

鼎湖山常绿针阔叶混交林 CO₂ 通量估算*

王春林^{①②} 于贵瑞^③ 周国逸^{①**} 闫俊华^① 张雷明^{③④} 王旭^① 孙晓敏^③

(①中国科学院华南植物园, 广州 510650; ②广东省气候与农业气象中心, 广州 510080; ③中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; ④中国科学院研究生院, 北京 100049)

提要 鼎湖山通量站是中国通量网络(ChinaFLUX)中 4 个森林站之一, 采用开路涡度相关方法, 对南亚热带常绿针阔叶混交林进行生态系统尺度的 CO₂ 通量长期定位观测. 利用 2003, 2004 年 2 整年观测资料, 分析该生态系统 CO₂ 通量时间变化特征及其受环境因子的制约关系. 通过坐标转换、WPL 订正和质量控制后, 发现本通量站存在明显的夜间泄漏问题, 因此采用 Michaelis-Menten 模型, 利用白天(PAR > 1.0 μmol⁻¹ Photons·m⁻²·s⁻¹)湍流充分条件下($u^* > 0.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)的通量资料, 逐月拟合净生态系统 CO₂ 交换 NEE 对光合有效辐射 PAR 的响应, 利用拟合 Michaelis-Menten 方程得到的生态系统呼吸 R_{eco} , 建立 R_{eco} 与 5 cm 土壤温度的指数关系, 借此反演夜间呼吸. 主要结论包括: (i) 逐月拟合的光能利用效率 α 平均为 0.0027 (± 0.0011) mgCO₂·μmol⁻¹ Photons, 最大光合速率 A_{max} 平均为 1.102 (± 0.288) mgCO₂·m⁻²·s⁻¹, α 与 A_{max} 季节性变化规律均不明显, 表明林内旱季没有明显的缺水和低温胁迫存在, 这与南亚热带常绿混交林叶面积指数(LAI)季节性变化较小的特点是一致的. (ii) 生态系统呼吸月总量平均为 95.3 (± 21.1) gC·m⁻²·month⁻¹, 约占生态系统总初级生产力 GPP 的 68%. NEE 月总量平均为 -43.2 (± 29.6) gC·m⁻²·month⁻¹, 大部分月份 NEE 为负号, 表明该生态系统全年均具有较强的碳汇功能. 估算得到 2003, 2004 年 NEE 总量分别为 -563, -441.2 gC·m⁻²·a⁻¹, 占 GPP 的 32%.

关键字 CO₂ 通量 涡度相关 鼎湖山 南亚热带 常绿针阔叶混交林 ChinaFLUX

大气 CO₂ 升高被视为全球变暖的主要原因之一^[1]. 自工业革命以来大气 CO₂ 持续升高及其可能导致的对全球气候系统的负面影响, 触发科学家、政府和公众对全球碳循环的广泛关注^[2]. 其中, 对陆地生态系统与大气间的碳交换通量的长期定位测定及其精确

估算, 是评价区域及全球生态系统碳源汇功能^[3]、开展大尺度模型研究进而预测生态系统对不同时空尺度全球变化的响应特征的基础和前提, 因而成为地球系统科学、生态和环境科学领域共同关注的一个关键性科学问题^[2-4]. 森林是陆地上面积最大的生态系

收稿日期: 2005-10-27; 接受日期: 2006-03-20

* 国家重点基础研究发展规划项目(编号: G2002CB412501)、中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-01-01A)、中国科学院知识创新重要方向项目(编号: KSCX2-SW-120)和广东省自然科学基金重点项目(编号: 010567)共同资助

** E-mail: gyzhou@scbg.ac.cn

统,全球森林面积约占陆地面积的 26%,其净初级生产力约占陆地植被的 60%,森林贮存的碳是大气中的 3 倍^[5],森林与大气系统之间碳交换量占整个陆地生态系统的 90%以上^[6],因此森林生态系统 CO₂ 通量的研究成为全球变化研究的焦点之一^[7,8].

近 10 多年来,基于涡度相关原理的通量观测技术和方法,在陆地生态系统 CO₂ 和水热通量测定中得到了越来越广泛的应用^[9,10],已经成为全球通量观测网络(FLUXNET)中的标准观测方法^[11].目前全球约有 150 个森林生态系统通量观测站,以率先开展 CO₂ 通量长期定位观测研究的欧洲和美国比较集中,这些通量观测站为分析评估森林生态系统在全球碳循环中的作用提供了可靠的数据基础^[12].我国系统性的通量观测研究直到 2002 年中国陆地生态系统通量观测网络(ChinaFLUX)建立后才陆续开始^[3,13].

北回归线两侧地区是地球上最大的干旱沙漠和半沙漠地带,而鼎湖山地区由于其独特的地理位置、气候条件和人文因素,仍然保存有比较完整的典型的亚热带地带性植被亚热带常绿阔叶林,成为当今地球该纬度带上最具特色和研究价值的地区之一^[14].亚热带森林生态系统具有较高的生产潜力,对区域生态平衡起着巨大的调节作用,同时又处于对气候变化反应较敏感的地区(气候脆弱区)^[15],对其典型森林生态系统 CO₂ 通量的研究具有十分重要的理论和应用价值.目前对亚洲区域森林生态系统碳通量观测研究主要集中在温带落叶林^[16-24]、温带落叶松林^[25]、温带混交林^[26]、热带季节雨林^[27,28]等,而对亚热带森林^[29]的相关研究相对较少,特别是对亚热带森林碳通量研究,仅仅限于对土壤和地表碳排放的研究^[30-33],对亚热带典型森林生态系统/大气界面碳通量研究尚是空白.本文在获取周年数据(2002.11~2004.12)基础上,分析 CO₂ 通量日变化、年变化特征及其受环境因子的控制机制,为区域及全国碳收支估算和碳循环模型构建,提供必要的知识、技术和数据储备.

1 资料与方法

1.1 观测点情况

鼎湖山自然保护区位于广东省肇庆市东北部,东经 112°30'39"~112°33'41",北纬 23°09'21"~

23°11'30",总面积 1155hm²,属低山丘陵地貌,海拔 200~500 m,最高峰鸡笼山海拔 1000.3 m.保护区地处亚热带,受季风湿润气候影响,光照、水热资源丰富且准同步.年太阳辐射约 4665 MJ·m⁻²·a⁻¹,年平均日照时数为 1433 h;年平均气温 21.0℃(低于附近高要气象站的 22.3℃),最冷月为 1 月,平均气温 12.0℃,最热月为 7 月,平均气温 28.0℃;年均降水量 1956 mm(大于高要气象站的 1671mm),其中 76%集中在汛期(4~9 月),10~3 月为相对少雨季节;年平均蒸发量为 1115 mm;年均相对湿度 80%;主导风向为东北风(冬半年)和西南风(夏半年).

鼎湖山通量观测塔安装在鼎湖山自然保护区核心区的针阔叶混交林样地内(五棵松,23°10'24"N,112°32'10"E),海拔高度 240 m,坡度 10 度左右,坡向东偏南.东北面(常年主导风向)比较平坦开阔,其余方位不远处均有小山峰环绕.森林为人工种植的马尾松因一些阔叶树种入侵而自然形成的过渡类型,是目前保存下来的最为典型、最为完整的亚热带常绿针阔叶混交林生态系统.优势树种为荷树(*Schima superba*)、锥栗(*Castanopsis chinensis*)和马尾松(*Pinus massoniana*),树龄约为 100 a,树高约 17 m;群落结构可分成 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,地面枯枝落叶层盖度 80%~90%,厚度 1~3 cm, pH 值为 3.86.样地东南方向分布着季风常绿阔叶林,西北方向是大面积的混交林和山地常绿阔叶林.

