

11 种温带树种粗木质残体呼吸的时间动态

张利敏, 王传宽*, 唐 艳

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要:粗木质残体(CWD)呼吸释放出的 CO_2 (R_{CWD}) 与温度的关系是森林生态系统 R_{CWD} 年通量估测的基础, 是随树种和时间而变化的, 但这种关系的时间动态目前尚不清楚。采用红外气体分析法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 R_{CWD} 的时间动态, 尤其注重于其日变化格局及其对温度的响应。测定树种包括: 白桦、山杨、紫椴、胡桃楸、蒙古栎、色木槭、春榆、红松、黄檗、兴安落叶松和水曲柳。结果表明: 在测定的生长季期间, 11 个树种 R_{CWD} 的日动态多表现为受 10cm 深的 CWD 温度 (T_{CWD}) 驱动的单峰曲线日变化格局, R_{CWD} 最高值出现在 13:00—15:00 时, 明显滞后于气温 (T_{A}) 的日变化。然而, 在 7 月和 8 月份 R_{CWD} 对温度的响应不明显, 呈现出无峰或多峰的日变化格局。各树种均表现为白昼 R_{CWD} 平均值高于黑夜。 R_{CWD} 与 T_{CWD} 、 T_{A} 有显著的相关关系 ($P < 0.05$), 但与测定前两个小时的 T_{A} 相关更紧密, 说明 R_{CWD} 对 T_{A} 响应的滞后性。 R_{CWD} 温度系数 (Q_{10}) 平均为 2.61, 但随树种和季节而变化。 Q_{10} 值波动在 1.74 (白桦) 和 4.20 (蒙古栎) 之间, 并有随温度升高而减小的趋势。本研究结果表明粗木质残体分解碳释放的估算应该考虑 R_{CWD} 温度敏感性随树种和时间的变化特性。

关键词:粗木质残体; 呼吸; 时间动态; 温度系数; 温带树种

Temporal dynamics of coarse woody debris respiration for 11 temperate tree species

ZHANG Limin, WANG Chuankuan*, TANG Yan

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

Abstract: The relationship between CO_2 efflux respired from coarse woody debris (CWD) decomposition (R_{CWD}) and temperature is basis for estimating annual R_{CWD} in forest ecosystems, and changes with tree species and time. However, the temporal dynamics of this relationship is not clear. In this study, we measured the R_{CWD} of 11 major tree species in natural secondary temperate forests in northeastern China using an infrared gas exchange analyzer (LI-6400 IRGA) to examine temporal dynamics in R_{CWD} , focusing on the diurnal change and response of R_{CWD} to temperature. The tree species examined included *Betula platyphylla*, *Populus davidiana*, *Tilia amurensis*, *Juglans mandshurica*, *Quercus mongolica*, *Acer mono*, *Ulmus japonica*, *Pinus koraiensis*, *Phellodendron amurense*, *Larix gmelinii*, and *Fraxinus mandshurica*. The results indicated that the diurnal variation of R_{CWD} showed an overall bell-shaped curve during the growing season examined except for July and August, mainly driven by CWD temperature at 10 cm depth (T_{CWD}). The maximum R_{CWD} occurred between 13:00 and 15:00, substantially delaying to the maximum daily air temperature (T_{A}). In July and August, the diurnal changes in R_{CWD} displayed non-peak or multi-peak patterns, less responding to the temperature change. The mean R_{CWD} during the daytime was greater than that during the nighttime for all tree species. The R_{CWD} was positively correlated with T_{CWD} and T_{A} ($P < 0.05$). However, the R_{CWD} was more significantly related with the T_{A} at 2 hours before the measurement, rather than the instant T_{A} , implying a hysteresis response of R_{CWD} to the T_{A} . The temperature coefficient of R_{CWD} (Q_{10}) averaged 2.61, and changed with tree species and seasons. The Q_{10} values varied from 1.74 for *B. platyphylla* to 4.20 for *Q. mongolica*, tending to decrease with T_{CWD} rising. We suggest that accurate estimation of CO_2 emission from CWD should

基金项目:国家林业公益性行业科研专项资助项目(200804001); 国家“十一·五”科技支撑项目(2006BAD03A0703); 国家自然科学基金资助项目(30625010)

收稿日期:2009-04-29; **修订日期:**2009-07-10

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

take the temporal and inter-specific changes in temperature sensitivity of R_{CWD} into account.

Key Words: coarse woody debris; respiration; temporal dynamics; temperature coefficient; temperate tree species

粗木质残体(Coarse woody debris,简称 CWD)是森林生态系统结构和功能的重要组成要素,是森林生态系统碳储量的重要组分^[1-2]。现有的 CWD 研究表明,CWD 在森林地上凋落物中占有很大的比例,尤其林火频繁发生的北方森林中,CWD 与生物量和土壤碳储量一样,是非常重要的碳库^[3-4]。另外,CWD 干物质中 50% 左右为碳,其中大约 70% 的碳储量是以呼吸释放 CO_2 的形式排放到大气中^[5]。例如,在加拿大马尼托巴省北部(Northern Manitoba)的黑皮云杉(*Picea mariana*)北方森林生态系统火后 3—151a 的年龄序列研究表明,CWD 碳储量波动在 $0.7\text{—}88.8\text{ tC}\cdot\text{hm}^{-2}$ 之间,CWD 呼吸释放出的 CO_2 通量(R_{CWD})波动在 $2\text{—}192\text{ gC m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 之间^[3],分别占该生态系统总碳储量和土壤呼吸量的 2.4%—18.5% 和 1.1%—53.8%^[4]。Jomura 等也报道,日本温带天然次生林的 R_{CWD} 占整个生态系统总呼吸量的 10%—16%^[6]。可见,量化 CWD 碳储量和 R_{CWD} 是精确估测森林生态系统的碳收支中不容忽视的一个组分。

