

鼎湖山主要森林生态系统地表 CH₄ 通量

周存宇^{1*}, 周国逸², 王迎红³, 张德强², 刘世忠² (1. 长江大学园艺园林学院, 荆州 434025; 2. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 3. 中国科学院大气物理研究所, 北京 100029)

【摘要】 利用静态箱-气相色谱法对鼎湖山3种处于演替不同阶段的森林类型—季风常绿阔叶林、针阔叶混交林和马尾松林—的地表 CH₄ 通量进行了为期一年的原位观测和研究, 结果表明: 3种林型地表吸收 CH₄ 通量按从大到小的顺序为: 季风林>混交林>松林, 不同林型间的 CH₄ 通量差异与森林土壤的性质有密切关系, 即土壤容重越小、有机质含量越多则土壤吸收 CH₄ 通量越高; 3种林型地表 CH₄ 通量受地表凋落物影响均不明显; 全年而言3种林型地表 CH₄ 通量与土壤温度和湿度都没有明显的相关性, 但在旱季土壤温度成为控制地表 CH₄ 通量的主要因子。

关键词: 鼎湖山 CH₄ 通量 凋落物 季节动态

中图分类号: X503.235

文献标识码: A

文章编号: 1008-8873(2006)04-289-05

The CH₄ uptake flux by soils of main forest ecosystems in Dinghushan

ZHOU Cun-yu¹, ZHOU Guo-yi¹, WANG Ying-hong¹, ZHANG De-qiang¹, LIU Shi-zhong¹ (1. College of Horticulture and Garden, Yangtze University, Jingzhou 434025; 2. South China Botanical Garden, CAS, Guangzhou, 510650; 3. Institute of Atmospheric Physics, CAS, Beijing, 100029, China)

Abstract The CH₄ uptake flux by soils of three types of forest in Dinghushan reserve --monsoon evergreen broad-leaved forest, coniferous and broad-leaved mixed forest and pine forest, which are in different stages of vegetation succession--were measured for one year by using static chamber-gas chromatograph technique. Highest CH₄ uptake flux was found for monsoon forest, then followed by mixed forest and pine forest. The difference of CH₄ flux among the different forests closely relates to their soil properties. That is, the lower soil bulk density is and the more soil organic matter is, the higher CH₄ uptake flux by soil is. Litter on the soil surface had little effect on the CH₄ flux for the three forests. CH₄ uptake fluxes did not show any significant dependency on soil temperature and soil moisture through the whole year, but soil temperature had positive effect on CH₄ uptake flux during dry season.

Key words: Dinghushan biosphere reserve; CH₄ flux; Litter; Seasonal dynamics

CH₄ 是大气中的一种重要的温室气体, 自工业革命以来它在大气中的体积分数增加了一倍, 目前它在大气中的体积分数为 1.72×10^{-6} , 对温室效应的相对贡献率仅次于 CO₂^[1]。由于人类活动 (包括稻田、畜牧业、天然气管道泄漏、生物质燃烧、矿物燃料燃烧等) 的影响, 近几十年来, CH₄ 在大气中的含量持续上升, 目前的年增长率为 0.4%^[2]。大气 CH₄ 的汇主要是在大气对流层 CH₄ 与自由基发生化学反应, 另外土壤是大气 CH₄ 的一个重要的汇, 据估计, 全球好气土壤所消耗的大气甲烷的量约为每年 $15 \times 10^{12} \sim 45 \times 10^{12}$ g, 占总汇的 8% 左右, 该汇所吸收的 CH₄ 与每年受人为影响大气中增加的 CH₄ 量相当^[3]。我国对土壤的 CH₄ 汇功能研究较少, 近十几年来只有少量工作在北方的草原、森林和旱田等生态系统开展^[4-6], 迄今尚未见对南方亚热带森林土壤的 CH₄ 汇功能的研究报道。为探明南方亚热带主要森林类型土壤的 CH₄ 源汇功能及其变化规律, 本研究选择在鼎湖山处于演替不同阶段的三种主要林型为对象, 对其地表 CH₄ 通量和主要环境因子进行了为期一年的观测,

