

引用格式：

郑亮, 罗焱霞, 陈浩, 肖孔操, 段鹏鹏. 植被演替过程的土壤呼吸动态变化及其驱动因子研究 [J]. 农业现代化研究, 2025, 46(2): 388-396.

ZHENG L, LUO Y X, CHEN H, XIAO K C, DUAN P P. Dynamics of soil respiration and its driving factors in vegetation succession[J]. Research of Agricultural Modernization, 2025, 46(2): 388-396.

DOI: 10.13872/j.1000-0275.2024.1657

CSTR: 32240.14.1000.0275.2024.1657



## 植被演替过程的土壤呼吸动态变化及其驱动因子研究

郑亮<sup>1</sup>, 罗焱霞<sup>1</sup>, 陈浩<sup>2</sup>, 肖孔操<sup>3</sup>, 段鹏鹏<sup>3\*</sup>

(1. 邵阳学院土木工程学院, 湖南 邵阳 422000; 2. 中山大学生态学院, 广东 广州 510275;  
3. 中国科学院亚热带农业生态研究所 湖南 长沙 410125)

**摘要:** 土壤呼吸是全球碳平衡的重要组成部分, 对理解生态系统碳通量的变化及其对全球温室效应的贡献具有重要意义。退耕后的植被恢复或演替显著促进土壤有机碳 (SOC) 积累, 但其对土壤呼吸的影响尚不明确。本研究在西南喀斯特山区选择了 6 种不同类型的生态系统, 包括撂荒农田 (AG)、草灌 (GS)、灌丛 (SH)、15 年次生林 (F15)、25 年次生林 (F25) 和 50 年次生林 (F50), 采用静态箱法测定了土壤呼吸速率。结果表明, 6 种类型生态系统的土壤呼吸年累计碳通量 (土壤呼吸通量) 随着演替进程呈现显著下降趋势, AG、GS、SH、F15、F25 和 F50 的土壤呼吸通量分别为 (602 ± 59)、(584 ± 11)、(634 ± 57)、(416 ± 49)、(428 ± 41) 和 (364 ± 31) g/(m<sup>2</sup>·a)。土壤呼吸速率与土壤温度呈显著正相关关系 ( $P < 0.01$ ), 而与土壤湿度、SOC、全氮、微生物量碳、易氧化有机碳以及交换性钙和镁离子呈显著负相关关系。综合分析显示, 土壤温度和湿度是影响不同演替阶段生态系统土壤呼吸通量的主要因素。本研究为退耕后生态系统土壤呼吸变化机制的进一步研究提供了数据支持, 并有助于预测不同演替阶段碳通量的变化趋势。

**关键词:** 西南喀斯特; 植被演替; 土壤呼吸; 温度; 湿度

**中图分类号:** S718.54<sup>+</sup>1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-0275 (2025) 02-0388-09

### Dynamics of soil respiration and its driving factors in vegetation succession

ZHENG Liang<sup>1</sup>, LUO Yanxia<sup>1</sup>, CHEN Hao<sup>2</sup>, XIAO Kongcao<sup>3</sup>, DUAN Pengpeng<sup>3</sup>

(1. School of Civil Architectural Engineering, Shaoyang University, Shaoyang, Hunan 422000, China; 2. School of Ecology, Sun Yat-sen University, Guangzhou, Guangdong 510275, China; 3. Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha, Hunan 410125, China)

**Abstract:** Soil respiration is a major component of ecosystem carbon flux and plays a crucial role in the global carbon balance. Understanding the changes in soil respiration and its controlling factors is essential for comprehending the variations in ecosystem carbon flux during succession and its contribution to the global greenhouse effect. This study was conducted in the karst mountain region of Southwest China, where we selected six different types of ecosystems: abandoned farmland (AG), grassland-shrubland (GS), shrubland (SH), 15-year-old secondary forest (F15), 25-year-old secondary forest (F25), and 50-year-old secondary forest (F50). The annual soil respiration flux was measured using the static chamber method. The results showed a significant decline in soil respiration as the succession progressed, with annual carbon fluxes of 602 ± 59, 584 ± 11, 634 ± 57, 416 ± 49, 428 ± 41, and 364 ± 31 g/(m<sup>2</sup>·a), respectively. Soil respiration rate was significantly positively correlated with soil temperature ( $P < 0.01$ ) and significantly negatively correlated with soil moisture, soil organic carbon (SOC), total nitrogen, microbial biomass carbon, easily oxidized organic carbon, and exchangeable calcium and magnesium. The findings suggest that soil temperature and moisture are the primary factors influencing soil respiration across different stages of ecosystem succession. This study provides valuable data for further research into the mechanisms driving soil respiration changes in restored ecosystems and contributes to predicting carbon flux variations during succession.

**Keywords:** karst in southwest; vegetation succession; soil respiration; temperature; soil moisture

土壤有机碳 (SOC) 库是陆地生态系统中最大 (CO<sub>2</sub>) 浓度及全球气候<sup>[1]</sup>。SOC 的动态变化主要由的碳库, 其微小变化可能显著影响大气二氧化碳 植物凋落物的输入 (碳输入) 和土壤呼吸的输出 (碳

收稿日期 Received: 2024-10-24; 接受日期 Accepted: 2025-01-14

基金项目: 国家自然科学基金区域创新发展联合基金项目 (U21A20189), 湖南省自然科学基金项目 (2022JJ50032)。Supported by the Regional Innovation Development Joint Fund Project of National Natural-Science Foundation of China (U21A20189); Natural Science Foundation of Hunan Province.

\* 通信作者 Corresponding author (pengpengduan@isa.ac.cn)

输出)之间的平衡决定<sup>[2]</sup>。当碳输入超过碳输出时, SOC会逐渐累积;反之, SOC则会逐渐减少<sup>[3]</sup>。因此, 研究土壤呼吸及其控制机制对于理解SOC的动态变化至关重要。例如, 退耕后的植被恢复被视为基于自然气候解决方案的一种有效固碳措施<sup>[4]</sup>。已有研究表明, 退耕后植被演替过程能够促进SOC的快速累积<sup>[5-6]</sup>, 但不同植被类型下SOC的累积机制尚未充分考虑土壤呼吸的变化。