东北地区是我国全球变化敏感区域之一,其陆地生态系统生物地球化学循环特征对区域气候和中国温室气体源汇总量均有较大的影响^[7]。然而,目前该地区陆地生态系统碳循环研究尚存在很大的不确定性^[7-8],尤其是对 R_{CWD} 的研究很少。孙秀云等曾对东北地区的 11 个主要树种的 R_{CWD} 的季节动态进行了研究,发现不同树种的 R_{CWD} 存在着显著的差异,而不同树种 R_{CWD} 的季节变化则呈现基本一致的单峰曲线格局,主要受 CWD 温度(T_{CWD})的驱动^[9]。 R_{CWD} 与 T_{CWD} 之间的统计模型,常用于估测 R_{CWD} 年通量。然而,建立此类模型时所采用的时间步长不同会使 R_{CWD} 年通量的估算产生 5%—11% 的误差^[10]。为此,本研究在上述研究的基础上,进一步探索以日为时间步长的短期 R_{CWD} 的动态及其温度系数(Q_{10})的变化格局。

1 研究方法

1.1 研究区自然概况和实验设计

研究地设在黑龙江帽儿山森林生态站($45^{\circ}24'\text{N}$, $127^{\circ}28'\text{E}$)。该地区具有典型的大陆性温带季风气候,冬寒冷干燥,夏短促湿热,年降水量 772.9mm,年蒸发量 884.4mm,平均气温 2.8°C ,年平均总日照时数 1856.8h,无霜期约为 120—140d。平均海拔 400m,地带性土壤为暗棕色森林土壤。现有植被是东北东部山区典型的天然次生林。详细情况参见孙秀云等^[9]。

本研究所用的 CWD 包括了该地区典型天然次生林的 11 个主要组成树种,即:白桦(*Betula platyphylla*, BH)、山杨(*Populus davidiana*, SY)、紫椴(*Tilia amurensis*, ZD)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*, HTQ)、蒙古栎(*Quercus mongolica*, MGL)、色木槭(*Acer mono*, SMQ)、春榆(*Ulmus japonica*, CY)、红松(*Pinus koraiensis*, HS)、黄檗(*Phellodendron amurense*, HB)、兴安落叶松(*Larix gmelinii*, LYS)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*, SQL)。实验布置在林间平坦的空旷地,10cm 深处生长季平均土壤体积含水量为 36.5%,平均土壤温度为 16.4°C 。实验采取完全随机区组设计:每个树种有 3 个区组,区组间距离 1m,区组内 CWD 间距 0.3m。

1.2 R_{CWD} 和 CWD 温度的测定

在每根 CWD 的中央直径处安装一个直径 10cm 的 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 CWD 的侧面^[9]。2008 年 5—9 月,每月初采用 LI-6400 便携式 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 分析系统(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)测定 R_{CWD} 的日动态。在 R_{CWD} 日动态测定中,每 2h 测定 1 次,每次 3 个循环,连续测定 24h。与此同时,在每个 PVC 环附近用数字式瞬时温度计测定 10cm 处的 T_{CWD} 和当时的瞬时气温(T_{A})。

1.3 数据分析

所有数据采用 SPSS 统计软件进行分析。采用指数模型拟合 R_{CWD} ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 与 T_{CWD} ($^{\circ}\text{C}$) 之间的关系,即:

$$R_{\text{CWD}} = \alpha e^{\beta T_{\text{CWD}}} \quad (1)$$

R_{CWD} 的 Q_{10} 通过下式确定:

$$Q_{10} = e^{10\beta} \quad (2)$$

在上述模型拟合时,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。因受测定时间的限制,不可能对不同树种的 R_{CWD} 进行同步测定,而且其 T_{CWD} 也存在差异,因此采用协方差分析 (ANCOVA) 比较不同树种 R_{CWD} 的差异。

2 结果与分析

2.1 R_{CWD} 的日变化

所有树种的 T_{CWD} 与 T_{A} 均显著相关 ($n=5714, r=0.643, P<0.01$), 并表现出 T_{CWD} 的变化滞后于 T_{A} 的变化 (图 1)。但是,这种相关和滞后的程度却随树种和月份而有所不同。SMQ 的 T_{CWD} 与 T_{A} 相关性最大 ($n=517, r=0.741$), 而 ZD 的 T_{CWD} 与 T_{A} 相关性最小 ($n=522, r=0.552$)。9 月份 T_{CWD} 与 T_{A} 相关性最大 ($n=1151, r=0.933$), 而 5 月份 T_{CWD} 与 T_{A} 最小 ($n=1048, r=0.31$)。5 月份 T_{CWD} 滞后于 T_{A} 的时间最长, 达 4h 左右, 而 8 月

