

长白山苔原植被变化对土壤呼吸影响研究

刁银霞, 牛莉平, 许嘉巍*, 靳英华, 张英洁, 赵 静, 孙晨辉

(东北师范大学 地理科学学院, 长春 130024)

摘 要: 气候变化导致长白山苔原由灌木苔原向灌草苔原演化, 对土壤呼吸及碳循环造成了重要影响。为了明确植被变化对苔原土壤呼吸的影响, 该研究选取了长白山苔原典型的群落, 测定分析了不同草本植物盖度下的土壤呼吸的季节动态变化及差异。结果表明: (1) 在生长季, 3 个群落下不同变化阶段样地的土壤呼吸速率均有明显的动态变化, 均呈单峰型变化特征; 草本植物盖度增加没有改变土壤呼吸的季节动态变化趋势。(2) 草本植物盖度增加对土壤呼吸速率有显著影响, 随着草本植物盖度的增加, 土壤呼吸速率也逐渐增大。(3) 不同植物群落下土壤呼吸不同, 在草本植物盖度相同的条件下土壤呼吸速率依次为: 牛皮杜鹃-小叶章群落 > 牛皮杜鹃-地榆群落 > 笃斯越桔-苔草群落。(4) 不同群落草本植物盖度增加对土壤呼吸的增速效应不同, 牛皮杜鹃-小叶章群落的土壤呼吸增速最快, 笃斯越桔-苔草群落的次之, 牛皮杜鹃-地榆群落最小; 草本植物盖度的增加也使 3 个群落之间土壤呼吸的差值出现明显的变化。

关键词: 土壤呼吸; 植物变化; 苔原带; 长白山

中图分类号: Q948.1

文献标志码: A

Effects of Tundra Vegetation Change on Soil Respiration in the Tundra of Changbai Mountain

DIAO Yinxia, NIU Liping, XU Jiawei*, JIN Yinghua,
ZHANG Yingjie, ZHAO Jing, SUN Chenhui

(School of Geographical Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract: Climate change leads to the evolution of the tundra in Changbai Mountain from shrub tundra to herb-shrub tundra, which has an important impact on soil respiration and carbon cycle. In order to study the effect of vegetation change on soil respiration of tundra, we selected typical communities of tundra in Changbai Mountain to measure and compare the seasonal dynamics and differences of soil respiration under different herbaceous coverage. The results showed that: (1) during the growing season, the soil respiration rate varied significantly in different change stages among the three communities, and all showed single-peak changes. The seasonal changing trend of soil respiration was not affected by the increase of herbaceous coverage. (2) The increase of herbaceous coverage significantly affected soil respiration. With the increase of herbaceous coverage, soil respiration rate gradually increased. (3) Soil respiration was different in different plant communities. Under the condition of the same herbaceous coverage, the soil respiration rate of *Rhododendron aureum*-*Deyeuxia purpurea* community > *R. aureum*-*Sanguisorba officinalis* community > *Vaccinium uliginosum*-*Carex siderosticta* community. (4) The growth effect of soil respiration

收稿日期: 2020-09-13; 修改稿收到日期: 2020-11-23

基金项目: 国家自然科学基金(41571078); 长白山地理过程与生态安全教育部重点实验室资助

作者简介: 刁银霞(1996—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事自然地理学研究。E-mail: diaoyx614@nenu.edu.cn

* 通信作者: 许嘉巍, 教授, 博士生导师, 主要从事自然地理学研究。E-mail: xujw634@nenu.edu.cn

tion in different communities was different. The growth rate of soil respiration was the fastest in the *R. aureum*-*D. purpurea* community, followed by *V. uliginosum*-*C. siderosticia* community, and *R. aureum*-*S. officinalis* community was the slowest. At the same time, the increase of herbaceous coverage significantly altered the gap of soil respiration among the three communities.

Key words: soil respiration; vegetation change; tundra; Changbai Mountain

土壤是全球陆地系统中最大的碳库载体,全球土壤碳储量约为 2 500 PgC,分别是大气碳库和生物碳库的 3.3 和 4.5 倍^[1-2]。土壤呼吸作为土壤碳库向大气输出 CO₂ 的唯一途径和大气 CO₂ 的重要来源,成为学术界关注的热点。土壤呼吸是指未扰动的土壤向大气释放 CO₂ 的代谢过程^[3],包括 3 个生物学过程,土壤有机质分解即土壤微生物呼吸、植物根呼吸和土壤动物呼吸,和 1 个非生物学过程,即含碳矿物质的化学氧化作用等。土壤呼吸是土壤碳输出的一个主要途径^[4],通过土壤呼吸土壤每年排放约 50~75 PgC^[5],等于或略大于全球陆地净初级生产力(NPP)50~60 PgC^[6],土壤呼吸所释放的 CO₂ 的量是人类活动所释放 CO₂ 量的 10 倍以上^[7]。因此,土壤碳库中碳储存量的轻微变动会引起大气中 CO₂ 浓度的巨大变化^[8],对全球气候变化至关重要。

高山苔原生态结构简单,稳定性差,对气候变化响应更为敏感^[9-10]。近 50 年来,长白山苔原带气候发生了显著变化^[11-12],温度升高,生长期延长^[13]。气候变化使长白山苔原植被发生极为显著的改变,出现草本植物入侵扩张、灌木植物退化,灌木苔原向灌草苔原演化的现象^[14-15]。对此进行的研究多集中于植被变化的影响机理^[16-18]、植被变化过程^[19]、植被变化的生态后果^[18-20]等方面,但尚未开展植被变化引起的土壤呼吸变化研究。

在全球气候变化的背景下,亟需深入系统地探究植被变化对土壤呼吸及碳循环的影响,鉴于高山苔原生态对气候变化具有指示意义,本研究选取了长白山苔原带的典型植被群落,分析植被变化对土壤呼吸的影响,对认识全球气候变化对碳循环的影响有重要的意义。

1 研究区概括与方法

1.1 研究区概况

1.1.1 长白山苔原带概况 长白山(41°41′~42°51′ N, 127°42′~128°16′ E)是东北亚的最高峰(2 691 m),位于吉林省东南部;长白山苔原带是中国典型的高山苔原之一,气候为寒带气候,温度低,

