

中国南亚热带森林不同演替阶段土壤呼吸的分离量化

韩天丰¹ 周国逸^{2,1*} 李跃林² 刘菊秀² 张德强²

¹华南农业大学林学院, 广州 510642; ²中国科学院华南植物园, 广州 510650

摘要 量化森林土壤呼吸(R_S)及其组分对准确地评估森林土壤碳吸存极其重要。该文以鼎湖山南亚热带季风常绿阔叶林及其演替系列针阔叶混交林和马尾松(*Pinus massoniana*)林为研究对象, 采用挖壕沟法结合静态气室 CO_2 测定法对这3种林分类型的 R_S 进行分离量化。结果表明: 鼎湖山3种森林演替系列上的森林 R_S 及其组分(自养呼吸 R_A 、异养呼吸 R_H)均呈现出明显的季节动态, 表现为夏季最高、冬季最低的格局。在呼吸总量上, 季风常绿阔叶林显著高于针阔叶混交林和马尾松林, 但混交林与马尾松林之间差异不显著; R_A 除季风常绿阔叶林显著大于针阔叶混交林外, 其余林分之间差异不显著; 对于 R_H 来说, 3个林分之间均无显著差异。随着森林正向演替的进行, 由马尾松林至针阔叶混交林至季风常绿阔叶林, R_A 对土壤总呼吸的年平均贡献率分别为(39.48 ± 15.49)%、(33.29 ± 17.19)%和(44.52 ± 10.67)%, 3个林分之间差异不显著。方差分析结果表明, 土壤温度是影响 R_S 及其组分的主要环境因子, 温度与 R_S 及其组分呈显著的指数关系; 土壤含水量对 R_S 的影响不显著, 甚至表现为轻微的抑制现象, 但未达到显著性水平。对温度敏感性指标 Q_{10} 值的分析表明, 3个林分均为 R_A 的温度敏感性最大, R_H 的温度敏感性最小。

关键词 自养呼吸, 森林演替, 异养呼吸, 南亚热带森林, Q_{10}

Partitioning soil respiration in lower subtropical forests at different successional stages in southern China

HAN Tian-Feng¹, ZHOU Guo-Yi^{2,1*}, LI Yue-Lin², LIU Ju-Xiu², and ZHANG De-Qiang²

¹College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; and ²South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract

Aims Quantifying forest soil respiration (R_S) components is vital to accurately evaluate carbon sequestration of forest ecosystems. Our objectives were to determine (1) seasonal variations in R_S and its components of autotrophic (R_A) and heterotrophic respiration (R_H) in subtropical forests, (2) the relative contributions of R_A and R_H to R_S in the three subtropical forests and (3) relationships between R_S and temperature and water content.

Methods We used the trenching-plot and infrared gas exchange analyzer approaches to determine R_A and R_H in the soil surface CO_2 flux for monsoon evergreen broad-leaved forest (MEBF) and its early succession communities, coniferous and broad-leaved mixed forest (MF) and coniferous masson pine forest (MPF) in southern China. Rate of R_S was measured twice a month in the hot, humid season (April–September) and once a month in the cool, dry season (October–March). Soil temperature and soil water content were measured at the same time.

Important findings R_S , R_A and R_H varied markedly during the year with high rates in the hot, humid season and low rates in the cool, dry season. R_S rate measured in the trenched plots (R_H) at these forests showed an increasing trend with succession, but the change was not statistically significant. R_S and R_A followed a similar seasonal trend and were highest in MEBF and lowest in MF. Contribution of R_A to R_S was (39.48 ± 15.49)%, (33.29 ± 17.19)% and (44.52 ± 10.67)% in MPF, MF and MEBF, respectively. Repeated measurement ANOVA indicated that soil temperature was the main factor that affected R_S and its components, and there was a significant exponential relationship between them. While there was no significant relationship between soil water content and soil respiration flux, there appears to be a mild inhibition phenomenon. Soil Q_{10} values increased with succession, whereas autotrophic respiration (R_A) is more sensitive to temperature in all stands.

Key words autotrophic respiration, forest succession, heterotrophic respiration, lower subtropical forest, Q_{10}

土壤是地球上最大的陆地碳库, 土壤呼吸(soil respiration, R_S)每年释放到大气中的 CO_2 是化石燃料释放的10倍以上(Raich & Schlesinger, 1992), 森林土壤碳储量较小的波动都可能对大气 CO_2 浓度产生显著影响, 进而影响全球气候变化。因此, 量化 R_S 的时空变化格局及其生物环境控制因子, 是陆地生态系统碳循环研究中必不可少的内容。

土壤呼吸即土壤表面的 CO_2 通量, 主要由微生物和土壤动物的异养呼吸(heterotrophic respiration, R_H)以及活根系的自养呼吸(autotrophic respiration, R_A)组成。量化 R_A 和 R_H 不仅是估算净生态系统生产力的先决条件(Gower *et al.*, 2001), 而且不同组分对环境变化(如土壤温度)的响应不同(Boone *et al.*, 1998; Widén & Majdi, 2001), 从而可能导致全球变化背景下不同的碳通量格局。因此, 划分和量化 R_S 对当前生态系统生态学、植物生理学、土壤学以及全球变化模型等研究都是极其重要的(Hanson *et al.*, 2000; Bond-Lamberty *et al.*, 2004)。

