

DOI: 10.5846/stxb201901090076

步巧利,谭正洪,张一平.中国西南地区热带森林演替序列碳动态.生态学报,2020,40(15):5258-5265.

Bu Q L, Tan Z H, Zhang Y P. Carbon dynamic of a tropical forest succession series in Southwest China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(15): 5258-5265.

中国西南地区热带森林演替序列碳动态

步巧利^{1,2,*}, 谭正洪², 张一平²

1 广东省佛山市气象局, 佛山 528000

2 中国科学院热带森林生态学重点实验室, 昆明 650223

摘要: 热带森林的破坏是全球性问题, 我国西双版纳森林覆盖率受砍伐、火烧和短期耕种丢荒后, 面积不断减少, 取而代之的是大面积的不同演替状态的次生林。次生林演替过程中的碳储量和碳平衡的变化目前还鲜有研究, 为了进一步揭示我国西南地区热带森林演替对于碳蓄积的影响, 并制定更科学的热带森林经营管理措施, 以结构复杂、生物多样和生物量巨大的热带森林为研究对象, 并利用 3 个热带次生林的样地的实测数据, 探讨了不同演替状态的热带次生林的碳储量变化, 以及森林的净碳蓄积, 死亡碳损失和更新碳增长等碳动态规律, 分析表明: (1) 在森林的演替过程中, 森林的胸径分布频度从近正态分布逐渐向小径级的偏态分布发展, 也就是随着演替的进展, 小径级林木所占的比例越来越高。(2) 热带次生林在森林固碳方面发挥着不可忽略的作用。(3) 小的干扰, 会波及森林的碳动态; 大的干扰, 如火灾和砍伐, 将导致森林的次生演替, 对森林的碳动态产生不可逆转的改变。(4) 干旱事件是影响凋落物的季节和年间动态的原因, 也是短时间尺度上影响碳平衡的一个重要因子。(5) 不论原生林还是次生林, 大树在生态系统碳动态方面皆扮演着重要的角色, 因此本研究推荐注重大树的研究。

关键词: 演替; 林龄; 碳汇; 凋落物; 生长分析

Carbon dynamic of a tropical forest succession series in Southwest China

BU Qiaoli^{1,2,*}, TAN Zhenghong², ZHANG Yiping²

1 Foshan Meteorological Service, Foshan 528000, China

2 Chinese Academy of Sciences Key Laboratory Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Kunming 650223, China

Abstract: The destruction of tropical forests is a global problem. After being felled, burned and farmed for a short time, the forest coverage of Xishuangbanna in China has been gradually reduced and replaced by a large area of secondary forests in different succession states. However, the changes of carbon stock and carbon balance in secondary forests succession have been rarely studied. In order to further reveal the tropical forest succession for the influence of carbon accumulation in Southwest China, and to formulate a more scientific management measures for tropical forest management, taking tropical forest with complicated structure, biodiversity and huge biomass as the research object, and using the measured data of three tropical secondary forest samples, the change of carbon reserve, net carbon accumulation, dead carbon loss, carbon sequestration, and other carbon dynamics of tropical secondary forest in different succession states were discussed. The results indicated that: * 1) In the process of forest succession, the distribution frequency of forest diameter at breast height (DBH) gradually develops from the near-normal distribution to the skewness distribution of footpath, that is, with the progress of forest succession, the proportion of footpath trees became higher and higher. (2) The tropical secondary forests played an important role in carbon sequestration. (3) Small disturbances affected the carbon dynamics of the forest. Large disturbances, such as fire and logging, would lead to secondary succession of forests, with irreversible changes in the carbon dynamics of forests. (4) Drought events were the causes that affected the seasonal and inter-annual dynamics of litters, and were also an important factor affecting the carbon balance on a short time scale. (5) Large trees should be well

基金项目: 广东省气象局面上项目(GRMC2017M32); 佛山市气象局项目(201902)

收稿日期: 2019-01-09; 网络出版日期: 2020-05-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: buqiaoli@126.com

studied for its significant important role in forest carbon balance.

