北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

热带橡胶林不同经营模式对土壤呼吸及其组分的影响

程铄茵 张国栋 张楠 黄长江 刘瑞强 何杨辉 周旭辉

Effects of management patterns on soil respiration and its components in tropical rubber plantations

Cheng Shuoyin, Zhang Guodong, Zhang Nan, Huang Changjiang, Liu Ruiqiang, He Yanghui, Zhou Xuhui

引用本文:
程铄茵, 张国栋, 张楠, 黄长江, 刘瑞强, 何杨辉, 周旭辉. 热带橡胶林不同经营模式对土壤呼吸及其组分的影响[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(7):82–91. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250097
Cheng Shuoyin, Zhang Guodong, Zhang Nan, Huang Changjiang, Liu Ruiqiang, He Yanghui, Zhou Xuhui. Effects of management patterns on soil respiration and its components in tropical rubber plantations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(7):82–91. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250097

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250097

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

大兴安岭北部不同类型兴安落叶松林土壤呼吸及其组分特征

Soil respiration and its component characteristics under different types of *Larix gmelinii* forests in the north of Daxing'an Mountains of northeastern China

北京林业大学学报, 2018, 40(2): 40–50. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170215

密度调控对长白落叶松人工林土壤呼吸的影响

Effects of density control on soil respiration in *Larix olgensis* plantation.

北京林业大学学报, 2017, 39(6): 51–59. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170029

太行山南麓栓皮栎人工林光合作用对土壤呼吸的影响

Effects of photosynthesis on soil respiration of *Quercus variabilis* plantation in southern Taihang Mountain of northern China

北京林业大学学报, 2021, 43(1): 66–76. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200010

格氏栲林窗土壤微生物群落功能多样性季节动态特征

Seasonal dynamics of functional diversity of soil microbial communities in *Castanopsis kawakamii* forest gaps

北京林业大学学报, 2020, 42(7): 77–88. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200052

太行山南麓刺槐人工林土壤呼吸与土壤温度间的滞后关系

Time lag between soil respiration and soil temperature in a *Robinia pseudoacacia* plantation in the south of the Taihang Mountains

北京林业大学学报, 2019, 41(4): 78–87. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180398

地震灾区2种气候生态治理区恢复初期土壤呼吸动态及其影响因子

Dynamics of soil respiration and its influencing factors at the early stage of ecological restoration of two kinds of climate in earthquake-affected area

北京林业大学学报, 2019, 41(3): 93–104. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180192

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250097

热带橡胶林不同经营模式对土壤呼吸及其组分的影响

程铄茵[1] 张国栋[2] 张 楠[1] 黄长江[1] 刘瑞强[1] 何杨辉[1] 周旭辉[1]
（1. 东北林业大学生态学院，黑龙江 哈尔滨 150040；2. 复旦大学教育部生物多样性与生态工程重点实验室，生物多样性科学研究所，上海 200438）

摘要:【目的】定量揭示热带季雨林区橡胶林不同经营模式如何通过调控树种多样性及其衍生的植被–土壤–微生物互作过程，进而影响土壤呼吸及其组分（总呼吸、凋落物层呼吸、自养呼吸、矿质土壤层微生物呼吸），为准确模拟全球变化及高强度人为干扰下该区域的碳循环过程提供依据。**【方法】**以西双版纳橡胶树纯林、橡胶–咖啡混交林和 4 树种混交人工林 3 种经营模式林分作为研究对象，通过测定土壤呼吸、土壤理化性质、微生物群落结构以及植被生物量和功能性状等指标，探讨橡胶林不同经营模式对土壤呼吸及其组分的影响及其机制。**【结果】**(1)土壤呼吸、凋落物层呼吸和自养呼吸均随林地树种多样性的增加显著提高，而矿质土壤层微生物呼吸无显著变化。(2)随着树种多样性的增加，凋落物产量和细根生物量显著增加，凋落物周转率显著提高。土壤碳氮比和真菌细菌生物量比均随树种数的增加而显著降低。(3)不同经营模式对土壤各呼吸组分的影响机制存在显著差异：土壤自养呼吸变化主要受凋落物周转率和细根生物量影响，凋落物层呼吸变化主要受比叶面积与丛枝菌根真菌相对丰度的影响，而矿质土壤层微生物呼吸主要受真菌细菌生物量比与丛枝菌根真菌相对丰度调控。**【结论】**在热带人工林经营中，树种多样性是影响土壤呼吸及组分的关键因子。混交林通过增加凋落物产量和周转率以及根系生物量来影响总土壤呼吸和自养呼吸，通过提高凋落物分解速率、改变植物叶片性状和微生物结构来影响凋落物层呼吸，通过改变微生物群落结构间接影响矿质土壤层微生物呼吸。

关键词：热带橡胶林；树种组成；土壤呼吸组分；凋落物周转；微生物群落；热带雨林；森林经营
中图分类号：S714 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)07−0082−10
引文格式：程铄茵，张国栋，张楠，等. 热带橡胶林不同经营模式对土壤呼吸及其组分的影响［J］. 北京林业大学学报，2025，47(7)：82−91. Cheng Shuoyin, Zhang Guodong, Zhang Nan, et al. Effects of management patterns on soil respiration and its components in tropical rubber plantations［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(7): 82−91.

Effects of management patterns on soil respiration and its components in tropical rubber plantations

Cheng Shuoyin[1] Zhang Guodong[2] Zhang Nan[1] Huang Changjiang[1] Liu Ruiqiang[1]
He Yanghui[1] Zhou Xuhui[1]
(1. College of Ecology, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China;
2. Institute of Biodiversity Science, Key Laboratory of Biodiversity and Ecological Engineering of Ministry of Education, Fudan University, Shanghai 200438, China)

Abstract:［**Objective**］The tropical monsoon rainforest area has high vegetation productivity and strong carbon sink capacity, playing a crucial role in the regional carbon balance. However, at present, the impact of different management patterns of tropical forests on soil respiration and its components remains unclear, which greatly limits the accurate simulation and assessment of carbon cycle process in this region under global change and high-intensity human influence.［**Method**］The three management pattern forests in

收稿日期: 2025−03−19 **修回日期:** 2025−06−13
基金项目: 国家自然科学基金面上项目（32271713），国家级大学生创新训练项目（202310225100）。
第一作者: 程铄茵。主要研究方向：全球变化生态学。Email: 1213397767@qq.com 地址：150040 哈尔滨市香坊区和兴路 26 号东北林业大学生态学院。
责任作者: 何杨辉，博士，教授，博士生导师。主要研究方向：森林土壤碳循环与气候变化。Email: yanghui15@hotmail.com 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

Xishuangbanna, Yunnan Province of southwestern China, namely the pure rubber forest, the rubber-coffee mixed forest and the artificial rainforest with high tree species diversity were taken as the research objects. By measuring indicators such as vegetation biomass, tree species functional traits, soil physical and chemical properties and microbial community structure, the effects and mechanisms of different management patterns of rubber forests on soil respiration and its components were explored. [**Result**] (1) Soil respiration, litter layer respiration and autotrophic respiration all significantly increased with the increase of tree species diversity in the forest land, while the soil heterotrophic respiration showed no significant change. (2) With the increase of tree species diversity, the yield of litter and biomass of fine roots had significantly increased, and the litter turnover rate had significantly improved. Both soil carbon-nitrogen ratio and true bacterial biomass ratio decreased significantly with the increase in number of tree species. (3) There were significant differences in the influence mechanisms of different management patterns on various respiratory components of soil: the changes in soil autotrophic respiration were mainly affected by litter turnover rate and fine root biomass; the changes in respiration in the litter layer were mainly affected by specific leaf area and arbush mycorrhizal fungal biomass; while the soil heterotrophic respiration was mainly regulated by biomass ratio of true bacteria and arbush mycorrhizal fungal biomass. [**Conclusion**] In the management of tropical plantations, tree species diversity is a key factor affecting soil respiration and composition. An increase in tree species diversity affects total soil respiration and autotrophic respiration by enhancing litter yield and quality and increasing root biomass, and influences litter layer respiration by increasing litter decomposition rate, changing plant leaf traits and microbial structure, and indirectly affects soil heterotrophic respiration by altering the structure of microbial community.

