

# 森林演替和气候变暖对暖温带天然次生林 植物根系呼吸的交互效应

赵世魁<sup>1,2</sup>, 郭晋平<sup>1</sup>, 张芸香<sup>1</sup>

(1.山西农业大学林学院,山西 太谷 030801;2.山西农业大学信息学院,山西 太谷 030801)

**摘要:** 为了揭示森林演替和气候变暖及交互过程对森林土壤自养呼吸和森林不同层次植物根系呼吸的影响,以关帝山不同演替阶段 4 种天然次生林(杨桦阔叶落叶林、油松针阔混交林、华北落叶松林和云杉林)为研究对象,于 2016—2019 年利用 Li—6400 便携式分析仪观测每种林型不同层次植物根系呼吸和土壤自养呼吸生长季的变化规律;同时采用温室加热法,模拟增温对土壤自养呼吸及各组分的影响。结果表明:(1)根系呼吸速率和土壤自养呼吸速率随演替的进行而降低。乔木层根系呼吸对土壤自养呼吸的贡献率随演替进行则显著上升,而灌木层和草本层的贡献率则显著下降。(2)增温显著提高了不同演替阶段自养呼吸速率,提高幅度为 8.48%~8.76%,并随演替进行而升高。森林不同层次植物根系呼吸速率对增温的响应程度不同,其中增温显著提高了草本层和灌木层植物根系呼吸速率,提高幅度分别为 10.88%~14.00%和 8.37%~15.26%,而对乔木层植物根系呼吸速率作用则不显著。增温降低了土壤自养呼吸和乔木层根系呼吸的贡献率,则提高了草本层根系呼吸对土壤自养呼吸的贡献率。(3)增温和演替没有改变土壤自养呼吸及各组分在生长季变化规律,但演替和增温对土壤自养呼吸、草本层和灌木层植物根系呼吸有显著的耦合效应。综上所述,森林土壤自养呼吸和根系呼吸速率随演替进行具有降低的趋势,土壤自养呼吸速率、灌木层和草本层植物根系呼吸速率对增温响应程度显著,并且对演替和增温的交互过程有显著的耦合效应,为气候变暖背景下森林更新过程对森林土壤碳排放影响的研究提供数据支持和理论依据。

**关键词:** 演替; 增温; 天然次生林; 根系呼吸; 交互效应

**中图分类号:** S718.5      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1009-2242(2022)03-0122-08

**DOI:** 10.13870/j.cnki.stbcbx.2022.03.018

## Interactive Effects of Climate Warming and Forest Succession on Root Respiration of Natural Secondary Forest in Warm Temperate Zone

ZHAO Shikui<sup>1,2</sup>, GUO Jinping<sup>1</sup>, ZHANG Yunxiang<sup>1</sup>

(1.College of Forestry, Shanxi Agriculture University, Taigu, Shanxi 030801;

2.College of Information, Shanxi Agriculture University, Taigu, Shanxi 030801)

**Abstract:** In order to reveal the effects of forest succession and climate warming and their interactions on soil autotrophic respiration and plant root respiration at different forest levels, 4 natural secondary forests (*Poplar - birch* broad - leaved deciduous forest, *Pinus tabulaeformis* conifer broad-leaved mixed forest, *Larix principis rupprechtii* forest and *Picea asperata* forest) at different successional stages in Guandi Mountain were studied. From 2016 to 2019, Li-6400 portable analyzer was used to observe the changes of plant root respiration and soil autotrophic respiration rates at different levels of each forest type during the growing season. Greenhouse heating method was used to simulate the effects of temperature increase on autotrophic respiration and its components. The results showed that: (1) The root respiration rate and soil autotrophic respiration rate decreased with succession, and the contribution rate of soil autotrophic respiration to total soil respiration increased significantly with succession. The contribution rate of root respiration to soil autotrophic respiration increased significantly in arbor layer, but decreased significantly in shrub layer and herb layer. (2) Warming significantly increased soil autotrophic respiration ranging from 8.48% to 8.76% in different successional stages, and soil autotrophic respiration gradually increased with the successional process.

收稿日期: 2021-11-11

资助项目: 山西省国际合作项目(2015081001)

第一作者: 赵世魁(1978—), 男, 博士研究生, 主要从事森林生态研究。E-mail: zhaoshikui110@163.com

通信作者: 郭晋平(1965—), 男, 博士, 教授, 主要从事森林景观研究。E-mail: jinpinguo@126.com

The response of root respiration rate to warming was different in different forest layers. Warming significantly increased root respiration rate in herb layer (10.88%~14.00%) and shrub layer (8.37%~15.26%), but it had no significant effect on root respiration rate of arbor layer. Increasing temperature decreased the contribution rate of soil autotrophic respiration and root respiration in arbor layer, while it increased the contribution rate of root respiration in herb layer. (3) Warming and succession did not change the variation law of soil autotrophic respiration and its components in the growing season, but it had significant coupling effects on soil autotrophic respiration, herb layer and shrub layer plant root respiration. In conclusion, soil autotrophic respiration rate and root respiration rate of shrub layer and herbaceous layer had significant response to temperature increase, and had significant coupling effect on the interactive process of succession and temperature increase, which provide data support and theoretical basis for the study on the effect of forest regeneration process on forest soil carbon emission under the background of climate warming.

**Keywords:** succession; warming; natural secondary forest; root respiration; interactive effect

全球气候变暖对森林土壤碳排放的影响一直是国内外生态研究的热点问题<sup>[1-3]</sup>。目前,关于气候变暖对森林土壤呼吸的影响主要集中在森林土壤呼吸及其组分(土壤异养呼吸和土壤自养呼吸)和相关因子之间的呼应关系等方面的研究上,已有研究<sup>[4-6]</sup>表明,土壤增温促进土壤呼吸,但也有研究<sup>[7-9]</sup>表明,增温降低土壤呼吸,其研究结果仍然存在较大分歧,其中,森林生态系统的复杂性和区域差异性是导致土壤呼吸对增温响应程度产生差异的主要原因。目前,仍然缺乏从森林不同层次结构上探讨乔—灌—草植物根系呼吸对土壤自养呼吸和土壤总呼吸的贡献及其对气候变暖响应机制的研究,因此,有必要对暖温带亚高山不同演替阶段土壤自养呼吸及其组分进行的研究,以了解气候变暖对森林植物根系及其碳排放影响机制。