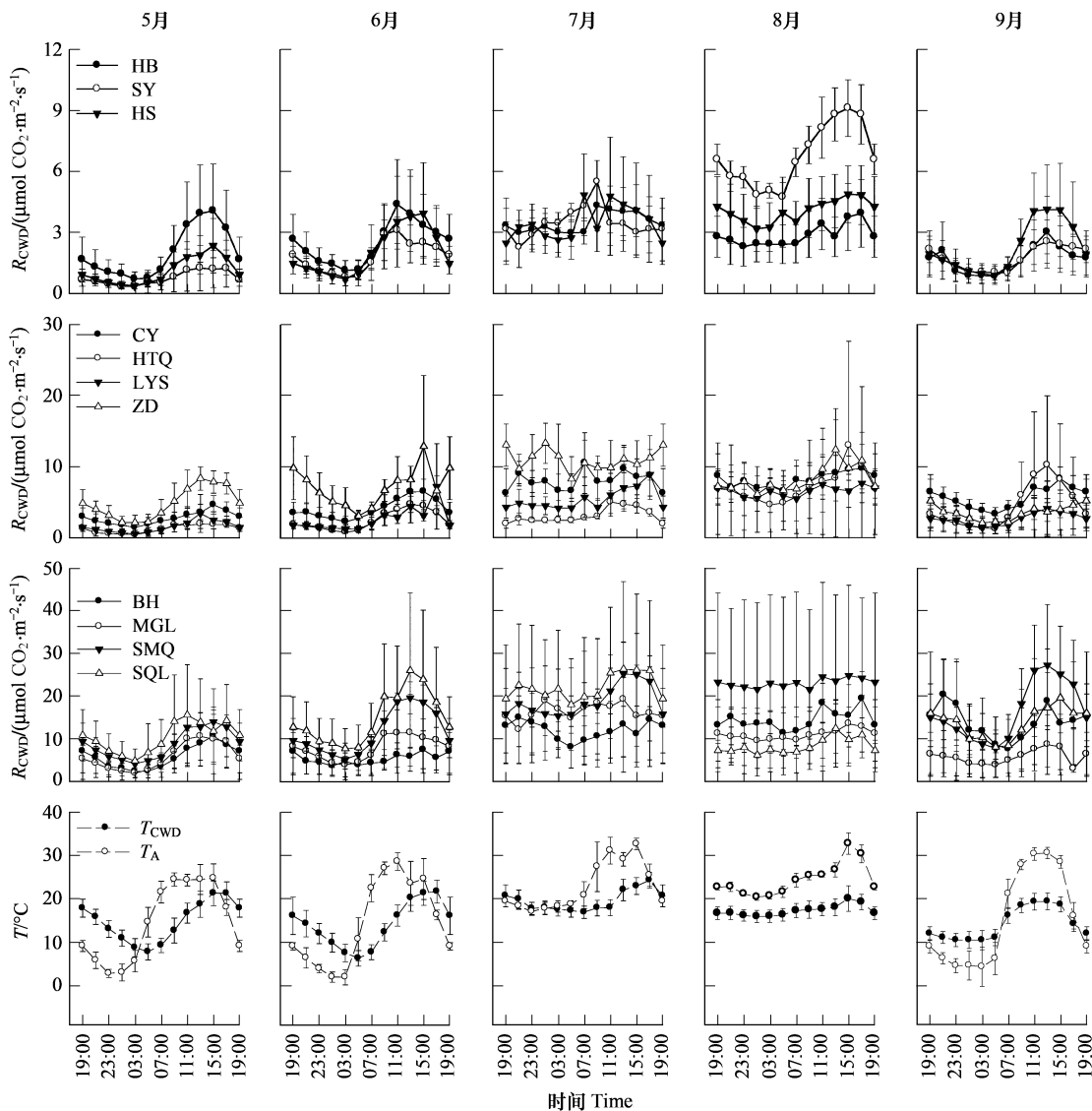


图 1 11 个树种不同月份 R_{CWD} 、 T_{CWD} 和 T_{A} 的日变化

Fig. 1 Diurnal changes in R_{CWD} , T_{CWD} and T_{A} for the 11 tree species in different months

份 T_{CWD} 和 T_A 基本同步(图 1)。

5—9 月份 11 个树种 R_{CWD} 的日变化总体上与 T_{CWD} 或 T_A 的日变化基本吻合,表现为单峰曲线日变化格局。但是, R_{CWD} 对温度的响应程度、峰值的大小和出现的时间等却因树种和月份而异(图 1)。5 月、6 月份和 9 月份 R_{CWD} 的日变化与 T_{CWD} 日变化基本一致, R_{CWD} 最高值出现在 13:00—15:00,最低值出现在 03:00—05:00 时。而 7 月和 8 月份几乎所有树种(除 8 月份山杨之外)的 R_{CWD} 的对温度的响应不明显,出现了无峰或多峰的日变化格局。

不同树种的日最大 R_{CWD} 差异显著($P < 0.01$),从 5—9 月间基本呈现出低-高-低的格局(图 1)。各个树种的日最大 R_{CWD} 值及其出现时间分别为: BH($20.27 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 9 月份 21:00), CY($10.48 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 7 月份 7:00), HS($4.88 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 8 月份 15:00), HTQ($12.94 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 8 月份 15:00), HB($4.37 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 6 月份 11:00), LYS($8.85 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 7 月份 17:00), MGL($19.19 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 7 月份 13:00), SMQ($27.4 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 8 月份 15:00), SY($9.11 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 8 月份 15:00), SQL($26.25 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 7 月份 13:00), ZD($13.22 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 7 月份 01:00)。

