DOI: 10.5846/stxb201709051599

张元媛,朱万泽,孙向阳,胡兆勇.川西贡嘎山峨眉冷杉成熟林生态系统 CO₂通量特征.生态学报,2018,38(17): - . Zhang Y Y, Zhu W Z, Sun X Y, Hu Z Y.Carbon dioxide flux characteristics in an *Abies fabri* mature forest on Gongga Mountain, Sichuan, China.Acta Ecologica Sinica,2018,38(17): - .

川西贡嘎山峨眉冷杉成熟林生态系统 CO, 通量特征

张元媛^{1,2},朱万泽^{1,*},孙向阳¹,胡兆永^{1,2}

1 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所,成都 610041 2 中国科学院大学,北京 100049

摘要:成熟森林的碳收支对陆地生态系统碳循环研究具有重要意义。目前,我国关于西南亚高山暗针叶林成熟林碳通量的研究 还相对较少,尚不明确对碳循环的作用。以涡度相关技术为基础,对川西贡嘎山东坡峨眉冷杉成熟林生态系统尺度的 CO₂通量 进行长期定位观测。利用 2015 年 6 月至 2016 年 5 月观测数据,分析了峨眉冷杉成熟林净生态系统 CO₂交换量(NEE)、生态系 统呼吸(Re)和总生态系统生产力(GPP)的季节变异特征及其源汇状况,并结合环境因子,分析 CO₂通量的主要控制因子。结 果表明:(1)峨眉冷杉成熟林 NEE 具有明显的日变化特征,呈现"U"形变化,白天为负值,夜间为正值,中午前后 CO₂通量达到 最大;各月间日平均 NEE 变化差异显著,NEE 峰值最大出现在 2015 年 6 月(-0.64 mg CO₂ m⁻² s⁻¹),峰值最小出现在 2016 年 1 月(-0.08 mg CO₂ m⁻² s⁻¹);日平均 NEE 由正值变为负值的时间夏季最早,冬季最晚,NEE 由负值变为正值的时间冬季最早,夏 季最晚。(2)峨眉冷杉成熟林 NEE、Re 和 GPP 具有明显的月变化。2015 年 6 月和 12 月 NEE 分别达到最大值(-46.02 gC m⁻² 月⁻¹)和最小值(-1.42 gC m⁻² f⁻¹);Re 呈现单峰变化,最大和最小值分别出现在 2015 年 6 月(84.78 gC m⁻² f⁻¹)和 2016 年 1 月(12.82 gC m⁻² f⁻¹);GPP 最大值和最小值分别出现在 2015 年 6 月(130.81 gC m⁻² f⁻¹)与 2016 年 1 月(16.15 gC m⁻² f⁻¹)。 (3)空气温度(T_a)、5 cm ±壤温度(T_a)和光合有效辐射(PAR)是影响峨眉冷杉成熟林 CO₂通量的主要环境因子。T_a与 CO₂通 量呈指数相关(R² = 0.5283, P<0.01);白天 CO₂通量与 PAR 显著相关(R² = 0.4373, P<0.01);夜晚 CO₂通量与 T_as显著相关(R² = 0.4717, P<0.01)。(4)全年 NEE、Re 和 GPP 分别为-241.87、564.81 gC m⁻²和 806.68 gC m⁻²,表明川西贡嘎山峨眉冷杉成熟林具 有较强的碳汇功能。

关键词:涡度相关;CO2通量;贡嘎山;峨眉冷杉林

Carbon dioxide flux characteristics in an *Abies fabri* mature forest on Gongga Mountain, Sichuan, China

Zhang Yuanyuan^{1,2}, Zhu Wanze¹, Sun Xiangyang¹, Hu Zhaoyong^{1,2}

1 Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 University of Chinese Academy of sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Carbon budgets for mature forests are important when studying carbon cycling in terrestrial ecosystems. To date, there has been little research on the carbon flux of a mature coniferous forest in the dark coniferous forest of Southwest China, and the role of the carbon cycle is not clear. In this study, the CO_2 flux of an *Abies fabri* mature forest was observed over a long period of time on Gongga Mountain in western Sichuan Province, China by using the eddy covariance technique. The data from June 2015 to May 2016 were used to analyze the variations in net ecosystem CO_2 exchange (NEE), ecosystem respiration (Re), and gross primary productivity (GPP) so that the carbon sources and sink conditions could be better understood. The data were combined with the environmental factors so that the main control factors affecting CO_2 flux could

基金项目:中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所"一三五"方向性项目(SDS-135-1707);国家重点研发计划课题(2017YFC0505004) 收稿日期:2017-09-05; 网络出版日期:2018-00-00

