southern subtropical forest of China

土壤呼吸类型(林型)	土壤含水量	地下 5 cm 深温度	地表温度	箱外温度	箱内温度
凋落物对土壤呼吸的贡献(BF)	0.52 **	0.28 *	0.24 *	0.25 *	>0.21 *
凋落物对土壤呼吸的贡献(MF)	0.35 **	0.16NS	0.10NS	0.13NS	0.11NS
凋落物对土壤呼吸的贡献(PF)	0.76 **	0.48 **	0.37 **	0.41 **	0.44 **

注: NS 代表在 0.05 水平无显著相关; * 代表相关性达到 0.05 的显著水平; ** 代表相关性达到 0.01 的极显著水平

表4 南亚热带森林凋落物对土壤呼吸每月的贡献量与降雨量、气温与凋落物输入量的相关系数

Table 4 Correlations matrix for monthly contributions of litter fall to soil respiration and rainfall, average air temperature, litter fall in southern subtropical forest of China

土壤呼吸类型(林型)	降雨量	平均气温	凋落物输入量
凋落物对土壤呼吸的贡献(BF)	0.72**	0.46**	0.62**
凋落物对土壤呼吸的贡献(MF)	0.47**	0.33	0.51**
凋落物对土壤呼吸的贡献(PF)	0.68**	0.66**	0.67**

注: NS代表在0.05水平无显著相关; *代表相关性达到0.05的显著水平; **代表相关性达到0.01的极显著水平

对降低。此外在我们的研究样地里, BF和MF凋落物输入量比PF高, 凋落物C/N比值则低很多, 易于分解, 因而BF和MF两个林型土壤微生物生物量比PF高, BF和MF凋落物对土壤呼吸的贡献也显著高于PF。而蚁伟民等^[50,51]研究也证实鼎湖山3个林型微生物生物量是随凋落物的季节动态而变化的, 并且与各林型凋落物对土壤呼吸贡献的季节动态相一致, 都是雨季较高、旱季较低。可见森林凋落物是通过增加土壤的营养和碳源, 从而增加土壤中微生物和真菌的种类和数量, 而微生物呼吸是土壤呼吸的重要组成部分, 土壤中微生物和真菌的种类和数量影响了土壤呼吸通量的大小, 这是凋落物对土壤呼吸贡献的一种重要途径。

由于凋落物覆盖于土壤表面, 使土壤具有一层缓冲层, 改善了土壤的内部环境条件, 能降低土壤温度随气温变化的波动, 减缓土壤环境对外界环境变化尤其是全球变暖响应的敏感性, 使土壤环境条件适合更多土壤微生物和真菌种类生存。根据土壤CO₂通量与温度的关系算出BF、MF和PF3种林型的Q₁₀值分别为1.728、2.026和2.212(图5), 说明随着森林演替正向进行, 森林结构更复杂, 系统趋于稳定, 对环境变化的抵御能力增强^[52]。但去除凋落物后算出3个林型的Q₁₀值相应降低, 可见去除凋落物后对外界环境变化抵御能力降低。因此凋落物层既是森林对环境变化的抵御能力中非常重要的组成部分, 也是凋落物对土壤呼吸贡献的一种重要表现形式。

Raich等^[4]证明土壤呼吸量与净初级生产力之间有显著的正相关关系, 因为初级生产力决定了凋落物及地下根系碎屑向土壤输入碳素的水平。我们认为这种关系可能是土壤呼吸对土壤碳库增加的一种负反馈作用, 与Sulzman等^[53]认为土壤呼吸对大

