DOI: 10.5846/stxb201911252548

牛晓栋,孙鹏森,刘晓静,栾军伟,刘世荣.中国亚热带-暖温带过渡区锐齿栎林净生态系统碳交换特征.生态学报,2020,40(17):5980-5991. Niu X D, Sun P S, Liu X J, Luan J W, Liu S R.Net ecosystem carbon dioxide exchange in an oak (*Quercus aliena*) forest at transitional zone from subtropics to warm temperate, China.Acta Ecologica Sinica,2020,40(17):5980-5991.

中国亚热带-暖温带过渡区锐齿栎林净生态系统碳交 换特征

牛晓栋1,孙鹏森1,刘晓静2,栾军伟3,刘世荣1,*

1 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所/国家林业和草原局森林生态环境重点实验室,北京 100091
 2 河南宝天曼国家级自然保护区管理局,南阳 474350
 3 国际竹藤中心竹藤资源与环境研究所,北京 100102

摘要:在 2017 年 1 月 1 日—2017 年 12 月 31 日期间,采用涡度相关法对位于亚热带-暖温带气候过渡区的河南宝天曼国家级自 然保护区的 65 年生锐齿栎(*Quercus aliena*)天然次生林的碳通量进行了连续观测。结果表明:在观测期间,该森林生态系统在 生长季 5—10 月份为碳汇,非生长季各月为碳源,净碳吸收量与释放量分别在 7 月和 4 月达到最大。净生态系统生产力为569.4 g C m⁻²a⁻¹,生态系统呼吸为 529.9 g C m⁻²a⁻¹,总生态系统生产力为 1099.3 g C m⁻²a⁻¹。30min 尺度上夜间净生态系统碳交换量 与 5cm 深度土壤温度的关系可用指数方程表示(*R²* = 0.21, *P*<0.001),其温度敏感性系数(Temperature sensitivity coefficient, *Q*₁₀)为 2.2。如果排除夜间通量观测的误差,处在海拔较高地区的夜间低温和非生长季的低温抑制了生态系统呼吸排放,可能 导致全年生态系统呼吸量较低。在生长季 5—10 月份,各月的白天净生态系统碳交换量对光合有效辐射的响应符合直角双曲 线模型,初始光能利用效率、平均最大光合速率和白天平均生态系统呼吸强度呈明显的季节变化,范围分别是 0.06—0.12 μmol CO₂ μmol⁻¹ photon,0.44—1.47 mg CO₂m⁻²s⁻¹和 0.07—0.19 mg CO₂m⁻²s⁻¹。夏季 7、8 月份,较高的饱和水汽压差对白天锐齿栎林 的碳吸收有明显的抑制作用;生长季末期 9 月份较高的土壤含水量对白天锐齿栎林的碳吸收也产生了抑制作用,表明生长末期 降水过多影响森林的碳吸收。

关键词:气候过渡带;锐齿栎;CO2通量;饱和水汽压差

Net ecosystem carbon dioxide exchange in an oak (*Quercus aliena*) forest at transitional zone from subtropics to warm temperate, China

NIU Xiaodong¹, SUN Pengsen¹, LIU Xiaojing², LUAN Junwei³, LIU Shirong^{1,*}

1 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry/Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China

2 Baotianman National Nature Reserve Administrative Bureau, Nanyang 474350, Henan, China

3 Institute for Resources and Environment, International Centre for Bamboo and Rattan, Key Laboratory of Bamboo and Rattan Science and Technology, State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100102, China

Abstract: Oak forests comprise the largest forest area in central China and are the potential carbon sink, while we know little about the carbon dioxide flux of oak forests in the transitional zone from subtropics to warm temperate, China. Using an open-path eddy covariance system and micro-climate instruments, the CO_2 flux, photosynthetic active radiation (PAR), air temperature, soil temperature and precipitation were simultaneously observed in a natural oak (*Quercus aliena*) forest at

收稿日期:2019-11-25; 网络出版日期:2020-07-10

基金项目:国家自然科学基金重大项目(31290223);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2019SY023-04)

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

Baotianman National Nature Reserve. Based on the data sets during January to December 2017, dynamic change of CO_2 flux at different temporal scales and its underlying mechanism were analyzed. The results indicated that the diurnal and seasonal variations of CO_2 fluxes showed an obvious single peak pattern. The oak forest ecosystem was a carbon sink during the growing season (May—October), while a carbon source occurred during the non–growing season. Net carbon sequestration and emissions peaked in July and April, respectively. Mean annual net ecosystem productivity (NEP), ecosystem respiration (Re) and gross ecosystem productivity (GEP) were 569.4, 529.9 and 1099.3 g C m⁻² year⁻¹, respectively. The relationship between net ecosystem carbon exchange (NEE) measured at half – hour interval during night and soil temperature at depth of 5 cm can be expressed by an exponential equation ($R^2 = 0.21$, P < 0.001), with its temperature sensitivity coefficient (Q_{10}) of 2.2. A low temperature at night and in the non-growing season at high elevation resulted in lower Re throughout the year. The relationship between NEE and PAR at daytime could be well expressed by a rectangular hyperbolic equation during growing seasons. Monthly initial light use efficiency, maximum photosynthetic capacity and daytime Re were $0.06-0.12 \ \mu mol \ CO_2 \ \mu mol^{-1}$ photon, $0.44-1.47 \ mg \ CO_2 \ m^{-2} s^{-1}$ and $0.07-0.19 \ mg \ CO_2 \ m^{-2} s^{-1}$, respectively. Both higher vapour pressure deficit in July and August and higher soil moisture at the end of the growing season inhibited carbon uptake of the oak forest, indicating a negative effect of increased precipitation on carbon sequestration at the end of the growing season.