Key words: tropical rubber plantations; tree species composition; soil respiration components; litter turnover; microbial community; tropical rainforest; forest management

土壤呼吸是陆地生态系统向大气释放的最大碳通量，释放量达 79.3 ~ 81.8 Pg /a（以 C 计）[1]，约占全球大气 CO_2 交换总量的 10%[2]。森林是陆地生态系统最大的碳库，储存了全球 70% 的土壤有机碳库[3]。由于森林土壤碳库巨大，其呼吸的微小变化即可通过反馈显著调节大气 CO_2 浓度[4]。然而，全球变化和人为干扰，尤其是热带地区高强度的森林经营活动（如砍伐），正严重影响森林生态系统结构及碳循环过程。研究[5]发现，单一树种的森林经营方式会加速土壤碳分解与养分流失，而提升树种多样性可增强碳汇。但热带不同经营模式（高 vs.低树种多样性）如何影响土壤呼吸的机制仍不明确，制约了区域碳循环的准确模拟。

树种多样性通过改变植被生物量、凋落物与微环境等调控土壤呼吸及其组分。土壤呼吸主要分为自养呼吸和异养呼吸[6]。自养呼吸为根系及其关联的根际微生物呼吸释放的 CO_2，异养呼吸主要为土壤微生物分解有机质时释放的 CO_2[7]。异养呼吸进一步划分为凋落物层呼吸（litter respiration，Rl）和矿质土壤层微生物呼吸（soil heterotrophic respiration，Rhs）[7]。有研究[8]表明，高树种多样性经营通过增加根系分泌物的多样性与提高凋落物分解速率，从而增强自养呼吸。同时，随树种多样性增加，凋落物质量提升，土壤微生物活性提高，有机质分解加快，进而影响异养呼吸的强度[9–10]。然而，目前尚不清楚树种多样性如何调控各呼吸组分，其整合效应对土壤碳释放过程的影响机制亟待深入研究。

我国热带区域森林的固碳能力受单一经济林扩张的影响[11]。1976—2003 年，橡胶（*Hevea brasiliensis*）林替代了西双版纳约 20% 的热带雨林[12]。大面积的单一橡胶林种植改变了土壤呼吸强度和碳储量[13]，其引发的生态问题日益凸显。因此，本研究以橡胶林生态系统不同树种配置梯度（橡胶纯林、橡胶–咖啡（*Coffea arabica*）混交林、4 树种混交人工林）为研究对象，分析树种多样性对土壤呼吸及其组分（包括自养呼吸，异养呼吸中的凋落物层呼吸与矿质土壤层微生物呼吸）的影响，以及植物输入（凋落物、根系）和微生物群落在其中的作用，旨在阐明树种多样性调控土壤呼吸组分动态的关键机制，为热带地区人工林可持续经营和碳汇功能提升提供科学依据。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

研究区域位于西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇葫芦岛（21°52′ ~ 21°57′N，101°13′ ~ 101°18′E）的中国科学院西双版纳热带植物园。该地区平均海拔

约 600 m，属热带季风气候，年均气温约 21.7 ℃，降水集中在 5—10 月，年均降水量约 1 560 mm。园区主要为丘陵和低中山地貌，分布有赤红壤、砖红壤等多种土壤类型[14]。

在植物园东区选取相邻的橡胶纯林、橡胶–咖啡混交林和 4 树种（橡胶树、望天树 *Parashorea chinensis*、青梅 *Vatica mangachapoi* 和钝叶桂 *Cinnamomum bejolghota*）混交人工林样地，形成树种多样性梯度（表 1）。3 个样地均建立于 20 世纪 70 年代，样地间最远距离约 230 m，地形一致，均为砖红壤，可视为同质园。样地信息见表 2。每个样地设置 3 个重复小区，每个小区面积约 100 m^2。

1.2 土壤呼吸测定与计算

2013 年 5 月—2016 年 8 月，在各样地小区内设置 2 组土壤呼吸监测点，每组包含 3 种处理：对照（CK）、移除地表凋落物（L）和移除凋落物并切根（T）。对照是保持原状。移除地表凋落物处理是去除土壤表面凋落物后，覆盖 2 mm 孔径的纱网以阻止新凋落物掉入。移除凋落物并切根处理是用打入地面以下 50 cm 的 PVC 管隔离根系，并在底座上覆网阻止凋落物进入。采用 LI–8100 土壤碳通量自动测量系统监测土壤呼吸通量。CK 处理得到总土壤呼吸，T 处理得到矿质土壤层微生物呼吸，CK 与 L 处理的差值为凋落物层呼吸，L 与 T 的差值为自养呼吸。

参照张国栋等[15]方法，基于样地研究期内的实测土壤呼吸速率、5 cm 深度土壤温度和体积含水量，以样地内测量环为随机效应，构建线性混合模型，并通过逐步回归筛选显著变量；利用样地连续监测数据与气象站数据，得到 2014 年逐日土壤温度、体积含水量；结合上述模型与日尺度环境数据计算逐日土壤呼吸速率，累计得到土壤年呼吸通量。为消除样地间温、湿度差异影响，以树种为随机效应，基于全部样地年呼吸通量和年均温、湿度数据拟合全局混合模型，将各小区实际年均温度与体积含水量代入该模型，输出标准化年呼吸通量用于后续分析。

1.3 土壤样品采集与理化性质测定

2014 年 5 月，在各小区内采用五点取样法进行土壤采样。用直径 7 cm 土钻取表层 10 cm 土壤，在塑料桶内充分混匀。以四分法取约 1 kg 土壤样品，过 2 mm 筛，用透气无纺布袋储存，带回实验室风干。使用电位法测定土壤 pH（土∶水=1∶2.5）；采用重铬酸钾氧化–外加热法测量土壤有机质（soil organic matter，SOM）；全氮（total nitrogen，TN）和全碳（total carbon，TC）使用 Vario MAX CN 碳氮分析仪测定；将土壤过 100 目筛，用 NH_4F（0.030 mol/L）– HCl（0.025 mol/L）浸提后，采用 AA3 全自动连续流动分析仪测定有效磷（available phosphorus，AP）。

