

鼎湖山针阔叶混交林生态系统呼吸及其影响因子

王春林^{1,2}, 周国逸¹, 唐旭利¹, 王旭¹, 周传艳¹, 于贵瑞³, 唐力生², 孟泽¹

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 广东省气候中心, 广州 510080; 3. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

摘要 精确估算典型森林生态系统呼吸 (R_{eco}) 对评价生态系统碳平衡具有重要意义。采用开路涡度相关法对鼎湖山针阔叶混交林 R_{eco} 进行定位测定, 根据 2003 ~ 2004 年数据采用多种呼吸模型对 R_{eco} 进行估算并分析 R_{eco} 对环境要素的响应特征, 结果表明: (1) R_{eco} 受土壤温度、湿度和冠层气温、相对湿度共同影响, R_{eco} 对环境因子的响应模式存在季节性差异, 总体上土壤温度是驱动 R_{eco} 的主要因子。(2) 描述 R_{eco} 与温度因子的关系模式中, 指数方程、Van 't Hoff 方程、Arrhenius 方程和 Lloyd-Talor 方程, 统计意义上具有同等的能力, 从温度敏感性指标 Q_{10} 看, Lloyd-Talor 方程比其他方程更适合于描述 R_{eco} 对温度的响应特征。(3) 由土壤温度 (T_s) 和土壤含水量 (M_s) 驱动的连乘耦合模型, 能综合反映 T_s 、 M_s 对 R_{eco} 的协同作用。在 M_s 较高时段, 连乘模型模拟的 R_{eco} 高于 Tloyd-Taylor 方程, 而在 M_s 较低时段连乘模型的结果低于 Tloyd-Taylor 方程, 但二者没有统计意义上的显著差异。(4) 鼎湖山混交林 2003 年 R_{eco} 年总量, 基于白天涡度相关通量观测资料的模型估算结果为 1100 ~ 1135.6 gCm⁻²a⁻¹, 比基于夜间通量资料估算结果 (921 ~ 975 gCm⁻²a⁻¹) 增加 12% ~ 25%。采用白天通量资料估算 R_{eco} , 对克服夜间涡度相关法通量测定结果偏低问题具有积极意义, 为进一步可靠评估净生态系统 CO₂ 交换 (NEE) 奠定方法基础。

关键词 鼎湖山; 生态系统呼吸; 涡度相关; 中国通量网

文章编号: 1000-0933 (2007) 07-2659-10 中图分类号: X511 文献标识码: A

Ecosystem respiration and its controlling factors in a coniferous and broad-leaved mixed forest in Dinghushan, China

WANG Chun-Lin^{1,2}, ZHOU Guo-Yi¹, TANG Xu-Li¹, WANG Xu¹, ZHOU Chuan-Yan¹, YU Gui-Rui³, TANG Li-Sheng², MENG Ze¹

1 South China Botanical Garden, CAS, Guangzhou 510650, China

2 Guangdong Climate Center, Guangzhou 510080, China

3 Institute of Geographical Science and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (7) 2659 ~ 2668.

Abstract: Accurate estimation of ecosystem respiration (R_{eco}) in forest ecosystems is critical for validating terrestrial carbon models. Continuous eddy covariance measurements of R_{eco} were conducted in a coniferous and broad-leaved mixed forest located in Dinghushan Nature Reserve of south China. R_{eco} was estimated and the controlling environmental factors were analyzed based on two years data from 2003 to 2004. Major results included that: (1) R_{eco} was affected by soil temperature,

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目 (2002CB412501); 中国科学院知识创新工程资助项目 (KZCX1-SW-01-01A); 中国科学院重要方向资助项目 (KSCX2-SW-120); 广东省自然科学基金重点资助项目 (010567)

收稿日期: 2007-02-01; 修订日期: 2007-06-04

作者简介: 王春林 (1970 ~), 男, 江苏人, 博士, 主要从事生态系统生态学与农业气象学研究. E-mail: wangcl@grmc.gov.cn

致谢: 本通量站涡度相关通量观测维护以及资料采集、处理, 得到黄忠良研究员的大力支持, 在此表示衷心感谢

Foundation item: The project was financially supported by national key fundamental research development layout project (No. 2002CB412501); two knowledge innovation funds of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX1-SW-01-01A and KSCX2-SW-120); Natural Science Foundation of Guangdong Province (No. 010567)

Received date 2007-02-01; **Accepted date** 2007-06-04

Biography: WANG Chun-Lin, Ph. D., mainly engaged in ecosystem ecology and agrometeorology. E-mail: wangcl@grmc.gov.cn

soil moisture, canopy air temperature and humidity, where soil temperature at 5cm depth was the dominant factor. (2) Exponential equations such as Van't Hoff, Arrhenius and Lyold-Talor can be used to describe the relationship between R_{eco} and temperatures with similar statistical significance, while Lyold-Talor equation is the most sensitive for temperature index (Q_{10}); (3) The multiplicative model driven by soil temperature (T_s) and soil moisture (M_s) was more corresponsive to R_{eco} , it explains more R_{eco} variations than Lyold-Talor equation, both for higher and lower M_s . however, there was no statistical difference between the two models. (4) Annual accumulated R_{eco} of the mixed forest in 2003 was estimated as $1100 - 1135.6 \text{ gCm}^{-2}\text{a}^{-1}$ using daytime data, which was 12% - 25% higher than R_{eco} ($921 - 975 \text{ gCm}^{-2}\text{a}^{-1}$) estimated by nighttime data. The results suggested that using daytime data to estimate R_{eco} can avoid the common underestimation problem of eddy covariance methods. The study provides method basement for further study of accurate estimation of NEE in the coniferous and broad-leaved mixed forest in southern China.