Key Words: transitional climatic zone; natural oak forest; CO2 flux; vapor pressure deficit

人类活动引起的大气 CO₂浓度升高是全球气候变化的主要驱动因素之一^[1],森林生态系统在减缓全球变 暖方面扮演重要角色,据统计全球森林 1 年能吸收 14.9Pg 大气中的 CO₂,这个量相当于全球化石燃料燃烧碳 排放的一半^[2]。因而,在区域和全球尺度上精准计算森林的碳吸收能力对于认识森林生态系统在减缓全球 气候变化方面发挥的作用和潜力是非常重要的。涡度相关法是长期测算生态系统碳通量最可靠和切实可行 的方法^[3-4]。许多国家已经开展了多年的各类型森林生态系统的碳通量的观测,积累了大量翔实可靠的数 据,并取得了一些阶段性的成果^[3,5]。中科院于 2002 年建立了中国陆地生态系统通量观测研究网络 (Chinaflux),开始对森林水、碳通量进行观测,后来国内部分高校和科研单位也陆续开始采用涡度相关技术开 展不同类型森林生态系统的碳通量研究。然而,目前为止在我国暖温带林区的森林碳汇的精准估算还存在较 大的不确定性,因为这一区域缺乏长期的森林的通量观测站点。

锐齿栎(Quercus aliena)是暖温带落叶阔叶林的主要建群树种之一,以锐齿栎为优势种的暖温带落叶阔叶林是我国自然地理南北分界秦岭山脉的代表森林类型,在北、中亚热带的湖北、湖南、江苏、四川等省亦广泛分布;在河南伏牛山、太行山海拔1000—2000 m 的山地常成纯林。陈存根^[6]等报道秦岭锐齿栎林的生产量为14.33 t hm⁻²a⁻¹,表明秦岭林区锐齿栎具有很高的生产力。然而,这种生物量测定法计算生产力时只考虑了植物的生物量碳,土壤碳的变化并没有进行考虑。森林土壤可能会积累碳^[7],也可能会排放碳^[8],因此,需要开展锐齿栎林生态系统尺度的碳通量研究,籍以准确评估该区域的森林碳收支。

本研究选取河南内乡宝天曼地区典型土壤森林-锐齿栎林为研究对象,采用国际通用的涡度相关技术对 该地区的锐齿栎林的碳通量进行观测研究,旨在探明该地区锐齿栎林的碳交换的日变化和季节变化规律,深 入了解在不同时间尺度下锐齿栎的碳吸收/排放变化特征及其环境驱动机制。本研究在一定程度上可填补我 国在亚热带-暖温带气候过渡区天然次生林碳交换研究的空白,为进一步准确评估我国森林的碳汇功能区分 布提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

本研究在国家林业和草原局河南宝天曼森林生态系统定位研究站进行。该站位于河南省内乡县宝天曼

通量塔位于海拔 1410.7 m(图 1),地理坐标 33°29′ 59″N,111°5607″E。观测林分下垫面比较平缓。以通量 塔为中心建立 1 个永久的 1hm² 样地,样地内优势种为 锐齿栎(Quercus aliena),其他伴生乔木有三桠乌药 (Lauraceae. obtusiloba)、垂 枝条泡花树(Meliosma flexuosa)、大椴(Tilia nobilis)、华榛(Corylus chinensis) 等。活立木密度为 1314 株/hm²。平均乔木树高 18 m, 胸径 19.8±2.8 cm。灌木包括刚毛忍冬(Lonicera hispida)、桦叶荚蒾(Viburnum betulifolium)、接骨木 (Sambucus williamsii)、连翘(Forsythia suspense)、毛花绣 线菊(Spiraea dasyantha)和秦岭木姜子(Litsea tsinlingensis)等,平均高度 3.8 m。

1.2 通量观测

宝天曼通量站开路涡度协方差系统安装于塔 29 m (1.5 倍林冠高)高处的主风方向位置。涡度系统由红外 CO₂/H₂O 气体分析仪(LI-7500, Li-Cor Inc., USA)





和 GILL 三维超声风速仪(Gill, UK)组成。湍流脉动信号采样频率为 10 Hz,脉动数据通过 CR3000(Campbell Scientific Inc., USA)采集。

在通量塔 22 m 高处,采用 1 个光量子传感器(Model LI190SB, Li-cor, Inc., USA)测量光合有效辐射 (Photosynthetic effective radiation)。采用 HMP-45D 空气温湿度仪(Vaisala, Finland)测量 4 层空气温度(Air temperature, *Ta*)、空气湿度(Air relative humidity, RH),高度分别为 2,8,14 和 22 m。4 层土壤温度(Soil temperature, *Ts*)采用传感器(107,Campbell Scientific Inc., USA)进行测量,深度分别是 5 cm、10 cm、20 cm 和 40 cm。4 层土壤含水量采用 1 套 EasyAG 型土壤湿度梯度仪进行测量,深度分别是 10 cm、20 cm、30 cm 和 50 cm。所有常规气象因子测量频率为 0.5 Hz,通过 CR3000 数据采集器(Campbell Scientific Inc., USA)每 30 min 自动记录其平均值。

1.3 涡度相关数据处理

采用具有自主知识产权的中国通量网(Chinaflux)通量观测数据处理系统^[10]对观测到的 30 min 的 CO₂通 量数据进行计算。数据处理的步骤包括二次坐标旋转^[11]、谱校正、WPL 校正^[12]、冠层储存通量修正^[13]等。 本研究中,探头高度以下的大气 CO₂储存项 Fs 利用 CO₂/H₂O 分析仪测定的 CO₂浓度进行计算。

净生态系统碳交换(net ecosystem carbon exchange, NEE)由下面的公式计算出:

NEE = Fc + Fs

式中:Fc为CO2湍流通量,由涡度系统观测获得;Fs为涡度相关仪器观测高度以下大气CO2储存通量,可由下式进行估算:

