

文章编号: 1008 - 2786 - (2019)1 - 021 - 09

DOI: 10.16089/j.cnki.1008-2786.000395

# 不同苔藓斑块对亚高山针叶林土壤呼吸和有机碳累积的影响

张 军<sup>1,2</sup>, 刘 婷<sup>3</sup>, 李安迪<sup>1,2</sup>, 孙守琴<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041;  
2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 四川师范大学 生命科学学院, 成都 610101)

**摘 要:** 苔藓植物作为森林生态系统最常见的地被植物之一,对生态过程起着重要调控作用。为探明不同苔藓植物对亚高山生态系统碳循环过程的影响,本文以封闭式动态气室法,对川西贡嘎山东坡峨眉冷杉生态系统赤茎藓 (*Pleuroziu schreberi*) 和星塔藓 (*Hylocomiastrum pyrenaicum*) 两种苔藓斑块土壤以及裸地斑块土壤 CO<sub>2</sub> 排放速率进行了定位观测,同时探讨了不同苔藓斑块对土壤有机碳累积的影响及潜在途径。结果显示:(1) 苔藓植物显著改变了亚高山针叶林土壤 CO<sub>2</sub> 排放速率及其季节变化特征,但不同苔藓植物的影响程度具有差异:赤茎藓和星塔藓作用下土壤 CO<sub>2</sub> 排放速率分别增加了 28.5% 和 46.8%,星塔藓与赤茎藓相比其对土壤 CO<sub>2</sub> 排放的促进作用更显著;(2) 苔藓斑块对土壤有机碳(SOC)和溶解性有机碳(DOC)的影响具有物种特异性,两种苔藓中,赤茎藓能够显著促进 SOC 和 DOC 累积,但星塔藓的影响不显著。该结果反映了亚高山生态系统不同苔藓物种在促进生态系统碳循环方面的生态功能的差异,由此,在开展亚高山生态系统碳循环以及土壤有机碳储量研究时,应充分考虑苔藓物种对土壤碳过程/碳平衡的作用机制和生态功能差别。

**关键词:** 贡嘎山;苔藓斑块;土壤呼吸;土壤有机碳

**中图分类号:** X173

**文献标志码:** A

土壤呼吸是陆地生态系统碳循环与碳平衡的重要过程<sup>[1]</sup>。森林生态系统作为陆地生态系统的主体<sup>[2]</sup>,其土壤呼吸在陆地生态系统土壤呼吸中占据重要地位,森林土壤呼吸的动态变化将对全球碳平衡产生深远的影响<sup>[3]</sup>。

影响森林土壤呼吸的两个重要因素是土壤温度和湿度。其中土壤温度主要通过影响植物根呼吸<sup>[4]</sup>和微生物呼吸<sup>[5]</sup>而对土壤呼吸造成影响;土壤湿度则主要通过影响底物和氧气的扩散等实现对土壤呼吸的影响。除此之外,土壤有机碳(SOC)含量、

pH 等,均能显著影响微生物的生长和增殖,继而影响土壤呼吸<sup>[6]</sup>。特别是,近年的部分研究表明,地表植物能通过影响地表覆盖和土壤特性,进而影响森林土壤碳的累积和矿化<sup>[6]</sup>。

苔藓植物是亚高山森林生态系统地表植物的重要组成部分,对这些生态系统结构和功能具有重要的调节作用。一些研究表明,苔藓植物的存在会显著增加土壤 CO<sub>2</sub> 排放速率<sup>[7-8]</sup>。例如,新泽西松林苔藓斑块地表 CO<sub>2</sub> 排放速率约为裸地的 1.6 到 6.0 倍<sup>[8]</sup>,南极半岛苔藓(三洋藓)斑块地表 CO<sub>2</sub> 排放速

收稿日期(Received date): 2018 - 07 - 30; 改回日期(Accepted date): 2019 - 01 - 09

基金项目(Foundation item): 国家自然科学基金(41473078;41273096)。[National Natural Science Foundation of China (41473078;41273096)]

作者简介(Biography): 张军(1994 -), 男, 硕士研究生, 山东临沂, 从事高山植物对气候变化响应的研究。[ZHANG Jun (1994 -), male, M. Sc. candidate, born in LinYi, Shandong Province, engaged in alpine plants response to climate change research] E-mail: zhangjun171@mails.ucas.ac.cn

\* 通讯作者(Corresponding author): 孙守琴, 女, 博士, 副研究员, 从事高山生态系统对气候变化的响应研究。[SUN Shouqin, Female, Ph. D., associate professor, engaged in alpine ecosystem response to climate change research] E-mail: shouqinsun@imde.ac.cn

率约为裸地的 3.2 倍<sup>[9]</sup>。在亚高山生态系统, Sun 等<sup>[10]</sup>发现, 地表苔藓植物的存在将使得地表和土壤 CO<sub>2</sub> 排放速率分别增加 44.4% 和 39.3%。但这些研究多将苔藓群落作为一个整体研究, 对不同苔藓物种对土壤呼吸的作用差异鲜有涉及。然而, 事实上生态系统中地表苔藓植物通常由不同物种组成且多以斑块的形式存在<sup>[11-12]</sup>, 特别是在气候变化背景下, 由于不同苔藓物种对气候因子的响应差异, 地表苔藓植物在物种组成等方面会不断发生变化<sup>[10]</sup>, 势必会导致生态系统碳循环过程及其对气候变化的响应格局的改变。因此, 研究不同苔藓植物对高山生态系统土壤呼吸及 SOC 组成和性质的影响对于预测碳循环的未来变化等具有重要意义。

