林业科学研究 2015,28(6):892～899
Forest Research

文章编号:1001-1498(2015)06-0892-08

采伐对森林土壤碳库影响的不确定性

雷 蕾[1,2], 肖文发[1,2*]

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所 国家林业局森林生态环境重点实验室,北京 100091;
2. 南京林业大学 南方现代林业协同创新中心,江苏 南京 210037)

摘要:森林土壤有机碳(SOC)是全球碳循环的重要组成部分,然而,多样的森林类型和不同森林经营措施的干扰,使得森林土壤碳库维持机制以及碳固存过程的研究和森林土壤碳库的估算存在较大的变异。作为主要的森林经营措施之一,采伐对森林土壤碳储量以及碳过程均产生直接或间接地影响。为深刻理解森林土壤碳库对于采伐干扰的响应,本文综述了近十几年来不同采伐方式下森林土壤碳储量及其主要碳排放过程——土壤呼吸的研究现状,综合分析了采伐方式、森林类型、采伐剩余物管理以及微生物因子等对土壤碳库的影响及其不确定性,并在此基础上阐述了研究中尚未解决的主要问题:1)生物因子作为 CO_2 产生的主体,在应对干扰时结构、功能的变化直接影响着土壤碳排放以及碳固定,但它们具体作用机制以及过程并不清楚,需展开进一步的调查;2)不同森林采伐方式对不同地区和不同类型森林土壤的影响的复杂性,亟须在进一步加强实验研究的基础上,发展森林土壤碳循环的过程或机理模型,为森林生态系统完整的碳循环过程表达及碳计量提供技术支撑,以期为我国森林经营以及碳汇等方面研究提供参考。

关键词: 采伐方式;土壤有机碳;采伐剩余物;土壤呼吸;不确定性

中图分类号:S714 **文献标识码**:A

Uncertainty Effect of Forest Harvest on Soil Carbon Pool: A Review

LEI Lei[1,2], *XIAO Wen-fa*[1,2]

(1. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, State Forestry Administration Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, Beijing 10009, China; 2. Collaborative Innovation Center of Sustainable Ferestry in Southern China Nanjing Forestry University, Nangjing 210037, China)

Abstract: Forest soil carbon (SOC) is the key part of the global carbon cycle. However, the existence of multiple forest types with various forest managements makes huge variabilities on maintenance mechanism of forest soil carbon pool and soil sequestration process, so as the evaluation of forest soil pool. Being the main method of forest management, harvest has effect on forest carbon pool and carbon process directly and indirectly. Therefore it is critical to have deeper understanding of response of the forest SOC to forest harvest. By literature review, this paper summarized research progress on forest soil carbon pool and soil respiration with different harvest types at home and abroad, and the uncertainties that influenced results had been analyzed. Harvest types, forest types , harvest residue management and microbial factors were main factors regulated SOC. Based on the review, unsolved problems of the recent research, emphasis of related work in the future had also been proposed :1) biotic factors was the main producer of CO_2, and its sturcture and function changed responsed to disturbance, which influenced the soil carbon realese and sequestration straightly, however the machanism of this process was unclear, needed to be investugated

收稿日期: 2015-01-19

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项基金"典型森林土壤有机碳分布格局和微生物地理学研究。项目编号:CAF-RIFEEP201101

作者简介: 雷 蕾(1986—),在读博士,主要研究方向为森林生态系统土壤碳循环。E-mail:lei19860123@163.com

* 通讯作者: E-mail: xiaowenf@caf.ac.cn

further; 2) the effects of various harvest types to different area and forest soil types was so complex that process models and machnism models needed to be developed based on the intensive experiment researches, to provide technical support for carbon cycle and carbon accounting of forest ecosystem, and reference for the studies about forest management and carbon sink in China.

Key words: harvest type; soil organic carbon; harvest residue; soil respiration, uncertainty

森林是全球碳循环的重要组成部分,是陆地上最大的碳库,在维持全球碳平衡以及应对全球气候变化中起着关键的作用[1]。据统计,森林碳储量为 861 ±66 Pg,44% 储存在森林土壤中,约为 383 ±30 Pg [2]。然而,多样的森林类型和不同森林经营措施的干扰,使得森林土壤碳库维持机制以及碳固存过程的研究和森林土壤碳库的估算存在较大的不确定性[3]。其中,森林采伐作为最重要的经营措施,对土壤碳储量以及碳过程均产生着直接或间接地影响。森林采伐通过改变地上植被组成、林内光照、土壤水分温度等进而影响着森林碳库循环。众多学者针对不同的森林采伐类型对森林土壤碳储量以及相关碳过程进行了大量研究,结论不一[4]。科学认识采伐干扰下森林土壤碳库维持机制以及碳固定过程的特征,确定合理的森林经营措施,增加森林生态系统碳汇,是目前国内外研究的焦点。

本文综述了近十几年来不同采伐方式下森林土壤碳储量及其主要碳排放过程即土壤呼吸的研究进展,主要包括不同采伐方式处理下、不同森林类型土壤碳储量变化及其不确定性的影响因素,采伐活动对于森林土壤呼吸总量、土壤呼吸时空变异性以及其温度敏感性(Q_{10})的影响;阐述了研究中尚未解决的主要问题,并分析了未来相关研究的重点,以期为我国森林经营和碳汇等方面研究提供参考。