$Fs = \Delta C / \Delta t \times \Delta z$

式中: ΔC 为高度 *z* 处前后 2 次相邻时间测定的 CO₂浓度差(mg/m³), Δt 为前后 2 次测定的时间间隔,为 1800 s, Δz 为 CO₂浓度观测高度^[11],在本研究中为 29 m。NEE 为负时表示锐齿栎林净吸收大气 CO₂,反之表 示净排放 CO₂。

经过上述计算得到的 CO₂通量仍存在一些异常值,再对其进行一系列的质量控制,主要包括降水同期数据剔除、阈值剔除(-2-2 mg m⁻²s⁻¹)、异常数据剔除(某一个数值与连续 5 点平均值之差的绝对值>5 个点方

差的 2.5 倍)以及摩擦风速 U*筛选等。本文利用平均值检验法^[14]计算得到的摩擦风速阈值为 0.11 m/s。将 夜间摩擦风速在 0.11 m/s 以下的数据进行剔除。对上述被去除的数据和由于仪器故障、停电等原因造成的 数据用下列方法进行插补:(1)小于 2 h 的缺失数据用线性内插法插补;(2)大于 2 h 的缺失数据采用查表 法^[15]进行插补。具体做法为将温度与光合有效辐射作为主要环境因子,以相邻两月为一个时间段建立查找 表。在一个时间段内,将光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR)作为主分隔因子,以 100 μmolm⁻²s⁻¹为间隔,在每个间隔内以温度作为次分隔因子,以 2 ℃为间隔划分为若干级别,然后分别计算每个 间隔内有效 NEE 平均值。不同月份的缺失值再根据缺失时的气象条件在相应查找表中查找相应有效 NEE 来插补。

1.4 生态系统呼吸和生态系统总生产力

利用涡度相关法仅能直接获取 NEE,为了解生态系统呼吸(Ecosystem respiration, Re)和总生态系统生产 力(Gross ecosystem productivity, GEP)的变化,需要将 NEE 进行拆分。由于夜间(PAR $\leq 3 \mu molm^{-2}s^{-1}$)生态系 统完全处于 CO₂排放状态,所以夜间生态系统呼吸值(Ecosystem respiration at night, RE_{night})等于夜间 NEE 值, 而白天(PAR>3 $\mu mol m^{-2}s^{-1}$)生态系统呼吸(Ecosystem respiration at daytime, RE_{day})则是依据 RE_{night}与土壤温 度拟合的呼吸模型再结合白天土壤温度计算出。具体见下式:

Re = REnight+REday

GEE = NEE - Re

$$GEP = -GEE NEP = -NEE$$

生长季每个月,30min 尺度上 PAR 与对应的白天(PAR>3 μmol m⁻² s⁻¹)净生态系统碳交换量(Net ecosystem carbon exchange at daytime, NEE_{day})的关系可以用直角双曲线模型^[16]表示。见下式:

 $\text{NEE}_{d} = A_{\text{max}} \times \alpha \times \text{PAR} / (A_{\text{max}} + \alpha \times \text{PAR}) - R_{d}$

式中:NEE_d为白天净生态系统碳交换量(mg CO₂ m⁻²s⁻¹); α 为生态系统的初始光能利用效率(μ mol CO₂ μ mol⁻¹ photon); R_d 为生态系统白天的平均生态系统呼吸(mg CO₂m⁻²s⁻¹)。

夜间 NEE 与土壤 5 cm 深处的温度用下式[17] 拟合:

$$\text{NEE}_{\text{night}} = R_0 \times Q_{10}^{T_{s/10}}$$

NEE_{night}是夜间生态系统 CO₂交换量, R_0 是当土壤 5 cm 温度为 0℃时的夜间生态系统呼吸速率, Q_{10} 是温度 敏感性系数,Ts 是深度为 5 cm 处的土壤温度。

1.5 统计分析

每日的昼夜温差是用每天白天的所有 30 min 的空气温度的平均值减去每天夜间的所有 30 min 的空气温 度的平均值。采用回归分析对生态系统净碳交换量及其组分与环境变量的关系进行分析。通过残差分析研 究白天净生态系统碳交换量 NEE_d与多个环境因子的关系^[18]。30min 尺度上, NEE_d残差是指实测 NEE 值与 由 PAR 得出的估算值的差值, 正、负残差分别表示生态系统低于或高于由 PAR 决定的生态系统碳吸收能力。 选取主要生长季 6—9 月白天的数据, 以 NEE_d残差为因变量,温度、饱和水汽压差(Saturation vapor pressure deficit, VPD)和土壤含水量(Soil water content, SWC)为自变量进行相关分析,用 Person 相关系数及 t 检验得 出的显著性评价不同变量间的相关关系。采用 SPSS 软件进行统计分析,采用 origin 软件制图。

本文中空气温度选取 22 m 高度处的数据,计算每日平均值;土壤温度选取深度为 5 cm 处的数据,计算每 日平均值;降雨量和光合有效辐射计算每日累积值,光合有效辐射高度为 22 m;VPD 由 22 m 处空气温湿度根 据下式计算得出:

$$VPD = 0.61078 e^{\frac{17.27Ta}{Ta+237.3}} (1 - RH)$$

计算每日平均值。

5984

2 结果与分析

2.1 观测期间锐齿栎林中环境因子的季节变化

本研究观测期间锐齿栎林的空气温度(Air temperature, Ta)与土壤温度(Soil temperature, Ts)具有相似的 季节变化趋势(图 2),其日平均温度最高值均出现在 7 月 27 日(Ta=23.7 C, Ts=21.0 C),日平均空气温度最 低值和土壤温度最低值分别出现在 1 月 30 日(Ta=-6.1 C)和 2 月 12 日(Ts=0.5 C),冬季的 Ts 明显高于 Ta, 并滞后于 Ta_{\circ} Ta和 Ts的日平均变幅分别为-6.7—23.7 C和 0.5—21.0 C,观测期间内 Ta平均为 9.9 C, Ts平 均为 9.6 C_{\circ}