1.4 土壤微生物群落测定

参照 Bossio 等[16]方法，以 19∶0 甲酯为内标物，用气相色谱仪分析样品，用 MIDI 系统软件（MIDI，Inc.，Newark，DE）测定峰值，每个峰值代表每种磷脂脂肪酸（phospholipid fatty acid acid，PLFA）标志物含量，18∶1ω9c 和 18∶2ω6,9c 脂肪酸表征真菌，16∶1ω5c 表征丛枝菌根真菌，18:2ω6,9c 表征外生菌根真菌；10Me16∶0、10Me17∶0、10Me18∶0 表征放线菌（表 3）。

1.5 凋落物周转率

随机选取每个小区内 2 个 0.5 m^2 的区域，每 3 个月收集一次区域内所有凋落物，记为凋落物现存量。在每个重复小区内设置 3 ~ 4 个面积 0.5 m^2，距地高度 0.5 m 的凋落物收集网，旱季每月收集 1 次、雨季

表 1 样地植被情况

Tab. 1 Vegetation status of sample plots

林分类型	植被组成	乔木胸径/cm	株高/m	乔木密度/（株·hm^{-2}）
橡胶纯林	橡胶树 *Hevea brasiliensis*	41.2 ± 9.7	25.5 ± 2.9	482 ± 7
橡胶–咖啡混交林	橡胶树 *Hevea brasiliensis*	44.4 ± 2.5	27.4 ± 3.2	466 ± 85
	咖啡树 *Coffea arabica*	7.7 ± 1.4	5.1 ± 0.7	392 ± 85
4树种混交人工林	橡胶树 *Hevea brasiliensis*、望天树 *Parashorea chinensis*、青梅 *Vatica mangachapoi*、钝叶桂 *Cinnamomum bejolghota*	35.0 ± 0.8	20.3 ± 8.1	500 ± 85

表 2 样地土壤理化性质

Tab. 2 Physical and chemical properties of soil in sample plots

林分类型	SOM/（g·kg^{-1}）	TC/（kg·m^{-2}）	TN/（g·kg^{-1}）	AP/（mg·m^{-2}）	pH	TC∶TN	TN∶AP
橡胶纯林	30.4 ± 2.0A	2.3 ± 0.1A	1.61 ± 0.05A	494.1 ± 15.3A	4.5 ± 0.2A	11.1 ± 0.3A	416.9 ± 10.9A
橡胶–咖啡混交林	28.1 ± 1.6A	2.1 ± 0.2AB	1.59 ± 0.08A	518.4 ± 68.7A	4.4 ± 0.1A	10.6 ± 0.2B	383.5 ± 74.2B
4树种混交人工林	27.8 ± 0.8A	2.0 ± 0.1B	1.61 ± 0.09A	751.0 ± 263.8A	4.6 ± 0.0A	10.0 ± 0.3C	282.3 ± 85.7C

注：SOM. 有机质；TP. 全氮；TC. 全碳；AP. 有效磷。不同大写字母表示不同经营模式间差异显著（$p < 0.05$）。下同。

表 3　土壤微生物类群的磷脂脂肪酸标志物

Tab. 3　Phospholipid fatty acid markers of soil microbial communities

微生物类型	磷脂脂肪酸标记
革兰氏阳性细菌	i15:0、a15:0、i16:0、i17:0、a17:0
革兰氏阴性细菌	cy17:0、18:1ω7c、18:1ω5c、cy19:0
放线菌	10Me16:0、10Me17:0、10Me18:0
丛枝菌根真菌	16:1ω5c
外生菌根真菌	18:2ω6,9c
真菌	18:1ω9c、18:2ω6,9c
真菌与细菌生物量比	(18:1ω9c + 18:2ω6,9c)/(i15:0 + a15:0 + i16:0 + i17:0 + a17:0 + cy17:0 + 18:1ω7c + 18:1ω5c + cy19:0)

注：引自参考文献[17]。

每半月收集 1 次网内新鲜凋落物，作为凋落物产量。

假设研究样地单种林的年凋落物产量相对稳定，凋落物现存量体现了凋落物的分解或累计速率。凋落物平均产量与凋落物平均现存量的比值为周转率[18]。

1.6　植被生物量及功能性状指标测定

测量样地每棵树距地面 1.3 m 处树干胸径与断面积；在每个小区内，随机选取 3 个点，使用内径 7 cm 的土钻，分别钻取 0 ~ 10 cm 和 10 ~ 20 cm 深度的两个土柱，用水冲洗土柱，拣出细根。将细根在 105 ℃ 下烘干至质量恒定，计算单位面积细根生物量。分别采集各样地各树种的成熟叶片。具体方法：使用高枝剪在每棵树的树冠中下部采集 10 片叶子，采用 LI 3000A 测量叶片面积。随后将叶片在 60 ℃ 下烘干至质量恒定，计算比叶面积。

1.7　数据处理

采用单因素方差分析（one-way ANOVA）和最小显著差异法进行方差分析和多重比较。通过简单回归分析检验各因素之间的相关性，采用 Spearman 相关分析检验土壤呼吸及其组分与生物量、植被功能性状的相关性，采用均方误差（mean squared error，MSE）量化随机森林模型的准确性。数据分析采用 Canoco 5 软件完成，作图采用 R 4.0.3 软件完成。

2　结果与分析

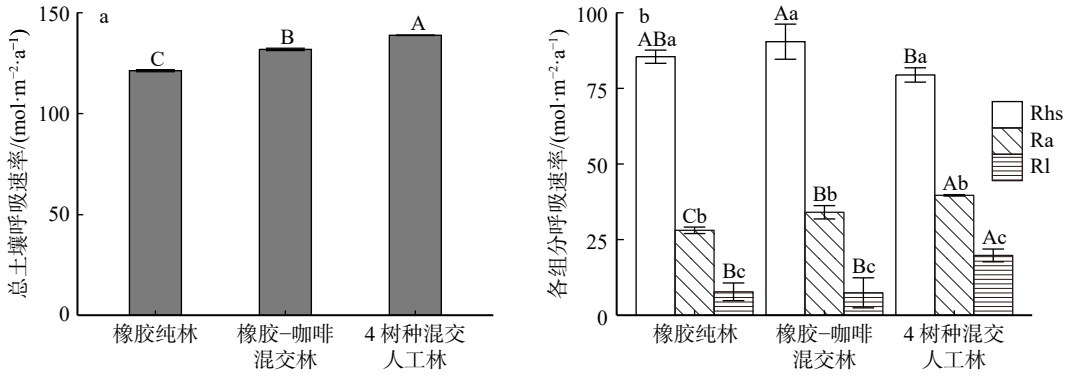
2.1　不同经营模式下土壤呼吸的差异

橡胶纯林、橡胶–咖啡混交林和 4 树种混交人工林的总土壤呼吸速率分别为 121.27、131.83 和 138.83 mol/(m^2·a)，随树种数增加总土壤呼吸速率显著增加($p < 0.05$，图 1a)。凋落物层呼吸和自养呼吸的变化趋势与总土壤呼吸一致(图 1b)。矿质土壤层微生物呼吸在不同经营模式间存在差异，但并未随树种数增加产生显著变化，其中，橡胶–咖啡混交林的矿质土壤层微生物呼吸最高，为 90.43 mol/(m^2·a)(图 1b)。在 3 种林分中，矿质土壤层微生物呼吸对总土壤呼吸的贡献率最高(57% ~ 70%)，而凋落物层呼吸的贡献率最低(6% ~ 15%)。