当前对森林生态系统碳循环, 尤其是森林 R_S 各组分的评估仍然存在很大的不确定性(Hanson *et al.*, 2000; Högberg *et al.*, 2001; Kutsch *et al.*, 2001; Widén & Majdi, 2001; Rey *et al.*, 2002; Lavigne *et al.*, 2003; Lee *et al.*, 2003)。森林经营管理措施对土壤碳平衡和碳贮量的影响, 特别是森林演替对土壤表面 CO_2 通量的影响具有重要意义(Irvine & Law, 2002)。森林演替对 R_S 的影响因研究地区的不同而不同。Ewel等(1987)研究表明: 在温带森林, R_S 随森林正向演替的进行而降低; 在热带亚热带森林, R_S 随森林演替的增加而增加。Saiz等(2006)对爱尔兰北美云杉(*Picea sitchensis*)林龄序列(10、15、31和47年生)的研究表明, 最初根系呼吸随森林演替的增加而降低, 但在过熟林则趋于稳定; Jiang等(2005)的研究表明, 17年生兴安落叶松(*Larix gmelinii*)林的根系呼吸显著高于31年生的。在某一具体林分内, R_S 取决于细根生物量的大小和土壤碳库的大小。因此, R_S 随森林演替阶段和林分结构的不同而不同(Klopatek, 2002)。可见, 森林演替对 R_S 通量的影响是一个重要的研究领域, 但以往的研究中很少比较不同演替阶段森林的呼吸速率, 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(马尾松(*Pinus massoniana*)针叶林、针阔叶混交林和季风常绿阔叶林)土壤为研究对象, 采用挖壕

沟法(trenching-plot approach)连续观测原状土壤呼吸和挖壕沟处理的土壤呼吸, 旨在探明: (1)不同森林类型 R_S 及其组分的季节变化; (2)不同森林类型土壤 R_A 和 R_H 对 R_S 的相对贡献率及(3)不同森林类型 R_S 及其组分与土壤环境因子的关系, 以期为准确地评估森林土壤碳吸存和科学评价森林碳循环提供依据。

1 研究地自然概况

鼎湖山国家级自然保护区(112°30'39"–112°33'41" E, 23°09'21"–23°11'30" N)位于广东省中部, 总面积约1 133 hm^2 , 是我国建立的第一个自然保护区。该区域海拔10–1 000 m, 属于典型的南亚热带湿润季风型气候, 水热条件较好, 年平均气温21.4 °C, 最热月为7月, 最冷月为1月, 极端最高气温38 °C, 极端最低气温–2 °C。年平均降水量1 927 mm, 具有明显的干湿季节, 4–9月为主要降雨季节, 10月至翌年3月为少雨季节, 年平均相对湿度80%。土壤为水化赤红壤, 自然酸化严重, pH值在4.1–4.9之间, 全区森林覆盖率在85%以上。

选择分布在赤红壤上同一演替系列的3种植物群落, 即演替初期的马尾松林、演替中期的针阔叶混交林和演替后期的季风常绿阔叶林(彭少麟和王伯荪, 1993)。马尾松林样地海拔150–250 m, 马尾松是现有的唯一乔木层, 林下灌木丰富, 主要为桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)和三叉苦(*Evodia lepta*)等, 木荷(*Schima superba*)等阔叶树种幼苗丰富。混交林样地海拔150–250 m, 针叶树种是马尾松, 阔叶树种主要有木荷、锥栗(*Castanopsis chinensis*)和藜蒴(*Castanopsis fissa*)等。季风常绿阔叶林样地海拔200–300 m, 群落外貌终年常绿, 垂直结构复杂。优势树种主要有锥栗、木荷、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)和华润楠(*Machilus chinensis*)等。3种森林类型的林分特征见表1。

2 材料和方法

2.1 试验设计

在每种森林类型的3个10 m × 10 m标准地中分别设置切断根系(挖壕沟)和保留根系(不挖壕沟) 2种处理, 每块标准地内各处理按随机布置原则重复3个, 每种森林各处理重复9个。2009年7月下旬, 在小区内按处理挖0.6 m × 0.6 m的壕沟, 壕沟深至基

表1 鼎湖山自然保护区不同演替系列的林分特征(平均值)

Table 1 Stand characteristics of forests at different successional stages in Dinghushan Nature Reserve (mean)

样地 Site	马尾松针叶林 Coniferous masson pine forest (MPF)	针阔叶混交林 Coniferous and broad-leaved mixed forest (MF)	季风常绿阔叶林 Monsoon evergreen broad-leaved forest (MEBF)
演替阶段 Successional stage	初级 Initial	过渡 Transitional	顶级 Climax
生物量 Biomass (t·hm ⁻²) ^a	122	260	380
细根生物量 Fine root biomass (mg C·hm ⁻²) ^b	1.9	2.8	4.9
凋落物量 Litterfall production (t·hm ⁻² ·a ⁻¹) ^a	3.31	8.50	8.28
土壤微生物生物量 Soil microbial biomass (t ⁻¹ dry soil) ^c	1.2	1.4	2.1
乔木密度 Tree density (No.·hm ⁻²) ^d	767	1 933	1 729
平均树高 Mean tree height (m) ^d	5.81	5.46	7.02
平均胸径 Mean diameter at breast height (cm) ^d	12.16	7.32	10.18
叶面积指数 Leaf area index ^a	3.6	4.8	6.2
郁闭度 Canopy coverage (%) ^a	50	>90	>95
优势种 Dominant species ^e	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> , 三叉苦 <i>Evodia lept</i> , 桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	木荷 <i>Schima superba</i> , 锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i> , 木荷 <i>Schima superba</i> , 厚壳桂 <i>Cryp tocaria chinensis</i>

a, 引自张德强等(2006); b, 引自Tang *et al.* (2006); c, 引自周丽霞等(2002); d, 引自方运霆等(2004); e, 引自刘兴诏等(2010)。

a, from Zhang *et al.* (2006); b, from Tang *et al.* (2006); c, from Zhou *et al.* (2002); d, from Fang *et al.* (2004); e, from Liu *et al.* (2010).