Key Words: succession; stand age; carbon sink; litterfall; forest growth

热带森林因其复杂的群落结构,多样的物种和巨大的生物量而著称。在热带森林研究享有盛誉的生态学家 Kira Tatum 将热带森林生态学的研究喻为生物学研究的“临界状态”^[1]。热带森林在全球碳平衡和碳循环中也扮演着十分重要的角色。虽然热带森林只占有约 22% 的潜在陆地植被分布面积^[2],却拥有着全世界陆地生产力的 43%^[3]和碳储量的 59%^[4]。

在地球系统碳循环的研究中,热带地区和热带森林也是最不确定的^[5]。无论是使用涡度相关技术,生物调查和生理生态尺度扩展,还是使用大气 CO₂ 浓度反演,进行热带雨林碳平衡的评测都是一个挑战^[6]。因此,在回答全球碳循环“失汇”的问题上,热带森林也有着显著的重要地位。

随着人口的增长,社会的发展和经济的膨胀,原生森林在不断的减少,取而代之的是经济价值较高的人工林,如橡胶林。同时,一部分破坏后遗弃的林地,次生林随着时间生长起来。关于次生林演替过程中的碳储量和碳平衡的变化却鲜为人知,特别是在热带地区。因此针对中国西南地区热带森林演替碳动态的研究非常有必要,且可为全球碳循环的“失汇”问题寻找答案。

本文利用 3 个热带次生林的样地的数据,探讨:(1) 处于不同演替状态的热带次生林的碳储量状况如何;(2) 森林的净碳蓄积,死亡碳损失和更新碳增长等碳动态如何;(3) 次生林在未来的固碳方面的潜力如何。

1 研究方法

1.1 研究地概况

研究样地位于云南省西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇(101°16'E, 21°55'N)。受大气环流、地理位置及地方气候的影响,地处热带北缘的西双版纳 1 年中有雾凉季(11—翌年 2 月)、干热季(3—4 月)和雨季(5—10 月)之分。该地的年平均温度为 21.5℃,年平均降雨量为 1492 mm。地带性植被类型为热带季节雨林和季雨林,在海拔较高(800—1800 m)的山地分布有南亚热带季风常绿阔叶林,在部分中山的局部地段分布有山地雨林。该地区是我国热带雨林集中分布的重要区域,同时也是东南亚热带雨林分布的最北缘。由于地处古热带植物区系向泛北极植物区系的过渡区及东亚植物区系向喜马拉雅植物区系的过渡区,该区的生物区系成分十分复杂、物种多样性高度富集。由于特殊的地形地貌,气候的立体分异相当大,其东、北、西三面高,在一定程度上阻挡了西北方来的冷气流,使得最冷月平均温度并不低,弥补了积温的不足。在冬季低山沟谷及低丘上的浓雾又弥补了降水的不足。因而在该地区的低山沟谷及低丘上,形成了热带湿润气候,具有热带雨林发育的条件。

1.2 调查样地和样地调查

本文选择了西双版纳热带森林生态站调查样地中关于次生林的三个样地用于本研究。样地的基本情况见表 1。

表 1 三块研究样地的概况

Table 1 Basic information about three research plots

样地号 No.	林龄 Stand age/a	密度 Density/ (株/hm ²)	海拔 Elevation/m	平均胸径 Diameter at breast height (DBH)/cm	面积 Size	树高 Mean Height /m
1	200.00	2606.00	560.00	8.43	100 m×50 m	6.42
2	40.00	2452.00	560.00	6.57	50 m×50 m	5.09
3	50.00	2832.00	610.00	6.78	50 m×50 m	5.62

立木密度,平均胸径和平均树高皆是指 2007 年样地调查时胸径大于 2 cm 的林木

样地的每木调查按照 CERN(中国生态系统研究网络, Chinese Ecosystem Research Network) 规定完成, 利用每木调查法观测胸径、高度, 1 次/5 a(人工林或幼龄次生林 1 次/2 a 或 1 次 3 a, 轮换观测), 按 II 级样方统计密度, 同时在调查样地内安置收集框来确定凋落物量, 同时在调查样地内安置收集框来确定凋落物量, 具体调查细节请登陆 CERN 网站, 参考西双版纳生态站链接(<http://bnf.cern.ac.cn/>)。样地的具体情况如下:

样地(1)是原生热带雨林样地, 位于西双版纳热带植物园的迁地保护区内, 该样地的植被受到一定程度的干扰(择伐), 以绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)、箭毒木(*Antiaris toxicaria*)、葱臭木(*Dysoxylum excelsum*)、梭果玉蕊(*Barringtonia fuscarpa*)、窄序崖豆树(*Millettia leptobotrya*)等占优势的热带季节雨林。群落盖度为 90%, 群落的垂直结构可分为乔木层、灌木层和草本层, 其中乔木层又可分为 2 个亚层(乔木 I、II 亚层)。乔木 I 亚层(乔木上层)高约 20—25 m, 主要由绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)、箭毒木(*Antiaris toxicaria*)、勐仑翅子树(*Pterospermum menglunense*)等组成; 乔木 II 亚层(乔木下层)高约 5—20 m, 主要由葱臭木(*Dysoxylum excelsum*)、窄序崖豆树(*Millettia leptobotrya*)、小叶红光树(*Knema globularia*)、黑皮柿(*Diospyros nigrocortex*)等组成; 灌木层高约 1—3.5 m, 主要由大花哥纳香(*Goniothalamus griffithii*)、假海桐(*Pittosporopsis Craib*)、山木患(*Harpullia cupanioides*)等组成; 草本层主要由长叶实蕨(*Bolbitis heteroclita*)、小叶楼梯草(*Elatostema parvum*)、假斜叶榕(*Ficus subulata*)等组成, 层间附(寄)生植物丰富。

样地(2)是热带季节雨林破坏后形成的以窄序崖豆树为优势树种的次生林。群落盖度较高, 达到 90%, 群落高度为 10—15 m, 群落的垂直结构可分为乔木层、灌木层和草本层; 乔木层主要由窄序崖豆树(*Millettia leptobotrya*)、披针叶楠(*Phoebe lanceolata*)、短药蒲桃(*Syzygium brachyantherum*)、椴叶山麻杆(*Alchornea tiliifolia*)等组成; 灌木层主要由滇南九节(*Psychotria henryi*)、弯管花(*Chasalis curviflora*)等组成; 草本层主要由南山花(*Prismatomeris connata*)、马唐(*Digitaria sanguinalis*)等组成。

样地(3)是热带季节雨林破坏后发育起来的次生林。群落盖度达到 80%, 群落高度为 10—12 m, 群落的垂直结构可分为乔木层、灌木层和草本层, 其中乔木层主要由清香木姜子(*Litsea euosma*)、伞花木姜子(*Litsea umbellata*)、黄丹木姜子(*Litsea elongata*)、印度栲(*Castanopsis indica*)、鹅掌柴(*Schefflera octophylla*)、披针叶楠(*Phoebe Nees*)、短药蒲桃(*Syzygium brachyantherum*)、滇银柴(*Aporosa yunnanensis*)等组成; 灌木层主要由大花哥纳香(*Goniothalamus griffithii*)、粗毛榕(*Ficus hirta*)等组成; 草本层主要由滇南素馨(*Jasminum wangii*)、铜锤玉带草(*Pratia nummularia*)、南山花(*Prismatomeris connata*)等组成。

1.3 数据处理

按照已经建立的异速生长方程^[7-8]计算群落胸径大于 2 cm 林木的生物量。已有研究表明, 群落的生物量主要集中在胸径大于 2 cm 的林木。因此本文以大于 2 cm 的林木的总生物量来代替整个群落的生物量。使用普遍的 0.5 为转换系数, 将生物量转化为碳储量^[6]。

使用 Sigmoidal 函数拟合演替年份与群落的碳储量。部分文献针对群落碳动态中的几个主要参量做了说明^[9-10]。森林演替年龄的确定如下: 其中 2, 3, 4, 5 年 4 个林龄的数据引自冯至立等^[8]; 5, 10, 14, 22 年 4 个林龄的数据引自唐建维等^[7]; 本研究的样地 1, 2 和 3 的林龄根据查阅文献和资料记载^[6, 11-13], 并结合群落的物种组成和胸径频度分布, 将样地 1, 2 和 3 的林龄分别定为 200 年, 40 年和 50 年。

2 结果与讨论

在森林的演替过程中, 森林的胸径分布频度从近正态分布逐渐向小径级的偏态分布发展(图 1)。也就是说, 随着演替的进展, 小径级林木所占的比例越来越高。

2.1 处于不同演替状态的热带森林的碳储量

不同演替阶段西双版纳热带森林的碳储量如图 2 所示。整个演替过程可以被划分为 5 个阶段: 干扰发生(I); 干扰后的迅速生长期(II); 较慢的生长期(III); 储量近稳定期(IV); 下一次干扰发生(V)。