年平均气温-7.4℃,生长季 6~9 月的日平均气温只有 5.87℃;年均降水量为 900~1 340 mm,主要集中在 6~9 月,约占全年降水量的 80%左右。长白山苔原带位于火山锥的上部,物理风化强烈,地表组成物质为碱性粗面岩风化物 and 火山灰,流水侵蚀严重,地貌为流水改造的火山锥坡面,顺火山锥坡面发育大量宽大沟谷,形成相间分布的谷底、谷坡和坡顶。土壤为山地苔原土,土壤发育程度很低,土层薄,多为 10~20 cm。长白山高山苔原以灌木苔原为主要类型,植物种类较少,极地或高山种属约占 80%,优势植物以灌木为主,牛皮杜鹃(*Rhododendron aureum*)和笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*)最为常见;群落一般只有灌木层和苔藓-地衣层 2 个层片,少数存在地榆(*Sanguisorba officinalis*)和长白苔草(*Carex siderosticia*)组成的草本植物层片。

1.1.2 样地概况 研究区位于海拔 2 200~2 220 m 的长白山西坡苔原带。研究区于 20 世纪 90 年代以来,来自于苔原带以下的草本植物小叶章(*Deyeuxia purpurea*)入侵,同时原有的草本植物地榆、苔草扩张,草本植物优势度上升,灌木优势度下降,种类减少,植物群落结构发生了变化;沟谷底部的牛皮杜鹃群落演化为牛皮杜鹃-小叶章群落、坡面的牛皮杜鹃群落演化为牛皮杜鹃-地榆群落、坡顶由原来的笃斯越桔-仙女木群落演化为笃斯越桔-苔草群落。

根据监测,草本植物盖度是在逐渐加大的,苔原植被变化存在阶段性。根据草本植物的盖度划分植被变化阶段:草本植物的盖度<5%,与本底值大致相同,为未变化阶段;草本植物的盖度 5%~30%,灌木植物优势度明显,为轻度变化阶段;草本植物的盖度 30%~60%,灌木植物优势度不明显,为中度变化阶段;草本植物盖度>60%,草本植物优势度明显,为重度变化阶段。不同区域受海拔、坡位、生境等影响,植被变化阶段不同。目前研究区苔原植被存在未变化、轻度变化、中度变化、重度变化不同变化阶段的植被类型。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置和样方植被调查 分别在谷底、坡面及坡顶选择牛皮杜鹃-小叶章群落(*R. aureum*-

表 1 样地基本信息

Table 1 Basic information of the study area

样地类型 Plot type	样地代码 Plot No.	变化阶段 Change stage	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Altitude/m
牛皮杜鹃群落 <i>R. aureum</i> community	A1	未变化 No change	41°59′32.14″N,128°1′4.49″E	2 219
	A2	轻度 Slight change	41°59′32.20″N,128°1′4.65″E	2 216
	A3	中度 Moderate change	41°59′32.37″N,128°1′4.82″E	2 217
	A4	重度 Severe change	41°59′32.45″N,128°1′4.93″E	2 216
牛皮杜鹃-小叶章群落 <i>R. aureum</i> - <i>D. purpurea</i> community	B1	未变化 No change	41°59′31.47″N,128°1′3.78″E	2 219
	B2	轻度 Slight change	41°59′31.39″N,128°1′3.56″E	2 217
	B3	中度 Moderate change	41°59′31.31″N,128°1′3.50″E	2 218
	B4	重度 Severe change	41°59′31.20″N,128°1′3.39″E	2 217
牛皮杜鹃群落 <i>R. aureum</i> community	B1	未变化 No change	41°59′31.47″N,128°1′3.78″E	2 219
	B2	轻度 Slight change	41°59′31.39″N,128°1′3.56″E	2 217
	B3	中度 Moderate change	41°59′31.31″N,128°1′3.50″E	2 218
	B4	重度 Severe change	41°59′31.20″N,128°1′3.39″E	2 217
笃斯越桔群落 <i>V. uliginosum</i> community	C1	未变化 No change	41°59′30.10″N,128°1′4.49″E	2 219
	C2	轻度 Slight change	41°59′30.17″N,128°1′4.65″E	2 219
	C3	中度 Moderate change	41°59′30.41″N,128°1′4.82″E	2 220
	C4	重度 Severe change	41°59′30.56″N,128°1′4.93″E	2 217
笃斯越桔-苔草群落 <i>V. uliginosum</i> - <i>C. siderosticia</i> community	C1	未变化 No change	41°59′30.10″N,128°1′4.49″E	2 219
	C2	轻度 Slight change	41°59′30.17″N,128°1′4.65″E	2 219
	C3	中度 Moderate change	41°59′30.41″N,128°1′4.82″E	2 220
	C4	重度 Severe change	41°59′30.56″N,128°1′4.93″E	2 217

D. purpurea community,A 区),牛皮杜鹃-地榆群落(*R. aureum*- *S. officinalis* community,B 区),以及笃斯越桔-苔草群落(*V. uliginosum*-*C. siderosticia* community,C 区),在每个群落内根据草本植物盖度设置未变化、轻度变化、中度变化和重度变化 4 个变化阶段的样地,分别是 A 区域:A1、A2、A3、A4;B 区域:B1、B2、B3、B4;C 区域:C1、C2、C3、C4。划定边界并对各个样地进行经纬度、海拔的测定(表 1)。各个样地随机设置 3 个 2 m×1 m 的小样方,共设置 36 个样方,进行土壤呼吸测定和样方调查。样方调查的内容包括草本和灌木的种类、生长期、高度、盖度、株数等。

1.2.2 土壤呼吸的测定 选择在长白山苔原带 2017 和 2018 年的生长季(6~9 月份),使用 CIR-AS-3 便携式光合测定系统的 EGM-5 便携土壤碳通量测定系统(配备 SRC 呼吸室)进行野外原位的土壤呼吸监测。监测时间为每个月中旬晴朗无雨天气的上午(9:00~11:00),如遇下雨大雾天则顺延。在每个小样方(2 m×1 m)随机选择 3 个点重复进行监测;每个月测定 1 次,每次连续测定 3 d 以作为该月土壤呼吸的平均值。测量前一天将土壤环插入深度约为 5 cm 土层中,放置过程中尽量减少对土壤的镇压作用;同时将环内的植物齐地面剪掉,以消除测定时植物自养呼吸对土壤呼吸产生的影响,并尽量避免破坏土壤表层结构。

1.3 数据处理

采用 Excel 2010 进行数据预处理,在 SPSS 21.0 软件中运用方差分析检验月份、不同变化阶段和群落对土壤呼吸影响的显著性差异。采用 Origin 9.0 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 群落特征

