

林木非同化器官 CO₂ 通量的测定方法及对结果的影响

王文杰

(东北林业大学 森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

摘要: 林木非同化器官的气体交换特性是研究森林 CO₂ 通量过程中的一个必须考虑的因子, 但是目前对于如何测定并没有标准方法。综述研究根系呼吸的 6 类 10 种方法、研究树干和树枝呼吸的 2 类方法, 并对各种方法的优缺点和最新研究成果进行了讨论。在此基础上, 收集前人研究结果 (65 个根系呼吸占土壤总呼吸比例的数据, 59 个美国黄松 (*Pinus ponderosa*) 树干呼吸数据) 对不同研究方法对测定结果的可能影响进行了评述。根系呼吸对土壤呼吸的贡献率在 5%~90% 之间, 而近 60% 的研究结果显示土壤呼吸中根呼吸所占比例为 40%~70%。不同研究方法测定的根系呼吸结果不同, 其中, 使用同位素标记法测定的根系呼吸占土壤总呼吸的比例最低 (40%), 而根系排除法和树干环剥法测定结果最高, 较同位素标记法 (人工同位素标记法和天然同位素丰度法) 的测定结果高 33%, 较根系分离法的测定结果高 7%, 表明根系排除法和树干环剥法对根际环境的扰动破坏可能导致估计偏高, 而根系分离法中根系死亡导致呼吸速率降低和根系受伤导致呼吸增加之间的补偿作用, 仅仅使测定结果稍微偏高。对树干呼吸的统计结果显示, 当以树干表面积为基准时, 离体测定结果较活体测定结果平均高 74% ($p=0.013$); 而当用边材体积为基准时, 离体测定结果平均比活体测定结果高出 56 倍, 但也有部分结果差异不显著。说明离体测定的结果往往导致结果偏高, 尚需要更深入实验对此进行检验。因此, 不同研究方法对于林木非同化器官 CO₂ 的测定结果影响较大, 当使用不同方法对比研究时需要对此充分考虑。

关键词: CO₂ 通量; 林木非同化器官; 根系呼吸; 树干呼吸; 测定方法

Methods for the determination of CO₂ flux from non-photosynthetic organs of trees and their influences on the results

WANG Wen-Jie (Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(9): 2056~2067.

Abstract: The CO₂ exchange feature of non-photosynthetic organs of trees is important in monitoring forest CO₂ flux. However, up to date, no standard method has been suggested in these measurements. Six categories of 10 methods for separating root respiration from soil respiration, and 2 methods for measuring stem or branch respiration were reviewed. The advantage and disadvantage of each method and its recent advance were also discussed. Under the light of these discussion, data from previous references (65 data of root respiration and 59 stem respiration data of *Pinus ponderosa*) were collected to analyze the influence of different methods to the results. The results showed that root respiration contributed 5% to 90% of total soil respiration, and near 60% data ranged from 40%~70%. Study methods showed somewhat influences on the results of root respiration. The contribution of root respiration to total soil respiration was ca. 40% measured by the isotopic labeling methods, but this value was enhanced by 33% for those measured by the root exclusion methods and the stem girdling method, and 7% higher than that measured by the root separation method. This finding indicates that the root exclusion methods and the stem girdling method may overestimate the root respiration since they disturbed the root system and rhizosphere. Comparing with in vivo method, the stem respiration rate was overestimated by 72% using the in vitro method based on stem surface area; while, it was overestimated by 56 times based on sap wood volume for the in vitro method in same study. Therefore, it is necessary to

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30300271)

收稿日期: 2003-11-28; **修订日期:** 2004-06-13

作者简介: 王文杰 (1974~), 男, 河北易县人, 博士生, 讲师, 主要从事树木生理生态学与全球变化研究。E-mail: wwj225@mail.hl.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30300271)

Received date: 2003-11-28; **Accepted date:** 2003-06-13

Biography: WANG Wen-jie, Ph. D. candidate, Lecturer, mainly engaged in tree ecophysiology and global warming. E-mail: wwj225@mail.hl.cn

fully considerate the method-induced difference when comparisons are carried out by different methods.

Key words: CO₂ flux, non-photosynthetic organ of forest tree, root respiration, stem respiration, methods

文章编号:1000-0933(2004)09-2056-12 中图分类号:Q945.1,Q948 文献标识码:A

我国的森林生态系统是陆地生态系统中最重要的重要组成部分之一,具有较大的 CO₂ 负通量,是一个重要的 CO₂ 库^[1]。以往的研究往往过于偏重于森林生态系统的巨大光合能力,并且开发了比较完备的机理模型用于估计叶片和冠层水平的光合生产力^[2]。然而,森林生态系统的 CO₂ 通量特征并不仅仅决定于同化器官的光合积累能力。有越来越多的研究结果证明一个森林生态系统的 CO₂ 通量特征(吸收还是放出 CO₂)更多的决定于非同化器官 CO₂ 通量特性^[3,4]。也就是说要想使林分更多的吸收二氧化碳,应该更加深入的了解非同化器官的通量特征。林木非同化器官中占有重要位置的两个部分是根系和树干(树枝)。树干是森林生态系统内最大的生物量储存体,正像 Maier 所述,它不仅能够代表森林的经济产量,而且对于全球变化研究者来讲更是长期而巨大的碳库^[5]。环境变化和经营措施可以改变非同化器官的自养呼吸与生长之间的比例情况,对这一情况的了解能够加强正确评价森林生产力及 CO₂ 通量。土壤呼吸在全球变化中的重要作用已经毋庸置疑^[6],而其中根系在全球变暖过程中最为引人注意的原因在于植物在 CO₂ 升高的情况下,往往加大地下碳输入量,从而影响土壤碳库的大小,对这一过程的理解可以帮助人们通过过程调控来缓解全球 CO₂ 升高趋势^[7,8]。可见,对林木非同化器官的通量特征进行研究是必要的,但这一领域的研究还不太深入。

区分土壤中根呼吸的方法有 3 类即分量综合法(Component integration),根去除法(Root exclusion)和同位素法(Isotopic methods)^[9],而有的学者认为严格来讲只有与同位素法相关的 4 种方法即同位素稀释法(Isotope dilution method)、根际放置物模型估计法(model rhizodeposition technique)、¹⁴C 标记动态法(¹⁴CO₂ efflux dynamics method)和排除物洗涤法(exudates elution procedure)^[10~12],而有学者最近又提出了树干环剥法(Stem-girdling method)^[13~15]。测定树干(树枝)呼吸主要包括活体测定和离体测定,两种方法对测定结果的影响及其可比性报道较少。因此,对于非同化器官 CO₂ 通量的测定方法,目前并没有统一的认识。在这种背景下,有必要对非同化器官的研究方法进行评述,了解不同方法的优缺点,并进一步探讨不同方法对测定结果的可能影响。

为方便对上述问题的探讨,本文的基本框架设计为:(1)对根系和树干(树枝)呼吸测定的方法进行评述;(2)综合不同学者的测定数据,对于不同方法对于测定结果的可能影响进行统计分析。

1 根呼吸的测定方法

由于根系与土壤的紧密关系,对于测定根系呼吸,实质就是如何把它从土壤呼吸中区分出来。测定根系呼吸的仪器设备与测定土壤呼吸的仪器设备相同,主要是闭路动态测定法(Closed-dynamic-chamber method)、闭路静态测定法(Closed-static-chamber method)、开路测定法(Open-chamber method)和涡旋相关法(Eddy-covariance method)和碱吸收法(Chemical absorption method)以及土壤 CO₂ 剖面法(Soil CO₂ profile method)法等,这些方法的基本原理和优缺点已经进行了比较详细的论述^[16]。从原理上看,这些方法本身都可以用于测定根系呼吸,应注意事项也基本相同,这里不在叙述。按照对根系呼吸测定的准确程度,以下主要探讨区分土壤呼吸与根系呼吸的基本方法(表 1),并对不同方法的优缺点进行了探讨。