2.2　不同经营模式下林分特征、植物功能性状与土壤理化性质对土壤呼吸的影响

表 4 显示，橡胶–咖啡混交林的胸径断面积显著高于橡胶纯林($p < 0.05$)。凋落物产量、细根生物量和凋落物周转率随树种多样性增加呈显著上升趋势。4 树种混交人工林的平均比叶面积达到最大值(190.5 ± 2.0) m^2/g，显著高于橡胶–咖啡混交林。

随机森林分析表明，在总土壤呼吸中，凋落物产量是最主要的解释变量，其次是凋落物周转率(图 2a)。在土壤呼吸各组分中，凋落物周转率均为最强的解释变量(图 2b、c、d)。在自养呼吸中，凋落物产量和细根生物量分别是重要性排在第 2 和第 3 的解释变量(图 2b)；在凋落物层呼吸中，各解释变量的重要性从大到小排序依次为凋落物周转率、比叶面积、凋落物产量和有效磷(图 2c)；矿质土壤层微生物呼吸



Rhs. 矿质土壤层微生物呼吸；Ra. 自养呼吸；Rl. 凋落物层呼吸。不同小写字母表示土壤呼吸各组分间差异显著($p < 0.05$)，下同。

图 1　热带橡胶林不同经营模式下总土壤呼吸速率及各组分呼吸速率

Fig. 1　Total soil respiration rate and respiration rates of its components under different management regimes in tropical rubber plantations

中，除凋落物周转率外，比叶面积也是一个重要的解释变量(图 2d)。

细根生物量与总土壤呼吸和自养呼吸呈显著正相关($p < 0.05$)。凋落物产量与总土壤呼吸($p < 0.001$)、凋落物层呼吸($p < 0.05$)和自养呼吸($p < 0.01$)显著正相关。比叶面积的升高显著抑制了矿质土壤层微生物呼吸($p < 0.05$)，而促进了凋落物层呼吸($p < 0.05$)。值得注意的是，凋落物周转率与总土壤呼吸($p < 0.001$)、自养呼吸($p < 0.001$)和凋落物层呼吸($p < 0.05$)均呈显著正相关，但与矿质土壤层微生物呼吸呈显著负相关($p < 0.05$，图 3)。

土壤理化性质受多样性种植梯度和凋落物分解过程的影响。随着树种从 1 种增加到 4 种，土壤全碳、碳氮比和氮磷比分别显著降低 13%、10% 和 32%($p < 0.05$)，而土壤全氮和有效磷含量未发生显著变化(表 2)。凋落物周转率是驱动土壤碳氮特征变化的关键因素，表现为土壤全碳、碳氮比和氮磷比随凋落物周转率升高显著降低(图 4)。土壤碳氮特征对呼吸过程具有显著调控作用，表现为土壤全碳和碳氮比均与总土壤呼吸、自养呼吸呈显著负相关。全氮和有效磷之比与总土壤呼吸呈显著负相关($p < 0.05$)，有效磷与土壤呼吸、凋落物层呼吸和自养呼吸呈显著正相关($p < 0.05$)，而所有呼吸组分与全氮均无显著相关性(图 5)。

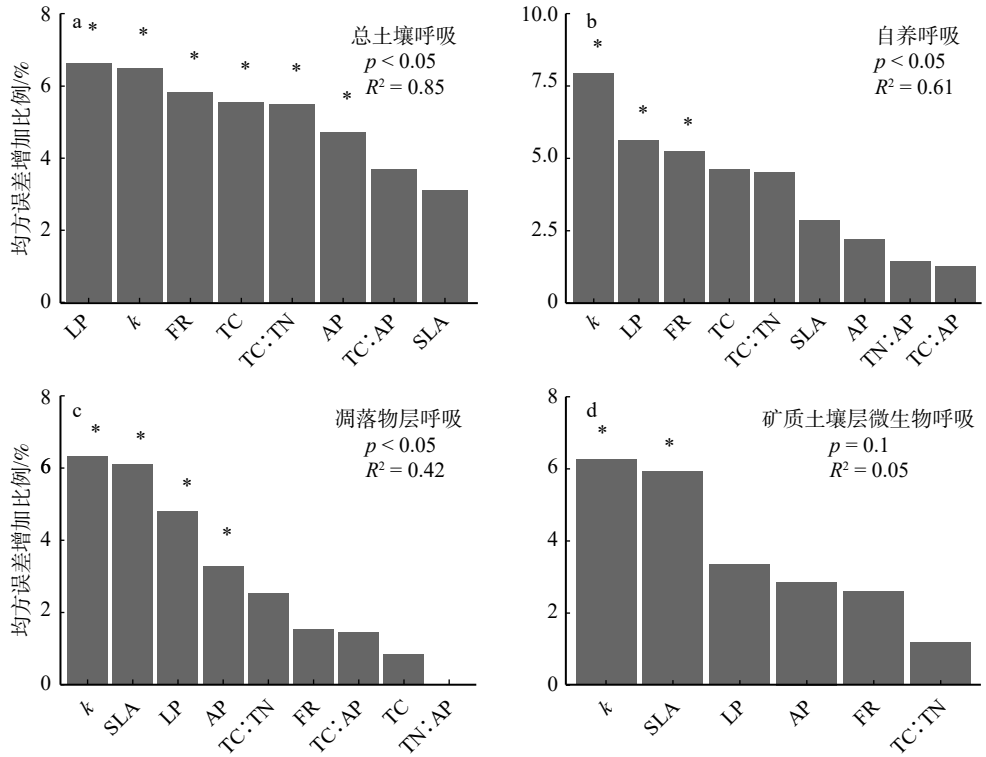
2.3 不同经营模式下微生物对土壤呼吸的影响

4 树种混交人工林样地的外生菌根真菌相对丰度和真菌细菌生物量比显著低于橡胶纯林，丛枝菌根真菌相对丰度显著低于橡胶–咖啡混交林($p < 0.05$，表 5)。土壤碳氮比的升高显著促进了真菌细菌生物量比、丛枝菌根真菌相对丰度和外生菌根真菌相对丰度的增加($p < 0.05$)。而凋落物周转率与这 3 者呈显著负相关(图 6，$p < 0.05$)。

表 4 热带橡胶林不同经营模式下树种特征

Tab. 4 Tree species characteristics under different management regimes in tropical rubber plantations

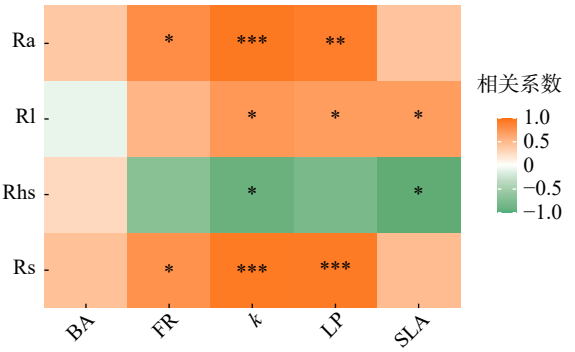
林分类型	胸径断面积/($m^2 \cdot hm^{-2}$)	细根生物量/($g \cdot m^{-2}$)	凋落物产量/($g \cdot m^{-2}$)	比叶面积/($m^2 \cdot g^{-1}$)	凋落物周转率
橡胶纯林	61.2 ± 5.3B	170.1 ± 24.3B	414.4 ± 35.9C	175.7 ± 3.1AB	0.97 ± 0.09C
橡胶–咖啡混交林	77.1 ± 7.6A	238.6 ± 77.1B	523.5 ± 16.7B	151.4 ± 2.5B	1.25 ± 0.05B
4树种混交人工林	70.1 ± 5.1AB	433.9 ± 24.6A	643.6 ± 56.6A	190.5 ± 2.0A	1.65 ± 0.05A