岩或无根系位置、宽10 cm, 用尼龙纱网(筛孔大小400目)把壕沟内小区与周围土壤隔离, 然后按原顺序回填土壤; 贴地面剪除小区的地面植被, 尽量减少对地表土壤的扰动。所有挖壕沟小区内定期清除地表植被。

2.2 土壤呼吸的测定

2009年8月, 在每个小区的0.6 m × 0.6 m小样方内安置一个内径20 cm、高10 cm的PVC环。将PVC环的一端削尖沿坡面压入土中约5 cm深, 尽量减少布置PVC环对土壤的镇压作用, PVC环在整个测量期间位置保持不变。2009年8月–2010年12月, 用LI-8100便携式土壤呼吸测定仪(LI-COR, Nebraska, USA)进行R_S的测量。生长季即4–9月每月测量2次, 非生长季(10月–翌年3月)每月测量1次。在测量R_S的同时, 用LI-8100便携式土壤呼吸测定仪配带的两个探头同步测量10 cm深处的土壤温度及含水量。

2.3 数据处理

2.3.1 土壤呼吸各组分的计算

本研究利用挖壕沟法划分R_A和R_H (Lee *et al.*, 2003)。挖壕沟法相对来说比较简单, 可以合理估计森林生态系统中的根呼吸。用挖壕沟处理的土壤呼吸值来估计异养呼吸, 用原状土壤呼吸与挖壕沟土壤呼吸的差值来估计R_A。我们假设: 在挖壕沟处理5个月后, R_A几乎为0 (Kelting *et al.*, 1998; Rey *et al.*, 2002), 因此, 断根样方内的土壤呼吸速率被看做是

R_H。由于R_H是在断根处理样方内直接测量的, 因此, 我们决定使用R_H/R_S作为R_H的相对贡献率, R_A/R_S作为R_A的相对贡献率。

2.3.2 Q₁₀值的计算

$$R_S \text{ (or } R_H, R_A) = ae^{bT}$$

其中, R_S、R_H和R_A分别是土壤呼吸、异养呼吸和自养呼吸(μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹), T是10 cm深处的土壤温度, a为0 °C时的呼吸速率。b是R_S、R_H或R_A的温度反应系数。

$$Q_{10} = e^{10b}$$

2.4 土壤呼吸年通量的估算

土壤呼吸年通量为前一次测量与后一次测量的平均值乘以这两次测量之间相隔的天数, 得到相应月份的呼吸通量, 然后逐月累加得到(Deng *et al.*, 2010)。

2.5 数据分析

利用统计软件SPSS 16.0中的重复测量方差分析(repeated measurement ANOVA)和LSD多重比较(least significant difference)检验不同森林类型间R_S、土壤温度和土壤含水量的差异。

3 结果分析

3.1 不同森林的土壤呼吸及异养呼吸

不同森林的R_S和R_H均呈显著的季节性变化(图1, p = 0.000), 而且所有林分呼吸速率的季节变

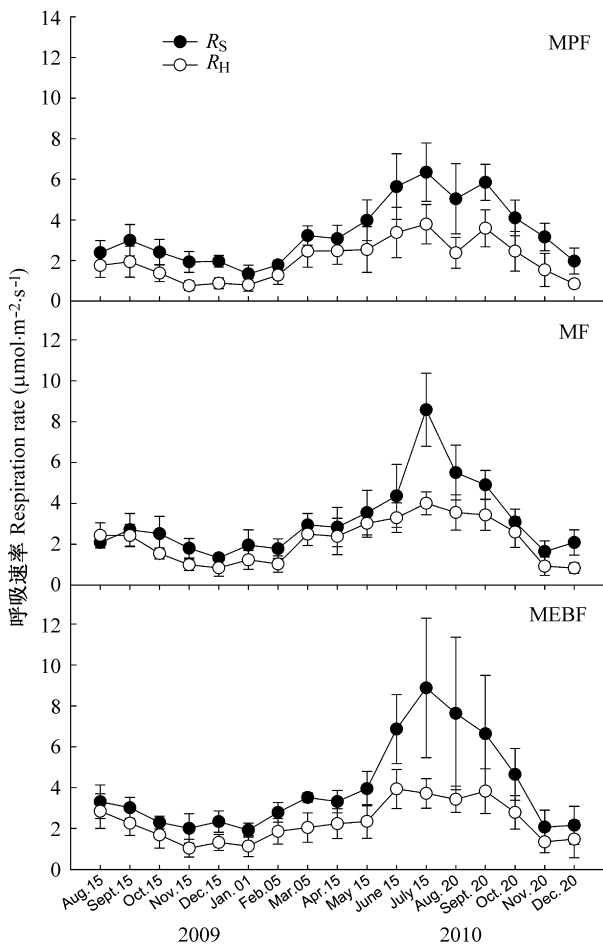


图1 土壤呼吸(R_S)和异养呼吸(R_H)的季节变化(平均值±标准偏差, $n = 9$)。MEBF, 季风常绿阔叶林; MF, 针阔叶混交林; MPF, 马尾松针叶林。

Fig. 1 Seasonal changes of soil respiration (R_S) and heterotrophic respiration (R_H) (mean \pm SD, $n = 9$). MEBF, monsoon evergreen broad-leaved forest; MF, coniferous and broad-leaved mixed forest; MPF, coniferous masson pine forest.