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wzzhu@imde.ac.cn

be analyzed. The results showed that (1) NEE had obvious diurnal variation characteristics and this produced a "U" shaped curve. The NEE was negative during the daytime, positive during the night, and reached its maximum around noon. The average daily NEE changes for each month were significantly different. The maximum peak for NEE appeared in June $(-0.64 \text{ mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ and the minimum peak appeared in January $(-0.08 \text{ mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1})$. The earliest time when NEE changed from positive to negative occurred in winter and the latest in summer. (2) The NEE, Re, and GPP values showed obvious monthly variation characteristics. The NEE reached a maximum $(-46.02 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1})$ in June 2015 and a minimum $(-1.42 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1})$ in January 2016. The Re had a single peak variation, and the maximum and minimum values appeared in June 2015 $(84.78 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1})$ and January 2016 $(12.82 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1})$. The maximum and minimum GPP values appeared in June 2015 $(130.81 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1})$ and January 2016 $(16.15 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1})$, respectively. (3) Air temperature (T_a) , 5 cm soil temperature (T_{s5}) , and photosynthetically active radiation (PAR) were the main environmental factors affecting the carbon fluxes in the *Abies fabri* mature forest. Carbon dioxide flux and air temperature had an exponential correlation $(R^2 = 0.5283, P < 0.01)$; CO₂flux was significantly correlated with PAR during the daytime $(R^2 = 0.4373, P < 0.01)$; and CO₂flux was significantly correlated with soil temperature $(R^2 = 0.4717, P < 0.01)$. (4) The annual NEE, Re and GPP values were -241.87, 564.81 gC m⁻² and 806.68 gC m⁻², respectively. The results showed that mature *Abies fabri* forest on Gongga Mountain still has a strong carbon sequestration function.

Key Words: Eddy covariance; CO2flux; Gongga Mountain; Abies fabri

森林生态系统是陆地生态系统的主体,也是碳储量最大的陆地生态系统。森林与大气碳交换量占陆地生态系统与大气碳总交换量的 90%^[1],因此研究和探讨森林生态系统的碳通量特征具有重要意义。但由于森林生态系统的高大植被特性和复杂的结构,以及技术、设备和方法的限制,森林生态系统与大气之间 CO₂交换量成为生态观测的难点^[2]。近年来,涡度相关技术的快速发展,不仅能对森林生态系统 CO₂交换量进行长期和连续的监测,还能揭示森林生态系统碳通量的日、季节和年际波动特征及其与环境因素相关性^[3],为分析研究各类森林生态系统碳源/汇提供了可能性。

森林生态系统生产力不仅受到光照、温度等环境因素影响,也受到林龄等生物因素影响^[4-6]。幼龄林和 中龄林具有明显的碳汇能力,而林龄大于 100 a 的成熟林的固碳存在许多争议,主要有 3 种观点:碳均衡、碳 源和碳汇^[7]。许多研究发现成熟林光合作用吸收的 CO₂完全被呼吸作用消耗掉,即成熟林处于碳均衡状 态^[7-8]。由于成熟森林大量的地被物碳和土壤有机碳,加之较小的生长潜力,可能导致成熟森林生态系统成 为净碳源^[7]。但是,目前仅有少数研究表明成熟林为碳源^[4],而国内外大多研究证实成熟森林具有固碳能 力^[4,9-12]。Luyssaert 等人^[4]通过对全球温带和寒带森林的 519 块森林样地的文献资料进行整合分析发现,成 熟林具有较强碳汇功能。Carey 等^[9]发现落基山脉亚高山成熟森林生态系统是明显碳汇。同时周国逸等 人^[10]研究表明,中国南部地区成熟森林土壤具有较强碳吸收能力。长白山成熟阔叶红松林和天目山老龄常 绿落叶阔叶混交林都表现为碳汇^[11-12]。

目前我国对森林碳通量的研究主要集中在亚热带常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、人工针叶林,温带针 阔混交林、寒温带兴安落叶松林和热带雨林等森林生态系统^[12-18],而对成熟林碳通量的研究多集中于温带和 亚热带森林^[11-12],对西南亚高山暗针叶成熟森林碳通量的研究还较为欠缺。亚高山暗针叶林是我国西南林 区森林的主体,对全球陆地生态系统碳贮存有着重要的贡献,该区域已成为国际碳平衡关注的重要区域^[19]。 贡嘎山位于青藏高原东南缘,对全球气候变化极为敏感。峨眉冷杉(*Abies fabri*)林是川西亚高山暗针叶林主 要森林类型,对维持区域碳循环有着重要作用。鉴于对亚高山峨眉冷杉成熟林 CO₂通量动态变化及其影响因 子的研究的欠缺,本文基于涡度相关技术,采用贡嘎山峨眉冷杉成熟林 2015 年 6 月至 2016 年 5 月的 CO₂通 量观测数据,分析了 NEE 动态变化及其影响因子,旨在认识和理解亚高山暗针叶林的碳源汇功能,以及为西 南亚高山森林生态系统碳评估提供科学依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区概况

贡嘎山位于青藏高原东南缘的大雪山中断,主峰海拔约为7556 m,是横断山系的最高峰。区内气候冷湿,属于山地寒带气候类型。年平均气温4℃,1月平均气温-4.5℃,7月平均气温12.7℃,年均降水量1938 mm,主要集中在6—9月,平均风速约为0.5 m/s,低风速使得林内蒸发很少,空气湿度超过90%。土壤类型主要有冰川推移形成冰碛物土壤类型及泥石流冲积形成坡积物土壤类型。

研究地设置在中国科学院贡嘎山高山生态系统观测试验站,通量观测塔位于海拔 3300 m 峨眉冷杉成熟林(29°57′34″N,101°59′54″E),站点下垫面坡度面坡度为 28.74°,坡向为东偏北 21.64°。植被分层明显,乔木 层优势树种为峨眉冷杉,平均年龄为 120 a,平均树高为 28 m,平均胸径为 47.3 m,叶面积指数约为 4.0,郁闭 度 0.7 左右。第二层以阔叶树为主,主要有糙皮桦(Betula utilis),香桦(B. insignis),江南花楸(Sorbus hemsleyi)。灌木层主要是冷箭竹(Bashania fangiana)。草本层主要有鹿药(Smilacina japonica),窄瓣鹿药(S. paniculata)和紫花碎米荠(Cardamine tangutorum)。地被层主要是由山羽藓(Abietinella abietina)和锦丝藓 (Actinothuidium hookeri)等多种苔藓组成。

