

长白山温带混交林林冠下层 CO₂ 通量 对生态系统碳收支的贡献

郑泽梅^{1,2}, 张 弥^{1,2}, 温学发¹, 孙晓敏¹, 于贵瑞^{1,*}, 张雷明¹, 韩士杰³, 吴家兵³

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室 CERN 综合研究中心, 北京 100101;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

摘要:作为 ChinaFLUX 的重要组成部分,从 2002 年年底开始利用涡度协方差技术在长白山温带混交林林冠上层和下层进行连续通量观测,这为量化林冠下层 CO₂ 通量对整个森林生态系统碳收支的贡献提供了一条有效途径。利用 2003 年林冠上层和林冠下层的观测数据,研究表明林冠下层夜间的 CO₂ 通量与 5 cm 深度的土壤温度存在明显的指数正相关关系。林冠下层的呼吸通量与箱式法观测的土壤呼吸通量之间具有很好的一致性($R^2 = 0.77$),二者在全年都与整个森林的光合产物量相耦合,且都在 7~8 月份达到最大值。林冠下层的呼吸量和土壤呼吸量分别为 770 g Cm⁻² a⁻¹ 和 703 g Cm⁻² a⁻¹,占整个森林生态系统呼吸年总量的比重高达 59.88% 和 54.69%。林冠下层的光合作用呈双峰型季节变化,两个峰值分别出现在 5 月中旬和 8 月下旬。尽管全年林冠下层光合产物量为 87 g Cm⁻² a⁻¹,对整个森林光合产物量的贡献率仅为 5.69%,但林冠郁闭度低的 4、5 月和 10 月份,林冠下层的光合产物贡献率也分别达到 19.99%、21.06% 和 14.53%。林冠下层净初级生产力的季节动态受该层呼吸作用的季节变异控制,林冠下层在全年都表现为碳源,其净碳排放速率在 8 月份达到最大。

关键词:林冠下层;林冠上层;CO₂ 通量;涡度协方差;呼吸

文章编号:1000-0933(2009)01-0001-08 中图分类号:Q148, Q948 文献标识码:A

Contributions of below-canopy CO₂ fluxes to ecosystem carbon budget of a temperate mixed forest in Changbai Mountain

ZHENG Ze-Mei^{1,2}, ZHANG Mi^{1,2}, WEN Xue-Fa¹, SUN Xiao-Min¹, YU Gui-Rui^{1,*}, ZHANG Lei-Ming¹, HAN Shi-Jie³, WU Jia-Bing³

1 Synthesis Research Center of Chinese Ecosystem Research Network, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

3 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 0001~0008.

Abstract: As a part of ChinaFLUX projects, CO₂ fluxes were measured below- and above-canopy of a temperate mixed forest at Changbai Mountain with the eddy covariance technique since late 2002. Using the CO₂ fluxes data measured below- and above-canopy in 2003, this study quantified the contributions of below-canopy CO₂ fluxes to ecosystem carbon budget of this mixed forest. The results showed that nighttime below-canopy CO₂ flux increased exponentially with soil temperature at a depth of 5 cm, and below-canopy respiration was well consistent with soil respiration derived from chamber measurements ($R^2 = 0.77$). The below-canopy respiration and soil respiration, coupling with gross ecosystem productivity (GEP) of the whole forest over the whole year, showed similar one-peak seasonal pattern over the whole year and reached their maximums in July through August. The annual below-canopy respiration and soil respiration were 770 g Cm⁻² a⁻¹ and 703 g Cm⁻² a⁻¹, respectively, contributing 59.88% and 54.69% to total ecosystem respiration. GEP of the below-canopy (GEP_{bc}) showed

基金项目:中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KZCX2-YW-432); 国家自然科学基金资助项目(30590381, 30700110)

收稿日期:2008-07-09; 修订日期:2008-11-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yugr@igsnrr.ac.cn

clearly bimodal seasonal pattern, with higher rates in mid May and late August. Although GEP_{bc} only accounted for 5.69% of the total forest photosynthetic productivity over the whole year, its contributions in seasons with low canopy density (i. e. April, May and October) reached 19.99%, 21.06% and 14.53%, respectively. The seasonal pattern of below-canopy net ecosystem productivity was controlled by the seasonal variability in respiration of this layer. The below-canopy acted as a net carbon source during the whole year, with peak carbon emission in August.