年轻的森林(Young forest)固碳能力最强是一个较为普遍的观点。如图 2, 西双版纳热带森林阶段 II 的固

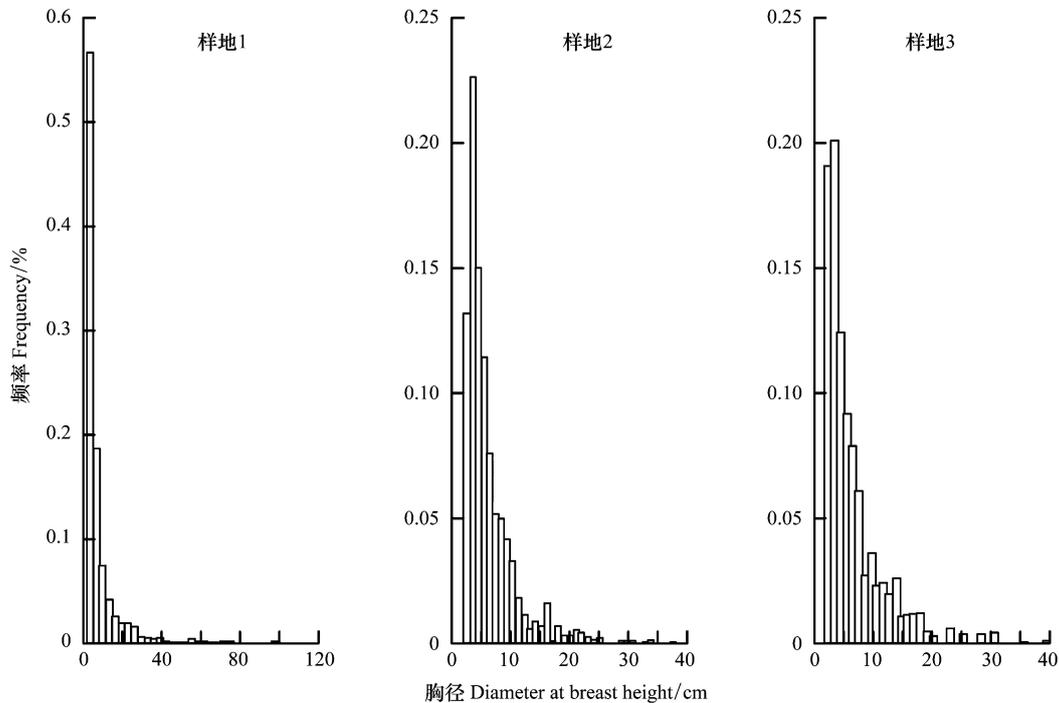


图 1 调查样地内不同胸径的林木的频度分布(胸径大于 2 cm)

Fig.1 The frequency distribution of trees with different DBH in sample plot (DBH>2 cm)

DBH:胸径 Diameter at breast height

碳能力明显强于其他各阶段的固碳能力。我们在此强调的是不论在森林演替的哪个阶段,大树(不同演替阶段关于大树没有绝对的定义,对于原生热带雨林而言,大树通常被定义为胸径大于 70 cm 的林木)在森林固碳方面都占有非常重要的地位。

对于同一片森林,根据植物的生长规律,随着胸径的增长,胸径的相对增量越小(图 3)。然而,从胸径绝对增量来看,胸径大的林木却发挥着主导性的地位。生物量与胸径之间存在较好的幂函数关系,方程表达式分别为 $y=0.6x^{1.14}, R^2=0.58; y=0.5x^{1.09}, R^2=0.525$ (图 3)。因此胸径的绝对增量对生物量的贡献按照幂次放大。因此,大树在影响森林碳蓄积方面有着非常重要的地位。

关于森林演替末期的碳平衡状态是至今争论较大的一个研究热点。根据 Gorden 的预测^[14],在森林自然演替的末期(称老年林或过熟林(old-growth forest)),森林处于光合碳吸收和呼吸碳释放的均等状态,生态系统既不吸收碳亦不释放碳。然而,实测数据却并不支持该预测^[15-16]。以西双版纳热带雨林为例,按照 Odum 的预测,当生态系统位于 IV 演替阶段时,生态系统的碳储量达到最高值,植被的碳蓄积过程几近停止;然而,在对一块未经明显人为干扰的永久研究样地的数据进行分析时,我们发现因为森林内林木的生长,森林每年以 3.50 tC/m^2 的速度蓄积着碳^[6]。根据全世界范围内广泛收集的数据建立的数据库, Luyseart 等^[16]也得出世界上多数森林并没有达到生物量的极限最大值。Luyseart 等^[16]认为,关于 Odum 的预测和实测数据之间的不吻合,最重要的原因在于老年林(old-growth)的定