1.2 观测方法

1.2.1 通量观测

开路涡度相关技术是通过计算垂直风速和 CO₂浓度之间的脉动协方差来测量 CO₂通量。三维超声风向 风速仪(Windmaster, Pro Gill, 英国)和开路式红外 CO₂/H₂O 气体分析仪(Li-7500A, LI-Cor Inc.USA)安装在观 测铁塔 45 m 处,其中 LI-7500A 的温度设定模式为 5℃,测定频率均为 10 Hz,通过数据采集器(CR5000, Campbell Inc.USA)自动采集和储存数据。

1.2.2 常规气象观测

气象数据主要包括:降水量(Model 52203, RM Young, Michigan, USA)、空气温度 *T*_a(Model HMP45C, Vaisala, Helsinki, Finland)、光合有效辐射(PAR)(Model LI190SB, LI-COR, Lincoln, USA),5、10、20、40 cm 土壤湿度(Model CS616, Campbell Scientific, Logan, USA),5、10、20、40 cm 土壤温度(Model 107, Campbell Scientific, Logan, USA)。常规气象观测系统数据采样频率为 0.5 Hz,通过数据采集器(CR5000, Campbell Inc. USA)采集和储存数据。常规气象数据缺失部分,利用附近的气象观测站资料进行插补。

1.3 数据处理

1.3.1 CO2通量

通量观测所获得的原始数据是基于理想条件下(下垫面水平、均质等),所以需要对原始数据进行二次坐标轴旋转、WPL校正,以上步骤都 EDDY-PRO 软件中进行。储存项的计算通常利用公式(1)进行计算:

$$F_s = (\Delta c / \Delta t) \cdot h \tag{1}$$

式中, Δc 为前后相邻时刻测定的 CO₂浓度差(mg/m³), Δt 为前后两次测定的时间间隔(1800 s),h为通量观测高度(45 m)。

1.3.2 数据质量控制

经过上述对通量数据的处理,仍存在一些不符合理论假设的异常值,需要对数据进行质量控制,剔除满足 以下任一条件中的数据:(1)降水同期数据,由于研究区域经常处于阴雨天气,因此只剔除降水量较大的同期 数据;(2)CO₂通量在-50—50 μmol m⁻²s⁻¹以外的数据,保证观测数据在量级上的合理性;(3)湍流不充分时所 测的数据,采用朱治林等人^[20]提出的"平均值检验法"确定峨眉冷杉林临界摩擦风速为 u^{*} 为 0.2 m/s,剔除低 于摩擦风速的夜晚数据;(4)有效样本不足(n<1500);(5)异常值突出的数据(某一点与连续 5 点平均值,差 的绝对值大于 5 点方差的 2.5 倍)。经上述处理后白天有效数据 58.45%,夜间有效数据 23.87%(表 1),在 2016 年 1 月和 2 月数据有效性偏低,因为在此段时间出现供电中断。峨眉冷杉成熟林中夜间有效数据较低 的原因可能是:(1)通量塔所观测的下垫面不均一,附近地势复杂;(2)山谷风引发的气流辐合(辐散),导致 产生平流通量^[21];(3)峨眉冷杉成熟林夜晚风速较小,湍流交换不充分,通量塔不能对较小的 CO₂通量进行准 确观测。

1.3.3 据的插补和拆分

缺失数据的插补方法主要有平均日变化法、查表法、人工神经网络法、非线性回归法和过程模拟法^[22]。 本文主要采用平均日变化法和非线性回归法。NEE 进行拆分的主要方法有非线性回归模型和光响应曲线两 种拆分方法^[23],一般情况下两者吻合较好^[24]。由于此站点研究时段内夜晚有效数据较少,因此采取了对夜 晚数据依赖较少的光响应曲线模型对数据的进行拆分,对白天和夜晚的呼吸进行估算。

(1) 白天缺失数据的插补

对于白天短期缺失数据(小于2h),利用平均日变化法,即用相邻7d相同时段有效值的平均值来代替空缺值。对于白天长期缺失数据,以15d为参数估计窗口,利用 Michaelis-Menten 光响应曲线(公式2)进行拟合插补^[22]:

$$NEE_{day} = \frac{\alpha \times A_{max} \times PAR}{\alpha \times PAR + A_{max}} + R_{eday}$$
(2)

方程中,α是表观初始光能利用效率(PAR=0时的曲线斜率), A_{max} 为饱和时(PAR $\propto \infty$)生态系统同化 CO₂的能力,即最大光合速率,NEE_{day}白天有效 NEE 值, Re_{day}是白天平均生态系统呼吸值。其中 α、 A_{max} 和 Re_{day} 根据白天(PAR >1 µmol m⁻²s⁻¹)以 15 d 为窗口拟合,根据 Re_{day}和相对应时间段的平均空气温度利用方程(3) 建立关系,对白天呼吸 R_{day}进行计算。

Table 1 Statistical effective data monthly					
月份 Month	白天有效数据 Effective data on daytime/%	夜晚有效数据 Effective data on night/%	月份 Month	白天有效数据 Effective data on daytime/%	夜晚有效数据 Effective data on night/%
2015-06	80.24	31.96	2015-07	82.99	30.78
2015-08	74.58	29.90	2015-09	78.71	21.07
2015-10	82.27	20.65	2015-11	92.84	20.02
2015-12	83.84	23.20	2016-01	32.75	15.53
2016-02	53.15	14.26	2016-03	87.07	23.12
2016-04	84.77	26.53	2016-05	79.77	23.51