1　森林采伐对土壤碳库影响研究现状

森林采伐通过对森林生态过程和环境产生干扰,进而影响到土壤碳库的输入(凋落物的数量和质量以及根系分泌物的变化)和输出(土壤碳排放)。目前研究较多的采伐方式是皆伐[5]和间伐[6],而渐伐、择伐较少[4,7]。主要间伐常见的有锯材采伐[6,8]、整树采伐、全树采伐等[9]。土壤呼吸作为土壤碳排放的主要途径,往往占据森林生态系统呼吸总量的 40% ~88% 以上[10-11],是研究采伐后土壤碳动态过程的重要部分[12]。目前,森林采伐对于土壤呼吸的影响的研究主要集中在下述三方面:

1)采伐对森林土壤呼吸总量以及各呼吸组分的影响

采伐对森林土壤呼吸总量的影响的研究较多,但结果差异很大[13]。通常认为,采伐干扰短期内会增加土壤呼吸[14-16],但最终稳定并低于未砍伐区域[17]。如对采伐后北方杰克松林土壤碳排放研究表明,在采伐后初期表现为较弱的碳源,在伐后 10 年由碳源向碳汇转变,伐后 30 年碳汇潜力增加至中等水平,而在伐后 90 年碳汇能力减弱[18]。

土壤呼吸根据呼吸底物的不同可进一步划分为自养呼吸(根呼吸 RR)和异养呼吸(微生物呼吸 RM)。采伐剩余物的分解、凋落物的减少、根部的渗出物的变化都会造成各呼吸组分和呼吸总量的变化[19-20]。不同呼吸组分的研究能更好的反映出土壤碳库在适应采伐干扰时的过程和机理。异养呼吸主要与采伐后剩余物的分解以及处理方式相关,而自养呼吸则主要与剩余树木的密度、林龄、树木组成有关,其主要通过影响根系生物量、根系分泌物质量数量进而影响着自养呼吸的变化[21-23],自养呼吸和异养呼吸在采伐干扰后的增减决定着土壤呼吸总量的变化。然而,相较于森林采伐对土壤呼吸总量影响研究,土壤呼吸各组分在采伐干扰后的变化研究较少。

2)采伐对森林土壤呼吸时空变异性影响

土壤呼吸季节变化主要受到土壤温度和土壤水分[24-25]以及植物光合作用的共同影响[26-27],而土壤呼吸的空间变异性更为复杂[11]。多数研究认为采伐并未改变土壤呼吸的季节变异性,土壤呼吸通量通常在夏季生长旺盛期达到最大值,随着温度的降低在冬季达到最低值[24,28,29]。采伐后森林土壤呼吸空间变异性研究十分有限,干扰后地上植被组成对土壤呼吸空间异质性起着关键的作用[21],同时采伐后微环境,如局部土壤温度、湿度的变化直接改变着局部土壤呼吸通量,进而造成土壤呼吸空间异质性的增加[13,21]。

3)采伐对森林土壤呼吸 Q_{10}影响

Q_{10}是土壤呼吸研究的关键点,即温度每升高 10℃,土壤呼吸增加的倍数,但地下生态过程的复杂性使得 Q_{10}并不确定,如中国区域 2 ~ 3 年的土壤呼吸数据整合分析表明 Q_{10}值范围为 1.28 ~4.75 [30],Q_{10}受到多种因素的综合调控[30-32]。采伐干扰下土壤呼吸的 Q_{10}变化是研究采伐对于土壤碳库干扰机制的重要部分,影响土壤呼吸的 Q_{10}值主要的因素之

一在于呼吸底物的供应[32]，因此森林采伐样地的Q_{10}值的变化既能直接反应呼吸过程的敏感性，也能反映出呼吸底物质量和数量的变化（如树桩，根以及相关微生物）[33-34]。在土壤呼吸组分中，根呼吸（即自养呼吸）占据了土壤呼吸很大的比例，且对土壤呼吸的温度敏感性有着明显的作用[28,35-36]，采伐后根呼吸的减少会直接导致土壤总呼吸Q_{10}的下降[37-38]。如杨玉盛等[28]对皆伐后杉木人工林一年土壤呼吸及组分研究表明，皆伐样地根系呼吸占土壤呼吸比例和土壤总呼吸Q_{10}值分别为1.6%，1.42，对照样地则分别为26.5%，2.42，郭建峰等对皆伐后杉木林和常绿阔叶林研究也表明Q_{10}与对照相比均减少了33.65%和26.75%[39]。而采伐后微生物呼吸组分（即异养呼吸）的变化对于土壤总呼吸总呼吸Q_{10}的影响并不清楚。

采伐后土壤碳库储量的变化，是采伐后土壤碳动态长期变化的体现。森林采伐对于土壤碳库的研究主要通过对比采伐前土壤碳库储量与采伐后土壤碳库储量对采伐的影响进行定量评估，现有研究多集中于北方温带森林，热带亚热带森林研究较少，与土壤呼吸研究结果相同，森林采伐对于土壤碳库储量的影响并不一致（表1）。