本研究以川西贡嘎山亚高山生态系统暗针叶林为对象, 分析不同苔藓斑块作用下土壤 CO<sub>2</sub> 排放及 SOC 组成特征的变化, 探讨苔藓植物对亚高山生态系统土壤碳循环关键过程的影响, 以期加深对亚高山生态系统碳循环的理解, 同时为亚高山生态系统碳循环模型的改进等提供理论和数据支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于四川省甘孜州贡嘎山(29°20′~30°20′N, 101°30′~102°15′E)。贡嘎山是青藏高原东南边缘的横断山系中的最高峰, 其主峰海拔 7556 m, 也是川西代表性高山生态系统。该区域属于亚热带季风气候区, 多年平均气温 4.8℃, 年平均降水量 1861 mm。土壤为山地暗棕壤, 含沙量高、渗透性强。该区域具有明显的植被垂直分布。

本研究在位于海拔 3000 m 左右的峨眉冷杉(*Abies fabri*)暗针叶林开展。林下植被主要有: 杜鹃(*Rhododendron sp.*)、糙皮桦(*Betula utilis*)、心叶茱萸(*Viburnum cordifolium*)等。由于未受人为活动的干扰, 地表苔藓发育较好, 平均盖度约 70%, 优势物种有赤茎藓(*Pleurozius schreberi*)、星塔藓(*Hylocomiastrum pyrenaicum*)、毛灯藓(*Rhizomnium tuomikoskii*)和锦丝藓(*Actinotuidium hookeri*)等, 盖度依次约为 14.9%、14.8%、7.2%、5.8%<sup>[11]</sup>。

### 1.2 实验设计和 CO<sub>2</sub> 通量测定

实验采用随机区组设计, 于 2016 年 5 月在暗针叶林内分别选择坡度较小、生境一致的林下空地设

置 200 m × 200 m 样地, 然后样地内随机设置 3 个 50 m × 50 m 的二级样地并在样方内随机选择裸地、赤茎藓和星塔藓斑块小样方各 10 个。随机选择裸地及赤茎藓和星塔藓斑块各 2 个, 用于 CO<sub>2</sub> 通量测定, 另外 8 个小样方做好标记, 用于土壤样品采集。

在 CO<sub>2</sub> 通量测定小样方内分别安装 1 个内径为 20 cm、高为 10 cm 的 PVC 圈, PVC 圈安装后露出地面的高度约为 2~3 cm。然后用 Li-8100A(土壤碳通量自动测量系统)(Li-COR Inc., Lincoln, NE, USA)于 5—11 月分别测定不同苔藓覆盖及裸地的地表 CO<sub>2</sub> 释放速率, 即地表 CO<sub>2</sub> 总排放速率( $R_{\text{floor}}$ )。

由于上述地表 CO<sub>2</sub> 释放总通量( $R_{\text{floor}}$ )为土壤净呼吸( $R_{\text{soil}}$ )与苔藓植物呼吸( $R_{\text{bryophyte}}$ )的总和(即,  $R_{\text{floor}} = R_{\text{soil}} + R_{\text{bryophyte}}$ ), 为了从地表 CO<sub>2</sub> 释放总通量中剔除苔藓植物的呼吸作用, 以获得土壤呼吸的真实值, 本研究中拟对苔藓植物的呼吸作用进行单独测定。为此, 对于赤茎藓和星塔藓小样方, 在上述  $R_{\text{floor}}$  测定完成后, 小心将 PVC 环内的苔藓垫层完整取出, 在样方内铺设一层厚塑料膜, 然后将之前取出的苔藓垫层完整放回原来位置, 最后用 Li-8100A 再次测定 CO<sub>2</sub> 释放量。由于去除了土壤的作用, 所以该测定值反映的是苔藓植物本身的呼吸速率( $R_{\text{bryophyte}}$ )。

据此, 苔藓斑块下方土壤净呼吸( $R_{\text{soil}}$ )的计算方法为:

$$R_{\text{soil}} = R_{\text{floor}} - R_{\text{bryophyte}} \quad (1)$$

对于裸地斑块, 其土壤净呼吸速率( $R_{\text{soil}}$ )与地表中呼吸速率( $R_{\text{floor}}$ )相同, 即:

$$R_{\text{soil}} = R_{\text{floor}} \quad (2)$$

每次测定结束后取出苔藓层下方的塑料膜, 以避免 PVC 圈内积水。由于苔藓植物具有特殊的形态和生理特征(即, 无真正的根和维管束组织, 从大气和降水而不从土壤吸收养分和水分), 因此苔藓垫层移植(如, 本研究中在苔藓垫层下方铺设塑料薄膜)过程不会对苔藓植物的生长和正常生理活动造成影响<sup>[8]</sup>。

同一样地中地表 CO<sub>2</sub> 总释放速率( $R_{\text{floor}}$ )与苔藓植物呼吸( $R_{\text{bryophyte}}$ )在同一天进行测定, 测定频率为每两周一次, 每次测定时间为 10:00—15:00, 其中地表 CO<sub>2</sub> 释放通量的第一次测定时间距离其

PVC 圈布设时间大于 48 h。表层(0~5 cm)土壤温度和湿度用 Li-8100A 自带的探针同步测定。考虑到每次完成整个测定过程的时间比较长,我们将每个二级样地内的 6 个 CO<sub>2</sub> 通量测定样方分成了两组(3 个二级样地共 6 组),每一组均包含裸地、赤茎藓、星塔藓各 1 个,然后逐组测定,从而保证每一组的 3 个不同样方能够在同一时间内(20 min 内)全部测完,以消除测定过程中气温、土温等环境因素的日变化特征对不同斑块测定结果的影响。