均方误差增加比例用于评估预测变量的重要性，值越高表示变量越重要。LP. 凋落物产量；*k*. 凋落物周转率；FR. 细根生物量；SLA. 比叶面积；TC. 全碳；TN. 全氮；AP. 有效磷。*表示 $p < 0.05$，下同。

图 2 林分特征、植物功能性状与土壤理化性质对总土壤呼吸及其组分的影响

Fig. 2 Effects of stand characteristics, plant functional traits and soil physicochemical properties on total soil respiration and its components



Rs. 总土壤呼吸; BA. 胸径断面积。**表示 $p < 0.01$, ***表示 $p < 0.001$, 下同。

图 3　生态系统碳循环指标与土壤呼吸及其组分的相关性

Fig. 3　Correlations between ecosystem carbon-cycle indicators and soil respiration and its components

2.4　土壤呼吸及其组分与环境因子的关系分析

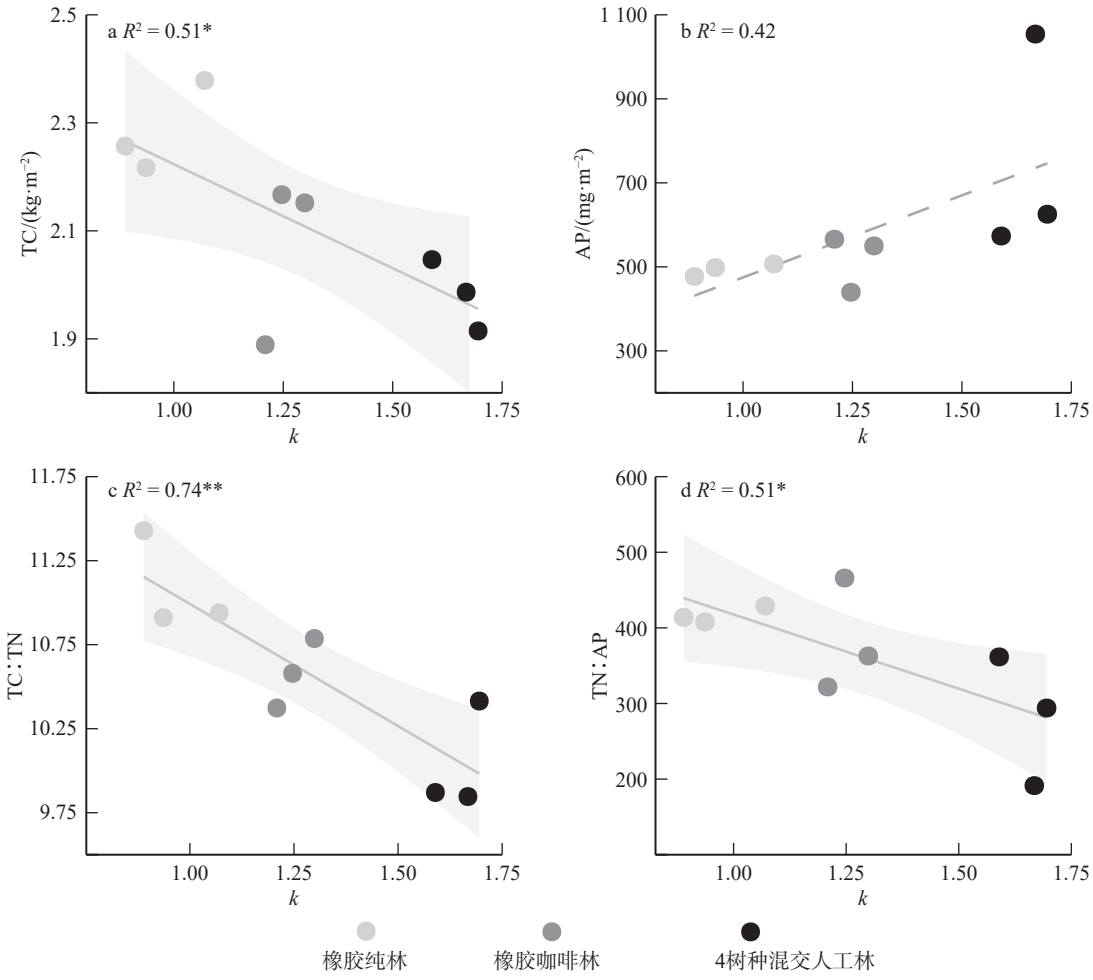
采用冗余分析方法探讨总土壤呼吸及其组分对植被生物量、土壤化学性质及微生物群落的响应关系。如图 7a 所示，第一轴对变量的总解释率为 77.95%，第二轴为 19.31%。总呼吸及其组分的影响因素存在显著差异。总土壤呼吸和自养呼吸与有效磷、凋落物产量、细根生物量和凋落物周转率的夹角较小，表明两者受这些因素的正向影响较显著。同时，总土壤呼吸和自养呼吸受全碳的负向影响。比叶面积与凋落物层呼吸的夹角较小，而与矿质土壤层微生物呼吸呈 180°，表明凋落物层呼吸受比叶面积的正向影响较大，而矿质土壤层微生物呼吸受比叶面积的负向影响较大。

图 7b 中，第一轴对变量的总解释率为 69.08%，第二轴为 18.25%。矿质土壤层微生物呼吸与真菌细菌生物量比及真菌含量的夹角较小，表明矿质土壤层微生物呼吸受真菌细菌生物量比和真菌含量的正向影响较大。而凋落物层呼吸与真菌含量、真菌细菌生物量比、丛枝菌根真菌相对丰度及外生菌根真菌相对丰度的夹角均大于 90°，表明凋落物层呼吸受这些因子的负向影响。

3　讨　　论

3.1　热带橡胶林不同经营模式对土壤呼吸的影响

本研究表明，热带季雨林土壤呼吸速率随树种



阴影部分为 95% 置信区间。

图 4　土壤化学性质随凋落物周转率的变化趋势

Fig. 4　Changing trend of soil chemical properties with turnover rate of litter

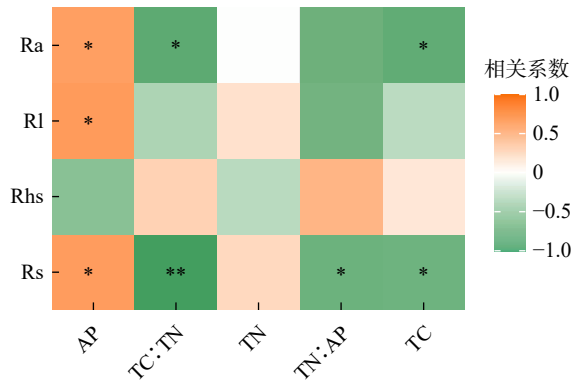


图 5 土壤理化性质与土壤呼吸及其组分的相关性

Fig. 5 Correlations between soil physicochemical properties, soil respiration and its components

