

北方森林土壤呼吸和木质残体分解释放出的 CO₂ 通量

王传宽, 杨金艳

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要: 北方森林因其面积大、土壤碳储量高以及对全球暖化响应敏感而在全球碳平衡和气候系统中起着至关重要的作用。土壤呼吸和木质残体分解释放出的 CO₂ 通量是北方森林生态系统输入大气圈的最主要的碳源。量化这个通量并深刻理解其中的机理过程, 是评价和预测北方森林在全球变化中的作用必不可少的内容。综述了北方森林生态系统土壤呼吸和木质残体分解释放出的 CO₂ 通量随生态系统类型及环境条件而变化的一般格局以及自养呼吸和异氧呼吸在土壤表面 CO₂ 通量中的相对贡献; 分析了影响北方森林土壤呼吸的主要生物物理因子; 讨论了该领域研究存在的问题和今后的研究方向; 并强调木质残体分解释放出的 CO₂ 通量虽然在以往的森林生态系统碳平衡研究中常被忽略, 但在火灾频繁的北方森林中不容忽视。

关键词: 土壤呼吸, 木质残体分解, CO₂ 通量, 北方森林, 碳平衡

Carbon dioxide fluxes from soil respiration and woody debris decomposition in boreal forests

WANG Chuan-Kuan, YANG Jin-Yan (College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin, 150040, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(3): 633~638.

Abstract: The boreal forest plays a crucial role in the global carbon budget and climatic system because of its large area, great soil carbon storage, and sensitive responses to the global warming. CO₂ fluxes from soil respiration and woody debris decomposition are the largest carbon source to the atmosphere in boreal forest ecosystems. Quantifying these fluxes and understanding the underlying mechanisms are necessary for assessing and predicting the role of boreal forests in the global change. Here we summarized general patterns of CO₂ fluxes from soil respiration and woody debris decomposition in various boreal ecosystems and environmental conditions, their biophysical controls, and relative contributions of autotrophic and heterotrophic respiration in soil surface CO₂ flux. The soil surface CO₂ flux varied from 295 to 627 g C/(m² · a), and did not differ significantly ($F_{4,94}=1.07$, $P=0.38$) after the effect of soil drainage on soil respiration was excluded. The soil surface CO₂ flux was affected by mean annual temperature, annual precipitation, and soil drainage, and positively correlated to mean annual temperature but negatively to annual precipitation. The relative contribution of autotrophic respiration to total soil surface CO₂ flux averaged 32%, varying between 2% to 60%. Finally, we discussed the current issues and future study directions in this subject, and emphasized that the CO₂ emission from woody debris decomposition should never be ignored in the fire-prone boreal forest although it was not included in most forest carbon budgets.

Key words: soil respiration; woody debris decomposition; CO₂ flux; boreal forest; carbon budget

文章编号: 1000-0933(2005)03-0633-06 中图分类号: S157 文献标识码: A

北方森林是全球第二大森林群区(仅次于热带森林群区)^[1]。其植被和土壤含有约 300 Gt 碳, 相当于大气圈中碳储量的

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470304); 帽儿山生态定位站基金资助项目(2001-02); 东北林业大学引进人才基金资助项目(010-602028)

收稿日期: 2004-02-02; **修订日期:** 2004-11-04

作者简介: 王传宽(1963~), 男, 浙江衢州, 博士, 教授, 主要从事森林生态系统结构与功能研究。E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 30470304); Maoershan Ecosystem Station Fondation(No. 2001-02); Faculty Startup Funds of Northeast Forestry University(No. 010-602028)

Received date: 2004-02-02; **Accepted date:** 2004-11-04

Biography: WANG Chuan-Kuan, Ph. D., Professor, mainly engaged in structure and function of forest ecosystems. E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn

50%^[2]。此外,地处高纬度地区的北方陆地生态系统可面临着最明显的全球暖化(Global Warming)^[3],由此可导致北方森林中相对稳定的地下碳库向大气圈释放的CO₂量剧增^[4]。为此,北方森林生态系统倍受全球变化和碳平衡等方面科学家的重视。

土壤表面CO₂通量(Soil surface CO₂ flux, RS),即通常所指的土壤呼吸(Soil respiration),包括植物根系、土壤生物和菌根呼吸作用所放出的CO₂总和,占大气CO₂年输入量的20%~40%^[5]。特别是,北方森林生态系统土壤呼吸因其呼吸基质(土壤碳储量)丰富、对温度变化的响应极为敏感而显得更为重要^[2,6,7]。木质残体(Woody debris)分解释放出的CO₂通量(RWD)是林火频繁的北方森林生态系统对大气圈的又一个重要碳源^[8,9]。所以,量化R_S和R_{WD}是深刻理解北方森林生态系统碳平衡及其与全球变化之间的相互作用关系所必不可少的内容^[7]。