表1 各月有效统计数据

(2) 夜晚数据的插补

利用白天的通量数据和空气温度建立以15d为参数估计窗口,利用Lloyd&Taylor呼吸方程对其中的参数进行拟合,在结合相对应的夜晚空气温度对夜晚的NEE_{niett}进行插补。

$$Re = Re_{Tref} \times e^{E_0 \times (\frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T_a - T_0})}$$
(3)

式中, T_{ref} 是参考温度(K),取值为283.16 K;Re_{Tref}是的 T_{ref} 下的生态系统呼吸; T_0 是生态系统呼吸为零时的温度(K),取值为227.13 K; E_0 为活化能值, T_a 为空气温度(K)。

(3) 总生态系统生产力(GPP) 和生态系统总呼吸(Re) 的计算

涡度相关技术只能获取 NEE,需依照方程(4)-(6)对生态系统 GPP 和 Re 进行计算:

$$GPP = -NEE + Re$$
(4)

$$NEE = F_c + F_s \tag{5}$$

$$Re = R_{day} + R_{night}$$
(6)

$$NEE_{\rm night} = R_{\rm night} \tag{7}$$

2 结果与分析

2.1 常规气象要素动态变化

常规气象数据动态变化见图 1,主要包括日平均气温、日平均土壤温度、PAR、降水、VPD、土壤湿度。降雨 量与气温呈现同步变化的趋势,均在夏季达到最高,表现出明显的水热同期特征。年平均气温 3.98℃,夏季温 度较高,7月平均气温 10.24℃;冬季较低,1月平均气温-3.99℃;日平均温度的变幅为 1.21—15.28℃。研究 区内年总降水量达到 942.60 mm,在 2016 年 3 月之后,降水量明显增加,比 2015 年夏季降水多;同时在研究区 域降雨时段较多,饱和水汽压差(VPD)没有呈现明显的变化特征,表明研究区森林没有明显的水分胁迫。



Fig.1 Daily meteorological data of Abies fabri

PAR 与降水和温度呈相同的变化规律:夏季达到最高,冬季最低。土壤温度(土层5 cm)与空气温度变化 趋势一致,年平均土壤温度4.9℃,表现出夏季高(最高温度11.2℃)、冬季低(最低温度-0.02℃)的特点。土 壤湿度与降水量变化一致,范围在0.25—0.64 m³/m³之间,在11月中旬到4月初为结冻期,土壤湿度明显下 降,到2月底达到最低,4月份后,温度逐渐提高,土壤固态水解冻,土壤湿度明显增加,10 cm 土壤湿度明显比 5 cm 土壤湿度低。

2.2 暗针叶林 CO2通量变化

2.2.1 各月 CO2通量日变化

从图 2 贡嘎山峨眉冷杉成熟林生态系统各月 NEE 平均日变化可以看出:(1)各月 NEE 的平均日变化均 呈现"U"型,CO₂交换量的值在白天为负值,负值越大,表示森林吸收的 CO₂量越大,夜间为正值,正值越大表

示生态系统释放的 CO₂量越大;(2)各月间 NEE 平均日变化差异显著,最大通量峰值出现在 2015 年 6 月的早上 10:00(-0.64 mgCO₂m⁻²s⁻¹),最小通量峰值出现在 2016 年 1 月下午 13:00(-0.08 mgCO₂m⁻²s⁻¹);(3)各月 NEE 由正变负,由负变正的时间点不同,CO₂通量值的符号由正变负说明生态系统的光合作用大于呼吸作用, 由负值变化正值,表明生态系统的呼吸作用大于光合作用。各月份中 CO₂通量值由正变负的时间最早是在 7、8 月(7:00),最晚出现在 12 月(8:30);由负变正的时间最早 12 月(17:00),最晚出现在 6、7 月(20:00)。 总体来说,一年中,日平均 NEE 由正值变负值的时间夏季最早,冬季最晚,NEE 由负值变为正值的时间冬季最早,夏季最晚。



图 2 各月 NEE 平均日变化 Fig.2 Average daily variation of NEE in each month

2.2.2 NEE、Re 和 GPP 月变化特征

观测期内 NEE、GPP 和 Re 分别为-241.87、564.81 gC m⁻²和 806.68 gC m⁻²(图 3)。由图 3 可见各月 NEE 在-1.42—46.02 gC m⁻²月⁻¹之间,每月平均为-17.80 gC m⁻²月⁻¹,表明贡嘎山峨眉冷杉成熟林具有一定的碳汇 功能。NEE 在 2015 年 6 月达到最大值,2015 年 12 月达到最小值。Re 在 12.82—84.79 gC m⁻²月⁻¹之间,平均 为 43.64 gC m⁻²月⁻¹,呈单峰变化,最大值出现在 2015 年 6 月,最低值出现在 2016 年 1 月,与土壤温度显著相 关(*P*<0.01)(图 5)。GPP 在 16.15—130.81 gC m⁻²月⁻¹之间,最大和最小值分别出现在 2015 年 6 月与 2016 年 1 月。