长白山西坡苔原带随着草本植物入侵和扩张,植物群落结构发生了明显的变化。在生长季植被生长状况最好的 7 月份,对不一样地群落进行植被调查,各样地植被概况见表 2。其中 A 群落位于沟谷底部,水分状况良好,土层深厚,入侵的主要草本植物是小叶章,间或有大白花地榆(*Sanguisorba stipulata*)、小白花地榆(*Sanguisorba tenuifolia* var. *alba*)、藜芦(*Veratrum oxysepalum*)等;B 群落位于坡面,光照良好,水分状况一般,扩张至牛皮杜鹃群落的主要草本植物是大白花地榆、小白花地榆,偶见小叶章、长白乌头(*Aconitum tschangbaischanense*)和单花橐吾(*Ligularia jamesii*)等;C 群落位于坡顶,光照最好,土层较薄,较干旱,生长的灌木是笃斯越桔,少见宽叶仙女木(*Dryas octopetala* var. *asiatica*),扩张至笃斯越桔群落的草本植物多为苔草,少量为高岭风毛菊(*Saussurea tomentosa*)、高山红景天(*Rhodiola cretinii* subsp. *sinoalpina*)等。调

表 2 各样地植物群落特征

Table 2 Characteristics of plant community in different study areas

样地代码 Plot No.	物种数 Species	优势种(株数) Dominant species (number of plants)	盖度 Coverage/%		高度 Height/cm	
			草本 Herb	灌木 Shrub	草本 Herb	灌木 Shrub
A1	6	牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (87)、高岭风毛菊 <i>S. tomentosa</i> (7)、长白乌头 <i>A. tschangbaischanense</i> (5)、小白花地榆 <i>S. tenuifolia</i> var. <i>alba</i> (4)	3	95	25	27
A2	7	牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (68)、小叶章 <i>D. purpurea</i> (38)、小白花地榆 <i>S. tenuifolia</i> var. <i>alba</i> (10)、高岭风毛菊 <i>S. tomentosa</i> (7)、藜芦 <i>V. oxysepalum</i> (2)	26	77	41	25
A3	6	牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (43)、小叶章 <i>D. purpurea</i> (85)、大白花地榆 <i>S. stipulata</i> (7)、小白花地榆 <i>S. tenuifolia</i> var. <i>alba</i> (5)	55	52	53	24
A4	7	牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (20)、小叶章 <i>D. purpurea</i> (134)、小白花地榆 <i>S. tenuifolia</i> var. <i>alba</i> (9)、大白花地榆 <i>S. stipulata</i> (6)、藜芦 <i>V. oxysepalum</i> (4)	88	25	68	24
B1	5	牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (81)、高岭风毛菊 <i>S. tomentosa</i> (8)、长白乌头 <i>A. tschangbaischanense</i> (5)、高山红景天 <i>R. cretinii</i> subsp. <i>sinoalpina</i> (4)	4	93	20	25
B2	7	牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (62)、大白花地榆 <i>S. stipulata</i> (20)、小白花地榆 <i>S. tenuifolia</i> var. <i>alba</i> (17)、小叶章 <i>D. purpurea</i> (16)、长白乌头 <i>A. tschangbaischanense</i> (7)	27	74	33	24
B3	7	牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (40)、大白花地榆 <i>S. stipulata</i> (35)、小白花地榆 <i>S. tenuifolia</i> var. <i>alba</i> (27)、小叶章 <i>D. purpurea</i> (15)、长白乌头 <i>A. tschangbaischanense</i> (7)、单花囊吾 <i>L. jamesii</i> (4)	53	49	45	21
B4	8	牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (18)、大白花地榆 <i>S. stipulata</i> (59)、小白花地榆 <i>S. tenuifolia</i> var. <i>alba</i> (32)、小叶章 <i>D. purpurea</i> (18)、长白乌头 <i>A. tschangbaischanense</i> (10)、单花囊吾 <i>L. jamesii</i> (9)	83	21	52	20
C1	5	笃斯越桔 <i>V. uliginosum</i> (70)、牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (12)、宽叶仙女木 <i>D. octopetala</i> var. <i>asiatica</i> (8)、高山红景天 <i>R. cretinii</i> subsp. <i>sinoalpina</i> (10)	2	96	18	22
C2	6	笃斯越桔 <i>V. uliginosum</i> (61)、牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (10)、长白苔草 <i>C. siderosticia</i> (41)、高山红景天 <i>R. cretinii</i> subsp. <i>sinoalpina</i> (12)、高岭风毛菊 <i>S. tomentosa</i> (5)	24	78	27	20
C3	7	笃斯越桔 <i>V. uliginosum</i> (42)、牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (6)、长白苔草 <i>C. siderosticia</i> (95)、高山红景天 <i>R. cretinii</i> subsp. <i>sinoalpina</i> (10)、高岭风毛菊 <i>S. tomentosa</i> (8)	52	51	36	19
C4	7	笃斯越桔 <i>V. uliginosum</i> (29)、牛皮杜鹃 <i>R. aureum</i> (4)、长白苔草 <i>C. siderosticia</i> (165)、高山红景天 <i>R. cretinii</i> subsp. <i>sinoalpina</i> (11)、高岭风毛菊 <i>S. tomentosa</i> (9)	80	24	43	18

查发现,从沟谷到坡顶,随着土壤水分减少和土层变薄,灌木植物和草本植物的盖度和密度也逐渐降低;沟谷的牛皮杜鹃植株较高,分支较多,枝干粗壮,叶片也较大,坡顶植被较低矮,密度较坡底低,苔藓地衣密度较大。各群落随着草本植物变化的加剧,草本盖度不断增加,灌木盖度不断降低。