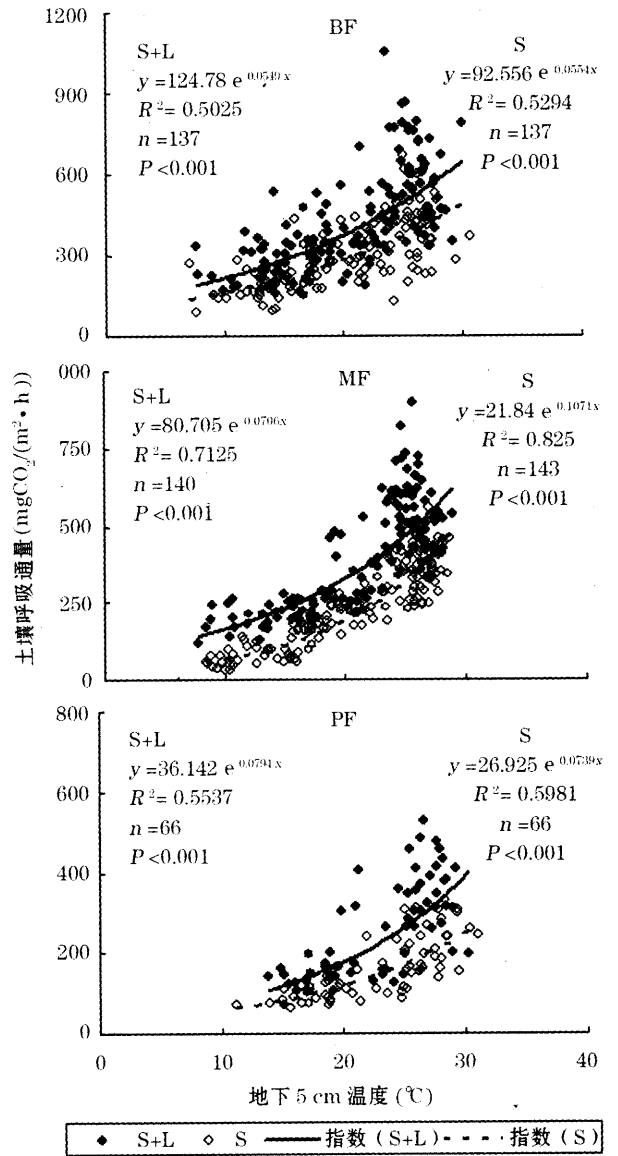


图5 南亚热带森林土壤呼吸与土壤温度的关系
Fig. 5 Correlations between soil respiration and soil temperature on southern subtropical forest of China

气CO₂升高是一种正反馈作用是相似的。森林尤其是一个成熟森林往往具有维持自身稳定的一系列反馈机制, 随着大气CO₂浓度的升高, 全球变暖, 森林初级生产力升高, 引起凋落物等土壤碳源增加^[54], 这必然增加土壤中的碳存储量^[55], 能吸引更多种类和数量的土壤微生物和真菌, 增强土壤呼吸作用, 减缓土壤碳储量的增加, 是一种森林生态系统的负反馈作用, 这种作用在一定程度上驱动了凋落物对土壤呼吸贡献的变化。

5 结论

(1) 鼎湖山南亚热带不同演替阶段的3种林

型:季风常绿阔叶林(BF)、针阔叶混交林(MF)和马尾松林(PF)凋落物对土壤呼吸的年平均贡献量分别为1 074.5、1 077.6和890.6 $\text{gCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$;平均贡献率则分别为27.82%、33.29%和36.35%,随着正向演替的进行而减少,表明凋落物的输入对演替初期阶段的马尾松林作用相对重要。

(2) 鼎湖山森林凋落物对土壤呼吸的贡献季节动态特征明显,其贡献量主要集中在雨季(4~9月),分别占全年贡献量的71.87%(BF)、61.89%(MF)和70.39%(PF),显著高于旱季。

(3) 鼎湖山森林凋落物的输入量在时间与森林类型变化上与其对土壤呼吸的贡献量具有密切关系,在季节动态上,与土壤呼吸(S+L)也呈显著的正相关关系,其相关系数 R^2 分别达0.70(BF)、0.62(MF)和0.43(PF)。