森林土壤呼吸及其组分受气候、植被类型、海拔高度及土壤生态过程等影响,其中森林演替是一个重要的影响因素,有研究<sup>[10-12]</sup>表明,土壤呼吸速率及其温度敏感性随森林演替的进行而发生变化;也有研究<sup>[6,13]</sup>表明,不同林龄和森林不同更新方式下土壤自养呼吸对气候变暖的响应程度存在着差异。演替过程和增温过程均对土壤呼吸产生的影响,然而,目前关于增温和演替的交互作用对暖温带亚高山天然次生林土壤自养呼吸影响的机制缺乏系统的研究。因此,研究暖温带亚高山森林根系呼吸对森林演替和增温及其交互作用的响应程度,为气候变暖背景下研究森林更新过程对森林土壤碳的排放影响的研究提供数据支持。

关帝山林区海拔落差大,形成了多种林型共存的局面,天然原始林遭到破坏后,在天然恢复过程中,依次出现了以山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)、红桦(*Betula albosinensis*)等为先锋种的杨桦混交林,以喜光性油松(*Pinus tabulifor-*

*mis*)为主的针阔混交林和中国特有的寒温性华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)林,最后形成资源利用优化程度最高、抗干扰能力强的地带性顶级群落云杉(*Picea asperata*)林。本文选取上述4种林型作为研究对象,通过野外原位观测不同演替阶段土壤自养呼吸及各组分的变化规律及其对增温的响应程度,以期解决森林演替过程对不同层次植物根系呼吸及土壤自养呼吸的影响;增温对森林土壤自养呼吸及其各组分的影响;增温和演替对土壤自养呼吸及其各组分的耦合效应,为天然林土壤自养呼吸及土壤碳库动态变化对气候变暖的响应机制提供理论支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

关帝山位于山西省吕梁山脉中段(37°45'—37°55'N, 111°22'—111°33'E),最高峰海拔2 831 m,属于暖温带半湿润大陆性季风气候。7月气温最高,均值为17.5℃,1月最低,为-10.6℃,无霜期约100天,年降水量为822.6 mm,主要集中在7—9月,蒸发量1 268 mm,土壤从低海拔到高海拔依次为山地褐土、山地淋溶褐土、山地棕壤和亚高山草甸;植被垂直地带性分布显著,低海拔为阔叶落叶混交林,中海拔以油松为主的针阔混交林,中高海拔地带为亮针叶华北落叶松林和暗针叶云杉林等。乔木主要有华北落叶松、油松、白桦、红桦、山杨、云杉等;灌木主要有黄刺玫(*Rosa xanthina*)、灰栒子(*Cotoneaster acutifolius*)、刚毛忍冬(*Lonicera hispida*)、榛(*Corylus heterophylla*)、卫矛(*Euonymus alatus* (Thunb.) Sieb)、刺果茶藨子(*Ribes burejense* Fr. Schidt.)、木忍冬(*Lonicera Japonica*)、莢蒾(*Viurnum schensianum*)、箭叶锦鸡儿(*Caragana jubata*)、粗野悬钩子(*Rubus alceaefolius*)等。草本主要有老鹳草(*Geranium wilfordii*)、林地猪殃殃(*Galium paradoxum*)、蓝花棘豆(*Oxytropis coerulea*)、蚊子草(*Filipendula palmata*)、玉

竹(*Polygonatum odoratum*)、小红菊(*Dendranthema charetii*)、唐松草(*Thalictrum aquilegifolium* var. *sibiricum* Linnaeus)、龙牙草(*Agrimonia pilosa*)、歪头菜(*Vicia unijuga*)等。

## 1.2 研究方法和样地设置

1.2.1 研究方法 在研究区天然林中,选取杨桦林、油松林、华北落叶松林和云杉林作为研究对象,利用空间代替时间的方法<sup>[14]</sup>,杨桦林→油松林→华北落叶松林→云杉林作为 1 个演替序列。采用去根法计算土壤自养呼吸及其各组分的呼吸速率<sup>[15]</sup>;利用温室加热法模拟增温对土壤自养呼吸和其组分的影响<sup>[1]</sup>。

1.2.2 野外样地的设置与处理 在 2015 年 5 月,在选取的每种林型当中建立 5 个重复永久样地,样地的大小为 50 m×50 m,每种林型的基本情况见表 1。每个样地进行 2 类处理,一类为对照处理(自然状态),另一类为增温处理,每个处理重复 3 次。在每类处理当中设计 4 类观测样点(1 m×3 m):A 样点设计为保留灌木+保留草本+保留乔木根系,观测数据记录为  $R_1$ ;B 样点设计为保留灌木+保留草本+断乔木根系(断根设计就是用洛阳铲掏空样方四周的土壤,直到没有明显的根系,然后用长、宽、厚分别为

60,20,0.5 cm 的 PVC 板包围样方,以阻断样方周围植物根系,然后填平踏实),其观测数据记录为  $R_2$ ;C 样点设计为保留灌木+去草本+断乔木根系,观测数据记录为  $R_3$ ;D 样点设计为去灌木+去草本+断乔木根系,观测数据记录为  $R_4$ 。要定期维持 B、C、D 的设计要求。增温处理是在断根处理 1 年后开始,即在 2016 年 4 月在规划增温的样点上建立温室大棚(棚脊高 2.5 m,跨度>3 m,框架以竹竿和 PVC 管为主,覆盖 5 mm 透明聚氯乙烯塑料薄膜,在搭建大棚时要确保大棚塑料膜与观测样方的距离在 50 cm 以上,以免周围土壤与样方热交换影响增温观测值。大棚四周挖 10 cm 深的斜沟,用土填埋塑料膜)。

观测数据的处理: $R_1-R_2$ 为乔木层根系呼吸记为  $R_{ra}$ , $R_2-R_3$ 为草本层根系呼吸  $R_{rh}$ , $R_3-R_4$ 为灌木层根系呼吸记为  $R_{rs}$ , $R_4$ 为土壤异养呼吸记为  $R_b$ , $R_1-R_4$ 为自养呼吸记为  $R_a$ , $R_1$ 是直接观测数据,为土壤总呼吸,记录为  $R_t$ 。在试验期间使用 HOBO 小型自动气象站(H-21,美国)气象数据,在降雨过后及时将降雨量以人工喷洒的方式归还增温样点;用网袋收集法,以增温样点相邻的同林分凋落物量为参照,将凋落物归还增温样点。