化规律基本一致, 均呈单峰曲线, 最大值出现在雨季(4-9月), 旱季(10月-翌年3月)呼吸速率降到最低。在挖壕沟处理后的前5个月(2009年的8-12月), 挖壕沟处理显著降低了土壤呼吸速率, 但是3种森林类型的 R_S 、 R_H 和 R_A 值均无显著差异($p > 0.05$, $n = 9$), 且均较2010年低(表2)。在2010年, R_S 表现为: 季风常绿阔叶林显著大于马尾松针叶林和针阔叶混交林($p < 0.05$, $n = 9$), 而 R_H 在所有林分上均无显著差异($p > 0.05$, $n = 9$) (表2)。

3.2 不同森林土壤的自养呼吸及其贡献率

在2010年, 3种森林类型的土壤 R_A 呈现出明显的季节动态, 最大值出现在7月(图2)。除季风常绿阔叶林显著大于针阔叶混交林外, 其余林分之间无显著差异(表2)。

为了减少挖壕沟处理对试验产生的干扰, 去除了2009年8-12月测量的数据。在2010年, 沿着森林顺行演替(马尾松针叶林→针阔叶混交林→季风常绿阔叶林), 3种森林类型的 R_A 对 R_S 的贡献率分别为(39.48 ± 15.49)%、(33.29 ± 17.19)%和(44.52 ± 10.67)% (表3)。 R_S 和 R_A 的年通量均为季风常绿阔叶林显著大于针阔叶混交林, 马尾松针叶林与其他林分间无显著差异; R_H 在3个林分间均无显著差异(表3)。 R_A 对 R_S 的贡献率无明显的季节变化(图3)。

3.3 土壤呼吸及其组分与土壤温度和含水量的关系

在该地区, 3种森林类型的 R_S 与土壤温度呈极显著的相关关系, 与土壤含水量没有明显的相关关系(表4; 图4)。由此可见, 在该地区土壤温度是影响

表2 不同森林类型原状与挖壕沟处理的土壤呼吸及自养呼吸(R_A) (平均值±标准偏差)

Table 2 Soil respiration of untrenched plot and trenched plots and autotrophic respiration (R_A) at different forest types (mean \pm SD)

森林类型 Forest type	土壤呼吸 R_S ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	异养呼吸 R_H ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	自养呼吸 R_A ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
2009			
马尾松针叶林 MPF	2.34 \pm 0.63 ^a	1.55 \pm 0.67 ^a	0.79 \pm 0.51 ^a
针阔叶混交林 MF	2.45 \pm 0.85 ^a	1.78 \pm 0.88 ^a	0.66 \pm 0.39 ^a
季风常绿阔叶林 MEBF	2.60 \pm 0.66 ^a	1.88 \pm 0.86 ^a	0.72 \pm 0.45 ^a
2010			
马尾松针叶林 MPF	4.16 \pm 1.59 ^a	2.51 \pm 0.95 ^a	1.65 \pm 0.98 ^{ab}
针阔叶混交林 MF	3.89 \pm 2.00 ^a	2.57 \pm 1.06 ^a	1.33 \pm 1.29 ^b
季风常绿阔叶林 MEBF	4.90 \pm 2.48 ^b	2.69 \pm 1.15 ^a	2.21 \pm 1.61 ^a

不同字母表示森林类型间存在显著差异($p < 0.05$)。MEBF、MF和MPF见图1。

Different letters indicate significant differences among forest types ($p < 0.05$). MEBF, MF and MPF see Fig. 1.

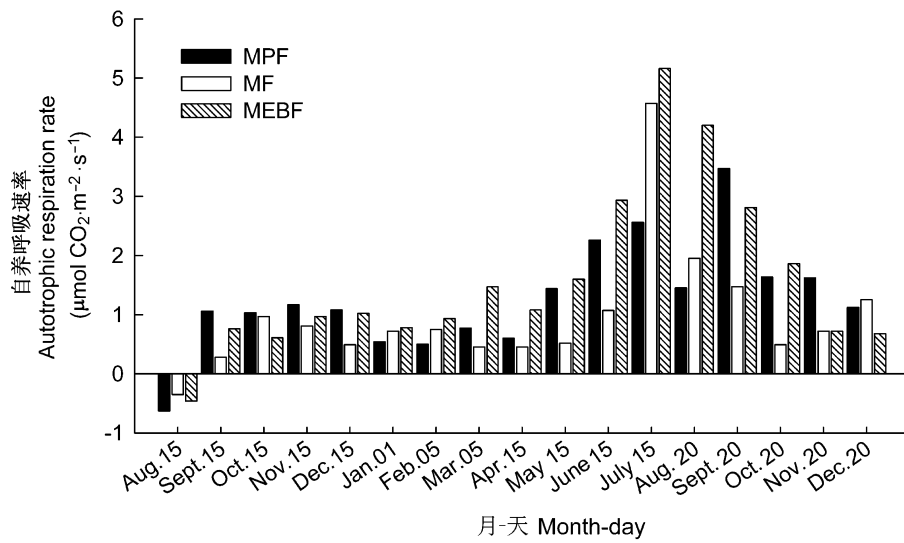


图2 自养呼吸的季节变化。MEBF、MF和MPF见图1。
Fig. 2 Seasonal changes of autotrophic respiration. MEBF, MF and MPF see Fig. 1.