表 1 林木非同化器官 CO₂ 通量测定方法

Table 1 Methods used in measuring the CO₂ flux from non-photosynthetic organs of trees

测定项目 Items	类别 Category	测定方法名称 Name of method	
根系 Root	室内培养 Laboratory culture	室内培养法 Laboratory culture method	
	根系分离 Root separation	根系分离法 Root separation method	
	根系排除 Root exclusion	壕沟隔断法 Trench method	壕沟隔断法 Trench method
		根系去除法 Root removal method	根系去除法 Root removal method
		林间空隙法 Gap formation method	林间空隙法 Gap formation method
	树干环剥 Stem girdling	树干环剥法 Stem girdling method	
	人工同位素标记 Manual isotope labeling	同位素脉冲标记法 Isotope pulse labeling method	同位素脉冲标记法 Isotope pulse labeling method
		同位素连续标记法 Isotope continuous labeling method	同位素连续标记法 Isotope continuous labeling method
		天然同位素丰度 Natural isotope abundance	稳定同位素丰度法 Stable isotope abundance method
树干树枝 Stem branch	活体测定 <i>In vivo</i>	放射性同位素丰度法 Radiocarbon isotope abundance method	
	离体测定 <i>In vitro</i>	活体测定法 <i>In vivo</i> method 离体测定法 <i>In vitro</i> method	

1.1 室内控制培养法(Laboratory culture method)

这一方法的基本思想是相同培养基、培养液或土壤的呼吸一定,栽植植物生长过程中导致土壤释放的 CO_2 增加就是根系呼吸。Bekku 等利用这一方法测定了植物(马唐, *Digitaria adscendens* 和美洲猪草, *Ambrosia artemisiifolia*)从根系向土壤运输碳的情况,通过在根箱内放置小的玻璃球来培养植物根系,发现运输到根系有机物占总光合产量的 3.1%~13%,而其中大部分(48%~89%)都通过根呼吸消耗掉^[17]。Lu 等在根箱内以石英砂为基质来培养植物测定根系呼吸,其中石英砂首先在 430 C 的马弗炉中充分氧化,结果发现根呼吸对 N 素营养供应呈现先增长后持平状态,即当 N 素营养供应超过一定水平后,根呼吸不再随之增长^[18]。另外, Martínez^[19]应用营养液培养法对 3 种常绿树种(灌木栎, *Quercus coccifera*; 欧洲栓皮栎, *Q. suber* 和 *Q. rotundifolia*)和 4 种落叶树种(*Q. canariensis*, *Q. faginea*, *Q. fruticosa* 和 *Q. pyrenaica*)根的生长呼吸和维持性呼吸进行了测定,发现营养液培养法是进行生长呼吸与维持呼吸测定较为理想的方法,尤其是对比不同种之间的差异^[19]。

室内控制法对于区分根系呼吸中的根系自养呼吸、根系排出物以及死亡根系呼吸具有优势^[18],这是下面其他几种方法如根系排除根系法不能够完成的。其缺点主要表现在室内实验能否真正代表野外实际情况。

1.2 根系分离测定法(Root separation method)

本方法是最为传统的方法,Chapman 记载最早在 1923 年就开始使用这一方法对根系呼吸进行测定^[20],其基本思路是把根与土壤分离开然后单独进行根呼吸测定。有些研究是把根全部切断用水冲洗之后测定^[21],也有一些研究是在没有切断的情况下测定^[22],也有研究者为了保护根际环境少受伤害,建议不用冲洗而携带部分土壤进行根系呼吸测定^[9]。应用分离法对北美 10 种森林根系的研究结果发现裸子植物根系呼吸较被子植物呼吸小,不同根系对温度的响应即 Q_{10} (温度每升高 10 C 呼吸升高的相对量)没有明显区别,根系的 N 含量的差异能够解释根系呼吸的差异^[39]。

具体优点是简单易行,测定方便。最大的缺点就是对根际环境的破坏太大,增加了受伤呼吸,而降低了根系生长呼吸,即使不切断也要注意测定时间问题,时间过长会导致根系萎蔫。例如有些实验要求野外土样采集到根系冲洗、呼吸测定不应该超过 1.5h^[39]。

1.3 排除根法(Root exclusion method)

具体包括根系去除法(Root removal method),壕沟隔断法(Trench method),和林间空隙法(Gap formation method)3 种。

(1)根系去除法(Root removal method) 原理是人工去除测定区域土壤中根系之后回填,去除根系前与后的测定结果之差是根系呼吸。Wiant 在一个 29 年生的混交林通过去除 0.5m×0.5m 内 30cm 深的根系土壤回填之后,发现 45%~66%的土壤呼吸来自于根部^[9](表 2)。Edwards 通过这一方法对松树苗的根系呼吸进行了测定,首先测定栽培树苗的花盆的呼吸总量,然后去除根系平衡 2d 后对土壤进行测定,结果显示 54%~78%的土壤呼吸来自根系。近年来研究中应用较少。

这一方法优点是能够量化表示单位根系的呼吸速率,便于对根系总呼吸量的估计,这一点与根系分离测定法相同。测定过程的一个关键是去除根系土壤呼吸测定的时间界定,如果时间太长将会导致根系再侵入,而时间太短将导致土壤呼吸测定值偏高(土壤深层大量贮存的 CO_2 瞬间释放)。而且,其对土壤结构影响严重,破坏程度超过了壕沟隔断法,长期野外设置往往导致去除根系区土壤湿度增加,这可能会影响测定结果^[9]。

(2)壕沟隔断法(Trench method) 基本思路是挖掘深沟并用隔板隔断内部与外部土壤的联系,保证测定区域新生根系不再侵入,对照区与处理区测定结果之差就是根系呼吸。这一方法可以应用在不同的生态系统中,壕沟的深度需要根据根的深度来确定。Bowden 等在美国哈佛大学实验林(Harvard Forest)的硬阔叶林内设置了一系列的 3×3m 的隔断实验,隔板的设置深度为 70~100cm,发现根的呼吸所占比例为 33%^[29](表 2)。Buchmann 设置了一个时间系列的壕沟隔断法实验,发现设置半年之后比刚刚设置降低 20%~30%,但是,设置 1 个月与半年的没有显著区别,说明这一方法设置后很快就稳定了^[40]。Rey 等在一个柞木(*Quercus cerris*)林内通过挖掘 20cm 宽 1m 深的壕沟来设置 2m×2m 的隔断实验,在测定前放置了一个生长季来减少切断根系和根际微生物菌根等腐烂过程对呼吸测定的影响,测定结果显示 23%土壤呼吸来自根系呼吸^[24](表 2)。同样 Lavigne 等通过壕沟隔断法研究胶冷杉(*Abies balsamea*)林发现,土壤呼吸对温度的依赖特性与其说是受土壤异养呼吸过程影响不如说主要受来自根的呼吸^[41],这与 Boone 等通过相同方法对根系呼吸的研究结果相似^[42]。Boone 等的研究结果认为根系对温度的敏感程度显著高于土壤,然而也有研究认为根系呼吸对温度的反应并不比土壤本身敏感^[15,24]。

这一方法的实用性和简单性使这一方法利用比较普遍。缺点包括造成隔离处理区域大量的死根系,对根系呼吸测定的影响很难估计。也不能估计定量根系呼吸速率的大小,限制了根呼吸的量化表示,这一点根系分离测定法和根系去除法都能够测定。另外一个缺点与根系去除法相同,容易导致土壤湿度在隔离处理区域明显升高而使测定不准确^[9]。

(3)林间空隙法(Gap formation method) 基本思路是通过开辟林间空隙的方法,抑制林间空隙内的根系呼吸,林间空隙与林内的呼吸速率根据的呼吸速率。Brumme 应用这种方法测定了山毛榉树根系的呼吸速率,一个直径 30m 的林隙被人工形成两年后与对照进行了对比,发现土壤根系呼吸占土壤总呼吸的 40%^[26](表 2)。应用类似的方法, Nakane 等发现成熟的落叶阔叶