土壤呼吸受多种生物和非生物因子的影响, 包括温度、湿度、凋落物质量、根系碳输入、微生物群落结构、碳代谢基因丰度、微生物量、可溶性有机碳和有机氮以及钙离子( $\text{Ca}^{2+}$ )<sup>[7-14]</sup>。在植被演替过程中, 这些因素的变化会显著影响土壤呼吸速率。例如, 随着植被演替, 冠层郁闭度增加会导致土壤温度下降和湿度增加。同时, 土壤中的有机质和可利用碳水平也随之提高, 微生物群落丰度增加, 群落结构发生变化, 根系生物量及其分泌物逐渐增加<sup>[15]</sup>。这些因素的综合效应(促进或抑制作用的叠加)可能决定了土壤呼吸速率在不同演替阶段的变化模式。尽管已有关于退耕后单个演替阶段土壤呼吸的研究<sup>[16-19]</sup>, 但关于土壤呼吸随演替进程的变化趋势仍存在较大争议<sup>[20]</sup>。一些研究指出, 撂荒后随着演替进程, 植被光合产物、根系生物量、根际分泌物和底物有效性增加, 导致土壤呼吸速率上升<sup>[11, 21-22]</sup>; 另有研究表明, 土壤温度下降和难利用碳含量增加会使土壤呼吸速率逐渐降低<sup>[15]</sup>。此外, 也有研究显示土壤呼吸随演替无显著变化<sup>[23]</sup>或呈非线性变化<sup>[24]</sup>。由于现有研究较少且结果存在差异, 亟需针对典型区域开展更多研究, 以揭示土壤呼吸在退耕后次生演替中的变化特征及其主要驱动因素。

喀斯特生态系统占全球陆地面积的15%, 其中中国西南地区是全球喀斯特生态系统的集中连片分布区之一。喀斯特生态系统的基岩为碳酸盐岩, 土壤中相应含有较高的碳酸钙。过去由于人为活动特别是农业耕作导致中国西南喀斯特生态系统的大面积退化。近20年来, 通过生态恢复工程的实施, 多数退化喀斯特土地植被恢复取得不同程度的效果。退耕后植被恢复过程中SOC能较快速累积<sup>[5, 25]</sup>。由于植被恢复可能促进细根生物量和有机碳含量, 推测喀斯特区植被恢复可能也会导致土壤呼吸增加。前期在该区域开展的极少数研究确实发现土壤异养呼吸随植被恢复而增加<sup>[26]</sup>。然而, 该模式是否普遍存在亟需开展研究证实。基于此, 本研究选取一条退耕后自然演替序列, 包括撂荒农田、

草灌、灌丛、15年林龄次生林、25年林龄次生林和50年林龄次生林, 旨在: 1) 探讨土壤呼吸随演替的变化模式; 2) 解析影响土壤呼吸随演替变化的主要驱动因素。本研究将为区域碳排放水平的精准评估提供科学依据, 对区域碳循环和全球气候变化研究具有重要意义。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区概况与实验设计

研究在广西木论国家自然保护区(25°07'01"~25°12'22"N, 107°54'01"~108°05'51"E)开展。该区域属于亚热带季风气候区, 年均温度19℃, 年均降雨量1389mm<sup>[5]</sup>。区域典型景观为喀斯特峰丛洼地, 基岩主要为碳酸盐岩<sup>[25]</sup>。于2016年6月, 在自然保护区内通过空间代替时间的方式建立退耕后自然演替序列, 包括撂荒农田(AG)、草灌(GS)、灌丛(SH)、15年林龄次生林(F15)、25年林龄次生林(F25)和50年林龄次生林(F50)。退耕前, 这些地块均种植玉米。在草灌和灌丛阶段各设置4个样方, 在三个次生林阶段分别设置6个样方。同一演替阶段, 样方大小为10m×10m, 样方之间距离大于10m。

草灌阶段的优势植物包括白茅(*Imperata cylindrica*)、菖草(*Arthraxon hispidus*)和齿牙毛蕨(*Cyclosorus acuminatus*); 灌丛阶段的优势植物为黄荆(*Vitex negundo*)和欏木(*Loropetalum chinensis*); 15年林龄次生林的优势树种为八角枫(*Alangium chinense*)、牡荆(*Vitex negundo*)、荆棘(*Alangium chinense*)和女贞(*Ligustrum japonicum*); 25年林龄次生林的优势树种包括枫香(*Liquidambar formosana Hance*)、伞花木(*Eurycorymbus cavaleriei*)、小果厚壳桂(*Cryptocarya austrokweichouensis*)、翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)和伊桐(*Itoa orientalis Hemsl*); 50年林龄次生林的优势树种为圆果化香(*Platycarya longipes*)、小果厚壳桂(*Cryptocarya austrokweichouensis*)和青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)。

### 1.2 土壤呼吸测定

采用静态箱法测定土壤呼吸。测定时间为2017年1月至2018年2月, 每月采集1~2次, 采样时间为每天上午10点至下午3点。采样装置为PVC材质圆桶, 地下部分10cm, 地上部分20cm, 箱体口径20cm。每次采样前, 清除箱体内凋落物和活体植物, 将箱体密封后, 在0min、15min、30min、45min分别采集30mL气体样品, 并注入12mL真空瓶。土壤5cm处温度(ST)和湿度(WFPS)分

别通过温度仪 (WKT-M, Vicmeter1 Technologies Inc, China) 和湿度仪 (TDR100, Spectrum Technologies Inc., USA) 测定。气体样品使用 Agilent 7890 气相色谱仪分析。土壤呼吸速率和土壤呼吸年累计碳通量 (以下简称土壤呼吸通量) 通过以下公式计算:

$$F = \rho \times V / A \times P / P_0 \times T_0 / T \times d_c / d_t \quad (1)$$

$$E = \sum_{i=1}^n \left( \frac{F_i + F_{i+1}}{2} \right) \times (t_{i+1} - t_i) \quad (2)$$

式中:  $F$  为土壤呼吸速率 / ( $\text{mg}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$ );  $\rho$  为气体密度 / ( $\text{mg}/\text{m}^3$ );  $V$  为箱体体积 /  $\text{m}^3$ ;  $A$  为箱体底部面积 /  $\text{m}^2$ ;  $P$  为环境压力 /  $\text{Pa}$ ;  $P_0$  为标准大气压力 /  $\text{Pa}$ ;  $T_0$  为 25 度条件下绝对温度 /  $^\circ\text{C}$ ;  $d_c/d_t$  为单位时间内箱体气体浓度变化速率;  $E$  为土壤呼吸通量 ( $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ );  $F_i$  和  $F_{i+1}$  表示前后两次测定的土壤呼吸速率;  $t_i$  和  $t_{i+1}$  表示两次测定时间间隔。

2017 年 12 月, 采集土壤样品。每个样地以 PVC 静态箱为中心随机选取 9 个 0~10 cm 土壤样品, 混合后装入封口袋带回实验室。样品处理过程中, 去除可见根系和石块后, 将样品分为两部分。一部分自然风干后过 2 mm 筛, 用于测定土壤物理化学指标; 另一部分鲜样在 4 $^\circ\text{C}$  冷藏, 用于测定无机氮和微生物量碳氮等指标。土壤容重 (BD) 通过环刀法测定。

