

# 森林土壤呼吸研究进展\*

栾军伟<sup>1,2</sup> 向成华<sup>2\*\*</sup> 骆宗诗<sup>2</sup> 官渊波<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 四川农业大学林学院园艺学院, 四川雅安 610041; <sup>2</sup> 四川省林业科学研究院, 成都 610081)

**【摘要】** 各种测量森林土壤呼吸的方法都存在不足, 红外 CO<sub>2</sub> 分析仪法是目前最理想的方法; 土壤 CO<sub>2</sub> 通量模型的优点是考虑了土壤呼吸生物和物理学过程; 一般情况下, 温度和湿度与森林土壤呼吸呈正相关关系, 火烧、采伐和施肥等营林活动对土壤呼吸的影响有很大的不确定性; 森林土壤呼吸与植被、微生物生物量的关系, 以及土壤呼吸的空间变异规律已成为近年来的研究热点. 最后提出了森林土壤呼吸研究中存在的一些问题及今后的发展方向.

**关键词** 森林土壤呼吸 CO<sub>2</sub> 生产转移模型(PATCIS) 营林活动 时空变异 自养呼吸

文章编号 1001-9332(2006)12-2451-06 中图分类号 X718.5 文献标识码 A

**Research advances in forest soil respiration.** LUAN Junwei<sup>1,2</sup>, XIANG Chenghua<sup>2</sup>, LUO Zongshi<sup>2</sup>, GONG Yuanbo<sup>1</sup> (<sup>1</sup> College of Forestry and Horticulture, Sichuan Agricultural University, Ya'an 610041, China; <sup>2</sup> Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2006, 17(12): 2451 ~ 2456.

Among the methods of measuring forest soil respiration, infrared CO<sub>2</sub> analysis is the optimal one so far. Comparing with empirical model, the process-based model in simulating the production and transportation of soil CO<sub>2</sub> has the advantage of considering the biological and physical processes of soil respiration. Generally, soil respiration is positively correlated with soil temperature and moisture, but there are still many uncertainties about the relationships between soil respiration and forest management activities such as firing, cutting, and fertilization. The relationships of soil respiration with vegetation type and soil microbial biomass, as well as the spatial heterogeneity of soil respiration, are the hotspots in recent researches. Some issues and future development in forest soil respiration research were discussed in this paper.

**Key words** Forest soil respiration, CO<sub>2</sub> production and transportation model, Forest management activity, Temporal and spatial variation, Autotrophic respiration.

## 1 引言

土壤呼吸是指土壤释放 CO<sub>2</sub> 的过程, 由 3 个生物学过程(土壤微生物呼吸、根呼吸、土壤动物呼吸)和 1 个非生物学过程(含碳矿物质的化学氧化作用)组成, 是大气 CO<sub>2</sub> 的重要来源, 在生物圈和大气圈 C 交换中起着关键作用. 其作为土壤生物活性、土壤肥力及透气性的指标而受到重视. 全球森林土壤碳库是森林植被碳库的 2 倍多<sup>[13]</sup>, 且森林土壤 CO<sub>2</sub> 通量占森林生态系统呼吸总量的 40% ~ 80%<sup>[27]</sup>. 森林土壤呼吸已成为 CO<sub>2</sub> 通量长期检测网站的重要研究对象之一. 然而, 作为陆地土壤呼吸的重要组成部分及全球碳循环的重要流通途径之一, 森林土壤呼吸研究目前仍较薄弱. 探索森林土壤碳的动态变化及其调控机理, 不仅对森林培育、经营具有重要的指导意义, 而且对了解全球气候变化条件下森林土壤作为碳源还是碳汇的问题具有现实意义.

## 2 森林土壤呼吸测定方法

森林土壤呼吸可以野外测定, 也可以室内培养测定. 按测定(取样)方法分为箱式法和微气象学法两类.

### 2.1 箱式法

箱式法有静态箱(closed chamber)和动态箱(dynamic

chamber)两种方法, 为便于描述, 将目前常见的箱式测量法分为碱吸收法、气相色谱法和红外气体分析仪法.

**2.1.1 碱吸收法**(static alkali absorption) 测量森林土壤呼吸传统的方法, 即一定时间间隔内通过碱液(NaOH 或 KOH)或碱石灰吸收标定一定面积土壤表面释放出的 CO<sub>2</sub>, 属静态箱法. 其优点是可长时间、多点测定土壤碳通量; 缺点是不能进行短时间内连续测定, 且诸如碱液用量、呼吸室插进土壤的深度、碱液吸收面积、碱液距地面高度以及呼吸室高度等因素均能影响其测量精度, 测定结果变异性较大<sup>[4]</sup>, 往往与实际土壤呼吸速率存在差异<sup>[23]</sup>. 但 Myeong 等<sup>[36]</sup>用碱石灰吸收法(AA 法)估计的年均土壤呼吸率与动态箱法(DC 法)所得结果相差不大.

**2.1.2 气相色谱法**[closed chamber-gas (or static chamber-gas) chromatograph techniques] 利用密闭静态箱收集土壤表面释放出的气体, 通过气相色谱技术分析测定气体中的温室气体浓度, 利用静态箱内温室气体浓度随时间的变化, 计算出土壤温室气体排放速率的方法, 属静态箱法. 该法是目前国际上广泛使用的、经济可靠的通量测量法. 其缺点是在

\* 国家“十五”科技攻关项目(2001BA510B0105)和四川省林业重点工程效益监测及评价技术研究资助项目(研 04-13).

\*\* 通讯联系人. E-mail: XCH\_2003@yahoo.com.cn

2005-12-21 收稿, 2006-09-23 接受.