林内根呼吸所占的比例为 51%^[28](表 2),然而它的实验由于没有进行足够长时间的放置,所以可能把根系受伤呼吸也考虑为土壤呼吸,可能降低了根系呼吸的比重,据估计林隙内死根的呼吸可能达到测定值的 20%^[9]。Ohashi 等也应用这一方法对日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)人工林进行了研究,结果显示 49%~57%的土壤呼吸来自根呼吸,不过 2.5m×2.5m 的小林间空隙对于测定结果可能会产生影响^[27](表 2)。

新兴的测定根系呼吸方法,具有实地测定与根际生境破坏小的优点。使用过程中需要保证林间空隙的足够大,以确保边缘林木根系不能够达到测定位置。但过大的空隙不仅可以影响温度而且可以直接影响土壤内有机物的分解^[43]。与壕沟隔断法相似,还需要考虑的是如何防止林隙内土壤的温度和湿度的变化,如 Nakane 等通过遮荫方法避免林隙温度升高,而通过使用除草剂来防止其它先锋种的侵入^[28]。

表 2 不同方法测定根呼吸所占土壤总呼吸的百分率

Table 2 Contribution of root respiration to total soil respiration measured in different methods

方法 Method	比例 Ratio(%)	植物名称 Species name	参考文献 Ref.	方法 Method	比例 Ratio(%)	植物名称 Species name	参考文献 Ref.
分离根法 Root separation	12~62	<i>Picea abies</i> & <i>Pinus sylvestris</i>	23	根排除法 Root exclusion	84	<i>Quercus</i> spp.	9
	40	<i>Quercus</i> spp.	9		49	<i>Cryptomeria japonica</i>	27
	48	<i>Quercus</i> spp.	9		67	<i>Pinus taeda</i>	9
	6, 11	<i>Quercus</i> spp.	9		78	<i>Pinus taeda</i>	9
	54	<i>Picea mariana</i>	9		54	<i>Pinus taeda</i>	9
	82	<i>Picea mariana</i>	9		67	<i>Pinus taeda</i>	9
	90	<i>Pinus ponderosa</i>	9		40, 65	<i>Pinus resinosa</i>	9
	60	<i>Populus tremuloides</i>	9		49	<i>Pinus densiflora</i>	9
	50	<i>Quercus/carya</i> spp.	9		44. 5	<i>Tsuga</i> spp.	9
	22, 36, 77	<i>Liriodendron</i> spp.	9		51	Broad-leaved	28
	50. 5	Tropical deciduous	9		15	Hardwood	29
	23	<i>Nothofagus</i> spp.	9		33	<i>Quercus/Acer</i> spp.	30
	55	Tropical forest	9		60	<i>Fagus sylvatica</i>	31
	43	Tropical forest	9	环剥法 Stem girdling	56, 37, 52	<i>Pinus sylvestris</i>	13
	49	Tropical forest	9		65	<i>P. sylvestris</i>	15
	5, 20	<i>Fagus</i> spp.	9	人工同位素标 记法 Artificial isotopic	49	<i>Pinus taeda</i>	32
根排除法 Root exclusion	23	<i>Quercus cerris</i>	24		28	<i>Pseudotsuga</i> spp.	33
	28	<i>Pseudotsuga</i> spp.	33		12	<i>Pseudotsuga</i> spp.	33
	69, 30, 50	<i>Betula</i> spp.	9		25	<i>Pseudotsuga</i> spp.	33
	90	<i>Quercus</i> spp.	9		30	<i>Pseudotsuga</i> spp.	33
	48, 52	<i>Quercus</i> spp.	9		20	<i>Populus euramericana</i>	34
	52	<i>Quercus rubra</i>	25	天然同位素丰 度法 Natural isotopic abundance	40, 25, 75	<i>Fagus&Picea</i> spp.	9, 32
	55. 5	<i>Pinus</i> spp.	9		49, 59, 66	Mixed forest	36
	40	<i>Fagus</i> spp.	26		35~45	Mixed conifers	37
	51	<i>Pinus elliotii</i>	9				
	62	<i>Pinus elliotii</i>	9				

1.4 树干环剥法(Stem girdling method)

树干环剥法是欧洲科学家近些年才使用的一种方法^[13~15]。其基本原理是通过环剥树干的方法,使得根系营养得不到供应,抑制根系生长呼吸,但根系吸收水分功能健在保证了处理区域与对照区域土壤湿度差异较小。这样,处理区域与对照区域的差表征了根系呼吸,在 2000 年初,瑞典科学家分别建立了 9 个 900 m² 的树干环剥区(欧洲赤松, *Pinus sylvestris*)进行对照实验,实验结果发现 5d 之内降低 37%, 2~3 个月降低 54%, 而两年左右降低 63%, 因此土壤呼吸中根呼吸所占的比例很高,而光合作用产物的供应很大程度上决定了根系呼吸,当然这里所指的根系呼吸包括了由于没有营养供应而死亡的菌根呼吸和根系死亡呼吸。Singh 等发现当土壤温度在 20d 内降低 6℃ 的情况下,土壤异养呼吸降低了但是根呼吸没有降低,从而得出根呼吸可能对温度的响应没有像以往研究那样敏感^[15]。此外通过树干环剥时间上的差异可以计算出土壤呼吸中外生菌根的呼吸所占比例达到三分之一^[14],目前区别土壤呼吸中菌根呼吸量是一个研究难点也是一个热点,这显示了树干环剥法有一定的应用性。

这也是一个新兴的测定根系呼吸的方法。其优点在于解决了其他方法不能够解决的一些难题,如新近形成光合产物对根系呼吸的影响,菌根呼吸在根系呼吸中的重要性,以及排除根法中土壤湿度升高问题。这一方法的缺点是对树木的破坏性较大。其测定结果包括菌根呼吸和具有输送水分功能的生存根系的维持呼吸,严格来讲,并不是全部根系呼吸。

1.5 人工同位素标记法(Artificial isotope labeling method)

有关同位素分馏作用以及对环境的影响作用中文已经有较为详细的论述^[44],也有学者对其在植被生态学方面的应用进行了系统论述^[45~47],以下就其在如何区分土壤呼吸与根系呼吸方面的进展进行论述。

人工同位素标记法包括两个方面,其一是同位素脉冲标记法,其二是同位素连续标记法。当然还包括其中的一些方法的延伸如双同位素(¹³C和¹⁸O)标记法^[48]以及同位素稀释法^[10]等,但基本上都是以上两种方法的拓展。其中同位素(¹³C和¹⁴C)脉冲标记法的基本思想是把植物置于¹⁴C或者¹³C环境内处理之后通过跟踪标记同位素C的去向,定量分析一段时间内的碳平衡来估计根系呼吸。通过叶片饲喂方法,Horwath等研究了3m高的2年生扦插杨树(*Populus euramericana*)苗,野外饲喂是通过一个自制的3.2m×3m×4m的有机玻璃箱子,而实验的8棵树的根部使用胶合板隔成1m³土块(Trenching box),这样通过从树冠上方饲喂¹⁴CO₂,然后通过按月份采样进行测定,结果表明根部呼吸占总土壤呼吸的20%左右^[34](表2)。当然,一些其它的饲喂方法也值得借鉴。Edwards等通过树干注射¹⁴C蔗糖的方法在野外生境下对3种树木(北美鹅掌楸 *Liriodendron tulipifera*; 短叶松 *Pinus echinata* 和白橡木 *Quercus alba*)进行了重复同位素标记实验^[49],结果发现实验的初期(7d)¹⁴C大量运输到树根部,在之后为期10个月的实验过程中发现有明显的季节变化。这种方法被认为是应用瞬间同位素标记方法进行根系呼吸季节变化研究的成功典范^[9]。Kuzyakov等所使用的同位素稀释法和根际放置物模型估计法、¹⁴C标记动态法其实质都是同位素脉冲标记方法,只是同位素的施放方式上的差异,如根际放置物模型估计法的标记碳水化合物是放于根际,这与Edwards等的思想有类似性,但是其测定植物是草本^[10]。当然,也可以通过所谓重复脉冲标记方法对林木根系的季节变化进行研究,但是这方面的研究在森林系统的研究很少,大部分都是在草本植物或者农作物上面进行的^[10,11,13]。如果把根系呼吸再细分的话,至少应该分为根系死亡过程呼吸、活根呼吸以及根系排出有机物作为营养供应的微生物菌根的呼吸。以往的研究往往是通过培养基如土壤进行灭菌处理形成对照的室内试验能够完成这项任务^[17],然而由于根际生境的变化把这样的结果外延到野外有一定的困难^[13]。基于放射性同位素¹⁴C的脉冲标记法,最近已经对这一问题进行了有效解决^[11~13]。