2.2 土壤呼吸的季节动态变化

多因素方差分析结果显示(表 3),不同群落、不同月份及其二者之间的交互作用的土壤呼吸速率存在显著差异($P<0.01$)。由图 1 可以看出,在生长

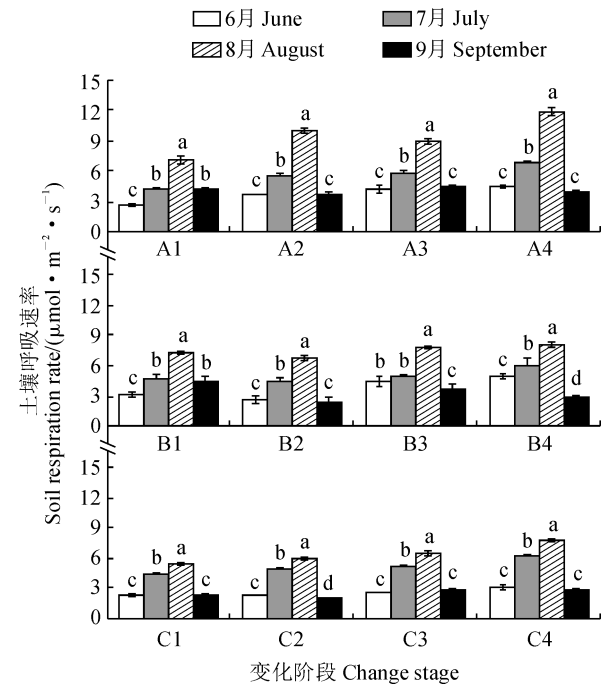
季,3 个群落不同变化阶段样地的土壤呼吸速率有明显的季节动态变化,均呈单峰型变化特征;3 个群落均是从 6 月开始,土壤呼吸速率开始增加,到 8 月达到最大值,各样地峰值均出现在 8 月,9 月开始下降。并且 3 个群落不同变化阶段样地均是 8 月的土壤呼吸速率显著高于 6 月、7 月及 9 月($P<0.01$),其中牛皮杜鹃-小叶章群落的轻度变化样地 A2、中度变化样地 A3 及重度变化样地 A4,牛皮杜鹃-地榆群落轻度变化样地 B2 以及笃斯越桔-苔草群落的 C1、C3 及 C4 样地,均是 7 月显著高于 6 月与 9 月

表 3 月份、变化阶段、群落对土壤呼吸影响的方差分析

Table 3 Variance analysis of the effects of month, change stage and community on soil respiration

因素 Factor	F	P
月份 Month	23.813	0.000***
群落 Community	6.300	0.034*
变化阶段 Change stage	10.030	0.007**
群落×月份 Community×Month	5.826	0.004**
月份×变化阶段 Month×Change stage	9.723	0.000***
群落×变化阶段 Community×Change stage	3.955	0.009**
群落×月份×变化阶段 Community×Month×Change stage	1.902	0.045*

Notes: *. $P<0.05$; **. $P<0.01$; ***. $P<0.001$



不同小写字母表示同一变化阶段不同月份间差异显著($P<0.05$)

图 1 3 个群落不同变化阶段土壤呼吸的季节动态变化
Different lowercase letters indicate significant differences between different months at the same stage at the 0.05 level
Fig. 1 Seasonal dynamics of soil respiration in different stages of the three communities

($P<0.01$),但 6 月与 9 月的土壤呼吸速率无显著差异($P>0.05$);牛皮杜鹃-小叶章群落和牛皮杜鹃-地榆群落的无变化样地 A1、B1 中,7 月与 9 月无显著差异($P>0.05$),6 月的土壤呼吸速率最低,分别为 2.77 和 3.16 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;但牛皮杜鹃-地榆群落中度变化样地 B3 中,6 月与 7 月的土壤呼吸速率无显著差异($P>0.05$),9 月土壤呼吸速率最低,为 3.64 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;牛皮杜鹃-地榆群落的重度变化样地 B4 与笃斯越桔-苔草群落的轻度变化样地 C2 中,各月之间存在显著差异($P<0.01$),8

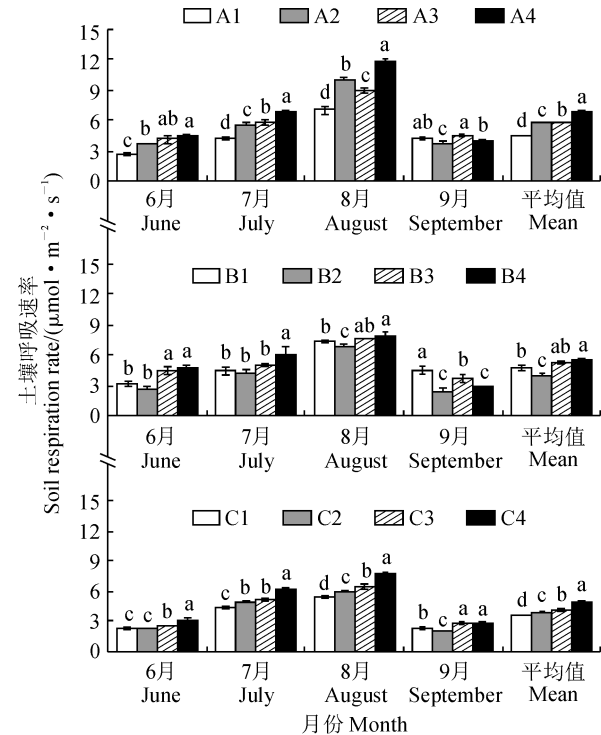
月土壤呼吸速率最高,7 月次之,9 月的最低。此外,3 个群落不同变化阶段样地土壤呼吸速率的季节动态变化均有明显的差异,且 3 个群落均是重度变化样地的季节动态变化幅度最大,分别为 7.68、5.08 和 4.85 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;而牛皮杜鹃-小叶章群落与笃斯越桔-苔草群落无变化样地变化幅度最小,分别为 4.23 和 3.29 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,牛皮杜鹃-地榆群落为中度变化样地最小,为 4.02 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。总的来说,草本植物盖度的增加不会改变群落土壤呼吸单峰型的季节动态变化趋势,但 3 个群落不同变化阶段样地土壤呼吸的季节动态变化却有明显的差异。

2.3 不同变化阶段样地的土壤呼吸差异

以土壤呼吸为因变量,群落和变化阶段为自变量进行多因素方差分析,结果(表 3)显示不同群落、不同变化阶段及其二者之间的交互作用的土壤呼吸速率存在显著差异($P<0.01$)。由图 2 可以看出,在 6~8 月份,3 个群落均是重度变化样地土壤呼吸速率最高,且 8 月的重度变化样地最高,分别为 11.71、8.03 和 7.65 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;牛皮杜鹃-小叶章群落与笃斯越桔-苔草群落无变化样地最低,而牛皮杜鹃-地榆群落轻度变化样地最低,且均是 6 月的最低。在牛皮杜鹃-小叶章群落中,6 月重度变化样地 A4 的土壤呼吸速率显著高于轻度变化 A2、无变化样地 A1,但与中度变化样地 A3 无显著差异且 A3 与 A2 也无显著差异($P>0.05$);7 月与 8 月各样地之间均存在显著差异,7 月的土壤呼吸速率为 $A4>A3>A2>A1$,但 8 月为 $A4>A2>A3>A1$;而在 9 月份,中度变化样地 A3 显著高于重度变化样地 A4、轻度变化样地 A2,而无变化样地 A1 与 A3、A4 均无显著差异($P>0.05$),但显著高于 A2。在牛皮杜鹃-地榆群落中,6 月重度变化样地 B4 土