表1 森林采伐对土壤碳库影响部分研究

采伐类型	处理方式	森林类型[地点]	土壤调查范围	距离采伐时间	土壤碳储量	参考文献
皆伐	收获全部采伐剩余物； 采伐枝干，留存针叶； 留存所有采伐剩余物；	挪威云杉林（*Picea abies*（L.）Karst）、欧洲赤松林（*Pinus sylvestris* L.）[瑞典]	0～20 cm	15～16年	无	[5]
混合措施	不同强度间伐； 渐伐； 择伐（采伐树桩30 cm处直径大于20 cm的树木）	赤松林（*Pinus resinosa* Ait.）、北部阔叶林（红桦（*Betula allegheniensis* Britt.）、椴木（*Tilia americana* L.）等）[北美五大湖]	0～30 cm	3年 8年	减少33%左右	[4]
间伐	树干采伐； 全树采伐； 全树采伐（包括树桩）	橡树林（*Quercus palustris* Münchh.）、火炬松（*Pinus taeda*）、湿地松（*Pinus eliottii*）[美国东南部]	0～45 cm 0～100 cm 0～30 cm	1～15年	增加不变	[9]
混合	重复性全树采伐、渐伐	挪威云杉林（*Picea abies*）、山毛榉林（*Fagus sylvatica*）[阿尔卑斯山脉]	0～30 cm	200年	增加18.18%	[7]
间伐	不同采伐强度	挪威云杉林（*Picea abies*）[挪威]	0～100 cm	33年	无	[40]
间伐	对照与不同采伐强度	25年生与55年生赤松（*Pinus densiflora*）[韩国中部]	0～30 cm	1年	55年生赤松间伐样地高于对照；25年生无变化	[41]
皆伐	对照 皆伐 伐后再生	北美黄杉（*Pseudotsuga menziesii*）[加拿大]	至风化层（C层）	1～5年 8～15年	底土层高于对照；	[42]
间伐	可锯木采伐 全树采伐 可锯木采伐+残余物 倍增	欧洲赤松（*Pinus sylvestris* L.）、挪威云杉（*Picea abies*）[芬兰]	0～10 cm	3～30年	无	[43]
混合	皆伐 50%间伐	杉木（*Cunninghamia lanceolata*（Lamb.）Hook.）[中国湖南]	0～60 cm	17年 21年	减少45.15% 减少16.14%	[44]
皆伐	皆伐	杉木（*Cunninghamia lanceolata*（Lamb.）Hook.）[中国广东]	0～40 cm	1年	减少14%	[45]
择伐	13.0%择伐强度 29.1%择伐强度	伐前针阔混交林，伐后阔叶林[福建]	0～20 cm	10年	增加2.00% 增加0.4%	[46]
混合	45.8%择伐强度 67.1%择伐强度 皆伐	伐前针阔混交林，伐后阔叶林[福建]	0～20 cm	10年	减少9.1% 减少20% 减少25.4%	[47]
择伐	30%择伐强度 50%择伐强度	山地雨林[海南霸王岭]	0～50 cm	5个月	减少4.5% 减少5.3%	[48]
混合	采伐后造林，并于每年进行抚育	伐前为马尾松（*Pinus massoniana*），再造林为杉木（*Cunninghamia lanceolata*（Lamb.）Hook.）[福建]	0～10 cm	1～6年	增加3%左右	[49]

2　采伐对土壤碳库干扰的不确定性

综合前述部分可知,森林采伐对土壤呼吸的影响存在很大的不确定性。探索并找到影响土壤碳平衡的机制以及森林经营措施对土壤碳固定的影响已成为森林碳循环研究领域的重要科学问题和挑战之一[8]。总结现有研究可知,森林采伐对于土壤碳库以及呼吸影响的不确定性主要源于下述几个因素:

1)森林类型

森林类型一方面代表了特定研究区域的气候、土壤条件,另一方面代表了植被组成,因此不同森林类型的自养呼吸与异养呼吸受到特定的非生物因子(如土壤温度、土壤湿度)以及生物因子(如有机物质输入的属性、质量)的影响,而这些均制约着土壤呼吸估算的准确性[50]。现研究结果表明,相较于阔叶林,采伐对针叶林影响较小[4,8,51]。这主要由于针叶林分布区域较低的温度以及较低的凋落物分解速率所致[4]。同种生境条件下,同种森林类型不同林龄在应对采伐扰动时,土壤碳库呈现不同的变化[41]。与幼龄林相比,老龄林林内环境更加稳定,土壤碳库受到采伐干扰的影响较小[52]。而在森林植被组成中,灌丛在土壤碳排放的作用至关重要,如 Campbell 等研究表明,同等立地条件下的针叶林,灌丛每单位生物量形成过程中产生的土壤呼吸速率是乔木的 2 ～ 10 倍[53-55],因此采伐过程中如果造成灌丛大量减少,可能会降低土壤呼吸。