表3 不同森林类型的土壤呼吸年通量及其组分的贡献率

Table 3 Annual soil respiration (R_S) and the contribution of autotrophic respiration (R_A) or heterotrophic respiration (R_H) to R_S at different forest types

森林类型 Forest type	自养呼吸 R_A ($g\ C\ m^{-2}\ a^{-1}$)	异养呼吸 R_H ($g\ C\ m^{-2}\ a^{-1}$)	土壤呼吸 R_S ($g\ C\ m^{-2}\ a^{-1}$)	自养呼吸的贡献率 RC (%)
马尾松针叶林 MPF	558.94 ^{ab}	856.92 ^a	1692.1 ^{ab}	39.48 ± 15.49 ^{ab}
针阔叶混交林 MF	448.21 ^a	898.28 ^a	1346.5 ^a	33.29 ± 17.19 ^a
季风常绿阔叶林 MEBF	753.34 ^b	938.72 ^a	1415.9 ^b	44.52 ± 10.67 ^b

不同字母表示森林类型间存在显著差异 ($p < 0.05$)。MEBF、MF和MPF见图1。RC代表自养呼吸对土壤总呼吸的贡献率。
Different letters indicate significant differences among forest types ($p < 0.05$). MEBF, MF and MPF see Fig. 1. RC represents contribution of autotrophic respiration to soil total respiration.

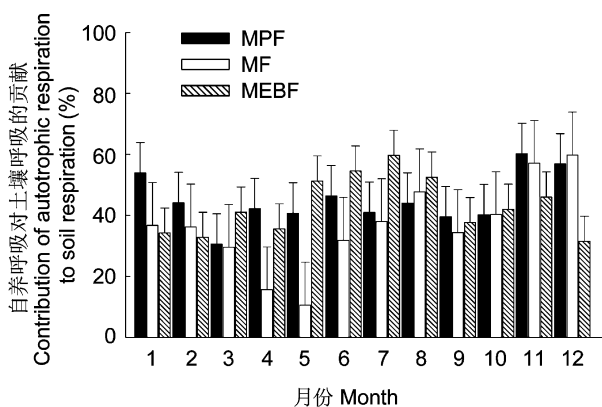


图3 自养呼吸对土壤总呼吸的贡献率(平均值±标准偏差)。MEBF、MF和MPF见图1。
Fig. 3 Contribution of autotrophic respiration to soil total respiration (mean ± SD). MEBF, MF and MPF see Fig. 1.

R_S 的主要因素, 而土壤含水量则表现为轻微的抑制作用。

3种森林类型的土壤温度能够很好地预测 R_S 及其组分, 其与土壤温度呈极显著的指数关系(图4)。3种森林类型 R_S 的64%–91%的变化由土壤温度引起。随着森林演替(马尾松针叶林→针阔叶混交林→季风常绿阔叶林)的进行, R_S 及其组分的温度敏感性依次增强, 且 R_A 的温度敏感性最大, R_S 的 Q_{10} 值分别为2.36、2.38和2.95; R_H 的 Q_{10} 值分别为2.16、2.18和2.25; R_A 的 Q_{10} 值分别为3.16、3.56和4.02 (图4)。

4 讨论

4.1 土壤呼吸组分的划分

挖壕沟法是从 R_S 中分离 R_A 和 R_H 的传统方法, 该方法操作简单, 成本低并且可以较为准确地估算森林生态系统的 R_A (Hanson *et al.*, 2000)。然而, 挖壕沟法也可能产生两个问题: 一是挖沟处理样方内会产生大量的死根系; 二是挖壕沟后活根系被阻断,

表4 土壤呼吸及其组分与土壤温度的相关关系

Table 4 Relationships between soil respiration and its components with soil temperature

森林类型 Forest type	土壤呼吸 Soil respiration			异养呼吸 Heterotrophic respiration			自养呼吸 Autotrophic respiration		
	Q_{10}	R^2	p	Q_{10}	R^2	p	Q_{10}	R^2	p
	马尾松针叶林 Coniferous masson pine forest	2.36	0.87	<0.001	2.16	0.65	<0.001	3.16	0.49
针阔叶混交林 Coniferous and broad-leaved mixed forest	2.39	0.42	<0.001	2.18	0.40	<0.001	3.56	0.33	<0.001
季风常绿阔叶林 Monsoon evergreen broad-leaved forest	2.95	0.88	<0.001	2.25	0.72	<0.001	4.02	0.84	<0.001