壤呼吸速率与 B3、B1 与 B2 无显著差异 ($P > 0.05$),但 B3、B4 显著高于 B1、B2;7 月 B1、B2 与 B3 无显著差异 ($P > 0.05$),但重度变化 B4 土壤呼吸速率显著高于三者;8 月重度变化样地 B4 显著高于 B1、B2,但中度变化样地 B3 与 B1、B4 无显著差异 ($P > 0.05$);而 9 月无变化样地 B1 最高,显著高于 B3、B2 与 B4,B2 与 B4 无显著差异 ($P > 0.05$),但显著低于 B3。在笃斯越桔-苔草群落中,6~8 月 C4 土壤呼吸速率均显著高于 C3、C2、C1;6 月中度变化样地 C3 的土壤呼吸速率显著高于 C1、C2,但 C1、C2 无显著差异 ($P > 0.05$);7 月中度变化样地 C3 与轻度变化样地 C2 无显著差异 ($P > 0.05$),但均显著高于 C1;8 月各样地之间均存在显著差异;9 月份仍是 C4 的土壤呼吸最高,但与中度变化样地 C3 无显著差异 ($P > 0.05$),但两者均显著高于 C1 与 C2。

将 3 个群落不同变化阶段样地 6~9 月的土壤呼吸速率进行平均,来代表 3 个群落生长季的平均土壤呼吸速率;通过单因素方差分析表明 3 个群落不同变化阶段样地的平均土壤呼吸速率均存在极显著差异 ($P < 0.01$)。牛皮杜鹃-小叶章群落与笃斯越



不同小写字母表示不同变化阶段间差异显著 ($P < 0.05$)

图 2 生长季 3 个群落不同变化阶段样地土壤呼吸变化

Different lowercase letters indicate significant differences between different stages at the 0.05 level

Fig. 2 Changes of soil respiration in different stages of the three communities during the growing season

桔-苔草群落均是重度变化样地的平均土壤呼吸速率最高,分别为 6.74 和 $4.90 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,中度变化样地次之,无变化样地最低,分别为 4.54 和 $3.52 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;牛皮杜鹃-地榆群落同样是重度变化样地 B4 最高,显著高于 B1、B2,为 $5.48 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,但中度变化样地 B3 与 B1、B4 无显著差异 ($P > 0.05$),轻度变化 B2 的平均土壤呼吸速率最低,为 $4.07 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。说明随着草本植物盖度的增加,土壤呼吸速率呈逐渐增大的趋势。

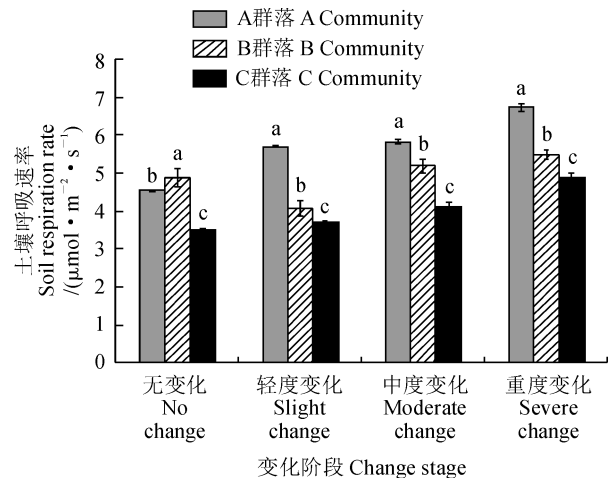
2.4 不同变化阶段不同群落的土壤呼吸差异

2.4.1 不同群落无变化阶段样地的土壤呼吸的差异

方差分析结果显示不同群落无变化样地的土壤呼吸速率存在极显著差异 ($P < 0.01$)。由图 3 可知,无变化样地中 B 群落土壤呼吸速率最高,A 群落的次之,但与前者相差不大,仅差 $0.34 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,C 群落的最低,与 B 群落相差 $1.36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,与 A 群落相差 $1.02 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

2.4.2 不同群落轻、中、重变化阶段样地的土壤呼吸差异

方差分析结果显示不同群落轻度变化样地、中度变化样地及重度变化样地的土壤呼吸速率存在极显著差异 ($P < 0.01$)。由图 3 可以看出,轻、中、重度变化样地的土壤呼吸速率均是牛皮杜鹃-小叶章群落 > 牛皮杜鹃-地榆群落 > 笃斯越桔-苔草群落。其中,轻度变化样地与重度变化样地 3 个群落变化趋势相似,A 群落与 B 群落的土壤呼吸速率相差较



不同小写字母表示同一变化阶段不同群落间差异显著 ($P < 0.05$)

图 3 不同变化阶段 3 个群落间土壤呼吸速率的差异

Different lowercase letters indicate significant differences among different communities at the same change stage at the 0.05 level

Fig. 3 Differences of soil respiration rate among three communities at different change stages

大,差值分别为 $1.64 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1.26 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;B 群落与 C 群落的土壤呼吸速率相差较小,分别为 $0.36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $0.58 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;而 A 群落与 C 群落相差最大,分别为 $2.00 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1.84 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。而中度变化正好相反,A 群落的土壤呼吸速率与 B 群落的差值较小,为 $0.63 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,B 群落与 C 群落的差值较大,为 $1.08 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,A 群落与 C 群落的差值最大,为 $1.71 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