Key Words: below-canopy; above-canopy; CO_2 flux; eddy covariance; respiration

森林林冠下层的 CO_2 通量和土壤呼吸是森林生态系统碳循环的重要组成部分^[1,2]。森林冠层结构会影响林冠下层近地表的温度和辐射环境^[2],导致林冠下层 CO_2 通量的季节动态可能与冠层有所差异^[2~4],林冠下层 CO_2 通量对整个森林生态系统碳收支的贡献也会因森林类型的不同而发生改变^[2, 4]。因此,对森林不同高度的 CO_2 通量进行观测有助于解析冠层 CO_2 通量的来源,以便更加深入地理解、量化并预测森林植被对大气组分及气候的影响^[2]。

利用箱式法观测技术,可以确定低矮植被(如灌丛、草地)及土壤与大气间 CO_2 交换通量的时空变异特征。然而,箱式法通量观测会受到植被高度的限制,并且受箱内气温、湿度、压力以及箱内空气混合程度的影响,这一观测技术仍存在很大的不确定性^[5]。近年来,涡度协方差技术(eddy covariance, EC)被逐渐应用于观测具有明显分层结构(well-defined understory)的森林生态系统冠层及林冠下层的 CO_2 通量^[6~9]。该方法能在不干扰周围环境条件的情况下,实现对较大范围生态系统 CO_2 通量的长期连续自动观测^[10]。尽管在大气湍流强度较弱或存在逆温层时,林冠下层的涡度协方差观测会受到影响,但与林冠上层的通量观测及箱式法土壤呼吸观测相结合,可为实现森林生态系统不同 CO_2 通量组分的拆分提供一种有效途径^[2, 4]。

长白山温带混交林(CBS)是重要的碳汇,近几年来基于涡度协方差技术的观测研究已对该森林的碳收支特征及其环境控制机制有了较深刻的认识^[11~13]。然而,对该森林林冠下层 CO_2 通量的季节动态特征及其对整个生态系统碳收支的贡献尚不十分明确。本研究利用长白山温带混交林冠层和林冠下层的涡度协方差 CO_2 通量数据及箱式法土壤呼吸数据,分析了该森林生态系统林冠下层 CO_2 通量的季节动态特征及其影响因素,评价了林冠下层 CO_2 通量对该森林生态系统碳收支的贡献,以期为深入理解温带森林生态系统的碳循环过程提供科学认知,并为建立森林生态系统通量综合观测体系提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验站点

实验观测在中国科学院长白山森林生态系统定位站1号标准地阔叶红松林内进行($42^{\circ}24'N, 128^{\circ}6'E$, 海拔738 m),观测场下垫面平坦。该地区属季风温带大陆山地气候,年平均温度2.8℃,年均降水量695 mm。长白山温带混交林的生长季为4~9月份。观测林地的郁闭度为0.5,下木覆盖度为40%,地表至2.5 m处基本无乔木枝条。乔木层的平均株高为25 m,主乔木为红松(*Pinus Koriaensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、色木槭(*Acer mono*)等。灌木层主要有东北溲疏(*Deutzia amurensis*)、毛榛子(*Corylus mandshurica*)、忍冬(*Lonicera maackii*)。草本主要包括苔草(*Carex spp.*)、山茄子(*Brachybotrys paridiforms*)、美汉草(*Meehania urticaceaefolia*)和蕨类等^[11]。

1.2 通量和常规气象观测

利用安装在40 m和2.5 m处的涡度协方差系统分别对冠层及林冠下层的 CO_2 、水汽和能量通量进行观测。涡度协方差系统主要包括三维超声风温仪(CSAT3, Campbell Scientific, Logan, UT, USA)和开路式 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 红外气体分析仪(LI-7500, Li-Cor Inc., NE, USA),分别用于测定风速和 CO_2 及水汽浓度。系统的原始采样频率为10Hz,通过数据采集器(CR5000, Campbell Scientific, Logan, UT, USA)在线采集并按30 min计算平均值进行存储。常规气象要素的观测包括风速、温湿度、净辐射、光合有效辐射(PAR)、土壤温度、土壤含水

量及降雨量,详细的观测系统介绍可参考文献^[8]。

利用静态箱/气相色谱法进行土壤呼吸(R_s)观测,观测点设在通量塔附近约 10 m 处,设置 4 个平行采样点。每次观测时间为 9:00 ~ 11:00(北京时间),观测频率为每周 1 ~ 2 次(每次观测间隔 2 ~ 3d)。详细的观测方法及数据处理过程可参考文献^[15]。

1.3 数据处理与分析

使用式(1)计算森林和大气间的净生态系统 CO₂ 交换量(NEE):

$$NEE = \overline{w' \rho'_c(Z_r)} + \int_0^z \frac{\partial \overline{\rho'_c}}{\partial t} dz \quad (1)$$

式中,右边的第 1 个分量表示涡度协方差系统观测的 CO₂ 通量,第 2 个分量表示地表到观测高度(Z_r)的 CO₂ 储存项。NEE 为正表示生态系统向大气排放 CO₂,为负表示吸收 CO₂。

数据处理过程中,首先对林冠上层通量数据进行 3 次旋转以消除地面不平整对通量观测的影响^[16],并对通量数据进行了 WPL 校正,以消除水热传输造成的 CO₂ 通量变化的密度效应^[17]。另外,剔除了同期有降水的数据及明显的异常数据,同时剔除了低于摩擦风速(u_*)临界值的夜间观测数据。本研究中,根据湍流方差相似关系观测值与模拟值小于 20% 的原则^[18]确定了林冠上层和下层的夜间 u_* 临界值分别为 0.15 ms⁻¹ 和 0.032 ms⁻¹。