2.3 环境因子对峨眉冷杉林 CO,通量的影响

影响森林 CO₂通量的环境因子主要包括温度、水分和 PAR。利用主要环境因子:空气温度(*T_a*)、5 和 10 cm 土壤温度(*T_s*和 *T_{s10})、5 cm* 和 10 cm 土壤含水率(*M_{s5}*和 *M_{s10})、VPD、*降水量和 PAR 和 CO₂通量进行多元

逐步回归分析,得到最优回归方程为:NEE = 0.027-0. 189 T_a -0.003PAR-0.145 T_{s5} (R^2 = 0.541,P<0.01),表明 T_a 、PAR和 T_{s5} 对峨眉冷杉林CO₂通量影响较大。下面 分析主要环境因子对林分CO₂通量的影响。

2.3.1 空气温度对峨眉冷杉林 CO2通量的影响

从图 4 以看出, CO₂通量与 *T*_a显著指数相关(*R*²=0. 5283, *P*<0.01), 说明 *T*_a的升高可促进植物叶片酶活性, 有利于植物光合作用, 从而使 CO₂通量增加。但随着 *T*_a 的增加, 离散程度也有所增加, 其原因是 CO₂通量除了 受 *T*_a影响外, 还受到其他环境因子影响。

2.3.2 土壤温度对夜晚 CO2通量的影响

夜晚由于没有光合作用,夜晚 CO₂通量与生态系统 呼吸(Re)相等。森林生态系统呼吸强度与温度呈指数 相关^[7],但是用何种温度(*T*_a或土壤温度)作为环境指 标仍没有定论^[25],*T*_s被普遍作为生态系统呼吸的环境



图 3 峨眉冷杉林生态系统呼吸 Re、净生态系统 CO₂交换量 NEE 和总初级生产力 GPP 逐月变化



制约指标^[26]。*T*_s与夜晚 CO₂通量呈指数相关关系(图 5)(*R*²=0.4717,*P*<0.01),表明土壤温度升高对于峨眉 冷杉成熟林生态系统呼吸起到促进作用,主要原因是植物根系呼吸和土壤微生物活性随着土壤温度的升高而 增强,使生态系统呼吸增强,从而导致 CO₂的排放量增加。另外,从图 5 可以明显看出当 5 cm 土壤温度在 0℃ 附近时,仍存在较大的 CO₂排放,这种低温高通量的情况,可能是由于积雪融化时,积雪覆盖下土壤快速释放 CO,这一过程有关^[27]。



图 4 CO₂通量与空气温度









2.3.3 PAR 对峨眉冷杉林 CO2通量的影响

利用 PAR 日均值和白天 CO₂通量进行相关关系拟合(图 6),发现两者显著相关($R^2 = 0.4373$,P < 0.01)。 从图 6 中可以看出,当 PAR < 300 µmol m⁻²s⁻¹时,峨眉冷杉成熟林 CO₂通量随着 PAR 的增加而明显增加,当 PAR 为 300—800 µmol m⁻²s⁻¹时,CO₂通量随 PAR 的增大而增加,但增幅明显减小,当 PAR > 800 µmol m⁻²s⁻¹ 时,CO₂通量趋于稳定。结果表明, PAR 在一定范围内会显著影响峨眉冷杉成熟林 CO₂通量。

2.3.4 水分因子对峨眉冷杉林 CO2通量的影响

水分因子主要包括 VPD、5 cm 和 10 cm 土壤湿度和降雨量。分别将以上 3 个水分因子与 CO₂通量进行相关分析,降雨量与 CO₂通量未达到显著性水平(*R*²=0.1039),VPD 与 CO₂通量微弱相关(图 7)(*y*=61.64*x*²-

34.41x-0.24, R²=0.2311), CO₂通量随着 VPD 的增加呈现先增加后减少的趋势, 当 VPD< 0.3 Kpa 时, CO₂通量与 VPD 正相关, 当 VPD> 0.3 Kpa 时, CO₂通量与 VPD 负相关,并且 VPD 离散程度增加,表明此生态系统中并不存在明显的水分胁迫。土壤湿度会对夜晚 CO₂产生影响^[26], 但在峨眉冷杉林, 两者相关性较差(R²=0.0955), 说明土壤湿度对峨眉冷杉林 CO₂通量的影响较小。。水分因子并不是影响峨眉冷杉林 CO₂ 通量的主要因子。



3 讨论

3.1 峨眉冷杉林 CO₂通量特征

贡嘎山峨眉泠杉成熟林在观测期内 NEE 的值为-241.87 gC m⁻²。根据 Baldocchi 等人提出的生长季长度 与 NEE 的拟合关系(NEE=603-5.72N,其中 N 为以日计算的生长季长度)^[28],观测期间贡嘎山峨眉冷杉生长 季约为 150 d,估算得到 NEE 约为-255 gC m⁻²,预测值与实测值较为接近。本文研究结果低于林龄(105 a)相 近的德国德累斯顿成熟云杉林 NEE(-395 gC m⁻² a⁻¹)^[29],但明显高于阿拉斯加北方针叶成熟林(林龄 120 a) 的 NEE(-59.8 gC m⁻² a⁻¹)^[30]。这可能是不同研究区气候条件差异导致的,前者海拔低于本研究,水热条件 相对较好^[29],而后者地处极端气候区,年均温只有 0℃左右^[30]。科罗拉多州落基山脉的 Niwot 峡谷冷杉林 (林龄约为 100 a,海拔 3050 m,年均温 1.3℃,年均降水 692 mm)的 NEE 约为-217 gC m⁻² a^{-1[31]},略低于本文 结果,可能与 Niwot 峡谷降水量明显低于峨眉冷杉林,存在水分胁迫有关。