(4) 水分和温度不但是影响凋落物分解率的主要因素,也是影响凋落物对土壤呼吸贡献的主要因素,鼎湖山3个林型凋落物对土壤呼吸的贡献与土壤含水量的相关性均达到极显著水平,而且其降雨天气的贡献率显著高于晴朗天气;土壤温度与土壤呼吸通量呈显著的正相关关系,但与凋落物对土壤呼吸的贡献的关系相对不明显。

(5) 鼎湖山BF、MF和PF三种林型凋落物平均每年自身分解释放的 CO_2 通量分别为:597、736和582 $\text{gCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,显著低于凋落物对土壤呼吸的年平均贡献量,表明凋落物对土壤呼吸的间接贡献也许更具生态学意义。

致谢: 本研究得到中国生态系统研究网络(CERN)鼎湖山森林生态系统定位、CERN大气分中心的大力支持,谨此致谢!

参考文献(References):

- [1] Mielnick P C, Dugas W A. Soil CO_2 flux in a tallgrass prairie [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32: 221-228.
- [2] Schlesinger W H. Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soils [J]. *Nature*, 1990, 348: 232-234.
- [3] Schlesinger W H. An Overview of the C Cycle in Soils and Global Change [M]. Florida Raton: CRC Press, 1995: 9-26.
- [4] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux on soil respiration and its relationship to vegetation and climate [J]. *Tellus*, 1992, 44: 81-89.
- [5] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle [J]. *Biogeochemistry*, 2000, 48: 7-20.
- [6] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, et al. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations [J]. *Biogeochemistry*, 2000, 48: 115-146.
- [7] Hogberg P, Nordgren A, Buchmann N, et al. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration [J]. *Nature*, 2001, 411: 789-792.
- [8] Kutsch W L, Staack A, Wotzel J, et al. Field measurements of root respiration and total soil respiration in an alder forest [J]. *New Phytology*, 2001, 150: 157-168.
- [9] Widen B, Majdi H. Soil CO_2 efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: Seasonal and diurnal variation [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, 31: 786-796.
- [10] Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, et al. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy [J]. *Global Change Biology*, 2002, 8: 851-866.
- [11] Lavigne M B, Boutin R, Foster R J, et al. Soil respiration responses to temperature are controlled more by roots than by decomposition in balsam fir ecosystems [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33: 1 744-1 753.
- [12] Lee M S, Nakane K, Nakatsubo T, et al. Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool-temperate deciduous forest [J]. *Plant and Soil*, 2003, 255: 311-318.
- [13] Nakane K, Yamamoto M, Tsubota H. Estimation of root respiration rate in a mature forest ecosystem [J]. *Japanese Journal of Ecology*, 1983, 33: 397-408.
- [14] Bowden R D, Nadelhoffer K J, Boone R D, et al. Contribution of above-ground litter, belowground litter, and root respiration to total respiration in a temperate mixed hard wood forest [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, 23: 61-71.
- [15] Laudelout H, Thierron V. Contribution of root respiration to total CO_2 efflux from the soil of a deciduous forest [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, 26: 1 142-1 148.
- [16] Ryan M G, Lavigne M G, Gower S T. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate [J]. *Journal of Geophysical Research*, 1997, 2 (D24): 28 871-28 883.
- [17] Xu M, DeBiase T, Qi Y, et al. Ecosystem respiration in a young ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains [J]. *California Tree Physiology*, 2001, 21: 309-318.
- [18] Dong Y, Scharffel D, Lobert J M, et al. Fluxes of CO_2 , CH_4 and N_2O from a temperate forest soil: The effects of leaves and humus layers [J]. *Tellus*, 1998, 50B: 243-252.
- [19] Janssens I A, Lankreijer H, Matteucci G, et al. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forest [J]. *Global Change Biology*, 2001, 7: 269-278.
- [20] Subke J A, Hahn V, Battipaglia G, et al. Feedback in interactions between needle litter decomposition and rhizosphere activity [J]. *Oecologia*, 2004, 139: 551-559.
- [21] Li Y Q, Xu M, Sun O J, et al. Effects of root and litter exclusion on soil CO_2 efflux and microbial biomass in wet tropical forests [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36: 2 111-2 114.
- [22] Raich J W, Nadelhoffer K J. Below ground carbon allocation in