2.4.3 不同变化阶段不同群落的土壤呼吸差异

对比不同变化阶段下 A、B、C 群落的土壤呼吸速率,可以发现 4 种变化阶段下均是牛皮杜鹃群落大于笃斯越桔群落;无变化阶段下,B 群落>A 群落>C 群落,但 3 个群落之间的差值较小,尤其是 A 群落与 B 群落之间相差很小;但随着草本植物盖度的不断增加,轻度变化、中度变化及重度变化均是 A 群落>B 群落>C 群落,且 A 群落与 B 群落之间的差值及 A 群落与 C 群落的差值与未变化阶段相比均明显增大;说明小叶章、地榆及苔草盖度的增加使得 A、B、C 群落的土壤呼吸速率发生了明显的变化,尤其是小叶章的入侵使沟谷牛皮杜鹃群落的土壤呼吸速率明显增大,大于牛皮杜鹃-地榆群落,且使坡面牛皮杜鹃群落与沟谷牛皮杜鹃群落及沟谷牛皮杜鹃群落与坡顶笃斯越桔群落的土壤呼吸速率的差值明显增大。但随着草本植物的不断扩张,笃斯越桔群落与坡面牛皮杜鹃群落之间差值有缩小的趋势。由此说明,随着草本植物盖度的增加,牛皮杜鹃-小叶章群落的土壤呼吸速率的增速最快,笃斯越桔-苔草群落的次之,牛皮杜鹃-地榆群落最小;且使群落之间的土壤呼吸速率的差值发生了明显的变化。

3 讨 论

目前已经有多位学者发现长白山苔原带草本植物入侵灌木群落,灌木群落出现退化的现象。草本植物入侵苔原带或在苔原带扩张会显著改变苔原带的物种组成、群落结构、生物量、凋落物量及光照条件等,对土壤理化性质、土壤微生物等造成一系列影响,进而影响土壤的碳输出过程,导致长白山苔原带的土壤碳通量及土壤碳储量的变化。

3.1 植被变化对土壤呼吸的影响机理

在世界范围内,高寒生态系统呈现出植物优势物种的变化,并有大量研究表明植被类型(包括群落结构、物种组成和生产力)的巨大变化导致土壤异养生物可利用的碳的数量和性质的改变,进而改变了

土壤呼吸速率^[21-22],植被类型是土壤呼吸速率的重要决定因子^[6]。本研究表明,植被类型由灌木变为草本时,显著改变了土壤呼吸,土壤呼吸速率并随着草本植物盖度的增加显著增加,这与很多研究中报道过的植物入侵或扩张后会增加土壤呼吸的研究结果相一致^[23]。一方面,植被变化势必会改变地上植物生物量,并影响供给土壤的碎屑(凋落物和死根)的数量,凋落物是土壤有机质的重要来源,凋落物分解释放过程是土壤呼吸的一个组成部分,有机残留物在某些情况下甚至显著影响土壤呼吸速率^[24]。小叶章、地榆、苔草等草本植物与牛皮杜鹃、笃斯越桔等灌木植物相比,有较为优势的生理生态特征如光合速率、比叶面积、生长速率等,显著增加了净初级生产力。同时研究发现植被变化导致的微生物数量显著增加^[19],可显著影响土壤呼吸。草本植物的有机残体比灌木有机残体更易为微生物分解^[25],且混合凋落物比单一种类的凋落物更易分解^[26];凋落物易分解利于微生物的生长和繁殖。因此,草本植物盖度增加可为微生物提供更多容易利用的底物如根系分泌物、凋落物和有机质等,促进微生物活性;同时促进土壤微生物数量的增加,从而使得微生物呼吸增加。另一方面,研究表明植物根系生物量与根系呼吸的关系密切^[27],而根系呼吸是土壤呼吸的主要组成部分^[28]。植物变化导致的植物根系生物量的改变是另一个影响土壤呼吸速率的主要因素。小叶章等草本植物的根系生物量随入侵程度的增加不断增加,而牛皮杜鹃等灌木植物的根系生物量随入侵程度的增加不断降低^[29];且草本植物多须根和中根,灌木植物多粗根和中根,因此,草本植物盖度的增加会显著增加根系呼吸。此外,植物覆盖变化改变了土壤温度和湿度条件,而且不同的植被类型对土壤温度和湿度的影响也是不同的,土壤环境决定了微生物对土壤底物的利用,土壤温湿是影响土壤呼吸的重要因素。草本植物盖度的增加可能会导致土壤温度增加,土壤微生物活性增强,促进土壤呼吸;也可能导致土壤湿度更适宜微生物和根系的生命活动,促进微生物和根系呼吸。总之,植被类型由灌木变为草本时,且随着草本植物盖度的增加可能导致生物量、根系生物量、凋落物、土壤温度和土壤湿度等非生物和生物因素发生变化,进而影响土壤呼吸。

土壤呼吸是一个受多因子影响、复杂的 CO₂ 释放过程,它在同一时间的小区域内受植被变化等生物因子的影响,当在大尺度或不同季节内,温度和水

分是影响土壤呼吸的主要非生物因子,水热因子的变化会使植物群落生物量、碳素和分配同化能力、微生物和根系的数量和活性产生显著差异^[30]。本研究发现,草本植物盖度的增加并未改变 3 个群落不同变化阶段样地土壤呼吸在生长季的单峰型季节动态变化规律,这种季节变化特征与前人^[31-32]研究结果基本一致。同一植被类型不同月份间的差异比不同植被类型间土壤呼吸差异大,说明当处于生长季的不同月份内,温湿度是调控土壤呼吸速率的最主要因素,而植被变化只是次要的影响因素。6 月随着温度升高和雨量渐增,土壤呼吸速率逐渐增强;8 月份水热条件最适宜,土壤温度也达到最高^[33],根系和微生物活动旺盛,进一步促进土壤有机质的分解,土壤呼吸速率也达到了最大;9 月开始水热条件变差,且小叶章、地榆等草本植物逐渐枯萎,地下根系也开始死亡;虽然牛皮杜鹃是常绿灌木,但是土壤呼吸的自养呼吸和异养呼吸对温度和水分变化反应尤其敏感,水热条件变差,抑制微生物数量和活性及根系呼吸,土壤呼吸速率也都随之开始降低。

3.2 土壤呼吸变化对气候变化的可能影响

气候变化通过影响陆地生态系统的结构和功能,进而影响碳循环过程^[34]。在全球气候变化的背景下,植物物候、种群结构和动态、群落功能和多样性等都会发生相应改变。全球气候变化通过影响植被生物量、凋落物分解、微生物等对土壤有机碳含量和土壤呼吸产生影响,土壤呼吸是陆地生态系统碳循环中的最大输出项,土壤碳库发生的微小变动,都会导致大气中 CO₂ 总量的剧烈变化^[35],从而对全球气候变化产生反馈。有研究发现气候变暖带来的植被变化可以增加土壤呼吸^[36],使大气 CO₂ 浓度增加,在陆地生态系统与大气之间产生一个强烈的正反馈作用^[37],从而加剧了全球变暖的情况;本研究发现气候变化导致长白山苔原由灌木型植被转变为灌草型植被,导致苔原带土壤呼吸速率随之增大,从而增加了土壤碳输出;除此之外,随着草本植物入侵,微生物的增加,有机质分解速度增加显著,有机