3.2 峨眉冷杉成熟林生产力与呼吸

峨眉冷杉成熟林异养呼吸与土壤温度存在较好相关性(R_{FF} =0.1122e^{0.1187 Ts}, R^2 =0.75;数据未发表)。据 此计算出观测期异养呼吸约为 103 gC m⁻² a⁻¹,净初级生产力(NPP)为 344.87 gC m⁻² a⁻¹,介于罗辑等人用生 物量测定法计算不同海拔(3150 m 和 3580 m)峨眉冷杉林的 NPP(569.36 gC m⁻² a⁻¹和 206 gC m⁻² a⁻¹)之间, 符合在贡嘎山峨眉冷杉林的生产力随着海拔的增加而减少的规律^[32]。贡嘎山峨眉冷杉成熟林 Re 和 GPP 分 别为 564.81 gC m⁻²和 806.68 g C m⁻²。Re 占 GPP 的 70%,EuroFlux 森林平均 Re 占 GPP 的 80%^[33],因此本文 计算的 Re 可能比实际情况偏低 10%。另一方面,NPP:GPP 的值反映系统利用光合作用固定的碳转变为植 物组织的的效率,本文中 NPP:GPP 的值约为 0.43,在 Williams 等人报道的 NPP:GPP 的值(0.4–0.5)范围 内^[34],略低于 Law 等人报道的 0.45^[35]。

3.3 环境因子对 CO,通量的影响

(1)T_a是影响亚高山森林的重要环境因子^[36]。本文研究结果也印证了这一点,CO₂通量随着T_a的增加而

增加。但在 T_a较高的森林生态系统中,CO₂通量随着 T_a的增加呈先增大后减少的趋势,因为植物光合作用的 最适温度在 25—35℃之间,在未达到最适温度之前,温度增加会明显提高光合速率,当空气温度超过 35℃使, 光合作用开始下降。(2)PAR 与白天 CO₂通量显著相关(P<0.01),在一定范围内,PAR 越强,峨眉冷杉成熟 林生态系统碳汇能力越大,当超过植物光合作用饱和点后,随着 PAR 的增加光合作用不在增强。(3)夜晚 CO₂通量与 5 cm 土壤呼吸呈显著指数相关关系,在一定温度范围内,土壤温度升高会使植物和微生物的代谢 增强,从而导致生态系统呼吸作用增强,促进 CO₂排放。(4)通过对环境因子和 CO₂通量的多元回归分析看 出,水分因子对 CO₂通量的影响并不显著,说明此生态系统中并不存在明显的水分胁迫。

3.3 峨眉冷杉成熟林是碳汇的原因分析

贡嘎山峨眉冷杉成熟林具有较强碳汇功能可能的原因是:(1)由于峨眉冷杉之间的竞争、排斥、以及研究 区域常遭遇泥石流、滑坡、冻害等,特别是峨眉冷杉成熟林中树木个体生命力的衰退和病害的入侵,形成了许 多林隙,使亚乔木层中的树木更加旺盛;同时相比遮阴环境,林隙环境更适合峨眉冷杉幼苗的存活,让群落具 有更高的自我更新能力^[37],因此使峨眉冷杉成熟林仍然维持较高的固碳能力。(2)贡嘎山峨眉冷杉成熟林 中,粗木质残体中大部分是枯叶和枯枝组成,分解时间较长,并且平均温度较低,粗木质残体分解速度缓慢,从 而导致异养呼吸速率较小^[38-39]。(3)峨眉冷杉成熟林具有较低的营养元素周转率,能够使营养维持在一个良 好水平,减少了土壤养分的损失,从而使林分生物量和生产力维持较高的水平^[40]。

3.4 不确定性分析

在非生长季夜晚出现了一些 NEE 为负的数据, Miyazawa 和 Dolman 等人认为在非生长季植被仍然可以进行一定的光合作用^[41-42], 峨眉冷杉林中, NEE 与温度和 PAR 都显著相关, 因此在低温条件下, 贡嘎山峨眉冷杉成熟林仍然有可能进行微弱光合作用, 但是这种假设应该在以后的研究中得到进一步验证。因此, 为了准确评估该生态系统的固碳能力还需要进行长时间的观测和分析。另一方面,本文只对一年的数据进行了分析, 观测时间短, 未能分析 CO₂通量的年际变化。研究表明, 森林在 30—120 a 里初级生产力呈现逐渐增加的状态, 随后会逐渐降低^[5-6], 峨眉冷杉成熟林林龄为 120 a 左右。因此, 为了准确评估该生态系统的固碳能力还需要进行长时间的观测和分析。目前, 涡度相关技术在测量生态系统碳通量依然存在很大的不确定性, 针对不同站点的特点, 选取适合的夜晚碳通量订正技术、缺失数据的插补, 生态系统呼吸的拆分方法, 以减少在数据处理过程中对结果的影响。

4 结论

本研究基于 2015 年 6 月至 2016 年 5 月贡嘎山峨眉冷杉成熟林的碳通量观测数据,分析贡嘎山峨眉冷杉 成熟林 CO₂通量的变化特征及主要环境影响因子。主要得到以下几个结论:(1)峨眉冷杉成熟林 CO₂通量具 有明显的日变化特征,呈现"量具形变化特征,NEE 白天为负值,夜间为正值,中午前后达到最大;一年中,日 平均 NEE 由正值变负值的时间夏季最早,冬季最晚,NEE 由负值变为正值的时间冬季最早,夏季最晚。