R_{CWD} 的变异性随树种、月份和一天中时刻而变(图 1)。一天中,所有树种的 R_{CWD} 标准差基本上都表现为夜间低、白天高的趋势,其中最大标准差出现在午后 R_{CWD} 峰值出现的前后时分。在温度较低的夜间和凌晨,不同树种间 R_{CWD} 的差异较小;随着温度的升高,树种间的 R_{CWD} 差异逐渐增大。

除 7 月和 9 月份的 ZD 和 BH 外,各树种均表现为白昼 R_{CWD} 平均值(05:00—19:00)高于黑夜,但白昼 R_{CWD} 占全天 R_{CWD} 的比例却因树种和时间而有所不同,波动在 51%—74% 之间,平均为 59%(表 1)。从 5—9 月份间的平均值看,5 月份白昼 R_{CWD} 所占的比例最大(67%),7 月和 8 月份所占的比例最小(54%)。从 11 个树种的平均值看,HTQ 白昼 R_{CWD} 所占的比例最大(67%),BH 白昼 R_{CWD} 所占的比例最小(51%)。

表 1 11 个树种不同月份白昼 R_{CWD} 均值占日 R_{CWD} 均值的比例

Table 1 The proportion of the daytime mean R_{CWD} to the total daily R_{CWD} for the 11 tree species in different months													
月份 Month	BH	CY	HS	HTQ	HB	LYS	MGL	SMQ	SY	SQL	ZD	平均值 Mean	标准差 SD
5	0.61	0.62	0.74	0.72	0.70	0.70	0.70	0.64	0.66	0.63	0.65	0.67	0.04
6	0.52	0.62	0.73	0.71	0.62	0.69	0.61	0.66	0.65	0.64	0.51	0.63	0.07
7	0.47	0.53	0.58	0.61	0.54	0.58	0.52	0.56	0.55	0.52	0.46	0.54	0.05
8	0.52	0.53	0.54	0.58	0.55	0.51	0.53	0.54	0.58	0.51	0.56	0.54	0.02
9	0.44	0.54	0.67	0.74	0.58	0.58	0.54	0.62	0.55	0.52	0.49	0.57	0.08
平均值 Mean	0.51	0.57	0.65	0.67	0.60	0.61	0.58	0.60	0.60	0.56	0.53	0.59	0.08
标准差 SD	0.06	0.05	0.09	0.07	0.06	0.08	0.08	0.05	0.05	0.07	0.07		

2.2 不同树种 R_{CWD} 比较

树种、月份及其交互作用显著地影响 R_{CWD} ($P < 0.001$) (表 2)。不同树种的 R_{CWD} 差异显著($\alpha = 0.05$),其中 SMQ 的平均 R_{CWD} ($16.98 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 最高,HB 的平均 R_{CWD} ($2.52 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 最低,前者是后者的 6.7 倍(图 2)。总体上看,阔叶树种的 R_{CWD} 要明显高于针叶树种。

不同月份的 R_{CWD} 差异也十分明显(图 2)。8 月份的平均 R_{CWD} ($10.34 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 最高,5 月份的平均 R_{CWD} ($4.1 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 最低。 R_{CWD} 月份间的变化幅度因树种而异,SY 变化最大,其 8 月份平均 R_{CWD} ($6.78 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 是 5 月份平均 R_{CWD} ($0.76 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 的 8.9 倍;而 SQL 变化最小,其 8 月份平均 R_{CWD} ($23.02 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 是 5

表 2 R_{CWD} 的协方差分析——将 T_{CWD} 作为协变量

Table 2 ANCOVA test on R_{CWD} with T_{CWD} as the covariate			
方差来源 Source of variance	自由度 DF	F	P
月份 Month	4	61.82	<0.001
树种 Species	10	392.34	<0.001
月份×树种 Month × Species	40	16.49	<0.001

月份平均 R_{CWD} ($10.5 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 的 2.19 倍(图 2)。