表 1 试验地的立地条件

演替阶段	海拔/m	土壤类型	坡向	坡度/(°)	坡位	郁闭度/%	平均胸径/cm	林龄/a
PF	2130.1±130.2	棕壤土	阴坡	11.6±2.1	中下坡	74.4±8.2	29.6±17.1	61.2±1.3
PL	2001.1±10.2	棕壤土	阴坡	10.2±1.3	中下坡	67.2±15.5	26.8±18.6	56.0±8.9
PT	1900.0±0.8	棕壤土	半阴坡	11.2±1.8	中下坡	65.3±9.1	26.2±18.9	58.0±4.5
FB	1860.0±6.0	棕壤土	半阴坡	13.8±1.3	中下坡	66.0±9.1	26.2±18.9	58.0±4.5

注:PB、PT、PL、PF 分别为杨桦林、油松林、华北落叶松林、云杉林;表中数据为平均值±标准差。下同。

1.2.3 土壤呼吸速率的测定 2016 年 4 月中旬,在每个样点中随机布置 3 个内径 10.1 cm 的 PVC 连接环,用橡皮锤敲入土壤深度 5 cm,连接环高出地面 2 cm。5—10 月,用 Li-6400 便携式分析仪(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, 美国)测量土壤呼吸速率,每月测定 2 次,连续测量 4 年,每次测量要选择晴朗的天气进行,测量时间为 9:00—11:00 和 13:00—16:00,每 PVC 环进行 3 个重复测量。用 Li-6400 自带的探针测定土壤呼吸环附近 5 cm 层的土壤湿度(%),并用 TDR100 探针测定其温度(°C)。

土壤呼吸速率用  $R = ae^{bT}$  来表达。式中: $R$  为土壤呼吸速率( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ); $a$  为 0 °C 条件下的土壤呼吸速率( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ); $T$  为土壤 5 cm 温度(°C); $b$  为  $R$  的温度反应系数。

## 1.3 数据分析

文中数据为平均值±标准方差,用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)检

验演替各阶段土壤自养呼吸及其各组分之间的差异及增温效果;双因素分析增温和演替的耦合过程对土壤温湿度、土壤呼吸及其组分的显著性。所有统计分析用 SPSS 16.0 软件完成,且界定  $P < 0.05$  为显著水平, $P < 0.01$  为极显著水平;用 Excel 2007 软件制图。

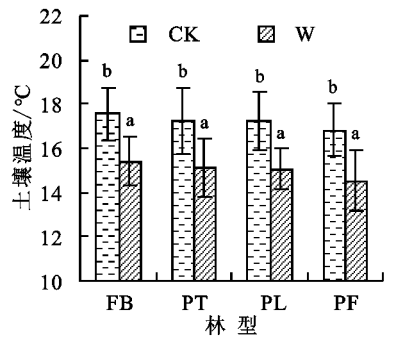
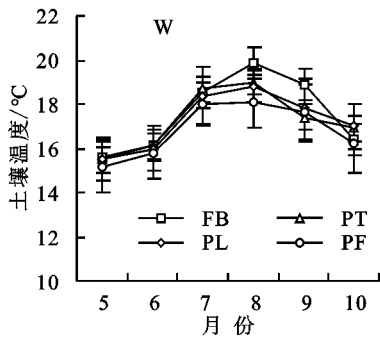
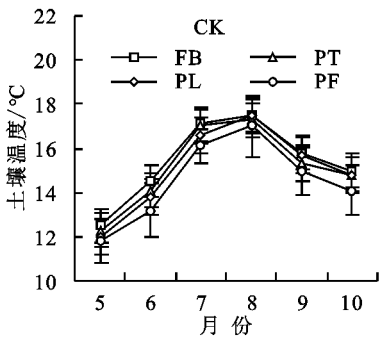
## 2 结果与分析

### 2.1 增温对土壤温湿度的影响

增温显著提高了不同演替阶段土壤的温度,相对自然状态,提高了 2.13~2.28 °C,杨桦林(FB)、油松林(PT)、华北落叶松林(PL)、云杉林(PF)分别提高了 14.44%,14.65%,15.27%,16.50% ( $P < 0.05$ ),提高的幅度随演替的进行而逐渐增大(图 1)。增温降低不同演替阶段土壤湿度,相对于自然状态,FB、PT、PL、PF 则分别降低了 1.59%,1.40%,0.97%,0.99%,均未达到差异显著水平( $P > 0.05$ )(图 2)。

各演替阶段土壤温湿度在生长季均形成以 8 月

为峰值的单峰态变化曲线,但增温没有改变土壤温湿度的生长季变化规律(图 1、图 2)。



注:图柱上方的不同小写字母表示差异显著(P<0.05)。下同。

图 1 增温(W)和自然(CK)状态不同演替阶段土壤温度的对比

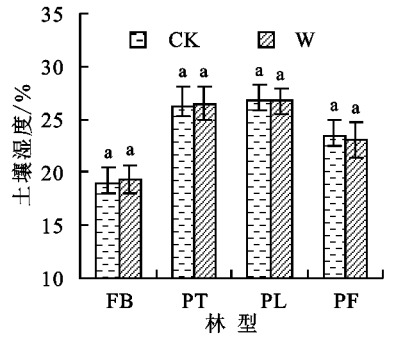
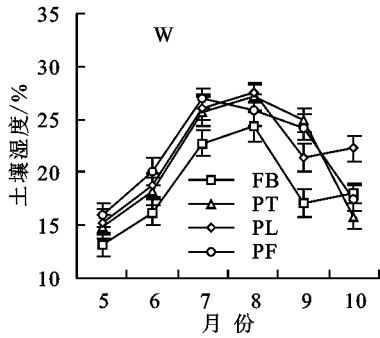
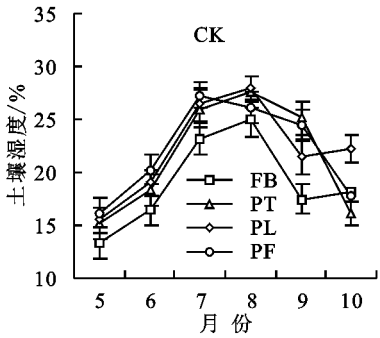