2)采伐方式

不同的采伐方式对生态系统产生的扰动程度不同,其中皆伐对土壤碳库影响最显著[56],皆伐导致大量植被遭受破坏(乔灌木基本消失,部分草本植物遭受破坏),林地土壤因失去了植被的保护而受到直接影响,迹地裸露增大,雨水冲刷严重,加之土温升高,加速土壤有机碳的释放和流失[5,38,57]。Grand 和 Lavkulich[42] 通过对针叶林皆伐迹地研究认为土壤对于采伐的响应包括两个阶段。第一个阶段,森林地被层碳储量增加,矿质底土层的有机碳库密度增加,这可能是由于采伐剩余物的逐步分解、有机碳淀积以及根基腐烂造成的。第二阶段中,分解速率的增加,矿质土壤中有机碳减少。而森林间伐对土壤碳库动态的影响较为复杂,被伐木的确定方法、间伐的方式、间伐的强度的不同,决定了林内微环境的改变程度以及剩余树木的组成,改变了剩余树木的竞争和单株树木可利用的养分,对有机物质的分解产生不同的扰动,进而影响土壤有机碳的固定[58]。因此,间伐使其对于土壤碳库以及碳动态的影响呈现出减少[40]、不变[59]以及增加[8]的不同结果。

3)采伐剩余物管理

采伐剩余物的管理是影响森林碳库的另一个重要因素[43]。采伐剩余物改变了土壤碳库输入物质的质量和数量,可通过分解和生物扰动改变土壤微环境,对微生物活动和土壤酶等产生影响,从而作用于土壤碳库[60]。采伐剩余物短期内可能会影响可溶性有机碳含量[3,61],提高土壤矿物碳的吸收以及向稳定腐殖质的转换,但同时也有可能出现可溶性有机碳的淋溶而减少土壤碳库储量[62]。Busse 等[63]通过对火炬松和杰克松采伐后残余物的不同处理认为采伐残余物对于真菌生物量和细菌生命体的影响很微小,这表明在这些森林中对于采伐残余物的处理并不能长期有效的提高土壤碳储量。同时,采伐剩余物对于 SOC 的影响与森林类型密切相关。如胡振宏等对杉木林 15 年定位的研究认为采伐剩余物并未造成造成 SOC 的变化的可能是亚热带地区水热条件较好情况下较高的有机质矿化速率导致,同时当地森林生态系统下高粘土活性的土壤在碳变化方面受到人为影响较小[64]。

4)其它因素

此外,土壤类型在土壤碳库应对采伐干扰的响应时也起着重要的影响,如对温带森林而言,采伐干扰对淋溶土和灰土无显著影响,而始成土和老成土的土壤有机碳分别减少 13% 和 17%[51]。土壤类型不同对有机碳的吸附和保护作用也不同[3]。同时,调查与采伐的时间间隔的也会对调查结果的产生影响,时间的长短决定了采伐剩余物分解程度、剩余树木的生长情况、采伐后林内光照环境的改变造成的下木层的变化情况等[53,58],从而造成了不同时期内土壤碳库的动态变化(表 1)。

综合以上内容可知,各个不确定因子并不是独立存在的,而是相互作用相互影响,然而采伐后微生物因子的变化进一步加剧了不同采伐方式后土壤碳库的不确定性。

3　森林采伐后土壤微生物调控机制

土壤微生物是调控植被组成变化与生态系统功能变化的关键环节[65-67],是土壤中物质转化的动力,对土壤有机碳的分解起着重要作用[68-70]。土壤微生物主要受到可利用碳的限制[71],森林采伐过程

中造成的采伐剩余物(植物枝叶中)含有大量不稳定性碳,这些碳的输入会刺激微生物,引起微生物活性、微生物生物量、以及土壤酶活性的增加[72],加速惰性有机质的分解,增加土壤碳排放。而剩余树木凋落物以及根系分泌物输入数量和质量的差异可能会对土壤微生物群落(soil microbial community, SMC)组成造成影响,不同的微生物群落结构对有机质分解利用的差异会进一步作用土壤有机质的分解和土壤 CO_2 排放[73-74]。

土壤微生物群落主要由真菌和细菌组成。真菌是有机质分解和形成的主要驱动因子[75-76],一般呈块状分布,具有较高的空间异质性[77],这一分布特性使其更易受到采伐干扰的影响[78],并以皆伐最为显著,皆伐通常造成真菌生物量的减少[79-82]。细菌组成对土壤异养呼吸起着重要的作用[71,83],相较于真菌,细菌对于环境因子的变化(如土壤温度、湿度、通气度等)适应范围更广[84-86]。采伐后,当林内土壤湿度过低,对微生物群落造成水分胁迫时,可能会引起放线菌以及革兰氏阳性细菌等能够抵抗水分压力的类群的增加[77]。而放线菌专于分解具有高分子质量的难分解物质如木质素或纤维素[77,87],倾向于分解利用有机物质中的碳源[88]。多数细菌以真菌分解的产物为主要底物[75],因此真菌的变化也会影响细菌群落,采伐后地上凋落物、根系分泌物等底物供应的减少,可能会造成真菌生物量和细菌生物量的同时下降,进而造成土壤呼吸速率降低。

土壤酶是土壤中养分循环的重要参与者[89-90],主要来自于植物以及微生物残体[91],土壤酶与土壤微生物共同调控土壤中的生物化学过程,影响土壤有机碳的排放和固定[92-93]。目前,水解酶和氧化酶是研究的主要类型。氧化酶主要由真菌产生,但也受到细菌的调控[94],水解酶主要受到细菌的调控[95]。森林采伐对微生物群落结构产生的影响,会进一步造成土壤酶活性的变化[93,96],而不同的土壤酶类型的生态功能不同,水解酶主要控制碳、氮、磷循环,而氧化酶能够降解复杂的物质,如木质素以及芳香类复合物等形成腐殖质,影响土壤惰性碳的形成[94]。森林采伐干扰后微生物群落结构及其相关土壤酶活性的变化是造成土壤呼吸变化的重要影响因素,是探明采伐干扰对于土壤碳库变化的难点与重点。