1.2 涡度相关通量观测与数据处理

通量观测塔高 38 m,装有 2 层开路涡度相关(OPEC)通量观测系统,观测探头高度分别为 27 m(第 5 层平台)和 2 m,分别代表林冠层顶/大气界面、林冠下层/地表草本界面的通量.涡度相关系统由三维超声风温仪(测量三维风速和虚温脉动)(CSAT3, Campbell Scientific, USA)和开路 CO₂/H₂O 分析仪(Li-7500, LiCor Inc., USA)组成,原始采样频率为 10 Hz,通过数据采集器(CR5000, Campbell Scientific, USA)自动存储 10 Hz 原始数据,并根据涡度相关原理^[34]在线计算并存储 30 min 的 CO₂ 通量(F_c)、潜热通量(LE)和显热通量(H_s)等统计量. F_c , LE , H_s 在线计算中自动作了

虚温订正^[35]和空气密度变化订正^[36], 但是未考虑地形和仪器倾斜影响, 为此, 本文采用 2 维坐标转换^[37,38], 强迫纵向风速垂直于随地形坡度变化的主导气流方向(即强迫侧向和纵向风速为 0). 按照微气象学符号协定, F_c , LE , H_s 正号表示向上通量.

基于对通量数据的统计分析, 结合涡度相关法通量观测原理及其局限性, 对通量数据进行质量控制, 剔除符合如下任意一条的 30 min 记录: (i) 有降水; (ii) 湍流不充分(摩擦速度 $u^* < 0.2 \text{ ms}^{-1}$); (iii) 超过仪器测量量程或合理范围的记录, 参考 ChinaFLUX 推荐的筛选标准, CO₂ 通量有效范围为 $-2.0 \sim 2.0 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO₂ 浓度有效范围为 $500 \sim 800 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-3}$, 水汽浓度有效范围为 $0 \sim 40 \text{ g} \cdot \text{m}^{-3}$; (iv) 有效样本不足($n < 1500$); (v) 异常突出的数据(某一点与连续 5 点平均值之差的绝对值大于 5 点方差的 2.5 倍). 通过上述质量控制后, 冠层上方 30 min 通量数据大约还有 55% 有效.

1.3 常规气象观测

常规气象(RMET)观测系统包括: 7 层空气温/湿度(HMP45C, Vaisala, Finland)和风速(A100R, Campbell, USA), 安装高度分别为 4, 9, 15, 21, 27, 31, 36 m; 降水(52203, R.M. YOUNG)、风向(W200P, Campbell, USA)和辐射观测位于 36 m(第 7 层), 其中辐射包括上行/下行的长波/短波辐射、净辐射(CNR-1, Campbell, USA), 总辐射(CM11, Kipp 和 Zonen). 土壤热通量(HFP01, Hukseflux)观测深度为 3, 5 cm; 土壤含水量(CS615-L, Campbell, USA)观测深度为 5, 20, 40 cm; 土壤温度包括 107-L 和 105T 两个系列, 各有 5 个深度, 107-L 型观测深度为 20, 40, 60, 80, 100 cm; 105T 型观测深度为 5, 10, 15, 20, 40 cm. 此外还有 21 m 和 1 m 红外气温(IRTS-P, CSI)和地表土壤平均温度观测(TCAV, CSI). 上述数据采样频率为 0.5 Hz, 通过数据采集器(CR23X-TD/CR10X-TD, Campbell, USA)在线计算并存储 30 min 统计数据. 净辐射 R_n 、土壤热通量 G 与 F_c , LE , H_s 相反, 正号表示向下通量.

对少量缺测记录采用线性插值、气象要素之间的相关性(如不同梯度之间的相同要素)、物理量内在关系(如气温、水汽压、相对湿度之间的关系)进行补充.

1.4 碳通量估算

净生态系统 CO₂ 交换量(Net Ecosystem Exchange, NEE)是指生态系统中植物光合作用、冠层空气中的碳储存和生物及非生物呼吸消耗的碳排放引起的生态系统碳蓄积的变化^[39], 可用下述方程描述:

$$NEE = F_{ca} + F_s = -(GPP - R_{eco}), \quad (1)$$

其中 F_{ca} 为生态系统/大气界面 CO₂ 通量涡度相关系统观测值, F_s 为观测高度以下空气中 CO₂ 浓度变化所引起的碳储存通量(浓度增大时此项为正, 表示离开生态系统的通量, 反之为负, 表示生态系统吸收的通量); GPP 为生态系统总初级生产力, R_{eco} 为生态系统呼吸通量, GPP 和 R_{eco} 恒为正号(与 NEE 不同). 这里假设水平湍流通量和水平平流是可以忽略的^[40,41]. 尽管在某些情况下, 特别是夜间垂直湍流不充分时, 上述假设是值得怀疑的^[42]. 有人曾尝试在森林生态系统中开展夜间水平对流测量^[43-45], 但无论在试验方法上还是理论上均尚待改进^[43,46].

F_s 采用单层 CO₂ 浓度变化计算^[47,48]:

$$F_{stor} = \Delta C(z) / \Delta t \cdot \Delta z, \quad (2)$$

式中, $\Delta C(z)$ 为高度 z 处 CO₂ 浓度变化 ($[CO_2]_t - [CO_2]_{t-\Delta t}$), Δt 为时间步长(1800 s), Δz 为整层高度(27 m). 研究表明^[47], 这种简单的 F_{stor} 计算结果与标准的全剖面 CO₂ 浓度测量法^[42] 计算结果基本吻合(上午差异略大), 不同方法算得的全年 NEE 之差异可以忽略. 为避免系统误差, 本文剔除 $|[CO_2]_t - [CO_2]_{t-\Delta t}| > 20 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-3}$, 控制 F_s 项小于 $0.3 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. F_s 与 F_c 之间的相对重要性随 u^* 的变化而变化, 当 u^* 较小时, $F_s / (F_s + F_c)$ 接近 1, 表明几乎所有呼吸均被储存, 而 F_c 可以忽略; 相反当 u^* 较大时, F_s 可以忽略.

森林生态系统的呼吸主要来自于土壤和植被. 一般情况下, 夜间植被和土壤的呼吸作用释放 CO₂, 通量层(森林生态系统与大气作用层)^[49] 下部 CO₂ 浓度高, 而通量层的上部 CO₂ 浓度低, 因此, 在起源于通量层下部高浓度 CO₂ 的涡与起源于通量层上部低浓度 CO₂ 的涡进行交换时, 向上传输 CO₂, 其通量为正值. 相反, 白天由于光合作用植被吸收 CO₂, 湍流交换的结果使 CO₂ 向下传输, 其通量为负值. 土壤和植被的呼吸作用均与温度条件密切相关, 因此, 正常情况下夜间的 CO₂ 通量同冠层气温和土壤温度有极

显著的相关性,并遵循指数方程^[50].选取夜间湍流充分条件下的观测的有效数据或使用箱式法观测的数据,利用最小平方方法求解系统呼吸作用同温度相关的指数方程,建立模型进行估算成为当前研究夜间 CO₂ 通量的有效途径之一^[50-52].