观测期间锐齿栎林内最大的日总光合有效辐射(PAR)(22.5 mol m⁻²d⁻¹)出现在5月16日(DOY=136), 月总辐射呈现双峰型(图2),5月和7月的总辐射最高,10月最低。同时受雨雪天气的影响,PAR存在较大的 短期波动。

观测期间的总降雨量为1232.8 mm(图2),比多年平均值791.9 mm 多出440.9 mm,多出近37.9%,生长季降雨占全年降雨的77.6%,其中9月降水量最高(235 mm),仅9月9日(DOY=252)1d的降水量就高达73.2 mm。日均 VPD 的最大值达2.8 kPa 出现在4月7日(DOY=97)(图2)。5月平均 VPD 最高,总体表现为春季高,夏季低。





Fig.2 Seasonal variation of environmental factors at the Baotianman oak forest from January 2017 to December 2017

Ta: 空气温度 Air temperature; Ts: 土壤温度 Soil temperature; PAR: 光合有效辐射 Photosynthetic active radiation; VPD: 饱和水汽压差 Saturation vapor pressure deficit

2.2 净生态系统碳交换的日变化

研究表明,生长季(5—10月)锐齿栎林 NEE 具有明显的日变化规律(图3)。日出后,随着空气温度和光 合有效辐射的增加,光合作用逐渐增加,锐齿栎林由释放 CO₂转为吸收 CO₂,NEE 由正变负。至 11:30 前后, 锐齿栎林的 CO₂吸收量达到最大值。15:00 以后,随着光合有效辐射和空气温度的下降,光合作用逐渐变弱, 锐齿栎林的 CO₂吸收量也逐渐减少。日落前后,锐齿栎林由吸收 CO₂转为释放 CO₂,NEE 由负变正。夜间锐 齿栎林的 CO₂释放量波动较小,并明显小于白天 CO₂的吸收量。



Fig.3 Diurnal variations of monthly mean net ecosystem carbon exchange (NEE) in a natural oak forest

在植物生长季,不同月份锐齿栎林的 NEE 日变化规律大体类似,但也有不同之处。2017 年 6 月份锐齿栎 林有明显的光合"午休"现象,在 13:00 时 NEE 降低为-0.48 mg m⁻²s⁻¹,而最高时为 11 点时的-0.69 mg m⁻² s⁻¹;5 月和 7 月的中午 14 点也有轻微的下降,但很不明显,应该不能称之为常见的光合"午休"现象。2017 年 月平均日最大 CO₂吸收量在 7 月最大,为-0.82 mg m⁻²s⁻¹,10 月最小为-0.28 mg m⁻²s⁻¹。每日锐齿栎林吸收 CO₂开始时间以 6,7 月最早(约 6:30),10 月最晚(约 8:00);每日锐齿栎林吸收 CO₂的结束时间 6—7 月在 19:00,5 和 8 月在 18:30 左右,9 月和 10 月分别提前至 18 点和 17 点。每日锐齿栎林吸收 CO₂的持续时间以 6,7 月最大(13 h),10 月最小(9.5 h)。

进入非生长季(11月至翌年4月),随着气温下降和光合有效辐射的降低,大部分锐齿栎的树叶枯黄凋落 直至叶子完全掉光。这个阶段生态系统的光合作用和呼吸作用都很微弱,NEE日变化趋势变得十分平缓。 但由于少量针叶树种的存在,白天的 NEE 可以看到有极微弱的碳吸收。

2.3 生态系统碳通量的季节变化

受温度、辐射和降水等因素的影响, 锐齿栎林 NEE 的季节变化较大。2017 年日累积 NEE 变化范围为 -7.9—1.6 g C m⁻² d⁻¹(图4)。4月开始气温回升快, 空气温度从3月的3℃迅速增长到10℃。一些林下草本 和灌木萌发早, 树叶也开始萌发, 使得锐齿栎林生态系统呼吸迅速增大, 但由于冠层叶面积还很小, 光合作用 相比较3月份并无显著提高, 使得4月份出现了一个碳排放的峰值。5月开始随着气温进一步回升, 锐齿栎 的叶子开始迅速生长, 在一个月内即达到了叶面积的最大值。日平均 CO₂吸收量在这个月期间也逐步上升, 并且在5月31日达到了第一个峰值-7.6 g C m⁻² d⁻¹。由于5月末—6月初这段时间降雨较少, 同较高的气温 一起导致了5月24日—6月3日这一期间空气中较高的 VPD, 使得在5月31日第一次 CO₂吸收峰值之后有 个短期的吸收低值阶段。随后充足的降水使得锐齿栎林在6月5日至8月上旬这一阶段的碳吸收能力保持 在较高的水平,并且在7月12日达到了1年中日累积碳吸收最高值-7.9gCm⁻²d⁻¹。8月18日之后锐齿栎 林吸收碳能力呈明显的下降趋势,并且在8月24日—9月5日有近半个月的持续的低的碳吸收阶段。9月6 日之后,锐齿栎林的碳吸收能力又开始出现一个小幅度的持续的回升期,直至10月开始后,随着气温明显下 降,树叶开始慢慢变黄,锐齿栎林的碳吸收能力才开始稳步地下降,在10月28日之后开始进入持续地碳排放 阶段。8月25日—9月5日这一时期是连续的阴雨天气(图1b),连续阴雨导致的低温和低的光照使得锐齿 栎林出现了连续的低的碳吸收(图4)。11月的月平均空气温度低于5℃,土壤5 cm 温度也降到了10℃以下,

林内锐齿栎的叶子都已落光,只有很少量针叶林存在,加之气温、辐射很低,生态系统的光合作用与呼吸作用 都很微弱,总体表现为弱的碳排放。综合分析表明,锐齿栎林在生长季 5—10 月为碳汇,在非生长季 11 月至 翌年 4 月为微弱的碳源(图 5)。



图 4 天然锐齿栎林 NEE, Re, GEP 季节变化(2017 年) Fig.4 Seasonal variation of NEE, Re, GEP in a natural oak forest during 2017