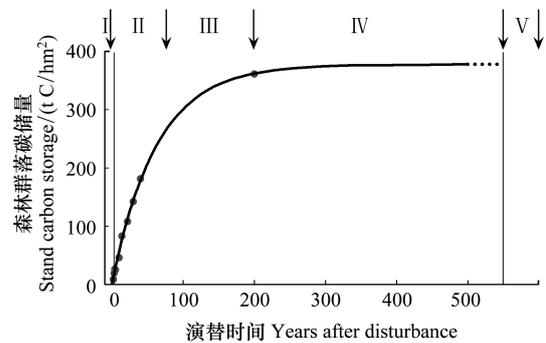


图 2 图解演替过程中森林的碳动态

Fig.2 A schematic diagram to describe stand carbon dynamic in secondary succession after disturbance

I 代表干扰发生;II 代表干扰后的迅速生长期;III 较慢的生长期;VI 代表储量近稳定期;V 代表下一次干扰发生

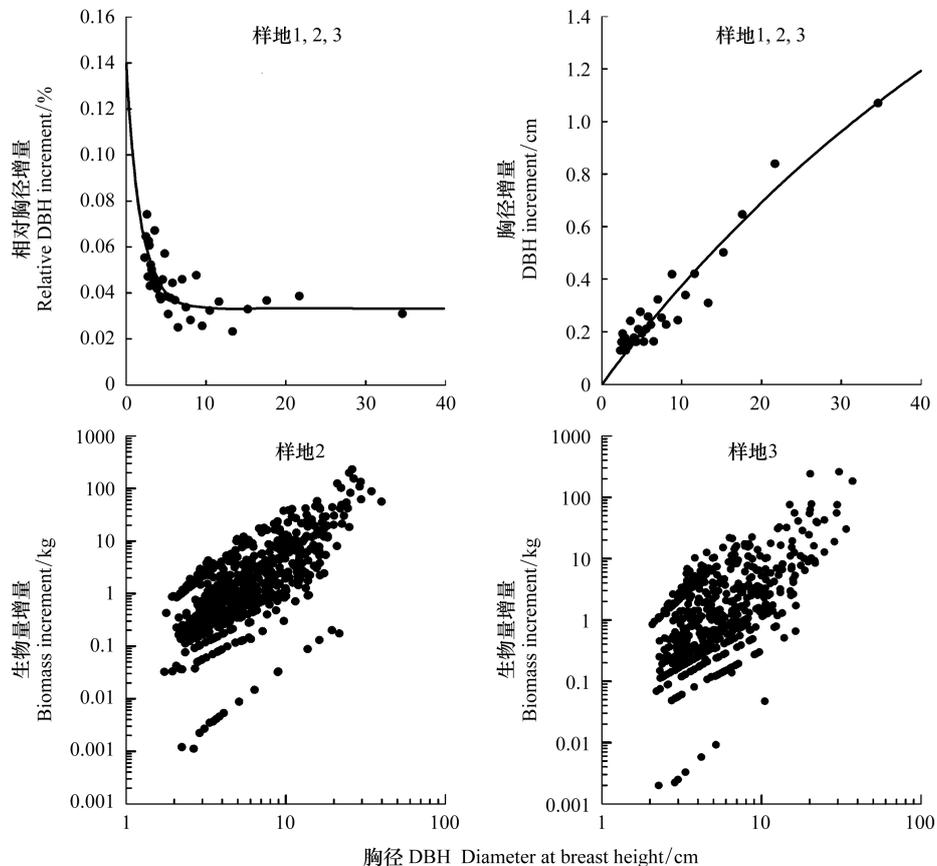


图3 不同胸径林木的相对胸径增长,胸径绝对增长,生物量增量

Fig.3 The relative DBH increment, absolute DBH increment, and biomass increment related to DBH

义。自然界的不同尺度的干扰是普遍存在的,森林并不能隔绝于干扰之外存在。小的干扰,如森林林窗的形成,将大大的改变森林内部的光环境,进而影响辐射,能量,水分平衡等生物物理过程,最终波及森林的碳动态。大的干扰,如火灾和砍伐,将导致森林的次生演替,对森林的碳动态产生不可逆转的改变。因而,我们认为的老年林并非 Odum 理想状态下的生态系统。