对本通量站观测的资料而言,白昼的 CO₂ 通量为负值,与实际情况相符,而夜间的 CO₂ 通量,无论是林冠上层还是下层,CO₂ 通量均有正有负,从它与 5 cm 深土壤温度点聚图上,看不出有明显的相关关系,甚至在观测期间林冠下层夜间的 CO₂ 通量平均值也为负值,与实际的情况相悖.由此可见,本通量站夜间观测的 CO₂ 通量数据不能够反映南亚热带常绿针阔叶混交林生态系统 CO₂ 通量的真实情况.基于此,本文采用白天的通量资料,基于 Michaelis-Menten 动力学原理的直角双曲线经验模型^[53,54]来拟合 NEE 对辐射的响应:

$$NEE = -\frac{\alpha \cdot A_{\max} \cdot PAR}{\alpha \cdot A_{\max} + PAR} + R_{\text{eco}}, \quad (3)$$

方程(3)中的 NEE 为白天林冠上层/大气界面 CO₂ 净生态系统交换(=F_{ca}+F_s); α 为表观初始光能利用效率(PAR = 0 时的曲线斜率);A_{max} 为光饱和时(PAR→∞)生态系统同化 CO₂ 能力(最大光合速率);PAR 为入射到林冠层上方的光合有效辐射,本文采用 21 m 高(第 4 层平台)测量值;R_{eco} 为表观暗呼吸速率(PAR = 0 时的生态系统呼吸量).方程参数 A_{max}, α , R_{eco} 根据白天(PAR > 1)湍流条件良好(u* > 0.2 m·s⁻¹)资料逐月拟合,方程(3)拟合结果有 3 个作用:(i) 插补缺测的白天通量数据;(ii) 根据逐月拟和的 R_{eco}, 建立 R_{eco} 与 5 cm 土壤温度关系^[55], 计算生态系统总呼吸(包括白天和夜晚);(iii) 计算月、年尺度 CO₂ 净生态系统交换总量(NEE);(iv) 分析该森林生态系统光量子利用效率 α , 最大光合速率 A_{max} 的时间变化特征及其影响因子.

2 结果与分析

2.1 常规气象要素季节变化

2002 年 11 月到 2004 年 12 月间主要气象要素年变化如图 1,可以看出日平均气温 T_{a-5}、土壤温度 T_{s05}(图 1(a))、光合有效辐射 PAR(图 1(b))和降水 R_{ain}(图 1(c))均具有明显的季节性变化特征,光、热、水资源

基本同步.夏秋季的 5~10 月为高温时段,光照充沛,冬春季的 11~4 月为相对低温时段,光照偏少;降水主要集中在汛期 4~9 月,10~3 月为相对干季.2003、2004 年年总降水量分别为 1290, 1297 mm,根据附近的气象站(高要)资料,2003 和 2004 年降水量比历年平均年雨量分别偏少 25.1%和 17.4%,年平均气温比常年分别偏高 0.6 和 0.3℃,属于偏早年景.但从土壤含水量 SWC(图 1(c))年变化可以看到,5 cm 深土壤含水量全年均高于 0.1 m³·m⁻³,表明混交林土壤具有较高的贮水能力,即使在旱季也可以保持较高的土壤水份,这是与鼎湖山针叶林土壤完全不同的^[32,33];冠层水汽压差 VPD 年平均为 0.7±0.43 kPa(图 1(d)),受气温年变化影响,夏秋季(5~10 月)高于冬春季(11~4 月),总的来看,冠层内水汽压差及其年变化幅度均不大,也表明林内没有明显的水分胁迫存在.光合有效辐射 PAR 年变化趋势(图 1(b))与气温相似,夏秋季高于冬春季,最大值(52.9 mol·m⁻²·d⁻¹)出现在 7 月,年平均为 15.7±8.6 molPhotons·m⁻²·d⁻¹,值得注意的是冬半年(11~4 月)仍具有丰富的光照条件(11.4±7.4 mol·m⁻²·d⁻¹).

2.2 碳通量日动态

光合作用是由光能驱动的,呼吸作用则主要受土壤温度和气温影响,因此 CO₂ 净生态系统交换 NEE 日变化(图 2)受光合有效辐射 PAR、土壤温度 T_{s05}、冠层气温 T_a(图 3)共同控制.夜间(PAR = 0)NEE 等于生态系统总呼吸 R_{eco},生态系统表现为碳源,冠层 CO₂ 浓度呈持续上升趋势,冠层碳储存量 F_s 以正号居多;白天 NEE 变化明显受 PAR 变化控制,因光合作用冠层上方的 CO₂ 向下传输,生态系统表现为碳汇,冠层 CO₂ 浓度呈持续下降趋势,冠层碳储存量 F_s 大多为负.每天 CO₂ 向下传输最大值出现在正午左右,此时冠层上方 CO₂ 通量(F_c)一般在 -0.5~-0.8 mgCO₂·m⁻²·s⁻¹ 之间.与相关的报道相比(表 1),低于生长季节的北方杨树林^[52],而高于生长季节的北方松林^[34]、缓慢生长季节的亚热带人工针叶林^[29],与生长季节的温带落叶阔叶林^[34]、温带黑杉林^[53]、亚热带人工针叶林^[29]相接近.可见,鼎湖山常绿针阔叶混交林即使在相对缓慢生长季节(冬季)仍然具有较强的碳汇功能.