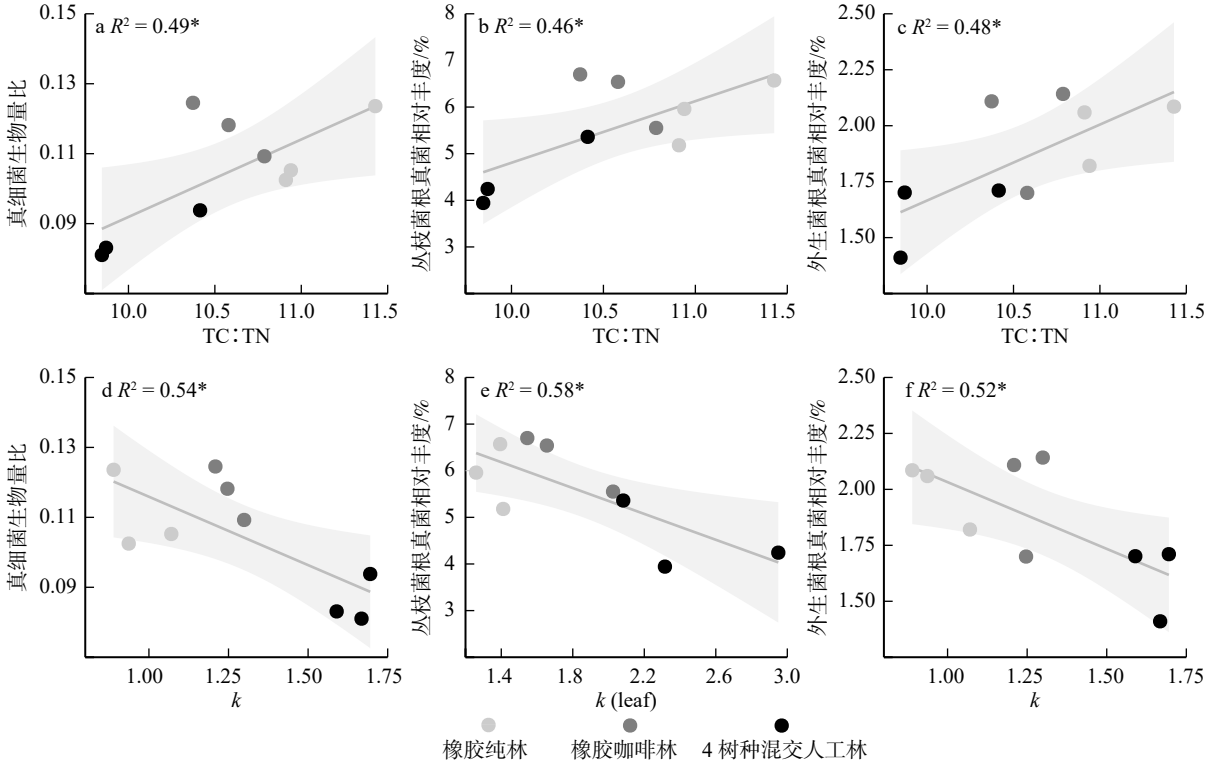
数的增加显著增强($p < 0.05$，图 1a)，这与物种组成多样性促进土壤呼吸的假设一致。在海南岛森林生态系统的研究中也得到了类似的结果[19]。这一现象可能与 4 树种混交人工林特有的三维垂直结构分层(乔木层–灌木层–草本层)及其较高的树种多样性密切相关。多物种组合通过异质性根系分泌物输入和加速凋落物分解，持续供给高活性碳源，从而提高土壤呼吸速率。本研究中，4 树种混交人工林的细根生物量、凋落物产量和凋落物周转率均显著高于橡胶纯林(表 4)，这为揭示树种多样性调控土壤碳循环的机制提供了实证依据。

随机森林模型和回归分析均表明凋落物产量、凋落物周转率及细根生物量对土壤呼吸有显著促进作用(图 2a、图 3)。植物碳输入组分(凋落物与细根生物量)通过直接正向驱动效应调控土壤呼吸动态[20–21]。凋落物添加试验[22]表明，与无凋落物土壤相比，针叶林、阔叶林及混交林土壤呼吸速率平均提升了 9.57%、15.5% 和 24.5%，这与本研究的结果一致。研究区土壤全碳含量随树种丰富度增加呈显著

表 5 各站点微生物群落组成

Tab. 5 Composition of microbial communities at each site

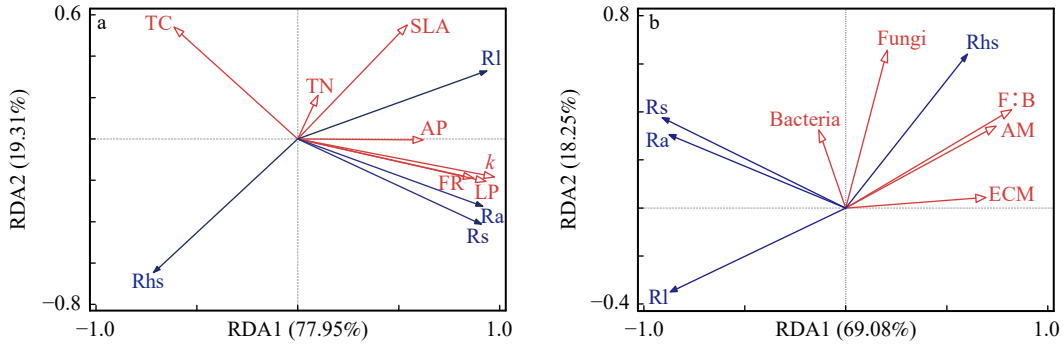
林分类型	丛枝菌根真菌相对丰度/%	外生菌根真菌相对丰度/%	细菌生物量/(ng·g^{-1})	真菌生物量/(ng·g^{-1})	真菌与细菌生物量比
橡胶纯林	5.9 ± 0.7AB	2.0 ± 0.2A	1 715.7 ± 129.5A	190.2 ± 32.3A	0.11 ± 0.01A
橡胶–咖啡混交林	6.3 ± 0.6A	2.0 ± 0.3A	2 285.5 ± 89.7A	268.4 ± 23.8A	0.12 ± 0.01A
4树种混交人工林	4.5 ± 0.8B	1.6 ± 0.2B	2 377.7 ± 707.3A	203.3 ± 54.2A	0.09 ± 0.01B



k(leaf)为叶周转率

图 6 凋落物周转率和土壤碳氮比对真菌细菌生物量比、丛枝菌根真菌相对丰度和外生菌根真菌相对丰度的影响

Fig. 6 Effects of litter turnover rates and soil carbon-nitrogen ratios on biomass ratio of fungal bacteria, relative abundance of arbuscular mycorrhizal fungi and relative abundance of ectomycorrhizal fungi



Fungi. 真菌生物量；Bacteria 细菌生物量；AM. 丛枝菌根真菌相对丰度；ECM. 外生菌根真菌相对丰度；F∶B. 真菌与细菌生物量之比。蓝色箭头代表土壤呼吸及其组分；红色箭头代表显著影响土壤呼吸及其各组分的因子。

图 7　土壤呼吸各组分与其影响因子的冗余分析

Fig. 7　Redundancy analysis of components of soil respiration and their influencing factors