土壤总有机碳 (SOC) 采用重铬酸钾 ( $\text{KCr}_2\text{O}_7$ ) 外加加热法并通过硫酸亚铁 ( $\text{FeSO}_4$ ) 滴定<sup>[27]</sup>。土壤全氮 (TN) 使用元素分析仪 (EA 3000, EueoVector, Italy) 测定。土壤铵态氮 ( $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ) 和硝态氮 ( $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ) 通过 (1 mol/L) 氯化钾浸提后使用流动注射分析仪测定<sup>[28]</sup>。土壤微生物碳 (MBC) 和微生物氮 (MBN) 采用氯仿熏蒸提取法测定<sup>[29]</sup>。土壤水溶性有机碳 (DOC) 通过 0.5 mol/L 硫酸钾浸提后使用总有机碳分析仪 (TOC-VCSH, Shimadzu, Japan) 测定。土壤易氧化有机碳 (PROC) 通过高锰酸钾氧化法测定并使用紫外分光光度计分析; 土壤交换性钙 ( $\text{Ca}^{2+}$ ) 和镁离子 ( $\text{Mg}^{2+}$ ) 通过 1 mol/L 醋酸铵 (pH = 7) 浸提后使用 ICP-OES (Agilent, Santa Clara, USA) 分析<sup>[30]</sup>。土壤 pH 通过 1:2.5 的水土比测定。

### 1.3 数据统计

所有数据处理使用 SPSS 12.0 分析软件 (IBM SPSS Statistics, USA) 进行。在数据分析前, 首先进行正态分布检验。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 检验不同植被类型下土壤呼吸通量及土壤物理、化学和生物因子的显著性差异。通过 Pearson 相关系数分析土壤呼吸通量与各指标之间的

相关关系。采用指数回归模型分析土壤呼吸速率与土壤温度的关系, 并使用二次函数模型拟合土壤呼吸与土壤温度及体积含水率之间的关系。在所有统计分析中,  $P < 0.05$  被认为具有显著性差异。所有图表均使用 Sigmaplot 12.0 绘制。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤呼吸速率、温度和湿度随演替变化特征

本研究通过连续 1 年的野外观测数据, 系统揭示了喀斯特生态系统植被恢复过程中土壤呼吸的动态变化规律及其环境驱动机制。研究结果显示, 喀斯特生态系统 6 个演替阶段的土壤呼吸速率均呈现典型的单峰型季节动态变化 (图 1a)。这种季节性波动与区域气候特征和植被生长周期表现出高度的同步性: 从 3 月开始, 随着气温回升和植物生长, 土壤呼吸速率开始显著升高; 在 6~10 月的生长旺季达到峰值, 其中 7 月份的呼吸速率最高; 而进入 11 月后, 随着植物进入休眠期和气温下降, 呼吸速率逐渐降低, 在 1~2 月达到最低值。

土壤温度作为调控土壤呼吸的关键环境因子 (图 1b), 其季节变化与呼吸速率表现出高度的一致性。观测数据显示, 土壤温度 (5 cm 深度) 在 8 月达到峰值 (最高 28.5 $^\circ\text{C}$ ), 12 月降至最低 (9.3 $^\circ\text{C}$ )。特别值得注意的是, 土壤温度随演替进展呈现显著的降低趋势 ( $P < 0.05$ ), 从农田阶段 (AG) 的年均 (24.3  $\pm$  0.2) $^\circ\text{C}$  降至 25 年林 (F25) 的 (17.4  $\pm$  0.3) $^\circ\text{C}$ , 降幅达 6.9 $^\circ\text{C}$ 。这种降温效应主要与植被结构的改变有关: 随着演替进行, 植被高度和冠层郁闭度增加, 导致到达地表的太阳辐射减少, 从而降低了土壤温度。此外, 森林植被通过增加凋落物层厚度, 增强了土壤隔热效应, 也是导致温度降低的重要因素。

土壤湿度的季节变化相对平稳 (图 1c), 全年维持在 20%~60% 之间, 没有出现极端干旱或积水的情况。然而, 不同演替阶段的土壤湿度表现出明显的梯度变化 ( $P < 0.05$ ), 从农田阶段 (AG) 的 32% 逐渐增加到成熟林 (F50) 的 51%。这种变化主要归因于植被恢复对土壤结构的改良作用: 森林植被通过根系活动和有机质输入改善了土壤孔隙结构, 增加了持水能力; 同时, 冠层遮荫减少了土壤水分蒸发。特别值得关注的是, 土壤湿度与呼吸速率的关系呈现出阶段依赖性。

值得注意的是, 早期演替阶段 (AG、GS、SH) 的年均土壤呼吸通量 (584.7~634.1  $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ) 显著高于后期森林阶段 (364.8~428.7  $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ) ( $P < 0.05$ )

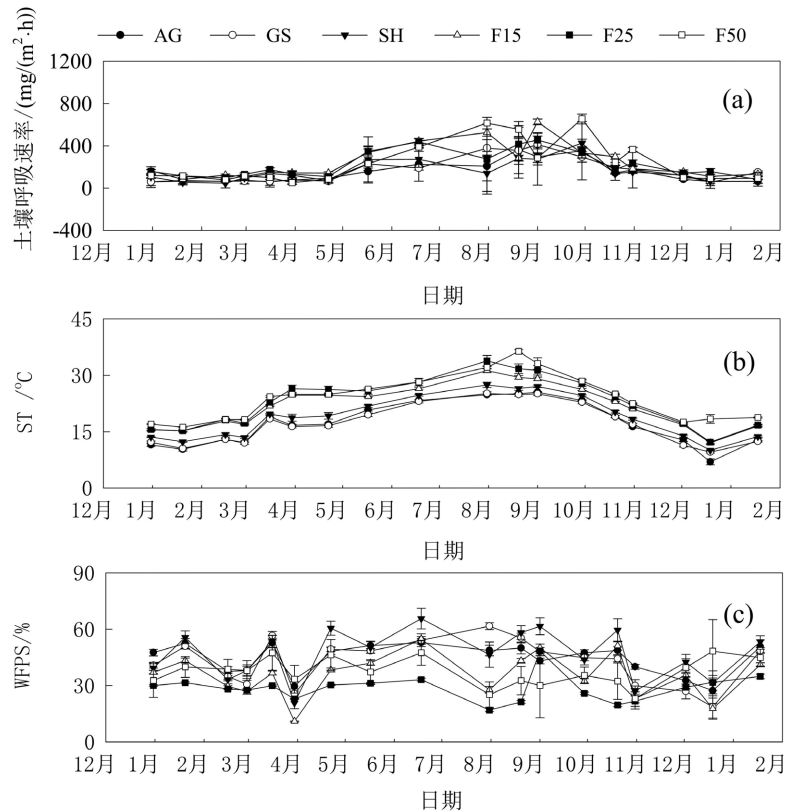


图1 6个生态系统阶段土壤呼吸速率、土壤温度(5 cm土深)和土壤湿度随时间变化

Fig. 1 Seasonal variations of soil respiration rate, soil temperature (5 cm depth), and soil moisture across six ecosystem stages