该项研究可为我国森林生态系统主要温室气体源汇清单的制定提供重要依据, 对广东珠江三角洲地区的长期环境规划也有一定的参考价值。

1 实验方法

1.1 实验地点

本研究在鼎湖山自然保护区内进行。保护区位于广东省中西部, 东经 $112^{\circ}30'39'' \sim 112^{\circ}33'41''$, 北纬 $23^{\circ}09'21'' \sim 23^{\circ}11'30''$, 面积 $1\,155 \text{ km}^2$, 最高峰鸡笼山海拔 $1\,000.3 \text{ m}$ 。该区属亚热带季风湿润气候, 年平均降水量 $1\,956 \text{ mm}$, 主要集中在 4~9 月份, 占全年的 76%; 年平均温度为 20.9°C , 最冷月 (1 月) 和最热月 (7 月) 平均温度分别为 12.0°C 和 28.0°C ;

收稿日期: 2006-06-23, 2006-08-20 接受

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大项目 (编号: KZCX1-SW-01)

作者简介: 周存宇 (1968—), 男, 博士, 副教授。主要从事生态系统生态学研究

*通讯作者

年平均相对湿度为 80.8%。每年的 4~9 月份为雨季(月平均降雨量超过 200 mm), 11~1 月份为旱季(月平均降雨量在 22~50 mm 之间)。在保护区内选择 3 种处于演替不同阶段的林型——季风常绿阔叶林、针阔叶混交林和马尾松(*Pinus massoniana*)林分别对其地表 CH₄ 通量及相关环境因子进行观测研究。

季风常绿阔叶林样地位于自然保护区内庆云寺以北, 海拔 200 m。种类组成以黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)和锥栗(*Castanopsis chinensis*)为主。林分种类丰富, 结构复杂, 垂直结构可分为 7 层, 即乔木 4 个亚层、幼树灌木层、草本苗木层和层间植物层, 层间植物主要为木质藤本植物和少量的附生植物。土壤为砂页岩发育而来的赤红壤, pH4.06~4.34, 土层厚 30~90 cm。针阔叶混交林样地位于保护区内五棵松, 海拔高度 240 m, 为人工种植的马尾松林被一些阔叶树种入侵后而自然形成的过渡类型。群落结构较简单, 可分成 4 层, 乔木两层, 灌木一层, 草本及苗木一层。土壤为砂质壤土, 土层厚薄不均, 一般在 30~60 cm 之间, pH 值为 3.86。马尾松样地位于保护区东南角缓冲带人工种植的马尾松林里, 海拔高度 80 m。种类组成以马尾松为主, 还有少量的桉树。林龄约为 60 年, 林冠稀疏, 但下层的灌木、草本、蕨类植物较稠密, 下层植物主要以桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)、芒萁(*Dicranopteris linearis*)等为主。土壤为砖红壤性红壤, 土层较浅, 一般不超过 30 cm, pH 值在 3.99~4.07 之间。

1.2 实验方法

CH₄ 通量利用静态箱/气相色谱法测定。采样箱为组合式, 即由底座和顶箱两部分组成, 底座和顶箱均为不锈钢板制成。底座: 长(L)×宽(W)×高(H)×钢板厚度(T)=500×500×100×2.5 mm, 水封槽: 宽×高×钢板厚度=20×30×2.5 mm; 顶箱: L×W×H×T=500×500×500×1.5 mm。顶箱封顶, 内装 2 个轴流混气扇、采样管、测温口。观测区内设置 2 种处理: (1) 采样前去除地表凋落物(S); (2) 保留地表凋落物(L+S)。在每个采样点罩箱后 0、10、20、30 min 分别用 100 mL 医用注射器采集箱内气体 90 mL, 采样后及时带回实验室分