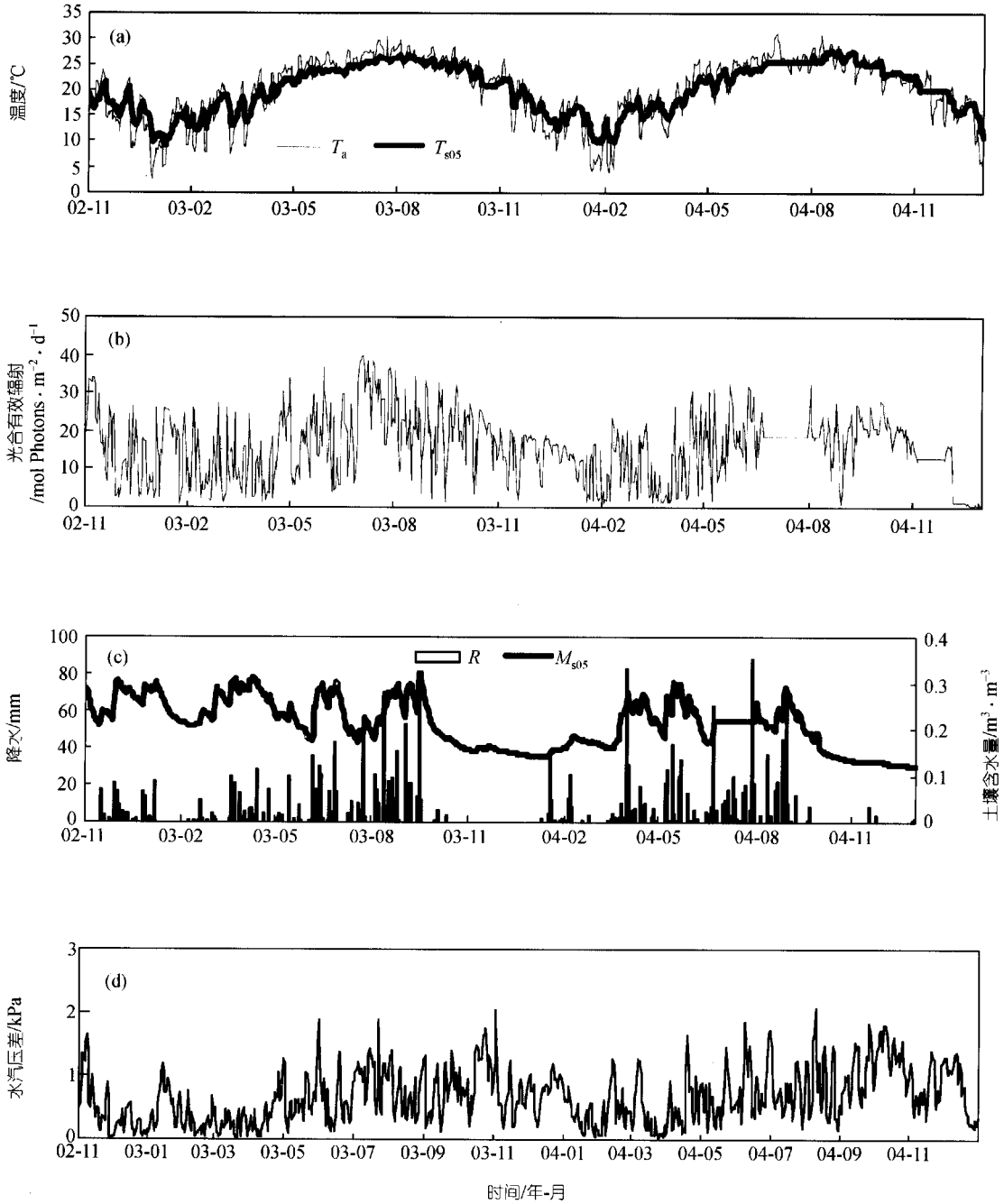


图 1 鼎湖山通量观测站逐日气象要素

(a) 冠层上方日平均气温 (T_a)、5 cm 土壤日平均温度(T_{s05}); (b) 冠层上方光合有效辐射日总量(PAR); (c) 日降水量(R)和 5 cm 日平均土壤含水量 (M_{s05}); (d) 冠层上方日平均水汽压差(VPD). 资料时段为 2002 年 11 月至 2004 年 12 月, 其中图(a)的 T_{s05} 、图(b)中的 PAR、图(c)中的 M_{s05} 有少量缺测资料根据 MDV 方法插补. 观测高度 T_a 、VPD 为 27 m(第 5 层平台), PAR 为 21 m(第 4 层平台), R 为 36 m(第 7 层平台)

冠层下方 CO₂ 通量同冠层上方在日照期间具有类似的日变化规律, 但强度比冠层上方大大减弱, 其

减弱程度同太阳高度角有关, 中午太阳高度角较大时, 减弱程度较大, 随着太阳高度角的减小, 减弱程

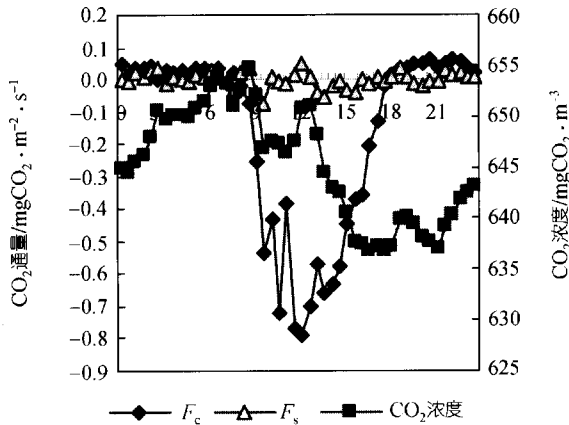


图2 鼎湖山混交林冠层上方碳通量(F_c), CO_2 储存量(F_s)与 CO_2 浓度日变化
资料为 2003 年 1 月 13~23 日平均

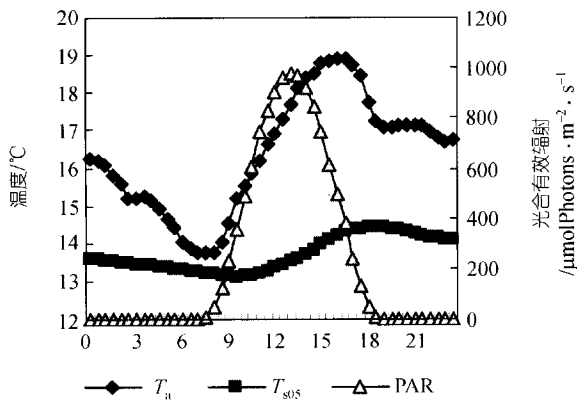


图3 鼎湖山混交林冠层上方(高度 27 m, 第 5 层平台)气温(T_a)、5 cm 土壤温度(T_{s05})、冠层上方(高度 21 m, 第 4 层平台)光合有效辐射(PAR)日变化
资料为 2003 年 1 月 13~23 日平均值

度逐渐减小, 在日出和日落时太阳高度角几乎等于零, 冠层上方和冠层下方 CO_2 向下传输的强度也近乎相等. 冠层下方 CO_2 通量占冠层上方 CO_2 通量不到 30%, 可见森林冠层的光合作用对 CO_2 的吸收是引起 CO_2 向下传输的主要因子.

2.3 白天 CO_2 通量对 PAR 的响应特征

白天森林生态系统 CO_2 通量与光合有效辐射 PAR 的关系如图 4, 随着 PAR 增加森林生态系统对 CO_2 的吸收量呈增大的趋势. 冬季光合饱和光强为

表 1 鼎湖山混交林生态系统 CO_2 通量最大强度及其与国内外森林的比较

森林类型	季节	CO_2 通量最大强度 / $mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	文献来源
南亚热带常绿针阔叶混交林	缓慢生长季节 (冬季)	-0.5 ~ -0.8	本文
北方杨树林	生长季节	-0.8 ~ -1.2	[52]
北方松林	生长季节	-0.4 ~ -0.5	[34]
亚热带人工针叶林	缓慢生长季节 (冬季)	-0.29 ~ -0.39	[29]
亚热带人工针叶林	生长季节	-0.61 ~ -0.67	[29]
温带落叶阔叶林	生长季节	-0.7 ~ -0.8	[34]
温带黑杉林	生长季节	-0.4 ~ -0.8	[53]

600~1000 $\mu molPhotons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 高于优势种荷树的光合饱和光强^[56](400~600 $\mu molPhotons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), 夏季光合饱和光强为 1000~1500 $\mu molPhotons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$. 尽管冠层上方测得的 CO_2 通量最大值同北方黑杉林^[53]相接近, 但后者光合饱和光强较低(500~700 $\mu molPhotons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), 这是由于两个森林生态系统所处的纬度不同, 导致生态系统内植物光饱和和生理机制差异引起的.