(2) 峨眉冷杉成熟林 NEE、Re 和 GPP 具有明显的月变化。2015 年 6 月和 12 月 NEE 分别达到最大值(-46.02 gC m⁻²月⁻¹)和最小值(-1.42 gC m⁻²月⁻¹); Re 呈现单峰变化,最大和最小值分别出现在 2015 年 6 月 (84.78 gC m⁻²月⁻¹)和 2016 年 1 月(12.82 gC m⁻²月⁻¹); GPP 最大和最小值分别出现在 2015 年 6 月(130.81 gC m⁻²月⁻¹)与 2016 年 1 月(16.15 gC m⁻²月⁻¹)。

(3) 贡嘎山峨眉冷杉成熟林在观测期 NEE、Re 和 GPP 分别为-241.87、564.81 gC m⁻²和 806.68 gC m⁻²,表 明贡嘎山东坡峨眉冷杉成熟林具有较强的碳汇功能。

(4) 空气温度、5 cm 土壤温度和 PAR 是峨眉冷杉成熟林的主要环境影响因子。空气温度与 CO₂通量呈 指数相关; 白天 CO₂通量与 PAR 显著相关; 夜晚 CO₂通量与土壤温度显著相关, 说明土壤温度是影响峨眉冷 杉成熟林生态系统呼吸的重要环境因子。

参考文献(References):

- Winjum J K, Dixon R K, Schroeder P E. Forest management and carbon storage: an analysis of 12 key forest nations. Water, Air, and Soil Pollution, 1993, 70(1/4); 239-257.
- [2] 彭镇华,王妍,任海青,孙启祥,周金星.安庆杨树林生态系统碳通量及其影响因子研究.林业科学研究,2009,22(2):237-242.
- [3] 曹明奎,于贵瑞,刘纪远,李克让. 陆地生态系统碳循环的多尺度试验观测和跨尺度机理模拟. 中国科学 D 辑 地球科学,2004,34(S2): 1-14.
- [4] Luyssaert S, Schulze E D, Börner A, Knohl A, Hessenmöller D, Law B E, Ciais P, Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks. Nature, 2008, 455(7210): 213-215.
- [5] Pregitzer K S, Euskirchen E S. Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. Global Change Biology, 2004, 10 (12): 2052-2077.
- [6] Law B E, Sun O J, Campbell J, Van Tuyl S, Thornton P E. Changes in carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine. Global Change Biology, 2003, 9(4): 510-524.
- [7] Van Miegroet H, Moore P T, Tewksbury C E, Nicholas N S. Carbon sources and sinks in high-elevation spruce-fir forests of the Southeastern US.
 Forest Ecology and Management, 2007, 238(1/3): 249-260.
- [8] Seedre M, Kopáček J, Janda P, Bače R, Svoboda M. Carbon pools in a montane old-growth Norway spruce ecosystem in Bohemian Forest: effects of stand age and elevation. Forest Ecology and Management, 2015, 346: 106-113.
- [9] Carey E V, Sala A, Keane R, Callaway R M. Are old forests underestimated as global carbon sinks? Global Change Biology, 2001, 7(4): 339-344.
- [10] Zhou G Y, Liu S G, Li Z A, Zhang D Q, Tang X L, Zhou C Y, Yan J H, Mo J M. Old-growth forests can accumulate carbon in soils. Science, 2006, 314(5804): 1417-1417.
- [11] 张军辉,于贵瑞,韩士杰,关德新,孙晓敏.长白山阔叶红松林 CO₂通量季节和年际变化特征及控制机制.中国科学 D 辑 地球科学, 2006, 36(S1): 60-69.
- [12] 牛晓栋, 江洪, 张金梦, 方成圆, 陈晓峰, 孙恒. 浙江天目山老龄森林生态系统 CO, 通量特征. 应用生态学报, 2016, 27(1): 1-8.
- [13] 王春林,于贵瑞,周国逸,闫俊华,张雷明,王旭,孙晓敏.鼎湖山常绿针阔叶混交林 CO₂通量估算.中国科学 D 辑 地球科学,2006,36 (S1):119-129.
- [14] 赵仲辉, 张利平, 康文星, 田大伦, 项文化, 闫文德, 彭长辉. 湖南会同杉木人工林生态系统 CO₂通量特征. 林业科学, 2011, 47(11): 6-12.
- [15] 刘允芬, 宋霞, 孙晓敏, 温学发, 陈永瑞. 千烟洲人工针叶林 CO₂通量季节变化及其环境因子的影响. 中国科学 D 辑 地球科学, 2004, 34 (S2): 109-117.
- [16] 关德新, 吴家兵, 金昌杰, 韩士杰, 张弥, 施婷婷. 长白山红松针阔混交林 CO₂通量的日变化与季节变化. 林业科学, 2006, 42(10): 123-128.
- [17] 邱岭, 祖元刚, 王文杰, 孙伟, 苏冬雪, 郑广宇. 帽儿山地区落叶松人工林 CO₂通量特征及对林分碳收支的影响. 应用生态学报, 2011, 22(1): 1-8.
- [18] 张一平,赵双菊,于贵瑞,窦军霞,刘文杰,孙晓敏.西双版纳热带季节雨林干热季林冠上小气候特征及 CO₂通量的观测. 生态学报, 2005, 25(10): 2540-2549.
- [19] 周非飞,林波,刘庆.青藏高原东缘亚高山针叶林人工恢复过程中的土壤呼吸特征.应用生态学报,2009,20(8):1783-1790.
- [20] 朱治林,孙晓敏,温学发,周艳莲,田静,袁国富.中国通量网(ChinaFLUX)夜间 CO₂涡度相关通量数据处理方法研究.中国科学 D 辑 地球科学,2006,36(S1):34-44.
- [21] 王兴昌,王传宽.森林生态系统碳循环的基本概念和野外测定方法评述.生态学报,2015,35(13):4241-4256.
- [22] Falge E, Baldocchi D, Olson R, Anthoni P, Aubinet M, Bernhofer C, Burba G, Ceulemans R, Clement R, Dolman H, Granier A, Gross P, Grünwald T, Hollinger D, Jensen N O, Katul G, Keronen P, Kowalski A, Lai C T, Law B E, Meyers T, Moncrieff J, Moors E, Munger J W, Pilegaard K, Rannik Ü, Rebmann C, Suyker A, Tenhunen J, Tu K, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. Agricultural and Forest Meteorology, 2001, 107(1): 43-69.
- [23] Lasslop G, Reichstein M, Papale D, Richardson A D, Arneth A, Barr A, Stoy P, Wohlfahrt G. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: critical issues and global evaluation. Global Change Biology, 2010, 16(1): 187-208.
- [24] Desai A R, Richardson A D, Moffat A M, Kattge J, Hollinger D Y, Barr A, Falge E, Noormets A, Papale D, Reichstein M, Stauch V J. Cross-