NEE: 净生态系统碳交换量 Net ecosystem carbon exchange; Re: 生态系统呼吸 Ecosystem respiration; GEP: 总生态系统生产力 Gross ecosystem productivity



图 5 全年各月累积净生态系统 CO₂交换量(NEE)、生态系统呼吸(Re)和总生态系统生产力(GEP)变化过程
 Fig.5 Change process of monthly cumulative NEE, Re, GEP

2.4 夜间净碳交换和温度的关系

30min 尺度上 5 cm 土壤温度能很好地解释夜间锐齿栎林生态系统的净 CO₂交换量的变异,计算得出生态 系统呼吸的温度敏感性(Q_{10})的值为 2.2, R_0 为 0.025 mg CO₂ m⁻² s⁻¹(图 6)。

2.5 白天净生态系统碳交换与 PAR 的关系

30min 尺度上生长季各月的白天 NEE 随着 PAR 的增大而逐渐增强, NEE 负值也随之增大,随着生态系 统对 CO₂的吸收量增大的趋势,系统的碳汇能力也逐渐增大,白天最大光合速率和平均白天生态系统呼吸速 率均在 7 月最大(表 1),与光合有效辐射表现出相同的季节变化趋势,但当辐射增加到光饱和点(PAR = 1000 μ mol m⁻² s⁻¹)(图 7)时,生态系统的碳吸收量接近饱和。生长旺盛期 6—8 月的生态系统初始光能利用效率 为 0.07—0.09 μ mol CO₂ μ mol⁻¹ photon,平均值为 0.08。最大光合速率在 7 月份最大为 1.47 mg CO₂ m⁻² s⁻¹,在 10 月份最小为 0.44 mg CO₂ m⁻² s⁻¹,白天呼吸速率最小在 10 月份,为 0.07 mg CO₂m⁻² s⁻¹,最大在 7 月份为0.19 mg CO₂m⁻² s⁻¹(表 1)。

2.6 环境因子对 NEE 的影响

6月和9月的 NEE_d残差与 10 cm 深度土壤含水量 (Soil water content at depths of 10 cm, SWC)极显著相 关,但6月是负相关,9月是正相关。其他月份 NEE_d残 差与 VPD 极显著正相关(表2)。

2.7 昼夜温差及日平均气温对碳通量的影响

图 8 是生长季(6—9 月份)气温日较差和日均温对 生长季每日 NEE 值的影响结果。在生长季,随着昼夜 温差的增大, CO_2 净吸收量增加,从 R^2 来看,相比较日均 温,NEE 与日较差具有更好的相关性($R^2 = 0.5114$)。 NEE 与日较差二者之间呈二次多项式关系,存在一个 阈值为 5.03℃。

3 讨论

3.1 锐齿栎林生态系统碳交换的环境影响因子

在夜间,一个简单的指数方程经常被用来模拟净生态系统碳交换量和温度之间的关系^[19]。本研究的结果也证实了这一现象,虽然 *R²* 方值比较低,但是二者的相



图 6 强湍流条件下(U^{*}>0.11)夜间生态系统呼吸(Re)与 5 cm 深度土壤温度(Ts)的关系

Fig. 6 Relationship between nighttime ecosystem respiration (Re) and soil temperature measured at 5 cm depth (Ts) under high turbulence $(U^* > 0.11)$

NEE_{night}: 夜间净生态系统碳交换量 Net ecosystem carbon exchange at night; *Ts*: 土壤温度 Soil temperature



图 7 2017 年 5—10 月白天生态系统净碳交换(NEE_d)与光合有效辐射(PAR)的关系 Fig.7 Relationship between daytime net ecosystem CO₂exchange (NEE_d) and PAR from May to October,2017 NEE_d: 白天净生态系统碳交换量 Net ecosystem carbon exchange at daytime

关性是极显著的。温度可以选择不同深度的土壤温度或不同高度的空气温度^[14]。本研究选取的 5cm 深处的 土壤温度拟合效果最好。由于夜间森林土壤呼吸占生态系统呼吸量的绝大部分^[20],而土壤温度是控制土壤 呼吸的主要环境因子^[9],因此,以土壤温度作为驱动变量更为合理。这与北京八达岭人工林^[18]和长白山阔叶

40 卷

红松林^[21]的研究结果相似。另一方面,很多研究表明土壤水分对生态系统呼吸也有显著的影响,由于本研究 选取的 2017 年是一个湿润年,降雨量为近几年最高值,因而未探讨土壤水分对生态系统呼吸的影响,下一步 我们会重点关注土壤水分的影响。

表1 白天生态系统净碳交换(NEE)与光合有效辐射(PAR)之间的相关参数比较

 Table 1
 Comparison of parameters for the relationship between daytime net ecosystem CO2 exchange (NEE) and photosynthetically active radiation (PAR)

月份 Month	初始光能利用效率 a/ (μmol CO ₂ μmol ⁻¹ photon)	最大光合速率 A _{max} /(mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	白天生态系统呼吸 R _d /(mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)
5	0.12	1.03	0.18
6	0.08	1.40	0.15
7	0.09	1.47	0.19
8	0.07	1.33	0.14
9	0.07	1.02	0.10
10	0.06	0.44	0.07

a: 初始光能利用效率 Initial light use efficiency; A_{max}: 最大光合速率 Maximum photosynthetic rate; R_d: 白天生态系统呼吸 Ecosystem

respiration at daytime

表 2 2017 年 6—9 月 NEE_d 残差与主要环境因子在 30min 尺度的相关性

Table 2 Correlation between daytime NEE residual and main environmental factors at the half-hourly scale from June to September 2017

月份 Month	空气温度 Air temperature	饱和水汽压差 Saturation vapor pressure deficit	土壤含水量 Soil water content
6	-0.102 *	0.035	-0.105 **
7	0.01	0.229 **	0.055
8	0.002	0.251 **	-0.023
9	-0.048	0.15 **	0.185 **

* P<0.05; * * P<0.01.