图 2 增温(W)和自然(CK)状态不同演替阶段土壤湿度的对比

### 2.2 增温对森林土壤自养呼吸及贡献率的影响

2.2.1 增温对森林土壤自养呼吸的影响 增温显著提高了不同演替阶段土壤自养呼吸速率( $R_a$ ),相对于自然状态,FB、PT、PL、PF 则分别提高了  $8.48\% \pm 1.01\%$ ,  $8.56\% \pm 1.00\%$ ,  $8.58\% \pm 1.23\%$ ,  $8.76\% \pm 1.25\%$  ( $P < 0.05$ ),增幅随演替的进行而增大;增温没有改变不同演替阶段  $R_a$  在生长季的变化规律(图 3),即各演替阶  $R_a$  在生长季逐月形成 8 月为峰值的单峰态变化曲线,并

与土壤水热生长季的变化规律类似(图 1、图 2)。

2.2.2 增温对森林土壤自养呼吸贡献率的影响 增温降低各演替阶段  $R_a$  对其土壤总呼吸速率( $R_t$ )的贡献率,相对于自然状态,FB、PT、PL、PF 分别降低了  $1.30\% \pm 0.02\%$ ,  $2.02\% \pm 0.09\%$ ,  $2.02\% \pm 0.07\%$ ,  $3.65\% \pm 0.10\%$ ,均未达到差异显著水平( $P > 0.05$ ),但降低的幅度则随演替的进行而增大。

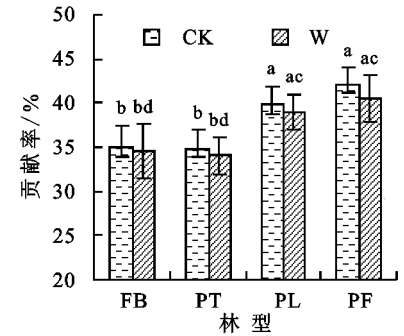
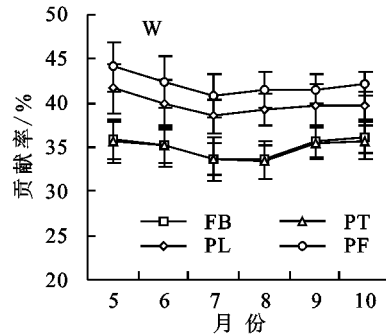
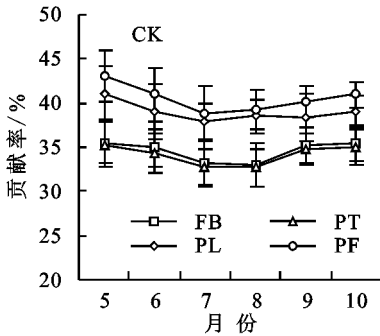
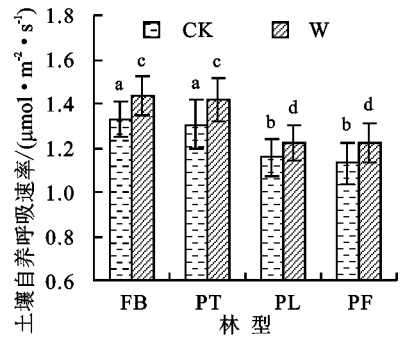
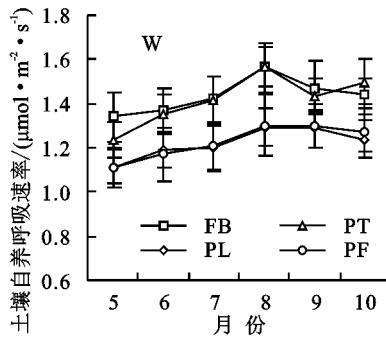
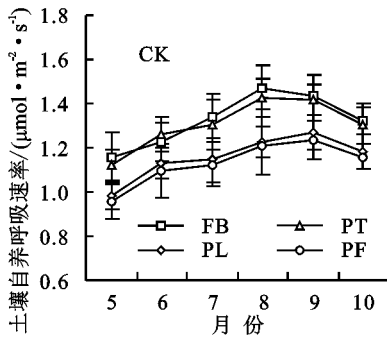


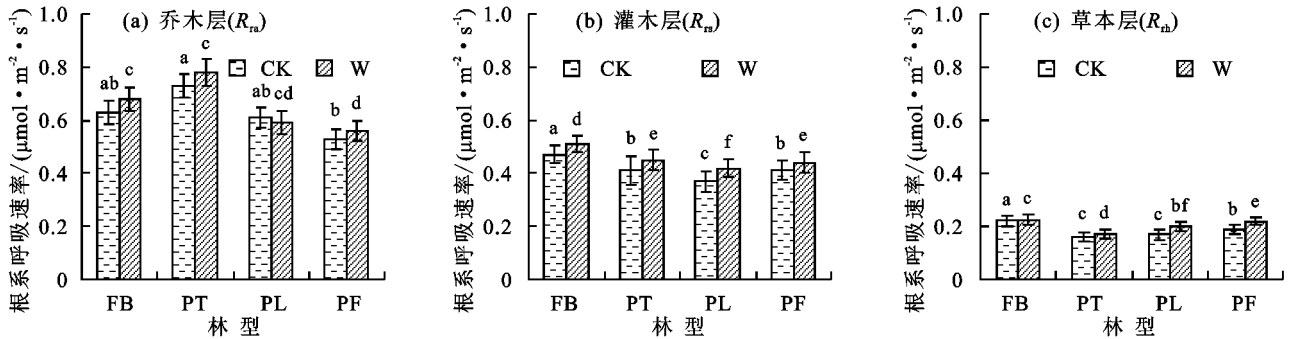
图 3 增温(W)和自然(CK)状态土壤自养呼吸速率及其贡献率的对比



### 2.3 增温对森林不同层次植物根系呼吸的影响

2.3.1 增温对乔木层根系呼吸的影响 不同演替阶段乔木层植物根系呼吸( $R_{ra}$ )对增温的响应强度和方向性存在差异,其中增温提高了FB、PT、PF的 $R_{ra}$ ,相对自然状态,提高的幅度分别为 $6.86\% \pm 0.96\%$ , $6.85\% \pm 0.99\%$ , $7.33\% \pm 1.02\%$ ,PL则下降 $2.34\% \pm 0.92\%$ (图4a),增温提高了其他演替阶段乔木层根系呼吸速率,而降低华北落叶松林,这与华北落叶松在温度高湿度小的低海拔区域天然分布较少的现实相符。