有关全球陆地生态系统土壤呼吸的研究以前已经有过综述^[5,10]。自20世纪90年代以来,北方森林生态系统土壤表面CO₂通量估测研究大量增加,但尚无有关北方陆地生态系统土壤呼吸和木质残体分解释放出的CO₂通量方面的研究综述。本综述旨在探索全球暖化敏感区-北方森林生态系统R_S和R_{WD}的总体格局及其影响因子,为评价和预测北方森林生态系统在全球碳平衡中的作用以及在全球变化条件下的发展趋势提供科学依据。

1 数据收集和分析方法

为了使不同北方森林生态系统和生物物理环境下进行的研究具有相对可比性,本综述仅包括了北方森林生态系统有中R_S或R_{WD}年通量估测或从中能推算出R_S或R_{WD}年通量的研究^[11~31]。对于那些仅估算了生长季期间的R_S的研究,则假设生长季的R_S占全年R_S总量的80%^[22]。

统计分析采用SAS中的混合效应模型(PROC MIXED)和最小显著性差异检验(LSD)^[32]来确定R_S与生物物理环境之间的相互关系,检验统计显著性差异。在混合效应模型中考虑的主效应(Main effects)包括:生态系统类型、林龄、土壤排水状况、年平均温度(MAT)、年降水量、凋落物生产量和净初级生产力(NPP)。生态系统类型划分为五大类:北方沼泽、火后灌丛、北方落叶林、北方常绿林和北方混交林。土壤排水状况分成排水良好、适中和不良3种。最后采用逐步剔除法(Stepwise procedures)^[32]来确定对R_S影响显著的主效应($\alpha=0.05$)。

2 土壤表面CO₂通量

2.1 北方生态系统土壤表面CO₂通量

土壤表面CO₂通量随生态系统类型变化很大。平均来说,北方沼泽、火后灌丛、落叶林、常绿林和混交林的R_S分别为295、627、482、461c/(m²·a)和418g C/(m²·a)(表1)。即使在相似的土壤排水状况下,同一生态系统类型内部的R_S变动范围也很大(表1),其变异系数(CV)波动在28.4%~69.6%之间,明显地高于以前报道的4.5%~19.9%^[5]。正因为生态系统类型内部R_S的巨大变异性,所以,统计检验表明,在排除了土壤排水状况的影响之外,北方生态系统类型之间的R_S差异不显著($F_{4,94}=1.07$, $p=0.376$)。这一结果说明了局部因子在决定R_S中的重要性。可见,在更大尺度的碳平衡估算中(如:景观、区域、全球碳平衡等),仅考虑生态系统类型是远远不够的,而更需要注重局部的生态系统过程特征和生物物理因子与R_S之间的机理关系。

表1 不同土壤排水状况下北方生态系统类型的土壤表面CO₂通量(R_S)

Table 1 Soil surface CO₂ fluxes (R_S) of boreal ecosystems in various soil drainages

生态系统类型 Ecosystem type	土壤排水* Soil drainage	土壤表面CO ₂ 通量 R _S (g C/(m ² ·a))			
		样本数 N	均值 Mean	范围 Range	变异系数 CV (%)
北方沼泽 Boreal bog	WD	11	380	160~606	33.4
	PD	15	233	98~585	56.0
火后灌丛 Postfire shrub	WD	10	699	51~1079	49.8
	PD	2	263	146~380	62.9
落叶林 Deciduous forest	WD	8	482	52~1117	69.6
常绿林 Evergreen forest	WD	34	509	189~1154	57.4
	ID	5	441	223~896	59.5
	PD	9	238	102~327	32.0
混交林 Mixed forest	WD	4	433	350~613	28.4
	PD	3	397	300~589	41.8

* WD 排水良好 Well drained, PD 排水不良 Poorly drained, ID 排水适中 Intermediately drained

2.2 土壤表面CO₂通量的影响因子

从理论上来说,土壤呼吸和其他所有的呼吸作用过程一样,是有机物经过一系列酶促反应被分解成CO₂和水、同时释放出能量的过程。因此,R_S主要受土壤温度、含水量和基质含量的影响。对于一个具体的生态系统,已经有大量的研究得出了R_S与土壤温度、湿度等的定量关系^[22]。然而,为了更有效地估算景观或区域水平上的碳平衡,预测在全球变化条件下的区域甚至全球碳平衡的时空变化规律,有必要探索土壤呼吸与气候因子之间的关系,弄清它与其它生态系统过程之间的相互关系。