4 研究展望

森林采伐措施对土壤碳库以及碳固定过程产生着重要的影响。森林土壤碳库储量以及碳固定依赖于采伐过程中土壤扰动程度以及地上植被组成的变化程度,采伐方式、森林类型、采伐剩余物管理的差异性使土壤碳库在应对采伐时的响应不同,同时微生物因子的复杂性限制了深入探讨采伐对土壤碳干扰机制。

森林土壤碳库是在森林生态系统的长期演化中形成,如何通过合理的森林采伐方式实现森林林分经济效益和生态效益,并且获得最大化的固碳潜力是目前国内外研究的热点,未来需要注重以下问题:

1)土壤有机碳储量是森林在干扰后一定时间内土壤碳积累的结果,而土壤呼吸是土壤碳库最主要的输出方式,能在第一时间对采伐干扰作出响应,是评价森林采伐对于土壤碳库影响的关键。因此,在评估森林采伐方式对于森林土壤碳库扰动影响时,应对土壤碳库和土壤呼吸进行同步的监测,对影响碳循环过程的关键因子,如土壤温度、土壤湿度、凋落物输入量等进行定量的研究,以确定其对森林碳库变化的作用。

2)应对森林采伐干扰时,生物因子对于土壤碳循环的影响:目前森林土壤碳库以及土壤呼吸对于森林采伐的响应多集中在环境因子上,对生物因素关注较少。作为 CO_2 产生的主体,生物因子在应对干扰时结构、功能的变化直接影响着土壤碳排放以及碳固定,但它们具体作用机制以及过程并不清楚,需展开进一步的调查。

3)鉴于不同森林采伐方式对不同地区和不同类型森林土壤的影响的复杂性,亟须在进一步加强实验研究的基础上,发展森林土壤碳循环的过程或机理模型,为森林生态系统完整的碳循环过程表达及碳计量提供技术支撑。

参考文献:

[1] Bonan G B. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests [J]. Science, 2008, 320(5882): 1444-1449.

[2] Pan Y, Birdsey R A, Fang J, *et al.* A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests [J]. Science, 2011, 333(6045): 988-993.

[3] Jandl R, Lindner M, Vesterdal L, *et al.* How strongly can forest management influence soil carbon sequestration [J]. Geoderma, 2007, 137: 253-268.

[4] Powers M, Kolka R, Palik B, *et al.* Long-term management impacts on carbon storage in Lake States forests [J]. Forest Ecology and Management, 2011, 262(3): 424-431.

[5] Olsson B A, Staaf H K, Lundkvist H, *et al.* Carbon and nitrogen in coniferous forest soils after clear – felling and harvests of different intensity [J]. Forest Ecology and Management, 1996, 82(1): 19 – 32.

[6] Jurgensen M, Tarpey R, Jim P, *et al.* Long – term Effect of Silvicultural Thinnings on Soil Carbon and Nitrogen Pools[J]. Soil Science Society of America Journal. 2012, 4(76): 1418 – 1425.

[7] Christophel D, Spengler S, Schmidt B, *et al.* Customary selective harvesting has considerably decreased organic carbon and nitrogen stocks in forest soils of the Bavarian Limestone Alps [J]. Forest Ecology and Management, 2013, 305: 167 – 176.

[8] Johnson DW, Curtis PS. Effects of forest management on temperate forest soil C and N storage: meta – analysis [J]. Forest Ecology and Management, 2001, 140(2 – 3): 227 – 238.

[9] Johnson D W, Knoepp J D, Swank W T, *et al.* Effects of forest management on soil carbon: results of some long – term resampling studies [J]. Environmental Pollution, 2002, 116: S201 – S208.

[10] Saiz G, Green C, Butterbach – Bahl K, *et al.* Seasonal and spatial variability of soil respiration in four Sitka spruce stands[J]. Plant and Soil. 2006, 287(1 – 2): 161 – 176.

[11] Ngao J, Epron D, Delpierre N, *et al.* Spatial variability of soil CO_2 efflux linked to soil parameters and ecosystem characteristics in a temperate beech forest[J]. Agricultural and Forest Meteorology. 2012, 154 – 155: 136 – 146.

[12] 刘世荣, 王　晖, 栾军伟. 中国森林土壤碳储量与土壤碳过程研究进展 [J]. 生态学报, 2011, 31(19): 5437 – 5448.

[13] Laporte M. Effect of clearcutting, selection cutting, shelterwood cutting and microsites on soil surface CO2 efflux in a tolerant hardwood ecosystem of northern Ontario [J]. Forest Ecology and Management, 2003, 174(1 – 3): 565 – 575.

[14] Misson L, Tang J W, Xu M, *et al.* Influences of recovery from clear – cut, climate variability, and thinning on the carbon balance of a young ponderosa pine plantation [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2005, 130(3 – 4): 207 – 222.