Key Words: Dinghushan; ecosystem respiration; eddy covariance; ChinaFLUX

陆地生态系统与大气间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及其对不同时空尺度全球变化响应的基础和前提^[1,2],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统,森林生态系统 CO_2 通量的研究一直是全球变化研究中的焦点之一^[5]。

近十多年来,涡度相关技术经过长期的理论发展和技术进步,已经成为全球通量观测网络 (FLUXNET) 中直接测定陆地生态系统 CO_2 和水热通量的主要方法^[6]。我国系统性的通量观测研究从 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^[1,2,7],对森林生态系统碳通量观测研究集中在温带^[7-9]、亚热带^[9-12]、热带^[13,14]多种林型,不仅积累了大量的观测数据,而且在涡度相关观测技术与方法、生态系统通量特征和模型开发等方面取得了较大的进展^[2]。

南亚热带森林生态系统具有较高的生产潜力,对维持区域生态平衡起着巨大的调节作用。同时,我国南亚热带地区大部分处于气候脆弱区^[15],其森林生态系统碳源汇功能将对气候变化反应较敏感,因而对其典型森林生态系统 CO_2 通量的研究具有十分重要的理论和应用价值。以往对南亚热带森林碳通量研究,主要在土壤和地表碳排放方面,方法上以碱吸收法^[16]和箱式法^[17-20]为主,对生态系统尺度的碳通量研究,在 ChinaFLUX 建立以后才得以开展^[21]。本文根据鼎湖山通量站基于涡度相关法测定的通量数据,采用多种呼吸模型对生态系统呼吸进行估算,分析其强度变化及其对环境要素的响应特征,为进一步可靠评估净生态系统 CO_2 交换 (NEE) 奠定方法基础,也为全球气候变化背景下生态系统碳平衡模型的建立与验证提供数据支撑^[1,21]。

1 研究地概况

鼎湖山自然保护区 (Dinghushan Nature Reserve, DNR) 位于广东省中西部,受季风湿润气候影响,光、热、水资源丰富且准同步。年太阳辐射约 $4665 \text{ MJm}^{-2}\text{a}^{-1}$,年平均日照时数为 1433h,年平均气温 21.0°C ,最冷月为 1 月份,平均气温 12.0°C ,最热月为 7 月份,平均气温 28.0°C ,年均降水量 1956mm,其中 76% 集中在 4~9 月份的汛期。通量观测塔安装在 DNR 核心区的针阔叶混交林样地内 ($23^\circ10'24''\text{N}$, $112^\circ32'10''\text{E}$),海拔高度 240m,坡度约 10° ,坡向东偏南。主风方向东北面比较开阔。优势树种为荷木 (*Schima superba*)、锥栗 (*Castanopsis chinensis*) 和马尾松 (*Pinus massoniana*),树龄约为 100a,树高约 17m,群落结构可分成 4 层:乔木 2 层,灌木 1 层,草本及苗木 1 层。土壤为砂质壤土,土层厚度 30~60cm,地面枯枝落叶层盖度 80%~90%,厚度 1~3cm,表土 pH 值为 3.86。

2 数据与方法

2.1 数据采集与处理

采用开路涡度相关法 (Open Path Eddy Covariance, OPEC) 测定森林冠层/大气界面的 CO_2 通量 (F_{ca})。

OPEC 安装高度 27m,采用三维超声风温仪 (CSAT3 ,Campbell Scientific Inc. ,USA (CSI))测量三维风速,采用细线热电偶 (FW05 ,CSI)测量温度脉动,采用开路 CO₂/H₂O 红外气体分析仪 (IRGA) (Li-7500 ,LiCor Inc , USA)测量 CO₂/H₂O 浓度脉动。采样频率为 10Hz,通过数据采集器 (CR5000 ,CSI)自动存储 10Hz 原始数据,在线进行虚温订正^[21]和空气密度脉动订正^[23],并存储 30min 的 F_{ca}。对离线数据采用二次坐标旋转^[24]进行地形、仪器倾斜影响订正,并对 F_{ca} 进行质量控制,剔除与降水和凝结有关的异常数据。此外,为获得可靠的夜间湍度相关测定数据,剔除了夜间 (PAR < 1 (μmol Photons · m⁻² s⁻¹))摩擦风速小于 0.2 ms⁻¹ 的数据^[12,25],因为在这种条件下储存和平流效应可能会造成 CO₂ 通量的系统性低估^[11,25]。

净生态系统 CO₂ 交换量 (NEE) 定义为:

$$NEE = F_{CA} + F_{stor} \quad (1)$$

式 (1) 中 F_{CA} 为冠层上方测得的 CO₂ 通量, F_{stor} 为测定高度以下的 CO₂ 储存项,具体计算参见文献^[12]。式中各项为正号代表生态系统释放 CO₂ 进入大气,负号代表生态系统从大气中吸收 CO₂,夜间生态系统光合作为零, R_{eco} 与 NEE 等同。

气温、土壤温度、土壤水分等常规气象观测 (Routine Meteorology ,RMET) 采样频率为 0.5Hz,通过 4 个数据采集器 (CR23X-TD/CR10X-TD ,CSI) 在线计算并存储 30min 统计数据。本文资料时段为 2003 ~ 2004 年。

2.2 生态系统呼吸模型

温度和水分条件是控制 R_{eco} 的重要环境要素。R_{eco} 对温度的响应特征有多种描述,研究中广泛使用的有 Van 't Hoff 方程 (式 1)、Arrhenius 方程 (式 2)、Lloyd-Taylor 方程 (式 3) 和简单的指数方程 (式 4)^[26]:

$$R_{eco} = R_{eco,ref} \exp(B(T_m - T_{ref})) \quad (2)$$

$$R_{eco} = R_{eco,ref} \exp\left(\frac{E_a}{R} \left(\frac{1}{T_{ref}} - \frac{1}{T_m}\right)\right) \quad (3)$$

$$R_{eco} = R_{eco,ref} \exp\left(E_0 \left(\frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T_m - T_0}\right)\right) \quad (4)$$

$$R_{eco} = a \exp(bT_m) \quad (5)$$

式 (2) ~ (4) 中 R_{eco,ref} 是参考温度 (T_{ref}) 和适宜的水分条件下的生态系统呼吸。R_{eco,ref} 和式 (2) 中 B、式 (3) 中的活化能 E_a (J mol⁻¹)、式 (4) 中的 T₀, 以及式 (5) 中的参数 a 和 b 均是试验常数; T_m 为实测土壤温度 (K)。R 为气体常数 (8.134 J K⁻¹ mol⁻¹)。参考国内相关研究^[8~12], 常数 E₀ 取 309K, E₀ 取 283.16K。