2.3.2 增温对灌木层根系呼吸的影响 增温显著提



注: $R_{ra}$ 、 $R_{rs}$ 、 $R_{rh}$ 分别表示乔木层、灌木层、草本层根系呼吸。下同。

图4 增温对不同层次根系呼吸速率的影响

### 2.4 增温对森林不同层次根系呼吸贡献率的影响

2.4.1 增温对乔木层根系呼吸贡献率的影响 增温降低不同演替阶段 $R_{ra}$ 对 $R_a$ 的贡献率,相对于自然状态,FB、PT、PL、PF分别下降了 $1.35\% \pm 0.23\%$ , $1.49\% \pm 0.28\%$ , $7.53\% \pm 0.43\%$ , $1.58\% \pm 0.18\%$ ,未达到差异显著水平( $P > 0.05$ ),但PL下降的幅度显著高于其他阶段(图5a)。

2.4.2 增温对灌木层根系呼吸贡献率的影响 不同演替阶段 $R_{rs}$ 对 $R_a$ 的贡献率对增温的响应强度和方向性存在较大差异,其中增温降低FB和PT的 $R_{rs}$ 对 $R_a$ 的贡献率,相对于自然状态,分别降低 $0.49\% \pm 0.06\%$ 和 $0.12\% \pm 0.03\%$ ,而PL和PF则分别升高

高了不同演替阶段灌木层根系呼吸速率( $R_{rs}$ ),相对于自然状态,FB、PT、PL、PF分别提高了 $8.37\% \pm 2.23\%$ , $11.13\% \pm 3.33\%$ , $15.26\% \pm 4.53\%$ , $8.20\% \pm 1.89\%$ ( $P < 0.05$ ),提高的幅度随着演替进行形成先升后降的格局(图4b)。

2.3.3 增温对草本层根系呼吸的影响 增温显著提高了不同演替阶段草本层植物根系呼吸速率( $R_{rh}$ ),相对于自然状态,FB、PT、PL、PF分别提高了 $13.31\% \pm 2.36\%$ , $10.88\% \pm 2.93\%$ , $12.83\% \pm 3.03\%$ , $14.00\% \pm 3.90\%$ (图4c),均达到差异显著水平( $P < 0.05$ ),提高的幅度随演替的进行具有升高的趋势。

$9.23\% \pm 0.89\%$ 和 $2.38\% \pm 0.84\%$ ,其中PL达到差异显著水平( $P < 0.05$ )(图5、图6),说明林下灌木层根系呼吸的贡献率对增温的响应程度较为复杂,这可能与灌木层处于乔木层和草本层之间,同时具有两者的生态学特征有关。

2.4.3 增温对草本层根系呼吸贡献率的影响 增温提高了不同演替阶段 $R_{rh}$ 对 $R_a$ 的贡献率,相对于自然状态,FB、PT、PL、PF分别提高了 $4.85\% \pm 0.53\%$ , $4.48\% \pm 0.58\%$ , $6.83\% \pm 0.79\%$ , $2.12\% \pm 0.32\%$ ,但未达到差异显著水平( $P > 0.05$ )(图5c), $R_{rh}$ 对 $R_a$ 的贡献率对增温的响应程度随演替的进行呈波动式下降。

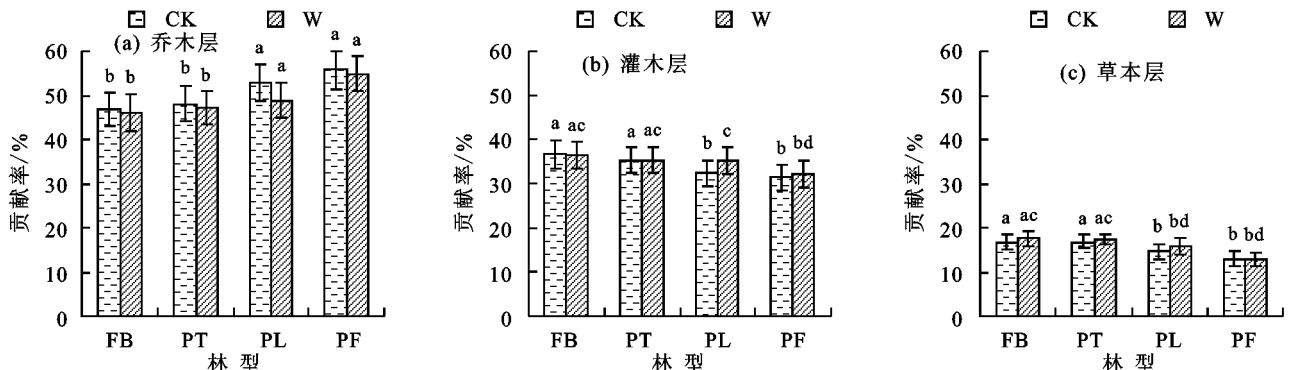


图5 增温对不同层次根系呼吸贡献率的影响

### 2.5 森林演替对土壤自养呼吸及其各组分的影响

2.5.1 演替对森林自养呼吸速率的影响 不同演替阶段 $R_s$ 差异显著( $P < 0.05$ ),其均值表现为FB( $1.33 \pm$

$0.11$ )  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) > PT( $(1.31 \pm 0.19)$   $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) > PL( $(1.16 \pm 0.09)$   $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) > PF( $(1.13 \pm 0.10)$   $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )(图3)。相对于演替

初期 FB, 则 PT、PL、PF 分别降低了  $1.52\% \pm 0.48\%$ ,  $12.75\% \pm 3.43\%$ ,  $14.75\% \pm 1.46\%$ , 其中 PL、PF 达到差异极显著水平 ( $P < 0.01$ )。

**2.5.2 演替对森林不同层次根系呼吸的影响** 不同演替阶段乔木层根系呼吸速率差异显著 ( $P < 0.05$ ), 随演替的进行, 具有降低的趋势 (图 6)。相对于 FB, 则 PT、PL、PF 分别下降  $12.37\% \pm 2.01\%$ ,  $20.09\% \pm 3.78\%$ ,  $11.74\% \pm 1.49\%$ , 均达到差异显著水平 ( $P < 0.05$ )。