生长旺季,由于大量 CO<sub>2</sub> 溢出而使箱内浓度升高,限制了土壤中 C 的溢出;由于密闭箱的使用改变了被测地表的物理状态,通过测定起始与结束 CO<sub>2</sub> 浓度差计算其排放量存在较大误差;箱内 CO<sub>2</sub> 浓度随时间变化并非总是呈线性变化,从而可能造成计算的误差<sup>[19]</sup>。

**2.1.3 红外气体分析法(IRGA)** 利用一个密闭的或气流交换式的气体采样箱与红外线气体分析仪(IRGA)相联接,对采样箱中产生的 CO<sub>2</sub> 直接进行连续测定,是目前最理想的测定方法。密闭的采样箱属于静态箱法,而气体交换式采样箱是一种动态箱法。动态箱最主要的优点是能基本保持被测表面的环境状况而使测量结果更接近于真实值,从而优于碱液吸收法<sup>[36]</sup>。Davidson 等<sup>[11]</sup>评价了箱式测量法潜在误差的可能原因及大小,并提出了减小这些误差的方法和程序。

## 2.2 微气象学测定法——涡度相关法(eddy covariance method)

利用微气象原理测定 CO<sub>2</sub> 交换通量的主要方法有:空气动力学法、热平衡法和涡度相关法。前两种方法都存在较大的缺陷,涡度相关法是目前国际上的主流方法。它是通过计算物理量的脉动与风速脉动的协方差求算湍流输送量的方法,是一种非破坏性测定的微气象技术<sup>[3]</sup>,已广泛地应用于陆地生态系统碳通量的测定中。但涡度相关技术是从土壤表面测得的 CO<sub>2</sub> 通量,仅为土壤呼吸真实碳通量的近似估计,特别是通过短时间内测值的外推尤为如此。Subke 等<sup>[59]</sup>在德国东北部挪威云杉(*Picea abies*)林的研究表明,与箱法测得的土壤 CO<sub>2</sub> 通量相比,微气象学法低估了夜间 CO<sub>2</sub> 通量平均约 41%。Li-ang 等<sup>[30]</sup>对北部日本落叶松(*Larix kaempferi*)林的研究也表明,涡度相关法估计的年均总生态系统呼吸低于红外气体分析法(Li-6400)。Janssens 等<sup>[21]</sup>指出,白天由于苔鲜层的光合作用使涡度相关法测得的碳通量比经验模型(基于箱法测量数据建立的模型)预测的数据低,而夜间差异不大。所以,利用涡度相关法估测土壤 CO<sub>2</sub> 通量仍存在很大的局限性<sup>[21]</sup>,需进一步阐明不同方法的差异性。

## 3 森林土壤呼吸估测模型

模型模拟方法尽管存在不确定性问题,却是研究区域及全球等大尺度上碳循环唯一可行的方法。当前有关土壤呼吸的模拟模型中,除一些有机质分解模型或土壤碳动态模型中包含了土壤呼吸子模型外,专门针对森林土壤呼吸的预测模型有基于统计学分析的经验模型和基于过程的土壤 CO<sub>2</sub> 生产转移模型两类。

### 3.1 基于有机质分解的土壤呼吸模型

在多数情况下,由于 CO<sub>2</sub> 生产是分解过程的最终产物,许多有机质分解模型或土壤碳动态模型中包含了土壤呼吸子模型,例如 Parton 等<sup>[41]</sup>提出的 CENTURY 模型中包含了碳氮循环和植物生长子模型来描述土壤有机质动态(该模型根据凋落物分解的时间特征,将其区分为 4 个凋落物碳库)。这种分解模型也可通过一定时间内的微生物呼吸来估计区域 CO<sub>2</sub> 通量和预测 CO<sub>2</sub> 通量对环境变量的潜在响应,

如全球变暖引起的土壤温度升高<sup>[67]</sup>。另外, Li 等<sup>[29]</sup>提出的 DNDC 模型也属于此类模型。

### 3.2 基于统计学分析的经验模型(empirical model)

由于土壤组分的复杂性和土壤理化性质在空间上的异质性,使森林土壤呼吸的模拟工作相当困难。因而,目前多数估测森林土壤 CO<sub>2</sub> 通量的模型都是基于统计学分析的简单回归模型,且仅考虑有限的几个关键影响因子,如土壤温度和湿度等。Winkler 等<sup>[69]</sup>指出,土壤呼吸速率服从 Arrhenius 方程,而 Fang 等<sup>[16]</sup>在苏格兰的研究指出,Arrhenius 方程在低温下低估了土壤呼吸速率,提出的经验模型( $R_s = a(T - T_{min})^b$ )在低温下比 Arrhenius 方程预测值更准确;而 Qi 等<sup>[45]</sup>建立的土壤呼吸与温度关系模型因考虑了非线性问题而使模型更具普遍性和实用性。这些模型最大的缺点在于缺乏对生物学过程的考虑,使其难于解释综合环境因子对土壤呼吸的影响<sup>[15]</sup>。Suarez 等<sup>[57]</sup>建立的 CO<sub>2</sub> 通量模型中虽然包括了土壤水势、土壤温度、CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> 浓度比、土壤深度多个因素和对生物学过程的考虑,但诸如土壤呼吸对土壤水分含量的依赖及对土壤 O<sub>2</sub> 浓度的响应机制都尚停留在假设阶段<sup>[15]</sup>。

### 3.3 基于过程的 CO<sub>2</sub> 生产转移模型(process-based model to simulate production and transport of CO<sub>2</sub> in soil, PATCIS)

