

东北主要树种倒木分解释放的 CO₂ 通量

孙秀云, 王传宽*

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要:在倒木丰富的森林生态系统中,倒木分解释放的 CO₂通量(R_{CWD})是生态系统碳收支中不容忽视的一个组分。采用红外气体分析法(Li-6400 IRGA)测定东北东部山区典型温带天然次生林中 11 个主要树种的 R_{CWD} 及其相关环境因子。主要研究目标包括:比较 11 个树种的 R_{CWD} 、倒木温度(T_{CWD})和倒木含水量(W_{CWD});量化 R_{CWD} 与 T_{CWD} 和 W_{CWD} 的关系;量化 R_{CWD} 的季节动态。研究表明:白桦、山杨、紫椴、胡桃楸、蒙古栎、色木槭、春榆、红松、黄菠萝、落叶松和水曲柳在测定期间 R_{CWD} 的平均值分别为:10.64、8.38、7.85、6.59、6.01、4.07、3.88、2.55、2.29、1.96 $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 1.90 $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。软阔叶树种的 R_{CWD} 最高;针叶树种的 R_{CWD} 总体上低于阔叶树种的。在整个测定期间,不同树种的 T_{CWD} 虽然没有显著性差异($p > 0.1$),但是其 W_{CWD} 差异极显著($p < 0.001$)。树种、倒木个体、倒木所处的立地状况及其交互作用均显著地影响 R_{CWD} ,但其影响程度因树种而异。所有树种的 T_{CWD} 、 W_{CWD} 及其交互作用显著地($p < 0.01$)影响 R_{CWD} ;包括了这些作用的 R_{CWD} 模型解释了 39.9% ~ 72.9% 的 R_{CWD} 变异。不同树种 R_{CWD} 的季节变化呈现基本一致的单峰曲线格局,主要受 T_{CWD} 的驱动;而 W_{CWD} 主要影响 R_{CWD} 的季节内变化和树种间的差异。

关键词:倒木;CO₂通量;粗木质残体;分解;呼吸;温带森林

文章编号:1000-0933(2007)12-5130-08 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Carbon dioxide fluxes from downed log decomposition of major tree species in northeastern China

SUN Xiu-Yun, WANG Chuan-Kuan*

College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 5130 ~ 5137.

Abstract: Downed log is a conspicuous and important component of forest ecosystems. The CO₂ flux from downed logs (R_{CWD}) is an important component of carbon budgets in forest ecosystems with moderate to large amounts of downed logs. In this study, we used an infrared gas exchange analyzer (LI-6400 IRGA) to measure the R_{CWD} of 11 major tree species in natural secondary temperate forests in northeastern China and related environmental factors. Our specific objectives were to (1) compare R_{CWD} , temperature (T_{CWD}) and water content of downed logs (W_{CWD}) for the 11 tree species; (2) quantify the relationships of R_{CWD} against T_{CWD} and W_{CWD} for the species; and (3) examine seasonal dynamics of R_{CWD} . The measured R_{CWD} for *Betula platyphylla*, *Populus davidiana*, *Tilia amurensis*, *Juglans mandshurica*, *Quercus mongolica*, *Acer mono*, *Ulmus propinqua*, *Pinus koraiensis*, *Phellodendron amurense*, *Larix gmelinii*, and *Fraxinus mandshurica* averaged 10.64, 8.38, 7.85, 6.59, 6.01, 4.07, 3.88, 2.55, 2.29, 1.96 $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and 1.90 $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively. The R_{CWD} for the softwood tree species was greater than that for the hardwood tree species, and the R_{CWD} for the coniferous

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30470304, 30625010, 30590381-02)

收稿日期:2006-10-14; 修订日期:2007-01-19

作者简介:孙秀云(1980~),女,山东潍坊人,硕士,主要从事森林生态、系统生态研究. E-mail: sxiyun@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30470304, 30625010, 30590381-02)

Received date: 2006-10-14; **Accepted date:** 2007-01-19

Biography: SUN Xiu-Yun, Master candidate, mainly engaged in forest ecosystem ecology. E-mail: sxiyun@163.com

species tended to be less than that for the broadleaved species. During the measuring period, the T_{CWD} did not differ significantly among tree species ($p > 0.1$), but the W_{CWD} did ($p < 0.001$). The R_{CWD} was significantly affected by tree species, dimension of downed logs, site conditions, and their interactions, but the degree of these effects depended on tree species. The T_{CWD} , W_{CWD} and their interactions significantly ($p < 0.01$) influenced the R_{CWD} , explaining 39.9% ~ 72.9% of the variations in the R_{CWD} data. The seasonality of R_{CWD} was mainly driven by the T_{CWD} and showed an overall bell-shaped curve for all the tree species, whereas the variations among tree species within a specific season were mainly influenced by W_{CWD} .