总体看来,北方森林生态系统的 R_s 显著地受年平均温度(MAT)、年降水量和土壤排水状况的影响(表2)。 R_s 和MAT之间存在着正相关关系(图1)。这与以前的报道相符^[5,10]。然而, R_s 呈现随年降水量的增加而减少的趋势(图2),与以前总结的全球趋势相抵触^[4,10]。造成这个结论不符的可能原因有3个:(1)降水可以间接通过影响其他生态系统过程(如生态系统碳分配、根系生物量等)而作用于土壤呼吸过程。与其它森林群区不同,降水在北方生态系统中的生态作用不如温度那样显著。低温是北方地区几乎所有生命过程的主导限制因子^[13]。(2)降水也可以直接通过影响土壤含水量而作用于土壤呼吸过程。排水不良立地上的 R_s 平均为275g C/(m²·a),显著低于排水良好(470g C/(m²·a), $t_{60}=3.00$, $p=0.004$)和适中立地上的 R_s (592g C/(m²·a), $t_{60}=2.91$, $p=0.005$)。然而,北方生态系统的局部土壤水分状况除了受降水影响之外,更重要的受地形和土壤特性的影响。例如,黑龙江大兴安岭地区谷地常见的永冻层,不但显著地改变了土壤的水热特性,形成冷湿的土壤环境,而且明显地限制森林植被的生长,改变碳库在各生态系统组分间的分配格局^[33]。(3)现有的北方森林碳平衡研究中存在的不确定性^[34]。例如,现有的 R_s 数据在地理位置和生态系统类型上的分布不均匀,数据缺乏地理区域代表性。绝大多数 R_s 研究位于北美北方森林区域,如加拿大的BOREAS(Boreal Ecosystem and Atmosphere Studies)研究区、阿拉斯加等地。而欧亚大陆北方森林区的 R_s 研究则是寥寥无几。欧亚大陆的优势北方森林生态系统类型-落叶松(*Larix* spp.)林生态系统的RS测定尚少见^[9,35]。综上所述,局部的生态系统特征和生物物理环境差异及其相互作用、以及研究中存在的不确定性等,可能掩盖或改变了年降水量对 R_s 的作用格局;同时也强调了进一步进行 R_s 地理分布及其控制因子的机理研究的必要性。

土壤表面CO₂通量与其他生态系统过程也存在一定的关系^[5,36,37]。在北方森林生态系统中, R_s 与地上凋落物生产量(Litter production)有显著的正相关关系(图3)。这与以前的研究相符^[10]。然而,现有的数据分析表明, R_s 和净初级生产量(NPP)之间的关系不显著($R^2=0.04$, $F_{1,31}=0.12$, $P=0.732$)。

2.1 土壤表面CO₂通量中自养呼吸的相对贡献

量化土壤呼吸中的自养呼吸和异氧呼吸释放出的CO₂通量,对于生态系统碳平衡研究和全球变化模型是非常重要的^[38,39]。然而,由于缺乏理想的方法而使这部分工作充满挑战性^[122]。至今为止,用于分离土壤呼吸中的自养呼吸和异氧呼吸的方法主要有3种:根系呼吸或土壤培养(soil incubations)的直接测定、有根无根样地的比较测定、以及稳定或放射性同位素技术。每种方法各有利弊^[38]。另外,根际共生菌根的呼吸作用尚无标准的方法加以量化。

从现有的研究结果看, R_s 中自养呼吸的相对贡献率(RC)随森林生态系统类型、地理位置和测定方法而变异很大^[38,39]。北方森林生态系统的RC平均值为32%,变动范围为2%至60%。火后灌丛(<10年生,13%)低于中龄林(10~70年生,36%)和成过熟林(>70年生,33%)生态系统。这可能是由于在火后植被恢复期间植物根系生物量较低、根系呼吸作用释放出的CO₂相对较少的缘故^[22]。

3 木质残体分解释放出的CO₂通量

3.1 北方森林生态系统木质残体分解释放出的CO₂通量

木质残体是火灾频繁的北方森林生态系统中一个非常重要的组分^[8],但是木质残体分解释放出的CO₂通量(RWD)基本上一直被北方森林生态系统碳平衡研究所忽略^[9]。最近,在加拿大马尼托巴省北部(Northern Manitoba)的一个北方黑云杉林生态系统火后年龄序列研究报道,随火后森林次生演替发展, R_{WD} 波动于2和192g C/(m²·a)之间,占该生态系统土壤呼吸的1.1%~53.8%^[8]。因此,在林火频繁、木质残体丰富的北方森林

表2 北方生态系统土壤表面CO₂通量(R_s , g C/(m²·a))的显著影响因子

Table 2 Significant factors influencing soil surface CO₂ fluxes (R_s , g C/(m²·a)) in boreal ecosystems

主效应 Main effect	自由度(分子/分母) Degree of freedom (numerator /denominator)	F 值 <i>F</i>		<i>p</i> 值 <i>p</i>
		<i>F</i>	<i>p</i>	
年均温度 Mean annual temperature (°C)	1/60	22.85	<0.001	
年降水量 Annual precipitation(mm)	1/60	32.24	<0.001	
土壤排水 Soil drainage	2/60	6.06	0.004	