根据 Michaelis-Menten 模型(方程(3))逐月拟合结果, 光能利用效率 α 介于 0.001~0.004 $mg CO_2 \cdot \mu mol^{-1} Photons$ 之间(图 5), α 平均为 $0.0027 \pm 0.0011 mgCO_2 \cdot \mu mol^{-1} Photons$, 与北欧混交林的 0.0012~0.0020^[42]、0.0025^[57]相似. 与同处亚热带地区的千烟洲人工针叶林^[29]的 0.0204~0.0626 相比, 鼎湖山常绿混交林的 α 略低, 且没有明显季节性变化特征. 最大光合速率 A_{max} 为 $1.102 \pm 0.288 mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (图 6), 与北欧混交林^[42]的 0.88~1.14 $mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 、我国长白山阔叶红松林^[16]的 0.717~1.423 $mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 大小相似, 但鼎湖山常绿混交林 A_{max} 年变化幅度不大, 且没有发现如北方松林^[16]所具有的季节性变化特征.

按照汛期(4~9 月)和旱季(10~3 月)分别拟合方程(3)中的参数 α , A_{max} , 也没有发现汛期和旱季之间存在显著性差别, 根据 Aubinet^[42,49]解释的 α 与土壤水份、气温、辐射要素之间的关系, 表明林内即使在相对旱季也没有明显的缺水和低温胁迫存在(图 1(b)), 这是与南亚热带光、热、水资源充沛且年变幅相对较

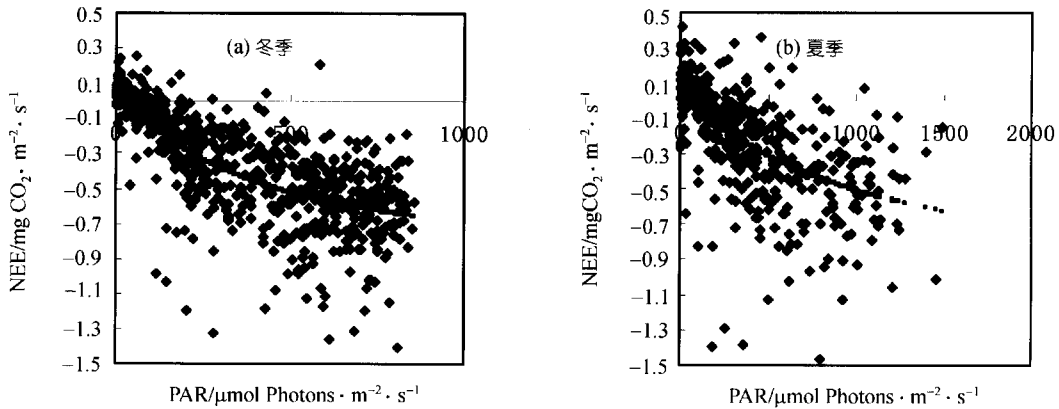


图4 鼎湖山混交林白天净生态系统 CO₂ 交换(NEE)与光合有效辐射(PAR)的关系

图中 2 条曲线为 Michaelis-Menten 方程, 曲线与 y-轴的交点的 y 值即为方程(3)中的截距 R_{eco} . 这里 PAR 观测高度为 21 m(第 4 层平台), 以 $PAR > 1 \mu\text{molPhotons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 作为白天标准. (a) 冬季, 资料为 2003 年 12 月, 光反应曲线参数为: $\alpha = 0.00281, A_{max} = 1.0871, R_{eco} = 0.09303, n = 685, R^2 = 0.54$; (b)夏季, 资料为 2003 年 8 月, 光反应曲线参数为: $\alpha = -0.00111, A_{max} = 1.1854, R_{eco} = 0.06585, R^2 = 0.223, n = 423$

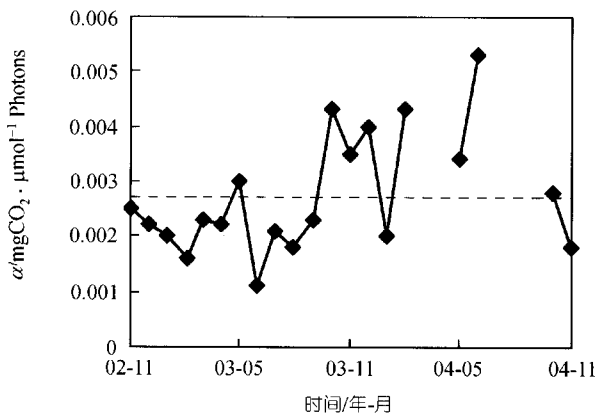


图5 逐月光能利用效率 α

选择林冠层上方(第 4 层平台, 21 m)白天(光合有效辐射 $PAR > 0.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 湍流充分($u > 0.2 \text{ m/s}$)资料, 逐月拟合 Michaelis-Menten 方程参数 α

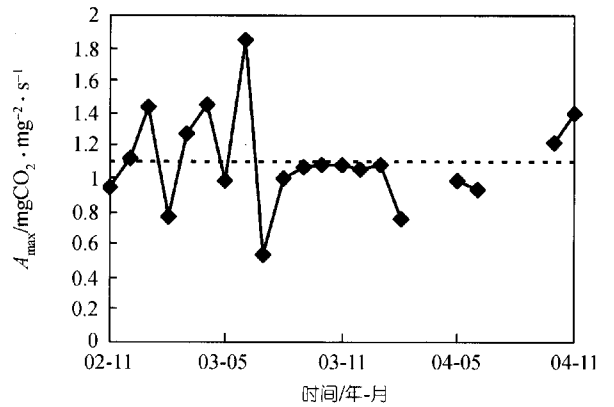


图6 逐月最大光合速率 A_{max}

选择林冠层上方(第 4 层平台, 21 m)白天(光合有效辐射 $PAR > 0.1 \mu\text{molPhotons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 湍流充分($u > 0.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)资料, 逐月拟合 Michaelis-Menten 方程参数 A_{max}

小的气候特点, 以及鼎湖山常绿混交林叶面积指数(LAI)、土壤湿度季节性变化较小的特点是一致的。

根据方程(3)反演的平均生态系统呼吸 R_{eco} 为 $0.13 \pm 0.06 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. 易志刚等^[30]利用碱石灰吸收法测得该生态系统土壤呼吸通量平均为 $0.13 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 周存宇等^[31~33]利用静态箱-气相色谱法测得该生态系统地表 CO₂ 排放通量为 $0.136 \sim 0.159 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 平均为 $0.111 \pm 0.008 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 上述土壤呼吸测量值与本文计算的

R_{eco} 相接近. 按照 EuroFLUX 森林土壤呼吸占整个生态系统总呼吸的 69%左右^[58]的标准推算, 基于方程(3)估算的鼎湖山混交林生态系统总呼吸 R_{eco} 比常规方法^[30~33]偏低 30%左右.

值得注意的是, 方程(3)的 Michaelis-Menten 曲线在 PAR 较低时(早晨和傍晚)有高估 NEE 的趋势(图 4), 可能是导致 R_{eco} 估算值偏低的原因之一. 曾尝试采用 2 次线性方程拟合, 但对此问题无明显改进, 且生物学意义模糊.