森林土壤表面 CO<sub>2</sub> 释放是土壤中 CO<sub>2</sub> 的产生(主要是植物根和微生物的呼吸)和 CO<sub>2</sub> 在土壤中的转移及向大气的释放两个过程的结果。许多学者通过对这两个过程分别模拟,再进行耦合后,形成土壤 CO<sub>2</sub> 生产转移模型,用来计算森林土壤表面 CO<sub>2</sub> 通量。Simunek 等<sup>[55]</sup>和 Suarez 等<sup>[57]</sup>最早进行了尝试,他们的模型中包含了土壤水热流动方程及其对微生物和根呼吸的影响,土壤渗透压对植物蒸腾,以及温度对根生长的影响等过程。而 Fang 等<sup>[15]</sup>的模型中,分别考虑了土壤干旱条件对土壤呼吸活性的限制和土壤湿润条件对气体转移的限制,将 CO<sub>2</sub> 的生产模型和转移模型进行耦合后形成土壤 CO<sub>2</sub> 生产转移模型,用来计算森林土壤表面 CO<sub>2</sub> 通量。Moncrieff 等<sup>[35]</sup>将该模型<sup>[15]</sup>应用于佛罗里达湿地松(*Pinus elliotii*)林,其模拟结果与实测值十分相近。但该模型没有考虑土壤的水热转移过程,且模型的参数是利用立地内物种信息通过多维最优化方法估计得到的<sup>[15]</sup>。而 Jassal 等<sup>[22]</sup>的模型由 CO<sub>2</sub> 生产模型和 CO<sub>2</sub> 转移模型及水热转移模型 3 个部分共同耦合得到,且模型参数是从实际测量数据获得,还考虑了植物根对 CO<sub>2</sub> 和水的吸收,模拟结果与实测结果一致,优于 Fang 等<sup>[15]</sup>的模型。

## 4 影响森林土壤呼吸的因素

### 4.1 环境及其它因子对土壤呼吸的影响

**4.1.1 温度、湿度对土壤呼吸的影响** 温度与湿度是影响森林土壤呼吸最主要的两个因素。不同地区和实验条件下采用的方法不同,得出的结论有所差异。多数研究表明,森林土壤温度与土壤呼吸呈现很好的相关性<sup>[48,68,72]</sup>,它解释了土壤呼吸速率变异的 60%~80%<sup>[50,58]</sup>。但也有人得出不同的研究

结果;Ma 等<sup>[31]</sup>对加利福尼亚州针叶林的研究表明,当土壤湿度由饱和降至干旱状态时,土壤温度与土壤呼吸速率的关系由正相关变为负相关;Pypker 等<sup>[44]</sup>在加拿大哥伦比亚的研究表明,土壤温度并非是控制采伐林地地下碳通量的主要因素;Adachi 等<sup>[1]</sup>在马来西亚的研究表明,原始林、次生林和油棕榈、橡胶人工林 1~5 cm 土壤温度与土壤呼吸均无相关性.土壤湿度与森林土壤呼吸一般呈正相关<sup>[38]</sup>,往往解释了碳释放速率变异的 5%~20%<sup>[50,58]</sup>.而 Adachi 等<sup>[1]</sup>在马来西亚的研究表明,原始林、次生林及橡胶人工林土壤含水量与土壤呼吸速率呈显著负相关.通常,土壤温度与土壤湿度共同影响土壤呼吸,解释了土壤呼吸速率变异的 70%~97%<sup>[8,49]</sup>.Scott-Denton 等<sup>[53]</sup>对美国西部亚高山针叶林的研究显示,土壤温度和湿度成为不同时间尺度上(季节/年)的第一位控制因子.

**4.1.2 其它因子对土壤呼吸的影响** 土壤呼吸还受其它诸多因子的影响,诸如单宁酸<sup>[25]</sup>、可溶性有机物(DOM)中的低分子化合物(LMW)<sup>[62]</sup>等都对土壤 CO<sub>2</sub> 释放速率有显著的影响.而不同的测量地点<sup>[70]</sup>、不同密度森林<sup>[60]</sup>的土壤呼吸速率也不相同.风速只是改变了 CO<sub>2</sub> 的转移行为,而对森林土壤 CO<sub>2</sub> 的产生没有影响<sup>[58]</sup>.Ilstedt 等<sup>[20]</sup>研究了土壤呼吸与土壤容重、持水率、孔隙含水率、水势之间的关系.Dilustro 等<sup>[12]</sup>在乔治亚州的研究还表明,土壤温度、湿度、有机质层数量、A 层厚度与土壤呼吸的关系随着土壤结构的不同而变化.

## 4.2 营林活动对土壤呼吸的影响

**4.2.1 火烧对森林土壤呼吸的影响** 许多研究表明,火烧后森林土壤呼吸速率降低<sup>[2,38]</sup>,但不同的火烧强度、频率对森林土壤呼吸影响不同,不同的森林类型土壤呼吸速率在火烧后也有所差异<sup>[10,38]</sup>,一些模型可能高估了火烧对森林生态系统碳平衡的影响<sup>[2]</sup>.Wuthrich 等<sup>[71]</sup>的研究表明,轻度火烧对土壤呼吸影响很小,高强度火烧 20 h 后,土壤呼吸增加且持续了几个月.Michelsen 等<sup>[33]</sup>指出,土壤呼吸速率在火烧频率较低的林地相对较高,在火烧频率较高的草地则相对较低.而 Concilio 等<sup>[10]</sup>在密苏里州针叶混交林和阔叶林的研究表明,火烧对两种森林土壤呼吸均未产生明显的影响.