在生长季,白天净生态系统碳交换量除了主要受 PAR 调控外,其他的环境因子如温度^[21]、土壤含水量 SWC^[22]和 VPD^[23]也会对白天 NEE 的值产生影响。在生长季初期,土壤含水量对生态系统的碳通量有重要 影响,如同小娟^[23]发现黄河小浪底的人工林碳通量的年际变异与全年的降水、土壤含水量和 VPD 无关,但与 春季尤其是 5 月份的 SWC 显著相关,春季低的土壤含水量会导致全年的碳吸收量都变低。而在生长季中期, VPD 比 SWC 对净生态系统生产力(Net ecosystem productivity, NEP)的影响更大,如谢静等^[24]对北京奥林匹 克森林公园人工林的研究表明,夏季(6—9 月)的 NEP 除了与 PAR 相关性最高之外, VPD 的影响最大。唐 详^[18]在北京八达岭林场的人工林观测也证实了这一点,这与我们的研究结果一致。这可能是因为这一阶段 植物的叶面积较大,对空气中的湿度更为敏感,而土壤含水量较低时,根系可以从较深的土壤中吸水^[25]而不 影响碳吸收。我们也观测到 9 月份的土壤含水量升高会对碳吸收有抑制作用,这可能是因为 2017 年 9 月份 整体降水量与往年相比偏高^[26],而土壤中含水量变高会对根系呼吸产生抑制,进而影响植物叶片吸收碳的能力。昼夜温差大有利于碳积累这一现象在青藏高原东缘阿柔高寒草甸^[27]与海北高寒草甸^[28]都有发现,但是 这一现象在森林生态系统的研究中还未见报道。本研究发现在宝天曼地区主要生长季期间每日的昼夜温差 与每日的累积 NEE 有明显的负相关关系,但有一个阈值为 5.03℃,说明了昼夜温差对本地区碳吸收的重要 作用。

3.2 观测期内锐齿栎林生态系统的碳收支

利用白天的 30min 尺度的 NEE 和 PAR 的关系可以计算出每月的初始光能利用效率,最大光合速率等参数。锐齿栎林生长季的月平均初始光能利用效率 0.08 μmol CO₂ μmol⁻¹ photon 比千烟洲人工林的 0.032^[29]和黄河小浪底人工林^[23]的 0.02 高,也明显高于 Harvard 森林^[30]的 0.044 和鼎湖山常绿林^[31]的 0.034。与长白



图 8 生长季气温日较差和日均温对生态系统净碳交换日总量的影响 Fig.8 Effects of daily air temperature difference and daily average temperature on daily amount NEE during growing season

山阔叶红松林 6—8 月的 0.09^[29]和哀牢山老龄林^[32]的 0.07—0.11 接近。表明该锐齿栎林生态系统具有较高 的初始光能利用效率,一方面可能是因为拥有短暂生长季的落叶林比常绿林的光合利用效率高^[33];另一方面 可能因为观测对象所处的高海拔山区多云天气较多,导致散射辐射的比例较大,本研究结果与很多研究者认 为的光合利用效率的强度在散射辐射条件中是直射辐射 2 倍的结论^[34]相吻合。

2017 年观测点总生态系统生产力、生态系统呼吸和净生态系统生产力的年总量分别为 1099.3、529.9 和 569.4 g C/m²。方精云^[35]曾指出与样地实测数据相比较,涡度相关法所获得的 NEP 值可能偏高。一般来说,使用涡度相关法观测的夜间的 CO₂通量总体是偏低的^[14],使得对 Re 估算可能偏低,由此导致对碳汇强度的 估算可能偏高^[31]。中国区域报道的森林生态系统的 NEP 范围为-256—904 g C m⁻² a^{-1[18, 32]}。本研究得到的 569.4 g C/m²在这一范围内,这一值高于纬度相近的黄河小浪底人工林^[23]的年碳吸收量(355 g C/m²)。表明 宝天曼地区的天然锐齿栎林具有较高的碳吸收能力。研究区夜间温度明显低于白天温度,昼夜温差大,从而 有利于植被碳同化作用,同时海拔较高温度较低,尤其夜间和非生长季的低温抑制了土壤微生物和植物的呼吸作用^[36];生长季期间充足的水热,林龄又促使生态系统高的碳吸收量。上述原因叠加导致了宝天曼地区的 锐齿栎林是一个较大的碳汇。

3.3 通量观测结果的不确定性

本研究利用国际流行的涡度相关法第一次定量计算出了宝天曼锐齿栎林生态系统的年碳吸收量,生态系统呼吸和总生态系统生产力。虽然之前的研究表明本站点的通量数据的能量闭合度为67%,说明观测获取的数据是比较可靠的^[37],但仍然需要指出涡度相关法在测量夜间 NEE 时存在不确定性。王兴昌^[38]指出涡度相关法和生物量测定法,箱式法对比,会高估净生态系统生产力25%,低估生态系统呼吸10%,低估总生态系统生产力3%。目前大部分站点比较流行使用摩擦风速阈值剔除法来进行夜间 NEE 数据的筛选,但一些研究^[39-40]发现在一些站点并不存在摩擦风速的阈值,这种方法仍然会低估生态系统呼吸值,使用夜间最大呼吸法可以更准确地计算出真实的生态系统呼吸量。本文也初步探讨了当摩擦风速阈值为0.15 和 0.2 m/s 时年通量的大小,结果表明当摩擦风速阈值取 0.15 m/s 时,净生态系统生产力,生态系统呼吸和总生态系统生产