利用 Lloyd-Taylor 方程^[19]对缺失的夜间数据进行插补并估算白天的呼吸通量:

$$R_e = R_{ref}^{E_0(\frac{1}{T_{ref}-T_0} - \frac{1}{T-T_0})} \quad (2)$$

式中, R_{ref} 为参考温度(T_{ref} ,本研究设为 10 ℃)下的呼吸速率(mg CO₂m⁻²s⁻¹), E_0 为活化能(J mol⁻¹), T_0 设定为 -46.02 ℃^[19], T 为 5 cm 土壤温度(℃)。

利用查表法对林冠下层白天的缺失数据进行插补^[20],窗口大小设为 1 个月。林冠上层观测的白天缺失数据利用 Michaelis-Menten 方程^[21](式 3)进行插补,窗口大小设为 1 个月:

$$NEE = -\frac{\alpha \cdot PAR \cdot R_{max}}{\alpha \cdot PAR + P_{max}} + R_d \quad (3)$$

式中, α 为生态系统的初始量子效率(mg CO₂μmol⁻¹ photon⁻¹), P_{max} 为生态系统潜在最大光合生产力(mg CO₂m⁻²s⁻¹), R_d 为白天生态系统呼吸速率(mg CO₂m⁻²s⁻¹), PAR 为光合有效辐射(μmol⁻¹m⁻²s⁻¹)。本研究中,利用 2003 年数据拟合的参数 α 、 P_{max} 和 R_d 分别为 0.0017 mg CO₂μmol⁻¹ photon⁻¹、0.87 mg CO₂m⁻²s⁻¹ 和 0.156 mg CO₂m⁻²s⁻¹。

总生态系统 CO₂ 交换(GEE)以 NEE 与 R_e 之差表示,即:

$$GEE = NEE - R_e \quad (4)$$

在生态系统尺度上,总生态系统生产力(GEP)和净初级生产力(NEP)分别与 GEE 和 NEE 数值相等,但符号相反,即 $GEP = -GEE$, $NEP = -NEE$ 。考虑到长白山的物候特征(设定 0 ℃ 为林冠下层植被生长季与非生长季的界限,图 1),本研究将林冠下层 11 月份至翌年 3 月份的 GEP 设定为 0。

2 结果与讨论

2.1 环境因子的季节变化

长白山温带混交林 2003 年主要环境因子的季节变化如图 1 所示。林冠上层(40 m)与下层(2.5 m)的气温无明显差异(T -test),二者与 5 cm 深度的土壤温度都呈“单峰”季节变化,且都在 7 ~ 8 月份达到最大(图 1a)。林冠下层光合有效辐射要明显低于林冠上层。在冠层郁闭度较高的 6 ~ 9 月份,林冠下层光合有效辐射不及林冠上层的 10%。林冠上层光合有效辐射呈“单峰”季节变化,但在 7 ~ 8 月份略有降低,这与夏季的降雨有关(图 1c)。林冠下层光合有效辐射则呈“双峰”季节变化,在 5 月和 10 月份达到两个峰值。5 cm 深度的土壤含水量保持在 0.18 ~ 0.45 m²m⁻² 之间(图 1e),表明在研究时间段内长白山温带混交林不受干旱胁迫。