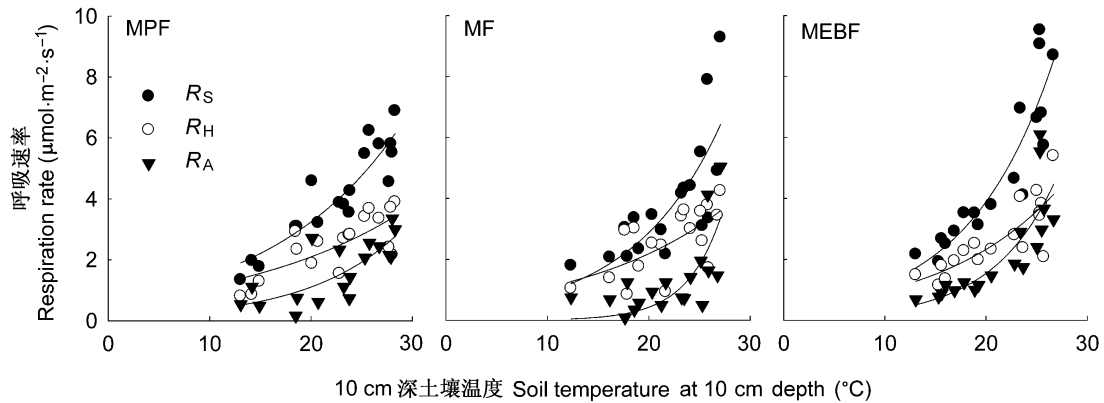


图4 不同森林类型土壤呼吸及其组分与土壤温度的关系。MEBF、MF和MPF见图1。RA, 自养呼吸; RH, 异养呼吸; RS, 土壤呼吸。

Fig. 4 Correlation between soil respiration and its components and soil temperature at different forest types. MEBF, MF and MPF see Fig. 1. RA, autotrophic respiration; RH, heterotrophic respiration; RS, soil respiration.

表5 不同森林类型中原状与挖壕沟处理样方的土壤温度与土壤含水量

Table 5 Soil temperature (ST) and soil water content (SWC) in the control and trenched plots at different forest types

森林类型 Forest type	土壤温度 ST (°C)				土壤含水量 SWC (%)			
	原状 Control		挖壕沟 Trenched		原状 Control		挖壕沟 Trenched	
	马尾松针叶林 Coniferous masson pine forest	22.03 ^a		22.07 ^a		16.17 ^a		20.21 ^{a*}
针阔叶混交林 Coniferous and broad-leaved mixed forest	20.94 ^b		20.96 ^b		21.08 ^b		26.04 ^{b*}	
季风常绿阔叶林 Monsoon evergreen broad-leaved forest	20.83 ^b		20.85 ^b		25.61 ^b		29.94 ^b	

不同字母表示森林类型间差异显著 ($p < 0.05$), *表示原状与挖壕沟处理之间差异显著 ($p < 0.05$)。

Different letters indicate significant differences among forest types ($p < 0.05$). * indicates significant difference between the control plots and trenched plots ($p < 0.05$).

导致植物的蒸腾作用消失(Ngao *et al.*, 2007), 以上两点在我们的研究中也得到验证: 挖壕沟样方内的土壤温度略高于对照, 而土壤含水量显著高于对照(表5)。这主要是因为样方内根系死亡后减少了对水分的吸收, 并对土壤温度产生影响(Lee *et al.*, 2003), 但是与原状土壤样方无显著差异。挖壕沟处理的RS显著低于原状RS(表2), 这表明挖壕沟显著降低了根系呼吸活力。虽然不能直接检测挖壕沟样方内根系的活力, 但是我们发现在挖壕沟2-3个月后样方

内根系变黑并开始分解(Lee *et al.*, 2003)。本研究的RA是在挖壕沟(2010年1月)5个月之后开始估算的。因此, 认为挖壕沟样方内的根系已经全部死亡, RS主要是RH。

4.2 环境因子对土壤呼吸的影响

RS的温度敏感性是量化和预测生态系统和全球C循环对气候变化响应的重要指标(Cox *et al.*, 2000; Ryan & Law, 2005; Tang *et al.*, 2006)。在我们的研究中, RS与土壤温度呈显著的正相关关系(图4,

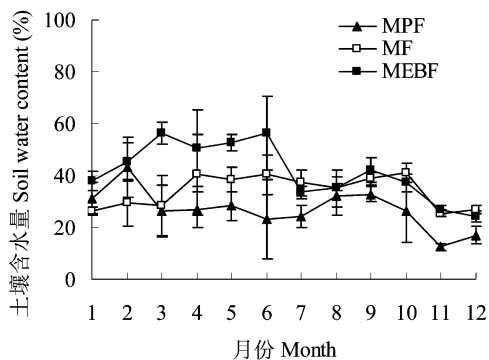


图5 鼎湖山不同森林演替系列土壤含水量的季节变化(平均值±标准偏差)。MEBF、MF和MPF见图1。

Fig. 5 Seasonal changes of soil water content of different forest successional series in Dinghushan (mean ± SD). MEBF, MF and MPF see Fig. 1.

表4), 这与大多数研究, 尤其是温带森林 R_S 的结果一致(Davidson *et al.*, 1998; Buchmann, 2000)。 Q_{10} 被广泛用于估计 R_S 的温度敏感性, 在本研究中, R_S 、 R_H 、 R_A 的温度敏感性(Q_{10})均随森林正向演替的进行而增加, 原因可能是季风常绿阔叶林和混交林结构复杂, 林下比较荫蔽, 具有较强的小气候调节功能, 而马尾松针叶林由于郁闭度小, 阳光可以直射林下, 增加了土壤蒸发, 加上辐射的作用使得其土壤 CO_2 排放过程对温度的响应更加敏感(张德强等, 2006)。同时, 在3种森林中 R_A 的温度敏感性(Q_{10})均较 R_H 和 R_S 高, 这与Boone等(1998)、Zhou等(2007)和Lee等(2010)对 Q_{10} 的研究结果一致。