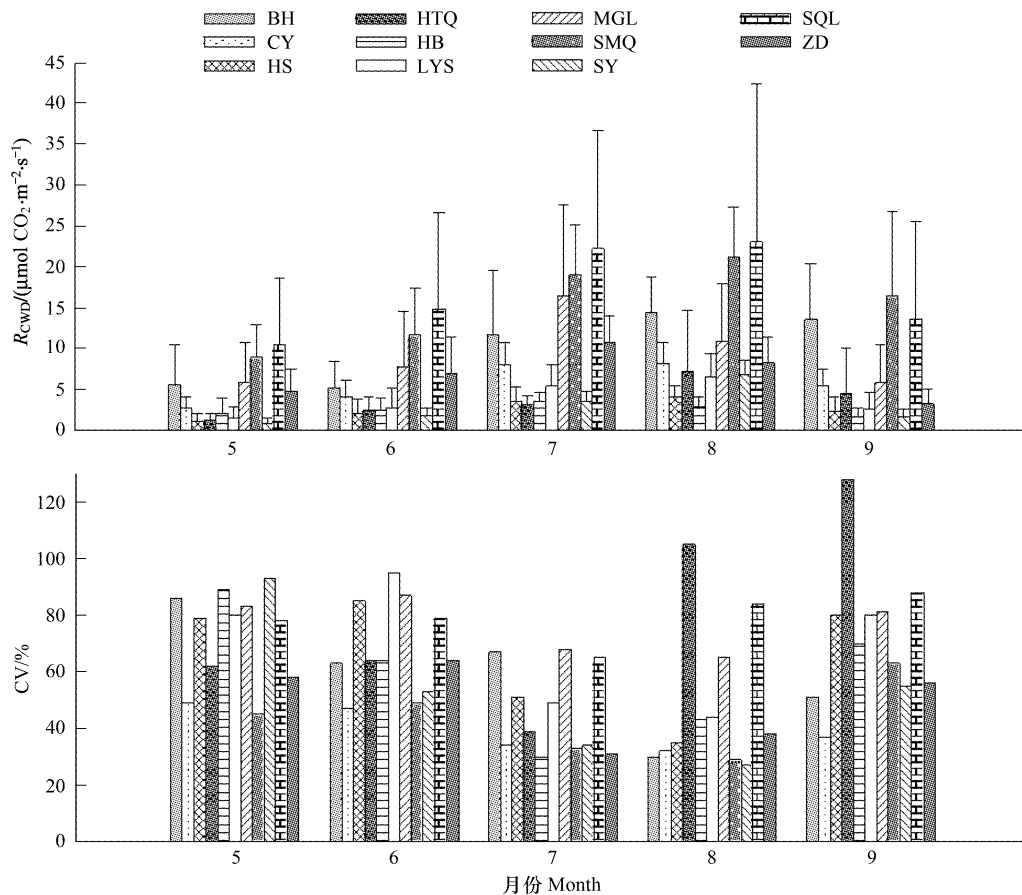


图 2 11 个树种 R_{CWD} 平均值和变异系数(CV)值

Fig. 2 Grand means and coefficient of variation (CV) of R_{CWD} for the 11 tree species

整个测定期间,各树种 R_{CWD} 的树种内标准差在 5 月份最小、7 月和 8 月份最大(图 1);相反,5 月份 R_{CWD} 的树种内 CV 值最大(45%—93%),7 月份最小(30%—68%)(图 2)。树种间的 R_{CWD} 变异程度也存在较大的差异。SQL 的 R_{CWD} 绝对变异最大($SD = 14.51$),而 HB 的绝对变异最小($SD = 1.53$)(图 1);然而,HTQ 的 R_{CWD} CV 值最高(128%),SMQ 的 CV 值最小(52%)(图 2)。

2.3 R_{CWD} 与温度的关系

所有树种的 R_{CWD} 与温度之间均存在显著的指数曲线关系($P < 0.01$),但指数模型的 R^2 因树种而异(表 3)。各树种 $\ln(R_{\text{CWD}})$ 与 T_{CWD} 关系的 R^2 以 CY 最高(0.557)、SQL 最低(0.261),其平均 R^2 (0.40) 比 $\ln(R_{\text{CWD}})$ 与 T_{A} 关系的平均 R^2 (0.34) 高。然而, R_{CWD} 对 T_{A} 的响应有明显的滞后性。 R_{CWD} 与其测定前 2h 的气温($T_{\text{A}-2}$) 回归关系更为密切,其平均 R^2 达 0.40(表 3)。

此外,测定期间 $\ln(R_{\text{CWD}})$ 与 T_{CWD} 之间回归关系的 R^2 随温度升高而降低。5 月份的拟合效果最好($R^2 = 0.223$, $df = 1044$),7—8 月份最差($R^2 = 0.078$, $df = 1185$),7 月份 MGL 和 8 月份 BH 与 LYS 的 $\ln(R_{\text{CWD}})$ 与 T_{CWD} 之间的回归关系甚至不显著。

Q_{10} 值波动在 1.74(BH) 和 4.20(MGL) 之间,平均为 2.61(图 3)。总体而言,阔叶树种的 Q_{10} 值(2.63) 高于针叶树种的 Q_{10} 值(2.52)。7 月份 Q_{10} 平均值(2.03) 最低,8 月份 Q_{10} 平均值(3.67) 最高。虽然 Q_{10} 值有随温度升高而降低的趋势,但 Q_{10} 值与 T_{CWD} 之间没有显著的关系($R^2 = 0.001$, $P = 0.78$)。不同树种、月份以及针阔树种间的 Q_{10} 值均没有显著性差异($P > 0.05$)。

表 3 11 个树种的 R_{CWD} 与 T_{CWD} 和 T_A 的回归方程
Table 3 Regression equations of R_{CWD} against T_{CWD} and T_A for the 11 tree species