水分因素与温度因子一起作为驱动变量,建立耦合的 R_{eco} 估算模型。常用的耦合方式有连乘形式和 Q₁₀ 模型。本文采用温度-水分连乘形式耦合的呼吸模型^[27],简称连乘模型,其形式为:

$$R_{eco} = R_{eco,ref} \exp\left(E_0 \left(\frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T_m - T_0}\right)\right) \exp(cM_s + dM_s^2) \quad (6)$$

式 (6) 中 M_s 为土壤湿度, R_{eco} 对温度的响应函数即为 Lloyd-Taylor 方程,对水分因子响应函数为 M_s 的二次指数方程。待拟合参数有 R_{eco,ref}、T₀、c 和 d,驱动因子为 T_m 和 M_s。

2.3 NEE 对光合有效辐射 (PAR) 响应模型

白天森林生态系统/大气界面 CO₂ 净交换量 (NEE) 主要受光合有效辐射 (PAR) 控制,采用基于 Michaelis-Menten 动力学原理的直角双曲线经验模型^[28,29]来描述:

$$NEE = \frac{\alpha \cdot PAR \cdot A_{max}}{\alpha \cdot PAR + A_{max}} + R_{eco} \quad (7)$$

式 (7) 中 NEE 由式 (1) 计算; 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 采用 21m 高 (第 4 层平台) 测量值。根据白天 (PAR > 1 μmol Photons · m⁻² s⁻¹) 湍流条件良好 (u* > 0.2ms⁻¹) 通量资料拟合参数 α, A_{max}, R_{eco} (图 1)。

3 结果分析

3.1 基于夜间资料估算的 R_{eco} 对温度因子的响应特征

不同模型拟合的温度因子与 R_{eco} 的关系如表 1, 由于模型的基本形式均为指数方程, 各模型的解释方差 R^2 没有区别, 冠层气温 (T_a) 和土壤温度 (T_s) 均与 R_{eco} 呈显著的指数相关, 其中 T_s 与 R_{eco} 的关系更强, 反映出 R_{eco} 主要来自土壤呼吸。

从温度敏感性指标 Q_{10} 看, Van 't Hoff 方程的 Q_{10} 不随温度变化而变化, 而 Arrhenius 方程和 Lloyd-Talor 方程的 Q_{10} 随温度升高而减小, 符合 R_{eco} 对温度响应的一般规律 [21]。以 T_s 驱动的 Lloyd-Talor 方程拟合的 Q_{10} 在 10、20°C 和 30°C 时分别为 2.1、1.8 和 1.5, 与同纬度带上森林生态系统研究结果 [10, 11] 比较接近, 表明以 T_s 驱动的 Lloyd-Talor 方程能够更好地描述 R_{eco} 对温度的响应特征。

3.2 基于夜间资料估算的 R_{eco} 对水分因子的响应特征

以 T_s 和 M_s 作为驱动变量, 拟合连乘模型得到:

$$R_{eco} = 0.008 \exp(309 \times \left(\frac{1}{283.16 - 219.96} - \frac{1}{(T_s + 273.16) - 219.96} \right)) \times \exp(17.77M_s - 38.885M_s^2)$$

$$R^2 = 0.033 \quad n = 2375 \tag{8}$$

方程 (8) 的解释方差 R^2 (0.023) 大于仅以 T_s 作为驱动变量拟合的所有方程 (表 1), 表明引进 M_s 有助于提高对 R_{eco} 的拟合效果。方程 (8) 中 M_s 的 1 次项系数为正号, 而 2 次项系数为负号, 表明在 M_s 较低时 M_s 增大可以促进 R_{eco} , 当 M_s 较大时可能对 R_{eco} 产生抑制作用。与国内其它森林站研究结果 [11] 相比, M_s 系数符号一致, 量级上与同处亚热带的千烟洲人工林接近, 而与长白山温带森林差异较大 (表 2)。

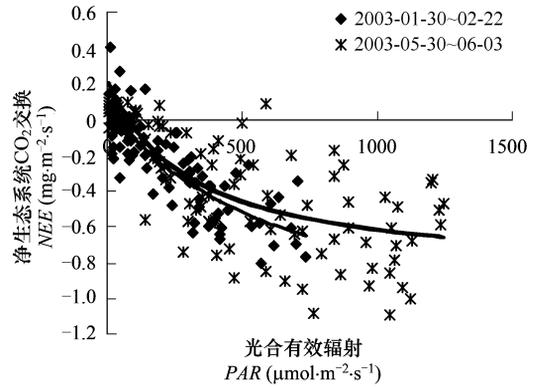


图 1 白天净生态系统 CO₂ 交换量对与光合有效辐射的响应

Fig. 1 Daytime net ecosystem CO₂ exchange (NEE) vs. photosynthetically active radiation (PAR)

曲线为拟合的 Michaelis-Menten 方程, 曲线与 y-轴的交点的 y 值即为 Michaelis-Menten 方程估算的 R_{eco} 。Lines represent best fits of Eq. (7) to data; The y-intercepts interpreted an estimation of R_{eco} .

表 1 不同生态系统呼吸模型拟合结果

Table 1 Nonlinear regression results of different ecosystem respiration models

温度因子 Temperature factor	$R_{eco\ ref}$ (283.16K)	$B/E_a/T_0$	Q_{10}			R^2	
			10°C	20°C	30°C		
Van't Hoff 方程 Van't Hoff equation	土壤温度 Soil temperature (T_s) 冠层气温 canopy air temperature (T_a)	0.054 0.070	0.063 0.041	1.88 1.51	1.88 1.51	1.88 1.51	0.021 0.018
Arrhenius 方程 Arrhenius equation	土壤温度 Soil temperature (T_s) 冠层气温 canopy air temperature (T_a)	0.053 0.069	44162 28847	1.92 1.53	1.84 1.49	1.77 1.45	0.021 0.018
Lloyd-Talor 方程 Lloyd-Talor equation	土壤温度 Soil temperature (T_s) 冠层气温 canopy air temperature (T_a)	0.048 0.067	223.9 206.5	2.12 1.59	1.76 1.45	1.55 1.35	0.021 0.018

采用 2003 年夜间 ($PAR < 1 \mu\text{mol Photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 通量数据, $n = 2375$ nighttime ($PAR < 1 \mu\text{mol Photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) flux data of 2003 was used

表 2 鼎湖山通量站以土壤水分和温度驱动的连乘耦合生态系统呼吸模型拟合结果及其与国内其它森林站的比较

Table 2 Comparisons of model parameters derived from multiple ecosystem respiration models driven by soil water content and temperature in Dinghushan and other flux sites in China