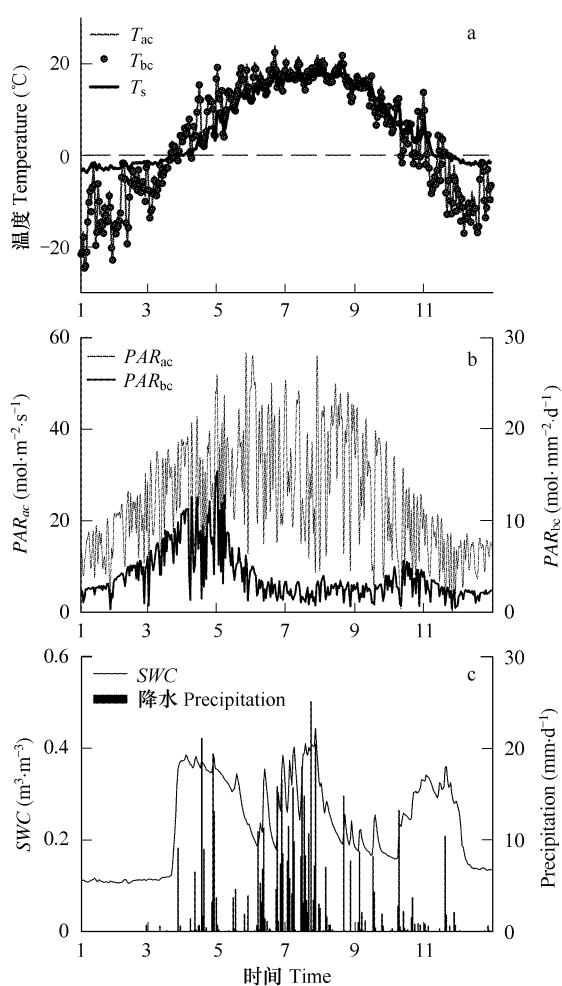


图1 长白山温带混交林(CBS)2003年主要环境因子的季节变化

Fig. 1 Seasonal dynamics of environmental factors at CBS in 2003
 a: 40 m 处气温 (T_{ac})、2.5 m 处气温 (T_{bc}) 和 5 cm 深度的土壤温度 (T_s)；b: 林冠上层光合有效辐射 (PAR_{ac})、林冠下层光合有效辐射 (PAR_{bc})；c: 5 cm 深度的土壤含水量 (SWC) 和降水量 (Precipitation)
 a: air temperature at the heights of 40 m (T_{ac}) and 2.5 m (T_{bc})；b: above-canopy PAR (PAR_{ac}) and below-canopy PAR (PAR_{bc})；c: soil water content at a depth of 5 cm (SWC) and daily precipitation

尽管林冠下层的光合有效辐射要明显低于林冠上层(图1b),在光合有效辐射及植物活性相对较强的5月份,林冠下层白天的CO₂通量对林冠下层光合有效辐射的响应也比较明显(图4)。在5月份,林冠下层植被的初始光量子效率、光饱和条件下的植被光合生产力及白天的呼吸速率分别为0.00033 mg CO₂ μmol⁻¹ photon, 0.29 mg CO₂ m⁻² s⁻¹和0.066 CO₂ m⁻² s⁻¹, 约为该月份冠层相应变量的50%^[13]。而在其他月份,林冠下层白天CO₂通量对下层光合有效辐射的响应都不明显,这主要与这些月份林冠下层光照条件较差或植物活性受限有关。5月份林冠下层CO₂通量的光响应特征区别与其他月份的原因为:(1)5月份林冠尚未郁闭,林冠下层的光照条件要优于其他月份;(2)林冠下层植被在5月份进入快速生长期,植物活性较强,因而具有较强的光合潜力。尽管4月份林冠下层的光照条件略差于5月份,但该月份林冠下层CO₂通量与林冠下层光合有效辐射的关系并不明显,这是因为在4月份植被尚处于生长季初期,林冠下层植被的活性仍然较弱。

2.3 森林冠层和林冠下层CO₂通量的季节动态

长白山温带混交林冠层和林冠下层CO₂通量的季节动态如图5所示。林冠下层植被光合作用(GEP_{bc})的季节动态与冠层光合作用(GEP_{ac})存在明显差异(图5a)。长白山温带混交林从4月份开始光合,在6~8月份光合作用达到峰值。林冠下层植被的光合作用则呈双峰型季节变化,两个峰值分别出现在5月中旬

2.2 林冠下层CO₂通量的环境响应特征

图2显示了长白山温带混交林林冠下层夜间CO₂通量(即林冠下层植被和土壤的呼吸, $R_{e,bc}$)及土壤呼吸(R_s)与5 cm深度的土壤温度的关系。为了减少数据的随机误差,对林冠下层有效的夜间CO₂通量数据按照土壤温度每2℃的间隔进行平均处理,并且保证每个间隔内至少有10个数据。结果显示(图2),林冠下层夜间CO₂通量和土壤呼吸都随土壤温度呈指数增长,Lloyd-Taylor方程的决定系数分别为0.99和0.69。林冠下层夜间CO₂通量和土壤呼吸在10℃下的温度敏感性系数(Q_{10})分别为2.69和2.14。

基于多种观测手段对森林冠层CO₂通量的来源进行拆分时,需要保证不同观测方法之间的可比性。5 cm深度的土壤温度在-17.8℃和19.8℃波动范围内,涡度协方差技术观测到的林冠下层CO₂通量与相同时刻箱式法观测到的土壤呼吸之间具有显著的相关性($R_s=0.62R_{e,bc}+0.019, R^2=0.77, p<0.001$)。这说明尽管利用涡度协方差技术对林冠下层CO₂通量进行观测时,会受到林内湍流交换强度的限制^[10],但是在保证观测数据质量的前提下,林冠下层的涡度协方差通量观测能够捕捉到真实的CO₂通量信息,结合箱式法土壤呼吸观测系统和林冠上层涡度协方差观测系统对长白山温带混交林冠层的CO₂通量组分进行拆分具有可行性。

尽管林冠下层的光合有效辐射要明显低于林冠上层(图1b),在光合有效辐射及植物活性相对较强的5月份,林冠下层白天的CO₂通量对林冠下层光合有效辐射的响应也比较明显(图4)。在5月份,林冠下层植被的初始光量子效率、光饱和条件下的植被光合生产力及白天的呼吸速率分别为0.00033 mg CO₂ μmol⁻¹ photon, 0.29 mg CO₂ m⁻² s⁻¹和0.066 CO₂ m⁻² s⁻¹, 约为该月份冠层相应变量的50%^[13]。而在其他月份,林冠