演替过程显著降低灌木层和草本层根系呼吸速率, 相对于 FB, 则 PT、PL、PF 分别下降  $12.37\% \pm 2.01\%$ ,  $20.09\% \pm 3.78\%$ ,  $11.74\% \pm 1.49\%$  和  $25.26\% \pm 4.87\%$ ,  $22.17\% \pm 5.44\%$ ,  $13.92\% \pm 1.99\%$ 。

**2.6 演替对森林土壤自养呼吸及其各组分贡献率的影响**

**2.6.1 演替对土壤自养呼吸对土壤总呼吸贡献率的影响** 不同演替阶段  $R_a$  对  $R_t$  的贡献率差异显著 ( $P < 0.05$ ), 相对于 FB, 则 PT、PL、PF 分别提高了  $0.53\% \pm 0.05\%$ ,  $13.76\% \pm 1.03\%$ ,  $20.22\% \pm 3.24\%$ , 其中 PL、

PF 达到差异显著水平 ( $P < 0.05$ ), 说明森林演替过程显著提高了  $R_a$  的贡献率。

**2.6.2 演替对森林不同层次根系呼吸贡献率的影响** 演替显著升高了  $R_m$  对  $R_a$  的贡献率, 相对于 FB, 则 PT、PL、PF 分别提高了  $2.90\% \pm 0.41\%$ ,  $13.24\% \pm 2.44\%$ ,  $19.63\% \pm 3.23\%$ , 其中 PL、PF 达到差异显著水平 ( $P < 0.05$ ), 而 FB 不显著 (图 7), 这说明乔木层根系呼吸的贡献率在演替前期变化不明显, 但随演替的进行而显著升高。而演替过程却显著降低了灌木层和草本层根系呼吸对土壤自养呼吸的贡献率, 相对于 FB, 则 PT、PL、PF 分别下降了  $3.39\% \pm 0.55\%$ ,  $11.57\% \pm 2.08\%$ ,  $24.53\% \pm 3.88\%$  和  $0.63\% \pm 0.13\%$ ,  $11.54\% \pm 3.48\%$ ,  $24.53\% \pm 7.55\%$ , 其中 PL、PF 均达到差异显著水平, 而 PT 不显著 ( $P > 0.05$ ), 说明灌木层和草本植物根系呼吸的贡献率在演替过程中, 前期相对比较平稳, 随着演替的进行, 草本层和灌木层根系呼吸对土壤自养呼吸的贡献率急剧下降。

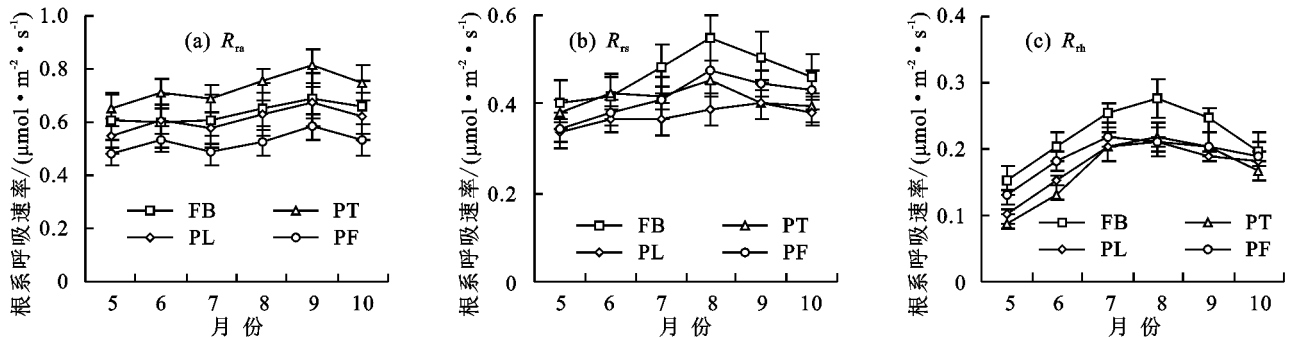


图 6 不同演替阶段不同层次根系呼吸速率的生长季变化

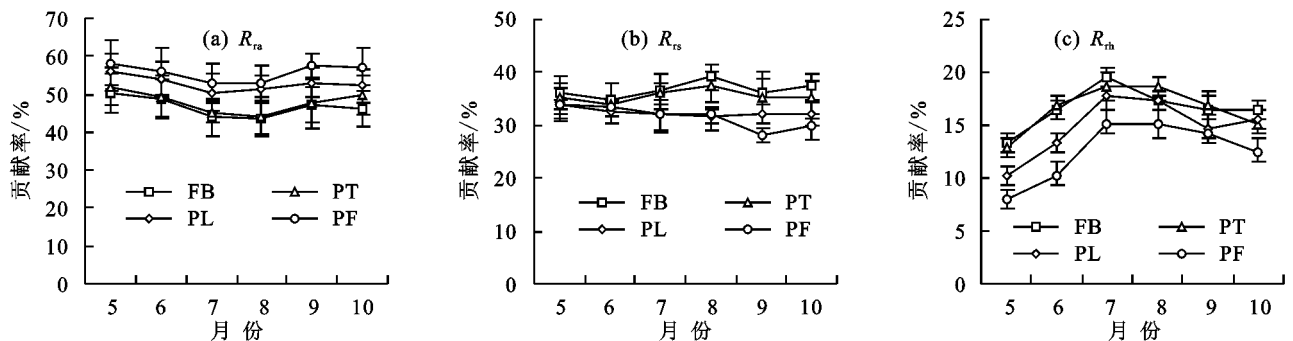


图 7 不同演替阶段不同层次根系呼吸贡献率的生长季变化

**2.7 增温和演替对土壤呼吸的耦合效应**

增温对森林土壤自养呼吸、草本层和灌木层植物根系呼吸速率产生显著的影响 ( $P < 0.05$ ), 但对其贡献率却不显著; 演替对森林土壤自养呼吸及其各组分均产生显著影响, 而增温和演替对仅土壤自养呼吸、草本层和灌木层根系呼吸产生显著的耦合效应 (表 2)。