树种 Species	样本数 Sample sizes	$R_{CWD}-T_{CWD}$			$R_{CWD}-T_A$			$R_{CWD}-T_{A-2}$		
		b_0	b_1	决定系数 R^2	b_0	b_1	决定系数 R^2	b_0	b_1	决定系数 R^2
BH	523	0.273	0.088	0.268	1.05	0.045	0.22	0.861	0.054	0.313
SY	517	-1.922	0.133	0.47	-1.046	0.078	0.459	-1.12	0.082	0.495
ZD	522	-0.12	0.093	0.408	0.875	0.038	0.215	0.657	0.048	0.351
HTQ	515	-1.23	0.112	0.279	-0.578	0.066	0.393	-0.623	0.068	0.401
MGL	524	-0.259	0.102	0.266	0.751	0.051	0.225	0.652	0.055	0.269
SMQ	517	0.74	0.093	0.534	1.635	0.045	0.495	1.523	0.05	0.597
CY	518	-0.596	0.12	0.557	0.663	0.043	0.4	0.612	0.046	0.433
HS	522	-1.815	0.134	0.532	-0.785	0.068	0.544	-0.853	0.071	0.579
HB	521	-1.34	0.099	0.398	-0.426	0.005	0.284	-0.543	0.056	0.356
LYS	515	-1.435	0.131	0.429	-0.207	0.056	0.326	-0.377	0.064	0.413
SQL	519	0.148	0.111	0.261	1.604	0.038	0.128	1.517	0.042	0.155

回归方程的形式为: $\ln(R_{CWD}) = b_0 + b_1 \times T$, 式中 b_0 和 b_1 表示回归系数; T 表示 CWD10cm 深温度 (T_{CWD} , $^{\circ}\text{C}$)、气温 (T_A , $^{\circ}\text{C}$) 或测定前两小时的气温 (T_{A-2} , $^{\circ}\text{C}$); $\ln$ 为自然对数。所有的回归方程均达显著性水平 ($P < 0.01$)

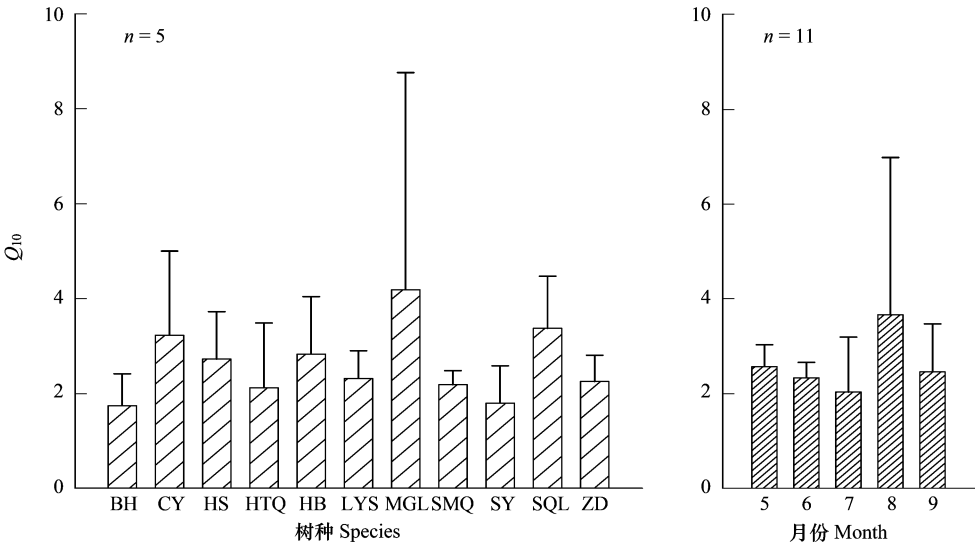


图 3 R_{CWD} 温度系数 (Q_{10}) 的树种间和月份间比较

Fig. 3 Inter-specific and inter-monthly comparisons of the temperature coefficient of R_{CWD} (Q_{10})

3 讨论

3.1 R_{CWD} 的日变化格局

以往的大量研究表明,温度是导致 CWD 分解速率差异的主要原因^[5,6,9-14]。据此推断, R_{CWD} 的日变化格局应该与 T_{CWD} 的日变化格局一致,呈现单峰曲线,且高峰值出现午后温度最高时段。实测结果表明,测定期间不同树种的 R_{CWD} 日变化格局大体与 T_{CWD} 的时间动态一致,但 7—8 月份多数 R_{CWD} 的日变化呈现与 T_{CWD} 不符的多峰或无峰曲线(图 1)。

Davidson 等研究发现低温可以抑制可溶性物质的扩散和酶的活性^[15]。在温度较低的情况下,温度是限制因子。随着温度的升高,温度的限制逐渐得到解除,酶的活性随温度上升到一定程度后,其他因子则有可能转而成为主导因子或限制性因子,微生物需要作出必要的生理调整,从而对温度的效应产生限制、修饰或掩盖作用^[16]。另外温度的升高也会通过促进水分和代谢底物的变化从而影响呼吸作用^[15]。大量研究表明,CWD 含水量是影响 R_{CWD} 的一个非常重要的环境因子^[9-10,12,14,17-18]。在温度较高的 7—8 月份 R_{CWD} 与 T_{CWD} 的相

关关系减弱,而此时正好是东北地区降水比较集中的季节,推测 CWD 含水量可能是影响该时段 R_{CWD} 变化的重要因素。

昼、夜平均 R_{CWD} 占日平均 R_{CWD} 的比例不一(表 1),通常白昼释放的 CO_2 多于夜间,而且白昼 R_{CWD} 占日 R_{CWD} 的比例还随时间和树种有明显的变化。因此,要精确估算 R_{CWD} 通量,必须要考虑这一个因素;采用白昼的平均 R_{CWD} 来代替日平均 R_{CWD} ,会高估 R_{CWD} 。