Key Words: downed log; carbon dioxide flux; coarse woody debris; decomposition; respiration; temperate forest

粗木质残体(Coarse Woody Debris,简称CWD),主要包括倒木、枯立木、大枯枝等,是森林生态系统的—个显著特征^[1,2]。CWD对生态系统碳循环、养分循环、碳库贮存、腐殖质形成、水分循环、林火发生等均有重要影响^[3~6],并为异养和自养生物提供生存环境^[7~9]。现有的CWD调查资料表明,在不同森林类型地上部分凋落物中,CWD占有很大比例,而且CWD干物质中50%左右为碳,因此CWD与生态系统中生物量及土壤中的碳贮量一样,是森林生态系统内重要的碳库^[10]。此外,CWD中碳的滞留时间比土壤碳(主要是缓效性碳)短,且易遭受外界影响,因而其碳库比地下土壤碳库更为活跃^[11]。因此,在森林生态系统,特别是有大量CWD存在的系统中,CWD是生态系统释放CO₂的一个重要来源^[12]。近年来,尽管CWD在森林碳循环中的重要性已经逐步引起人们的关注,但是大多数全球碳循环研究尚未将CWD的贡献考虑在内^[10]。

倒木分解过程包括倒木的呼吸、破碎化和有机物质的淋洗浸出,即所有导致倒木质量损失的过程^[1]。倒木通过呼吸向大气中释放CO₂,而其他两个过程则导致有机物质向土壤或溪流中输入^[13]。由于倒木的破碎化及其在自然界中缓慢的分解过程,所以测定倒木的分解速率十分困难^[10]。在一些生态系统中,大的倒木破碎化及矿物质化需要数十年乃至几个世纪^[14]。在这漫长的过程中,倒木的分解受很多因素影响,因而变异性很大。主要影响因子包括树种、温度、含水量、基质、大小及分解者类型等^[1]。目前,对倒木呼吸释放出的CO₂通量的生物物理控制因子的研究仍然局限于室内实验^[15]。室内实验虽然能较好地控制倒木的温度及含水量,但改变了基质的分解环境,且不能很好地体现倒木分解的季节性。因此本研究采用红外气体分析法比较测定自然条件下东北东部山区典型天然次生林中11个主要树种倒木呼吸释放出的CO₂通量(R_{CWD})及其相关的环境因子,揭示环境因子对 R_{CWD} 的影响,为评价和预测森林生态系统碳循环提供基础数据和科学依据。具体研究目标包括:(1)比较11个树种的 R_{CWD} 、倒木温度(T_{CWD})和倒木含水量(W_{CWD});(2)量化 R_{CWD} 与 T_{CWD} 和 W_{CWD} 的关系;(3)量化 R_{CWD} 的季节动态。

1 研究地区与实验方法

1.1 研究地区概况与样地布置

本研究实验地设在黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站。该研究站位于黑龙江省尚志市境内,北纬45°24′,东经127°28′。平均海拔300 m,一般坡度在10~15°。气候为明显的大陆性温带季风气候。年降水量772.9 mm,雨量集中在7、8月份;年蒸发量884.4 mm;平均气温2.8℃,最高温度可达32℃,最低温度为-31℃^[16]。

本研究所用的实验倒木是2004年7月采伐的径级大小各异的伐倒木(其中春榆是在2005年7月采伐)。包括11个树种:白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、色木槭(*Acer mono*)、春榆(*Ulmus propinqua*)、红松(*Pinus koraiensis*)、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)、落叶松(*Larix gmelinii*)和水曲柳(*Fraxinus mandshurica*);每个树种选取24根实验倒木。表1给出了实验倒木的物理性状。

本实验采用完全随机区组设计:将实验倒木置于湿热条件不同的4块样地(蒙古栎林、红松林、硬阔叶林

及空旷地)中,从而构成4个区组。表2给出了4块样地的立地状况和植被组成。每块样地中包括了11个树种,每个树种有6根实验倒木重复,采取完全随机排列。

表1 实验倒木的物理性状

Table 1 Physical properties of the sampled downed logs

树种 Species	样本数 Sample	R (cm)		L (cm)		D (g·cm ⁻³)		SL _{CWD} (cm ² ·g ⁻¹)	
		均值 Mean	标准误 SE	均值 Mean	标准误 SE	均值 Mean	标准误 SE	均值 Mean	标准误 SE
白桦 <i>B. platyphylla</i>	24	27.5	2.6	85.5	0.49	0.56	0.0121	0.31	0.0012
山杨 <i>P. davidiana</i>	24	29.1	2.9	88.0	0.51	0.41	0.0061	0.40	0.0015
紫椴 <i>T. amurensis</i>	24	25.1	3.2	67.3	0.81	0.43	0.0083	0.48	0.0038
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	24	30.5	3.9	78.9	0.75	0.46	0.0187	0.36	0.0020
蒙古栎 <i>Q. mongolica</i>	24	33.8	4.1	65.9	1.04	0.68	0.0086	0.25	0.0017
色木槭 <i>A. mono</i>	24	29.3	3.9	80.8	0.67	0.68	0.0135	0.26	0.0020
春榆 <i>U. propinqua</i>	24	28.5	3.8	80.2	0.78	0.55	0.0089	0.32	0.0027
红松 <i>P. koraiensis</i>	24	24.3	2.6	84.2	0.53	0.41	0.0107	0.48	0.0024
黄菠萝 <i>P. amurense</i>	24	25.8	3.6	80.3	0.61	0.48	0.0079	0.41	0.0031
落叶松 <i>L. gmelinii</i>	24	29.7	3.3	88.3	0.44	0.44	0.0028	0.37	0.0016
水曲柳 <i>F. mandshurica</i>	24	30.5	2.8	84.5	0.55	0.68	0.0029	0.24	0.0009