**3 讨论**

**3.1 增温对森林土壤自养呼吸及组分的影响**

试验采用模拟温室加热法, 土壤温度升高  $2.13 \sim$

$2.28\text{ }^\circ\text{C}$ , 土壤自养呼吸速率、灌木层和草本层根系呼吸速率显著提高, 这说明土壤自养呼吸、灌木层和草本层根系呼吸对增温的敏感程度较高, 这与李先锋<sup>[6]</sup>对中亚热带格氏栲天然林和杉木人工林土壤自养呼吸速率对增温的敏感程度较高的研究结论相一致, 但本研究增温提高的幅度远低于中亚热带格氏栲天然林和杉木人工林, 可能与土壤自养呼吸的林型及立地条件差异有关; 刘美等<sup>[1]</sup>对青藏高原东部窄叶鲜卑花高寒灌丛根源呼吸和细根呼吸进行被动增温试验发现, 根源呼吸、细根呼吸对增温的响应程度显著, 并且

变化的幅度较大,可能与灌丛根系分布较浅,易受被动增温的影响较大有关,与本研究草本层根系呼吸增温幅度高于相应的乔木层和灌木层根系呼吸的结论相一致。本研究土壤自养呼吸、灌木层和草本层根系呼吸对增温的响应程度显著,可能增温过程直接提高了森林植物根系的活力,研究区处于中国北方山区,气温较低,根系呼吸代谢活动长期受到低温的限制,而增温可能解除或缓解低温限制效应,从而提高了根系呼吸代谢速率<sup>[16-17]</sup>;其次,增温也可能提高了地上植物光合作用,为根系提供更多的呼吸底物,进而提高了根系呼吸速率。本研究发现,增温对乔木层根系呼吸影响不显著,甚至产生抑制作用,可能土壤自养呼吸不同主体对增温的响应程度不同<sup>[1]</sup>,也可能是增温对乔木根系呼吸产生驯化,驯化能够使植物在增温环境下降低维持生命成本,从而增强其稳定性<sup>[18]</sup>,降低呼吸代谢速率。森林不同层次根系呼吸对增温的响应程度存在差异,增温提高了草本层植物根系呼吸对土壤自养呼吸的贡献率,降低了乔木层根系呼吸的贡献率,而灌木层根系呼吸贡献率对增温的响应却存在着方向性和强度的差异,可能与森林不同层次植物所处的生态位和采取的生存策略有关,林下草本层植物采取 r 生存策略,能够灵活地利用增温所带来的福利,增加了对土壤资源的占有率;乔木则趋向采用 K 生存策略,对外界环境的变化具有一定的抵抗作用,而灌木层介于乔木层和草本层之间,所以,其根系呼吸对增温的响应程度存在较大的差异。

表 2 增温、演替及交互过程对土壤自养呼吸及各组分的影响

土壤呼吸类型	增温	演替	增温+演替
$R_a$	0.012*	0.034*	0.045*
$R_{ra}$	0.082	0.043*	0.097
$R_{rs}$	0.012*	0.013*	0.032*
$R_{rh}$	0.021*	0.051*	0.024*
$R_{ra} \cdot R_a^{-1}$	0.120	0.041*	0.089
$R_{rs} \cdot R_a^{-1}$	0.106	0.028*	0.108
$R_{rh} \cdot R_a^{-1}$	0.081	0.017*	0.036*
$R_a \cdot R_i^{-1}$	0.061	0.045*	0.109

注:表中数值为  $P$ -value 值,\* 表示效果显著( $P < 0.05$ )。

### 3.2 森林演替对土壤自养呼吸的影响

在森林演替过程中地表植被群落的类型、结构和功能都会发生不断的变化,其地下根系组成与功能、土壤生境也会发生相应的改变<sup>[13]</sup>,从而引起土壤自养呼吸和根系呼吸的变化。本研究发现,土壤自养呼吸速率和根系呼吸随演替进程而降低,但森林演替各阶段土壤自养呼吸速率及其组分呼吸与土壤温湿度具有类似的生长季变化特征,说明森林土壤自养呼吸和根系呼吸受演替过程和大气共同的影响,这与同纬度的研究<sup>[19]</sup>结果相一致。森林演替显著降低土壤自

养呼吸,使之形成 2 个明显的阶段,杨桦林和油松林为演替前期,华北落叶松林和云杉林为演替后期,前期的土壤自养呼吸显著高于后期,可能阔叶林和阔叶混交林根系呼吸高于针叶林<sup>[20-21]</sup>;其次,不同的演替阶段,森林生态系统的稳定性不同,如演替后期的云杉林是地带性顶级群落,不以牺牲物质代谢速率来抵御外界不良环境,而是采用减少消耗的最大收益来维持系统的稳定和平衡<sup>[22]</sup>,因此,以根系呼吸为主的土壤自养呼吸速率较低。但牛莉平等<sup>[23]</sup>对长白山红松针阔混交林不同演替序列土壤呼吸研究发现,土壤呼吸随着演替进行具有升高的趋势,与本研究林型及其林龄不同,本研究区为成熟林或近成熟林。土壤呼吸随演替进行表现出一定的差异,演替一方面通过地表植物结构与功能的改变来直接影响根系呼吸速率;另一方面,演替通过影响土壤温湿度等理化性质、土壤有机质含量及土壤生境的变化间接影响土壤根系及其土壤自养呼吸速率。

### 3.3 演替和增温对森林土壤自养呼吸的交互效应

本研究发现,森林土壤自养呼吸对增温的响应随演替进行而升高,可能在森林演替过程中,森林群落结构与功能发生变化,演替前期为阔叶落叶林混交林和针阔混交林,林下通风透光性能好,演替后期为针叶混交林和针叶纯林,林下形成阴暗潮湿的环境(从图 1、图 2 可知,演替过程降低了土壤温度而升高了土壤湿度),与已有研究<sup>[5,24]</sup>低温潮湿环境下土壤呼吸对增温的敏感程度相对较高的研究结果相一致。森林演替过程通过地表植物类型结构与功能等的改变,引起地下根系组成与性状、土壤理化和微生物等变化,除了直接或间接影响土壤自养呼吸的变化外,演替过程改变了森林和土壤生态环境,引起土壤呼吸对环境变化的响应程度的差异,而增温正是通过影响根系生物酶活性和改变土壤水热等理化性质直接影响以根系呼吸为主的土壤自养呼吸,或者通过影响土壤微生物对有机质分解形成土壤营养元素的有效性来间接影响根系的代谢活动,因此,增温和演替对土壤自养呼吸及各组分影响存在一定的交互作用。本研究发现,演替和增温对土壤自养呼吸、草本层和灌木层根系呼吸有着显著的耦合效应,但演替、增温及其耦合过程均对乔木层根系呼吸的影响均不显著,说明增温和演替及其耦合过程对森林土壤自养呼吸和根系呼吸等不同呼吸主体产生不同的影响<sup>[1,25]</sup>。森林不同层次根系呼吸对增温和演替及其耦合作用的响应程度不同,因为森林的垂直层次结构对森林群落有着不同的生态意义<sup>[26]</sup>,关于群落结构与土壤呼吸相关性的研究仍需进一步加强。