site evaluation of eddy covariance GPP and RE decomposition techniques. Agricultural and Forest Meteorology, 2008, 148(6/7): 821-838.

- [25] 于贵瑞,温学发,李庆康,张雷明,任传友,刘允芬,关德新.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 地球科学,2004,34(S2):84-94.
- [26] Lindroth A, Grelle A, Morén A S. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity. Global Change Biology, 1998, 4(4): 443-450.
- [27] Goulden M L, Daube B C, Fan S M, Sutton D J, Bazzaz A, Munger J W, Wofsy S C. Physiological responses of a black spruce forest to weather. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 1997, 102(D24): 28987-28996.
- [28] Baldocchi D, Falge E, Gu L H, Olson R, Hollinger D, Running S, Anthoni P, Bernhofer C, Davis k, Evans R, Fuentes J, Goldstein A, Katul G, Law B, Lee X H, Malhi Y, Meyers T, Munger W, Oechel W, Paw K T, Pilegaard K, Schmid H P, Valentini R, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S. FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. Bulletin of the American Meteorological Society, 2001, 82(11): 2415-2434.
- [29] Grünwald T, Bernhofer C. A decade of carbon, water and energy flux measurements of an old spruce forest at the Anchor Station Tharandt. Tellus
 B: Chemical and Physical Meteorology, 2007, 59(3): 387-396.
- [30] Ueyama M, Harazono Y, Ohtaki E, Miyata A. Controlling factors on the interannual CO₂ budget at a subarctic black spruce forest in interior Alaska. Tellus B: Chemical and Physical Meteorology, 2006, 58(5): 491-501.
- [31] Knowles J F, Burns S P, Blanken P D, Monson R K. Fluxes of energy, water, and carbon dioxide from mountain ecosystems at Niwot Ridge, Colorado. Plant Ecology & Diversity, 2015, 8(5/6): 663-676.
- [32] 罗辑,杨忠,杨清伟.贡嘎山森林生物量和生产力的研究.植物生态学报,2000,24(2):191-196.
- [33] 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, Rannik Ü, 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 P G, Ceulemans R, Valentini R. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. Global Change Biology, 2001, 7(3): 269-278.
- [34] Williams M, Rastetter E B, Fernandes D N, Goulden M L, Shaver G R, Johnson L C. Predicting gross primary productivity in terrestrial ecosystems. Ecological Applications, 1997, 7(3): 882-894.
- [35] Law B E, Ryan M G, Anthoni P M. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. Global Change Biology, 1999, 5(2): 169-182.
- [36] Huxman T E, Turnipseed A A, Sparks J P, Harley P C, Monson P K. Temperature as a control over ecosystem CO₂ fluxes in a high-elevation, subalpine forest. Oecologia, 2003, 134(4): 537-546.
- [37] 沈泽吴, 伍杰, 方精云, 刘增力, 伍杰. 贡嘎山海螺沟林线附近峨眉冷杉种群的结构与动态. 植物学报, 2001, 43(12): 1288-1293.
- [38] 高甲荣,王敏,毕利东,牛健植,张东升. 贡嘎山不同年龄结构峨眉冷杉林粗木质残体的贮存量及其特征. 中国水土保持科学,2003,1 (2):47-51.
- [39] Zell J, Kändler G, Hanewinkel M. Predicting constant decay rates of coarse woody debris—a meta-analysis approach with a mixed model. Ecological Modelling, 2009, 220(7): 904-912.
- [40] 罗辑,程根伟,宋孟强,李伟. 贡嘎山峨眉冷杉林凋落物的特征. 植物生态学报, 2003, 27(1): 59-65.
- [41] Miyazawa Y, Kikuzawa K. Winter photosynthesis by saplings of evergreen broad-leaved trees in a deciduous temperate forest. New Phytologist, 2005, 165(3): 857-866.
- [42] Dolman A J, Moors E J, Elbers J A. The carbon uptake of a mid latitude pine forest growing on sandy soil. Agricultural and Forest Meteorology, 2002, 111(3): 157-170.