注：AG为农田、GS为草灌、SH为灌丛、F15为15年林龄次生林、F25为25年林龄次生林和(F50为50年林龄次生林。误差线为标注差。下同。

(图2),表明植被恢复显著改变了土壤碳释放过程。其最高值和最低值分别出现在6~10月份和1~2月份。此外,AG、GS、SH、F15、F25和F50的土壤呼吸通量分别为( $602.6 \pm 59.2$ )、( $584.7 \pm 11.4$ )、( $634.1 \pm 57.0$ )、( $416.2 \pm 49.4$ )、( $428.7 \pm 41.0$ )和( $364.8 \pm 31.4$ ) $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

## 2.2 不同演替阶段的土壤理化性质的变化

对13项土壤指标的全面分析表明(图2),演替过程显著重塑了喀斯特生态系统的土壤理化环境。其中SOC、TN等8个关键指标呈现出“先降低后增加”的非线性变化模式,这种动态反映了生态系统恢复过程中的阶段性特征。具体而言,在农田弃耕初期(AG→GS),由于耕作遗留效应(如残留根系分解和原有土壤结构的延续),SOC出现短暂升高;进入灌丛阶段(SH)后,随着先锋植物的快速生长和强烈的根系周转,SOC降至最低水平( $10.8 \text{ g/kg}$ );而随着森林群落的建立和发展(F15→F50),SOC开始重新积累,在25年林(F25)达到峰值( $15.3 \pm 1.2 \text{ g/kg}$ ),甚至超过成熟林(F50: $14.8 \pm 0.9 \text{ g/kg}$ )。这种变化轨迹与凋落物输入量和质量的阶段性改变密切相关:早期灌丛阶段虽然生物量增长迅速,但凋落物质量较差(高C/N比),

分解缓慢;而中期森林阶段(F15~F25)不仅凋落物量增加,其质量(低C/N比)也显著改善,促进了有机质积累。

活性碳组分的动态变化提供了更深入的见解。DOC在农田阶段(AG)表现出异常高值( $45.6 \text{ mg/kg}$ ),这可能源于两个机制:一是耕作停止后残留根系的快速分解;二是土壤扰动减少导致DOC淋失降低。而PROC则呈现出截然不同的变化模式,在成熟林(F50)达到峰值( $12.4 \text{ g/kg}$ ),反映了长期有机质积累的效应。这种差异性表明,不同碳组分对植被恢复的响应机制存在本质区别:DOC主要反映短期的易分解碳库动态,而PROC则更倾向于指示中长期的碳积累过程。

土壤氮素库的变化同样值得关注。TN含量从灌丛阶段(SH: $1.24 \text{ g/kg}$ )到成熟林(F50: $1.68 \text{ g/kg}$ )增加了35%,与SOC的变化趋势基本一致。但微生物量氮(MBN)表现出更剧烈的波动,在灌丛阶段(SH)出现明显低谷,这可能与该阶段较高的氮需求有关。特别有趣的是,硝态氮( $\text{NO}_3^- \text{-N}$ )与铵态氮( $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ )的比值随演替逐渐升高,暗示氮转化过程的改变,这可能会对土壤呼吸产生重要影响。

土壤化学性质的改变同样显著。pH值从农田

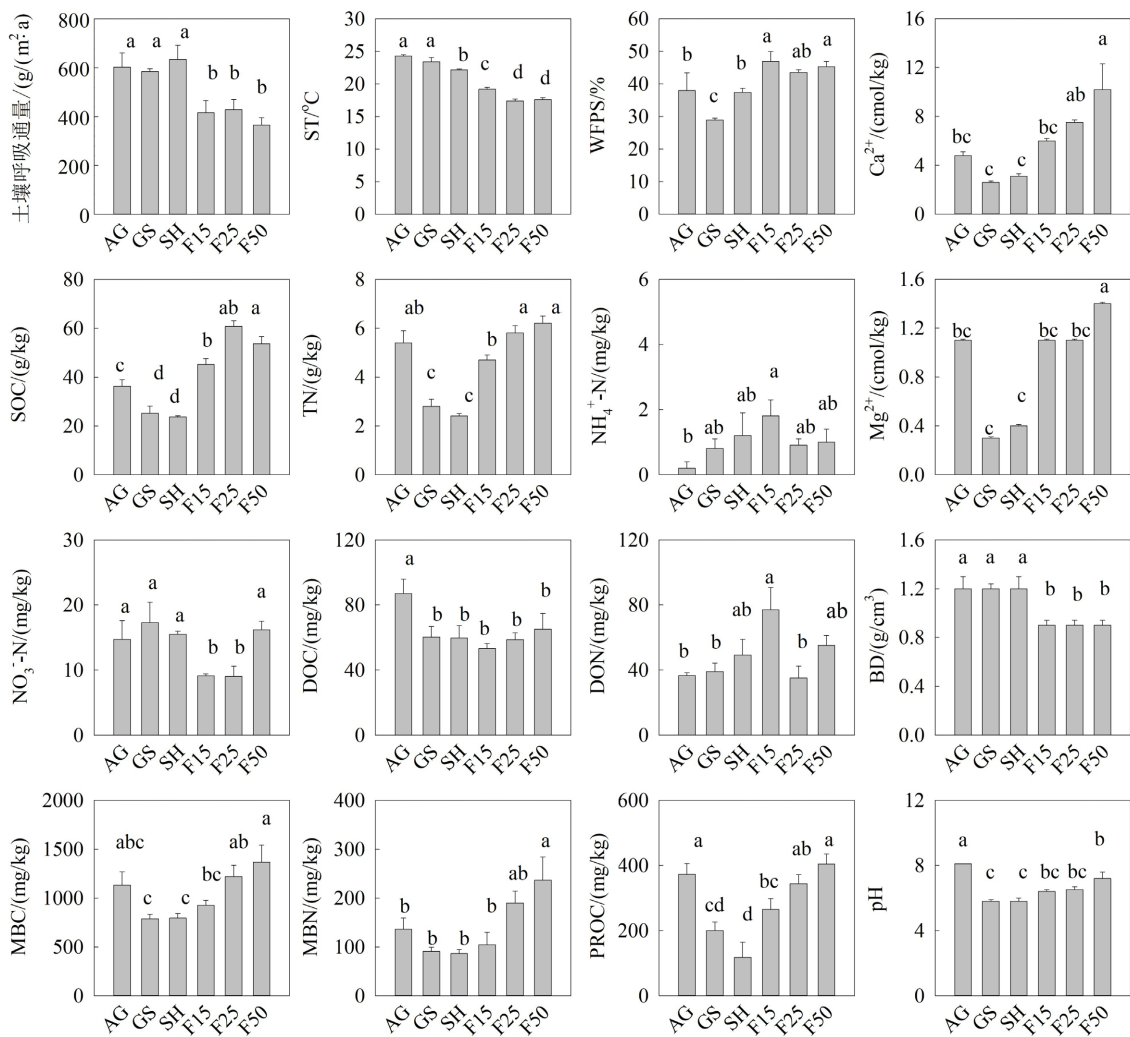


图 2 6 个生态系统阶段土壤呼吸通量、土壤温度、湿度以及土壤理化因子变化情况

Fig. 2 Changes in soil respiration flux, soil temperature, soil moisture, and soil physicochemical factors across six ecosystem stages