3.2 生长季 R_{CWD} 变化

与孙秀云等^[9]的研究结果相比,不同树种 R_{CWD} 在生长季节的变化均呈现一致的单峰曲线格局,最高峰值均出现在 7—8 月份。但是不同树种的 R_{CWD} 变化有明显的不同: BH, HTQ, SY, ZD 的 R_{CWD} 下降; HS, HB 变化不大; SQL 和 SMQ 明显上升。分析其原因主要有以下 3 个方面: (1) CWD 的分解速率随时间和树种不断变化。CWD 本身的结构和化学特性差异造成了分解底物的异质性,比如糖、淀粉、蛋白质等物质容易被微生物所利用,而酚类等一些芳香族化合物往往会抑制微生物的活性^[1],不同树种的组成物质比例不同会引起其分解速率的显著差异。陈华等研究发现紫椴分解速率(0.0275a^{-1})远远大于红松(0.0162a^{-1})^[19]。另外,同一树种的分解速率也随时间而变。分解初期的 CWD 中养分充足,微生物的代谢速率较快;随着时间的推移, CWD 中活性碳被分解殆尽,微生物获取基质困难,从而分解减慢^[2,20]。(2) 测量时间不同导致的误差。由于 R_{CWD} 有明显的日动态(图 1),本研究是采用 R_{CWD} 昼夜平均值,而孙秀云等^[9]的研究采用的是白昼某一时间 R_{CWD} 瞬时值。(3) 两次测量选择的研究地不同导致的误差。前者采用的是林间空地的测定数据,而后者采用的是红松人工林、蒙古栎林、硬阔叶林和林间空地 4 个研究地点的平均值。不同林型的水热条件、光照、植被组成等的差异也会影响 R_{CWD} 的变化。

3.3 R_{CWD} 与温度之间关系的时间动态

R_{CWD} 对温度变化的响应并不是一成不变的。在不同的温度条件下, R_{CWD} 往往具有不同的温度敏感性^[10]。本研究中随着温度的升高, R_{CWD} 与温度之间的关系在一定程度上受到了制约,这与很多研究结果是一致的^[15,21-23]。导致 Q_{10} 发生变化的原因比较复杂,不仅与温度、水分状况有关,植被类型、微生物的种类和数量、呼吸底物的质量和数量也会对其产生很大的影响^[15]。

由于目前大尺度上对全球碳平衡的估测主要是通过模型计算,而许多模型所采用的都是统一的 Q_{10} , 并没有考虑 Q_{10} 随温度和湿度的变化^[23],因此往往造成对陆地释放到大气中 CO_2 量的过高或过低的估计,从而影响到模型输出结果的可靠性^[15,24]。比如 Chen 等发现若 Q_{10} 赋值为 4,通过 CENTURY 模型计算出的根系腐烂释放的 CO_2 量比 Q_{10} 为 2 时高 60%^[25]。另外,大尺度碳通量估测时,想要获得 T_{CWD} 的实测值比较困难,因此往往采用 T_{A} 直接进行估测。发现 R_{CWD} 对 T_{A} 的响应有明显的滞后性。与 T_{A} 相比, R_{CWD} 与测定前 2h 的空气温度($T_{\text{A}-2}$)的相关性更密切。所以,碳通量估算时要充分考虑这种滞后性,并采用相应的校正方法以减少估算误差。

4 结论

东北东部山区 11 个树种的 R_{CWD} 均具有明显的日动态格局,白昼 R_{CWD} 平均值高于黑夜,其中 T_{CWD} 是驱动其变化的主要环境因子。但是随着温度的升高, R_{CWD} 与 T_{CWD} 之间的相关关系逐渐减弱, Q_{10} 值也有降低的趋势。不同树种的 R_{CWD} 及其对 T_{CWD} 的响应程度差异显著,阔叶树种的 R_{CWD} 通常明显高于针叶树种,究其原因主要是由于 CWD 本身的结构和化学特性差异造成分解底物的异质性引起的。因此,将影响 R_{CWD} 的内在代谢基质的异质性和外在环境因子的变化结合起来,可以更准确地揭示 R_{CWD} 的变化规律,从而更精确估测森林生态系统的碳收支。

References:

- [1] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, Sollins P, Gregory S V, Lattin J D, Anderson N H, Cline S P, Aumen N J, Sedell J R, Lienkaemper G W, Cromack K J, Cummins K W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15: 133-