所有同位素标记方法的共同优点就是对土壤根系系统没有破坏性,能够最准确的反映根系呼吸的情况。同位素脉冲标记法也具有这一优点。因为树木较大饲喂困难和周期长测定困难等因素,这一方法对林木的应用远比其他农作物和草本少。其缺点主要包括不能够对植物进行全面均匀标记从而导致在计算根系呼吸过程中出现错误估计^[50],以及¹⁴C对一些不稳定化合物与稳定化合物的去向差异性导致过高估计根系呼吸^[51],此外这一方法经常使用¹⁴C放射性同位素对实验者的伤害问题以及垃圾处理、实验费用高等都限制了这一方法的使用^[9]。因为¹⁴C标记过程中,植物体内的运输未达到平衡态,所以用一般的简单的数学方法很难准确估计根系呼吸所占的比例^[9,34],有关计算问题可参看Kuzyakov等和Dawson等相关论述^[10,47]。

人工同位素标记法的另外一种方法是同位素连续标记法(Isotopic continuous labeling method)。其基本思想是指把植物整个个体全部放置在标记的CO₂中,从而使得植物整个个体均匀的受到标记,包括不安定的代谢产物和稳定的结构组成化合物,通过植物对同位素的分馏作用计算根系呼吸所占比重。一般用稳定同位素¹³C标记而很少用放射性同位素¹⁴C进行标记实验。通过¹³C标记的自由CO₂交换实验装置(Free Air Carbon dioxide Exchange,FACE)已经证明能够很好的测定区分根系呼吸与土壤呼吸^[32]。FACE实验的优势在于能够把一个活体的生态系统放置于升高的CO₂环境之内而不用传统的方式(人工气候箱)将植物系统包围上(经常造成植物处于逆境状态)。当用燃烧后的天然气作为CO₂升高用的气体时(这种气体的¹³C被大量消耗而具有单一的¹³C丰度,δ¹³C为-40‰)^[11,12,52],人们就能够对生态系统进行长期的同位素标记实验。计算根系呼吸占土壤呼吸的比例采用下式^[32]:

$$f = (d - d_0) / (d_1 - d_0)$$

式中, d 是指土壤放出CO₂的δ¹³C, d_0 是异养呼吸的δ¹³C(用土壤有机质的δ¹³C代替), d_1 是土壤根系呼吸的CO₂的δ¹³C,一般取根系的δ¹³C代替因为呼吸过程并没有产生同位素的分馏现象^[48]。根据以上计算得出根系的呼吸总土壤呼吸的26%~55%(表2)。

连续同位素标记法除具有同位素标记法的共同优点外,其优点还包括能够全面均匀的对植物进行标记,而且由于进行的一种稳定同位素标记,所以计算往往简单明了,不像脉冲标记那样需要很多的处理甚至各种模型才能够计算根系呼吸所占比例^[12,13]。其缺点是其时间分辨率不够精确,如不能够描述瞬间的C流向问题,而这一点脉冲法同位素标记能够完成。而且这种实验的分析仪器以及FACE的维持费用都相当昂贵,限制了其广泛应用。

1.6 天然同位素丰度法(Natural isotope abundance method)

本方法的基本原理是应用大气中同位素的差异变化以及植物对同位素的分馏作用来对植物根系呼吸进行分析,包括两个方面,一是自然稳定同位素(¹³C)标记法和自然放射同位素(¹⁴C)标记法。自然稳定同位素法(Natural stable isotope abundance method)是一种很好的同位素方法。避免了人为添加放射性同位素对人体造成的伤害和垃圾处理危险。这一技术的主要理论基础是光合作用对同位素的分馏作用。C₃植物的δ¹³C约为-27‰,而C₄植物的δ¹³C约为-12‰。土壤呼吸的δ¹³C与其基质的δ¹³C值的相对差异性实验成功的保证。鉴于这种情况,天然同位素丰度法往往需要不同光合途径植被土壤进行交叉种

植实验,例如在长期生长 C3 植物的土地(已经大量消耗了同位素¹³C)上引入 C4 植物进行测定^[53,54]或者在 CO₂ 升高实验中引入¹³C 丰度低的气体^[32,48]。也有学者通过土壤移植的方法在林分内引进草地土壤^[38]。计算植物根系呼吸所占土壤呼吸的比例的方法与连续标记法大致一样。影响测定结果的还包括土壤透气性和土壤水分等,如果土壤透气性较差会导致测定结果偏低^[54]。

自然放射性同位素¹⁴C 丰度法又被称作原子弹¹⁴C 丰度法(Bomb ¹⁴C labeling method)。20 世纪 50~60 年代开发的核武器已经显著提高了大气中放射性同位素¹⁴C 的含量,也就创造了一个对于植物生态系统长期的放射性同位素¹⁴C 标记实验,其对植物全面均匀标记的程度是任何短期脉冲标记法不能完成的^[9]。由于燃烧没有¹⁴C 的化石燃料以及海洋对¹⁴C 的吸收作用,目前空气中的¹⁴C 的下降速率为每年 8%,因此自从核试验(1963 年)之后的任何一年的大气¹⁴C 丰度都可以用衰减速率和年份计算出来,这为利用¹⁴C 丰度法计算根系呼吸奠定了基础。最先使用这一方法的是 Dörr & Münnich^[35]。他们发现可以通过测定土壤有机质、大气 CO₂ 和土壤呼吸 CO₂ 中¹⁴C 丰度的方法可以定量刻画根系呼吸所占比例。其中一些前提是,根系呼吸所产生的¹⁴C 丰度可以用大气中 CO₂ 的丰度来代替,因为根系一般为近期叶片吸收空气中 CO₂ 而形成的;而土壤有机物分解所产生的 CO₂ 中¹⁴C 的丰度远远低于大气中¹⁴C 的丰度,主要因为土壤中有有机质分解较慢(周期可达上百年)而且是并受到大气中高¹⁴C 的影响较小。夏天较高的根系呼吸导致总土壤呼吸所产生的 CO₂ 的¹⁴C 丰度与大气中¹⁴C 丰度相近,说明大部分产生于根系呼吸,而冬天则相反土壤产生的 CO₂ 的¹⁴C 丰度与土壤有机质¹⁴C 丰度相近,说明大部分土壤呼吸来自于土壤有机质呼吸。Dörr & Münnich 基于上述原理对德国海德尔堡附近的森林土壤和草地土壤进行了计算,发现土壤年呼吸总量的 40%~50%应该归结于根系呼吸^[35](表 2)。Gaudinski 等在研究 Harvard Forest 的混交林土壤呼吸与根系呼吸时,也利用相似的方法,考虑到土壤系统组成上的复杂性,通过测定土壤系统的某一个点或者组分不能够准确代表土壤中¹⁴C 的丰度,通过把土壤分为 4 个部分,即枯叶、枯根(<2mm)、土壤腐殖质和矿质土壤来代表土壤系统长期储存的碳,通过计算其中¹⁴C 的丰度以及根系和土壤呼吸释放的¹⁴C 的丰度,结果认为 45%~66%的土壤呼吸为根系呼吸产生的^[36,37]。另外自然¹⁴C 丰度法还可以对根系的周转率进行计算^[36],因此可以对死亡根系周转率与土壤呼吸的关系进行探讨。