### 1.3 土壤样品采集及分析测定

于 2017 年 6 月从上述样地中的裸地、赤茎藓和星塔藓斑块分别分层采集 0~5 cm 及 5~15 cm 矿质层土壤,然后将每个二级样地内同一斑块类型的 8 个土壤分层混合,形成一个土壤样品。土壤样品保持 4℃ 带回实验室,过 2 mm 筛后分成两份:一份自然风干,用于总有机碳、总氮(TN)、pH 等指标的测定;另一份 4℃ 的冰箱保存,用于微生物量碳(MBC)、微生物量氮(MBN)的测定。

SOC 和 TN 采用 Elementar Vario TOC select 测定,土壤溶解性有机碳(DOC)采用 Elementar Vario MACRO cube 测定,土壤 pH 采用玻璃电极法测定(水土比 1:2.5),MBC 和 MBN 用氯仿熏蒸法测定<sup>[13]</sup>。

### 1.4 数据分析

用单因素重复度量方差分析(Repeated measurement-ANOVA)分析不同苔藓斑块对土壤 CO<sub>2</sub> 排放通量和土壤温湿度的影响。用单因素方差分析不同苔藓斑块对土壤 SOC、TN、DOC 等性质的影响。用 Tukey 检验比较处理之间的差异。

地表( $R_{\text{floor}}$ )、土壤( $R_{\text{soil}}$ )及苔藓植物呼吸( $R_{\text{bryophyte}}$ )与土壤温度( $R_{\text{soil}}$ ,℃)之间的关系采用下面的指数模型<sup>[14]</sup>模拟:

$$R = ae^{bT_{\text{soil}}} \quad (3)$$

式中, $R$  为地表( $R_{\text{floor}}$ )、土壤( $R_{\text{soil}}$ )或苔藓植物呼吸( $R_{\text{bryophyte}}$ )的总称; $a$ 、 $b$  为模型参数, $R_{\text{soil}}$  为土壤表层 5 cm 的温度。

地表( $R_{\text{floor}}$ )、土壤呼吸( $R_{\text{soil}}$ )及苔藓植物呼吸( $R_{\text{bryophyte}}$ )与土壤含水量( $W$ ,%)之间的关系利用下面的二次函数模型<sup>[15]</sup>模拟:

$$R = \alpha W^2 + bW + c \quad (4)$$

式中, $R$  为地表( $R_{\text{floor}}$ )、土壤( $R_{\text{soil}}$ )或苔藓植物

呼吸( $R_{\text{bryophyte}}$ )的总称; $a$ 、 $b$ 、 $c$  为模型参数, $W$  为土壤表层 5 cm 的含水量。

所有数据分析由 SPSS 19.0 (SPSS Inc, Chicago, Illinois, USA) 完成,图表绘制由 Sigmaplot 12.5 (Systat Software Inc, San Jose, CA, USA) 完成。

## 2 结果分析

### 2.1 土壤温度和土壤含水量

观测期内土壤温度的变幅为 5.25℃~13.31℃ (图 1a),土壤湿度变幅为 34.15%~49.78% (图 1b);其中最低温度出现在 11 月底,最高温度出现在 8 月底。苔藓斑块对土壤温度和湿度均无显著影响。

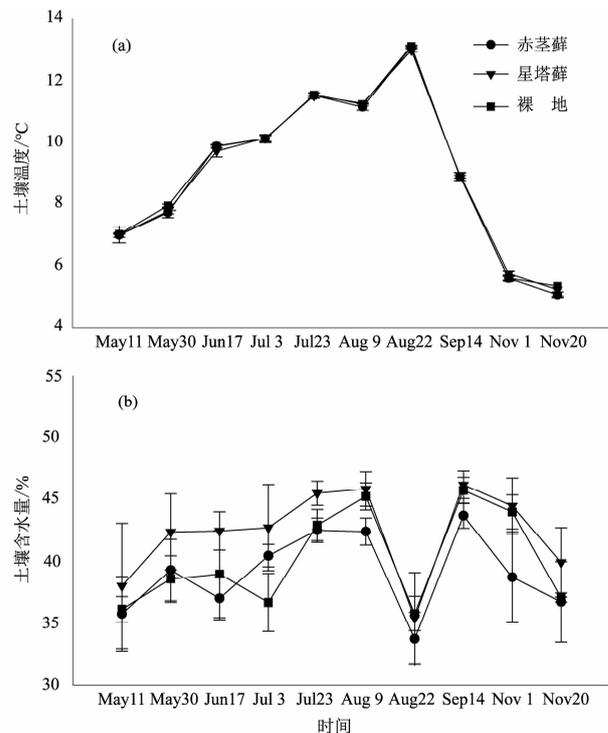


图 1 苔藓对土壤温度(a)和湿度(b)的影响

Fig. 1 Seasonal variation of soil temperature

(a) and soil moisture (b)

### 2.2 苔藓斑块对土壤呼吸的影响

5—11 月亚高山针叶林裸地、赤茎藓和星塔藓斑块地表总呼吸分别介于 0.45~2.48、1.34~3.43 和 1.66~4.29  $\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 。与苔藓斑块相比,裸地地表呼吸速率随季节变化存在双峰现象,峰值分别出现在 6 月中旬和 8 月中旬,且整个测定期内具有较大的波动。但总体上,赤茎藓和星塔藓斑

块地表总呼吸速率 ( $R_{\text{floor}}$ ) 显著高于裸地 ( $P < 0.01$ ), 分别为裸地的 1.7 和 1.9 倍; 星塔藓对地表  $\text{CO}_2$  排放速率的影响程度大于赤茎藓。