析。此外, 在通量测定的同时观测地表、5 cm 深处土壤温度、气温和地下 10 cm 土壤含水量。用 HP4890D 气相色谱仪测定 CH₄ 浓度, CH₄ 检测器为火焰离子化检测器(FID), 检测器、分离柱的温度分别是 200°C、55°C, 载气为高纯氮气, 流速 30 mL·min⁻¹。各种温度用便携式数字温度计(JM624)测定, 土壤含水量用中国生态系统网络统一配置的土壤测墒仪(MPKit)测定。从 2003 年 4 月至 2004 年 3 月, 每周一次在上述 3 个样地进行地表温室气体 CH₄ 通量和相关气象因子的观测, 每个样地 3 次重复。观测时间为 9:00~11:00。

2 结果与分析

2.1 地表 CH₄ 通量与森林演替

方差分析表明, 季风阔叶林地表 CH₄ 吸收通量明显高于其它两种林型, 达到极显著水平(P<0.001), 这与该林型土壤的理化性质和生物性质有关。首先, 3 种林型的土壤容重以阔叶林的为最低(表 1), 表明其土壤结构较为疏松, 通气性良好, 这种土壤物理环境是非常适合甲烷氧化微生物的生长、繁殖和代谢活动的。由于甲烷氧化细菌吸收甲烷是一个耗氧过程, 所以土壤的通气状况对该氧化过程有着重要影响, 而土壤容重是反映土壤紧实度或通气状况的一个重要指标, 对此 Smith 在总结有关文献的基础上指出, 热带森林土壤吸收 CH₄ 通量与土壤容重呈负的线型相关^[7]。其次, 3 种林型土壤氨态氮的含量也是以阔叶林的为最低。研究表明, 氨态氮可作为许多甲烷氧化细菌的替代基质, 对甲烷的氧化起竞争抑制作用^[8], 阔叶林土壤中氨态氮含量较低则这种抑制作用就较弱, 所以其土壤中的甲烷氧化微生物可以吸收较多的空气中的甲烷。第三, 对 3 种林型的土壤微生物分析表明, 阔叶林的土壤微生物生物量最高, 且土壤有机质含量也以阔叶林的为最高, 土壤 C/N 比值则以阔叶林的为最低, 说明其土壤不仅微生物含量高, 且土壤基质较易被土壤微生物同化和利用, 使其代谢活动收通量显著高于其它两种林型。在我国贡嘎山高山生

表 1 3 种林型的土壤性质

Table 1 Soil properties of the three types of forest

林型 Forest type	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N (mg·kg ⁻¹)	容重 Bulk density (g·cm ⁻³)	有机质 (%) Organic matter	C/N	微生物生物量 Microbial biomass (μg·g ⁻¹ dry soil)
马尾松林 Pine forest	3.65	1.50	1.8	19.0	342.1
混交林 Mixed forest	3.53	1.05	3.3	21.4	649.4
阔叶林 Broad-leaved forest	1.79	0.91	4.5	16.8	762.7

态系统进行的相关研究也表明, 3 种受人类活动影响也较为旺盛。综合以上三个方面的因素, 可以推测阔叶林的土壤中有较多的甲烷氧化微生物, 且土壤的理化性质也适合其代谢活动, 因此在三种林型中, 阔叶林土壤吸收大气甲烷的能力最强, 导致其地表 CH₄ 吸收程度不同的林地类型中, 以未受人类干扰的原始冷杉林 (林龄 160 年) 土壤的氧化大气 CH₄ 的能力最强, 受中度干扰的冷杉演替林 (林龄 78 年) 次之, 受强烈干扰的采伐迹地 (演替林于 3 年前砍伐后形成) 最弱, 且这种趋势与 3 种林型表层土壤有机质含量逐渐降低的趋势一致, 说明人类活动的干扰通过对土壤性质的改变进而影响到森林土壤与大气间 CH₄ 的交换强度^[9]。还有研究表明, 在退耕还林 40 年后, 土壤有机质含量和微生物生物量显著增加, 与之相对应, 森林土壤的 CH₄ 吸收通量比农田增强了 4 倍多^[10]。总之, 土地利用方式的改变会不同程度地影响土壤对大气 CH₄ 的氧化吸收能力, 这主要归因于土壤中甲烷氧化细菌种群以及土壤物理结构的变化^[7]。