- forest ecosystems: Global trends [J]. *Ecology*, 1989, 70 (5): 1 346-1 354.
- [23] Gundersen P, Emmett B A, Kjonaas O J, *et al.* Impact of nitrogen deposition on Nitrogen cycling in forest: A synthesis of NITREX data [J]. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101: 37-55.
- [24] Aber J D, McDowell W, Nadelhoffer K J, *et al.* Nitrogen saturation in northern forest ecosystems, hypotheses revisited [J]. *BioScience*, 1998, 48: 921-934.
- [25] Wang Zhuohao, He Daoquan, Song Shaodun, *et al.* The vegetation of dinghushan biosphere reserve [J]. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem*, 1982, 1: 77-141. [王铸豪, 何道泉, 宋绍敦, 等. 鼎湖山自然保护区的植被 [J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 1982, 1: 77-141.]
- [26] Mo J M, Brown S, Peng S L, *et al.* Nitrogen availability in disturbed rehabilitated and mature forests of tropical China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 175 (3): 573-583.
- [27] Peng Shaolin, Zhang Zhuping. Biomass, productivity and energy use efficiency of climax vegetation on Dinghu mountains, Guangdong, China [J]. *Science in China (Series B)*, 1994, 24 (5): 497-502. [彭少麟, 张祝平. 鼎湖山地带性植被生物量、生产力和光能利用效率 [J]. 中国科学: B 辑, 1994, 24 (5): 497-502.]
- [28] He Jinhai, Chen Zhaoqi, Liang Yongen. Soil in dinghushan biosphere reserve [J]. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem*, 1982, 1: 25-38. [何金海, 陈兆其, 梁永丞. 鼎湖山自然保护区之土壤 [J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 1982, 1: 25-38.]
- [29] Fang Yunting, Mo Jiangming, Zhang Qianmei. Storage and distribution of soil organic carbon of three major forest types in Dinghushan [J]. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem*, 2002, 9: 115-124. [方运霆, 莫江明, 张倩媚. 鼎湖山 3 种森林类型土壤碳贮量和分配特征 [J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 2002, 9: 115-124.]
- [30] Peng Shaolin, Zhang Zhuping. Study on the bio-mass, primary productivity and energy use efficiency of the mixed forest community in MT. Dinghushan, Guangdong [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1994, 14 (3): 300-305. [彭少麟, 张祝平. 鼎湖山针阔叶混交林的第一性生产力研究 [J]. 生态学报, 1994, 14 (3): 300-305.]
- [31] Zhou Cunyu, Zhou Guoyi, Zhang Deqiang, *et al.* Flux of forest soil surface CO₂ in Dinghushan and its influence factors [J]. *Science in China (Series D)*, 2004, 24 (8): 1 738-1 741. [周存宇, 周国逸, 张德强, 等. 鼎湖山森林地表 CO₂ 通量及其影响因素的研究 [J]. 中国科学: D 辑, 2004, 24 (8): 1 738-1 741.]
- [32] Zhang Deqiang, Sun Xiaomin, Zhou Guoyi, *et al.* Seasonal dynamics of soil CO₂ effluxes with responses to environmental factors in lower subtropical forest of China [J]. *Science in China (Series D)*, 2006, 36 (suppl. I): 130-138. [张德强, 孙晓敏, 周国逸, 等. 南亚热带森林土壤 CO₂ 排放的季节动态及其环境变化的响应 [J]. 中国科学: D 辑, 2006, 36 (增刊 I): 130-138.]
- [33] Tang Xuli, Zhou Guoyi, Liu Shuguang, *et al.* Dependence of soil respiration on soil temperature, soil moisture in successional forests in Southern China [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48: 654-663.
- [34] Zhou Cunyu, Yi Weimin, Ding Mingmao. Effect of different leaf fall decomposition on soil microorganisms [J]. *Journal of Hubei Institute for Nationalities (Natural Science Edition)*, 2005, 23 (3): 303-305. [周存宇, 蚁伟民, 丁明懋. 不同凋落叶分解的土壤微生物效应 [J]. 湖北民族学院学报: 自然科学版, 2005, 23 (3): 303-305.]
- [35] Huang Y, Zou J W, Zheng X H, *et al.* Nitrous oxide emissions as influenced by amendment of plant residues with different C: N ratios [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36 (6): 973-981.
- [36] Tu Mengzhao, Yao Wenhua, Weng Hong, *et al.* Characteristics of litter in evergreen broad-leaved forest of the Dinghu mountain [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 1993, 30 (1): 44-52. [屠梦照, 姚文华, 翁轰, 等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林凋落物的特征 [J]. 土壤学报, 1993, 30 (1): 44-52.]
- [37] Yan Junhua, Wang Yingping, Zhou Guoyi, *et al.* Estimates of soil respiration and net primary production of three forests at different succession stages in South China [J]. *Global Change Biology*, 2006, 12: 1 365-2 486.
- [38] Chaiba K, Irrie Y, Tsutsumi T. Number of plots and days to measure the soil respiration [J]. *Bulletin of the Kyoto University Forests*, 1968, 40: 131-139.
- [39] Holt J A, Hodgen M J, Lamb D. Soil respiration in the seasonally dry tropics near Townsville, North Queensland [J]. *Australian Journal of Soil Research*, 1990, 28: 737-745.
- [40] Hanson P J, Wullschlegel S D, Bohlman S A, *et al.* Seasonal and topographic patterns of forest floor CO₂ efflux from an upland oak forest [J]. *Tree Physiology*, 1993, 13: 1-15.
- [41] Davidson B A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confound factors controlling soil respiration in a temperature mixed hardwood forest [J]. *Global Change Biology*, 1998, 4: 217-227.
- [42] Ineson P, Coward P A, Benhamd G, *et al.* Coniferous forest as secondary agricultural sources of nitrous oxide [J]. *Atmospheric Environment*, 1998, 32: 3 321-3 330.
- [43] Borken W, Xu Y J, Brummer R, *et al.* A climate change scenario for carbon dioxide and dissolved organic carbon fluxes from a temperate forest soil: Drought and rewetting effects [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, 63: 1 848-1 855.
- [44] Davidson E A, Verchot L V, Cattanio J H, *et al.* Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia [J]. *Biochemistry*, 2000, 48: 53-69.
- [45] Liu Xiaozhong, Wan Shiqiang, Su Bo, *et al.* Response of soil CO₂ efflux to water manipulation in tallgrass prairie ecosystem [J]. *Plant and Soil*, 2002, 240: 213-223.
- [46] Salamanca F, Nobuhiro, Kaneko, *et al.* Rainfall manipulation effects on litter decomposition and the microbial biomass of the forest floor [J]. *Soil Ecology*, 2003, 3: 271-281.
- [47] Lee Xuhui, Wu Huiju, Jeffrey Sigler, *et al.* Rapid and transient response of soil respiration to rain [J]. *Global Change Biology*, 2004, 10: 1 017-1 026.