**4.2.2 采伐对森林土壤呼吸的影响** 关于采伐对土壤呼吸的影响尚未形成共识.许多研究表明,皆伐后森林土壤呼吸速率降低<sup>[56]</sup>.Pypker 等<sup>[43]</sup>研究指出,亚北方森林土壤表面 CO<sub>2</sub> 通量在皆伐后第 6 年比第 5 年高 38%.而 Mallik 等<sup>[32]</sup>在加拿大的研究表明,采伐迹地与未采伐地土壤呼吸差异不显著.Ohashi 等<sup>[39]</sup>指出,间伐只是暂时(前两年)增加了日本雪松林土壤呼吸速率.择伐后,位于密苏里州的针叶混交林土壤呼吸速率增加了 43%,阔叶林只增加了 14%<sup>[10]</sup>.

**4.2.3 施肥对土壤呼吸的影响** 森林碳蓄积能力受施肥等活动的影响已被公认,而施肥对土壤呼吸的影响尚无定论,且多数研究是针对施 N 肥进行的.研究表明,随着 N 的增加及 C/N 的降低,土壤呼吸速率下降<sup>[6,34,51]</sup>.但 Vestgarden<sup>[64]</sup>对欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)林的研究表明,可溶性有机化合物

的释放受 N 的影响不显著.Lee 等<sup>[28]</sup>在佛罗里达州的研究表明,施 N 肥对三叶杨(*Populus deltoides*)土壤呼吸有明显的负效应,而对火炬松(*Pinus taeda*)林地土壤呼吸没有影响.

Priess 等<sup>[42]</sup>在 Canaima 国家公园的研究表明,CaHPO<sub>4</sub> 肥明显提高了 CO<sub>2</sub> 的释放,但 Ca<sup>2+</sup>、NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 肥没有达到相同的结果.挪威云杉林下灰烬(WA)肥使土壤基础呼吸及土壤表面 CO<sub>2</sub> 释放有不同程度的增加<sup>[75]</sup>.在德国挪威云杉林中,施用普通有机肥后第 2 年土壤呼吸速率明显增加,第 3 年有所降低,施肥 21 个月后,林地凋落物层基础呼吸速率降低 1%~44%,而矿质土壤却增加了 2%~29%<sup>[5]</sup>.

## 4.3 生物因素对土壤呼吸的影响

**4.3.1 森林植被对土壤呼吸的影响** 森林土壤碳通量与植被生物量的关系是当前研究的热点,不同学者得出的结论差异较大.Mallik 等<sup>[32]</sup>研究表明,土壤呼吸年碳损失量随总根生物量碳的增加而呈线性下降;Campbell 等<sup>[9]</sup>在俄勒冈州的研究也表明,土壤呼吸与地下净初级生产力呈适度相关( $R^2 = 0.46, P < 0.001$ ).而对美国科罗拉多州松类混交林的研究表明,根生物量与土壤呼吸速率之间没有明显的相关性<sup>[53]</sup>;Samuelson 等<sup>[51]</sup>对 6 年生火炬松林的研究也表明,土壤碳通量与细根生物量之间关系不显著;Epron 等<sup>[14]</sup>对桉树林的研究也表明土壤呼吸与根生物量不相关,与叶生物量和总的地上枯落物量显著相关.Pypker 等<sup>[44]</sup>在加拿大哥伦比亚的研究表明,所有采伐迹地地下碳通量与立地现存生物量呈正相关;而 Campbell 等<sup>[9]</sup>在俄勒冈州的研究指出,土壤呼吸与地上净初级生产力不相关( $R^2 = 0.06, P > 0.1$ ),与死碳库(地被物碳库、矿质土壤碳库)之间只呈微弱相关( $R^2 = 0.14, R^2 = 0.12$ ).另外,林木年龄对土壤呼吸的影响呈正相关<sup>[70]</sup>,土壤呼吸速率也随着植被斑块类型的改变而改变<sup>[10,46]</sup>.

**4.3.2 土壤动物、微生物对土壤呼吸的影响** 关于土壤动物对土壤呼吸的影响研究较少.Ohashi 等<sup>[40]</sup>研究指出,北方森林中红木蚁(*Formica rufa*)丘(在北部森林中的密度很高)的碳通量明显高于周围森林地被物层.Kaneko 等<sup>[24]</sup>的研究表明,针叶枯落物中密度较高的一种弹尾目昆虫(*Onychiurus subtenuis*)和螨虫(*Oppiella nova*)对真菌生物量及微生物呼吸都有明显的促进作用,但这种影响只占真菌生物量和呼吸变异的 25%.

微生物是分解过程的控制因素或催化剂,所以微生物生物量碳预示了土壤潜在的碳通量.就当前研究微生物生物量碳的方法而言,土壤呼吸与微生物生物量碳(MBC)的关系尚不明确<sup>[54]</sup>.Scott-Denton 等<sup>[53]</sup>的研究表明,土壤呼吸速率与微生物生物量碳关系密切,而 Sato 等<sup>[52]</sup>的研究却发现它们之间没有关系.Wang 等<sup>[66]</sup>的研究也指出,在适宜的温度和湿度条件下,土壤呼吸主要取决于土壤基质而不是微生物生物量碳库的大小.