2.2 森林净碳蓄积,死亡碳损失和更新碳增长等碳动态

使用生物调查的数据来探讨森林生态系统的净生物量增量已经比较成熟:如单木跟踪方法(track individual method)^[17-18]。然而,多数的研究只提供一个样地净生物量增量的结果,很少有编制生物量动态表。不论使用生物量来计算生态系统的净初级生产力还是净生物量增量,编制森林碳动态表格是必要的。从西双版纳热带次生林的生物量动态表格(表2,3),我们可以看出研究样地3中导致生物量损失的重要因素就是大径级(>60 cm)的林木发生了死亡,样地3中导致生物量损失的重要因素经查阅大量资料和咨询相关研究人员后发现造成该死亡的主要原因则是干扰。

森林凋落物量是按照生物调查法计算生态系统净初级生产力和探讨森林碳动态的另一个重要方面。与蓄积在林木中周转时间长的碳相比,凋落物可以在更小的一个时间尺度内影响碳动态。从2003—2007年样地2和3的凋落物动态如图4所示。与原生林相类似,在月尺度上,有两个凋落峰,主峰出现在干热季(3—4月),次峰在雨季末期(10月)。但是,次生林的凋落峰相对于原生林而言不太明显。次生林的树高较原生林低被推测为导致该现象的原因。特别需要指出的是,2003—2004年度西双版纳勐仑地区经历了过去50年降雨最少的一年。由于2001和2002年为两个丰水年,土壤含水量最低值并不是出现在2003年,而是在2004年。水分亏缺导致了2004—2005年度旱季凋落物的迅速增加,凋落物的增加,促进了森林的呼吸异化作用,

增加了碳排放,这个结果也表现在涡度碳通量的观测结果上^[6,19-20]。同时,该结果也表明,造成西双版纳凋落物季节和年间动态上,干旱也起着非常重要的作用。

表 2 样点 2 乔木生物量在 2003—2007 年之间的变化

Table 2 Change in tree biomass during 2003—2007 in site 2

径级 Size class (<i>D</i>)	2< <i>D</i> ≤10/ (tC/hm ²)	10< <i>D</i> ≤35/ (tC/hm ²)	35< <i>D</i> ≤60/ (tC/hm ²)	>60/ (tC/hm ²)	总计 Total
更新 Recruitment	0.063	0.734	0.963	1.048	2.807
生长 Growth	1.484	2.651	3.230	4.421	11.758
死亡 Mortality	-1.125	-2.425	-7.177	-10.922	-21.648
径级生长 Outgrowth	-0.734	-0.963	-1.048	0.000	-2.744
净增长 Net	-0.312	-0.003	-4.032	-5.453	-9.800

表 3 样点 3 乔木生物量在 2003—2007 年之间的变化

Table 3 Change in tree biomass during 2003—2007 in site 3

径级 Size class (<i>D</i>)	2< <i>D</i> ≤10/ (tC/hm ²)	10< <i>D</i> ≤35/ (tC/hm ²)	35< <i>D</i> ≤60/ (tC/hm ²)	>60/ (tC/hm ²)	总计 Total
更新 Recruitment	0.003	0.174	2.135	2.073	4.386
生长 Growth	1.198	2.304	5.367	6.788	15.658
死亡 Mortality	-0.626	-1.454	-4.540	0.000	-6.621
径级生长 Outgrowth	-0.174	-2.135	-2.073	0.000	-4.382
净增长 Net	0.402	-1.112	0.889	8.861	9.040