表中未列出但经检验的非显著性因子($\alpha>0.05$)包括:生态系统类型、林龄、以及所有因子之间可能的交互作用 Insignificant factors ($\alpha>0.05$) not showed included: ecosystem type, stand age, and all possible interactions

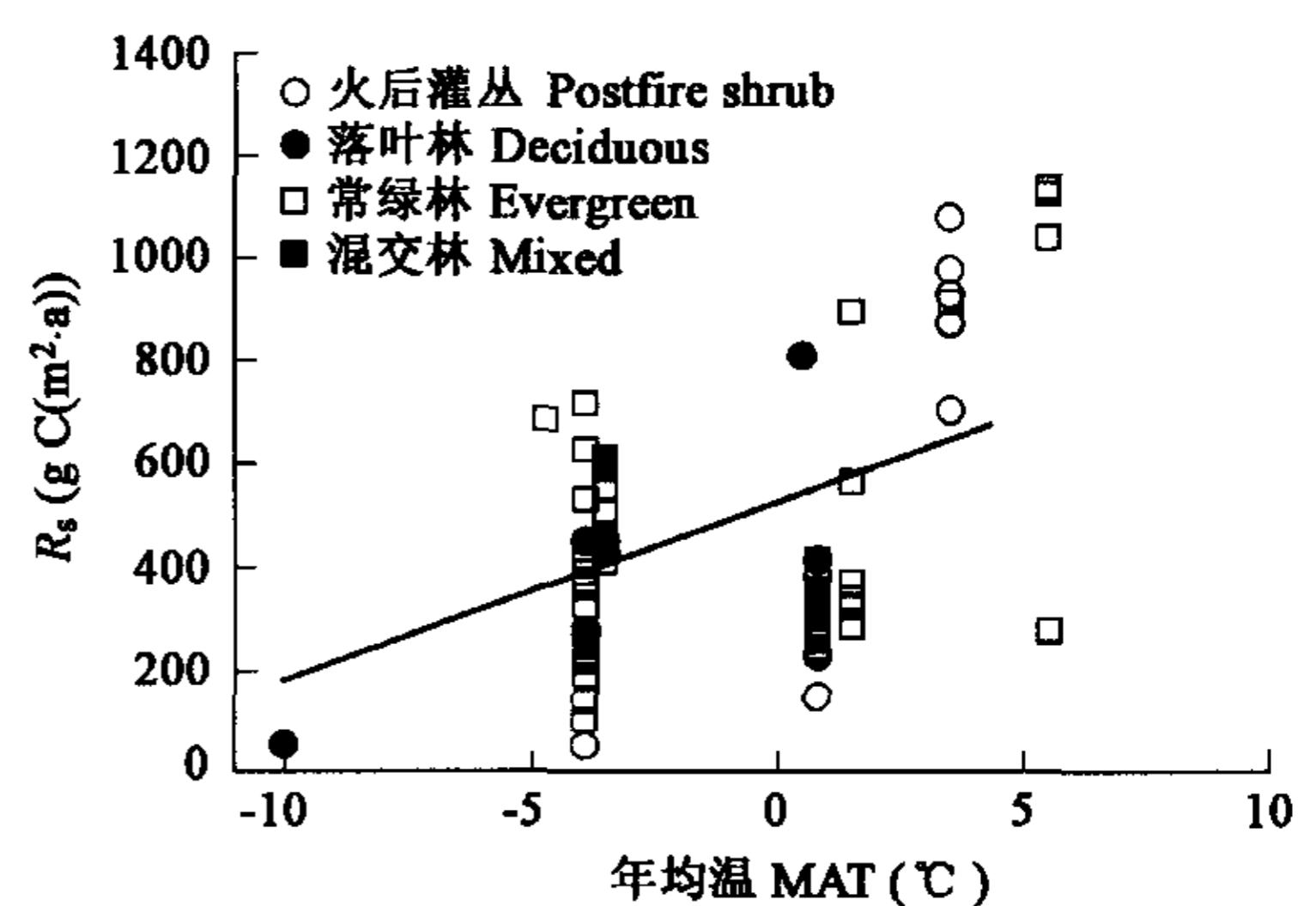


图1 北方森林生态系统土壤表面CO₂通量与年平均温度之间的相互关系

Fig. 1 Relationship between soil surface CO₂ fluxes and mean annual temperature (MAT) in boreal forest ecosystems

回归方程 The regression model $R_s = 524.97 + 34.63 \text{ MAT}$ ($n=74$, $R^2=0.15$, $p<0.001$)