力分别为 566.4、525.9 和 1092.3 g C m⁻²a⁻¹; 而当阈值取 0.2 m/s 时,净生态系统生产力,生态系统呼吸和总生态系统生产力分别为 570.1、526.7 和 1096.8g C m⁻²a⁻¹。表明对于本站点而言,摩擦风速阈值在 0.2 m/s 以下对年通量的影响不是很大,但仍然要注意使用恰当的方法确定摩擦风速的阈值^[14]。本文计算得出的生态系统呼吸值为 529.9 g C m⁻²a⁻¹,陆海波^[41]在宝天曼的另外 3 块锐齿栎为优势种的样地测得的 2014 和 2015 年的土壤呼吸值分别为 497±22 和 603±21 g C m⁻²a⁻¹,可以看出在本站点使用涡度相关法测定生态系统呼吸时存在低估现象,低估的可能原因是忽略平流作用和储存通量低估,下一步要结合廓线数据使用夜间最大呼吸法^[39-40]更准确地计算夜间生态系统呼吸量。

4 结论

气候过渡带宝天曼地区的天然锐齿栎林在生长季(5—10)月份为碳汇,在非生长季各月为微弱的碳源, 净碳释放和碳吸收量分别在4月和7月份达到最大。生态系统呼吸随5 cm 土壤温度的升高而增加,Q₁₀值为 2.2。该锐齿栎林仍处于快速生长时期,具有较高的碳吸收能力,年碳吸收量达到569.4 g C/m²;研究区生长季 辐射强,雨热同期,有利于植物的碳累积,夜间低温和非生长季的低温也抑制了碳排放。在生长季,去除光合 有效辐射的影响后,夏季7、8月份,较高的 VPD 对于锐齿栎林的碳吸收有一定的抑制作用;生长季末期9月 份高的土壤含水量对碳吸收也产生了抑制,表明生长末期降水过多对于植物的碳吸收也有负面作用。

参考文献(References):

- Pachauri R K, Allen M R, Barros V R, Broome J, Cramer W, Christ R, Church J A, Clarke L, Dahe Q, Dasgupta P, Pachauri R K, Allen M R, Barros V R, Broome J, Cramer W, Christ R, Church J A, Clarke L, Dahe Q, Dasgupta P, Dubash N K, Edenhofer O, Elgizouli I, Field C B, Forster P, Friedlingstein P, Fuglestvedt J, Gomez-Echeverri L, Hallegatte S, Hegerl G, Howden M, Jiang K, Jimenez Cisneroz B, Kattsov V, Lee H, Mach K J, Marotzke J, Mastrandrea M D, Meyer L, Minx J, Mulugetta Y, O'Brien K, Oppenheimer M, Pereira J J, Pichs-Madruga R, Plattner G K, Pörtner H O, Power S B, Preston B, Ravindranath N H, Reisinger A, Riahi K, Rusticucci M, Scholes R, Seyboth K, Sokona Y, Stavins R, Stocker T F, Tschakert P, van Vuuren D, Van Ypserle J P. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: IPCC, 2014.
- [2] Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Pacala S W, McGuire A D, Piao S L, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. Science, 2011, 333(6045): 988-993.
- [3] Baldocchi D, Chu H S, Reichstein M. Inter-annual variability of net and gross ecosystem carbon fluxes: a review. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 249: 520-533.
- [4] Ma S Y, Baldocchi D, Wolf S, Verfaillie J. Slow ecosystem responses conditionally regulate annual carbon balance over 15 years in Californian oakgrass savanna. Agricultural and Forest Meteorology, 2016, 228-229: 252-264.
- [5] Saigusa N, Yamamoto S, Murayama S, Kondo H. Inter-annual variability of carbon budget components in an AsiaFlux forest site estimated by long-term flux measurements. Agricultural and Forest Meteorology, 2005, 134(1/4): 4-16.
- [6] 陈存根, 龚立群, 彭鸿, 刘晓正. 秦岭锐齿栎林的生物量和生产力. 西北林学院学报, 1996, 11(S1): 103-114.
- [7] 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.
- [8] 马少杰,李正才,王刚,刘荣杰,傅懋毅,周本智.集约和粗放经营下毛竹林土壤活性有机碳的变化.植物生态学报,2011,35(5): 551-557.
- [9] Liu Y C, Liu S R, Wan S Q, Wang J X, Luan J W, Wang H. Differential responses of soil respiration to soil warming and experimental throughfall reduction in a transitional oak forest in central China. Agricultural and Forest Meteorology, 2016, 226-227: 186-198.
- [10] 李春,何洪林,刘敏,苏文,伏玉玲,张雷明. ChinaFLUX CO2通量数据处理系统与应用. 地球信息科学, 2008, 10(5): 557-565.
- [11] Tanner C B, Thurtell G W. Anemoclinometer Measurements of Reynolds Stress and Heat Transport in the Atmospheric Surface Layer. Madison: University of Wisconsin, 1969.
- [12] Webb E K, Pearman G I, Leuning R. Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapour transfer. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society, 1980, 106(447): 85-100.
- [13] Zha T S, Kellomäki S, Wang K Y, Rouvinen I. Carbon sequestration and ecosystem respiration for 4 years in a Scots pine forest. Global Change Biology, 2004, 10(9): 1492-1503.
- [14] 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.
- [15] 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.