天然同位素丰度法的优点是能够不破坏生境的情况下估计根系呼吸,并且可以长期(年季或者数年)连续对植物进行全面标记。而且并不需要人为添加放射性元素。其缺点是不少土壤环境因素影响测定的假设,造成测定结果的不准确性。而且往往需要比较昂贵的仪器进行分析测试。

2 树干和树枝呼吸测定的方法

树干和树枝在森林生态系统中占据最大的比重,对其关注不仅是因为其为人类提供大量的经济产量,而且其所代表的重要的 C 库更为生态学家所关注^[5]。目前对树干呼吸的研究比较多,主要集中在影响树干呼吸的内在因素与外在因素,着重强调如何通过这些因素的组合来准确估计其 C 释放量及如何对其进行过程调控^[55,56],来减少释放量而增大储存量。相对于土壤呼吸和根呼吸而言,树干和树枝呼吸研究的较少,目前比较经常使用的方法主要分为活体测定法和离体测定(表 1)。

2.1 活体测定法(*in vivo* method)

活体测定主要是使用 CO₂ 红外线测定装置把树干或者树枝的一部分或者全部放置于测定室内对其释放 CO₂ 速率进行测定。在测定过程中可以通过闭路系统^[55,57,58],也可以通过开路系统^[5,59]。在使用闭路系统过程中需要保证测定室与外界不存在气压差,较小的气压差能够造成较大的误差。由于树干形状的差异,测定室很多都是自行设计的^[5,61],如 Damesin 自行设计了几套适用于不同树干大小的测定室,选择不同直径的塑料管,从中央劈开,然后设计两头与树干相互连接的塑料板焊接,使用一些胶泥保证与树干之间不漏气^[61]。使用的气体分析仪器多数是红外线分析仪,如美国 LICOR 公司的 LI6262^[5]、CID 公司的 LCA3^[62]或者其他系统^[63],记录数据一般采用数据存储器如 Campbell Scientific 公司的 CR10 系列数据记录仪。测定树枝呼吸所采用的仪器设备与树干呼吸测定设备一样,只是对测定室需要改造,使之能够密封树枝而不至于伤害树枝。自行设计测定室经常采用锡箔纸覆盖的方法,避免直射光线导致测定室温度升高,也可以防止一些幼嫩组织树枝的光合作用。也有学者直接使用测定土壤呼吸的测定室测定树干呼吸^[56~58]。这种方法主要是使用胶泥把 Li6400-09 土壤呼吸测定室与树干密封好,同时把测定室与树干之间用绳索固定。然后采用 LI6400 自带的土壤测定程序进行测定。如果有 LI6400 并且购置了 6400-09 土壤测定室的话,这一方法简单适用。其缺点主要是对树干直径较大(>10cm)的容易测定而对于直径太小的就很难密封。此外测定结果需要根据测定面积进行重新计算^[56,57]。因为树体高大,所以测定树枝呼吸往往用自动测定^[61,62],测定注意事项基本与树干呼吸测定相同。

树干和树枝呼吸的野外活体测定,对于理解树干呼吸的机理过程和定量估计树干树枝释放 CO₂ 总量有重要意义。在了解树干呼吸机理过程方面,如何准确计算生长呼吸和维持呼吸是关键。有关计算生长呼吸和维持呼吸基本上有两种方法^[64]。一种方法是直接算法,把呼吸测定值或者经过积分后的总量与生长速率和有关细胞维持的参数进行多元回归处理,直接区分生长呼吸和维持呼吸^[64]。另一种方法是用同位素示踪法,应用这种方法对树干呼吸进行了区分。首先,标准化后的树干呼吸值与木质部 N 含量、韧皮部 N 含量、木质部细胞大小、韧皮部细胞大小和树干生长速率进行多元线性回归,去除回归不显著因子,从而找到能够代表维持性呼

吸的参数。之后,根据第一步所找到的最佳参数(木质部和韧皮部细胞体积)作为代表木质部和韧皮部维持呼吸的参数,对每次测定的树干呼吸与树干生长速率、木质部活细胞体积、韧皮部活细胞体积进行多元线性回归。最后应用标准化回归系数代表不同组分(树干生长呼吸、木质部维持呼吸和韧皮部维持呼吸)对树干总呼吸的贡献率^[64]。估计树干和树枝生长呼吸和维持呼吸的另外一种方法叫做间接方法。其中一个重要的假设是把树木生长休眠期间的呼吸速率代表维持性呼吸。而且这种维持性呼吸在相同温度下整个季节内保持不变。一般以冬季的树干呼吸作为维持性呼吸,这样不同季节测定的呼吸值减去维持呼吸就得到生长呼吸,当然这需要计算维持呼吸的 Q_{10} 值,以便计算不同月份温度不同情况下的维持呼吸速率。通常计算维持呼吸和生长呼吸是基于1970年McCree提出后经Hesketh等修订的模型^[65]:

$$R = c \frac{dw}{dt} + m^* w$$

式中, c 代表了与生长速率相关的生长呼吸,而 m 代表了与植物大小相关的维持呼吸。 $\frac{dw}{dt}$ 代表生长速率,而 w 代表植物个体大小。目前所应用的模型大部分都是他的变型或者修正^[5,41,59,60]。Stockfors等应用以上两种方法对欧洲云杉(*Picea abies*)的树干呼吸进行了区分^[64],发现当应用直接方法进行计算时40%~59%的呼吸为生长呼吸,而当使用累积呼吸速率代替瞬间呼吸速率计算时,49%~51%的呼吸为生长呼吸,结果相差不大。使用间接方法计算时26%~38%为生长呼吸,低于第一种方法。Damesin等应用间接方法计算发现欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)树干呼吸的55%~58%是生长呼吸,比针叶树测定的结果高^[63]。而对树枝呼吸测定发现,<0.5cm树枝的呼吸有39%~48%是生长呼吸,0.5~2.0cm树枝的呼吸有51%~54%是生长呼吸,而>2.0cm树枝的呼吸有58%~60%是生长呼吸,有增高的趋势。不同研究者的研究结果也不尽一致,Ryan等的研究结果认为生长呼吸所占呼吸比例平均只有4%,即使以干物质积累为基准,也只能达到21%^[62]。树枝呼吸速率大小与体积成线性相关,但树冠不同部位的树枝呼吸也有区别^[62]。

树干和树枝呼吸测定所需解决的另外一个问题就是如何从测定室测定到整个林分的定量估计。有些学者已经进行了估计,如Damesin对树干和树枝分别进行了估计^[61],结果认为树干呼吸总量与树枝呼吸总量几乎相同,在林分碳平衡估计中忽视树枝呼吸将产生误差。尽管进行了估计但在其文章结论中也提及目前定量估计考虑因素不全面,需要深入研究^[61]。目前已经存在的结论包括树干呼吸受生长状态包括平均生长速率、树冠大小以及树干不同部位的影响^[56,62],因此,如何综合不同影响因素对树干树枝呼吸进行更加准确的估计成为今后研究的一个课题。国内学者对影响树干日变化因素进行分析认为水分差异可能是一个重要因素^[56],而应用离体测定与碱吸收法对北京地区3种主要森林的呼吸量进行呼吸总量估计表明,树枝呼吸和根系呼吸占系统总呼吸量的比重分别在16%~23%和8%~18%之间^[66]。应用类似的方法,对热带山地林的研究存在较大的差异,其结果认为,树干呼吸占总量的近50%,树枝呼吸约占23%,而根系仅占7%^[67]。可以看出,结论并不一致,需要进行更加深入的研究。

2.2 离体测定法(*in vitro* method)