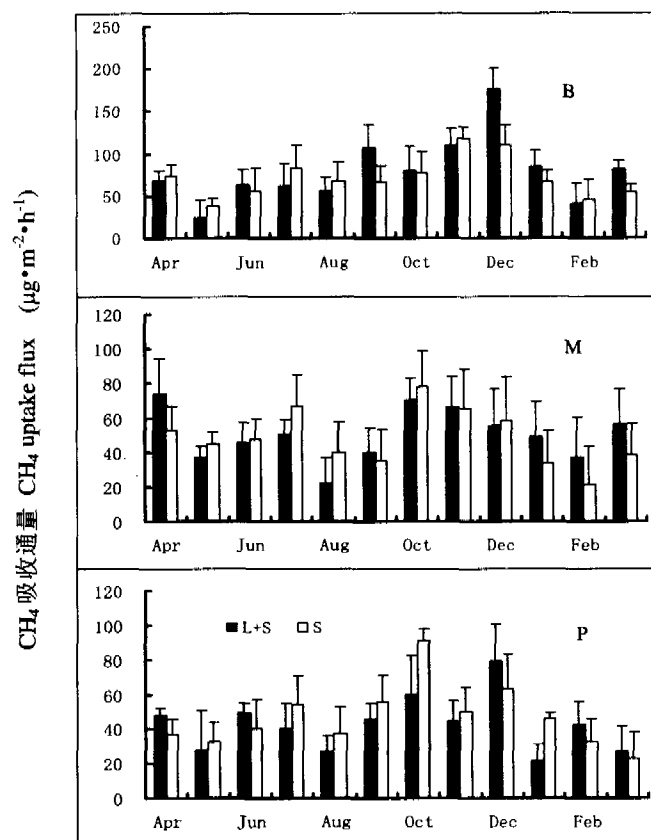
2.2 凋落物对森林地表 CH₄ 通量的影响

方差分析结果显示, 3 种林型保留和去除凋落物两种处理间的地表 CH₄ 通量都没有显著差异, 该结果与在其它地区所做过的相关研究结果不一致。如董云社^[11]在德国温森林的研究发现, 去除地表有机物层后, 土壤消耗 CH₄ 的速率增加, 年均增加量为 17%, 且两种处理间有显著差异。在我国长白山森林生态系统的研究也发现, 去除地表凋落物后的 CH₄ 吸收通量与保留地表凋落物的处理相比, 年均增加 23%^[5]。产生这种差异的主要原因可能是, 位于南亚热带针阔叶混交林的地表凋落物的分解速率远大于位于温带森林的地表凋落物的分解速率, 使得该林型的凋落物层的厚度小于温带森林凋落物层的厚度, 而凋落物层对 CH₄ 通量的影响完全是一个物理过程, 即通过阻隔作用减缓了大气中 CH₄ 向土壤的传输^[11], 本研究中各林型地表凋落物层较薄, 所以这种阻隔作用不如温带森林地表凋落物层的明显。另外, 在温带年降雨量明显低于亚热带地区, 去除凋落物后土壤含水量可能有显著减少, 从而有利于大气甲烷向土壤的扩散, 而在鼎湖山的雨季经常性的降雨使得去除凋落物对土壤含水量的影响不大, 因此土壤吸收甲烷通量变化也不明显。去除凋落物覆盖对地表 CH₄ 通量没有明显影响, 从另一个方面说明在该地区森林土壤氧化吸收甲烷主要发生在地表凋落物层以下的土壤层, 而地表凋落物对甲烷的氧化吸收作用基本可以忽略不计, 这与国外的有关的研究结果一致^[12,13], 他们的研究认为, 土壤氧化

甲烷主要发生在矿质土壤表层, 而不在地表有机物层。

2.3 森林地表 CH₄ 通量的季节变化及其影响因子

将 3 种林型每月的观测值取平均值得到 CH₄ 吸收通量月变化如图 1。松林和混交林两种处理条件下地表 CH₄ 吸收通量的季节变化趋势不明显, 但总体来看, 全年吸收通量最大的月份出现在旱季, 最低的月份则在雨季。相对而言, 阔叶林地表 CH₄ 吸收通量的季节变化趋势比较明显, 表现为旱季的吸收通量高于雨季的吸收通量。