上述地表总呼吸 ( $R_{\text{floor}}$ ) 中, 赤茎藓和星塔藓自身平均呼吸速率 ( $R_{\text{bryophyte}}$ ) 分别为 0.64 和  $0.68 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ , 分别占地表中呼吸速率的 25.4% 和 23.4%。总体上, 苔藓自身呼吸速率在 7 月份略高, 8 月份略低于 7 月但与其他月份相当, 整个测定期间苔藓自身呼吸速率变化不明显。去除苔藓呼吸的影响后, 5—11 月赤茎藓和星塔藓斑块土壤净呼吸速率 ( $R_{\text{soil}}$ ) 分别为 1.00 ~ 2.81 和 1.20 ~  $3.66 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ ; 与裸地相比, 赤茎藓和星塔藓斑块下土壤净呼吸速率分别增加了 28.5% 和 46.8%。然而, 随着季节的变化, 裸地与苔藓斑块相比其土壤净呼吸速率 ( $R_{\text{bsoil}}$ ) 表现出了更大的波动幅度 (图 2)。

三种斑块地表总呼吸速率、苔藓呼吸速率及土壤净呼吸速率与土壤水分含量无明显相关关系, 但与土壤温度均具有显著的指数相关关系 ( $P < 0.05$ ) (表 1)。赤茎藓和星塔藓斑块土壤净呼吸  $Q_{10}$  值均为 2.94, 明显低于裸地条件下土壤净呼吸  $Q_{10}$  值 3.52。

### 2.3 苔藓斑块对土壤有机碳的影响

无论是 0 ~ 5 cm 还是 5 ~ 15 cm 土层, 不同斑块作用下土壤 pH 无显著差异, 而且不同土层之间, 土壤 pH 也无显著差异, 其变化范围为 4.53 ~ 5.19 (图 5)。

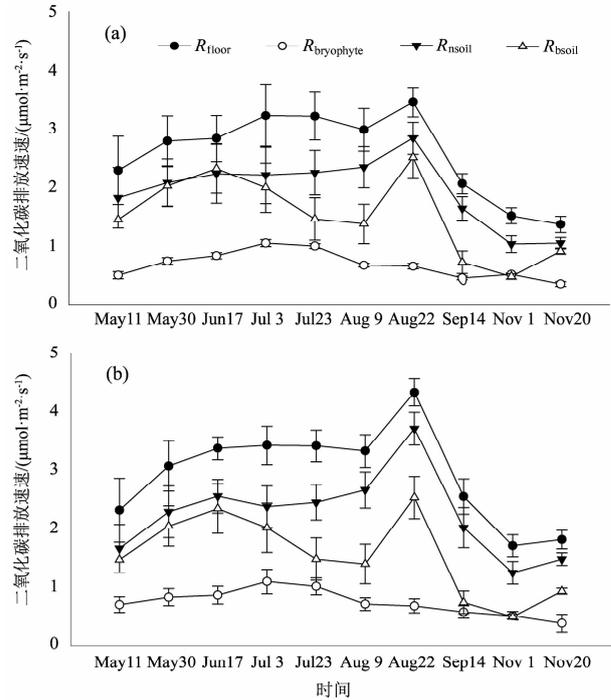


图 2 苔藓对土壤呼吸的影响 (平均值 ± 标准误) a) 赤茎藓; b) 星塔藓;  $R_{\text{floor}}$ , 地表总呼吸速率, 为苔藓和土壤呼吸的总和;  $R_{\text{bryophyte}}$ , 苔藓呼吸速率;  $R_{\text{soil}}$ , 苔藓斑块下方土壤净呼吸速率;  $R_{\text{bsoil}}$ , 裸露土壤呼吸速率

Fig.2 The effects of bryophyte on soil respiration. a) *Pleurozium schreberi*; b) *Hylocomiastrum pyrenaicum*;  $R_{\text{floor}}$ ,  $\text{CO}_2$  efflux from the floor (bryophyte + soil);  $R_{\text{bryophyte}}$ ,  $\text{CO}_2$  efflux from the bryophyte respiration;  $R_{\text{soil}}$ ,  $\text{CO}_2$  efflux from soil under bryophyte layer;  $R_{\text{bsoil}}$ ,  $\text{CO}_2$  efflux from bare ground

苔藓植物的存在使得土壤 SOC、TN 和 DOC 含量发生了明显变化, 但不同苔藓物种对土壤 SOC 的影响程度具有明显差异 (图 3)。本研究涉及的三种

表 1 土壤呼吸和土壤温度的拟合模型

Tab.1 Regression models of soil respiration against soil temperature

斑块地表类型	呼吸	等式	F	R <sup>2</sup>	P	RMSE	Q <sub>10</sub>
赤茎藓	地表总呼吸 ( $R_{\text{floor}}$ )	$R_{\text{floor}} = 0.87e^{0.11T_{\text{soil}}}$	31.50	0.80	<0.05	0.034	2.61
	苔藓呼吸 ( $R_{\text{bryophyte}}$ )	$R_{\text{bryophyte}} = 0.26e^{0.107T_{\text{soil}}}$	6.39	0.44	<0.05	0.076	2.46
	土壤净呼吸 ( $R_{\text{soil}}$ )	$R_{\text{soil}} = 0.62e^{0.12T_{\text{soil}}}$	33.93	0.81	<0.05	0.031	2.94
星塔藓	地表总呼吸 ( $R_{\text{floor}}$ )	$R_{\text{floor}} = 0.99e^{0.11T_{\text{soil}}}$	52.43	0.87	<0.05	0.026	2.61
	苔藓呼吸 ( $R_{\text{bryophyte}}$ )	$R_{\text{bryophyte}} = 0.30e^{0.197T_{\text{soil}}}$	5.304	0.40	=0.05	0.081	2.25
	土壤净呼吸 ( $R_{\text{soil}}$ )	$R_{\text{soil}} = 0.71e^{0.12T_{\text{soil}}}$	51.50	0.93	<0.05	0.010	2.94
裸地	土壤呼吸 ( $R_{\text{bsoil}}$ )	$R_{\text{bsoil}} = 0.36e^{0.14T_{\text{soil}}}$	5.84	0.42	<0.05	0.075	3.52