- 302.
- [2] Harmon M E, Sexton J. Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems. Seattle, WA: U. S. LTER Network Office, 1996, 1-42.
- [3] Bond-Lamberty B, Wang C, Gower S T. Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research*, 2002, 108: 12-129.
- [4] Wang C, Bond-Lamberty B, Gower S T. Carbon distribution of a well- and poorly-drained black spruce fire chronosequence. *Global Change Biology*, 2003, 9 (7): 1066-1079.
- [5] Chambers J Q, Schimel J P, Nobre A D. Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests. *Biogeochemistry*, 2001, 52: 115-131.
- [6] Jomura M, Kominami Y, Dannoura M, Kanazawa Y. Spatial variation in respiration from coarse woody debris in a temperate secondary broad-leaved forest in Japan. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255: 149-155.
- [7] Wang S Q, Zhou C H, Liu J Y, Li K R, Yang X M. Simulation analyses of terrestrial carbon cycle balance model in northeast China. *Acta Geographica Sinica*, 2001, 56 (4): 390-400.
- [8] Wang S Q, Chen Y F. The study and trends on terrestrial carbon cycle models. *Progress in Geography*, 1998, 17 (4): 64-72.
- [9] Sun X Y, Wang C K. Carbon dioxide fluxes from downed log decomposition of major tree species in northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (12): 5130-5137.
- [10] Wang C, Bond-Lamberty B, Gower S T. Environmental controls on carbon dioxide flux from Black spruce coarse woody debris. *Oecologia*, 2002, 132: 374-381.
- [11] Kominami Y, Jomura M, Dannoura M, Goto Y, Tamai K, Miyama T, Kanazawa Y, Kaneko S, Okumura M, Misawa N, Hamada S, Sasaki T, Kimura H, Ohtani Y. Biometric and eddy-covariance-based estimates of carbon balance for a warm-temperate mixed forest in Japan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148: 723-737.
- [12] Gough C M, Vogel C S, Kazanski C, Flower L E, Curtis P S. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, 244: 60-67.
- [13] Mackensen J, Bauhus J. Density loss and respiration rates in coarse woody debris of *Pinus radiata*, *Eucalyptus regnans* and *Eucalyptus maculate*. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35: 177-186.
- [14] Tang J, Bolstad P, Desai A R, Martin J G, Cook B D, Davis K J, Carey E V. Ecosystem respiration and its components in an old-growth forest in the Great Lakes region of the United States. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(2): 171-185.
- [15] Davidson E A, Janssens I A, Luo Y Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10} . *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 154-164. .
- [16] Chen Q S, Li L H, Han X G, Dong Y S, Wang Z P, Xiong X G, Yan Z D. Acclimatization of soil respiration to warming. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24 (11): 2649-2655.
- [17] Barker J S. Decomposition of Douglas-fir coarse woody debris in response to differing moisture content and initial heterotrophic colonization. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255: 598-604.
- [18] Eaton J M, Lawrence D. Woody debris stocks and fluxes during succession in a dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2006, 232: 46-55.
- [19] Chen H, Harmon M E. Dynamic study of coarse woody debris in temperate forest ecosystems. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1992, 3(2): 99-104.
- [20] Shorohova E, Kapitsa E, Vanha-Majamaa I. Decomposition of stumps in a chronosequence after clear-felling vs. clear-felling with prescribed burning in a southern boreal forest in Finland. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(10): 3606-3612.
- [21] Atkin O K, Holli C, Ball M C. Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: the importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23: 15-26.
- [22] Janssens I A, Pilegaard K. Large seasonal changes in Q_{10} of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology*, 2003, 9: 911-918.
- [23] Liu H S, Liu H J, Wang Z P, Xu M, Han X G, Li L H. The temperature sensitivity of soil respiration. *Progress in Geography*, 2008, 27(4): 51-60.
- [24] Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 1998, 4: 217-227.
- [25] Chen H, Harmon M E, Griffiths R P, Hicks W. Effects of temperature and moisture on carbon respired from decomposing woody roots. *Forest Ecology and Management*, 2000, 138: 51-64.
- [26] Bütler R, Patty L, Bayon R C L, Guenat C, Schlaepfer R. Log decay of *Picea abies* in the Swiss Jura Mountains of central Europe. *Forest Ecology and Management*, 2007, 242: 791-799.

- [27] Cao M K, Tao B, Li K R, Shao X M. Interannual variation in terrestrial ecosystem carbon fluxes in China from 1981 to 1998. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45 (5): 552-560.
- [28] 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.
- [29] Pesonen A, Maltamo M, Erikinen K, Packalén P. Airborne laser scanning-based prediction of coarse woody debris volumes in a conservation area. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255: 3288-3296.
- [30] Homann P S, Remillard S M, Harmon M E, Bormann B T. Carbon storage in coarse and fine fractions of Pacific Northwest old-growth forest soils. 2006. *Soil Science Society of America Journal*, 2006, 68: 2023-2030.

参考文献:

- [7] 王绍强, 周成虎, 刘纪远, 李克让, 杨晓梅. 东北地区陆地碳循环平衡模拟分析. *地理学报*, 2001, 56 (4): 390-400.
- [8] 王绍强, 陈育峰. 陆地表层碳循环模型研究及其趋势. *地理科学进展*, 1998, 17 (4): 64-72.
- [9] 孙秀云, 王传宽. 东北主要树种倒木分解释放的 CO₂ 通量. *生态学报*, 2007, 27 (12): 5130-5137.
- [16] 陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 董云社, 王智平, 熊小刚, 阎志丹. 土壤呼吸对温度升高的适应. *生态学报*, 2004, 24 (11): 2649-2655.
- [19] 陈华, Harmon M E. 温带森林生态系统粗死木质物动态研究——以中英两个温带天然林生态系统为例. *应用生态学报*, 1992, 3(2): 99-104.
- [23] 刘洪升, 刘华杰, 王智平, 徐明, 韩兴国, 李陵浩. 土壤呼吸的温度敏感性. *地理科学进展*, 2008, 27(4): 51-60.