下降趋势，且全碳与土壤呼吸呈显著负相关，这与区域尺度碳储量研究[23]结论一致。混交林经营模式通过增强土壤呼吸强度加速碳释放，这可能是由于高分解活性凋落物的快速矿化削弱了其碳固持潜力。温带森林凋落物分解试验[24]也表明，凋落物分解刺激微生物生长，进而促进土壤有机碳分解，产生的微生物代谢负反馈抵消了凋落物质量对碳库稳定的正向调控作用。

3.2　热带橡胶林不同经营模式对土壤呼吸各组分的影响

土壤呼吸各组分对总呼吸的贡献不同。凋落物层呼吸与根系自养呼吸虽仅占总呼吸的小部分，但在由橡胶纯林转变为 4 树种混交林后，其相对比例显著升高(图 1b)。土壤自养呼吸主要源于植物根系代谢活动，其强度与根生物量呈显著正相关。随机森林模型分析表明，细根生物量是自养呼吸的关键驱动因子，其随树种丰富度增加而增加(表 4)。这种生物量积累通过加快细根周转，提升根际碳通量，进而增强自养呼吸。树种多样性提高带来的凋落物化学异质性[25]，可通过改变微生物群落结构和养分有效性，促进细根生长，从而间接放大自养呼吸[26]。凋落物快速分解加快了营养元素的矿化速率，为细根生长提供充足的养分。树种多样性越高，不同树种的凋落物特性相互补充，进一步优化凋落物的分解过程[27]，增加细根生物量，提高自养呼吸强度。同时，相比于橡胶纯林，4 树种混交人工林的碳氮比显著降低(表 4)，氮有效性提高驱动细根增生和根系代谢活性增强，成为自养呼吸增强的核心机制[28]。外生菌根真菌相对丰度与土壤自养呼吸呈负相关(图 7b)。这一现象可能源于外生菌根真菌与宿主植物根系对土壤氮素的竞争作用。外生菌根真菌通过其发达的菌丝网络高效吸收土壤中的无机氮，降低了根系直接获取的氮素有效性，从而抑制了根系代谢活性[29]，最终导致自养呼吸速率下降。

凋落物层呼吸是土壤呼吸的关键组成部分，其通过微生物介导的矿化分解过程，将有机碳以 CO_2 形式释放至大气圈。研究发现，随纯林向更多样化混交森林的转变，凋落物层呼吸呈显著上升趋势(图 1)。以往研究[30]也得到类似结果。这一现象可能与树种功能性状，特别是比叶面积的差异密切相关(图 2)。随机森林模型解析显示，凋落物周转率与比叶面积是主导土壤碳通量变化的主要因子，较高比叶面积和较低木质素含量的树种，其凋落物通常表现出更快的分解速率[31]。这种快速分解源于凋落物初始化学组成(如较高的水溶性碳水化合物含量和较低的木质素与氮比值)与微生物群落代谢需求高度匹配[32]。土壤有效磷是影响凋落物层呼吸的关键因子，两者呈显著正相关(图 5)。有效磷可能通过影响植物氮吸收和凋落物周转进而影响凋落物层呼吸[33]。此外，凋落物层呼吸与菌根真菌相对丰度呈显著负相关(图 7b)，这可能与菌根真菌的能量获取策略密切相关。菌根真菌主要依赖宿主植物根系分泌物而非凋落物作为其能量来源，这一现象可通过“Gadgil 效应”得到合理解释：菌根真菌通过竞争根系分泌物中的碳水化合物资源，显著抑制了土壤自由生活微生物的代谢活性，从而减缓了凋落物的分解速率[34]。

矿质土壤微生物呼吸主要由土壤微生物分解有机质产生，占总土壤呼吸的 57%–70%。与橡胶纯林相比，混交林显著降低该组分(图 1b)。随机森林模型得到凋落物周转率和比叶面积是最重要的预测因子(图 2)，表明混交林可能通过凋落物的快速周转改变土壤微生物群落结构[31]，进而改变矿质土壤层微生物呼吸。此外，矿质土壤层微生物呼吸与真菌细菌生物量比呈显著正相关(图 7b)。这与不同林分类型的碳储存特征密切相关：橡胶纯林以难降解的烷基碳和芳香碳为主，这些碳组分更易被真菌群落利用[35]；而 4 树种混交人工林土壤中则富含易被细

菌快速利用的乙酸等易降解碳[35]。丛枝菌根真菌和外生菌根真菌在不同养分条件的土壤中呈现明显的生态位分化：菌根真菌通常在贫瘠土壤中占据优势，而外生菌根真菌则在肥沃土壤中更为常见[29]。

热带季雨林生态系统树种组成复杂，本研究有限的树种样本仅反映了该特定经营模式下的土壤呼吸特征。即便如此，混交林仍显著优于橡胶纯林，混交林可以促进土壤微生物的活性，加速土壤养分循环。该结论对优化森林管理、提升森林生态系统的综合价值具有重要意义。

4 结　　论

在热带季雨林生态系统中，多样性的经营模式显著提高了总土壤呼吸速率。其中，自养呼吸和凋落物层呼吸随树种多样性的增加而显著上升，这是导致总土壤呼吸升高的主要原因。然而，矿质土壤层微生物呼吸占总土壤呼吸的比例虽然较大，但未表现出显著变化。进一步分析表明，植物凋落物产量和质量的提升以及根系生物量的增加是驱动总土壤呼吸和自养呼吸变化的关键因素。凋落物层呼吸的变化主要受凋落物分解速率、植物叶片性状和微生物组分的共同影响。而矿质土壤层微生物呼吸则主要受微生物群落结构变化的影响，这种变化通过促进土壤有机质养分积累间接调控呼吸作用。本研究为理解热带地区多树种经营模式下的碳循环过程提供了数据支持，同时为优化热带地区种植模式及提升碳汇功能提供了参考。

参 考 文 献

[1] Raich J W, Potter C S, Bhagawati D B. Interannual variability in global soil respiration, 1980–1994[J]. Global Change Biology, 2002, 8(8): 800−812.

[2] Raich J W, Potter C S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils[J]. Global Biogeochemical Cycles, 1995, 9(1): 23−36.

[3] 张嘉睿, 段晓洋, 兰天翔, 等. 植物多样性对土壤有机碳及其稳定性影响的研究进展 [J]. 植物生态学报, 2024, 48(11): 1393−1405.
Zhang J R, Duan X Y, Lan T X, et al. Advances in the role of plant diversity in soil organic carbon content and stability[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2024, 48(11): 1393−1405.

[4] Liu X J, Trogisch S, He J S, et al. Tree species richness increases ecosystem carbon storage in subtropical forests[J]. Proceedings of Biological Sciences, 2018, 285: 20181240.

[5] Chen L F, Yang S P, He Z B, et al. Divergent seasonal patterns and drivers of soil respiration in alpine forests of northwestern China[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2023, 343: 109787.

[6] Kuzyakov Y. Sources of CO_2 efflux from soil and review of partitioning methods[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2006, 38(3): 425−448.

[7] Jiang Y, Li W B, Gan X L, et al. Asymmetric responses of autotrophic and heterotrophic respiration to simulated nitrogen deposition in a subalpine grassland[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 199: 105393.