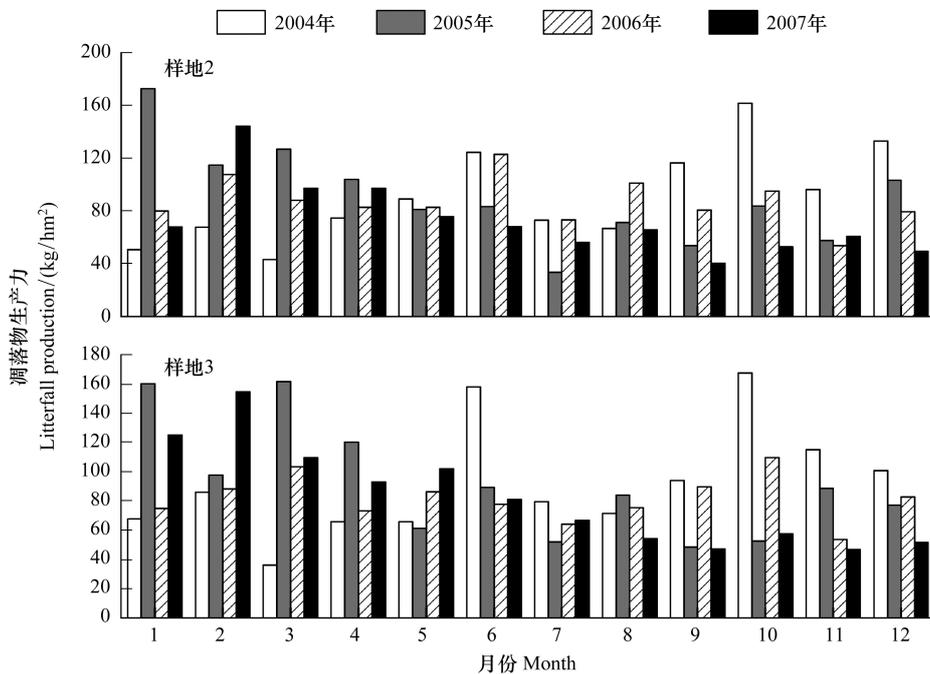


图 4 西双版纳热带次生林的凋落物月动态

Fig.4 The monthly variation of litterfall production in two secondary tropical forests in Xishuangbanna

2.3 对热带森林碳蓄积的启示

虽然我们强调热带原始生林在固碳方面的作用,但是次生林在固碳方面的作用也不可小觑,特别是在快速生长期(图 2)。从 FLUXNET(碳通量观测网络)的数据来看,干扰是导致生态系统成为碳源的主要原

因^[21],未遭受明显干扰的森林基本上都表现出碳汇作用^[22]。干扰可以导致原始林成为碳源^[8],同时也使次生林的碳蓄积表现为负值(死亡的碳损失大于生物量增长的碳蓄积)(表2)。因此,不论是原生林还是次生林,加强森林的管理,竭力杜绝人为干扰,减弱自然干扰的影响,是促进森林碳蓄积的基础。

3 结论

(1)热带森林在演替过程中,森林的碳储量可以被划分为五个阶段:干扰发生(I);干扰后的迅速生长期(II);较慢的生长期(III);储量近稳定期(IV);下一次干扰发生(V)。在热带森林的演替过程中,存在一个迅速生长期,该生长时段森林的固碳速度达到最高。因此热带次生林在森林固碳方面也发挥着不可忽略的作用。

(2)不论原生林还是次生林,干扰是导致森林成为碳源的主要原因,因此加强森林的管理,竭力杜绝人为干扰,减弱自然干扰的影响,是促进森林碳蓄积的基础;推荐使用编制森林生物量动态表,以便详细获知造成森林碳蓄积或者损失的可能原因。

(3)热带次生林的凋落物动态与原生林的相类似,但是其季节趋势较弱。干旱事件是影响凋落物的季节和年间动态的原因,也是短时间尺度上影响碳平衡的一个重要因子。

参考文献(References):