B: 季风常绿阔叶林 M: 针阔叶混交林 P: 马尾松林; L+S: 有凋落物覆盖 S: 无凋落物覆盖。(下同) B. refers to monsoon evergreen broad-leaved forest; M. refers to coniferous and broad-leaved mixed forest; P. refers to *Pinus massoniana* forest. L+S: with litter on soil surface; S: litter removed previously. (the same hereafter)

图 1 3 种林型土壤吸收 CH₄ 通量的月动态
Fig. 1 Monthly dynamics of CH₄ uptake fluxes by soil for three forests

方差分析结果表明, 只有阔叶林的地表 CH₄ 吸收通量雨季和旱季间有显著差异(P<0.001), 其它两种林型的季节间差异不显著, 但它们旱季的平均值都大于雨季平均值。由表 2 可以看出, 每一种林型两种处理条件下的最大吸收通量值都出现在旱季, 而最小值则都出现在雨季, 且最小值均为负值, 说明三种林型在雨季的某些观测日, 土壤由大气甲烷的吸收汇变成产生甲烷的排放源, 但就全年整体而言, 三种林型土壤仍为

甲烷的吸收汇。天然的森林土壤中同时存在甲烷产生细菌和甲烷氧化细菌,森林地表 CH_4 通量为正值还是负值,即土壤是释放还是吸收甲烷取决于这两类微生物的相对活性,且这种关系与土壤含水量密切相关。当土壤水分处于过饱和时,土壤微生物的活动就从好气过程转向嫌气过程为主,甲烷氧化菌受到抑制而产甲烷细菌活动增强,土壤可以成为产生 CH_4 的源。本研究所区域受东南季风的影响,雨旱季分明,雨季降雨频繁,土壤含水量较高,大雨过后某些低洼处甚至短期内处于渍水状态,降低了土壤的通气性;另一方面,雨季的土壤呼吸强度明显高于旱季,土壤根系和微生物在呼吸过程中消耗大量的 O_2 ,进一步降低了土壤的含氧量,有利于土壤中甲烷产生细菌的生长和代谢,而不利于甲烷氧化细菌的活动,结果使得土壤吸收 CH_4 通量降低。在野外原位观测中,曾于 8 月份在 3 种林型的某些样点观测到 CH_4 通量为正值,即土壤向大气排放甲烷,说明在雨季,该地区主要林型土壤中甲烷产生细菌的活动是比较活跃的。在鼎湖山,整个旱季降雨极少,土壤的通气状况良好,虽然在从 12 月至 2 月,气温较低,在一定程度上可能降低土壤微生物的活性,但有研究指出,甲烷氧化菌较少受温度的影响,即便在较低的温度下,土壤也具有一定的氧化大气甲烷的能力^[14],所以总体而言,3 种林型土

壤吸收 CH_4 的强度都是旱季大于雨季,其中以阔叶林的这种差异最为显著。影响土壤吸收 CH_4 通量的主要因素包括甲烷氧化微生物的代谢活性,土壤的通气性、土壤 pH 值、土壤有效氮含量以及土壤温度和湿度等方面。到目前为止,人们不仅对参与甲烷氧化作用的微生物的种类及其生理生态特性知之甚少,而且对有关环境因子与 CH_4 通量相关性的看法也没有达成统一。

有研究认为温度对土壤氧化甲烷的作用很小,反映甲烷氧化速率对温度敏感度的 Q_{10} 值为 1.4 左右,并将之归因于甲烷氧化细菌的反应底物——大气中甲烷的浓度较低和土壤的通气状况的干扰^[7];而有的研究发现,在 0~30℃ 范围内森林土壤对大气甲烷的氧化与温度的增加呈明显的正相关^[11]。本研究通过分析表明,就全年来看,鼎湖山各主要林型土壤吸收 CH_4 通量与土壤温度和湿度间没有明显的相关性;而如果只选择旱季来分析,则发现各林型土壤吸收 CH_4 通量与 5 cm 深土壤温度之间呈正的线型相关,且在阔叶林和混交林这种相关性达到极显著水平(图 2)。出现这种现象的主要原因是,土壤温度和土壤含水量对甲烷氧化微生物的代谢活动都有影响,而在鼎湖山的雨季往往水热同期,在温度适宜甲烷氧化细菌活动时,较高的土壤含水量使土壤的通气性变差,抑制了它们的