地表斑块中,裸地斑块0~5 cm表层土壤SOC和TN含量分别为92.6 g·kg<sup>-1</sup>和6.1 g·kg<sup>-1</sup>。与之相比,赤茎藓斑块土壤SOC(242.6 g·kg<sup>-1</sup>)和TN(4.3 g·kg<sup>-1</sup>)含量明显较高( $P < 0.05$ ),但星塔藓斑块SOC(70.4 g·kg<sup>-1</sup>)和TN(4.3 g·kg<sup>-1</sup>)含量无显著差异。随着土层厚度增加,赤茎藓对土壤SOC和TN的累积效应减弱,三种斑块5~15 cm土层SOC和TN含量差异减小。

与SOC相似,在0~5 cm土层,赤茎藓斑块土壤DOC含量(1.4 g·kg<sup>-1</sup>)显著高于裸地(0.5 g·kg<sup>-1</sup>)和星塔藓斑块土壤(0.6 g·kg<sup>-1</sup>)( $P < 0.05$ );在5~15 cm土层中,土壤DOC浓度无显著差异(图3)。

在0~5 cm表层土壤,裸地斑块MBC含量最

低,但MBN含量较高,分别为290.7 mg·kg<sup>-1</sup>和44.5 mg·kg<sup>-1</sup>,星塔藓斑块MBN含量最低,但MBC含量较高,(MBC: 554.9 mg·kg<sup>-1</sup>、MBN: 24.8 mg·kg<sup>-1</sup>),赤茎藓斑块土壤MBC和MBN含量最高,达到1085 mg·kg<sup>-1</sup>、83.4 mg·kg<sup>-1</sup>。但无论是哪种斑块,5~15 cm土层与0~5 cm土层相比其MBC和MBN含量均显著较低,且不同斑块之间的差异减小(图4)。

### 3 讨论

#### 3.1 亚高山针叶林地表和土壤呼吸及苔藓的影响

本研究中,亚高山针叶林地表CO<sub>2</sub>排放速率为0.45~2.48 μmol·(m<sup>2</sup>·s)<sup>-1</sup>,与北方黑松林及针

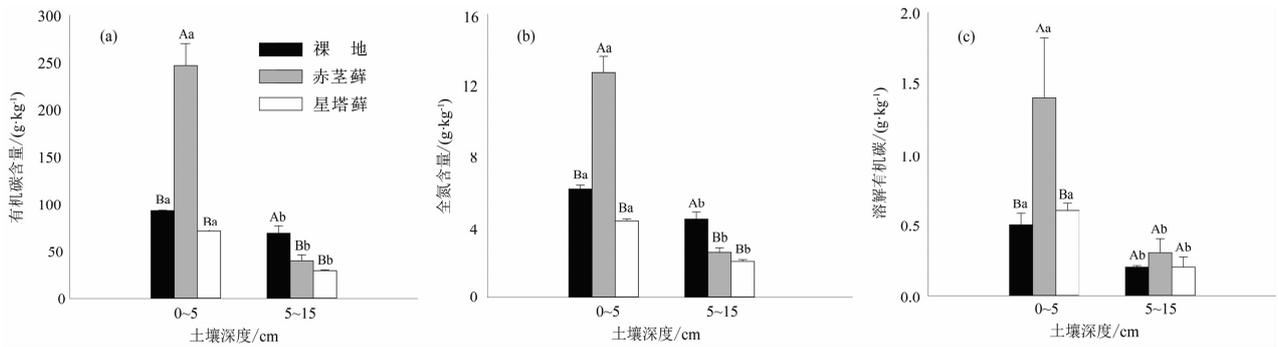


图3 苔藓对土壤碳氮的影响:(a)土壤有机碳(SOC);(b)全氮(TN);(c)溶解性有机碳(DOC)不同大写字母表示同一土层内不同类型土壤间差异显著,不同小写字母表示同一类型土壤不同土层间差异显著( $P < 0.05$ )

Fig. 3 Effect of bryophytes on soil carbon and nitrogen (a) soil organic carbon (SOC); (b) total nitrogen (TN); (c) dissolved organic carbon (DOC). Different capital letters indicate significant difference between treatments (moss species), and lowercase letters indicate significant difference between soil layers ( $P < 0.05$ )

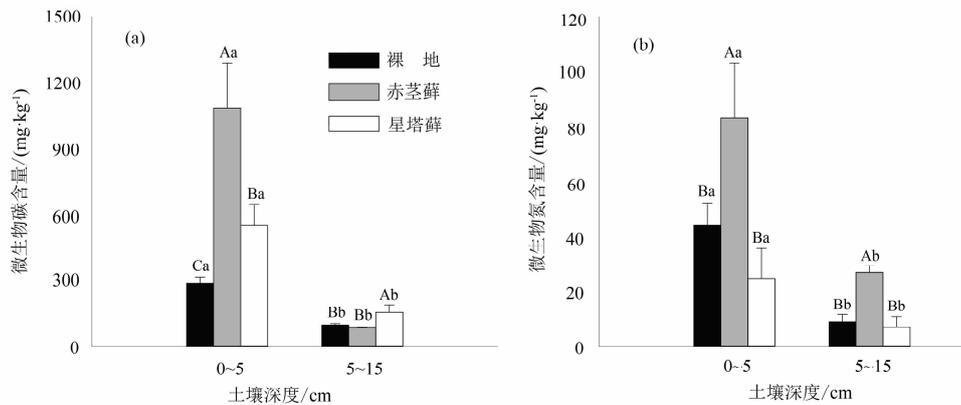


图4 苔藓对土壤微生物的影响:(a)土壤微生物碳(MBC);(b)微生物氮(MBN)(图表说明与图3相同)

Fig. 4 Effects of bryophytes on soil microorganism: (a) microbial biomass carbon (MBC); (b) microbial biomass nitrogen (MBN); (Legends are the same as in Fig. 3.)