生态系统中,木质残体分解释放出的CO₂通量是生态系统碳平衡中不容忽视的一个组分。

木质残体分解向大气释放的CO₂年通量的测定和估算难度很大,目前仍然含有很大的不确定性。潜在的主要问题包括:确定R_{WD}的生物物理控制因子及其定量关系、木质残体数量和质量的时空动态、木质残体腐烂分解过程中的破碎化(Fragmentation)问题、以及模型程序等^[8,9,40]。这些都是今后研究中需要进一步解决的问题。

3.2 木质残体分解释放出的CO₂通量的影响因子

木质残体分解过程受到一系列环境因子、基质特性和微生物群落特征的影响^[9,40]。目前,R_{WD}的生物物理控制因子的研究仍然局限于定性描述和室内实验。温度和木质残体含水量是影响R_{WD}最重要的环境因子,也是被研究得最多的因子^[9]。Wang等^[9]在估测北方黑云杉林生态系统木质残体分解向大气释放出的CO₂量时指出,采用孤立的温度系数(Q₁₀)和木质残体含水量模型估测的CO₂通量会产生较大的误差。其主要原因之一是温度和含水量对木质残体的分解存在着强烈的交互作用。此外,木质残体的理化性质随树种和腐烂程度而异^[9,40],从而会引起R_{WD}的变化。把这些因子都考虑进去,就会使R_{WD}的估算更为复杂而难以量化。因此,有必要找一个既有利于R_{WD}估算又能表征木质残体质量的指示因子。木质残体的比面积(单位质量木质残体的表面积)不但一个比较客观而易测的量化指标,而且能较好地将木质残体的腐烂程度结合到R_{WD}的估算模型中^[9]。然而,如何更精确地量化木质残体分解过程中破碎化对CO₂释放的影响,仍然是一个悬而未决的难题。至于木质残体分解过程中微生物种群和多样性的动态几乎未知。

4 结语

土壤呼吸和木质残体分解释放出的CO₂通量是北方森林生态系统输入大气圈的最主要的碳源,是全球碳平衡和全球变化研究中必不可少的一部分内容。在过去10a中,虽然北方森林生态系统土壤呼吸的估测大有增加,但木质残体分解释放出的CO₂通量的测定尚不多见。对于不同时空尺度上土壤呼吸和木质残体分解释放出的CO₂通量的测定和模型方法,尚存在着很大的不确定性。土壤呼吸和木质残体分解的时空变化及其中的机理还有需要作进一步的研究。其中,首先需要考虑的问题包括:

- (1) 土壤呼吸和木质残体分解对气候暖化的长期响应、适应和反馈作用。
- (2) 土壤呼吸与其他生态系统过程之间的交互作用与反馈机理,如:土壤呼吸、土壤移动碳库、氮的矿化作用、光合作用、碳分配等。
- (3) 土壤微生物的异氧呼吸和植物根系的自养呼吸对环境条件变化响应和适应机理的异同。
- (4) 全球变化条件下土壤微生物种群及其多样性的变化规律及其与土壤呼吸和木质残体分解之间的关系。
- (5) 更精确地量化木质残体的分解过程及其控制因子。在具有中度或大量木质残体的森林生态系统(如,火灾频繁的北方森林生态系统)碳平衡研究中,木质残体分解向大气圈释放的CO₂通量不容忽视。

这些问题的解决,有利于更精确地估测北方森林生态系统异氧呼吸过程在全球变化条件下的时空动态,充分发挥北方森林在全球碳平衡、缓解全球变化、以及稳定大气系统等方面的重要作用。

References:

- [1] Landsberg J J, Gower S T. *Applications of Physiological Ecology to Forest Management*. San Diego: Academic Press, 1997. 1~20.