- [48] Swift M J, Heal O W, Anderson J M. Decomposition in Terrestrial Ecosystems [M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1979.
- [49] Chen Quansheng, Li Linghao, Han Xingguo, *et al.* Effects of water content on soil respiration and mechanisms [J]. *Acta ecologica Sinica*, 2003, 10(4): 972-978. [陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 等. 土壤呼吸对全球变暖化的响应 [J]. *生态学报*, 2003, 10(4): 972-978.]
- [50] Yi Weimin, Yi Zhigang, Ding Mingmao, *et al.* Soil microbial biomass and its carbon dynamic in the main forest vegetations in Dinghushan Area [J]. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem*, 2002, 9: 180-185. [蚁伟民, 易志刚, 丁明懋, 等. 鼎湖山主要植被类型土壤微生物生物量与碳素动态 [J]. *热带亚热带森林生态系统研究*, 2002, 9: 180-185.]
- [51] Yi Weimin, Yi Zhigang, Zhou Lixia, *et al.* Soil microbial biomass and its carbon dynamic in the main forest vegetations in Dinghushan Area [J]. *Ecology and Environment*, 2005, 14(5): 727-729. [蚁伟民, 易志刚, 周丽霞, 等. 鼎湖山主要植被类型土壤微生物生物量 [J]. *生态环境*, 2005, 14(5): 727-729.]
- [52] Zhang Deqiang, Zhou Guoyi, Yan Junhua, *et al.* Seasonal dynamics of soil CO₂ effluxes with responses to environmental factors in lower subtropical forest of China [C] // Dissertation Abstract Collection in the 13th Annual Science Communion Work Conference of Chinese Ecosystem Research Network. 2005: 238-240. [张德强, 周国逸, 闫俊华, 等. 南亚热带森林土壤 CO₂ 排放的季节动态及其环境变化的响应 [C] // 中国生态系统研究网络第13次工作会议暨年度学术交流会论文摘要汇编. 2005: 238-240.]
- [53] Sulzman E W, Brant J B, Bowden R D, *et al.* Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO₂ efflux in an old growth coniferous forest [J]. *Biogeochemistry*, 2005, 73: 231-256.
- [54] Norby R J, Hanson P J, O'Neill G, *et al.* Net primary productivity of a CO₂ enriched deciduous forest and the implications for carbon storage [J]. *Ecological Applications*, 2002, 12: 1 261-1 266.
- [55] Pendall E, Bridgham S, Hanson P J, *et al.* Below ground process responses to elevated CO₂ and temperature: A discussion of observations, measurement methods, and models [J]. *New Phytology*, 2004, 162: 311-322.