质含量下降,进而减少土壤碳储存。因此,气候变化导致的苔原带植被变化可能通过控制地上地下生物量、土壤微生物和酶活性进而改变土壤呼吸,对土壤碳动态产生了重要影响,导致苔原带的土壤碳储存减少,促进大气碳库的增加,加剧全球变暖。长白山苔原带是响应气候变化的敏感区域,对其他地方苔原变化有指示作用,但是仅仅从草本植物入侵和扩张对碳输出过程的影响难以准确评价草本植物入侵和扩张对土壤碳动态的影响,需通过长期系统的监测研究并综合考虑草本植物入侵和扩张对土壤碳输入和碳输出过程的影响。

4 结 论

(1)3 个群落下不同变化阶段的土壤呼吸速率都有明显的季节动态变化,均呈单峰型变化特征;土壤呼吸速率均在生长季初期较低,中期不断增加,到 8 月份出现峰值,后期呈下降趋势。说明草本植物盖度增加不改变土壤呼吸速率的季节动态变化规律,但 3 个群落不同变化阶段样地的季节动态变化有明显的差异。

(2)草本植物盖度增加导致土壤呼吸速率加大。3 个群落均是重度变化样地的平均土壤呼吸速率最高,明显高于其他变化阶段样地;随着草本植物盖度的增加,土壤呼吸速率也逐渐增大。

(3)不同植物群落下的土壤呼吸不同,在草本植物盖度相同的条件下,3 个群落的土壤呼吸速率由大到小依次为牛皮杜鹃-小叶章群落>牛皮杜鹃-地榆群落>笃斯越桔-苔草群落。

(4)牛皮杜鹃-小叶章群落的土壤呼吸的增速最快,笃斯越桔-苔草群落的次之,牛皮杜鹃-地榆群落的最小;草本植物盖度的增加也使 3 个群落之间土壤呼吸的差值出现明显的不同的变化,牛皮杜鹃-小叶章群落的土壤呼吸与牛皮杜鹃-地榆群落及笃斯越桔-苔草群落之间的差值明显增大,但牛皮杜鹃-地榆群落的土壤呼吸与笃斯越桔-苔草群落的差距明显缩小。

参考文献:

[1] SCHLESINGER W H. Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soils[J]. *Nature*, 1990, **348**(6 298): 232-234.
[2] LAL R. Soil carbon sequestration impacts on global climate

change and food security[J]. *Science*, 2004, **304**(5 677): 1 623-1 627.
[3] 魏书精,罗碧珍,孙 龙,等. 森林生态系统土壤呼吸时空异质性 & 影响因子研究进展[J]. *生态环境学报*, 2013, **22**(4): 689-704.

WEI S J, LUO B Z, SUN L, *et al.* Spatial and temporal heterogeneity and effect factors of soil respiration in forest ecosystems: a review [J]. *Ecology and Environment Sciences*, 2013, **22**(4): 689-704.

[4] SCHIMEL D S, HOUSE J I, HIBBARD K A, *et al.* Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems[J]. *Nature*, 2001, **414**(6 860): 169-172.

[5] SCHLESINGER W H. Carbon balance in terrestrial detritus [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1977, **8** (1): 51-81.

[6] RAICH J W, SCHLESINGER W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate[J]. *Tellus B*, 1992, **44**(2): 81-99.

[7] 陈书涛, 胡正华, 张 勇, 等. 陆地生态系统土壤呼吸时空变异的影响因素研究进展[J]. 环境科学, 2011, **32**(8): 2 184-2 192.

CHEN S T, HU Z H, ZHANG Y, *et al.* Review of the factors influencing the temporal and spatial variability of soil respiration in terrestrial ecosystem[J]. *Chinese Journal of Environmental Science*, 2011, **32**(8): 2 184-2 192.

[8] JOHNSTON C A, GROFFMAN P, BRESHEARS D D, *et al.* Carbon cycling in soil[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, **2**(10): 522-528.

[9] BJORKMAN A D, ELMENDORF S C, BEAMISH A L, *et al.* Contrasting effects of warming and increased snowfall on Arctic tundra plant phenology over the past two decades[J]. *Global Change Biology*, 2015, **21**(12): 4 651-4 661.

[10] ERSCHBAMER B, UNTERLUGGAUER P, WINKLER E, *et al.* Changes in plant species diversity revealed by long-term monitoring on mountain summits in the Dolomites (northern Italy)[J]. *Preslia*, 2011, **83**(3): 387-401.

[11] 宗盛伟, 许嘉巍, 吴正方, 等. 长白山西坡小叶章侵入苔原带过程及影响[J]. 生态学报, 2014, **34**(23): 6 837-6 846.

ZONG S W, XU J W, WU Z F, *et al.* Analysis of the process and impacts of *Deyeuxia angustifolia* invasion on the alpine tundra, Changbai Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(23): 6 837-6 846.

[12] WANG X D, LIU H Q. Responses of tree Islands to air temperature change at treeline on north-facing slopes of the Changbai Mountains[J]. *Physical Geography*, 2011, **32** (4): 374-392.

[13] 宗盛伟, 吴正方, 杜海波. 近 52 a 长白山苔原带生长季气候变化特征[J]. 干旱区研究, 2013, **30**(1): 41-49.

ZONG S W, WU Z F, DU H B. Study on climate change in alpine tundra of the Changbai Mountain in growing season in recent 52 years[J]. *Arid Zone Research*, 2013, **30** (1): 41-49.

[14] 靳英华, 许嘉巍, 王绍先, 等. 退化中的长白山西坡灌木苔原优势种分布差异[J]. 生态学报, 2017, **37**(11): 3 716-3 723.

JIN Y H, XU J W, WANG S X, *et al.* Distribution variations of dominant plant species in degraded shrub tundra on the western slope of the Changbai Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(11): 3 716-3 723.

[15] JIN Y H, XU J W, HE H S, *et al.* The Changbai alpine shrub tundra will be replaced by herbaceous tundra under global climate change[J]. *Plants*, 2019, **8**(10): 370.

[16] 宗盛伟, 许嘉巍, 吴正方. 长白山西坡小叶章侵入苔原带调查与机理分析[J]. 山地学报, 2013, **31**(4): 448-455.