下层白天CO₂通量对下层光合有效辐射的响应都不明显,这主要与这些月份林冠下层光照条件较差或植物活性受限有关。5月份林冠下层CO₂通量的光响应特征区别与其他月份的原因为:(1)5月份林冠尚未郁闭,林冠下层的光照条件要优于其他月份;(2)林冠下层植被在5月份进入快速生长期,植物活性较强,因而具有较强的光合潜力。尽管4月份林冠下层的光照条件略差于5月份,但该月份林冠下层CO₂通量与林冠下层光合有效辐射的关系并不明显,这是因为在4月份植被尚处于生长季初期,林冠下层植被的活性仍然较弱。

2.3 森林冠层和林冠下层CO₂通量的季节动态

长白山温带混交林冠层和林冠下层CO₂通量的季节动态如图5所示。林冠下层植被光合作用(GEP_{bc})的季节动态与冠层光合作用(GEP_{ac})存在明显差异(图5a)。长白山温带混交林从4月份开始光合,在6~8月份光合作用达到峰值。林冠下层植被的光合作用则呈双峰型季节变化,两个峰值分别出现在5月中旬

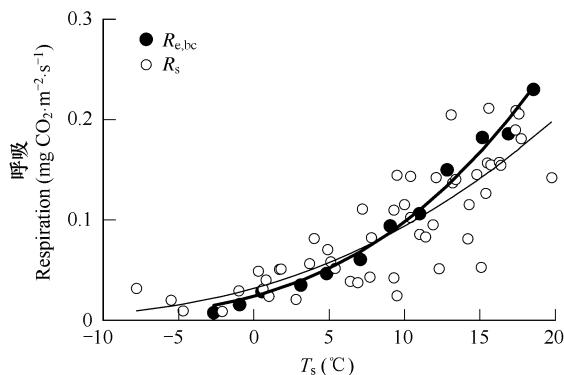


图2 林冠下层夜间 CO₂ 通量($R_{e,bc}$)和土壤呼吸(R_s)与 5 cm 深度的土壤温度(T_s)的关系

Fig. 2 The relations of below-canopy nighttime CO₂ flux ($R_{e,bc}$) and soil respiration (R_s) to soil temperature at a depth of 5 cm (T_s) $R_{e,bc}$ 和 R_s 的温度响应曲线基于 Lloyd-Taylor 方程拟合得到。The curves for $R_{e,bc}$ and R_s were fitted from Lloyd-Taylor equation:

$$R_{e,bc} = 0.098 e^{365.99(1/56.02 - 1/(T_s + 46.02))}, R^2 = 0.99$$

$$R_s = 0.094 e^{380.67(1/56.02 - 1/(T_s + 46.02))}, R^2 = 0.69$$

(1.78 g C m⁻² d⁻¹) 和 8 月下旬(1.16 g C m⁻² d⁻¹)。

整个森林生态系统呼吸通量($R_{e,ac}$)、林冠下层的呼吸通量和土壤呼吸都呈明显的单峰型季节变化,且峰值皆出现在 7~8 月份(图 5b)。林冠下层的呼吸通量和土壤呼吸都与冠层光合作用之间具有明显的正相关关系($R_{e,bc} = 0.47 GEP_{ac} + 8.79, R^2 = 0.97, p < 0.001$; $R_s = 0.34 GEP_{ac} + 16.52, R^2 = 0.96, p < 0.001$)(图 6)。这表明冠层光合作用能通过控制自养呼吸的异养呼吸底物的供给对林冠下层的呼吸作用产生影响^[1],其他的研究也发现在不受干旱胁迫的生态系统,冠层光合作用与呼吸作用之间具有极强的耦合关系^[2, 22, 23]。

长白山温带混交林在冬季表现为碳中性($NEP_{ac} \approx 0$),在整个生长季(5~9 月份)表现为碳汇,该森林的净生态系统生产力(NEP_{ac})在 6~7 月份达到最大。然而,林冠下层的植被和土壤在全年都表现为碳源(图 5c),其净碳排放速率在 8 月份达到最大,为 5.61 g C m⁻² d⁻¹。林冠下层的净生态系统生产力(NEP_{bc})的季节动态受林冠下层植被和土壤呼吸作用的季节动态控制(图 5b)。此外,由于 5 月份林冠下层光合作用的增加速率大于呼吸作用,该层的净碳排放速率在 5 月初略有降低(图 5a, b)。

2.4 林冠下层 CO₂ 通量对整个森林生态系统碳收支的贡献

表 1 统计了长白山温带混交林 2003 年林冠下层 CO₂ 通量对整个森林生态系统碳收支的贡献。2003 年林冠下层呼吸量和土壤呼吸分别为 770 g C m⁻² a⁻¹ 和 703 g C m⁻² a⁻¹,分别占整个森林生态系统呼吸量的 59.88% 和 54.69%,在前人相关报道的范围之内(30%~80%)^[24]。这说明林冠下层的呼吸,尤其是土壤呼