表中 R、L、D、SL_{CWD} 分别为实验倒木的直径、长度、密度、单位质量表面积 The R, L, D and SL_{CWD} in the table represent the diameter, length, density and surface area to mass ratio of the sampled downed logs, respectively.

表2 放置倒木的实验样地的基本状况

Table 2 Basic characteristics of the plots for the downed logs' setting

样地类型 Site type	坡度 Slope	坡向 Aspect	土壤温度* Soil temperature (°C)	土壤湿度* Soil moisture (%)	植被组成 Vegetation composition	
					乔木(优势种) Overstory (Dominant species)	下木 Understory
硬阔叶林 Hardwood forest	7°	北 North	12.2	59.6	1,2,3,4	5,6,7,8,9,10
红松人工林 Korean pine plantation	12°	西北 Northwest	11.1	41.4	(11),12,2,13,14,4,1	6,15
蒙古栎林 Mongolian oak forest	23°	南 South	12.9	32.9	(16),3,2,1,14,12	5,17,6,18
空旷地 Open field	0°	—	16.4	36.5	—	—

1. 黄菠萝 *P. amurense*; 2. 水曲柳 *F. mandshurica*; 3. 紫椴 *T. amurensis*; 4. 胡桃楸 *J. mandshurica*; 5. 暴马丁香 *Syringa amurensis*; 6. 春榆 *U. propinqua*; 7. 榛子 *Corylus heterophylla*; 8. 稠李 *Padus asiatica*; 9. 早花忍冬 *Lonicera praeflorens*; 10. 卫矛 *Evonymus sacrosancta*; 11. 红松 *P. koraiensis*; 12. 白桦 *B. platyphylla*; 13. 枫桦 *B. costata*; 14. 山杨 *P. davidiana*; 15. 山梨 *Pyrus ussuriensis*; 16. 蒙古栎 *Q. mongolica*; 17. 色木槭 *A. mono*; 18. 鼠李 *Rhamnus davuricus*

* 土壤温度和湿度为5~10月期间10cm深处的平均值 Soil temperature and moisture are the means of soil temperature and moisture measured at 10 cm depth from May to October

1.2 倒木分解释放 CO₂ 通量 (R_{CWD}) 测定

2005年7月在每根实验倒木的中央直径处安装一个直径10cm的PVC环(春榆是在2006年4月安装)。PVC环用中性硅酮防水胶固定密封。为避免PVC环内积水,将PVC环安装在实验倒木的侧面。2005年9月~2006年8月期间,采用LI-6400便携式CO₂/H₂O分析系统(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)测定R_{CWD}; 生长季期间每两周测定1次,每次3个循环,共测定10次。这些测定,基本涵盖了本地区的倒木温度和含水量的季节变化范围。由于LI-6400分析系统受到低温的限制,非生长季的R_{CWD}未能测定。

1.3 倒木温度和含水量测定

倒木温度(T_{CWD})测定:在每根实验倒木的PVC环附近钻一深为10cm的小孔,用数字式瞬时温度计测定

T_{CWD} , 同时测定大气瞬时温度 (T_{AIR})。测定完毕将小孔密封。

倒木含水量 (W_{CWD}) 测定: 从每个树种的实验倒木中随机抽取 5 根, 在其一端截取一个 5 cm 厚的圆盘, 用排水法测其体积^[17]。之后, 将圆盘置于 80℃ 的干燥箱内烘干至恒重。由此计算倒木体积密度 ($g \cdot cm^{-3}$)。测定倒木的长度和两端直径, 以圆台体公式计算其体积。然后, 根据倒木体积和体积密度, 进而计算倒木干重。在每次测定 R_{CWD} 的同时, 测定倒木的湿重, 并根据倒木的湿重和干重, 计算 W_{CWD} 。

1.4 数据分析

本研究的所有数据均采用 SAS 统计软件进行分析。采用混合效应程序 (PROC MIXED) 构建 R_{CWD} 与 T_{CWD} 和 W_{CWD} 的多元统计模型^[18], 并对所建立的模型进行残差检验。因为本研究对同一实验倒木的 R_{CWD} 重复测定违背了经典回归统计中的独立性假定条件, 所以在建立 R_{CWD} 统计模型时考虑了时间自相关效应。同时, 将 R_{CWD} 进行自然对数转换, 以满足模型的线性和方差齐性需求。