ZONG S W, XU J W, WU Z F. Investigation and mechanism analysis on the invasion of *Deyeuxia angustifolia* to tundra zone in western slope of Changbai Mountain [J]. *Journal of Mountain Science*, 2013, **31**(4): 448-455.

[17] 靳英华, 许嘉巍, 宗盛伟, 等. 氮沉降对长白山苔原植被影响的试验研究[J]. 地理科学, 2014, **34**(12): 1 526-1 532.

JIN Y H, XU J W, ZONG S W, *et al.* Experimental study on the effects of nitrogen deposition on the tundra vegetation of the Changbai Mountains[J]. *Scientia Geographica Sinica*, 2014, **34**(12): 1 526-1 532.

[18] 刘羽霞, 许嘉巍, 靳英华, 等. 长白山苔原草本植物入侵与土壤环境的关系[J]. 生态学报, 2018, **38**(4): 1 235-1 244.

LIU Y X, XU J W, JIN Y H, *et al.* Relationship between herbaceous plant invasion and soil properties in the Changbai Mountain Tundra[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(4): 1 235-1 244.

[19] 宗盛伟. 长白山亚高山苔原带植被变化与机理研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2014.

[20] 张英洁, 靳英华, 谷晓楠, 等. 长白山苔原带植被变化与土壤微生物、酶活性及土壤肥力的相关性[J]. 生态学杂志, 2017, **36**(11): 3 086-3 093.

ZHANG Y J, JIN Y H, GU X N, *et al.* Vegetation change in relation to soil microbes, enzyme activity and soil fertility in the tundra of Changbai Mountain[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(11): 3 086-3 093.

[21] JENKINS M E, ADAMS M A. Respiratory quotients and Q₁₀ of soil respiration in sub-alpine Australia reflect influences of vegetation types[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, **43**(6): 1 266-1 274.

[22] CRAINE J M, FIERER N, MCLAUCHLAN K K. Wide-spread coupling between the rate and temperature sensitivity of organic matter decay[J]. *Nature Geoscience*, 2010, **3** (12): 854-857.

[23] 杨赛兰, 耿庆宏, 许崇华, 等. 加拿大一枝黄花入侵对杨树人工林土壤呼吸的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版): 2020, **44**(5): 117-124.

YANG S L, GENG Q H, XU C H, *et al.* Effects of *Solidago*

go canadensis L. invasion on soil respiration in poplar plantations (*Populus deltoides*)[J]. *Journal of Nanjing Forestry University Natural Sciences Edition*, 2020, **44**(5): 117-124.

[24] 张艳如. 黄土丘陵区 5 种植被土壤呼吸动态及其对环境因子的响应[D]. 陕西杨陵:西北农林科技大学,2018.

[25] KAZAKOU E, VIOLLE C, ROUMET C, *et al.* Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply[J]. *Annals of Botany*, 2009, **104**(6): 1 151-1 161.

[26] DE MARCO A, MEOLA A, MAISTO G, *et al.* Non-additive effects of litter mixtures on decomposition of leaf litters in a Mediterranean maquis[J]. *Plant and Soil*, 2011, **344**(1-2): 305-317.

[27] 丁杰萍, 罗永清, 周 欣, 等. 植物根系呼吸研究方法及影响因素研究进展[J]. 草业学报, 2015, **24**(5): 206-216.

DING J P, LUO Y Q, ZHOU X, *et al.* Review of methodology and factors influencing plant root respiration[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, **24**(5): 206-216.

[28] 温 军, 周华坤, 姚步青, 等. 三江源区不同退化程度高寒草原土壤呼吸特征 [J]. 植物生态学报, 2014, **38**(2): 209-218.

WEN J, ZHOU H K, YAO B Q, *et al.* Characteristics of soil respiration in different degraded alpine grassland in the source region of Three-River[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(2): 209-218.

[29] TAN X Y, HE H S, ZONG S W, *et al.* Herbaceous encroachment from mountain birch forests to alpine tundra plant communities through above- and belowground competition[J]. *Forests*, 2019, **10**(2): 170.

[30] TESAROVA M, GLOSER J. Total CO₂ output from alluvial soils with two types of grassland communities[J]. *Pedobiologia*, 1976, **16**: 364-372.

[31] 赖炽敏, 薛 娴, 赖日文, 等. 青藏高原北麓河流域不同退化程度高寒草甸土壤呼吸特征[J]. 草业科学, 2019, **36**(4): 952-959.

LAI C M, XUE X, LAI R W, *et al.* Alpine meadows at different levels of degradation in the Beiluhe Basin of Tibetan Plateau characteristics of soil respiration[J]. *Pratacultural Science*, 2019, **36**(4): 952-959.

[32] 李 文, 曹文侠, 刘皓栋, 等. 不同放牧管理模式对高寒草甸草原土壤呼吸特征的影响[J]. 草业学报, 2015, **24**(10): 22-32.

LI W, CAO W X, LIU H D, *et al.* Analysis of soil respiration under different grazing management patterns in the alpine meadow-steppe of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, **24**(10): 22-32.

[33] 高雅芳, 王 雷, 杜海波, 等. 长白山苔原带土壤温度与肥力随海拔的变化特征[J]. 冰川冻土, 2018, **40**(4): 702-714.

GAO Y F, WANG L, DU H B, *et al.* Altitude-dependent soil temperature and fertility in the alpine tundra of the Changbai Mountains[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2018, **40**(4): 702-714.

[34] LUO Y Q, SHERRY R, ZHOU X H, *et al.* Terrestrial carbon-cycle feedback to climate warming: experimental evidence on plant regulation and impacts of biofuel feedstock harvest[J]. *GCB Bioenergy*, 2009, **1**(1): 62-74.

[35] SHI X H, ZHANG X P, YANG X M, *et al.* Contribution of winter soil respiration to annual soil CO₂ emission in a Molli-sol under different tillage practices in northeast China[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2012, **26**(2): GB2007.

[36] WANG X, LIU L L, PIAO S L, *et al.* Soil respiration under climate warming: differential response of heterotrophic and autotrophic respiration[J]. *Global Change Biology*, 2014, **20**(10): 3 229-3 237.

[37] RAICH J W, TUFEKCIOGLU A. Vegetation and soil respiration: correlations and controls [J]. *Biogeochemistry*, 2000, **48**(1): 71-90.

(编辑:潘新社)