[8] Phyo Z, Wu C S, Zhang Y P, et al. Comparative analysis of soil respiration dynamics and heterotrophic respiration sensitivity to warming in a subalpine coniferous forest and a subtropical evergreen broadleaf forest in southwest China[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2024, 24(3): 4522−4537.

[9] Allison S D, Vitousek P M. Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawai'i[J]. Oecologia, 2004, 141(4): 612−619.

[10] Bai X J, Zhai G Q, Yan Z F, et al. Effects of microbial groups on soil organic carbon accrual and mineralization during high- and low- quality litter decomposition[J]. Catena, 2024, 241: 108051.

[11] Wang M M H, Carrasco L R, Edwards D P. Reconciling rubber expansion with biodiversity conservation[J]. Current Biology, 2020, 30(19): 3825−3832.

[12] Li H M, Aide T M, Ma Y X, et al. Demand for rubber is causing the loss of high diversity rain forest in SW China[J]. Biodiversity and Conservation, 2007, 16(6): 1731−1745.

[13] 徐凡珍, 胡古, 沙丽清. 施肥对橡胶人工林土壤呼吸、土壤微生物生物量碳和土壤养分的影响 [J]. 山地学报, 2014, 32(2): 179−186.
Xu F Z, Hu G, Sha L Q. The effects of nitrogen and phosphorus fertilizers on soil respiration, soil microbial biomass carbon and soil nutrients of rubber plantation in Xishuangbanna, SW China[J]. Mountain Research, 2014, 32(2): 179−186.

[14] 沙丽清, 孟盈, 冯志立, 等. 西双版纳不同热带森林土壤氮矿化和硝化作用研究 [J]. 植物生态学报, 2000, 24(2): 152−156.
Sha L Q, Meng Y, Feng Z L, et al. Nitrification and net N mineralization rate of soils under different tropical forests in Xishuangbanna, southwest China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2000, 24(2): 152−156.

[15] Zhang G D, Zhou G Y, Zhou X H, et al. Effects of tree mycorrhizal type on soil respiration and carbon stock via fine root biomass and litter dynamic in tropical plantations[J] Journal of Plant Ecology, 2023, 16(1): rtac056.

[16] Bossio D A, Scow K M. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns[J]. Microbial Ecology, 1998, 35(3): 265−278.

[17] 万晓华, 黄志群, 何宗明, 等. 改变碳输入对亚热带人工林土壤微生物生物量和群落组成的影响 [J]. 生态学报, 2016, 36(12): 3582−3590.
Wan X H, Huang Z Q, He Z M, et al. Changes of above- and belowground carbon input affected soil microbial biomass and community composition in two tree species plantations in subtropical China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(12): 3582−3590.

[18] 刘强, 彭少麟. 植物凋落物生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2010.
Liu Q, Peng S L. Plant litter ecology[M]. Beijing: Science Press, 2010.

[19] 李明美, 全飞, 孙树晴, 等. 海南橡胶林和热带雨林下土壤微生物纤维素分解作用和呼吸作用研究 [J]. 热带农业科学, 2020, 40(9): 5−12.
Li M M, Quan F, Sun S Q, et al. The cellulose decomposition and the respiration of soil microorganism in rubber plantations and tropical rain forests in Hainan[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2020, 40(9): 5−12.

[20] Liu M Y, Xia H P, Fu S L, et al. Tree diversity regulates soil respiration through accelerated tree growth in a mesocosm experiment[J]. Pedobiologia, 2017, 65: 24−28.

[21] Chen C, Chen Y H, Chen X L, et al. Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration[J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 1332.

[22] Feng J Y, Wang C Y, Gao J J, et al. Changes in plant litter and root carbon inputs alter soil respiration in three different forests of a climate transitional region[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2024, 358: 110212.

[23] 徐睿, 谢江, 岩香甩, 等. 西双版纳橡胶林与其他类型林分生物量及碳储量的比较 [J]. 热带作物学报, 2021, 42(4): 1145−1153.
Xu R, Xie J, Yan X S, et al. Comparison on biomass and carbon storage of rubber plantation with other types of forest in Xishuangbanna[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(4): 1145−1153.

[24] Craig M E, Geyer K M, Beidler K V, et al. Fast-decaying plant litter enhances soil carbon in temperate forests but not through microbial physiological traits[J]. Nature Communications, 2022, 13(1): 1229.

[25] Ni X Y, Lin C F, Chen G S, et al. Decline in nutrient inputs from litterfall following forest plantation in subtropical China[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 496: 119445.

[26] Wang Q K, Yu Y Z, He T X, et al. Aboveground and belowground litter have equal contributions to soil CO_2 emission: an evidence from a 4-year measurement in a subtropical forest[J]. Plant and Soil, 2017, 421(1): 7−17.

[27] 王小平, 杨雪, 杨楠, 等. 凋落物多样性及组成对凋落物分解和土壤微生物群落的影响 [J]. 生态学报, 2019, 39(17): 6264−6272.
Wang X P, Yang X, Yang N, et al. Effects of litter diversity and composition on litter decomposition characteristics and soil microbial community[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(17): 6264−6272.

[28] Zeng J, Li X Y, Xing L H, et al. Soil nitrogen regulates root carbon secretion in the context of global change: a global meta-analysis[J]. Functional Ecology, 2024, 38(9): 2067−2080.

[29] Jörgensen K, Clemmensen K E, Wallander H, et al. Ectomycorrhizal fungi are more sensitive to high soil nitrogen levels in forests exposed to nitrogen deposition[J]. New Phytologist, 2024, 242(4): 1725−1738.

[30] 杨美琴. 武夷桦与杉木混交林土壤呼吸对混交比例的响应 [J]. 林业科技通讯, 2024(2): 71−74.
Yang M Q. Response of soil respiration to mixed proportion in the mixed forest of *Betula wuyiensis* and *Cunninghamia lanceolata*[J]. Forest Science and Technology, 2024(2): 71−74.

[31] Liao C, Long C Y, Zhang Q, et al. Stronger effect of litter quality than micro−organisms on leaf and root litter C and N loss at different decomposition stages following a subtropical land use change[J]. Functional Ecology, 2022, 36(4): 896−907.

[32] Bourget M Y, Fanin N, Fromin N, et al. Plant litter chemistry drives long-lasting changes in the catabolic capacities of soil microbial communities[J]. Functional Ecology, 2023, 37(7): 2014−2028.

[33] Shi J Y, Gong J R, Taoge T B, et al. Short-term phosphorus addition increases soil respiration by promoting gross ecosystem production and litter decomposition in a typical temperate grassland in northern China[J]. Catena, 2021, 197: 104952.

[34] 钱雨奇, 彭晓茜, 曾文静, 等. 菌根真菌对土壤呼吸以及凋落物分解的影响 [J]. 微生物学通报, 2013, 40(12): 2306−2318.
Qian Y Q, Peng X Q, Zeng W J, et al. The effect of mycorrhizal fungi on soil respiration and litter decomposition[J]. Microbiology China, 2013, 40(12): 2306−2318.

[35] Wang C Q, Kuzyakov Y. Mechanisms and implications of bacterial−fungal competition for soil resources[J]. The ISME Journal, 2024, 18(1): wrae073.

（责任编辑　孟　瑶　李　契
责任编委　孙向阳）