注：误差线为标注差；不同字母之间表示显著性差异 ( $P < 0.05$ )。

阶段 (AG) 的最高值 7.6 逐渐降低至成熟林 (F50) 的 6.8, 反映了植被恢复带来的生物酸化效应。交换性  $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{Mg}^{2+}$  表现出复杂的动态:  $\text{Ca}^{2+}$  在草灌阶段 (GS) 最低 (8.7 cmol/kg), 而在成熟林 (F50) 最高 (12.3 cmol/kg);  $\text{Mg}^{2+}$  则呈现单调上升趋势 (GS: 1.2 cmol/kg  $\rightarrow$  F50: 2.8 cmol/kg)。这种变化可能与植物对矿质元素的吸收差异以及凋落物归还特征有关。土壤容重的变化尤为显著, 从农田阶段 (AG) 的 (1.42 g/cm<sup>3</sup>) 降至成熟林 (F50) 的 (1.12 g/cm<sup>3</sup>), 这种物理结构的改善对水分保持和根系生长都具有重要意义。

### 2.3 环境因子与土壤呼吸速率的关系

基于 Pearson 相关性和回归分析的结果 (表 1), 我们构建了喀斯特生态系统土壤呼吸的多因子调控模型。分析显示, 土壤温度与呼吸通量呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ) (表 1), 同时土壤呼吸与土壤温度

在农田、草地、灌丛、F15、F25 和 F50 阶段均具有一致的拟合关系 (图 3), 这与全球大多数生态系统的研究结果一致。

与温度相反, 土壤湿度与呼吸通量整体呈负相关 ( $P < 0.01$ ), 但在不同阶段表现出明显差异。这种负相关在早期演替阶段 (AG) 最为显著 ( $R^2 = 0.59$ ) (图 4a), 可能反映了草本植被主导系统对水分变化的敏感性; 而在森林阶段, 相关性减弱 ( $R^2 = 0.2$ ) (图 4d、4e、4f), 表明森林生态系统调控机制更加复杂。特别值得注意的是, 在中等湿度范围 (30%~50%), 土壤呼吸速率对湿度变化的响应最为敏感, 这可能与该范围水分和氧气的平衡状态有关。

氮素形态的分化效应是本研究的另一个重要发现。呼吸速率与硝态氮 ( $\text{NO}_3^-$ -N) 呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 但与铵态氮 ( $\text{NH}_4^+$ -N) 无显著关联 (表 1)。这一结果可能暗示: 1) 硝化微生物在碳释放过程

表 1 6 个生态系统土壤呼吸通量与土壤理化因子的相关性分析

Table 1 Pearson correlation analysis between soil respiration flux and soil physicochemical factors in six ecosystems

变量	土壤呼吸通量 / (g/(m <sup>2</sup> ·a))	ST/°C	WFPS/%	SOC/ (g/kg)	TN/ (g/kg)	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N/ (mg/kg)	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N/ (mg/kg)	DOC/ (mg/kg)	MBC/ (mg/kg)
<i>F</i>	1	0.641**	-0.514**	-0.645**	-0.542**	-0.100	0.413*	-0.100	-0.300
<i>P</i>	-	<0.010	<0.010	<0.010	<0.010	0.529	<0.050	0.532	0.193
变量	土壤呼吸通量 / (g/(m <sup>2</sup> ·a))	DON/ (mg/kg)	MBN/ (mg/kg)	PROC/ (mg/kg)	Ca <sup>2+</sup> / (cmol/kg)	Mg <sup>2+</sup> / (cmol/kg)	BD/ (g/cm <sup>3</sup> )	pH	SOC/ TN
<i>F</i>	1	-0.200	-0.300	-0.372*	-0.577*	-0.617**	0.542**	-0.100	-0.200
<i>P</i>	-	0.294	0.090	<0.05	<0.05	<0.010	<0.010	0.579	0.278

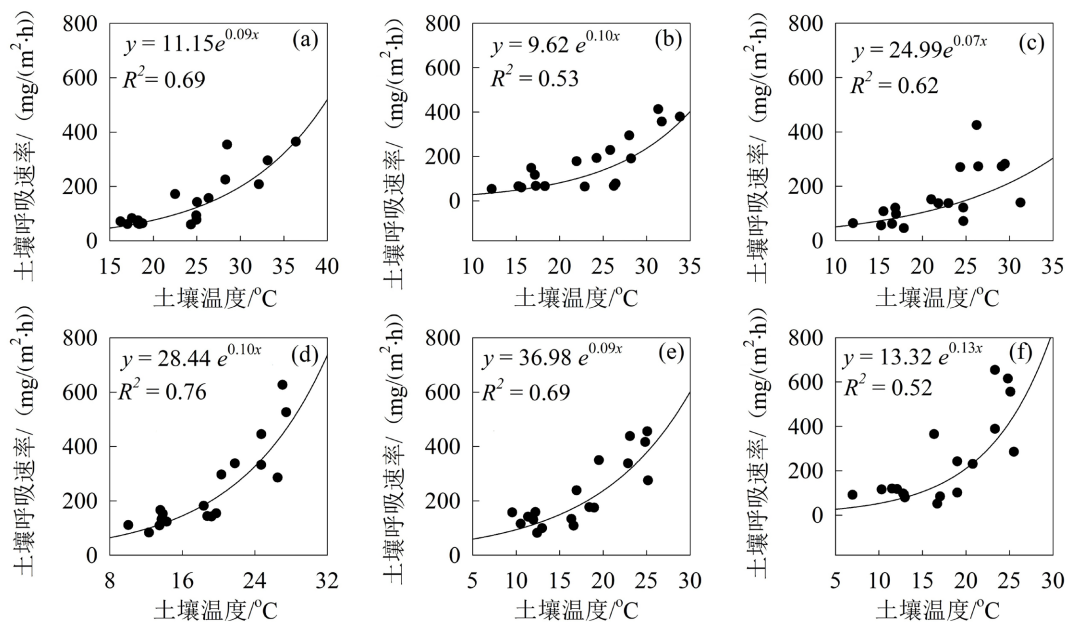


图 3 6 个生态系统阶段土壤呼吸速率与土壤温度的关系

Fig. 3 The relationship between soil respiration rate and soil temperature in six ecosystem

注：子图 a、b、c、d、e 和 f 分别为 Ag、GS、SH、F15、F25 和 F50 生态系统阶段，下同。

中扮演重要角色；2) NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 作为电子受体的作用促进了有机质分解；3) 植物和微生物对不同氮形态的利用策略差异。这一发现对理解喀斯特生态系统的碳氮耦合循环具有重要意义。