通量站 Observation site	资料时段 Data period	$R_{eco\ ref}$ (283.16K)	T_0	c	d
鼎湖山 Dinghushan	夜间 Nighttime	0.008	219.96	17.77	-38.885
	白天 Daytime	0.034	214.61	9.894	-28.65
千烟洲 Qianyanzhou	夜间 Nighttime	0.019	215.38	18.196	-48.241
长白山 Changbaishan	夜间 Nighttime	0.138	231.89	0.818	-0.021

夜间定义 鼎湖山站为 $PAR < 1 \mu\text{mol Photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其余 2 个站为总辐射 $< 1 \text{Wm}^{-2}$ Nighttime in Dinghushan was defined as $PAR < 1 \mu\text{mol Photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, in other two sites were defined global radiation $< 1 \text{Wm}^{-2}$

3.3 基于白天资料估算的 R_{eco} 及其对环境因子的响应

基于白天 ($PAR > 1 \text{ } \mu\text{mol Photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 通量观测资料, 根据方程 (7) 分时段拟合生态系统呼吸 (R_{eco}) (图 1)。 R_{eco} 在夏季高于冬季 (图 2 a), 其年变化趋势与 T_a 、 T_s (图 2 b) 基本一致。 R_{eco} 与 T_a 、 T_s 均呈显著指数相关 (图 3) 进一步从 Q_{10} 看 R_{eco} 对 T_s 的敏感程度 ($Q_{10} = 2.0$) 高于对 T_a ($Q_{10} = 1.7$) 表明土壤呼吸比冠层植被对生态系统呼吸具有更大的贡献, 与前面基于夜间通量数据分析结论相一致。

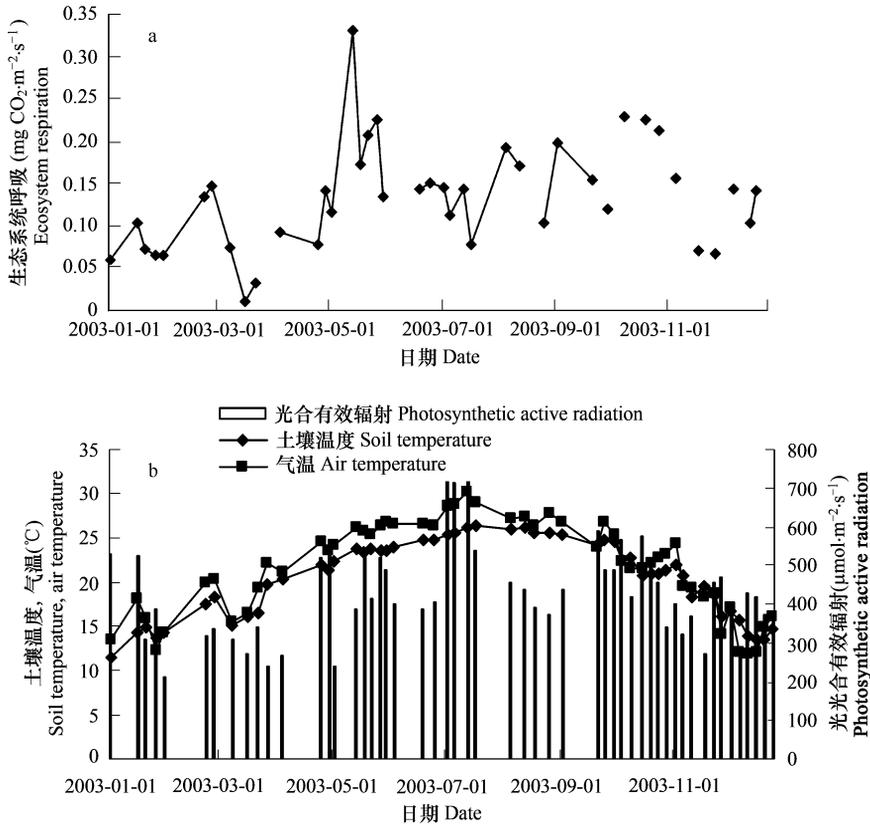


图 2 生态系统呼吸 (a) 与光合有效辐射、气温、土壤温度 (b) 年变化

Fig. 2 Annual variations of : (a) ecosystem respiration (R_{eco}) and , (b) photosynthetic active radiation (PAR), canopy air temperature (T_a) and soil temperature (T_s)

2003 年资料, 每个点代表 100 个样本平均, 其中 R_{eco} 根据白天 ($PAR > 1 \text{ } \mu\text{mol Photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 通量资料采用 Michaelis-Menten 方程 (式 (7)) 拟合得到 Each datum represents means from 100 observations; R_{eco} was derived from Michaelis-Menten equation (Eq. 7) by daytime ($PAR > 1 \text{ } \mu\text{mol Photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) fluxes in 2003

不同形式的生态系统呼吸模型拟合结果 (表 3) 表明, 基于白天通量资料估算的 Q_{10} 均小于采用夜间通量

表 3 不同生态系统呼吸模型拟合结果

Table 3 Nonlinear regression results of different ecosystem respiration models

生态系统呼吸模型 Ecosystem respiration model	温度因子 Temperature factor	$R_{eco \text{ ref}}$ (283.16K)	$B/Ea/T_0$	Q_{10}			R^2
				10°C	20°C	30°C	
Van't Hoff 方程 Van't Hoff equation	土壤温度 Soil temperature (T_s) 冠层气温 canopy air temperature (T_a)	0.0745 0.0820	0.0523 0.0392	1.69 1.48	1.69 1.48	1.69 1.48	0.246 0.210
Arrhenius 方程 Arrhenius equation	土壤温度 Soil temperature (T_s) 冠层气温 canopy air temperature (T_a)	0.0730 0.0803	37864 27976	1.75 1.51	1.69 1.47	1.63 1.44	0.248 0.209
Lloyd-Taylor 方程 Lloyd-Taylor equation	土壤温度 Soil temperature (T_s) 冠层气温 canopy air temperature (T_a)	0.0680 0.0756	217.7 207.7	1.87 1.61	1.61 1.46	1.46 1.36	0.260 0.220