2.4 生态系统总呼吸 R_{eco} 、净生态系统 CO_2 交换量 NEE 年变化特征

生态系统总呼吸 R_{eco} 包括自养呼吸 R_a 和异养呼吸 R_h , R_a 是植被自身新陈代谢过程, 而 R_h 与土壤微生物活动有关, 两者均与温度条件有关^[51]. 首先根据白天资料拟合方程(3)得到逐月的 R_{eco} , 再利用 R_{eco} 与 5 cm 土壤温度 T_{s05} (图 7)拟合土壤温度-呼吸指数方程为:

$$R_{\text{eco}} = 0.0479 \exp(0.049 \cdot T_{\text{s05}}) \quad (4)$$

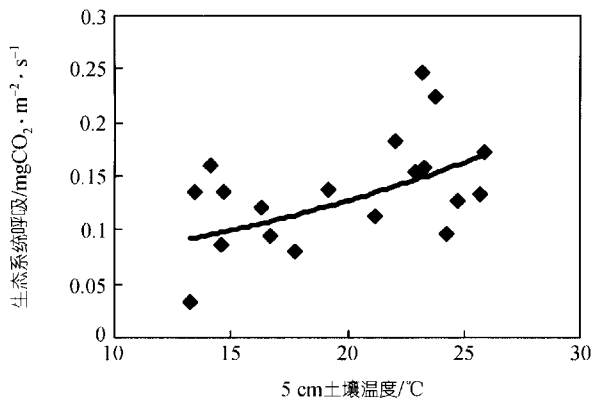


图 7 生态系统总呼吸 R_{eco} 与 5 cm 土壤温度 T_{s05} 的关系
其中 R_{eco} 根据逐月拟合 Michaelis-Menten 方程参数 R_{eco} 得到, T_{s05} 为对应月份白天 5 cm 土壤温度平均. 本图中拟合的土壤温度 T_{s05} -呼吸 R_{eco} 指数曲线方程为: $R_{\text{eco}} = 0.0479 \exp(0.049 T_{\text{s05}})$, $R^2 = 0.2559$, $n = 19$

根据方程(4)推算夜间生态系统总呼吸, 再结合方程(3), 则可以计算逐月生态系统总呼吸 R_{eco} , CO_2

净生态系统交换 NEE , 进而计算月生态系统总初级生产力 $\text{GPP}(=\text{NEE}-R_{\text{eco}})$, 如图 8.

由图 8 可见, 2002 年 11 月到 2004 年 12 月间各月生态系统总呼吸 R_{eco} 变化范围为 $65.4\sim 131.0 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$, 平均 $95.3\pm 21.1 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$, 最高值出现在 7~8 月, 最低值出现在 1~2 月, R_{eco} 季节变化趋势土壤温度 T_{s05} (图 1(a)) 相一致(图 8), 而受土壤含水量 SWC (图 1(c))、林冠层水汽压差 VPD (图 1(d))季节性变化影响不明显, 进一步说明即使在相对少雨年份, 鼎湖山混交林内也基本不存在水分胁迫.

逐月 CO_2 净生态系统交换 NEE 为 $10.6\sim -89.6 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$, 月平均为 $-43.2\pm 29.6 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$. 大多数北方森林生态系统^[16]碳吸收能力往往在一年中光热条件最好的季节最强, 且具有明显的季节性变化特征, 而鼎湖山混交林碳吸收能力在 9~11 月份的秋冬季较强, 而 7, 8 月份由于气温高, 导致生态系统呼吸排放加剧, 且对光合吸收 GPP 产生压抑作用(图 8), 因而 CO_2 净吸收能力反而不高. 大部分月份 CO_2 净生态系统交换 NEE 为负号, 表明亚热带常绿针阔叶混交林全年具有碳汇功能.

2003, 2004 年 NEE 总量分别为 -563 , $-441.2 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$. 与国内外相关研究相比, 刘允芬等^[29]计算的亚热带人工针叶林 2003 年 NEE 为 $-553 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ (39 m) 和 $-645 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ (23 m), Aubinet 等^[42]估算的比利时混交林的 NEE 为 $-600 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 可以代表大多数 EuroFlux 森林通量观测结果^[55], 均与本研究中

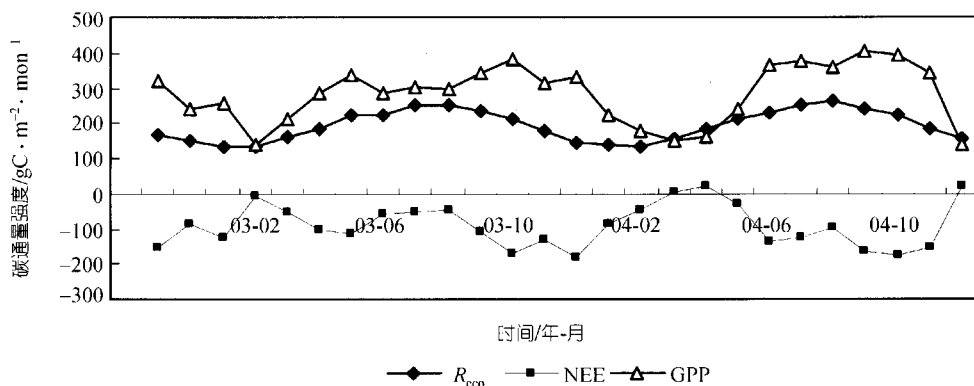


图 8 鼎湖山混交林逐月生态系统呼吸 R_{eco} 、净生态系统 CO_2 交换 NEE 和初级生产力 GPP 年变化
其中 R_{eco} 采用图 7 中土壤温度 T_{s05} -呼吸 R_{eco} 指数曲线方程计算, NEE 根据逐月拟合的方程(3)和方程(4)共同计算

鼎湖山混交林碳收支能力接近. 关德新等^[16]计算的长白山红松林 2003 年 NEE 为 $-184 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, Anthoni^[59]研究的半干旱区松林的 NEE 为 $-320 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 加拿大落叶混交林 1996 年的 NEE^[50]为 $-190 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$, 均远低于本研究结果, 表明鼎湖山混交林尚处于向地带性群落演替的快速生长过程中, 具有较强的碳汇功能.

3 结论与讨论

湍流交换不充分时(摩擦风速 u^* 偏小), 特别是夜间稳定层结状态下, 涡度相关法测得的碳通量常常偏低^[47,50,54]. Mahli^[51]和 Lee^[60]还指出, 在高大植被且 CO₂ 浓度垂直梯度较大时, 涡度相关法也有低估 CO₂ 通量的趋势. 对本站碳通量观测资料进行坐标转换^[37,38]、WPL 订正^[35,36]和质量控制后, 能量平衡分析表明, 涡度相关法测得的湍流能量($LE+H$)与根据常规气象要素计算的有效能量(R_n-G)之比($LE+H$)/(R_n-G), 即能力平衡比率 EBR, 白天大于夜间, 并随着摩擦风速 u^* 增大而增大, 表明湍流不够充分是影响能量平衡的原因之一, 夜间尤其明显.