## 4 结论

森林演替具有降低土壤自养呼吸速率及其组分的趋势。不同根系呼吸对演替的响应程度不同,其中,演替显著降低灌木层和草本层根系呼吸对土壤自养呼吸的贡献率,而提高了乔木层根系呼吸的贡献率。

森林土壤自养呼吸对增温的响应程度显著,并随演替的进程而增大,但其所有组分对增温的响应程度并非如此,草本层和灌木层植物根系呼吸速率对增温的响应程度显著,乔木层植物根系呼吸则不显著。增温均降低了各演替阶段土壤自养呼吸对土壤总呼吸的贡献率;增温降低了乔木层根系呼吸对土壤自养呼吸的贡献率,提高了草本层根系呼吸对土壤自养呼吸的贡献率。

演替和增温均没有改变土壤自养呼吸及其各组分在生长季的变化规律,但演替和增温对土壤自养呼吸、草本层和灌木层植物根系呼吸有着显著的交互效应。

### 参考文献:

- [1] 刘美,陈亚梅,崔宁洁,等.模拟增温对高寒灌丛生长季土壤呼吸的影响[J].生态学报,2021,40(4):1038-1048.
- [2] Schindlbacher A, Wunderlich S, Borken W, et al. Soil respiration under climate change: Prolonged summer drought offsets soil warming effects [J]. *Global Change Biology*,2012,18(7):2270-2279.
- [3] Zou J L, Tobin B, Luo Y Q, et al. Response of soil respiration and its components to experimental warming and water addition in a temperate Sitka spruce forest ecosystem [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*,2018,260/261:204-215.
- [4] 周清秋,李静雯,王思敏,等.增温和线虫添加对西双版纳热带雨林土壤呼吸的短期效应[J].生态环境学报,2020,29(9):1752-1758.
- [5] 刘运通,张一平,武传胜,等.模拟亚热带常绿阔叶林土壤温度与土壤异养呼吸对气候变暖的响应[J].生态学杂志,2016,35(7):1799-1806.
- [6] 李先锋.亚热带格氏栲天然林和杉木人工林土壤呼吸及其组分对土壤增温的响应[D].福州:福建师范大学,2018.
- [7] Zhao J X, Tian L H, Wei H X, et al. Negative responses of ecosystem autotrophic and heterotrophic respiration to experimental warming in a Tibetan semi-arid alpine steppe [J]. *Catena*,2019,179:98-106.
- [8] Pries C H, Angert A, Castanha C, et al. Using respiration quotients to track changing sources of soil respiration seasonally and with experimental warming [J]. *Biogeosciences*,2020,17(12):3045-3055.
- [9] Schindlbacher A, Wunderlich S, Borken W, et al. Soil respiration under climate change: Prolonged summer drought offsets soil warming effects [J]. *Global Change*

*Biology*,2012,18(7):2270-2279.

- [10] 郑鹏飞,余新晓,贾国栋,等.北京山区不同植被类型的土壤呼吸特征及其温度敏感性[J].应用生态学报,2019,30(5):1726-1734.
- [11] 赵爽,王邵军,杨波,等.西双版纳热带森林土壤呼吸对次生演替的响应[J].南京林业大学学报(自然科学版),2021,46(2):12-18.
- [12] 黄唯,毛子军,韩莹莹,等.小兴安岭地区枫桦次生林与原始阔叶红松林土壤呼吸和地下碳分配[J].植物研究,2015,35(3):384-390.
- [13] 范跃新,杨玉盛,郭剑芬,等.中亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤呼吸及其温度敏感性的变化[J].植物生态学报,2014,38(11):1155-1165.
- [14] 刘效东,周国逸,陈修治,等.亚热带森林演替过程中小气候的改变及对气候变化的响应[J].生态学报,2014,34(10):2755-2764.
- [15] 雷蕾,肖文发,曾立雄,等.马尾松林土壤呼吸组分对不同营林措施的响应[J].生态学报,2016,36(17):5360-5370.
- [16] 许辰森,熊德成,邓飞,等.杉木幼苗和伴生植物细根对土壤增温的生理生态响应[J].生态学报,2017,37(4):1232-1243.
- [17] 曹聪,阮超越,任寅榜,等.模拟增温对武夷山不同海拔森林表层土壤碳氮及酶活性的影响[J].生态学报,2020,40(15):5347-5356.
- [18] 陈宇辉,陈光水,郭润泉,等.杉木幼苗细根呼吸对土壤增温的驯化[J].亚热带资源与环境学报,2020,15(1):19-24.
- [19] 陈平,赵博,闫子超,等.太岳山油松人工林土壤呼吸对模拟氮沉降的短期响应[J].生态学报,2018,38(22):8184-8193.
- [20] 梁国华,吴建平,熊鑫,等.亚热带不同演替阶段森林土壤呼吸对模拟酸雨的响应[J].生态学杂志,2016,35(1):125-134.
- [21] 耿兆鹏,毛子军,黄唯,等.小兴安岭原始阔叶红松林与枫桦次生林土壤呼吸及其各组分特征的比较研究[J].植物研究,2017,37(2):312-320.
- [22] 高一飞,张静,唐旭利,等.亚热带马尾松林恢复过程中物种丰富度及生物量变化[J].生态环境学报,2016,25(1):22-29.
- [23] 牛莉平,许嘉巍,靳英华,等.温带森林不同演替阶段下的土壤CO<sub>2</sub>排放通量昼间变化[J].生态学报,2017,37(8):2673-2683.
- [24] Qi Y, Xu M, Wu J G. Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget: Nonlinearity begets surprises [J]. *Ecological Modelling*,2002,153(1):131-142.
- [25] 马志良,赵文强,刘美,等.土壤呼吸组分对气候变暖的响应研究进展[J].应用生态学报,2018,29(10):3477-3486.
- [26] 庄崇洋,黄清麟,马志波,等.中亚热带天然阔叶林林层划分新方法-最大受光面法[J].林业科学,2017,53(3):1-11.