生态系统呼吸采用 2003 年白天 ($PAR > 1 \text{ } \mu\text{mol Photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 通量数据基于 Michaelis-Menten 方程 (式 (7)) 推导 $n = 40$ where ecosystem respiration was derived by daytime ($PAR > 1 \text{ } \mu\text{mol Photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) flux data of 2003 using Michaelis-Menten equation (Eq. 7), $n = 40$

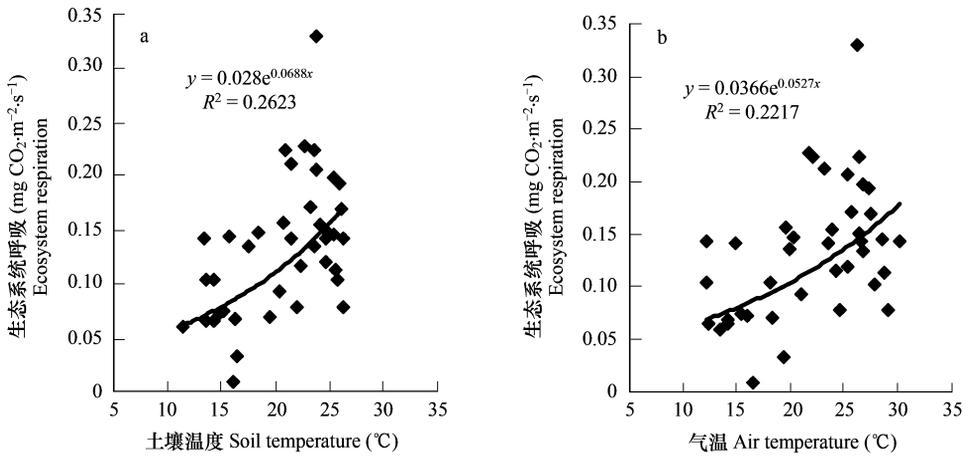


图3 生态系统呼吸 (R_{eco}) 与土壤温度 (a) 冠层气温的关系 (b)

Fig. 3 Relationships between ecosystem respiration (R_{eco}) and soil temperature (a) and canopy air temperature respectively (b)

R_{eco} 由 2003 年白天 ($PAR > 1$) 的通气数据拟合 Michaelis-Menten 方程得到 R_{eco} was derived from Michaelis-Menten equation (Eq. 7) by daytime ($PAR > 1 \text{ umol Photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) flux data in 2003

资料估算结果 (表 2), 这是由于植被叶片在白天高温和高辐射条件下受到抑制^[29]。根据白天资料估算的 R_{eco} , 拟合连乘模型 (表 3) 表明, M_s 的系数与基于夜间通气资料拟合结果符号一致, 量级上也没有明显差异, 说明分别基于白天和夜间通气资料估算的 R_{eco} , 与 T_s 、 M_s 之间具有一致的生态学特性。

3.4 生态系统呼吸及其年变化特征

分别根据白天和夜间资料, 采用 Tloyd-Taylor 方程和连乘模型估算 2003 年逐日 R_{eco} (图 4) 与 T_s (图 5) 具有一致的年变化趋势。由 T_s 驱动的 Tloyd-Taylor 方程模拟的 R_{eco} 日际变化较小, 完全由 T_s 控制; 而由 T_s 和 M_s 两因子驱动连乘模型模拟的 R_{eco} 日际变化较大, 能反映 T_s 和 M_s 对 R_{eco} 的综合影响。在 M_s 较高时段, 连乘模型模拟的 R_{eco} 高于 Tloyd-Taylor 方程, 而在 M_s 较低的干旱时段相反, 连乘模型的结果低于 Tloyd-Taylor 方程。从对 R_{eco} 年总量估算结果看 (表 4), 连乘模型估算的 R_{eco} 年总量大多略高于 Tloyd-Taylor 方程, 但 2 个模型不存在统计意义上的显著差异, 表明即使在降水量相对偏少的年份, 鼎湖山混交林总体上没有明显的水分胁迫。

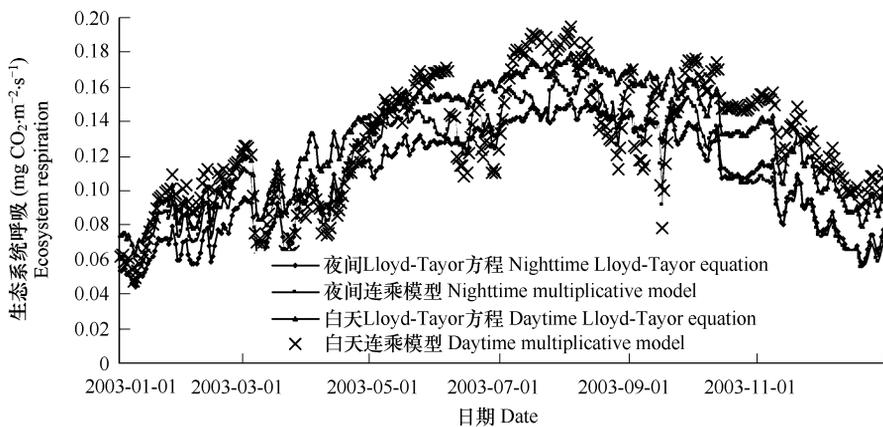


图4 不同模型计算的 2003 年逐日生态系统呼吸

Fig. 4 Daily ecosystem respiration in 2003 derived by different models

基于白天资料估算的 R_{eco} 年总量 2003 年为 $1100.9 \sim 1135.6 \text{ gCm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 2004 年为 $1107.3 \sim 1137.5 \text{ gCm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 2003 年略高于 2004 年, 与 2003 年平均气温 (20.6°C) 略高于 2004 年 (19.9°C) 有关。采用白天资