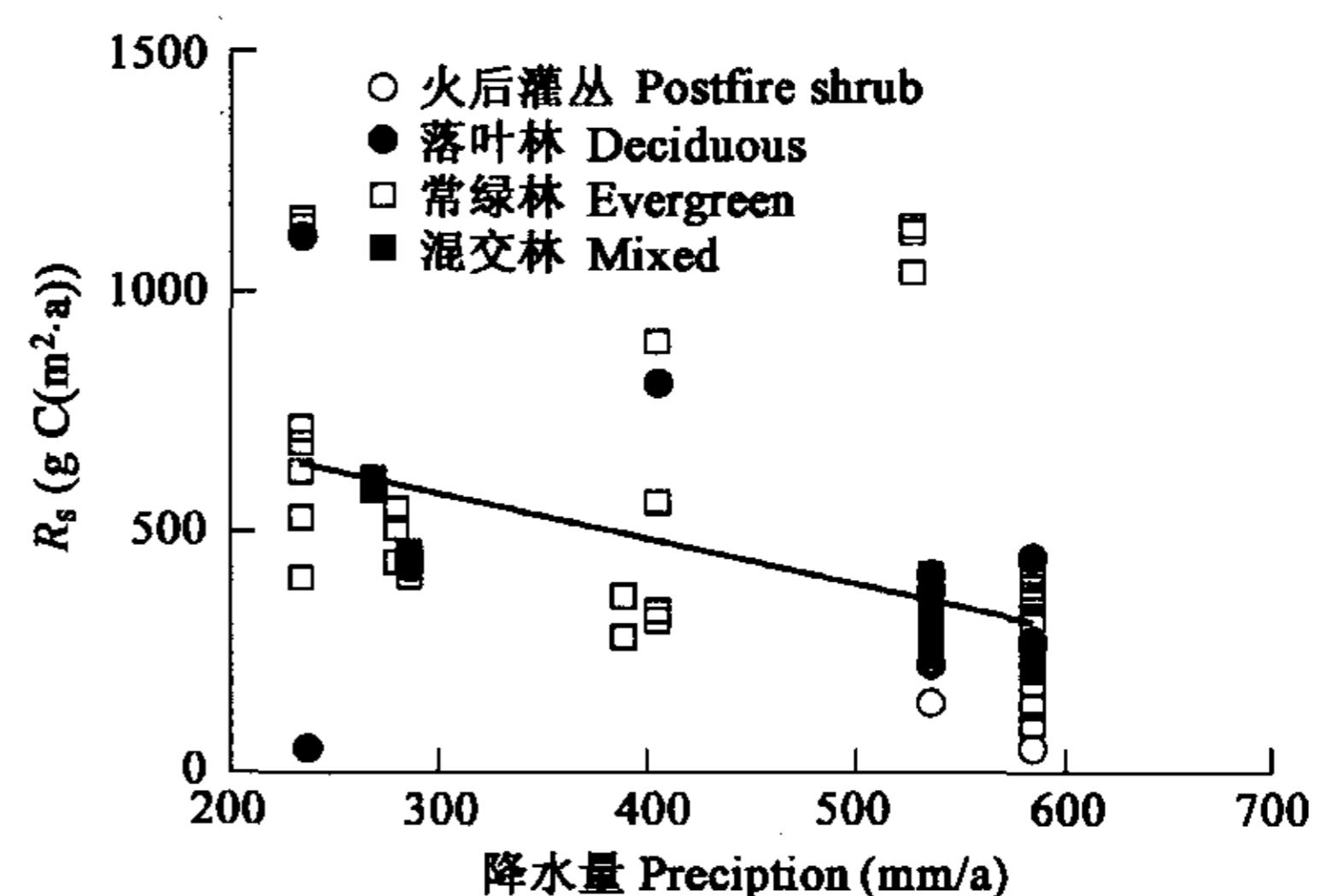


图2 北方森林生态系统土壤表面CO₂通量与年降水量之间的相互关系

Fig. 2 Relationships between soil surface CO₂ fluxes and annual precipitation in boreal forest ecosystems

回归方程为 The regression model $R_S = 864.38 - 0.94 \text{ Precipitation}$ ($n = 65$, $R^2 = 0.23$, $p < 0.001$)