离体测定法的原理简单,取下树干或者树枝的样本,然后把样品放入定量的容器(小瓶)中密封,使用气相色谱仪对小瓶内部气体浓度变化进行测定,记录测定时间间隔以及样品质量或体积。当然也可以用测定呼吸的其他仪器,如IRGA或者静态碱吸收法,但是取样少的情况下,测定精度可能不够。计算呼吸速率可以计算如下:

$$R = (\Delta CO_2 \times V) / (M \times T)$$

式中, ΔCO_2 是指测定期间 CO_2 浓度的变化, V 是放置样本容器的体积, M 是样本质量或者体积, T 是测定时间。也可以使用差示扫描量热仪(differential scanning calorimeter)通过呼吸过程中的热量平衡来计算呼吸速率^[68]。Pruyn通过气相色谱仪测定花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)不同径向部位木材呼吸的差异发现内树皮(1.5~3cm)的呼吸速率是边材(sap wood)呼吸速率的2~3倍,而外树皮的呼吸速率是边材呼吸速率的1.5~1.7倍,对美国黄松(*Pinus ponderosa*)的研究也得出类似的结果,心材的呼吸速率仅仅是边材呼吸速率的2%~10%,而形成层和韧皮部(内树皮)的呼吸是边材的3~17倍^[69]。当以组织含N量作为单位的话,树干径向不同部位的呼吸速率没有显著差异^[68],这对于解决树干呼吸到底应该使用表面积、边材体积还是组织含N量为表示单位的争论提供间接的佐证^[64,70]。在纵向差异方面,在树干上部的内树皮和边材呼吸是树干基部的1.4倍,这与通过野外实际测定的结果相类似^[56,63]。

测定树干呼吸的两种方法各有优点和缺点。活体野外测定方法优点是野外实地测定,能够准确代表测定树木的呼吸水平。其缺点是不能够细化树干不同组织的呼吸水平。室内离体测定的优点恰在于此。能够定量分析树干不同组分木质部、韧皮部以及形成层薄壁细胞的呼吸水平。但是,其缺点也是明显的。与测定根系呼吸的分离根系方法相同,对树干和树枝的破坏性太大,能否真正代表测定部位呼吸水平有待深入研究。Pruyn在使用这一方法时称测定的呼吸速率为呼吸潜能(respiratory potential)也正是考虑到这些数据。

3 不同测定方法对测定结果影响的比较分析

3.1 不同根系呼吸测定方法对根系呼吸测定的影响

对于不同方法是否影响根系呼吸测定, 主要焦点集中在根系受伤后是否影响评估根系呼吸在土壤总呼吸方面的比例上面。不同学者对此研究结果也不尽相同, 收集了 65 个研究结果对不同方法对根系呼吸测定的影响进行了评价。需要说明的是, 以上论述的根系测定方法中的方法 1.1, 主要用于室内控制试验, 不能够评价根系呼吸在土壤总呼吸中所占的比重, 所以没有进行论述。人工同位素标记法和天然同位素丰度法的实质都是通过同位素的分馏作用进行估计的, 所以放在一起作为同位素标记法进行论述。图 1a 说明了不同种方法对根系呼吸测定的影响。可以看出, 同位素标记法(人工同位素标记法和天然同位素丰度法)测定的根系呼吸量最小(40%), 而根系排除法(去除根法、壕沟隔断法和林间空隙法)最大(53%), 根系排除法与树干环剥法测定结果相差不大(0.5%), 根系分离法居中。同位素法对根部的扰动最小, 对根系几乎没有伤害, 如果把它作为基准的话, 根系分离测定法偏高 7%, 而根系排除法和树干环剥法较同位素法偏高约 33%, 较根系分离测定法高出 24%, 这可能和根系排除过程中的对根际环境的扰动有关。根系分离法较同位素法仅仅高出 7% 的原因是否与细根迅速死亡导致呼吸下降而粗根系受伤导致呼吸上升的相互补偿作用有关, 有待深入研究。

前人在对比研究中也对这些方法进行了一些论述。如 Kelting 等对北方红栎(*Quercus rubra*)林分的根系呼吸采用两种方法进行测定(根系分离法和壕沟隔断法), 其中根系分离法测定两种情况即切断根测定与不切断进行测定。结果表明, 壕沟隔断法测定结果使根系呼吸的比重偏高, 在假设根分离法测定结果为根系呼吸的情况下, 把壕沟隔断法与根系分离法测定结果之差推断为根际呼吸(Rhizosphere respiration), 所占比例为总土壤呼吸的 20%, 这里的根际呼吸是指在根系附近的微生物的呼吸^[25]。虽然, 这种区分方法有一定的局限性, 但是这一实验也从一个具体林分证明了根系分离法确实比根系排除法测定的结果要低, 这与本研究结果一致(图 1a)。根系分离法对根系呼吸的测定很难对实际根系的呼吸情况进行探讨, 一方面根系脱离其实际生存环境造成伤害呼吸可能造成高估呼吸速率^[20], 而另一方面根系脱离土壤后很容易造成细根死亡而降低其呼吸速率, 甚至很短的时间^[71]。土壤被扰动之后需要一段时间的平衡过程是根系排除法使用过程中需要注意的事项^[9], 平衡时间尺度最好是一个生长季或者 1a 以内, 因为根系死亡呼吸所占比例很高, 如日本的研究表明在林间空隙法中, 根系死亡过程中所占呼吸比例可高达 20%^[28]。需要注意的是平衡时间过长会导致根系的再侵入, 主要通过施用除草剂或者人工去除来完成^[28]。

根系呼吸对土壤呼吸的贡献率从 5%~90% (表 2), 具有很大的差异性。通过统计分析发现, 其中认为土壤呼吸中根呼吸所占比例在 40%~70% 的研究占据了所有研究的约 60%。认为根系呼吸占据土壤总呼吸的比例在 40%~60% 的研究最多(42%)。因此可以认为, 根系呼吸在多数情况下占据总土壤呼吸的 40%~70% 之间。

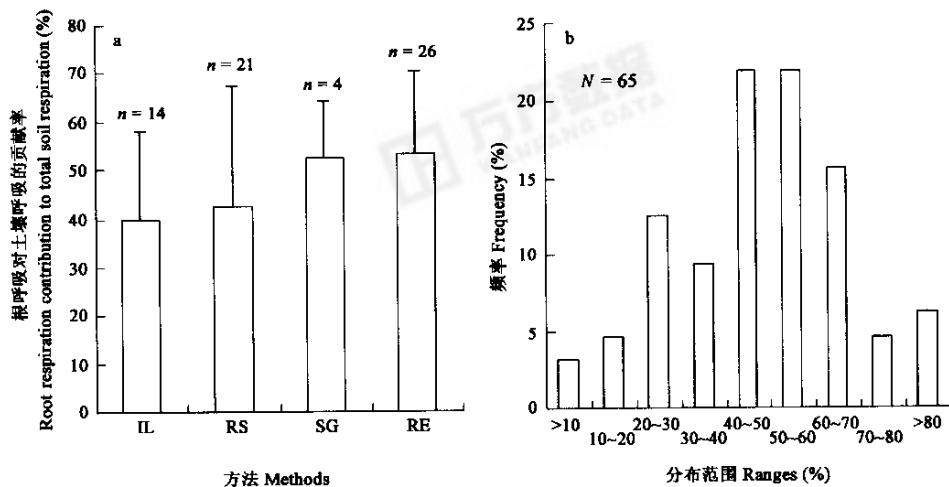


图 1 根系呼吸对土壤总呼吸的贡献率(a)不同方法对结果的影响(b)频率分布

Fig. 1 Root respiration contribution to total soil respiration (a) effects of different methods on respiration measurements (b) frequency distribution

IL 同位素法(人工同位素标记和天然同位素丰度法) Isotopic labeling methods (artificial isotopic labeling and natural isotopic abundance methods); RS 根系分离测定法 Root separation method; SG 树干环剥测定法 Stem girdling method; RE 根系排除测定法 Root exclusion methods