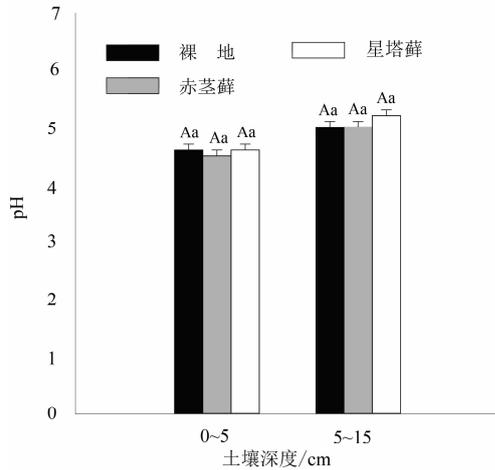


图5 苔藓对土壤 pH 的影响(图表说明与图3相同)

Fig. 5 The effects of bryophytes on soil pH:

(Legends are the same as in Fig. 3.)

阔混交林的观测结果相似<sup>[16-17]</sup>。整体上,苔藓自身呼吸速率在7月份略高,推测该时段可能是亚高山针叶林苔藓生理活动的旺盛期。苔藓植物的存在显著增加了地表和土壤呼吸速率,这和 Sun 等<sup>[10]</sup>、Botting 等<sup>[18]</sup>和 Cannone 等<sup>[9]</sup>的研究结果一致。此外,与苔藓斑块相比,裸地斑块地表呼吸速率随季节变化存在双峰现象(6月中旬和8月中旬)且整个测定期内具有较大的波动。对比土壤温湿度数据,我们发现这两个阶段土壤温度都有较大幅度的上升;然而,与苔藓斑块相比,裸地土壤水分具有较大的波动(图1)且变化趋势与裸地土壤呼吸的变化趋势相吻合。因此我们认为土壤湿度的变化差异可能是不同斑块土壤呼吸呈现出不同季节变化特征的潜在原因。该结果证明了苔藓植物作为地表覆被对土壤碳过程的缓冲作用,说明苔藓的存在改变了土壤呼吸速率的季节变化特征<sup>[10]</sup>。

土壤温度和湿度被认为是影响土壤 CO<sub>2</sub> 排放的两个重要因素。Kappen 等<sup>[19]</sup>研究表明,随着土壤温度的升高和水分的增多,土壤呼吸作用逐渐加强。裸地呼吸的 Q<sub>10</sub> 较高,说明裸地土壤呼吸对温度的变化更加敏感;而苔藓斑块由于苔藓层的阻隔和缓冲作用,土壤有机碳矿化受温度的影响程度相对较小。苔藓植物作为土壤与空气之间的绝热层,往往会使得土壤温度和土壤水分含量改变。Beringer<sup>[20]</sup>发现,苔藓层能使北极地区土壤夏季降低 6.9℃,冬季增温 2.3℃。Pannowitz<sup>[21]</sup>和 Orwin<sup>[22]</sup>也分别发现,苔藓层能使南极洲沿海土壤和高维

度泥炭地土壤温度增高。此外 Cannone<sup>[9]</sup>和 Kappen<sup>[19]</sup>报道苔藓能够增加土壤含水量,从而导致土壤呼吸作用加强。

本研究中,苔藓和裸地斑块土壤温度和湿度均无显著差异,其原因可能是,本研究涉及的暗针叶林郁闭度极高,透光率几乎为零,太阳辐射很难到达地面,故苔藓的遮阴和保热功能发挥不了显著的作用;同时由于该区降水量和频率都很大,导致苔藓植物对土壤含水量的调节作用很有限。另一方面,本研究未观测到土壤呼吸和土壤水分含量间的明显关系。这些结果说明苔藓斑块间的差异不是由于土壤温度间的差异导致的。

苔藓斑块下土壤较高的呼吸速率,一方面可能是源于地表苔藓植物对地表凋落物分解的促进作用,因此这一过程能够使得进入土壤 SOC 及活性有机碳含量(如本研究中的 DOC)增加<sup>[23]</sup>,从而导致 CO<sub>2</sub> 排放速率增加<sup>[24-25]</sup>。另一方面,与裸地相比,苔藓特别是赤茎藓作用下土壤具有更大的微生物量,因此微生物量和活性的增加可能是导致土壤异养呼吸增加的另一个重要原因。因此,对于同一斑块类型下土壤呼吸速率和土壤温度具有显著的指数关系,仅说明土壤温度是解释不同地表覆被下地表和土壤 CO<sub>2</sub> 排放速率季节动态的重要因素。

本研究中,赤茎藓斑块土壤 MBC、MBN、SOC、TN 和 DOC 高于星塔藓,但其土壤呼吸变化特征和量级与星塔藓斑块相似甚至略高于星塔藓,这可能是两种苔藓植物凋落物及淋溶物的化学性质和质量的差异引起的土壤有机碳质量或化学组成的差异导致的。赤茎藓的茎较为粗壮、叶片硬且厚,而星塔藓茎细如铁丝、叶片软且薄,因此星塔藓凋落物较易分解。根据 Laganier<sup>[7]</sup>等的研究,土壤呼吸受易分解碳含量影响较大,土壤 CO<sub>2</sub> 排放速率并不完全由 SOC 含量决定。另一方面,不同种属苔藓的化学成分有一定的差异,这一差异将导致其分解速率的改变,同时造成土壤中微生物量和群落结构的不同,继而影响土壤呼吸<sup>[26][27]</sup>。