表 2 不同林型土壤吸收 CH_4 通量的雨季旱季间比较

Table 2 Comparison of CH_4 uptake fluxes by soil of three forest between rainy season and dry season

林型 Forest type	处理 Treatment	季节 Season	土壤吸收 CH_4 通量 ($\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) CH_4 uptake flux by soil			样本数 Sample number	变异系数 Variation coefficient	
			平均值±SE Mean±SE	最小值 Minimum	最大值 Maximum			
马尾松林 P	有凋落物	雨季 Rainy season	38.3±5.5	-32.1	85.8	23	68.8	
		旱季 Dry season	53.3±16.6	13.2	271.5	20	139.6	
	无凋落物	雨季 Rainy season	45.8±8.5	-73.2	111.9	26	94.9	
		旱季 Dry season	50.9±12.1	4.8	216.6	19	114.4	
	混交林 M	有凋落物	雨季 Rainy season	44.8±6.6	-149.0	122.4	46	99.9
			旱季 Dry season	63.2±7.0	4.2	148.3	41	86.4
无凋落物		雨季 Rainy season	49.6±5.5	-80.4	153.4	43	72.1	
		旱季 Dry season	56.7±7.3	9.6	146.0	49	129.2	
阔叶林 B	有凋落物	雨季 Rainy season	54.9±9.7	-231.6	162.6	42	114.4	
		旱季 Dry season	103.7±11.1	22.6	271.2	50	75.4	
	无凋落物	雨季 Rainy season	64.3±11.9	-250.3	202.7	41	118.6	
		旱季 Dry season	82.3±8.3	12.8	294.3	45	67.5	

活性, 因此从全年来看 CH₄ 通量与 5 cm 土壤温度的相关性并不好; 而在鼎湖山的旱季, 极少有强降雨发生, 土壤通气状况改善, 适合甲烷氧化微生物的代谢活动, 在这种条件下 CH₄ 通量的变化则主要受土壤温度的控制, 而且根据有关研究, 在较低的土壤温度条件下, 温度对土壤氧化甲烷的调节作用比土壤湿度更强^[15], 所以在土壤含水量和温度都比较低的旱季, 土壤吸收 CH₄ 通量与土壤温度有显著的相关性。

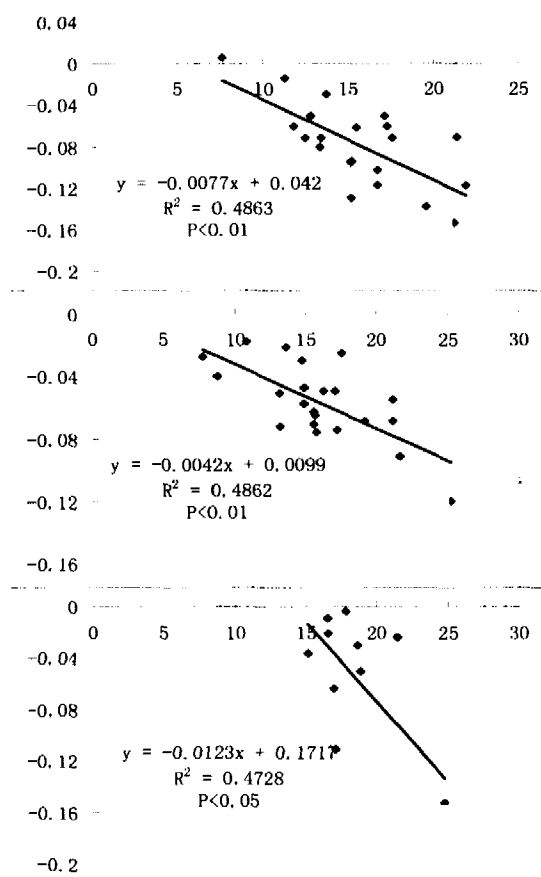


图2 3种林型土壤吸收 CH₄ 通量与土壤温度(5 cm)的相关关系
Fig. 2 The relationship between CH₄ fluxes and soil temperature at 5cm depth for three forests during dry season