最引人深思的是交换性阳离子的强负效应：Mg<sup>2+</sup> ( $P < 0.01$ ) 和 Ca<sup>2+</sup> ( $P < 0.05$ ) 都与呼吸通量呈显著负相关（表 1）。结合其他研究，我们认为这可能反映了几个潜在机制：1) Ca<sup>2+</sup> 和 Mg<sup>2+</sup> 通过促进有机-矿物复合体的形成，增强了碳的物理保护；2) 这些阳离子影响了微生物群落组成和活性；3) 它们可能作为 pH 缓冲剂，间接调控微生物过程。这一发现为理解喀斯特地区特有的碳固定机制提供了新视角。

此外，土壤呼吸与多个碳库指标（SOC、DOC、PROC）的相关性分析表明，不同碳组分对呼吸的贡献存在显著差异。特别是 SOC 和 PROC 的强负相关（表 1），可能反映了这些碳库的稳定性质；而 DOC 的相对弱相关则暗示其快速周转特性。这些

关系共同描绘了一个复杂的图景：喀斯特生态系统土壤呼吸同时受到物理（温度、湿度）、化学（pH、阳离子）和生物（碳氮动态）过程的多重调控，且这些调控关系随植被恢复进程而动态变化。

### 3 讨论

#### 3.1 植被演替过程土壤呼吸速率的季节动态变化及其影响因素

本研究中，选取的 6 个退耕后不同植被演替阶段生态系统的土壤呼吸速率呈现出一致的季节动态特征（图 1），这一现象与亚热带区域植被演替的结果类似<sup>[11]</sup>。这种一致性可能与研究区域内降雨和温度等气候因子的相似性有关；同时，植被演替过程中的土壤呼吸速率主要受土壤温度和土壤湿度的影响<sup>[31]</sup>，因此导致了土壤呼吸速率季节变化趋势的相似性。

在本研究中，植被演替过程中土壤呼吸速率的季节动态变化与土壤温度变化相似，土壤呼吸速率

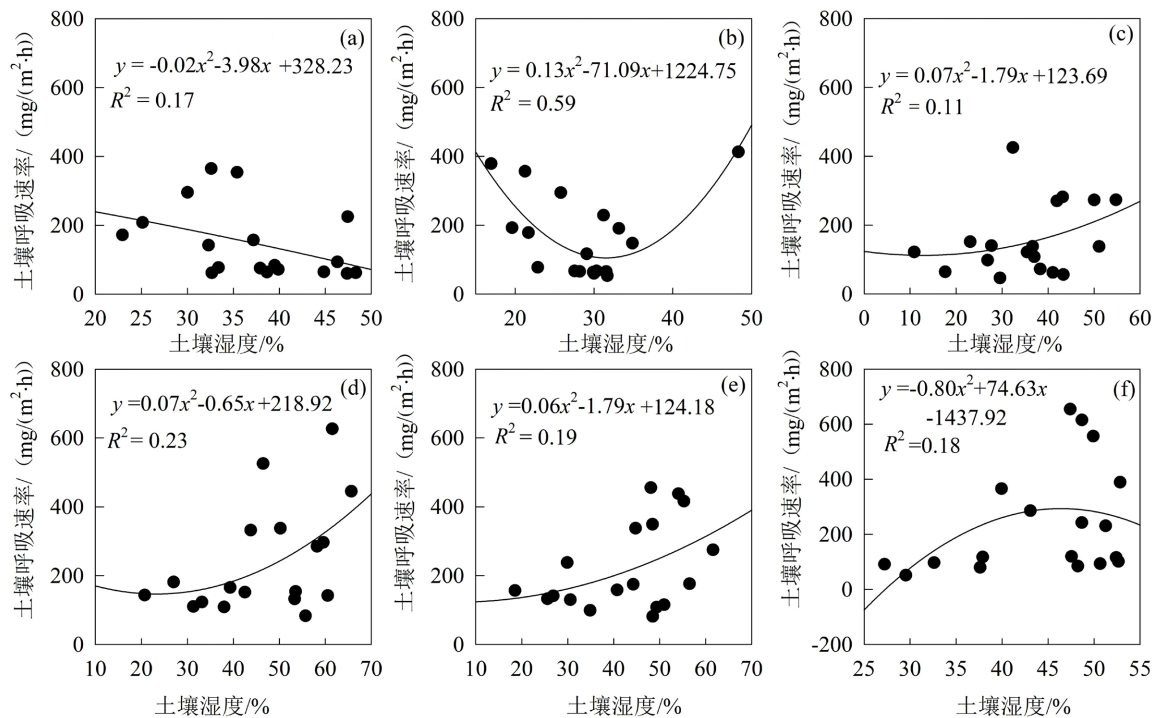


图 4 6 个生态系阶段土壤呼吸速率与土壤湿度的关系

Fig. 4 The relationship between soil respiration rate and soil moisture in six ecosystem stages

与土壤温度呈现出极显著的相关性(图 2), 这表明土壤温度是影响土壤呼吸速率季节动态变化的主要因素, 这一结果与该区域其他相关研究一致<sup>[11, 32]</sup>。然而, 在 6 个演替阶段中, 土壤呼吸速率与土壤湿度的拟合结果存在差异(图 3)。除了农田阶段土壤湿度与土壤呼吸速率呈负相关外, 其余 5 个阶段的土壤呼吸速率与土壤湿度呈二次函数关系。有研究表明, 当土壤含水率较高时, 土壤呼吸速率与土壤湿度之间呈负相关关系, 原因是土壤中氧气和 CO<sub>2</sub> 的气体扩散受到限制, 从而抑制了土壤呼吸速率<sup>[8]</sup>; 而当土壤湿度较低时, 土壤水分含量作为限制因子, 通过影响微生物和植物根部呼吸来抑制土壤呼吸速率。在本研究中, 土壤湿度与土壤呼吸通量在演替过程中表现为显著的负相关关系 ( $P < 0.05$ ) (表 1), 这表明土壤湿度是影响土壤呼吸的关键因子之一。

### 3.2 植被演替过程土壤呼吸通量的差异及其影响因素

本研究中, 农田、草地、灌丛和森林土壤呼吸通量分别处于全球已报道的农田 (180~1 580 g/(m<sup>2</sup>·a))<sup>[33]</sup>、草地 (389.5~840.0 g/(m<sup>2</sup>·a))<sup>[33-35]</sup>、灌丛 (345~920 g/(m<sup>2</sup>·a))<sup>[11, 32, 36]</sup> 和森林 (160~2 450 g/(m<sup>2</sup>·a))<sup>[33]</sup> 的范围内, 这与前人的研究结果一致。这表明本研究的野外实际测定结果可靠, 能够代表该区域不同演替阶段的土壤呼吸通量。具体来说, 农田土壤呼吸通量的变化范围较大, 这可能与不同地区的土地管理方式、气候条件和土壤类型有关。草地土壤呼吸