在比较不同树种 R_{CWD} 的差异时, 因受测定时间的限制, 不可能在同一时间内对 R_{CWD} 进行同步测定, 而且 T_{CWD} 和 W_{CWD} 也存在差异, 因此不能用每次的实测数据直接作比较, 而是采用协方差分析 (ANCOVA) 作比较。

2 结果分析

2.1 不同树种倒木分解释放 CO₂ 通量的比较

不同树种倒木在整个测定期间的平均 R_{CWD} 存在着显著的 ($\alpha = 0.05$) 差异, 但差异的显著程度因树种而异 (表 3)。整个测定期间不同树种 R_{CWD} 变化范围依次为: 2.04 ~ 19.86 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (白桦)、2.79 ~ 16.36 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (山杨)、1.84 ~ 18.61 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (紫椴)、1.76 ~ 12.44 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (胡桃楸)、1.13 ~ 13.42 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (蒙古栎)、0.94 ~ 9.38 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (色木槭)、1.53 ~ 8.58 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (春榆)、0.75 ~ 4.04 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (红松)、0.70 ~ 3.81 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (黄菠萝)、0.60 ~ 4.01 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (落叶松) 和 0.61 ~ 4.12 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (水曲柳)。软阔叶树种 (白桦、山杨、紫椴) 的平均 R_{CWD} 要高于硬阔叶树种 (胡桃楸、蒙古栎、色木槭、春榆、黄菠萝和水曲柳), 而针叶树种红松和落叶松的 R_{CWD} 较低。其中, 白桦的 R_{CWD} 最高, 是最低值——水曲柳的 5.65 倍。

表 3 11 个树种的倒木分解释放 CO₂ 通量 (R_{CWD})、温度 (T_{CWD}) 和含水量 (W_{CWD}) 平均值多重比较

Table 3 Multiple comparison for the means of CO₂ flux from downed logs (R_{CWD}), downed log temperature (T_{CWD}) and water content (W_{CWD}) for the 11 tree species

树种 Species	样本数 Sample size	R_{CWD} ($\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)		T_{CWD} (°C)		W_{CWD} (%)	
		均值 Mean	标准误 SE	均值 Mean	标准误 SE	均值 Mean	标准误 SE
白桦 <i>B. platyphylla</i>	215	10.64 ^A	1.88	12.68 ^A	1.98	25.14 ^{DE}	1.15
山杨 <i>P. davidiana</i>	215	8.38 ^B	1.41	12.65 ^A	1.85	31.24 ^C	1.70
紫椴 <i>T. amurensis</i>	216	7.85 ^B	1.79	12.69 ^A	1.95	32.68 ^C	1.23
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	216	6.59 ^C	1.16	12.46 ^A	1.85	32.44 ^C	0.89
蒙古栎 <i>Q. mongolica</i>	216	6.01 ^C	1.38	12.28 ^A	1.88	24.02 ^{DE}	0.68
色木槭 <i>A. mono</i>	216	4.07 ^D	0.88	12.43 ^A	1.83	19.81 ^F	1.00
春榆 <i>U. propinqua</i>	144	3.88 ^D	1.17	11.82 ^A	2.59	39.27 ^B	0.47
红松 <i>P. koraiensis</i>	216	2.55 ^E	0.39	12.02 ^A	1.81	42.36 ^A	0.98
黄菠萝 <i>P. amurense</i>	216	2.29 ^E	0.38	11.88 ^A	1.91	25.54 ^D	0.92
落叶松 <i>L. gmelinii</i>	216	1.96 ^E	0.39	11.87 ^A	1.82	40.44 ^B	0.68
水曲柳 <i>F. mandshurica</i>	216	1.90 ^E	0.39	11.84 ^A	1.84	24.01 ^E	0.79

表中 A ~ F 表示显著性差异组别 ($\alpha = 0.05$) The A ~ F in the table represent the significant difference groups ($\alpha = 0.05$)

2.2 影响倒木分解释放 CO₂ 通量的主要环境因子

协方差分析表明, 树种、立地、倒木重复及其交互作用均显著地影响 R_{CWD} (表 4)。不同树种的倒木和实验倒木重复之间除了物理性状、化学成分和生物学性质上的差异之外 (表 1), 其水热状况也不一。在整个测定

期间,不同树种的 T_{CWD} 虽然没有显著性差异 ($p > 0.1$),但是其 W_{CWD} 差异极显著 ($p < 0.001$) (表 3)。其中针叶树种红松和落叶松的含水量最高,分别是含水量最低的色木槭的 2.14 和 2.04 倍。实验倒木被置于环境条件差异悬殊的 4 个立地下,显著地影响着 R_{CWD} (表 4)。 T_{CWD} 与大气瞬时温度 (T_{AIR}) 之间存在显著的正相关 ($T_{CWD} = -1.670 + 0.906T_{AIR}; R^2 = 0.746, df = 2300, p < 0.001$),但 T_{CWD} 明显地滞后于 T_{AIR} 。