3 结语

3.1 鼎湖山3种主要林型 CH₄ 通量按年均吸收通量值由大到小的顺序两种处理条件下均为: 季风常绿阔叶林>针阔叶混交林>马尾松林, 表现出地表 CH₄ 吸收通量随森林演替由低级到高级阶段而增高的总体趋势。

3.2 鼎湖山3种主要林型的不同处理间地表 CH₄ 通量差异不显著, 说明在该地区地表凋落物对 CH₄ 气体向土壤的扩散影响不明显。

3.3 3种林型地表 CH₄ 吸收通量的季节变化总体都表现为旱季高于雨季, 在季风常绿阔叶林旱季与雨季间的差异达到显著水平。在旱季, 3种林型地表 CH₄ 吸收通量与土壤温度呈显著的正相关。

参考文献

- [1] IPCC. 2001. Climate change 2001: the scientific basis[M]. Cambridge: Cambridge University Press. 944.
- [2] 李克让. 2002. 土地利用变化和温室气体净排放与陆地生态系统碳循环[M]. 北京: 气象出版社. 9-10.
- [3] Steudler P A, Bowden R D, Melillo J M, et al. 1989. Influence on nitrogen fertilization on methane uptake in temperate forest soils[J]. *Nature*, **341**: 314-315.
- [4] 杜睿, 黄建辉, 万小伟, 等. 2004. 北京地区暖温带森林土壤温室气体排放规律[J]. *环境科学*, **25**(2):12-16.
- [5] 肖冬梅, 王淼, 姬兰柱. 2004. 长白山阔叶红松林土壤氮化亚氮和甲烷的通量研究[J]. *应用生态学报*, **15**(10):1855-1859.
- [6] 黄国宏, 陈冠雄, 吴杰, 等. 1995. 东北典型旱作农田 N₂O 和 CH₄ 排放通量研究[J]. *应用生态学报*, **6**(4): 383-386.
- [7] Smith K A, Ball T, Conen K, et al. 2003. Exchange of greenhouse gases between soil and atmosphere: interactions of soil physical factors and biological processes[J]. *European Journal of Soil Science*, **54**: 779-791.
- [8] Nanba K, King G M. 2000. Responses of atmospheric methane consumption by Maine forest soils to exogenous aluminum salts[J]. *Appl. Environ. Microbiol.*, **66** (9): 3674-3679.
- [9] 齐玉春, 罗辑, 董云社, 等. 2002. 贡嘎山山地暗针叶林带森林土壤温室气体 N₂O 和 CH₄ 排放研究[J]. *中国科学(D辑)*, **32**(11): 934-941.
- [10] Merino A, Pérez-Batallón P, Macías F. 2004. Responses of soil organic matter and greenhouse gas fluxes to soil management and land use changes in a humid temperate region of southern Europe[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, **36**: 917-925.
- [11] Dong Y, Scharffe I D, Lobert J M, et al. 1998. Fluxes of CO₂, CH₄ and N₂O from a temperate forest soil: the effects of leaves and humus layers[J]. *Tellus*, **50**: 243-252.
- [12] Crill P M. 1991. Seasonal patterns of methane uptake and carbon dioxide release by a temperate woodland soil[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, **5**: 319-334.
- [13] Koschorreck M, Conrad R. 1993. Oxidation of atmospheric methane in soil: Measurements in the field, in soil cores, and in soil samples[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, **7**:109-121.
- [14] Crill P M, Martikainen P J, Nykanen H, et al. 1994. Temperature and N fertilization effects on methane oxidation in a drained peatlands soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, **26**(10): 1331-1339.
- [15] Steinkamp R, Butterbach-Bahl K, Papen H. 2001. Methane oxidation by soil of an N limited and N fertilized spruce forest in the Black Forest, Germany[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, **33**: 145-153.