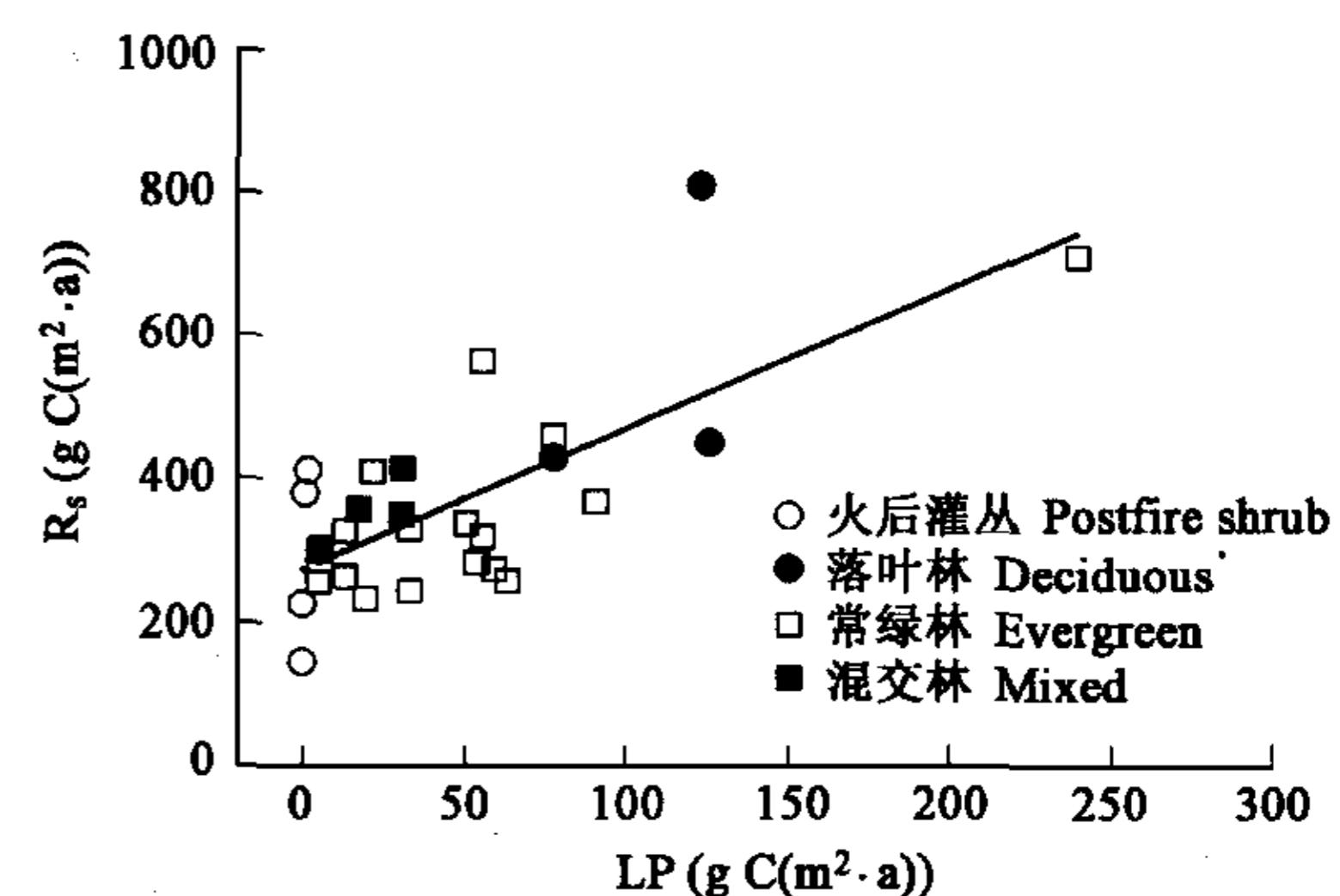


图3 北方森林生态系统土壤表面CO₂通量与凋落物生产量之间的相互关系

Fig. 3 Relationship between soil surface CO₂ fluxes, and litter production in boreal forest ecosystems

回归方程 The regression model $R_S = 273.01 + 1.96 \text{ LP}$ ($n = 28$, $R^2 = 0.51$, $p < 0.001$)