- [16] Schmid H P, Su H B, Vogel C S, Curtis P S. Ecosystem atmosphere exchange of carbon dioxide over a mixed hardwood forest in northern lower Michigan. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2003, 108(D14): 4417.
- [17] Xie J, Jia X, He G M, Zhou C X, Yu H Q, Wu Y J, Bourque C P A, Liu H, Zha T S. Environmental control over seasonal variation in carbon fluxes of an urban temperate forest ecosystem. Landscape and Urban Planning, 2015, 142: 63-70.
- [18] 唐祥,陈文婧,李春义,查天山,吴斌,王小平,贾昕.北京八达岭林场人工林净碳交换及其环境影响因子.应用生态学报,2013,24 (11):3057-3064.
- [19] Song X Z, Chen X F, Zhou G M, Jiang H, Peng C H. Observed high and persistent carbon uptake by Moso bamboo forests and its response to environmental drivers. Agricultural and Forest Meteorology, 2017, 247: 467-475.
- [20] Black T A, Den Hartog G, 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(3): 219-229.
- [21] 赵晓松,关德新,吴家兵,张弥,金昌杰,韩士杰.长白山阔叶红松林 CO2通量与温度的关系.生态学报,2006,26(4):1088-1095.
- [22] Ewers B E, Mackay D S, Samanta S. Interannual consistency in canopy stomatal conductance control of leaf water potential across seven tree species. Tree Physiology, 2007, 27(1): 11-24.
- [23] Tong X J, Meng P, Zhang J S, Li J, Zheng N, Huang H. Ecosystem carbon exchange over a warm-temperate mixed plantation in the lithoid hilly area of the North China. Atmospheric Environment, 2012, 49: 257-267.
- [24] 陈文婧,李春义,何桂梅,王小平,查天山,贾昕.北京奥林匹克森林公园绿地碳交换动态及其环境控制因子[J]. 生态学报, 2013, 33 (20):6712-6720..
- [25] Tang Y K, Wen X F, Sun X M, Zhang X Y, Wang H M. The limiting effect of deep soilwater on evapotranspiration of a subtropical coniferous plantation subjected to seasonal drought. Advances in Atmospheric Sciences, 2014, 31(2): 385-395.
- [26] 刘彦春,尚晴,王磊,田野,琚煜熙,甘家兵.气候过渡带锐齿栎林土壤呼吸对降雨改变的响应.生态学报,2016,36(24):8054-8061.
- [27] 王海波,马明国,王旭峰,谭俊磊,耿丽英,于文凭,家淑珍.青藏高原东缘高寒草甸生态系统碳通量变化特征及其影响因素.干旱区资源与环境,2014,28(6):50-56.
- [28] Gu S, Tang Y H, Du M Y, Kato T, Li Y N, Cui X Y, Zhao X Q. Short term variation of CO₂ flux in relation to environmental controls in an alpine meadow on the Qinghai Tibetan Plateau. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2003, 108(D21): 4670.
- [29] Zhang L M, Yu G R, Sun X M, Wen X F, Ren C Y, Fu Y L, Li Q K, Li Z Q, Liu Y F, Guan D X, Yan J H. Seasonal variations of ecosystem apparent quantum yield (α) and maximum photosynthesis rate (P_{max}) of different forest ecosystems in China. Agricultural and Forest Meteorology, 2006, 137(3/4): 176-187.
- [30] Wofsy S C, Goulden M L, Munger J W, Fan S M, Bakwin P S, Daube B C, Bassow S L, Bazzaz F A. Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. Science, 1993, 260(5112): 1314-1317.
- [31] 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.
- [32] Tan Z H, Zhang Y P, Schaefer D, Yu G R, Liang N S, Song Q H. An old-growth subtropical Asian evergreen forest as a large carbon sink. Atmospheric Environment, 2011, 45(8): 1548-1554.
- [33] Falge E, Tenhunen J, Baldocchi D, Aubinet M, Bakwin P, Berbigier P, Bernhofer C, Bonnefond J M, Burba G, Clement R, Davis K J, Elbers J A, Falk M, Goldstein A H, Grelle A, Granier A, Grünwald T, Guðmundsson J, Hollinger D, Janssens I A, Keronen P, Kowalski A S, Katul G, Law B E, Malhi Y, Meyers T, Monson R K, Moors E, Munger J W, Oechel W, Tha Paw U K, Pilegaard K, Rannik Ü, Rebmann C, Suyker A, Thorgeirsson H, Tirone G, Turnipseed A, Wilson K, Wofsy S. Phase and amplitude of ecosystem carbon release and uptake potentials as derived from FLUXNET measurements. Agricultural and Forest Meteorology, 2002, 113(1/4): 75-95.
- [34] Gu L H, Baldocchi D, Verma S B, Black T A, Vesala T, Falge E M, Dowty P R. Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2002, 107(D6): 4050.
- [35] 方精云,黄耀,朱江玲,孙文娟,胡会峰.森林生态系统碳收支及其影响机制.中国基础科学,2015,17(3):20-25.
- [36] Chang S C, Tseng K H, Hsia Y J, Wang C P, Wu J T. Soil respiration in a subtropical montane cloud forest in Taiwan. Agricultural and Forest Meteorology, 2008, 148(5): 788-798.
- [37] 牛晓栋,刘晓静,刘世荣,孙鹏森.亚热带-暖温带过渡区天然栎林的能量平衡特征.生态学报,2018,38(18):6701-6711.
- [38] Wang X C, Wang C K, Bond-Lamberty B. Quantifying and reducing the differences in forest CO₂-fluxes estimated by eddy covariance, biometric and chamber methods: a global synthesis. Agricultural and Forest Meteorology, 2017, 247: 93-103.
- [39] Van Gorsel E, Leuning R, Cleugh H A, Keith H, Suni T. Nocturnal carbon efflux: reconciliation of eddy covariance and chamber measurements using an alternative to the u * -threshold filtering technique. Tellus B, 2007, 59(3): 397-403.
- [40] Van Gorse, E, Delpierre N, Leuning R, Black A, Munger J W, Wofsy S, Aubinet M, Feigenwinter C, Beringer J, Bonal D, Chen B Z, Chen J Q, Clement R, Davis K J, Desai A R, Dragoni D, Etzold S, Grünwald T, Gu L H, Heinesch B, Hutyra L R, Jans W W P, Kutsch W, Law B E, Leclerc M Y, Mammarella I, Montagnani L, Noormets A, Rebmann C, Wharton S. Estimating nocturnal ecosystem respiration from the vertical turbulent flux and change in storage of CO₂. Agricultural and Forest Meteorology, 2009, 149(11): 1919-1930.
- [41] 陆海波. 降水减少对暖温带锐齿栎林土壤碳循环关键过程的影响[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.