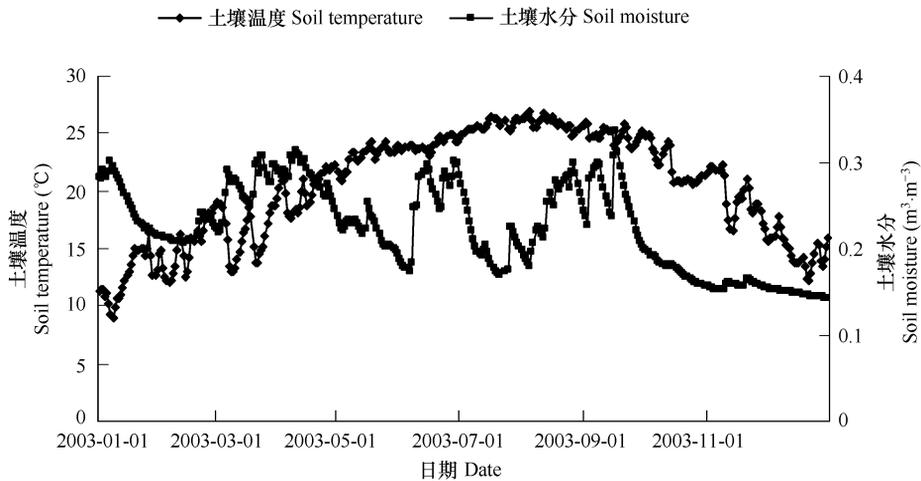


图5 2003年逐日平均5cm土壤温度和土壤含水量

Fig. 5 Daily average soil temperature and soil moisture in 2003

料估算的 R_{eco} 比基于夜间资料估算结果高 12% ~ 25% (表 4, 图 4), 在干旱的年份/时段更加明显。因此, 采用白天资料估算 R_{eco} , 对克服夜间涡度相关法通量测定结果偏低问题具有积极意义。

表 4 不同模型对鼎湖山通量站 2003 ~ 2004 年生态系统呼吸的估算

Table 4 Annual ecosystem respiration of 2003 - 2004 in Dinghushan site derived by different methods

年份 Year	资料时段 Data period	模型 Model	平均呼吸强度 Average respiration ($\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	呼吸总量 Accumulated respiration ($\text{gCm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)
2003	夜间 Nighttime	Lloyd-Talor 方程 Lloyd-Talor equation	0.107 ± 0.03	921.1
		连乘模型 Multiplicative model	0.113 ± 0.032	975.1
	白天 Daytime	Lloyd-Talor 方程 Lloyd-Talor equation	0.132 ± 0.032	1135.6
		连乘模型 Multiplicative model	0.128 ± 0.034	1100.9
2004	夜间 Nighttime	Lloyd-Talor 方程 Lloyd-Talor equation	0.104 ± 0.031	894.6
		连乘模型 Multiplicative model	0.105 ± 0.037	907.5
	白天 Daytime	Lloyd-Talor 方程 Lloyd-Talor equation	0.128 ± 0.033	1107.3
		连乘模型 Multiplicative model	0.132 ± 0.031	1137.5

4 讨论

4.1 影响生态系统呼吸的影响因子

生态系统呼吸 R_{eco} 受土壤、冠层温度、湿度等多种环境因子影响。本文分别采用全年夜间和白天通量资料, 采用多种生态系统呼吸模型, 均表明总体上土壤温度是影响 R_{eco} 的主要因子, 与国内长白山温带阔叶红松混交林^[1]情况相似。进一步研究发现, R_{eco} 对环境因子响应模式可能存在季节性差异。

采用逐步回归统计方法, 建立冬季 (10 月 ~ 翌年 3 月份) R_{eco} 与 5cm 土壤温度 (T_s)、5cm 土壤含水量 (M_s)、冠层气温 (T_a) 和冠层相对湿度 (RH) 4 个环境因子的多元回归模型发现, 因子 T_s 、 M_s 的回归系数为正号且显著性较高, 而 T_a 、 RH 的回归系数为负号且显著性较低, 说明土壤温湿度是影响 R_{eco} 的主要因子, 反映出 R_{eco} 主要来自土壤呼吸的贡献。而夏季 (4 ~ 9 月份) R_{eco} 与 4 个因子的多元逐步回归模型中, 只余下 T_a , 其余 3 个因子均被剔除, 表明冠层植被呼吸可能在 R_{eco} 中占较大比重, 与冬季情况相反。上述分析表明 R_{eco} 对环境因子响应模式存在季节性差异, 冬季 R_{eco} 主要来自土壤呼吸, 而夏季主要来自植被呼吸。

于贵瑞等^[1]研究表明, 长白山温带阔叶红松混交林 R_{eco} 与土壤表层温度相关性最强, 而干烟洲亚热带人工针叶林 R_{eco} 与近地面空气温度相关性最强, 这一结果分别与鼎湖山混交林冬季和夏季 R_{eco} 对环境因子响应

特征一致。

4.2 不同生态系统呼吸模型的差异

常用于描述 R_{eco} 和温度因子关系模型有 Van 't Hoff 方程、Arrhenius 方程、Lloyd-Talor 方程和指数方程, 由于其基本形式均为指数形式, 因此从统计学角度 A 个方程具有同等的拟合能力。但从温度敏感性指标 Q_{10} 看, Van 't Hoff 方程和指数方程的 Q_{10} 不随温度范围变化而变化, 显得比较简单; 而 Arrhenius 方程和 Lloyd-Talor 方程的 Q_{10} 随温度升高而减小, 能够反映生态系统呼吸对温度响应的一般规律^[12], 因而显示出比前面 2 种方程更先进; 进一步从量值上看, Lloyd-Talor 方程拟合的 Q_{10} 与同纬度带上其他森林生态系统比较接近, 表明 Lloyd-Talor 方程比 Arrhenius 方程更适合于描述鼎湖山混交林 R_{eco} 对温度的响应特征。Lloyd-Talor 方程对 R_{eco} 的模拟能力已经被学界许多研究证实, 指数方程由于其形式简单、容易计算, 事实上也得到广泛的应用^[31]。

温度、水分因子连乘耦合的生态系统呼吸模型中, 温度因子响应函数即为 Lloyd-Taylor 方程, 水分因子响应函数为 M_s 的二次指数方程。在 M_s 较高时段, 连乘模型模拟的 R_{eco} 高于 Lloyd-Taylor 方程, 而在 M_s 较低的干旱时段, 连乘模型的结果低于 Lloyd-Taylor 方程, 但两者之间没有统计意义上的差异, 表明 M_s 对鼎湖山通量站而言不是一个制约因子。