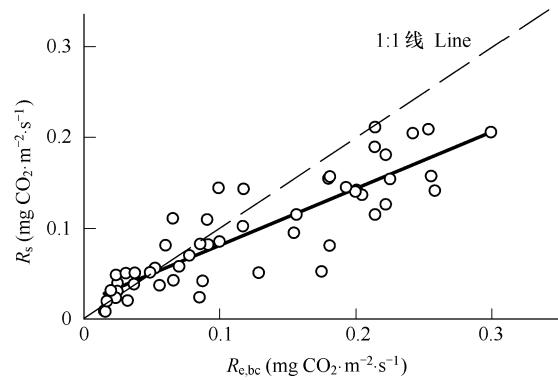


图3 林冠下层呼吸通量($R_{e,bc}$)与土壤呼吸(R_s)的关系

Fig. 3 The relationship between blow-canopy respiration ($R_{e,bc}$) and soil respiration (R_s)

R_s 为相同时刻 4 个箱式法平行采样点的平均值; $R_{e,bc}$ 为根据林冠下层呼吸通量的温度响应方程(图 2)计算得到。 R_s was the average soil respiration rate of four chamber measurements; $R_{e,bc}$ was calculated with the fitted equation for below-canopy respiration in Fig. 2

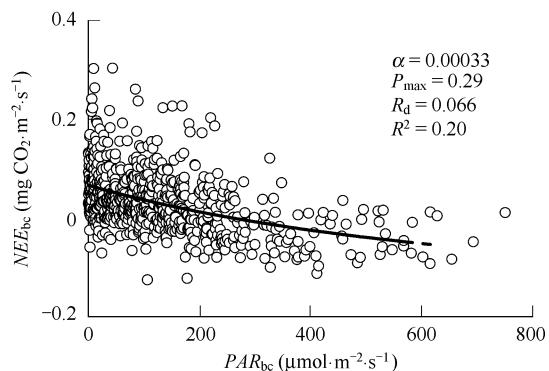


图4 长白山温带混交林 5 月份林冠下层白天的 CO₂ 通量(NEE_{bc})与林冠下层光合有效辐射(PAR_{bc})的关系

Fig. 4 The relationship between below-canopy daytime CO₂ flux (NEE_{bc}) and below-canopy photosynthetically effective radiation (PAR_{bc}) in May

图中曲线基于式(3)得到,拟合参数值如图中所示。The curve was fitted from Eq. (3) and the regression coefficients were shown in Fig. 4

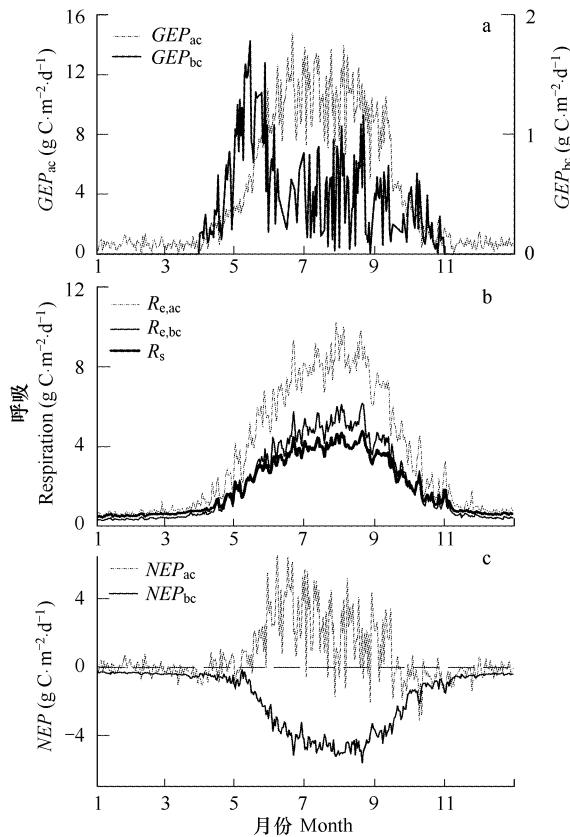


图5 长白山温带混交林冠层和林冠下层CO₂通量的季节动态
Fig. 5 The seasonal dynamics of ecosystem and below-canopy CO₂ fluxes of CBS

a: 冠层光合作用(GEP_{ac})和林冠下层光合作用(GEP_{bc}); b: 整个森林生态系统呼吸作用($R_{e,ac}$)、林冠下层呼吸作用($R_{e,bc}$)和土壤呼吸(R_s); c: 整个森林生态系统净生产力(NEP_{ac})和林冠下层净生态系统生产力(NEP_{bc}) a: gross ecosystem productivity of the whole forest (GEP_{ac}) and below-canopy gross ecosystem productivity (GEP_{bc}); b: total ecosystem respiration ($R_{e,ac}$), below-canopy respiration ($R_{e,bc}$) and soil respiration (R_s); c: net ecosystem productivity of the whole forest (NEP_{ac}) and below-canopy net ecosystem productivity (NEP_{bc})