- [1] 方精云. 吉良电夫与生态学的发展. 生态学杂志, 1995, (2): 70-75, 79-79.
- [2] Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, Moore B, Vorosmarty C J, Schloss A L. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 1993, 363(6426): 234-240.
- [3] Field C B, Behrenfeld M J, Randerson J T, Falkowski P. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 1998, 281(5374): 237-240.
- [4] Dixon R K, Solomon A M, Brown S, Houghton R A, Trexler M C, Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 1994, 263(5144): 185-190.
- [5] Stephens B B, Gurney K R, Tans P P, Sweeney C, Peters W, Bruhwiler L, Ciais P, Ramonet M, Bousquet P, Nakazawa T, Aoki S, Machida T, Inoue G, Vinnichenko N, Lloyd J, Jordan A, Heimann M, Shibistova O, Langenfelds R L, Steele L P, Francey R J, Denning A S. Weak northern and strong tropical land carbon uptake from vertical profiles of atmospheric CO₂. *Science*, 2007, 316(5832): 1732-1735.
- [6] Tan Z H, Zhang Y P, Yu G R, Sha L Q, Tang J W, Deng X B, Song Q H. Carbon balance of a primary tropical seasonal rain forest. *Journal of Geophysical Research: Atmosphere*, 2010, 115(D4): D00H26.
- [7] 唐建维, 张建侯, 宋启示, 曹敏, 冯志立, 党承林, 吴兆录. 西双版纳热带次生林生物量的初步研究. *植物生态学报*, 1998, 22(6): 489-498.
- [8] 冯志立, 唐建维, 郑征, 宋启示, 曹敏, 张建侯, 解继武. 西双版纳热带森林次生演替初期山黄麻先锋群落生物量动态. *生态学杂志*, 1999, 18(5): 1-6.
- [9] Saleska S R, Miller S D, Matross D M, Goulden M L, Wofsy S C, Da Rocha H R, De Camargo P B, Crill P, Daube B C, De Freitas H C, Hutrya L, Keller M, Kirchhoff V, Menton M, Munger J W, Pyle E H, Rice A H, Silva H. Carbon in amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. *Science*, 2003, 302(5650): 1554-1557.
- [10] Rice A H, Pyle E H, Saleska S R, Hutrya L, Palace M, Keller M, De Camargo P B, Portilho K, Marques D F, Wofsy S C. Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. *Ecological Applications*, 2004, 14(S4): 55-71.
- [11] De Liocourt F. De l'amenagement des sapinières. *Bulletin trimestriel, Société forestière de Franche-Comté et Belfort*, 1898.
- [12] Sukardjo S, Hagihara A, Yamakura T, Ogawa H. Floristic composition of a tropical rain forest in Indonesian Borneo. *Bull Nagoya Univ For*, 1990, 10: 1-44.
- [13] Akio H, Hozumi K. Studies on the primary production in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. *J Jap For Soc*, 1983, 65: 357-365.
- [14] Gorden R W, Beyers R J, Odum E P, Eagon R G. Studies of a simple laboratory microecosystem: bacterial activities in a heterotrophic succession. *Ecology*, 1969, 50(1): 86-100.
- [15] 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.
- [16] Luyssaert S, Inglima I, Jung M, Richardson A D, Reichstein M, Papale D, Piao S L, Schulze E D, Wingate L, Matteucci G, Aragao L, Aubinet M, Beer C, Bernhofer C, Black K G, Bonal D, Bonnefond J M, Chambers J, Ciais P, Cook B, Davis K J, Dolman A J, Gielen B, Goulden M L, Grace J, Granier A, Grelle A, Griffis T, GrünWald T, Guidolotti G, Hanson P J, Harding R, Hollinger D Y, Hutrya L R, Kolari P, Kruijt B, Kutsch W, Lagergren F, Laurila T, Law B E, Le Maire G, Lindroth A, Loustau D, Malhi Y, Mateus J, Migliavacca M, Misson L, Montagnani L, Moncrieff J, Moors E, Munger J W, Nikinmaa E, Ollinger S V, Pita G, Rebmann C, Rouspard O, Saigusa N, Sanz M J, Seufert G, Sierra C, Smith M L, Tang J, Valentini R, Vesala T, Janssens I A. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, 2007, 13(12): 2509-2537.
- [17] Clark D A, Brown S, Kicklighter D W, Chambers J Q, Thomlinson J R, Jian J A. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications*, 2001, 11(2): 356-370.
- [18] 方欧娅. 利用树轮资料估算过去 50 年中国东北典型森林区植被净初级生产力及其对气候的响应[D]. 北京: 中国科学院大学, 2016.
- [19] Zhang Y P, Tan Z H, Song Q H, Yu G R, Sun X M. Respiration controls the unexpected seasonal pattern of carbon flux in an Asian tropical rain forest. *Atmospheric Environment*, 2010, 44(32): 3886-3893.
- [20] Baldocchi D. 'Breathing' of the terrestrial biosphere: lessons learned from a global network of carbon dioxide flux measurement systems. *Australian Journal of Botany*, 2008, 56(1): 1-26.
- [21] 李晓杰, 刘小飞, 熊德成, 林伟盛, 林廷武, 施友文, 谢锦升, 杨玉盛. 中亚热带杉木人工林和米楮次生林凋落物添加与去除对土壤呼吸的影响. *植物生态学报*, 2016, 40(5): 447-457.
- [22] 景天忠, 豆晓洁. 害虫对森林碳汇的影响及其机理. *世界林业研究*, 2016, 29(1): 29-35.