表 4 倒木分解释放 CO_2 通量 (R_{CWD}) 的影响因子的协方差分析

Table 4 ANCOVA test of the factors affecting CO_2 flux from downed logs decomposition (R_{CWD})

项目 Item	树种 Species	立地 Site	倒木重复 Replication	树种 × 立地 Species × Site	树种 × 倒木重复 Species × Replication	立地 × 倒木重复 Site × Replication	树种 × 立地 × 倒木重复 Species × Site × Replication
自由度 df	10	3	5	30	50	15	150
F	538.4	27.7	4.0	79.6	14	4.3	16.9
p	<0.001	<0.001	0.0012	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

在影响 R_{CWD} 的众多因子及其复杂的交互作用中 (表 4), T_{CWD} 和 W_{CWD} 是其中的主要环境控制因子 (表 5)。除了春榆之外,包含 T_{CWD} 和 W_{CWD} 的统计模型解释了 R_{CWD} 测定值的 57% 以上的变异性。所有树种的 R_{CWD} 与 T_{CWD} 之间均存在着显著的正相关关系,但与 W_{CWD} 及 T_{CWD} 和 W_{CWD} 的交互作用 ($T_{CWD} \times W_{CWD}$) 之间的关系因树种而异 (表 5)。白桦、紫椴和蒙古栎的 R_{CWD} 与 W_{CWD} 有显著的负相关关系,而水曲柳和落叶松的 R_{CWD} 则与 $T_{CWD} \times W_{CWD}$ 之间存在显著的负相关;其它树种的 R_{CWD} 受 W_{CWD} 的影响不显著。总体看来, R_{CWD} 与 T_{CWD} 相关更为紧密。

表 5 倒木分解释放 CO_2 通量 (R_{CWD}) 与其温度 (T_{CWD}) 和含水量 (W_{CWD}) 的回归模型

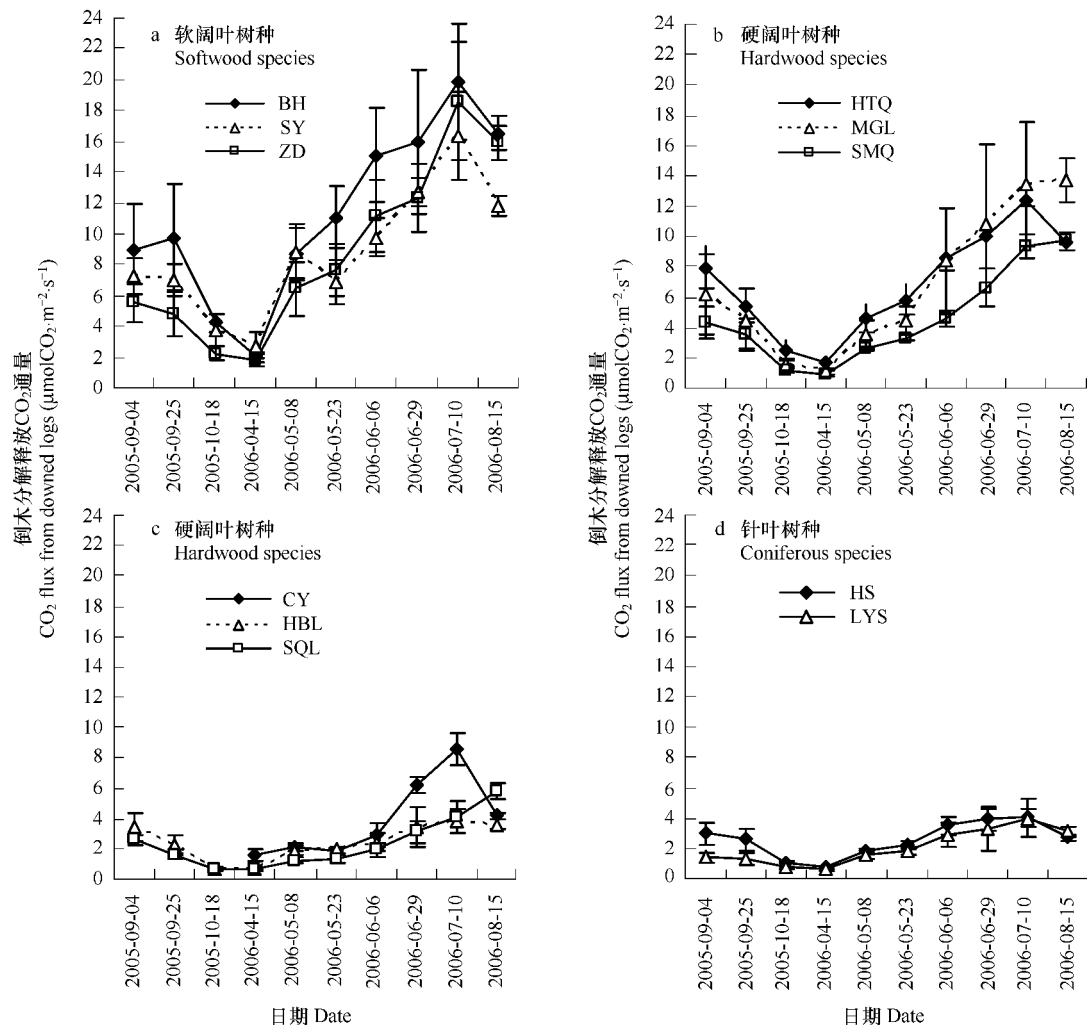
Table 5 Regression models of CO_2 flux from downed logs (R_{CWD}) against their temperature (T_{CWD}) and water content (W_{CWD})