通量相对较低, 可能与其植被覆盖度和生物量有关。灌丛土壤呼吸通量介于草地和森林之间, 这可能与其植被结构和生物量的增加有关。而森林土壤呼吸通量在全球范围内变化最大, 这可能与森林生态系统的复杂性和多样性相关, 包括不同森林类型、年龄和气候条件的影响<sup>[33]</sup>。本研究的测量结果不仅与全球趋势一致, 还揭示了该区域不同植被类型土壤呼吸通量的变化, 这对于理解土壤碳循环和全球碳平衡具有重要意义。例如, 土壤呼吸通量在不同季节和年份之间的变化, 可能受到温度、降水和植被生长等因素的影响<sup>[33-35]</sup>。这些发现强调了在不同土地利用类型和气候区域中持续监测土壤呼吸通量的重要性, 以便更准确地评估土壤碳库的动态变化及其对全球气候变化的响应。

本研究发现, 土壤呼吸通量随退耕后次生演替而降低。已有研究关于土壤呼吸通量随植被次生演替变化的模式存在差异。与本研究结果一致, 一些研究表明, 土壤呼吸通量随着植被次生演替而降低<sup>[10, 18, 31]</sup>。这些研究认为, 随着演替进程, 植被盖度的增加降低了土壤温度, 从而抑制了土壤呼吸通量<sup>[18]</sup>。同时, 植被物种组成、结构和生理特征的变化通过影响土壤微环境、凋落物数量和质量以及地上光合产物的地下分配<sup>[3, 10, 32]</sup>, 也可能影响土壤呼吸。土壤呼吸通量的变化受自氧呼吸(根系和微生物呼吸)与异氧呼吸(无机碳和有机碳分解)共同

影响, 演替过程中土壤呼吸的变化取决于这些因素的净效应。如果微生物生物量、碳库和根系的增加对土壤呼吸的正效应大于土壤温度变化对土壤呼吸的负效应, 则土壤呼吸可能随演替进程增加; 如果两者相等, 则土壤呼吸无显著变化; 如果正效应小于负效应, 则可能导致土壤呼吸随演替进程下降。在本研究中, 土壤呼吸和温度均随演替进程而下降, 这可能是由于温度下降对土壤呼吸的抑制效应大于其他因素对土壤呼吸的正效应所致。一方面, 温度的升高通过促进根系生长和生理活性, 增强根呼吸<sup>[37]</sup>; 另一方面, 温度的升高也通过提升微生物活性, 促进微生物呼吸<sup>[38]</sup>。在退耕后的次生演替过程中, 植被覆盖度的增加减少了到达地表的太阳辐射, 导致地表温度随演替进程而下降<sup>[20]</sup>。因此, 温度变化对土壤呼吸具有负效应。

在本研究中, SOC、TN 和 PROC 与土壤呼吸呈负相关, 这可能与演替后期森林土壤中 SOC 的富集有关。随着演替进程的推进, 土壤中 SOC 的积累可能导致微生物减少其对酶的能量投资, 从而抑制 SOC 的分解和微生物呼吸的增强<sup>[39]</sup>。此外, 充足的底物供应有助于微生物生长, 这可能会减缓对难降解有机碳的分解速度, 进而降低微生物呼吸<sup>[40]</sup>。这些因素共同作用, 导致演替后期土壤呼吸通量呈下降趋势。另外, 该区域土壤 pH 值较高, 呈中性至碱性, 且含有较高的  $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{Mg}^{2+}$  离子。较高的  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  离子浓度可能与土壤有机质结合, 进而抑制有机质的分解<sup>[41]</sup>, 这也与本研究土壤中土壤呼吸通量与  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  离子呈负相关的结果相吻合。 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  离子通过影响土壤中的微生物活动和 SOC 的转化, 进一步减缓了土壤呼吸的强度。此外, 本研究选择的喀斯特生态系统岩性为碳酸盐岩, 具有强烈的岩溶作用。研究表明, 碳酸盐岩与水反应形成易溶的碳酸氢盐, 同时在此过程中吸收环境中的  $\text{CO}_2$ <sup>[42]</sup>。随着湿度的增加, 岩溶过程会得到加强<sup>[43]</sup>, 进一步促进了  $\text{CO}_2$  的吸收。因此, 演替过程中, 随着土壤湿度的增加, 岩溶过程增强, 使得大气中的  $\text{CO}_2$  被更多地吸收到地下, 这部分吸收的  $\text{CO}_2$  有可能部分抵消了由土壤呼吸产生的  $\text{CO}_2$  排放, 从而导致在演替后期观察到的土壤呼吸通量较低。

## 4 结论

1) 本研究揭示了不同演替阶段(农田、草灌、灌丛、15 年林龄次生林、25 年林龄次生林和 50 年林龄次生林)的土壤呼吸速率动态变化趋势相似, 且土壤温度是调控土壤呼吸速率季节性变化的关

键因素, 温度对微生物活动和土壤碳排放具有显著影响。

2) 土壤呼吸通量在农田、草灌和乔灌阶段显著高于后期的三个演替阶段。土壤呼吸通量与土壤温度呈正相关, 与土壤湿度呈负相关, 表明湿度对微生物活性有抑制作用。

3) 喀斯特区域由于其特殊的地质条件, 可能存在岩溶效应, 从而影响土壤呼吸。随着演替进程的推进, 土壤呼吸通量呈下降趋势, 表明西南喀斯特区域的自然撂荒植被恢复措施有助于减少碳排放, 并对区域碳循环及全球气候变化产生积极影响。

### 参考文献:

- [1] PIAO S L, LIU Z, WANG Y L, et al. On the causes of trends in the seasonal amplitude of atmospheric  $\text{CO}_2$ [J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(2): 608-616.
- [2] KRIISKA K, FREY J, ASI E, et al. Variation in annual carbon fluxes affecting the SOC pool in hemiboreal coniferous forests in Estonia[J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 433: 419-430.
- [3] FANIN N, ALAVOINE G, BERTRAND I. Temporal dynamics of litter quality, soil properties and microbial strategies as main drivers of the priming effect[J]. *Geoderma*, 2020, 377: 114576.
- [4] SHI J W, SONG M Y, YANG L, et al. Recalcitrant organic carbon plays a key role in soil carbon sequestration along a long-term vegetation succession on the Loess Plateau[J]. *CATENA*, 2023, 233: 107528.
- [5] YANG L Q, LUO P, WEN L, et al. Soil organic carbon accumulation during post-agricultural succession in a karst area, southwest China[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 37118.
- [6] LI D J, WEN L, ZHANG W, et al. Afforestation effects on soil organic carbon and nitrogen pools modulated by lithology[J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, 400: 85-92.
- [7] PENG S S, PIAO S L, WANG T, et al. Temperature sensitivity of soil respiration in different ecosystems in China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(5): 1008-1014.
- [8] ALMAGRO M, LOPEZ J, QUEREJETA J I, et al. Temperature dependence of soil  $\text{CO}_2$  efflux is strongly modulated by seasonal patterns of moisture availability in a Mediterranean ecosystem[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(3): 594-605.
- [9] XU X K. Effect of changes in throughfall on soil respiration in global forest ecosystems: a meta-analysis[J]. *Forests*, 2023, 14(5): 1037.
- [10] SALIMON C I, DAVIDSON E A, VICTORIA R L, et al.  $\text{CO}_2$  flux from soil in pastures and forests in southwestern Amazonia[J]. 2004, 10(5): 833-43.
- [11] CHEN Q, LONG C Y, CHEN J W, et al. Differential response of soil  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ , and  $\text{N}_2\text{O}$  emissions to edaphic properties and microbial attributes following afforestation in central China[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(21): 5657-5669.
- [12] ZHANG L, LÜ J P. Metagenomic analysis of microbial community and function reveals the response of soil respiration to the conversion of cropland to plantations in the Loess Plateau of China[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23: e01067.
- [13] IQBAL J, HU R, FENG M, et al. Microbial biomass, and dissolved