4.3 关于生态系统呼吸估算的不确定性

涡度相关法在夜间对 CO_2 通量的测定可能偏低, 已经被学界证实, 即使是考虑 u^* 订正也不能从根本上解决问题^[32]。涡度相关技术是通过测定垂直风速和 CO_2 密度脉动而直接获得植被/大气间 CO_2 通量, 只能捕捉大气湍流运动的信号, 而不能捕捉到非湍流运动的信号, 而这种非湍流过程可能会造成 CO_2 通量的系统性低估^[29, 33, 34], 即使考虑 CO_2 的储存效应, 非湍流过程仍然可以造成 4% ~ 36% 的选择性系统性误差^[32]。Lee^[34]还指出在高大植被且 CO_2 浓度垂直梯度较大时, 涡度相关法也有低估 CO_2 通量的趋势。基于夜间资料对鼎湖山混交林 R_{eco} 年总量的估算比基于白天资料偏低 12% ~ 25% 左右, 表明夜间通量观测仍然存在偏低倾向。

采用白天的通量观测资料依据光合作用与 PAR 的关系 (如 Michaelis-Menten 方程) 外推 R_{eco} , 是克服上述“夜间问题”的另一种思路。Wohlfahrt^[36]对奥地利草地观测结果是, 基于白天资料估算的夜间呼吸比基于夜间资料偏低 4%, 比箱式法偏低 12.5%。对森林的研究^[31, 35]表明由白天资料导出的生态系统呼吸常常偏低 20% 以下, 并由于植被叶片在白天高温和高辐射条件下受到抑制作用, 使得对温度的敏感性较差。本文基于白天通量资料估算的生态系统呼吸, 反而比基于夜间资料估算结果偏高 12% ~ 25%, 相比之下基于白天资料的估算结果更加趋于合理, 也反应出本通量站夜间的通量观测可能存在着未知的导致 R_{eco} 系统性偏低估算的因素^[12, 37]。

鼎湖山混交林 2003 年生态系统总呼吸平均为 $1118.3 \text{ gCm}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 比同处亚热带的干烟洲人工针叶林 2003 年森林总呼吸 ($1237.4 \text{ gCm}^{-2} \text{ a}^{-1}$) 偏低 9.6%, 但处于相同的量级内, 二者差异未达到统计上显著水平。需要注意的是 R_{eco} 年变化基本上由土壤温度控制, 其年过程中的生物学效应可能部分被温度效应所掩盖^[35], 温度和土壤水分条件的协同变化及其对 R_{eco} 非线性影响关系, 不同模型之间的差异及其与叶面积指数等生态过程的关系等, 仍然需要大量室内外试验研究。

5 结论

(1) 鼎湖山混交林生态系统呼吸 R_{eco} 受土壤温度、湿度和冠层气温、相对湿度共同影响, R_{eco} 对环境因子响应模式存在季节性差异, 冬季 R_{eco} 主要来自土壤呼吸, 而夏季主要来之植被呼吸。总体上看 5cm 土壤温度是驱动 R_{eco} 生态系统呼吸的主要因子。

(2) 描述 R_{eco} 与温度因子的关系模式中, 指数方程、Van 't Hoff 方程、Arrhenius 方程和 Lloyd-Talor 方程统计意义上具有同等的能力, 从温度敏感性指标 Q_{10} 看, Lloyd-Talor 方程适合于描述鼎湖山混交林 R_{eco} 对温度的响应特征。

(3) 由 T_s 和 M_s 驱动连乘模型能综合反映 T_s 、 M_s 对 R_{eco} 的协同作用。在 M_s 较高时段, 连乘模型模拟的 R_{eco} 高于 Tloyd-Taylor 方程, 而在 M_s 较低时段连乘模型的结果低于 Tloyd-Taylor 方程, 但二者没有统计意义上的显著差异。

(4) 鼎湖山混交林 2003 年 R_{eco} 年总量, 基于白天资料的模型估算结果为 $1100 \sim 1135.6 \text{ gCm}^{-2}\text{a}^{-1}$, 比基于夜间通量资料估算结果 ($921 \sim 975 \text{ gCm}^{-2}\text{a}^{-1}$) 增加 $12\% \sim 25\%$ 。采用白天资料估算 R_{eco} 对克服夜间湍度相关法通量测定结果偏低问题具有积极意义。

References :

- [1] Yu G R, Fu Y L, Sun X M, *et al.* Recent progress and future directions of ChinaFLUX. *Science in China Ser D. Earth Sciences*, 2006, 36 (Supp II) : 1—23.
- [2] Yu G R, Zhang L M, Sun X M, *et al.* Advances in carbon flux observation and research in Asia. *Science in China Ser D. Earth Sciences*, 2004, 34 (supp II) : 15—29.
- [3] 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.
- [4] Steffen W, Noble I, Canadell J, *et al.* The terrestrial carbon cycle: implications for the Kyoto protocol. *Science*, 1998, 280 : 1393—1394.
- [5] Fang J Y, Pu S L, Zhao P Q. The carbon sink: the role of the middle and high latitudes terrestrial ecosystems in the northern hemisphere. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, 26 : 594—602.
- [6] Baldocchi D D, Falge E, Gu L H, *et al.* FLUXNET: a new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bull Am Meteorol Soc*, 2001, 82 (11) : 2415—2434.
- [7] 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.
- [8] Guan D X, Wu J B, Yu G R, *et al.* Meteorological control on CO_2 flux above broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. *Science in China Ser D: Earth Sciences*, 2005, 48 (Supp I) : 116—122.
- [9] Zhang L M, Yu G R, Sun X M, *et al.* Seasonal variation of carbon exchange of typical forest ecosystems along the eastern forest transect in China. *Science in China Ser D: Earth Sciences*, 2006, 49 (Supp II) : 47—62.
- [10] Liu Y F, Yu G R, Wen X F, *et al.* Seasonal dynamics of CO_2 fluxes from sub-tropical plantation coniferous ecosystem. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2006, 49 (Supp II) : 99—109.
- [11] Yu G R, Wen X F, Li Q K, *et al.* Seasonal patterns and environmental control of ecosystem respiration in subtropical and temperate forests in China. 2004, *Science in China ser D. Earth Sciences*, 2004, 34 (Supp II) : 84—94.
- [12] Wang C L, Yu G R, Zhou G Y, *et al.* CO_2 flux evaluation over the evergreen coniferous and broad-leaved mixed forest in Dinghushan, China. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2006, 49 (Supp II) : 127—138.
- [13] Sha L Q, Zheng Z, Tang J W, *et al.* Soil respiration in tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, SW China. *Science in China Ser D. Earth Sciences*, 2004, 34 (Supp. II) : 167—174.
- [14] Zhang Y P, Sha L Q, Yu G R, *et al.* Annual variation of carbon flux and impact factors in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, SW China. *Science in China Series D Earth Sciences*, 2006, 49 (Supp II) : 150—162.
- [15] Zhou G S, Wang Y H, Xu Z Z. Progress on NECT researches. *Advances in Natural Sciences*, 2003, 13 (9) : 917—922.
- [16] Yi Z G, Yi W M, Zhou G Y, *et al.* Soil carbon effluxes of three major vegetation types in Dinghushan Biosphere Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23 (8) : 1673—1678.
- [17] Zhou C Y, Zhang D Q, Qang Y S, *et al.* Diurnal variations of fluxes of the greenhouse gases from a coniferous and broad-leaved mixed forest soil in Dinghushan, *Acta Ecologica Sinica* 2004, 24 (8) : 1738—1741.
- [18] Zhou C Y, Zhou G Y, Wang Y H, *et al.* Soil respiration of a coniferous and broad-leaved mixed forest in Dinghushan Mountain. *Journal of Beijing Forestry University*, 2005, 27 (4) : 23—27.
- [19] Zhou C Y, Zhou G Y, Wang Y H, *et al.* CO_2 efflux from different forest soils and impact factors in Dinghu Mountain, China, *Science in China (ser D: Earth Sciences)*, 2004, 34 (supp. II) : 175—182.
- [20] Zhang D Q, Sun X M, Zhou G Y, *et al.* Seasonal dynamics of soil CO_2 effluxes with responses to environmental factors in lower subtropical forests of China. *Science in China (Ser. D: Earth Sciences)*, 2006, 36 (Supp II) : 139—149.
- [21] 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.
- [22] 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.