土壤含水量与 R_S 没有明显的相关关系, 可能是由2010年3个林分的土壤含水量干湿季差异较小造成的(图5)。由图5可知, 在土壤呼吸速率最高的7-9月(图1), 3个林分的土壤含水量反而较2010年其他月份低, 这可能是造成本研究中土壤含水量对 R_S 的影响不显著甚至出现轻微抑制现象的主要原因。

4.3 森林演替对土壤呼吸及其组分的影响

本研究发现, 3种林分的土壤总呼吸速率和 R_A 间均存在显著差异($p < 0.05$), 表现为季风常绿阔叶林>马尾松针叶林>针阔叶混交林(表2), 这与Irvine和Law (2002)对不同演替阶段美国黄松(*Pinus ponderosa*)林 R_S 的研究结果相似; 但是3个林分间的 R_H 不存在显著差异($p > 0.05$), 这与Borken等(2002)在德国3个温带森林的研究结论一致。同时, 沿着森

林的演替方向(马尾松针叶林→针阔叶混交林→季风常绿阔叶林), R_S 和 R_A 呈先减少后增加, 而 R_H 则呈逐渐增加的趋势(图1, 图2), 这与Bond-Lamberty等(2004)对全球范围内54个温带森林 R_H 和 R_A 的变化范围相一致。相反, 不同生态系统间的年平均 R_S 及其组分(R_H 和 R_A)具有可比性。本研究的年平均 R_S 及其组分(R_H 和 R_A)与目前关于温带森林的研究结果一致(Raich & Schlesinger, 1992; Bond-Lamberty *et al.*, 2004; Hibbard *et al.*, 2005)。引起不同森林演替阶段 R_S 及其组分变化的原因是复杂的。一个潜在的因素是底物的可用性(Boone *et al.*, 1998; Ryan & Law, 2005)。季风常绿阔叶林的凋落物比马尾松针叶林和针阔叶混交林的凋落物容易降解(张德强等, 2006), 这可能是季风常绿阔叶林 R_S 及其组分均较其他林分大的一个主要原因。其次, 是地下代谢。 R_A 与细根生物量之间存在着显著的正相关关系(Wang *et al.*, 2006)。第三, R_S 与地上代谢存在着显著的相关关系(Högberg *et al.*, 2001; Kuzyakov & Cheng, 2001; Campbell & Law, 2005)。另外, 森林演替通过影响微环境来影响 R_S 及其组分。而且随着森林正向演替的进行, 植被结构和物种组成发生很大的变化, 从而会强烈影响土壤的C分配方式(Wang *et al.*, 2001), 如凋落物输入的量和质量(Landsberg & Gower, 1997)及土壤结构和微气候(Raich & Tufekcioglu, 2000; O'Connell *et al.*, 2003)。另外, 本研究中针阔叶混交林 R_A 对 R_S 的贡献率(RC)显著低于其他两个类型, 即季风常绿阔叶林(44.52%) >马尾松针叶林(39.48%) >针阔叶混交林(33.29%), 可能原因是所选的针阔叶混交林样地林分密度低, 其根系生物量和生产力较低等(表1), 从而可能使得RC值较低, 这一结果间接证实了Yan等(2006)利用反演法估算净初级生产力(net primary production, NPP)得到的结论: 在该区域, 其地下部分NPP占总NPP的百分比分别为季风常绿阔叶林(61.8%) >马尾松针叶林(53.9%) >针阔叶混交林(37.4%)。可见, 在森林的不同演替阶段, 可能形成不同的土壤呼吸特征(R_S 、 R_H 、 R_A 和RC)。

致谢 “973”计划子课题(2009CB421101)、国家科技支撑计划重点项目子课题(2009BAD6B007和2009BAD6B002)和地方政府项目(83510650050-00001)资助。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站的全体员工的

大力支持, 谨此致谢!