3.2 离体测定与实体测定对树干呼吸测定结果的影响

尽管 Pruyn 等提到了离体室内测定法可能不能够代表真实树干的呼吸(只能代表呼吸潜能),但是这一方法对于解决树干呼吸研究过程中的一些难题是有益的^[69]。Pruyn 等使用离体测定对 10 种树木的不同树干组织(树皮包括死亡部分和韧皮部、边材和心材)的呼吸进行了测定,结果认为以边材体积为单位的树干呼吸速率与边材体积呈现负相关关系,当树干 20% 左右组织处于生活状态情况下较 40% 左右处于生活状态的树干多呼吸出 1.3~3 倍的 CO₂,并据此推断出具有较多生活状态组织的树干的新陈代谢并不旺盛的结论^[72]。这样的研究通过活体测定是很难达到。当然活体测定是当今研究的主流,主要是能够在树体不受破坏的情况下,对呼吸进行了测定,可信度较高。这样就产生了一个问题,如何对两种方法进行评价? 能否有对比性? 也就是说,离体测定的结果能否有应用价值。

目前为止,对于这种方法与野外实体测定方面的对比还未见报道,这导致综合考虑各种影响因子对树干呼吸进行全面分析的困难。当对比不同研究者的研究时,发现有 5 位作者对同一树种进行了研究,选择测定温度大致与室内分离测定一致的结果列于表 3。对这些结果统计分析发现,当以树干表面积为基准时,离体测定结果较活体测定结果平均高 74%,方差分析表明差异显著($p=0.013$),而当用边材体积为基准时,离体测定结果平均比 Ryan 等和 Law 等结果高出 56 倍^[73,74],但是与 Carey 等测定的结果没有显著差异^[75]。因此,可以断定,离体测定的结果往往导致结果偏高,但是其高出程度尚需要更多的实验对此进行检验。

表 3 不同树干呼吸测定方法对美国黄松 *Pinus ponderosa* 测定结果的影响

Table 3 Stem respiration rate of *Pinus ponderosa* measured by different methods

测定方法 Method	呼吸测定值 Range of stem respiration	参考文献 References
边材体积为基准 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^3 \cdot \text{s})$)	活体测定 <i>in vivo</i> measurement	221.4, 330.3, 445.9, 518.0, 270.4, 330.3, 665.1, 544.6 [75]
	离体测定 <i>in vitro</i> measurement	10.0, 8.7, 8.3, 5.1, 6.0, 6.9, 8.4, 8.0 [73]
	离体测定 <i>in vitro</i> measurement	7.0, 8.0, 6.0 [74]
表面积为基准 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	活体测定 <i>in vivo</i> measurement	682.0, 208.0, 257.0, 202.0, 447.0, 272.0, 707.0, 694.0 [68, 69]
	离体测定 <i>in vitro</i> measurement	, 229.0, 230.0, 447.0, 283.0, 292.0, 707.0, 707.0
	活体测定 <i>in vivo</i> measurement	8.4, 5.8, 6.1, 5.3, 9.2, 6.5, 6.7, 5.9, 10.0, 7.2, 7.3, 6.5 [57]
离体测定 <i>in vitro</i> measurement	10, 14.9, 17.2, 25.9, 1.9, 3.9, 4.6, 3.2, 3.4, 23.3, 6.1, 7.9, 7.7, 7.5, 7.5 [68, 69]	

References:

- [1] Fang J Y, Chen A P, Peng C H, *et al.* Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 2001, **292**: 2320~2322.
- [2] von Caemmerer S. *Biochemical models of leaf photosynthesis*. Collingwood:CSIRO Publishing, 2000. 165.
- [3] Valentini R, Matteucci G, Dolman A J, *et al.* Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 2000, **404**: 861~865.
- [4] Janssens I A, Lankreijer H, Matteucci G, *et al.* Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 2001, **7**:269~278.
- [5] Maier C A. Stem growth and respiration in loblolly pine plantations differing in soil resource availability. *Tree Physiology*, 2001, **21**:1183~1193.
- [6] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 2000, **48**: 7~20.
- [7] Rustad L E, Huntington T G, Boone R D. Controls on soil respiration: Implications for climate change. *Biogeochemistry*, 2000, **48**: 1~6.
- [8] Paustian K, Six J, Elliott E T, *et al.* Management options for reducing CO₂ emissions from agricultural soils. *Biogeochemistry*, 2000, **48**: 147~163.
- [9] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, *et al.* Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 2000, **48**:115~146.
- [10] Kuzyakov Y, Ehrensberger H, Stahr K. Carbon partitioning and below-ground translocation by *Lolium perenne*. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, **33**:61~74.
- [11] Kuzyakov Y. Review: Factors affecting rhizosphere priming effect. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 2002, **165**:382~396.
- [12] Kuzyakov Y. Estimating microbial respiration of exudates from root respiration in non-sterile soils: a comparison of four methods. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, **34**: 1621~1631.

- [13] Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, *et al.* Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 2001, **411**: 789 ~ 792.
- [14] Högberg M N, Högberg P. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil. *New Phytologist*, 2002, **154**:791~795.
- [15] Singh B, Nordgren A, Ottosson-löfvenius M, *et al.* Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant, Cell & Environment*, 2003, **26**: 1287~1296.
- [16] Norman J M, Kucharik C J, Gower S T, *et al.* A comparison of six methods for measuring soil-surface carbon dioxide fluxes. *Journal of Geophysical Research*, 1997, **102**:28771~28777.
- [17] Bekku Y, Kimura M, Ikeda H, *et al.* Carbon input from plant to soil through root exudation in *Digitaria adscendens* and *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecological Research*, 1997, **12**:305~312.
- [18] Lu S, Mattson K G, Zaerr J B, *et al.* Root respiration of Douglas-fir seedlings: effects of N concentration. *Soil Biology & Biochemistry*, 1998, **30**:331~336.
- [19] Martínez F, Lazo Y O, Fernández-Galiano J M, *et al.* Root respiration and associated costs in deciduous and evergreen species of *Quercus*. *Plant, Cell & Environment*, 2002, **25**:1271~1278.
- [20] Chapman S B. Some interrelationships between soil and root respiration in lowland calluna heathland in southern England. *Journal of Ecology*, 1979, **67**:1~20.
- [21] Burton A J, Zogg G P, Pregitzer K S, *et al.* Effect of measurement CO₂ concentration on sugar maple root respiration. *Tree Physiology*, 1997, **17**:421~427.
- [22] Vose J M, Ryan M G. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N content, and photosynthesis. *Global Change Biology*, 2002, **8**:182~193.
- [23] Widén B, Majdi H. Soil CO₂ flux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: seasonal and diurnal variation. *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, **31**:786~796.
- [24] Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, *et al.* Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology*, 2002, **8**:851~866.
- [25] Kelting D L, Burger J A, Edwards G S. Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root-free soil respiration in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, **30**: 961~968.
- [26] Brumme R. Mechanisms of carbon and nutrient release and retention in a beech forest gaps. *Plant and Soil*, 1995, **168/169**:593~600.
- [27] Ohashi M, Gyokusen K, Saito A. Contribution of root respiration to total soil respiration in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) artificial forest. *Ecological Research*, 2000, **15**:323~333.
- [28] Nakane K, Kohno T, Horikoshi T. Root respiration rate before and just after clear-felling in a mature, deciduous, broad-leaved forest. *Ecological Research*, 1996, **11**: 111~119.
- [29] Catricala C E, Newkirk K M, Steudler P A, *et al.* Effect of soil warming on microbial and root respiration. *Agron. Abst.*, 1997. p284.
- [30] Bowden R D, Nadelhoffer K J, Boone R D, *et al.* Contributions of above ground litter, below ground litter, and root respiration to total soil respiration in temperate mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, **23**:1402~1407.
- [31] Granier A, Ceschia E, Damesin C, *et al.* The carbon balance of a young Beech forest. *Functional Ecology*, 2000, **14**: 312~325.
- [32] Andrews J A, Harrison K G, Matamala R, *et al.* Separation of root respiration from total soil respiration using carbon-13 labeling during Free-Air Carbon dioxide enrichment (FACE). *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1999, **63**:1429~1435.
- [33] Lin G, Ehleringer J R, Rygielwicz P T, *et al.* Elevated CO₂ and temperature impacts on different components of soil CO₂ efflux in Douglas-fir terracesms. *Global Change Biology*, 1999, **5**:157~168.
- [34] Horwath W R, Pregitzer K S, Paul E A. ¹⁴C allocation in tree-soil systems. *Tree Physiology*, 1994, **14**:1163~1176.
- [35] Dörr H, Münnich K O. Annual variation in soil respiration in selected areas of the temperate zone. *Tellus*, 1987, **39B**:114~121.
- [16] Gaudinski J B, Trumbore S E, Davidson E A, *et al.* Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes. *Biogeochemistry*, 2000, **51**: 33~69.
- [37] Gaudinski J B, Trumbore S E, Davidson E A, *et al.* The age of fine-root carbon in three forests of the eastern United States measured by radiocarbon. *Oecologia*, 2001, **129**:420~429.
- [38] Susfalk R B, Cheng W X, Johnson D W, *et al.* Lateral diffusion and atmospheric CO₂ mixing compromise estimates of rhizosphere respiration in a forest soil. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, **32**:1005~1015.
- [39] Burton A J, Zogg G P, Pregitzer K S, Ruess R W, *et al.* Root respiration in north American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia*, 2002, **131**:559~568.