- [23] Webb E K, Pearman G I, Leuning R. Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapour transfer. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1980, 106: 85–100.
- [24] Wilczak J M, Oncley S P, Stage S A. Sonic anemometer tilt correction algorithms. *Boundary-Layer Meteorol*, 2001, 99 (1): 127–150.
- [25] Wen X F, Yu G R, Sun X M, *et al.* Turbulence flux measurement above the overstory of a subtropical Pinus Plantation over the hilly region in southeastern China. *Science in China (Series D Earth Sciences)*, 2005, 48 (Supp 1): 63–73.
- [26] 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.
- [27] Fang C, Moncrieff J B. A model for soil CO₂ production and transport 1: model development. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1999, 95: 225–236.
- [28] 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.
- [29] 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.
- [30] Aubinet M, Grelle A, Ibrom A, *et al.* Estimates of the annual net carbon and water exchange of European forests: the EUROFLUX methodology. *Adv Ecol Res*, 2000, 30: 113–175.
- [31] Falge E, Baldocchi D, Tenhunen J, *et al.* Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agriculture and Forest Meteorology*, 2002, 113: 53–74.
- [32] Aubinet M, Chermanne 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.
- [33] Carrara A. *et al.* Net ecosystem CO₂ exchange of mixed forest in Belgium over 5 years. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 119 (3-4): 209–227.
- [34] 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.
- [35] Griffis T J, Black T A, Morgenstern K, *et al.* Ecophysiological controls on the carbon balances of three southern boreal forests. *Agriculture and Forest Meteorology*, 2003, 117: 53–71.
- [36] Wohlfahrt, G. *et al.* Quantifying nighttime ecosystem respiration of a meadow using eddy covariance, chambers and modelling. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 128 (3-4): 141–162.
- [37] Wang C L, Zhou G Y, Wang X, *et al.* Below-canopy CO₂ flux and its environmental response characteristics in a coniferous and broad-leaved mixed forest in Dinghushan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (3): 846–854.

参考文献:

- [1] 于贵瑞, 伏玉玲, 孙晓敏, 等. 中国陆地生态系统通量观测网络 (ChinaFLUX) 的研究进展及其发展思路. *中国科学 (D 辑)*, 2006, 36 (增刊 I): 1–21.
- [5] 方精云, 朴世龙, 赵淑清. CO₂ 总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] 关德新, 吴家兵, 于贵瑞, 等. 主要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.
- [9] 张雷明, 于贵瑞, 孙晓敏, 等. 中国东部森林样带典型生态系统碳收支的季节变化. *中国科学 (D 辑)* 36 (增刊 I): 45–59.
- [10] 刘允芬, 于贵瑞, 温学发, 等. 干烟洲中亚热带人工林生态系统 CO₂ 通量的季节变异特征. *中国科学 (D 辑)*, 2006, 36 (增刊 I): 91–102.
- [11] 于贵瑞, 温学发, 李庆康, 等. 中国亚热带和温带典型森林生态系统呼吸的季节模式及环境响应特征. *中国科学 (D 辑)*, 2004, 34 (增刊 II): 84–94.
- [12] 王春林, 于贵瑞, 周国逸, 等. 鼎湖山常绿针阔叶混交林 CO₂ 通量估算. *中国科学 (D 辑)*, 2006, 36 (增刊 I): 119–129.
- [13] 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.
- [14] 张一平, 沙丽清, 于贵瑞, 等. 热带季节雨林碳通量年变化及其影响因素初探. *中国科学 (D 辑)*, 2006, 36 (增刊 I): 139–152.
- [16] 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.
- [17] 周存宇, 张德强, 王跃思, 等. 鼎湖山针阔叶混交林地表温室气体排放的日变化. *生态学报* 2004, 24 (8): 1738–1741.
- [18] 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.
- [19] 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.
- [20] 张德强, 孙晓敏, 周国逸, 等. 南亚热带森林土壤 CO₂ 排放的季节动态及其对环境变化的响应. *中国科学 (D 辑)*, 2006, 36 (增刊 I): 130–138.
- [25] 温学发, 于贵瑞, 孙晓敏, 等. 复杂地形条件下森林植被湍流量测定的技术分析. *中国科学 (D 辑)*, 2004, 34 (增刊 II): 57–66.
- [37] 王春林, 周国逸, 王旭, 等. 鼎湖山针阔叶混交林冠层下方 CO₂ 通量及其环境响应. *生态学报*, 2007, 27 (3): 846–854.