参考文献

- Bond-Lamberty B, Wang CK, Gower ST (2004). A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology*, 10, 1756–1766.
- Boone RD, Nadelhoffer KJ, Canary JD, Kaye JP (1998). Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 396, 570–572.
- Borken W, Xu YJ, Davidson EA, Beese F (2002). Site and temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce, and Scots pine forests. *Global Change Biology*, 8, 1205–1216.
- Buchmann N (2000). Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology & Biochemistry*, 32, 1625–1635.
- Campbell JL, Law BE (2005). Forest soil respiration across three climatically distinct chronosequences in Oregon. *Biogeochemistry*, 73, 109–125.
- Cox PM, Betts RA, Jones CD, Spall SA, Totterdell IJ (2000). Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 408, 184–187.
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4, 217–227.
- Deng Q, Zhou G, Liu J, Liu S, Duan H, Zhang D (2010). Responses of soil respiration to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in young subtropical forest ecosystems in China. *Biogeosciences*, 7, 315–328.
- Ewel KC, Cropper WP Jr, Gholz HL (1987). Soil CO₂ evolution in Florida slash pine plantations. I. Changes through time. *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 325–329.
- Fang YT (方运霆), Mo JM (莫江明), Brown S, Zhou GY (周国逸), Zhang QM (张倩媚), Li DJ (李德军) (2004). Storage and distribution of soil organic carbon in Dinghushan Biosphere Reserve. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 135–142. (in Chinese with English abstract)
- Gower ST, Krankina O, Olson RJ, Apps M, Linder S, Wang C (2001). Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. *Ecological Applications*, 11, 1395–1411.
- Hanson PJ, Edwards NT, Garten CT, Andrews JA (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48, 115–146.
- Hibbard KA, Law BE, Reichstein M, Sulzman J (2005). An analysis of soil respiration across northern hemisphere temperate ecosystems. *Biogeochemistry*, 73, 29–70.
- Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor AFS, Ekblad A, Högberg MN, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read DJ (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411, 789–792.
- Irvine J, Law BE (2002). Contrasting soil respiration in young and old-growth ponderosa pine forests. *Global Change Biology*, 8, 1183–1194.
- Jiang LF, Shi FC, Li B, Luo YQ, Chen JQ, Chen JK (2005). Separating rhizosphere respiration from total soil respiration in two larch plantations in northeastern China. *Tree Physiology*, 25, 1187–1195.
- Kelting DL, Burger JA, Edwards GS (1998). Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root-free soil respiration in forest soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 30, 961–968.
- Klopatek JM (2002). Belowground carbon pools and processes in different age stands of Douglas-fir. *Tree Physiology*, 22, 197–204.
- Kutsch WL, Staack A, Wötzel J, Middelhoff U, Kappen L (2001). Field measurements of root respiration and total soil respiration in an alder forest. *New Phytologist*, 150, 157–168.
- Kuzyakov Y, Cheng W (2001). Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 1915–1925.
- Landsberg JJ, Gower ST (1997). *Applications of Physiological Ecology to Forest Management*. Academic Press, San Diego, USA.
- Lavigne MB, Boutin R, Foster RJ, Goodine G, Bernier PY, Robitaille G (2003). Soil respiration responses to temperature are controlled more by roots than by decomposition in balsam fir ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 1744–1753.
- Lee MS, Nakane K, Nakatsubo T, Koizumi H (2003). Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. *Plant and Soil*, 255, 311–318.
- Lee NY, Koo JW, Noh NJ, Kim J, Son Y (2010). Autotrophic and heterotrophic respiration in needle fir and *Quercus*-dominated stands in a cool-temperate forest, central Korea. *Journal of Plant Research*, 123, 485–495.
- Liu XZ (刘兴诏), Zhou GY (周国逸), Zhang DQ (张德强), Liu SZ (刘世忠), Chu GW (褚国伟), Yan JH (闫俊华) (2010). N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 64–71. (in Chinese with English abstract)
- Ngao J, Longdoz B, Granier A, Epron D (2007). Estimation of autotrophic and heterotrophic components of soil respiration by trenching is sensitive to corrections for root decomposition and changes in soil water content. *Plant and Soil*, 301, 99–110.
- O'Connell KEB, Gower ST, Norman JM (2003). Net ecosystem production of two contrasting boreal black spruce

- forest communities. *Ecosystems*, 6, 248–260.
- Peng SL (彭少麟), Wang BS (王伯荪) (1993). Forest succession at Dinghushan, Guangdong, China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 2, 34–42. (in Chinese with English abstract)
- 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.
- Raich J, Tufekcioglu A (2000). Vegetation and soil respiration correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48, 71–90.
- Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, de Parri I, Jarvis PG, Valentini R (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.
- Saiz G, Byrne KA, Butterbach-Bahl K, Kiese R, Blujdea V, Farrell EP (2006). Stand age-related effects on soil respiration in a first rotation Sitka spruce chronosequence in central Ireland. *Global Change Biology*, 12, 1007–1020.
- Tang XL, Zhou GY, Liu SG, Zhang DQ, Liu SZ, Li J, Zhou CY (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.
- Wang CK, Gower ST, Wang YH, Zhao HX, Yan P, Bond-Lamberty BP (2001). The influence of fire on carbon distribution and net primary production of boreal *Larix gmelinii* forests in north-eastern China. *Global Change Biology*, 7, 719–730.
- Wang CK, Yang JY, Zhang QZ (2006). Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology*, 12, 2013–2114.
- Widén B, Majdi H (2001). Soil CO₂ efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: seasonal and diurnal variation. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 786–796.
- Yan JH, Wang YP, Zhou GY, Zhang DQ (2006). Estimates of soil respiration and net primary production of three forests at different succession stages in South China. *Global Change Biology*, 12, 810–821.
- Zhang DQ (张德强), Sun XM (孙晓敏), Zhou GY (周国逸), Yan JH (闫俊华), Wang SY (王跃思), Liu SZ (刘世忠), Zhou CY (周存宇), Liu JX (刘菊秀), Tang XL (唐旭利), Li J (李炯), Zhang QM (张倩媚) (2006). Seasonal dynamics of soil CO₂ effluxes with responses to environmental factors in lower subtropical forests of China. *Science in China Series D: Earth Sciences* (中国科学D辑: 地球科学), 49, 139–149. (in Chinese)
- Zhou LX (周丽霞), Yi WM (蚁伟民), Yi ZG (易志刚), Ding MM (丁明懋) (2002). Soil microbial characteristics of several vegetations at different elevation in Dinghushan Biosphere Reserve. *Trop and Subtrop Forest Ecosystem Research* (热带亚热带森林生态系统研究), 9, 169–174. (in Chinese with English abstract)
- Zhou XH, Wan SQ, Luo YQ (2007). Source components and interannual variability of soil CO₂ efflux under experimental warming and clipping in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, 13, 761–775.

责任编辑: 李春阳 实习编辑: 黄祥忠