Contributions of Litter-fall to Soil Respiration and Its Affecting Factors in Southern Subtropical Forests of China

DENG Qi^{1,2}, LIU Shi-zhong¹, LIU Ju-xiu¹, MENG Ze¹, ZHANG De-qiang¹

(1. South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: Three main types of Soil respirations (S + L and S) in southern subtropical forests in Dinghushan biosphere reserve were consecutively being monitored over 31 months by the approach of static chamber-gas chromatograph techniques. Research shows that: annual mean contribution rates of litter-fall to soil respiration in the monsoon evergreen broadleaf forest (BF), mixed broadleaf-coniferous forest (MF) and coniferous (pine) forest (PF) reached 27.82%, 33.29% and 36.35% respectively; Moreover, all three types of forests displayed the same seasonal dynamic features with the peaks contributions of them were from April to September, which accounts for 71.87%, 61.89% and 70.39% of annual total contributions of litter-fall to soil respiration respectively. Soil respiration (S + L) had an obviously positive relationship with the seasonal changes of litter-fall input ($P < 0.001$); And soil water content had a significant impact on the contribution of litter-fall to soil respiration in the three types of forests ($P < 0.001$); Soil temperature had positive correlativity with soil respiration flux, though it has no distinctive relationship with contribution of litter-fall to soil respiration; the contribution ratios of litter-fall to soil respiration on rainy days were 28.63%, 38.20% and 40.12% respectively, which were significantly higher than those in the sunny days in the three types of forests.

Key words: Southern subtropical forest; Soil respiration; Litter-fall; Contribution; Affecting factor.