### 3.2 苔藓对土壤有机碳的影响

赤茎藓作用下表层土壤 SOC 含量显著增加,这与 Coxson 等<sup>[28]</sup>、Wilson 等<sup>[29]</sup>、Woodin 等<sup>[30]</sup>及 Sun 等<sup>[10]</sup>的研究结果一致。这是因为:一方面苔藓本身能通过雨水的淋溶作用向土壤进行碳输入<sup>[9][31]</sup>;同时苔藓的存在还能促进凋落物的分解,从而促进向

土壤的碳输入<sup>[32]</sup>。但意外的是,星塔藓斑块土壤 SOC 含量与裸地相比无显著差异,其原因可能是:(1)不同苔藓植物凋落物分解速率具有差异<sup>[22]</sup>,星塔藓与赤茎藓相比其凋落物分解速率较低;(2)星塔藓与赤茎藓相比其对维管植物凋落物分解速率的促进作用较小,使得土壤有机碳输入速率下降;(3)不同苔藓植物作用下土壤微生物群落结构有差异,星塔藓斑块与赤茎藓斑块相比其土壤中一些代谢速率快的微生物含量可能更高<sup>[33]</sup>,从而加快了土壤碳库向大气碳库的转化,导致土壤中 SOC 累积量相对较低。

## 4 结论

综上所述,本研究得出的结论如下:(1)亚高山生态系统苔藓植物对土壤 CO<sub>2</sub> 排放速率和 SOC 累积的影响取决于苔藓斑块的类型;(2)赤茎藓和星塔藓均能增加土壤 CO<sub>2</sub> 排放速率并改变其季节变化趋势,但相比而言星塔藓的作用更显著。赤茎藓能够显著促进土壤 SOC 和 DOC 的累积,但星塔藓的影响不显著;(3)两种苔藓斑块对 CO<sub>2</sub> 和 SOC 及 DOC 的影响差异反映了两种苔藓对亚高山生态系统土壤碳过程/碳平衡的不同作用机制,同时反映了亚高山生态系统不同苔藓物种生态功能的差别。由此可以预测,气候变化背景下苔藓物种的更替将导致亚高山生态系统碳源和碳汇功能的巨大变化。

## 参考文献 (References)

- [1] 方精云,王妮. 作为地下过程的土壤呼吸:我们了解多少? [J]. 植物生态学报,2007,31(3):345-347. [FANG Jingyun, WANG Wei. Soil respiration as a key belowground process: issues and perspectives [J]. Journal of Plant Ecology, 2007,31(3):345-347]
- [2] 张元媛,朱万泽,孙向阳,等. 川西贡嘎山峨眉冷杉成熟林生态系统 CO<sub>2</sub> 通量特征 [J]. 生态学报,2018,38(17):6125-6135. [ZHANG Yuanyuan, ZHU Wanze, SUN Xiangyang, et al. Carbon dioxide flux characteristics in an *Abies fabri* mature forest on Gongga Mountain, Sichuan, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(17):6125-6135]
- [3] 杨玉盛,董彬,谢锦升. 森林土壤呼吸及其对全球变化的响应 [J]. 生态学报,2004,24(3):583-591. [YANG Yusheng, DONG Bin, XIE Jingsheng. Soil respiration of forest ecosystem and its response to global change [J]. China Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(3):583-591]
- [4] PALTA J A, NOBEL P S. Influences of water status, temperature, and root age on daily patterns of root respiration for two cactus species [J]. Annals of Botany, 1989, 63(6):651-662.
- [5] JACKSON R B, COOK C W, PIPPEN J S. Increased belowground biomass and soil CO<sub>2</sub> fluxes after a decade of carbon dioxide enrichment in a warm-temperate forest [J]. Ecology, 2009, 90(12):3352-3366.
- [6] ZHOU Xuhui, SHERRY R A, LUO Yiqi, et al. Main and interactive effects of warming, clipping, and doubled precipitation on soil CO<sub>2</sub> efflux in a grassland ecosystem [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2006, 20(1):1-12.
- [7] LAGANIERE J, PARE D, BERGERON Y, et al. The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality [J]. Soil Biology Biochemistry, 2012, 53:18-27.
- [8] SEDIAE GEHRENGELD J G. Differential effects of lichens, mosses and grasses on respiration and nitrogen mineralization in soils of the New Jersey Pinelands [J]. Oecologia, 2005, 144(1):137-147.
- [9] CANNONE N, BINELLI G, WORLAND R, et al. CO<sub>2</sub> fluxes among different vegetation types during the growing season in Marguerite Bay (Antarctic peninsula) [J]. Geoderma, 2012, 189:595-605.
- [10] SUN Shouqin, LIU Tao, WU Yanhong, et al. Ground bryophytes regulate net soil carbon efflux: evidence from two subalpine ecosystems on the east edge of the Tibet Plateau [J]. Plant and Soil, 2017, 417(1-2):363-375.
- [11] SUN Shouqin, WU Yanhong, WANG Genxu, et al. Bryophyte species richness and composition along an altitudinal gradient in Gongga Mountain, China [J]. Plos One, 2013, 8(3):1-10.
- [12] 雷波,包维楷. 6种人工针叶幼林下地表苔藓植物层片的物种多样性与结构特征 [J]. 植物生态学报,2004,28(5):594-600 [LEI Bo, BAO Weikai. Ground bryophyte composition and synusia structure under six types of young coniferous forest plantations in the upper Minjiang River [J]. Journal of Plant Ecology, 2004, 28(5):594-600]
- [13] 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.
- [14] LUO Yiqi, WAN Shiqiang, HUI Dafeng, et al. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie [J]. Nature, 2001, 413(6856):622-625.
- [15] SAIZ G, BYRNE K A, KIESE R, et al. Stand age-related effects on soil respiration in a first rotation Sitka spruce chronosequence in central Ireland [J]. Global Change Biology, 2006, 12(6):1007-1020.
- [16] SWANSON R V, FLANAGAN L B. Environmental regulation of carbon dioxide exchange at the forest floor in a boreal black spruce ecosystem [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2001, 108(3):165-181.
- [17] DELUCIA E H, TUMBULL M H, WALCROFT A, et al. The contribution of bryophytes to the carbon exchange for a temperate