进一步分析发现, 本通量站夜间 CO₂ 通量与 5cm 深土壤温度之间不存在明显的相关关系, 甚至冠层下方夜间的 CO₂ 通量平均值以负值居多, 即使是代表整个生态系统夜间呼吸的冠层上方的 CO₂ 通量也低于箱式法^[31-33]和碱石灰吸收法^[30]测得的土壤呼吸, 因此涡度相关法测得的夜间 CO₂ 通量不能够反映该森林生态系统的真实情况. 其原因可能有: (i) 夜间风速低, 大气稳定度高, 土壤与冠层呼吸释放得 CO₂ 不能达到涡度相关系统测量高度, 从而导致夜间测得的 CO₂ 通量偏低, 这是涡度相关法存在的普遍问题; (ii) 观测塔所处环境比较复杂, 存在山谷风现象, 可能导致 CO₂ 通量夜间泄漏; (iii) 针阔叶混交林冠层表面凹凸程度较大, 不符合涡度相关法的下垫面均一性要求, 这对森林生态系统也比较常见.

因此本文没有采用文献中解决“夜间问题”的常用方法, 即选取夜间观测的有效数据, 建立 CO₂ 通量与土壤温度之间的指数模型^[50-52]. 而采用基于 Michaelis-Menten^[53,54]模型来拟合 NEE 对辐射的响应方程, 外推生态系统呼吸 R_{eco} ^[55], 并建立生态系统总呼吸 R_{eco} 与土壤温度的关系, 借此反演夜间呼吸. 由

于夜间土壤呼吸占森林生态系统总呼吸量的绝大部分, 因此土壤呼吸通量常可用作检验系统的总呼吸量^[52], 本方法得到的鼎湖山针阔叶混交林生态系统总呼吸 R_{eco} 平均为 $0.13\pm 0.06 \text{ mgCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 与采用碱石灰吸收法^[30]和静态箱—气相色谱法^[31-33]测得的地表 CO₂ 排放通量相接近, 参照 EuroFLUX 森林土壤呼吸占整个生态系统总呼吸的 69%左右^[58]标准估算, 本文对鼎湖山混交林生态系统总呼吸 R_{eco} 的估算可能偏低 30%左右, 另一方面, 本文计算的鼎湖山混交林 2003~2004 年生态系统总呼吸 R_{eco} 占 GPP 的 68%, 而 Euroflux 森林站平均 R_{eco} 占 GPP 的 80%^[58], 表明本文计算的 R_{eco} 比实际情况可能偏低 15%. 综合来看, 本文对 R_{eco} 的估算可能偏低 15%~30%.

目前在北纬 20~30° 之间森林生态系统的 NEE 的报道不多见. 本文估算得到鼎湖山针阔叶混交林生态系统 2003, 2004 年的 NEE 分别为 -563 、 $-441.2 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 这一结果与亚热带人工针叶林^[29]以及大多数 EuroFlux 森林通量观测结果接近, 而高于我国北方森林^[16]和北美森林^[60,61], 符合 NEE 随纬度增加而递减的规律^[54], 表明鼎湖山针阔叶混交林尚处于向地带性群落演替快速生长过程中, 具有较强的碳汇功能. 另一方面, 由于本文对 R_{eco} 的估算可能偏低, 导致对碳汇强度的估算可能偏高.

由于理论、技术方面的原因, 目前涡度相关法碳通量测量依然存在较大的不确定性^[3], 对本通量站而言, 特别需要从如下 3 个方面进一步努力: (i) 探索本站复杂地形下夜间通量数据订正技术; (ii) 探索适合本站特点的缺测数据插值算法, 以便采用 30 min 通量数据直接计算年 NEE; (iii) 开展针对剧烈降水过程对涡度相关法通量观测的影响研究. 研究表明^[53], 降雨过程中随着土壤湿度的加大, 土壤呼吸可以很快上升数倍, 这种呼吸脉冲在雨日和雨量均比较多的南亚热带森林里, 可能对土壤呼吸、森林生态系统总呼吸 R_{eco} 以及 NEE 的估算具有重要影响. 需要深入了解土壤微生物对土壤湿度突然增加时的生理反映机制^[62].

参 考 文 献

- 1 Houghton R A, Davidson A E, Woodwell G M. Missing sinks, feedbacks, and understanding the role of terrestrial ecosystems in the global carbon balance. *Global Biogeochem Cys*, 1998, 12:

- 25—34
- 2 Steffen W, Noble I, Canadell J, et al. The terrestrial carbon cycle: implications for the Kyoto protocol. *Science*, 1998, 280: 1393—1394
 - 3 于贵瑞, 张雷明, 孙晓敏, 等. 亚洲区域陆地生态系统碳通量观测研究进展. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 15—29
 - 4 Law B E, Falge E, Gu L, et al. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113: 97—120
 - 5 Rollinger J L, Strong T F, Grigal D F. Forested soil carbon in landscapes of the Northern Great Lakes Region. *Advances In Soil Science: Management of Carbon Sequestration in Soil*, 1997. 335—350
 - 6 周广胜. 全球碳循环. 北京: 气象出版社, 2003. 1—192
 - 7 方精云, 朴世龙, 赵淑清. CO₂ 失汇与北半球中高纬度陆地生态系统的碳汇. *植物生态学报*, 2001, 26: 594—602
 - 8 于贵瑞, 牛栋, 王秋风. 《联合国气候变化框架公约》谈判中的焦点问题. *资源科学*, 2001, 23(6): 10—16
 - 9 Baldocchi D. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology*, 2003, 9: 479—492
 - 10 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
 - 11 Leuning R, King K M. Comparison of eddy-covariance measurements of CO₂ fluxes by open- and close-path CO₂ analyses. *Bound Lay Meteorol*, 1992, 59: 297—331
 - 12 Baldocchi D, Falge E, Gu L, et al. Fluxnet: a new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2001, 82: 2415—2434
 - 13 Wen X F, Yu G R, Sun X M, et al. Net water vapour exchange and environment control over a conifer-broad leaved forest during autumn-winter transition in Changbai mountain. *Journal of Geographical Sciences*, 2003, 13(4): 463—468
 - 14 张倩媚, 黄忠良, 刘世忠, 等. 鼎湖山锥栗-荷木-马尾松针阔叶混交林的群落结构. *热带亚热带森林生态系统研究*, 2002, 9: 18—27
 - 15 Zhou G S, Wang Y H, Xu Z Z. Progress on NECT researches. *Advances in Natural Sciences*, 2003, 13(9): 917—922
 - 16 关德新, 吴家兵, 于贵瑞, 等. 气象条件对长白山阔叶红松林 CO₂ 通量的影响. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 103—108
 - 17 吴家兵, 关德新, 孙晓敏, 等. 长白山阔叶红松林 CO₂ 交换的涡动通量修订. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 95—102
 - 18 王秋风, 牛栋, 于贵瑞, 等. 长白山森林生态系统 CO₂ 和水热通量的模拟研究. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 131—140
 - 19 Yasuda Y, Watanabe T, Ohtani Y, et al. Seasonal variation of CO₂ flux over a broadleaf deciduous forest. *Japan Society of Hydrology and Water Resources*, 1998, 11(6): 575—585
 - 20 Yamamoto S, Murayama S, Saigusa N, et al. Seasonal and inter-annual variation of CO₂ flux between a temperate forest and the atmosphere in Japan. *Tellus B*, 1999, 51: 402—413
 - 21 Saigusa N, Yamamoto S, Murayama S, et al. Gross primary production and net ecosystem exchange of a cool-temperate deciduous forest estimated by the eddy covariance method. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 112: 203—215
 - 22 Yamamoto S, Saigusa N, Murayama S, et al. Findings through ten-years flux measurement at Takayama and remaining subjects. In: *Proceedings of Synthesis Workshop on the Carbon Budget in Asian Monitoring Network, the Decennial Anniversary of the Observation at Takayama Site*, 2003. 15—18
 - 23 Nakai Y, Kitamura K, Suzuki S, et al. Year-long carbon dioxide exchange above a broadleaf deciduous forest in Sapporo, Northern Japan. *Tellus B*, 2003, 55: 305—312
 - 24 Choi T, Kim J, Lim J H. CO₂ exchange in Kwangneung broadleaf deciduous forest in a hilly terrain in the summer of 2002. *Korea Journal of Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 5(2): 70—80
 - 25 Hirano T, Hiratai R, Fujinuma Y, et al. CO₂ and water vapor exchange of a larch forest in northern Japan. *Tellus B*, 2003, 55: 244—257
 - 26 Massman W J, Lee X. Eddy covariance flux corrections and uncertainties in long-term studies of carbon and energy exchanges. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113: 121—144
 - 27 Yasuda Y, Ohtani Y, Watanabe T, et al. Measurement of CO₂ flux above a tropical rain forest at Pasoh in Peninsular Malaysia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 114: 235—244
 - 28 沙丽清, 郑征, 唐建维, 等. 西双版纳热带季节雨林的土壤呼吸研究. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 167—174
 - 29 刘允芬, 宋霞, 孙晓敏, 等. 千烟洲人工针叶林 CO₂ 通量季节变化及其环境因子的影响. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 109—117
 - 30 易志刚, 蚁伟民, 周国逸, 等. 鼎湖山三种主要植被类型土壤碳释放的研究. *生态学报*, 2003, 23(8): 1673—1678
 - 31 周存宇, 张德强, 王跃思, 等. 鼎湖山针阔叶混交林地表温室气态排放的日变化. *生态学报*, 2004, 24(8): 1738—1741
 - 32 周存宇, 周国逸, 王迎红, 等. 鼎湖山针阔叶混交林土壤呼吸的研究. *北京林业大学学报*, 2005, 27(4): 23—27
 - 33 周存宇, 周国逸, 王迎红, 等. 鼎湖山森林地表 CO₂ 通量及其影响因素的研究. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 175—182
 - 34 Baldocchi D D, Vogel C A. Energy and CO₂ flux densities above and below a temperate broad-leaved forest and a boreal pine forest. *Trec Physiol*, 1996, 16: 5—16
 - 35 Schotanus P H, Nieuwstadt F T M, de Bruin H A R. Temperature measurements with a sonic anemometer and its application to heat and moisture fluxes. *Boundary-Layer Meteorol*, 1983, 26: 81—93
 - 36 Webb E K, Pearman G I, Leuning R. Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapour transfer. *Quart. J Royal Meteorol Soc*, 1980, 106: 85—100
 - 37 朱治林, 孙晓敏, 袁国富, 等. 非平坦下垫面涡度相关通量的