树种 Species	样本数 Sample size	a	b	c	d	决定系数 R^2	概率 p
白桦 <i>B. platyphylla</i>	215	1.281	0.100	-2.466		0.702	<0.01
山杨 <i>P. davidiana</i>	215	0.541	0.100			0.663	<0.01
紫椴 <i>T. amurensis</i>	216	1.295	0.095	-2.893		0.569	<0.01
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	216		0.102			0.635	<0.01
蒙古栎 <i>Q. mongolica</i>	216		0.116	-2.258		0.729	<0.01
色木槭 <i>A. mono</i>	216	-0.379	0.112			0.628	<0.01
春榆 <i>U. propinqua</i>	144		0.085			0.399	<0.01
红松 <i>P. koraiensis</i>	216	-0.493	0.094			0.610	<0.01
黄菠萝 <i>P. amurense</i>	216	-0.576	0.092			0.663	<0.01
落叶松 <i>L. gmelinii</i>	216	-0.680	0.211		-0.329	0.648	<0.01
水曲柳 <i>F. mandshurica</i>	216	-1.661	0.140	3.477	-0.192	0.566	<0.01

回归模型为 The regression models are of form; $\ln(R_{CWD}) = a + b \times T_{CWD} + c \times W_{CWD} + d \times T_{CWD} \times W_{CWD}$

2.3 不同树种 R_{CWD} 的季节动态

不同树种 R_{CWD} 的季节变化基本上呈现一致的单峰曲线格局 (图 1), 与倒木温度的季节变化格局基本一致 (图 2)。倒木含水量的季节变化不如倒木温度那么显著,但其季节内变化很大,从而影响到 R_{CWD} 的季节内变化 (图 1 和图 2)。所有树种 R_{CWD} 的低峰值均出现在低温的非生长季,而其高峰值除蒙古栎、色木槭和水曲柳外均出现在温度最高的 7 月份。此外, R_{CWD} 的变幅及其树种间的差异也随着季节发生变化。在 R_{CWD} 出现低峰值时, R_{CWD} 的变幅较小,树种间的 R_{CWD} 差异最小,变化范围为 $0.60 \sim 2.79 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 随温度升高, R_{CWD} 的变幅随之增大,树种间的 R_{CWD} 差异逐渐增大,在 7 ~ 8 月份达到峰值,变化范围为 $3.81 \sim 19.86 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (图 1)。

图 1 11 个树种倒木分解释放 CO₂ 通量(R_{CWD})的季节变化Fig. 1 Seasonality of CO₂ flux from downed logs (R_{CWD}) for the 11 tree species

BH: 白桦 *B. platyphylla*; SY: 山杨 *P. davidiana*; ZD: 紫椴 *T. amurensis*; HTQ: 胡桃楸 *J. mandshurica*; MGL: 蒙古栎 *Q. mongolica*; SM: 色木槭 *A. mono*; CY: 春榆 *U. propinqua*; HBL: 黄菠萝 *P. amurense*; SQL: 水曲柳 *F. mandshurica*; HS: 红松 *P. koraiensis*; LYS: 落叶松 *L. gmelinii*

3 讨论

3.1 东北主要树种倒木分解释放 CO₂ 通量

本研究中东北东部山区典型天然次生林的 11 个主要树种之间倒木分解释放出的 CO₂ 通量的差异显著(表 3)。其中,软阔叶树种白桦、山杨和紫椴的 R_{CWD} 最高;针叶树种(红松和落叶松)和硬阔叶树种的 R_{CWD} 相对较低。Wang 等^[17]在室内采用红外气体分析法测定加拿大北方森林黑皮云杉(*Picea mariana*)的 R_{CWD} 得出,在 0~25℃ 的温度范围内,其 R_{CWD} 波动在 0.84~1.26 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间。Marra 等^[19]在野外采用静态碱液吸收法测定花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)和西部铁杉(*Tsuga heterophylla*)的 R_{CWD} 年均值分别为 2.83 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 4.31 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。本研究中测得的针叶树种的 R_{CWD} 波动在 0.60~4.04 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,与前人研究结果基本一致。

导致树种间 R_{CWD} 差异的原因众多(表 4),除了环境因子之外,倒木本身的结构和化学特性的差异可能是其中的一个主要原因。Marra 等^[19]在研究中发现花旗松心材中比西部铁杉含有更多的抑制倒木分解的萜烯和苯酚。倒木心材中含有的萜类、黄酮类化合物,环庚三烯酚酮及均二苯代乙烯均会较大程度抑制倒木的分