- [40] Buchmann N. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, **32**: 1625~1635.
- [41] Lavigne M B, Boutin R, Foster R J, *et al.* Soil respiration responses to temperature are controlled more by roots than by decomposition in balsam fir ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, **33**: 1744~1753.
- [42] Boone R D, Nadelhoffer K J, Canary J D, *et al.* Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 1998, **396**: 570~572.
- [43] Zhang Q, Zak J. Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. *Ecology*, 1995, **76**: 2196~2204.
- [44] Feng H, An L, Wang X. A review on effect of environmental factors on stable carbon isotope composition in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2000, **17**: 312~318.
- [45] Peterson B J, Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, **18**: 293~320.
- [46] Chen S, Bai Y, Han X. Applications of stable carbon isotope techniques to ecological research. *Acta Phytocogica Sinica*, 2002, **26**: 549~560.
- [47] Dawson T E, Mambelli S, Plamboeck A H, *et al.* Stable isotopes in plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, **33**: 507~559.
- [48] Lin G, Ehleringer J. Carbon isotopic fractionation does not occur during dark respiration in C3 and C4 plants. *Plant Physiology*, 1997, **114**: 391~394.
- [49] Edwards N T. Root and soil respiration responses to ozone in *Pinus taeda* L. seedlings. *New Phytologist*, 1991, **118**: 315~321.
- [50] Coleman D C, Fry B. *Carbon isotope techniques*. San Diego: Academic Press, 1991. 274.
- [51] Paterson E, Hall J M, Rattray E A S, *et al.* Effects of elevated CO₂ on rhizosphere carbon flow and soil microbial processes. *Global Change Biology*, 1997, **3**: 363~377.
- [52] Van Kessel C, Nitschelm J, Horwath W R, *et al.* Carbon-13 input and turn-over in a pasture soil exposed to long-term elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, 2000, **6**: 123~135.
- [53] Rochette P, Flanagan L B. Quantifying rhizosphere respiration in a corn crop under field conditions. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1997, **61**: 466~474.
- [54] Rochette P, Flanagan L B, Gregorich E G. Separating soil respiration into plant and soil components using analysis of the natural abundance of carbon-13. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1999, **63**: 1207~1213.
- [55] Stockfors J. Temperature variations and distribution of living cells within tree stems: implications for stem respiration modeling and scale-up. *Tree Physiology*, 2000, **20**: 1057~1062.
- [56] Wang W, Yang F, Zu Y, *et al.* Stem respiration of a Larch (*Larix gmelini*) plantation in Northeast China. *Acta Botanica Sinica*, 2003, **45**: 1387~1397.
- [57] Xu M, Debiase T A, Qi Y, *et al.* Ecosystem respiration in a young ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains, California. *Tree Physiology*, 2001, **21**: 309~318.
- [58] Wang W, Kitaoka S, Shi F, *et al.* Respiration rate of stems and roots of a larch plantation with special reference to the seasonal changes in their cambium activity. *Proc. Joint Siberian Permafrost Studies*, 2001, **9**: 42~49.
- [59] Ryan M G. Growth and maintenance respiration in stems of *Pinus contorta* and *Picea engelmannii*. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, **20**: 48~57.
- [60] Lavigne M B, Franklin S E, Hunt E R Jr. Estimating stem maintenance respiration rates of dissimilar balsam fir stands. *Tree Physiology*, 1996, **16**: 687~695.
- [61] Damesin C. Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance. *New Phytologist*, 2003, **158**: 465~475.
- [62] Ryan M G, Hubbard R M, Pongracic S, *et al.* Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, 1996, **16**: 333~343.
- [63] Damesin C, Ceschia E, Le Goff N, *et al.* Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytologist*, 2002, **153**: 159~172.
- [64] Stockfors J, Linder S. Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and maintenance respiration in stems of Norway spruce trees. *Tree Physiology*, 1998, **18**: 155~166.
- [65] Cannel M J M, Thornley J H M. Modeling the components of plant respiration: some guiding principles. *Annals of Botany*, 2000, **85**: 45~54.

- [66] Fang J Y. An approach to estimating respiration of forest community and its application. *Acta Botanica Sinica*, 1999, **41**: 88~94.
- [67] Li Y, Wu Z, Zeng Q, *et al.* Measurement for respiration of tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Forest Research*, 1997, **10**: 348~355.
- [68] Pruyn M L, Gartner B L, Harmon M E. Respiratory potential in sapwood of old versus young ponderosa pine trees in the Pacific Northwest. *Tree Physiology*, 2002, **22**: 105~116.
- [69] Pruyn M L, Gartner B L, Harmon M E. Within-stem variation of respiration in *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees. *New Phytologist*, 2002, **154**: 359~372.
- [70] Teskey R O, McGuire M A. Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and branches of trees. *Plant, Cell and Environment*, 2002, **25**: 1571~1577.
- [71] Rakonczay Z, Seiler J R, Kelting D L. Carbon efflux rates of fine roots of three tree species decline shortly after excision. *Environmental and Experimental Botany*, 1997, **38**: 243~249.
- [72] Pruyn M L, Harmon M E, Gartner B L. Stem respiratory potential in six softwood and four hardwood tree species in the central cascades of Oregon. *Oecologia*, 2003, **137**: 10~21
- [73] Ryan M G, Gower S T, Hubbard R M, *et al.* Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. *Oecologia*, 1995, **101**: 133~140.
- [74] Law B E, Ryan M G & Anthoni P M. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. *Global Change Biology*, 1999, **5**: 169~182.
- [75] Carey E V, DeLucia E H, Ball J T. Stem maintenance and construction respiration in *Pinus ponderosa* grown in different concentrations of atmospheric CO₂. *Tree Physiology*, 1996, **16**: 125~130.

参考文献:

- [44] 冯虎元, 安黎哲, 王勋陵. 环境条件对植物稳定碳同位素组成的影响. *植物学通报*, 2000, **17**: 312~318.
- [46] 陈世革, 白永飞, 韩兴国. 稳定性碳同位素技术在生态学研究中的应用. *植物生态学报*, 2002, **26**: 549~560.
- [66] 方精云. 植物群落呼吸量的研究方法及其应用的探讨. *植物学报*, 1999, **41**: 88~94.
- [67] 李意德, 吴仲民, 曾庆波, 等. 尖峰岭热带山地雨林群落呼吸量初步测定. *林业科学研究*, 1997, **10**: 348~355.