[15] Tang J, Qi Y, Xu M, *et al.* Forest thinning and soil respiration in a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada. Tree Physiology, 2005, 25(1): 57 – 66.

[16] Sullivan B W, Kolb T E, Hart S C, *et al.* Thinning reduces soil carbon dioxide but not methane flux from southwestern USA ponderosa pine forests [J]. Forest Ecology and Management, 2008, 255 (12): 4047 – 4055.

[17] Olajuyigbe S, Tobin B, Saunders M, *et al.* Forest thinning and soil respiration in a Sitka spruce forest in Ireland [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2012, 157: 86 – 95.

[18] Zha T S, Barr A G, Black A T, *et al.* Carbon sequestration in boreal jack pine stands following harvesting[J]. Global Change Biology. 2009, 15(6): 1475 – 1487.

[19] Kowalski A S, Loustau D, Berbigier P, *et al.* Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe [J]. Global Change Biology, 2004, 10(10): 1707 – 1723.

[20] Amiro B D, Barr A G, Black T A, *et al.* Carbon, energy and water fluxes at mature and disturbed forest sites, Saskatchewan, Canada [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2006, 136(3 – 4): 237 – 251.

[21] 孟　春, 王立海, 沈　微. 小兴安岭针阔混交林择伐6a 后林地土壤呼吸速率空间变异性 [J]. 东北林业大学学报, 2011, 239 (3): 72 – 75.

[22] 汪金松, 范　娟, 赵秀海, 等. 太岳山油松人工林土壤呼吸组分及其影响因子 [J]. 林业科学, 2013, 02: 1 – 7.

[23] 罗　璐, 申国珍, 谢宗强, 等. 神农架海拔梯度上 4 种典型森林的土壤呼吸组分及其对温度的敏感性 [J]. 植物生态学报, 2011, 07: 722 – 730.

[24] Toland D E, Zak D R. Seasonal patterns of soil respiration in intact and clear – cut northern hardwood forests [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1994, 24(8): 1711 – 1716.

[25] Soe A R, Buchmann N. Spatial and temporal variations in soil respiration in relation to stand structure and soil parameters in an unmanaged beech forest [J]. Tree Physiology, 2005, 25(11): 1427 – 1436.

[26] Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, *et al.* Large – scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration [J]. Nature, 2001, 411: 789 – 792.

[27] Marron N, Plain C, Longdoz B, *et al.* Seasonal and daily time course of the 13C composition in soil CO2 efflux recorded with a tunable diode laser spectrophotometer (TDLS) [J]. Plant Soil, 2009, 318(1 – 2): 137 – 151.

[28] 杨玉盛, 陈光水, 王小国, 等. 皆伐对杉木人工林土壤呼吸的影响 [J]. 土壤学报, 2005, 42(4): 584 – 590.

[29] 郭　辉, 董希斌, 姜　帆. 采伐强度对小兴安岭低质林分土壤碳通量的影响[J]. 林业科学, 2010, 46(2): 110 – 115.

[30] Zheng Z, Yu G, Fu Y, *et al.* Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: A trans – China based case study [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(7): 1531 – 1540.

[31] Almagro M, López J, Querejeta J I, *et al.* Temperature dependence of soil CO_2 efflux is strongly modulated by seasonal patterns of moisture availability in a Mediterranean ecosystem [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(3): 594 – 605.

[32] Gershenson A, Bader N E, Cheng W. Effects of substrate availability on the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition [J]. Global Change Biology, 2009, 15(1): 176 – 183.

[33] Epron D, Ngao J R, Granier A. Interannual variation of soil respiration in a beech forest ecosystem over a six-year study [J]. Annual Forest Science, 2004, 61(6): 499 – 505.

[34] 杨庆朋, 徐　明, 刘洪升, 等. 土壤呼吸温度敏感性的影响因素和不确定性 [J]. 生态学报, 2011, 31(8): 2301 – 2311

[35] Boone R D, Nadelhoffer K J, Canary J D., *et al.* Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration [J]. Nature, 1998,(396): 570 – 572.

[36] Wen X, Yu G, Sun X, Li Q, *et al.* Soil moisture effect on the temperature dependence of ecosystem respiration in a subtropical Pinus plantation of southeastern China [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2006, 137: 166 – 175.

[37] 郭 辉, 董希斌, 姜 帆. 皆伐方式对小兴安岭低质林土壤呼吸的影响 [J]. 林业科学, 2009, 45(10): 32 -38.

[38] 袁渭阳, 李贤伟, 张 健, 等. 不同年龄巨桉林土壤呼吸及其与土壤温度和细根生物量的关系[J]. 林业科学. 2009, 45(11): 1 -8.

[39] Guo J, Yang Y, Chen G, *et al.* Effects of clear - cutting and slash burning on soil respiration in Chinese fir and evergreen broadleaved forests in mid - subtropical China [J]. Plant and Soil, 2010, 333(1 -2): 249 -261.

[40] Nilsen P, Strand L T. Thinning intensity effects on carbon and nitrogen stores and fluxes in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) Stand after 33 years [J]. Forest Ecology and Management, 2008, 256(3): 201 -208.