解^[1]。另外,分解基质中活性底物(如糖和蛋白质)和惰性底物(如木质素和纤维素等)的含量,也是影响倒木分解的一个主要因素^[20]。Harmon 等^[1]认为倒木由于含有较高的木质素而比落叶分解缓慢得多。本研究尚未对倒木基质的理化性质和生物学性质对 R_{CWD} 的影响作深入研究,但可以分析:白桦、山杨和紫椴等软阔叶树属于散孔材,质地较软,分解初期可能更利于微生物的入侵,因而 R_{CWD} 较高;红松、落叶松、水曲柳等针叶树种和硬阔叶树种的木质素含量较高^[21],较难分解,因而 R_{CWD} 较低。进一步研究不同树种内部碳的存在形式,如游离碳与结合碳的存在比例,也将有利于解释不同树种 R_{CWD} 的差异。

3.2 环境因子对倒木分解释放 CO_2 通量的影响

倒木分解释放 CO_2 主要是由微生物分解作用引起的生物过程,受到底物的理化性质、微生物状况和环境因子的强烈影响。正如表 3 和表 4 所表明, R_{CWD} 受到树种和样木状况的显著影响。而在环境因子中,倒木温度和含水量是影响倒木分解及微生物活动的最主要的因子^[1,17,20]。本研究结果表明,除春榆外,包含 T_{CWD} 和 W_{CWD} 的 R_{CWD} 统计模型解释了 R_{CWD} 测定值的 57% 以上的变异性(表 5)。同时,实验倒木所处的立地条件也可能通过改变倒木的温度和含水量等显著地影响着 R_{CWD} (表 4)。

本研究还展示,在影响着 R_{CWD} 的倒木温度和含水量之间,倒木温度可能起着主导作用,从而基本驱动着 R_{CWD} 的季节进程(图 1 和图 2)。这主要是因为温度升高,通过微生物的活动直接影响分解作用,从而加速有机碳的矿化作用和 CO_2 的释放^[20]。许多研究表明,倒木含水量是影响 R_{CWD} 的另一重要环境因子^[1,12]。在本研究中,虽然影响 R_{CWD} 的主导环境因子—— T_{CWD} 在 11 个树种间没有显著性差异,但 W_{CWD} 的显著差异可能对树种间的 R_{CWD} 有一定的贡献(表 3)。倒木含水量对 R_{CWD} 的影响机制可能是:当含水量超过一定的阈值,就会限制氧气的扩散速率,影响微生物的活动,从而抑制倒木的呼吸作用^[2,10,17]。然而,室内实验表明分解所需最高含水量因树种而异^[10,22]。Progar 等^[2]在野外对花旗松研究证明 $W_{CWD} > 20\%$ 就足够支持腐朽菌的生长,并且皆伐地的 R_{CWD} 更高。在本研究测得的倒木含水量范围内, W_{CWD} 对 R_{CWD} 的影响因树种而异。 W_{CWD} 仅对白桦、紫椴、蒙古栎、水曲柳和落叶松的 R_{CWD} 有负效应,而对其他树种的 R_{CWD} 影响不显著(表 5)。至于对这些树种的 R_{CWD} 影响的 W_{CWD} 阈值和最适范围需要进一步的实验加以确定。

4 结论

东北东部山区典型温带天然次生林中 11 个主要树种的倒木分解释放出的 CO_2 通量存在着显著的差异。白桦、山杨、紫椴等软阔叶树种的倒木分解释放出的 CO_2 通量高于胡桃楸、蒙古栎、色木槭、春榆、黄菠萝和水曲柳等硬阔叶树种的;红松、落叶松等针叶树种的倒木分解释放出的 CO_2 通量总体上低于阔叶树种的。树种、倒木个体、倒木所处的立地状况及其交互作用均显著地影响倒木分解释放出的 CO_2 通量,但其影响程度因树种而异。在环境因子中,倒木温度和含水量是影响倒木呼吸的主要因子,尤其是倒木温度起着主导作用,基本上驱动着倒木呼吸的季节进程。因此,进行森林生态系统碳循环中的倒木碳通量研究时,不但要考虑树种自身的差异,还要考虑环境条件的影响。

References:

- [1] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, *et al.* Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15:133—302.