吸,在长白山温带混交林生态系统碳排放中占有重要地位。整个森林生态系统的光合产物主要来自于乔木植被的光合作用,林冠下层灌草丛的光合产物量对整个森林生态系统光合产物量的贡献率仅为5.69%。

进一步分析表明,林冠下层呼吸通量对整个森林生态系统呼吸贡献的季节波动较小,变化范围为52.85%~62.17%,而林冠下层植被对整个森林的光合贡献率存在较大的季节变异(图7)。尽管从全年看林冠下层植被的光合贡献率较小(表1),但是在4、5月份和10月份也分别达到19.99%、21.06%和14.53%,远高于其他月份,也在其他报道的范围之内(0~39%)^[20]。表明林冠郁闭度较小的季节是进行林冠下层植被光合测定的最佳时期,精确地量化该时间段的光合作用有助于更深入理解森林生态系统的碳循环过程及更准确地评价森林生态系统碳收支。

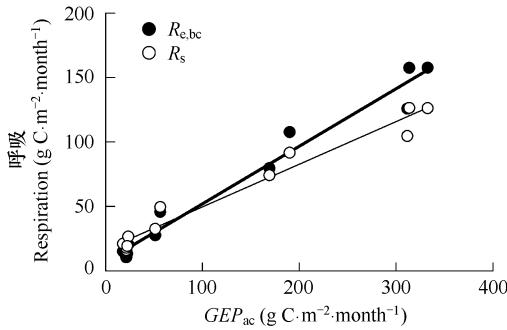


图6 冠层光合作用(GEP_{ac})与林冠下层呼吸通量($R_{e,bc}$)及土壤呼吸(R_s)的关系
Fig. 6 The relationships between gross ecosystem productivity of the whole forest (GEP_{ac}) and below-canopy respiration ($R_{e,bc}$) and soil respiration (R_s)

$$R_{e,bc} = 0.47 GEP_{ac} + 8.79, R^2 = 0.97, p < 0.001$$

$$R_s = 0.34 GEP_{ac} + 16.52, R^2 = 0.96, p < 0.001$$

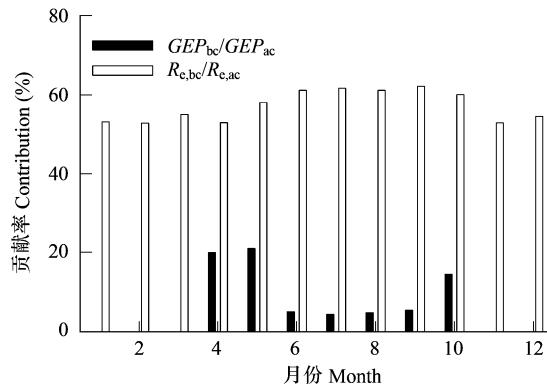


图7 林冠下层CO₂通量对整个生态系统碳收支贡献的季节变异
Fig. 7 Seasonal variations in the contributions of below-canopy CO₂ fluxes to canopy carbon budget

表1 2003年林冠下层CO₂通量对整个森林生态系统碳收支的贡献

Table 1 Contributions of below-canopy CO₂ fluxes to ecosystem carbon budget in 2003

组分 Components	CO ₂ flux (g C m ⁻² a ⁻¹)		
	GEP	R_e	NEP
整个森林 The whole forest	1528	1286	242
林冠下层 Below-canopy	87	770	-683
整个森林·林冠下层 The whole forest-Below-canopy	1441	516	-
林冠下层的贡献 Contribution from below-canopy	5.69%	59.88%	-

4 结论

(1) 林冠下层的呼吸通量和土壤呼吸通量在全年都与整个森林的光合产物量相耦合,二者呈现明显的单峰型季节变化,且都在7~8月份达到最大值。林冠下层的呼吸通量和土壤呼吸通量在长白山温带混交林的生态系统碳排放中占有重要地位,分别占整个生态系统全年呼吸量的59.88%和54.69%。

(2) 林冠下层的光合作用呈双峰型季节变化,对整个森林光合产物量的贡献率仅为5.69%。在冠郁闭度低的月份,林冠下层植被的光合产物贡献率也较大,因此精确地量化该时间段的光合作用有助于更深入理解森林生态系统的碳循环过程及更准确地评价森林生态系统碳收支。

(3) 林冠下层净初级生产力的季节动态受该层呼吸作用的季节变异控制,林冠下层的职别和土壤在全年都表现为碳源,其净碳排放速率在8月份达到最大。

References:

- [1] Davidson E A, Janssens I V, Luo Y Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q10. *Global Change Biology*, 2006, 12: 154—164.
- [2] Misson L, Baldocchi D D, Black T A, Blanken P D, Brunet Y, Curiel Yuste J, Dorsey J R, Falk M, Granier A, Irvine M R, Jarosz N, Lauma E, Launiainen S, Law B E, Longdoz B, Loustau D, McKay M, Paw U K T, Vesala T, Vickers D, Wilson K B, Goldstein A H. Partitioning forest carbon fluxes with overstory and understory eddy-covariance measurements: A synthesis based on FLUXNET data. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 144: 14—31.
- [3] 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.
- [4] Subke J, Tenhunen J D. Direct measurements of CO₂ flux below a spruce forest canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 126: 157—168.
- [5] Liang N S, Nakadai T, Hirano T, Qu L Y, Koike T, Fujinuma Y, Inoue G. In situ comparison of four approaches to estimating soil CO₂ efflux in a northern larch (*Larix kaempferi* Sarg.) forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 123: 97—117.
- [6] Black T A, Hartog G D, Neumann H H, Blanken P D, Yang P C, Russell C, Nesic Z, Lee X, Chen S G, Staebler R, Novak M D. Annual cycles of water vapour and carbon dioxide fluxes in and above a boreal aspen forest. *Global Change Biology*, 1996, 2: 219—229.
- [7] Janssens I A, Kowalski A S, Ceulemans R. Forest floor CO₂ fluxes estimated by eddy covariance and chamber-based model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 106: 61—69.
- [8] Wu J B, Guan D X, Wang M, Pei T F, Han S J, Jin C J. Year-round soil and ecosystem respiration in a temperate broad-leaved Korean Pine forest. *Forest Ecology and Management*, 2006, 223: 35—44.
- [9] Wang C L, Zhou G Y, Wang X, Tang X L, Zhou C Y, Yu G R. Below-canopy CO₂ flux and its environmental response characteristics in a coniferous and broad-leaved forest in Dinghushan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27: 846—854.
- [10] Baldocchi D D, Vogel C A. Energy and CO₂ flux densities above and below a temperate broad-leaved forest and a boreal pine forest. *Tree Physiology*, 1996, 16: 5—16.
- [11] Guan D X, Wu J B, Yu G R, Zhao X S, Han S J, Jin C J. Meteorological control on CO₂ flux above broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. *Science in China (Ser. D)*, 2005, 48 (Supp. I): 116—122.
- [12] Yu G R, Fu Y L, Sun X M, Wen X F, Zhang L M. Recent progress and further directions of ChinaFLUX. *Science in China (Ser. D)*, 2006, 49 (Supp. II): 1—23.
- [13] Zhang L M, Yu G R, Sun X M, Wen X F, Ren C Y, Song X, Liu Y F, Guan D X, Yan J H, Zhang Y P. Seasonal variation of carbon exchange of typical forest ecosystems along the eastern transect in China. *Science in China (Ser. D)*, 2006, 49 (Supp. II): 47—62.
- [14] Wang M, Guan D X, Wang Y S, Hao Z Q, Liu Y Q. Estimate of productivity in ecosystem of the broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountain. *Science in China (Ser. D)*, 2006, 49 (Supp. I): 74—88.
- [15] Wang Y S, Wang Y H. Quick measurement of CH₄, CO₂ and N₂O emission from a short-plant ecosystem. *Advanced Atmospheric Science*, 2003, 20: 842—844.

- [16] Wilczak J M, Oncley S P, Stage S A. Sonic anemometer tilt correction algorithms. *Boundary-Layer Meteorology*, 2001, 99: 127–150.
- [17] Webb E K, Pearman G I, Leuning R. Correction of flux measurement for density effects due to heat and water vapour transfer. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1980, 106: 85–100.
- [18] Wen X F, Yu G R, Sun X M, Liu Y F. Turbulence flux measurement above the overstory of a subtropical Pinus plantation over the hilly region in southeastern China. *Science in China (Ser. D)*, 2005, 48 (Supp. I): 63–73.
- [19] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8: 315–323.
- [20] Falge E, Baldocchi D, Olson R. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 107: 43–69.
- [21] Michaelis L, Menten M L. Die Kinetik der Invertinwirkung. *Biochemische Zeitschrift*, 1913, 49: 333.
- [22] Höglberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor A F S, Ekblad A, Höglberg M N, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read D J. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 2001, 411: 789–792.
- [23] Janssens I A, Lankreijer H, Matteucci G, Kowalski A S, Buchmann N, Epron D, Pilegaard K, Kutsch W, Longdoz B, Grünwald T, Montagnani L, Dore S, Rebmann C, Moors E J, Grelle A, Ü R, Morgenstern K, Oltchev S, Clement R, Guðmundsson J, Minerbi S, Berbigier P, Ibrom A, Moncrieff J, Aubinet M, Bernhofer C, Jensen N O, Vesala T, Granier A, Schulze E-D, Lindroth A, Dolman A J, Jarvis PG, Ceulemans R, Valentini R. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 2001, 7: 269–278.
- [24] Davidson E A, Richardson A D, Savage K E, Hollinger D Y. A distinct seasonal pattern of the ratio of soil respiration to total ecosystem respiration in a spruce-dominated forest. *Global Change Biology*, 2005, 11: 1–10.

参考文献:

- [9] 王春林, 周国逸, 王旭, 唐旭利, 周传艳, 于贵瑞. 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: 846~854.