[41] Yang A, Son Y, Noh N J, *et al.* Effect of thinning on carbon storage in soil, forest floor and coarse woody debris of Pinus densiflora stands with different stand ages in Gangwon-do, central Korea [J]. Forest Science and Technology, 2011, 7(1): 30 -37.

[42] Grand S, Lavkulich L M. Effects of Forest Harvest on Soil Carbon and Related Variables in Canadian Spodosols [J]. Soil Science Society of American Journal, 2012, 76(5): 1816 -1827.

[43] Tamminen P, Saarsalmi A, Smolander A, *et al.* Effects of logging residue harvest in thinnings on amounts of soil carbon and nutrients in Scots pine and Norway spruce stands [J]. Forest Ecology and Management, 2012, 263: 31 -38

[44] 方 晰, 田大伦, 项文化. 不同经营方式对杉木林采伐迹地土壤 C 储量的影响[J]. 中南林学院学报, 2004, 24(1): 1 -5.

[45] 薛 立, 向文静, 何跃君, 等. 不同林地清理方式对杉木林土壤肥力的影响[J]. 应用生态学报, 2005, (08): 1417 -1421.

[46] 巫志龙, 周新年, 郑丽凤, 等. 天然林择伐 10a 后林地土壤理化性质研究[J]. 山地学报, 2008, (02): 180 -184.

[47] 郑丽凤, 周新年, 巫志龙, 等. 天然林不同强度采伐 10 a 后林地土壤理化性质分析[J]. 林业科学研究, 2008, 21(1): 106 -109.

[48] 骆土寿, 陈步峰, 陈永富, 等. 海南岛霸王岭热带山地雨林采伐经营初期土壤碳氮储量[J]. 林业科学研究, 2000, 13(2): 123 -128.

[49] 马祥庆, 俞新妥, 何智英, 等. 马尾松采伐剩余物分解过程中土壤肥力的变化研究[J]. 生态学杂志, 1994, (05): 18 -22.

[50] Binkley DAN, Giardina C. Why Do Tree Species Affect Soils? The Warp and Woof of Tree - Soil Interactions. Biogeochemistry[J]. 1998, 42 (1/2): 89 - 106.

[51] Nave L E, Vance E D, Swanston C W, *et al.* Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests [J]. Forest Ecology and Management, 2010, 259(5): 857 -866.

[52] Chen HYH, Shrestha B M. Stand age, fire and clearcutting affect soil organic carbon and aggregation of mineral soils in boreal forests [J]. Soil Biology and Biochemistry. 2012,50: 140 -157.

[53] Campbell J, Alberti G, Martin J, *et al.* Carbon dynamics of a ponderosa pine plantation following a thinning treatment in the northern Sierra Nevada [J]. Forest Ecology and Management, 2009, 257(2): 453 -463.

[54] Campbell J L, Sun O J, Law B E. Disturbance and net ecosystem production across three climatically distinct forest landscapes[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2004, 18(4): 1 -11.

[55] Law B E, Thornton P E, Irvine J, *et al.* Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages[J]. Global Change Biology, 2001, 7: 755 -777.

[56] 鲁 洋, 黄从德, 董刚明, 等. 柳杉人工林皆伐后初期土壤有机碳和微生物量碳动态 [J]. 四川林业科技, 2010, 31(5): 35 -40.

[57] Williams C A, Vanderhoof M K, Khomik M, *et al.* Post-clearcut dynamics of carbon, water and energy exchanges in a midlatitude temperate, deciduous broadleaf forest environment [J]. Global Change Biology, 2013, 20(3): 992 -1007.

[58] Vesterdal L, Dalsgaard M, Felby C, *et al.* Effects of thinning and soil properties on accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus in the forest floor of Norway spruce stands[J]. Forest Ecol Manag, 1995,77(1):1 -10.

[59] Hoover C M. Management Impacts on Forest Floor and Soil Organic Carbon in Northern Temperate Forests of the US [J]. Carbon Balance Management, 2011, 6(1): 17.

[60] 胡小飞, 陈伏生, 葛 刚. 森林采伐对林地表层土壤主要特征及其生态过程的影响 [J]. 土壤通报, 2007, 38(6): 1213 -1218.

[61] Park J H, Kalbitz K, Matzner E. Resource control on the production of dissolved organic carbon and nitrogen in a deciduous forest floor [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34: 813 -822.

[62] Hu Z, He Z, Huang Z, *et al.* Effects of harvest residue management on soil carbon and nitrogen processes in a Chinese fir plantation [J]. Forest Ecology and Management, 2014, 326: 163 -170.

[63] Busse M D, Sanchez F G, Ratcliff A W, *et al.* Soil carbon sequestration and changes in fungal and bacterial biomass following incorporation of forest residues [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(2): 220 -227.

[64] 胡振宏, 何宗明, 范少辉, 等. 采伐剩余物管理措施对二代杉木人工林土壤全碳、全氮含量的长期效应[J]. 生态学报, 2013, (13): 4205 -4213.

[65] Heijden MGA, Bardgett R D, Straalen N M. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems[J]. Ecology Letters, 2008,11(3): 296 -310.

[66] Prescott C E, Grayston S J. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs[J]. Forest Ecology and Management, 2013, 309: 19 -27.

[67] Waldrop M P, Balser T C, Firestone M K. Linking microbial community composition to function in a tropical soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(13): 1837 -1846.