## 5 森林土壤呼吸的时空变异

### 5.1 森林土壤呼吸的时间变异

多数研究表明,森林土壤呼吸呈现明显的季节变化<sup>[68]</sup>,

与土壤温度和水分含量的共同变化有关<sup>[72]</sup>,而与土壤化学性质几乎不存在相关性<sup>[63]</sup>,且土壤温度和湿度对土壤呼吸时间变异的影响大于对空间变异的影响<sup>[37]</sup>。

由于水热条件或经纬度等的差异,森林土壤呼吸呈现不同的季节变化。在瑞典松类林<sup>[68]</sup>、加拿大北部森林<sup>[48]</sup>和加利福尼亚北部美国黄松(*Pinus ponderosa*)林<sup>[72]</sup>的研究都表明,土壤呼吸速率最小值出现在冬季或春季解冻前,而最大值出现在夏季。Raich等<sup>[47]</sup>在夏威夷的研究表明,夏季呼吸速率明显高于冬季。Epron等<sup>[14]</sup>的研究表明,土壤呼吸最小值出现在干旱的9月,最大值出现在湿润的12月。但Vanhala<sup>[63]</sup>在芬兰对松林的研究表明,春季和夏季呼吸速率降低,最小值发生在8月末,秋季又开始升高,但未达到春季的最大值。

森林土壤呼吸存在明显的昼夜变化,土壤呼吸速率的最大值一般出现在12:00~16:00,最小值出现在5:00~9:00<sup>[7,72]</sup>,这是由于林型、土壤类型及水热条件或测量季节等的不同引起的。值得注意的是,多项研究表明土壤呼吸速率昼夜变化与5~20 cm土壤温度呈显著正相关关系,其相关性大于土壤呼吸速率与气温的相关性<sup>[7,48,53,58]</sup>。

## 5.2 森林土壤呼吸的空间变异

研究表明,土壤呼吸的空间变异与根生物量、微生物生物量、枯落物量、死苔藓层厚度、土壤有机碳及可溶性碳库、土壤氮浓度、土壤阳离子交换能力、土壤容重、土壤水分含量、土壤孔隙度、pH值、立地地形、经营活动及植被覆盖度等因素相关<sup>[14,18,26,48,53,72]</sup>。

土壤呼吸在不同空间尺度上存在不同程度的变异。Takahashi等<sup>[61]</sup>对日本温带落叶次生林的研究指出,不同季节土壤孔隙中CO<sub>2</sub>浓度都随着土壤深度增加而增加,浅层土壤中CO<sub>2</sub>释放速率的季节变化大于深层土壤,对温度的敏感性也高于深层土壤。Raich<sup>[47]</sup>等的研究表明,边缘林地(edge forest)土壤呼吸速率明显高于内部林地(interior forest),且冬季低海拔林地土壤呼吸速率一般都大于高海拔林地。Zheng等<sup>[74]</sup>在美国威斯康星州北部景观尺度上的研究表明,土地利用变化、边缘效应和空间变异都不同程度地影响了景观尺度上的土壤呼吸速率。

在评价土壤呼吸速率的空间变异时,适宜的样地数量一直是学者们关心的问题。Myeong等<sup>[37]</sup>将土壤呼吸的空间变异性用变异系数(CV)表示,依此计算了在日本落叶松林中估测土壤呼吸所需的样地数。Adachi等<sup>[1]</sup>指出,热带森林地区比温带森林地区需要更多的样地数。

## 6 森林土壤自养呼吸与异养呼吸的分离

诸多研究结果表明,森林生态系统的CO<sub>2</sub>通量特征在很大程度上受根系CO<sub>2</sub>通量特性的影响,这不仅需要基于过程的CO<sub>2</sub>生产转移模拟,还可以帮助人们通过过程调控来缓解全球CO<sub>2</sub>升高趋势,但目前尚无统一的测定方法。目前常见的区分森林土壤呼吸中自养呼吸(根呼吸)的方法主要有:成分综合法(component integration)、离体根法(root

separation method)、排除根法(root exclusion)、树干环剥法(stem-girdling method)、人工同位素标记法(artificial isotope labeling method)和天然同位素丰度法(natural isotope abundance method)等,国内外学者对这几种方法进行过较为详细的介绍<sup>[17,65,73]</sup>。其中应用最为广泛的当属排除根法。其优点在于实用性、简单性、成本低、可用于与原位测定结果比较等,缺点是处理区土壤温度和湿度的变化使测定不够准确<sup>[17]</sup>。而同位素标记法是目前区分森林土壤呼吸中根呼吸最可靠的一种方法。其优点是根和土壤保持原状,可在原位区分根呼吸和土壤有机质分解,但分析的难度和昂贵的实验费用限制了该方法的应用。

## 7 展 望

各种测量森林土壤呼吸的方法都存在其不足,红外CO<sub>2</sub>分析仪法是目前测定土壤呼吸最理想的方法,但该法也是基于样地测定数据来推算区域尺度的土壤碳通量,所以如何解决从样地到区域甚至全球尺度的转换问题是今后研究的难点所在。同时,不同土壤呼吸观测方法为世界范围内的研究比较带来了困难,有必要重视方法的统一。

由于土壤呼吸受到土壤温度、湿度等诸多环境因素的影响,基于过程的土壤CO<sub>2</sub>通量模型中,最大的不确定性在于对CO<sub>2</sub>生产的描述,以及至今没有一个适合的模型能够很好地模拟CO<sub>2</sub>生产对土壤状况的依赖性<sup>[45]</sup>。但与经验模型相比,其优异之处在于考虑了土壤呼吸生物和物理学过程。这将是土壤呼吸机理模型研究的趋势和重点。

多数研究者指出温度和湿度与森林土壤呼吸呈正相关关系,但仍有少数研究结果与之不符,原因在于森林土壤呼吸本来就是一个复杂的生物学和物理学过程,加之森林土壤呼吸存在较大的空间异质性和影响因素的不确定性,造成了火烧、采伐、施肥等营林活动对土壤呼吸影响的不确定性。室内培养实验为解决这一问题提供了可能,而通过新技术的应用来降低土壤碳通量对环境因子响应估测的不确定性十分必要。同时,影响森林土壤呼吸因素的研究大多属于单因素研究,而多因素综合作用的研究更值得关注,在进行多因素综合作用实验研究时,应给予研究对象足够长的时间以使其适应实验处理。森林土壤呼吸调控机理的研究将成为今后研究的难点和重点。