- organic carbon and nitrogen strongly affect soil respiration in different land uses: a case study at Three Gorges Reservoir Area, South China[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2010, 137(3-4): 294-307.
- [14] SHABTAI I A, WILHELM R C, SCHWEIZER S A, et al. Calcium promotes persistent soil organic matter by altering microbial transformation of plant litter[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 6609.
- [15] HE T H, DING W X, CHENG X L, et al. Meta-analysis shows the impacts of ecological restoration on greenhouse gas emissions[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 2668.
- [16] SCHAEFER D A, FENG W, ZOU X. Plant carbon inputs and environmental factors strongly affect soil respiration in a subtropical forest of southwestern China[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2009, 41(5): 1000-1007.
- [17] HUANG W J, HAN T F, LIU J X, et al. Changes in soil respiration components and their specific respiration along three successional forests in the subtropics[J]. *Functional Ecology*, 2016, 30(8): 1466-1474.
- [18] RAICH J W, TUFEKCI O G U L A. Vegetation and soil respiration: correlations and controls[J]. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 71-90.
- [19] TANG X L, LIU S G, ZHOU G Y, et al. Soil-atmospheric exchange of CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, and N<sub>2</sub>O in three subtropical forest ecosystems in southern China[J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(3): 546-560.
- [20] THOMAS A D, ELLIOTT D R, DOUGILL A J, et al. The influence of trees, shrubs, and grasses on microclimate, soil carbon, nitrogen, and CO<sub>2</sub> efflux: potential implications of shrub encroachment for Kalahari rangelands[J]. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(5): 1306-1316.
- [21] ESTRUCH C, LOZANO Y M, ARMAS C, et al. Plant community changes after land abandonment control CO<sub>2</sub> balance in a dry environment[J]. *Plant and Soil*, 2018, 425(1): 253-264.
- [22] REN B, CHEN P, SHAABAN M, et al. Appraisal of different land use systems for heterotrophic respiration in a Karst landscape[J]. *Environmental Research*, 2022, 212: 113480.
- [23] YAN J H, WANG Y P, ZHOU G Y et al. Carbon uptake by karsts in the Houzhai Basin, southwest China[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2011, 116: G04012.
- [24] LYURI D I, KARELIN D V, KUDIKOV A V, et al. Changes in soil respiration in the course of the postagrogenic succession on sandy soils in the southern taiga zone[J]. *Eurasian Soil Science*, 2013, 46(9): 935-947.
- [25] WEN L, LI D J, CHEN H, et al. Dynamics of soil organic carbon in density fractions during post-agricultural succession over two lithology types, southwest China[J]. *Journal of Environmental Management*, 2017, 201: 199-206.
- [26] LI D D, LI X C, DU X Y, et al. Response of heterotrophic respiration to vegetation restoration in a karst area of SW China[J]. *Land Degradation & Development*, 2023, 34(9): 2523-2534.
- [27] BAO S D. *Agrochemical analysis of soil*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2006.
- [28] VANCE E D, BROOKES P C, JENKINSON D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(6): 703-707.
- [29] BROOKES P C, LANDMAN A, PRUDEN G, et al. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1985, 17(6): 837-842.
- [30] He T X, Ding W X, Cheng X L, et al. Meta-analysis shows the impacts of ecological restoration on greenhouse gas emissions[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 2668
- [31] ZENG X H, ZHANG W J, SHEN H T, et al. Soil respiration response in different vegetation types at Mount Taihang, China[J]. *CATENA*, 2014, 116: 78-85.
- [32] HUANG W J, LIU J X, HAN T F, et al. Different plant covers change soil respiration and its sources in subtropics[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53(4): 469-478.
- [33] CHEN S T, HUANG Y, ZOU J W, et al. Modeling interannual variability of global soil respiration from climate and soil properties [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2010, 150(4): 590-605.
- [34] WANG W, FANG J. Soil respiration and human effects on global grasslands[J]. *Global and Planetary Change*, 2009, 67(1): 20-28.
- [35] FENG J, WANG J, SONG Y, et al. Patterns of soil respiration and its temperature sensitivity in grassland ecosystems across China [J]. *Biogeosciences*, 2018, 15(17): 5329-5341.
- [36] BAHN M, REICHSTEIN M, DAVIDSON E A, et al. Soil respiration at mean annual temperature predicts annual total across vegetation types and biomes[J]. *Biogeosciences*, 2010, 7(7): 2147-2157.
- [37] LI J Q, PENDALL E, DIJKSTRA F A, et al. Root effects on the temperature sensitivity of soil respiration depend on climatic condition and ecosystem type[J]. *Soil and Tillage Research*, 2020, 199: 104574.
- [38] CAPEK P, STARKE R, HOFMOCKEL K S, et al. Apparent temperature sensitivity of soil respiration can result from temperature driven changes in microbial biomass[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 286-293.
- [39] LI Y C, LI Y F, CHANG S X, et al. Biochar reduces soil heterotrophic respiration in a subtropical plantation through increasing soil organic carbon recalcitrancy and decreasing carbon degrading microbial activity[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 122: 173-185.
- [40] ZHANG Z Y, WANG W F, QI J X, et al. Priming effects of soil organic matter decomposition with addition of different carbon substrates[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2019, 19(3): 1171-1178.
- [41] XIAO D, YE Y Y, XIAO S S, et al. Effects of tillage on CO<sub>2</sub> fluxes in a typical karst calcareous soil[J]. *Geoderma*, 2019, 337: 191-201.
- [42] LAPENIS A G, LAWRENCE G B, BAILEY S W, et al. Climatically driven loss of calcium in steppe soil as a sink for atmospheric carbon[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2008, 22(2): GB2010.
- [43] LOPEZ-CANFIN C, SÁNCHEZ-CAÑETE E P, SERRANO-ORTIZ P, et al. From microhabitat to ecosystem: identifying the biophysical factors controlling soil CO<sub>2</sub> dynamics in a karst shrubland[J]. *European Journal of Soil Science*, 2018, 69(6): 1018-1029.