- rainforest [J]. *Global Chang Biology*, 2003, **9**(8): 1158 – 1170.
- [18] BOTTING R S, FREDEEN A L. Net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange for moss and lichen dominated forest floors of old-growth subboreal spruce forests in central British Columbia [J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, **235**(1–3): 240–251.
- [19] KAPPEN L. Field measurements of carbon dioxide exchange of the Antarctic lichen *Usnea sphacelata* in the frozen state [J]. *Antarctic Science*, 1989, **1**(1): 31–34.
- [20] BERINGER J, LYNCH A H, CHAPIN F S, et al. The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses [J]. *Journal of Climate*, 2001, **14**(15): 3324–3335.
- [21] PANNEWITZ S, GREEN G A, SCHLENSOG M, et al. Photosynthetic performance of *Xanthoria mawsonii* C. W. Dodge in coastal habitats, Ross Sea region, continental Antarctica [J]. *Lichenologist*, 2006, **38**(1): 67–81.
- [22] ORWIN K H, OSTLE N J. Moss species effects on peatland carbon cycling after fire [J]. *Functional Ecology*, 2012, **26**(4): 829–836.
- [23] JACKSON B G, NILSSON M C, WARDLE D A. The effects of the moss layer on the decomposition of intercepted vascular plant litter across a post-fire boreal forest chronosequence [J]. *Plant and Soil*, 2013, **367**(1–2): 199–214.
- [24] ZINSMEISTER H D, BECKER H, EICHER T. Bryophytes, a source of biologically-active, naturally-occurring material [J]. *Angewandte Chemie-International Edition in English*, 1991, **30**(2): 130–147.
- [25] TURETSKY M R. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling [J]. *Bryologist*, 2003, **106**(3): 395–409.
- [26] BUDGE K, LEIFELD J, EGLI M, et al. Soil microbial communities in (sub) alpine grasslands indicate a moderate shift towards new environmental conditions 11 years after soil translocation [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, **43**(11): 48–54.
- [27] YANG Jisong, ZHANG Chao, LI Yunzhao, et al. Effect of salinity on soil respiration in relation to dissolved organic carbon and microbial characteristics of a wetland in the Liaohe River estuary, Northeast China [J]. *Science of the Total Environment*, 2018, **642**(1–2): 946–953.
- [28] COXSON D S, MCINTYRE D D, VOGEL H J, et al. Pulse release of sugars and polyols from canopy bryophytes in tropical montane rain forest Guadeloupe French West Indies [J]. *Biotropica*, 1992, **24**(2): 121–133.
- [29] WILSON J A, COXSON D S. Carbon flux in a subalpine spruce-fir forest: pulse release from *Hylocomium splendens* feather – moss mats [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1999, **77**(4): 564–569.
- [30] WOODIN S J, SOMMERKORN M, GORNALL J L, et al. Differential allocation of carbon in mosses and grasses governs ecosystem sequestration: a <sup>13</sup>C tracer study in the high Arctic [J]. *New Phytologist*, 2009, **184**(4): 944–949.
- [31] LANGS I, CORNELISSEN H C, KLAHN T, et al. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species [J]. *Journal of Ecology*, 2009, **97**(5): 886–900.
- [32] JACKSON B G, NILSSON M C, WARDLE D A. The effects of the moss layer on the decomposition of intercepted vascular plant litter across a post-fire boreal forest chronosequence [J]. *Plant and Soil*, 2013, **367**(1–2): 199–214.
- [33] GAUMONT G D, BLACK T A, BARR A G, et al. Biophysical controls on rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in a boreal black spruce stand [J]. *Tree Physiology*, 2008, **28**(2): 161–171.

## Effects of Different Moss Patches on Soil Respiration and Organic Carbon Accumulation in Subalpine Coniferous Forests

ZHANG Jun<sup>1,2</sup>, LIU Ting<sup>3</sup>, LI Andi<sup>1,2</sup>, SUN Shouqin<sup>1\*</sup>

(1. *Institute of Mountain Hazards and Environment, CAS, Chengdu 610014, China*; 2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*; 3. *College of Life Science, Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China*;)

**Abstract:** Bryophytes are one of the dominating vegetative communities in the bottom layer of subalpine and other related ecosystems, and play an important role in regulating ecological processes. In this study, carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) emission rates from bare soil, bryophytes *Pleuroziu schreberi*- and *Hylocomiastrum pyrenaicum*-covered soils were investigated in a subalpine coniferous forest in the Gongga Mountain, western Sichuan, China, in order to

reveal the roles of bryophyte patches in regulating soil C cycling processes. And then it compared the accumulation of soil organic carbon (SOC) in the mentioned soils. Results suggested that bryophyte patches significantly increased CO<sub>2</sub> emission rates, with an increase of CO<sub>2</sub> emission rates 28.5% and 46.8% in the *P. schreberi* – and *H. pyrenaicum*-covered soils, respectively, than one in bare soil. Compared with bryophyte-covered soils, the bare soil had a larger seasonal variation in CO<sub>2</sub> emission rates. Accumulation of SOC and dissolved organic carbon (DOC) were promoted by *P. schreberi* but not by *H. pyrenaicum*, suggesting a species-specific impact of bryophyte patches on these parameters. The results demonstrate the different ecological roles of bryophyte species in regulating C cycling in subalpine forest ecosystems, which should be included into the modelling of carbon cycling in advanced research.

**Key words:** the Gongga Mountain; bryophyte patches; soil respiration; soil organic carbon