森林土壤呼吸与植被生物量、微生物生物量碳之间的关系成为当前研究的热点,但研究结果之间存在较大差异,有待于进一步阐明它们之间的关系,从而为探索土壤碳循环的调控机理提供有益的思路。

森林土壤呼吸的时空变异研究大多属于小尺度(群落、生态系统、日、季节动态)观测,而少有大尺度(景观、年际动态)研究。大尺度研究的困难使尺度外推方法的研究成为必要。自氧呼吸与异氧呼吸的区分对于探讨在全球气候变化条件下森林土壤作为C源还是C汇的问题具有重要意义,适宜的技术及方法仍值得进一步探究。

## 参考文献

- 1 Adachi M, Bekku Y, Konuma A, *et al.* 2005. Required sample size for estimating soil respiration rates in large areas of two tropical forests and of two types of plantation in Malaysia. *For Ecol Manage*, **210**: 455 ~ 459
- 2 Amiro BD, MacPherson JI, Desjardins RL, *et al.* 2003. Post-fire carbon dioxide fluxes in the western Canadian boreal forest: Evidence from towers, aircraft and remote sensing. *Agric For Meteorol*, **115**: 91 ~ 107
- 3 Baldocchi DD. 2003. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rate in ecosystems: Past, present and future. *Glob Change Biol*, **9**: 479 ~ 492
- 4 Bekku Y, Koizumi H, Oikawa T, *et al.* 1997. Examination of four methods for measuring soil respiration. *Appl Soil Ecol*, **5**: 247 ~ 254
- 5 Borken W, Muhs A, Beese F. 2002. Application of compost in spruce forests: Effects on soil respiration, basal respiration and microbial biomass. *For Ecol Manage*, **159**: 49 ~ 58
- 6 Bowden RD, Davidson E, Savage K, *et al.* 2004. Chronic nitrogen additions reduce total soil respiration and microbial respiration in temperate forest soils at the Harvard Forest. *For Ecol Manage*, **196**: 43 ~ 56
- 7 Buchmann N. 2000. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biol Biochem*, **32**: 1625 ~ 1635
- 8 Burton AJ, Pregitzer KS. 2003. Field measurements of root respiration indicate little to no seasonal temperature acclimation for sugar maple and red pine. *Tree Physiol*, **23**: 273 ~ 280
- 9 Campbell JL, Sun OJ, Law BE. 2004. Supply-side controls on soil respiration among Oregon forests. *Glob Change Biol*, **10**: 1857 ~ 1869
- 10 Concilio A, Ma S, Li Q, *et al.* 2005. Soil respiration response to prescribed burning and thinning in mixed-conifer and hardwood forests. *Can J For Res*, **35**: 1581 ~ 1592
- 11 Davidson EA, Savage K, Verchot LV, *et al.* 2002. Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. *Agric For Meteorol*, **113**: 21 ~ 37
- 12 Dilustro JJ, Collins B, Duncan L, *et al.* 2005. Moisture and soil texture effects on soil CO<sub>2</sub> efflux components in southeastern mixed pine forests. *For Ecol Manage*, **204**: 85 ~ 95
- 13 Dixon RK, Brown S, Houghton RA, *et al.* 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystem. *Science*, **263**: 185 ~ 190
- 14 Epron D, Nouvellon Y, Rouspard O, *et al.* 2004. Spatial and temporal variations of soil respiration in a *Eucalyptus* plantation in Congo. *For Ecol Manage*, **202**: 149 ~ 160
- 15 Fang C, Moncrieff JB. 1999. A model for soil CO<sub>2</sub> production and transport 1. Model development. *Agric For Meteorol*, **95**: 225 ~ 236
- 16 Fang C, Moncrieff JB. 2001. The dependence of soil CO<sub>2</sub> efflux on temperature. *Soil Biol Biochem*, **33**: 155 ~ 165
- 17 Hanson PJ, Edwards NT, Garten CT, *et al.* 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, **48**: 115 ~ 146
- 18 Hanson PJ, Wullschlegel SD, Bohlman SA, *et al.* 1993. Seasonal and topographic patterns of forest floor CO<sub>2</sub> efflux from an upland oak forest. *Tree Physiol*, **13**: 1 ~ 15
- 19 Hutchinson GL, Livingston GP. 1993. Use of chamber systems to measure trace gas fluxes. In: Harper LA, ed. *Agricultural Ecosystem Effects on Trace Gases and Global Climate Change*. Madison, WI: ASA Special Publication. **55**: 63 ~ 78
- 20 Ilstedt U, Nordgren A, Malmer A. 2000. Optimum soil water for soil respiration before and after amendment with glucose in humid tropical Acrisols and a boreal mor layer. *Soil Biol Biochem*, **32**: 1591 ~ 1599
- 21 Janssens IA, Kowalski AS, Ceulemans R. 2001. Forest floor CO<sub>2</sub> fluxes estimated by eddy covariance and chamber-based model. *Agric For Meteorol*, **106**: 61 ~ 69