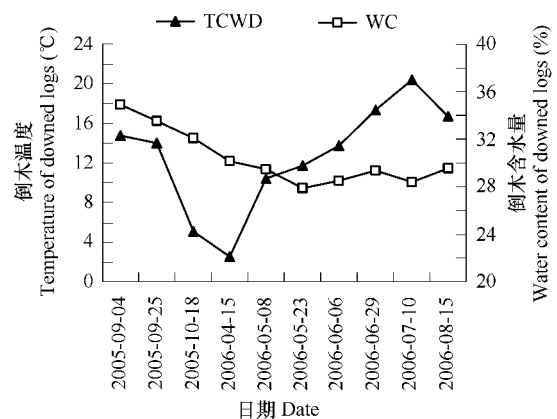


图 2 倒木温度(T_{CWD})和含水量(W_{CWD})的总体季节变化

Fig. 2 Seasonality of temperature (T_{CWD}) and water content (W_{CWD}) of the sampled downed logs

- [2] Progar R A, Schowalter T D, Freitag C M, *et al.* Respiration from coarse woody debris as affected by moisture and saprotroph functional diversity in Western Oregon. *Oecologia*, 2000, 124:426 — 431.
- [3] Yan E R, Wang X H, Huang J J. Concept and classification of coarse woody debris in forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(1):158 — 167.
- [4] Yu X X, Chen L H, Niu J Z, *et al.* Hydrological effects of CWD in sub-alpine dark coniferous ecosystem of upper reaches of Yangtze River. *Science of Soil and Water Conservation*, 2004, 2(4):117 — 122.
- [5] Wilcke W, Hess T, Bengel C, *et al.* Coarse woody debris in a montane forest in Ecuador: mass, C and nutrient stock, and turnover. *Forest Ecology and Management*, 2005, 205:139 — 147.
- [6] Wang W J, Yang F J, Zu Y G, *et al.* Stem respiration of a larch (*Larix gmelinii*) plantation in northeast China. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(12):1387 — 1397.
- [7] Luo D Q, Guo Q S, Huang J, *et al.* A character study on the dead wood of primeval *abies* of Sejila Mountain in southeastern Tibet. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3):635 — 639.
- [8] Wu J B, Guan D X, Han S J, *et al.* Ecological functions of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research*, 2005, 16(3):247 — 252.
- [9] Chen H, Harmon M E, Tian H Q. Effects of global change on litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(9):1549 — 1563.
- [10] Bond-Lamberty B, Wang C K, Gower S T. Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research*, 2002, 108:121 — 129.
- [11] Yang Y S, Guo J F, Lin P, *et al.* Carbon and nutrient pools of coarse woody debris in a natural forest and plantation in subtropical China. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(3):7 — 11.
- [12] Harmon M E, Sexton J. Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems. US LTER publication No. 20. US LTER network office, University of Washington, Seattle, WA, USA, 1996.
- [13] Chambers J Q, Schimel J P, Nuber A D. Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests. *Biogeochemistry*, 2001, 52:115 — 131.
- [14] Stone J N, MacKinnon A, Parminter J V. Coarse woody debris decomposition documented over 65 years on southern Vancouver Island. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, 28:788 — 793.
- [15] Wang C K, Yang J Y. Carbon dioxide fluxes from soil respiration and woody debris decomposition in boreal forests. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(3):633 — 638.
- [16] Yang J Y, Wang C K. Soil carbon storage and flux of temperate forest ecosystems in northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11):2875 — 2882.
- [17] Wang C K, Bond-Lamberty B, Gower S T. Environmental controls on carbon dioxide flux from black spruce coarse woody debris. *Oecologia*, 2002, 132:374 — 381.
- [18] Wang C K, Bond-Lamberty B, Gower S T. Soil surface CO₂ flux in a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research*, 2002, 108(D3):art no. 8224.
- [19] Marra J L, Edmonds R L. Coarse woody debris and soil respiration in a clearcut on the Olympic Peninsula, Washington, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, 26:1337 — 1345.
- [20] Chapin III F S, Matson P A, Mooney H A. Principles of terrestrial ecosystem ecology. New York: Springer-Verlag, 2002. 151 — 174.
- [21] Guan L L, Zhou X Y, Luo Y. A review on the study of plant caloric value in China. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(4):452 — 457.
- [22] Chen H, Harmon M E, Griffiths R P, *et al.* Effects of temperature and moisture on carbon respired from decomposing woody roots. *Forest Ecology and Management*, 2000, 138:51 — 64.

参考文献:

- [3] 闫恩荣,王希华,黄建军. 森林粗死木质残体的概念及其分类. *生态学报*, 2005, 25(1):158 ~ 167.
- [7] 罗大庆,郭泉水,黄界,等. 西藏色季拉原始冷杉林死亡木特征研究. *生态学报*, 2004, 24(3):635 ~ 639.
- [11] 杨玉盛,郭剑芬,林鹏,等. 格氏栲天然林与人工林粗木质残体碳库及养分库. *林业科学*, 2005, 41(3):7 ~ 11.
- [15] 王传宽,杨金艳. 北方森林土壤呼吸和木质残体分解释放出的 CO₂ 通量. *生态学报*, 2005, 25(3):633 ~ 638.
- [16] 杨金艳,王传宽. 东北东部森林生态系统土壤碳贮量和碳通量. *生态学报*, 2005, 25(11):2875 ~ 2882.
- [21] 官丽莉,周小勇,罗艳. 我国植物热值研究综述. *生态学杂志*, 2005, 24(4):452 ~ 457.