- 校正方法及其在 ChinaFLUX 中的应用. 中国科学, D 辑, 2004, 34(增刊 II): 37—45
- 38 Wilczak J M, Oncley S P, Stage S A. Sonic anemometer tilt correction algorithms. *Boundary-Layer Meteorol*, 2001, 99(1): 127—150
- 39 Garratt J R. Limitations of the eddy correlation technique for determination of turbulent fluxes near the surface. *Bound Lay Meteorol*, 1975, 8: 255—259
- 40 Law B E, Baldocchi D D, Anthoni P M. Below-canopy and soil CO₂ Fluxes in a ponderosa pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1999, 94: 171—188
- 41 Wofsy S C, Goulden M L, Munger J W, et al. Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. *Science*, 1993, 260: 1314—1317
- 42 Aubinet M, Chermann B, Vandenhaute M, et al. Long term carbon dioxide exchange above a mixed forest in the Belgian Ardennes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 108: 293—315
- 43 Aubinet M, Heinesch B, Yernaux M. Horizontal and vertical CO₂ advection in a sloping forest. *Boundary-Layer Meteorol*, 2003, 108: 397—417
- 44 Feigenwinter C, Bernhofer Ch, Vogt R. The influence of advection on the short term CO₂-budget in and above a forest canopy. *Boundary-Layer Meteorol*, 2004, 113: 201—224
- 45 Staebler R M, Fitzjarrald D R. Observing subcanopy CO₂ advection. *Agric For Meteorol*, 2004, 122: 139—156
- 46 Finnigan J J, Clement R, Malhi Y, et al. A re-evaluation of long-term flux measurement techniques. Part I: averaging and coordinate rotation. *Boundary-Layer Meteorol*, 2003, 107: 1—48
- 47 Carrara A. Net ecosystem CO₂ exchange of mixed forest in Belgium over 5 years. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 119(3-4): 209—227
- 48 Pilegaard K, Hummelshøj P, Jensen N O, et al. Two years of continuous CO₂ eddy-flux measurements over a Danish beech forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 107: 29—41
- 49 Aubinet M, Grelle A, Ibrom A, et al. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: the EUROFLUX methodology. *Adv Ecol Res*, 2000, 30: 113—175
- 50 Lee X H, Jose D F, Ralf M S, et al. Long-term observation of the atmospheric exchange of CO₂ with a temperate deciduous forest in southern Ontario, Canada. *Journal of geophysical research*, 1999, 104: 15975—15984
- 51 Mahli Y, Baldocchi D D, Jarvis P G. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell Environ*, 1999, 22: 715—740
- 52 Black T A, Denhartog G, Neumann H H, et al. Annual cycles of water vapor and carbon dioxide fluxes in and above a boreal aspen forest. *Global change boil*, 1996, 102: 219—229
- 53 Michael L G, Bruce C D, Fan S M, et al. Physiological responses of a black spruce forest to weather. *Journal of geophysical research*, 1997, 102: 28987—28996
- 54 Falge E, Baldocchi D D, Olson R J, et al. Gapfilling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agric For Meteorol*, 2001, 107: 43—69
- 55 Wohlfahrt G. Quantifying nighttime ecosystem respiration of a meadow using eddy covariance, chambers and modelling. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 128(3-4): 141—162
- 56 孙谷畴. 亚热带季风阔叶林不同林地几种植物光合作用的比较研究. *广西植物*, 1991, 11(1): 51—57
- 57 Goulden M L, Munger J W, Fan S M, et al. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: Methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biology*, 1996, 2(3): 169—182
- 58 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(3): 269—278
- 59 Anthoni P M, Law B E, Unsworth M H. Carbon and water vapor exchange of an open-canopied ponderosa pine ecosystem. *Agric For Meteorol*, 1999, 95: 115—168
- 60 Lee X H. On micrometeorological observations of surface-air exchange over tall vegetation. *Agric For Meteorol*, 1998, 91: 39—49
- 61 Berbigier P, Bonnefond J M, Mellmann P. CO₂ and water vapour fluxes for 2 years above Euroflux forest site. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 108: 183—197
- 62 Halverson L J, Jones T M, Firestone M K. Release of intracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. *Soil Sci Soc Am J*, 2000, 64: 1630—1637