- [2] Schlesinger W H. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. San Diego: Academic Press, 1997. 50~80.
- [3] IPCC. *Climate Change 2001: The Science of Climate Change. Contribution of Working Group I to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2001. 99~188.
- [4] Goulden M L, Wofsy S C, Harden J W, et al. Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil thaw. *Science*, 1998, **279**: 214~217.
- [5] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon-dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, **44**: 81~99.
- [6] Kasischke ES, Stocks B J. *Fire, Climate Change, and Carbon Cycling in the Boreal Forest*. New York: Springer, 2000. 1~29.
- [7] Melillo J M, Steudler PA, Aber J D, et al. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, **298**: 2173~2176.
- [8] Bond-Lamberty B, Wang C, Gower S T. Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence. *J. Geophys. Res.*, 2002, **108**, art. no. 8220: WFX1-1~9.
- [9] Wang C, Bond-Lamberty B, Gower S T. Environmental controls on carbon dioxide flux from black spruce coarse woody debris. *Oecologia*, 2002, **132**: 374~381.
- [10] Liu S H, Fang J Y. Effect factors of soil respiration and the temperature's effects on soil respiration in the global scale. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17** (5): 469~476.
- [11] Hogberg P, Nordgren A, Buchmann N, et al. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 2001, **411**: 789~792.
- [12] O'neill K P, Kasischke E S, Richter D D. Seasonal and decadal patterns of soil carbon uptake and emission along an age sequence of burned black spruce stands in interior Alaska. *J. Geophys. Res.*, 2003, **108**, art. No. 8155: FFR11~1~15.
- [13] Van Cleve K, Oliver L, Schlentner R, et al. Productivity and nutrient cycling in taiga forest ecosystems. *Can. J. For. Res.*, 1983, **13**: 747~766.
- [14] O'neill K P, Kasischke E S, Richter D D. Environmental controls on soil CO₂ flux following fire in black spruce, white spruce, and aspen stands of interior Alaska. *Can. J. For. Res.*, 2002, **32**: 1525~1541.
- [15] Billings S A, Richter D D, Yarie J. Soil carbon dioxide fluxes and profile concentrations in two boreal forests. *Can. J. For. Res.*, 1998, **28**: 1773~1783.
- [16] Gordon A M, Schlentner R E, Vancleve K. Seasonal patterns of soil respiration and CO₂ evolution following harvesting in the white spruce forests of interior Alaska. *Can. J. For. Res.*, 1987, **17**: 304~310.
- [17] Thuille A, Buchmann N, Schulze E D. Carbon stocks and soil respiration rates during deforestation, grassland use and subsequent Norway spruce afforestation in the southern Alps, Italy. *Tree Physiol.*, 2000, **20**: 849~857.
- [18] Pypker T G, Fredeen A L. Below ground CO₂ efflux from cut blocks of varying ages in sub-boreal British Columbia. *For. Ecol. Manag.*, 2003, **172**: 249~259.
- [19] Silvola J, Alm J, Ahlholm U, et al. CO₂ fluxes from peat in boreal mires under varying temperature and moisture conditions. *J. Ecol.*, 1996, **84**: 219~228.
- [20] Burke R A, Zepp R G, Tarr M A, et al. Effect of fire on soil-atmosphere exchange of methane and carbon dioxide in Canadian boreal forest sites. *J. Geophys. Res.*, 1997, **102**: 29289~29300.
- [21] Savage K, Moore T R, Crill P M. Methane and carbon dioxide exchanges between the atmosphere and northern boreal forest soils. *J. Geophys. Res.*, 1997, **102**: 29279~29288.
- [22] Wang C, Bond-Lamberty B, Gower S T. Soil surface CO₂ flux in a boreal black spruce fire chronosequence. *J. Geophys. Res.*, 2002, **108**, art. no. 8224: WFX5-1~8.
- [23] Dioumaeva I, Trumbore S, Schuur EAG, et al. Decomposition of peat from upland boreal forest; temperature dependence and sources of respired carbon. *J. Geophys. Res.*, 2002, **108**, art. no. 8222: WFX1-1~10.
- [24] Nakane K, Kohno T, Horikoshi T, et al. Soil carbon cycling at a black spruce (*Picea Mariana*) forest stand in Saskatchewan, Canada. *J. Geophys. Res.*, 1997, **102**: 28785~28793.
- [25] Striegl R G, Wickland K P. Effects of a clear-cut harvest on soil respiration in a jack pine - lichen woodland. *Can. J. For. Res.*, 1998, **28**: 534~539.
- [26] Russell C A, Voroney R P. Carbon dioxide efflux from the floor of a boreal aspen forest I. relationship to environmental variables and estimates of C respired. *Can. J. Soil Sci.*, 1998, **78**: 301~310.
- [27] Rayment M B, Jarvis P G. Temporal and spatial variation of soil CO₂ efflux in a Canadian boreal forest. *Soil Biol. Biochem.*, 2000, **32**: 35~45.

- [28] O'connell KEB, Gower S T, Norman J M. Net ecosystem production of two contrasting boreal black spruce forest communities. *Ecosystems*, 2003, **6**: 248~260.
- [29] Lloyd J, Shibistova O, Zolotoukhine D, et al. Seasonal and annual variations in the photosynthetic productivity and carbon balance of a central Siberian pine forest. *Tellus*, 2002, **54**: 590~610.
- [30] Sawamoto T, Hatano R, Yajima T, et al. Soil respiration in Siberian taiga ecosystems with different histories of forest fire. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 2000, **46**: 31~42.
- [31] Widen B, Majdi H. Soil CO₂ efflux and root respiration at three sites in a mixed pine and spruce forest: seasonal and diurnal variation. *Can. J. For. Res.*, 2001, **31**: 786~796.
- [32] SAS Institute Inc. *SAS Online Documentation, Version 8.2*. Cary, NC, USA, 2001.
- [33] Wang C K, Gower S T, Wang Y H, et al. The influence of fire on carbon distribution and net primary production of boreal *Larix gmelinii* forests in north-eastern China. *Glob. Change Biol.*, 2001, **7**: 719~730.
- [34] Gower S T, Krankina O, Olson R J, et al. Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. *Ecol. Appl.*, 2001, **11**: 1395~1411.
- [35] Wang C K. *Effects of wildfire on structure and function of boreal forest ecosystems*. Ph. D. dissertation, University of Wisconsin, Madison, 2002.
- [36] Raich J W, Nadelhoffer K J. Belowground carbon allocation in forest ecosystems-global trends. *Ecology*, 1989, **70**: 1346~1354.
- [37] Bond-Lamberty B, Wang C, Gower S T. A global relationship between heterotrophic respiration and soil surface CO₂ flux? *Glob. Change Biol.*, 2004.
- [38] 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.
- [39] Bond-Lamberty B, Wang C, Gower S T. The contribution of root respiration to soil surface CO₂ flux in a boreal black spruce fire chronosequence. *Glob. Change Biol.*, 2004.
- [40] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, 1986, **15**: 133~302.

参考文献:

- [10] 刘绍辉,方精云. 土壤呼吸的影响因素及全球尺度下温度的影响. 生态学报, 1997, **17**(5): 469~476.