- 22 Jassal RS, Black TA, Drewitt GB, *et al.* 2004. A model of the production and transport of CO<sub>2</sub> in soil: Predicting soil CO<sub>2</sub> concentrations and CO<sub>2</sub> efflux from a forest floor. *Agric For Meteorol*, **124**: 219 ~ 236
- 23 Jensen LS, Mueller T, Tate KR, *et al.* 1996. Soil surface CO<sub>2</sub> flux as an index of soil respiration in situ: A comparison of two chamber methods. *Soil Biochem*, **28**: 1297 ~ 1306
- 24 Kaneko N, McLean MA, Parkinson D. 1998. Do mites and Collembola affect pine litter fungal biomass and microbial respiration? *Appl Soil Ecol*, **9**: 209 ~ 213
- 25 Kraus TEC, Zasoski RJ, Dahlgren RA, *et al.* 2004. Carbon and nitrogen dynamics in a forest soil amended with purified tannins from different plant species. *Soil Biol Biochem*, **36**: 309 ~ 321
- 26 La Scala JN, Marques JJ, Pereira GT, *et al.* 2000. Carbon dioxide emission related to chemical properties of a tropical bare soil. *Soil Biol Biochem*, **32**: 1469 ~ 1473
- 27 Law BE, Ryan MG, Anthony PM. 1999. Seasonal and annual respiration of a Ponderosa pine ecosystem. *Glob Change Biol*, **5**: 169 ~ 182
- 28 Lee KH, Jose S. 2003. Soil respiration, fine root production, and microbial biomass in cottonwood and loblolly pine plantations along a nitrogen fertilization gradient. *For Ecol Manage*, **185**: 263 ~ 273
- 29 Li C, Frolking S, Frolking TA. 1992. A model of nitrous oxide evolution from soil driven by rainfall events I. Model structure and sensitivity. *J Geophys Res*, **97**: 9759 ~ 9776
- 30 Liang NS, Nakadai T, Hirano T, *et al.* 2004. In situ comparison of four approaches to estimating soil CO<sub>2</sub> efflux in a northern larch (*Larix kaempferi* Sarg.) forest. *Agric For Meteorol*, **123**: 97 ~ 117
- 31 Ma S, Chen J, Butnor JR, *et al.* 2005. Biophysical controls on soil respiration in the dominant patch types of an old-growth, mixed-conifer forest. *For Sci*, **51**: 221 ~ 233
- 32 Mallik AU, Hu D. 1997. Soil respiration following site preparation treatments in boreal mixed wood forest. *For Ecol Manage*, **97**: 265 ~ 275
- 33 Michelsen A, Andersson M, Jensen M, *et al.* 2004. Carbon stocks, soil respiration and microbial biomass in fire-prone tropical grassland, woodland and forest ecosystems. *Soil Biol Biochem*, **36**: 1707 ~ 1717
- 34 Micks P, Aber JD, Boone RD, *et al.* 2004. Short-term soil respiration and nitrogen immobilization response to nitrogen applications in control and nitrogen-enriched temperate forests. *For Ecol Manage*, **196**: 57 ~ 70
- 35 Moncrieff JB, Fang C. 1999. A model for soil CO<sub>2</sub> production and transport. 2. Application to a Florida *Pinus elliotte* plantation. *Agric For Meteorol*, **95**: 237 ~ 256
- 36 Myeong HY, Seung JJ, Kaneyuki N. 2002. Comparison of field methods for measuring soil respiration: A static alkali absorption method and two dynamic closed chamber methods. *For Ecol Manage*, **170**: 189 ~ 197
- 37 Myeong HY, Seung JJ, Katsuyuki S. 2003. Spatial variability of soil respiration in a larch plantation: Estimation of the number of sampling points required. *For Ecol Manage*, **175**: 585 ~ 588
- 38 O' Neill KP, Kasischke ES, Richter DD. 2002. Environmental controls on soil CO<sub>2</sub> flux following fire in black spruce, white spruce, and aspen stands of interior Alaska. *Can J For Res*, **32** (9): 1525 ~ 1541
- 39 Ohashi M, Gyokusen K, Saito A. 1999. Measurement of carbon dioxide evolution from a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) forest floor using an open-flow chamber method. *For Ecol Manage*, **123**: 105 ~ 114
- 40 Ohashi M, Finér L, Domisch T, *et al.* 2005. CO<sub>2</sub> efflux from a red wood ant mound in a boreal forest. *Agric For Meteorol*, **130**: 131 ~ 136
- 41 Parton WJ, Schimel DS, Cole CV, *et al.* 1987. Analysis of factors

- controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. *Soil Sci Soc Am J*, **51**: 1173 ~ 1179
- 42 Priess JA, Fölster H. 2001. Microbial properties and soil respiration in submontane forests of Venezuelan Guyana; Characteristics and response to fertilizer treatments. *Soil Biol Biochem*, **33**: 503 ~ 509
- 43 Pypker TG, Fredeen AL. 2002. Ecosystem CO<sub>2</sub> flux over two growing seasons for a sub-boreal clearcut 5 and 6 years after harvest. *Agric For Meteorol*, **114**: 15 ~ 30
- 44 Pypker TG, Fredeen AL. 2003. Below ground CO<sub>2</sub> efflux from cut blocks of varying ages in sub-boreal British Columbia. *For Ecol Manage*, **172**: 249 ~ 259
- 45 Qi Y, Xu M, Wu JG. 2002. Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget; Nonlinearity begets surprises. *Ecol Model*, **153**: 131 ~ 142
- 46 Raich JW, Tufekcioglu A. 2000. Vegetation and soil respiration; Correlations and controls. *Biogeochemistry*, **48**: 71 ~ 90
- 47 Raich JW. 1998. Aboveground productivity and soil respiration in three Hawaiian rain forests. *For Ecol Manage*, **107**: 309 ~ 318
- 48 Rayment MB, Jarvis PG. 2000. Temporal and spatial variation of soil CO<sub>2</sub> efflux in a Canadian boreal forest. *Soil Biol Biochem*, **32**: 35 ~ 45
- 49 Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, et al. 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Glob Change Biol*, **8**: 851 ~ 866
- 50 Rodeghiero M, Cescatti A. 2005. Main determinants of forest soil respiration along an elevation/temperature gradient in the Italian Alps. *Glob Change Biol*, **11**: 1024
- 51 Samuelson LJ, Kurt J, Tom S, et al. 2004. Intensive management modifies soil CO<sub>2</sub> efflux in 6-year-old *Pinus taeda* L. stands. *For Ecol Manage*, **200**: 335 ~ 345
- 52 Sato A, Seto M. 1999. Relationship between rate of carbon dioxide evolution, microbial biomass carbon, and amount of dissolved organic carbon as affected by temperature and water content of a forest and an arable soil. *Commun Soil Sci Plant Anal*, **30**: 2593 ~ 2605
- 53 Scott-Denton LE, Sparks KL, Monson RK. 2003. Spatial and temporal controls of soil respiration rate in a high-elevation, subalpine forest. *Soil Biol Biochem*, **35**: 525 ~ 534
- 54 Shen RF, Brookes PC, Powlson DS. 1997. Effect of long-term straw incorporation on soil microbial biomass and C and N dynamics. *Pedosphere*, **7**: 297 ~ 302
- 55 Simunek J, Suarez DL. 1993. Modeling carbon dioxide transport and production in soil. 1. Model development. *Water Resour Res*, **29**: 487 ~ 497
- 56 Striegl RG, Wickland KP. 1998. Effects of a clear-cut harvest on soil respiration in a jack pine-lichen woodland. *Can J For Res*, **28**: 534 ~ 539
- 57 Suarez DL, Simunek J. 1993. Modeling of carbon dioxide transport and production in soil. 2. Parameter selection, sensitivity analysis, and comparison of model predictions to field data. *Water Resour Res*, **29**: 499 ~ 513
- 58 Subke JA, Reichstein M, Tenhunen JD. 2003. Explaining temporal variation in soil CO<sub>2</sub> efflux in a mature spruce forest in Southern Germany. *Soil Biol Biochem*, **35**: 1467 ~ 1483
- 59 Subke JA, Tenhunen JD. 2004. Direct measurements of CO<sub>2</sub> flux below a spruce forest canopy. *Agric For Meteorol*, **126**: 157 ~ 168
- 60 Swanston CW, Caldwell BA, Homann PS, et al. 2002. Carbon dynamics during a long-term incubation of separate and recombined density fractions from seven forest soils. *Soil Biol Biochem*, **34**: 1121 ~ 1130
- 61 Takahashi A, Hiyama T, Takahashi HA, et al. 2004. Analytical estimation of the vertical distribution of CO<sub>2</sub> production within soil; Application to a Japanese temperate forest. *Agric For Meteorol*, **126**: 223 ~ 235
- 62 Van Hees PA, Jones DL, Finlay R, et al. 2005. The carbon we do not see - The impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils; A review. *Soil Biol Biochem*, **37**: 1 ~ 13
- 63 Vanhala P. 2002. Seasonal variation in the soil respiration rate in coniferous forest soils. *Soil Biol Biochem*, **34**: 1375 ~ 1379
- 64 Vestgarden LS. 2001. Carbon and nitrogen turnover in the early stage of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needle litter decomposition; Effects of internal and external nitrogen. *Soil Biol Biochem*, **33**: 465 ~ 474
- 65 Wang W-J (王文杰). 2004. Methods for the determination of CO<sub>2</sub> flux from non-photosynthetic organs of trees and their influences on the results. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, **24**(9): 2056 ~ 2067 (in Chinese)
- 66 Wang WJ, Dalal RC, Moody PW, et al. 2003. Relationships of soil respiration to microbial biomass, substrate availability and clay content. *Soil Biol Biochem*, **35**: 273 ~ 284
- 67 Wang YP, Polglase PJ. 1995. Carbon balance in the tundra, boreal forest and humid tropical forest during climate change: Scaling up from leaf physiology and soil carbon dynamics. *Plant Cell Environ*, **18**: 1226 ~ 1244
- 68 Widen B. 2002. Seasonal variation in forest-floor CO<sub>2</sub> exchange in a Swedish coniferous forest. *Agric For Meteorol*, **111**: 283 ~ 297
- 69 Winkler JP, Cherry RS, Schlesinger WH. 1996. The Q10 relationship of microbial respiration in a temperate forest soil. *Soil Biol Biochem*, **28**: 1067 ~ 1072
- 70 Wiseman PE, Seiler JR. 2004. Soil CO<sub>2</sub> efflux across four age classes of plantation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) on the Virginia Piedmont. *For Ecol Manage*, **192**: 297 ~ 311
- 71 Wuthrich C, Schaub D, Weber M, et al. 2002. Soil respiration and soil microbial biomass after fire in a sweet chestnut forest in southern Switzerland. *Catena*, **48**: 201 ~ 215
- 72 Xu M, Ye Q. 2001. Soil-surface CO<sub>2</sub> efflux and its spatial and temporal variation in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Glob Change Biol*, **7**: 667 ~ 677
- 73 Yi Z-G (易志刚), Yi W-M (蚁伟民), Zhou L-X (周丽霞). 2003. Advances in the research on the methods for separating the components of soil respiration. *Chin J Ecol (生态学杂志)*, **22**(2): 65 ~ 69 (in Chinese)
- 74 Zheng DL, Chen JQ, LeMoine JM, et al. 2005. Influences of land-use change and edges on soil respiration in a managed forest landscape. *For Ecol Manage*, **215**: 169 ~ 182
- 75 Zimmermann S, Frey B. 2002. Soil respiration and microbial properties in an acid forest soil: Effects of wood ash. *Soil Biol Biochem*, **34**: 1727 ~ 1737

作者简介 栾军伟,男,1982年出生,硕士研究生.主要从事森林生态系统碳循环方面的研究. E-mail: luan\_jw@yahoo.com.cn

责任编辑 李凤琴