[68] Marshall V. Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils[J]. Forest Ecology and Management, 2000, 133(1 -2): 43 -60.

[69] Sun Y, Wu J, Shao Y, *et al.* Responses of soil microbial communities to prescribed burning in two paired vegetation sites in southern China[J]. Ecological Research, 2011, 26(3): 669 -677.

[70] Stevenson B A, Hunter D W F, Rhodes P L. Temporal and season-

al change in microbial community structure of an undisturbed, disturbed, and carbon – amended pasture soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 75: 175 – 185.

[71] Keiblinger K M, Hall E K, Wanek W, *et al.* The effect of resource quantity and resource stoichiometry on microbial carbon-use-efficiency[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2010: no – no.

[72] Fontaine S, Bardoux G, Abbadie L, *et al.* Carbon input to soil may decrease soil carbon content[J]. Ecology Letters, 2004, 7(4): 314 – 320.

[73] Brant J B, Sulzman E W, Myrold D D. Microbial community utilization of added carbon substrates in response to long-term carbon input manipulation[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(8): 2219 – 2232.

[74] Bird J A, Herman D J, Firestone M K. Rhizosphere priming of soil organic matter by bacterial groups in a grassland soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(4): 718 – 725.

[75] Moore-Kucera J, Dick R P. PLFA Profiling of Microbial Community Structure and Seasonal Shifts in Soils of a Douglas-fir Chronosequence[J]. Microbial Ecology, 2008, 55(3): 500 – 511.

[76] Cairney J W, Meharg A A. Interactions between ectomycorrhizal fungi and soil saprotrophs: implications for decomposition of organic matter in soils and degradation of organic pollutants in the rhizosphere[J]. Canadian Journal of Botany, 2002, 80(8): 803 – 809.

[77] Hartmann M, Howes C G, Vaninsberghe D, *et al.* Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests[J]. The ISME Journal, 2012, 6(12): 2199 – 2218.

[78] Vucetich J A, Waite T A, Qvarnemark L, *et al.* Review: Population Variability and Extinction Risk[J]. Conservation Biology, 2000, 14(6): 1704 – 1714.

[79] Baath E, Frostegard A, Pennanen T, *et al.* Microbial community structure and pH response in relation to soil organic matter quality in wood – ash fertilized, clear – cut or burned coniferous forest soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1995, 27(2): 229 – 240.

[80] Busse M D, Beattie S E, Powers R F, *et al.* Microbial community responses in forest mineral soil to compaction, organic matter removal, and vegetation control[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2006, 36(3): 577 – 588.

[81] Mummey D L, Clarke J T, Cole C A, *et al.* Spatial analysis reveals differences in soil microbial community interactions between adjacent coniferous forest and clearcut ecosystems[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(7): 1138 – 1147.

[82] Chatterjee A, Vance G F, Pendall E, *et al.* Timber harvesting alters soil carbon mineralization and microbial community structure in coniferous forests[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(7): 1901 – 1907.

[83] Schindlbacher A, Rodler A, Kuffner M, *et al.* Experimental warming effects on the microbial community of a temperate mountain forest soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(7): 1417 – 1425.

[84] Ballard T M. Impacts of forest management on northern forest soils[J]. Forest Ecology and Management, 2000, 133(1): 37 – 42.

[85] Powers R F, Andrew Scott D, Sanchez F G, *et al.* The North American long – term soil productivity experiment: Findings from the first decade of research[J]. Forest Ecology and Management, 2005, 220(1 – 3): 31 – 50.

[86] Alster C J, German D P, Lu Y, *et al.* Microbial enzymatic responses to drought and to nitrogen addition in a southern California grassland[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 64: 68 – 79.

[87] [Mccarthy A J, Williams S T. Actinomycetes as agents of biodegradation in the environment – a review[J]. Gene, 1992(115): 189 – 192.

[88] Kramer C, Gleixner G. Soil organic matter in soil depth profiles: Distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(2): 425 – 433.

[89] Steinweg J M, Dukes J S, Paul E A, *et al.* Microbial responses to multi – factor climate change: effects on soil enzymes[J]. Frontiers in Microbiology, 2013, 4.

[90] Burns R G, Deforest J L, Marxsen J, *et al.* Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 58: 216 – 234.

[91] Burns R G. Enzyme activity in soil: location and a possible role in microbial ecology[J]. Soil biology and biochemistry, 1982, 42: 423 – 427.

[92] Hassett J E, Zak D R. Aspen Harvest Intensity Decreases Microbial Biomass, Extracellular Enzyme Activity, and Soil Nitrogen Cycling[J]. Soil Science Society of America Journal, 2005, 69(1): 227.

[93] Sinsabaugh R L, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry of recalcitrant organic matter decomposition: the growth rate hypothesis in reverse[J]. Biogeochemistry, 2011, 102(1 – 3): 31 – 43.

[94] Sinsabaugh R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(3): 391 – 404.

[95] You Y, Wang J, Huang X, *et al.* Relating microbial community structure to functioning in forest soil organic carbon transformation and turnover[J]. Ecology and Evolution, 2014, 4(5): 633 – 647.

[96] Sinsabaugh R L, Hill B H, Follstad Shah J J. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment[J]. Nature, 2009, 462(7274): 795 – 798.