

DOI: 10.5846/stxb202204020841

朱牛,王金牛,王旭峰,罗栋梁,申承,盖艾鸿.三江并流核心区亚高山森林非生长季净生态系统 CO₂ 交换量及其影响因素.生态学报, 2023, 43 (14): 5967-5979.

Zhu N, Wang J N, Wang X F, Luo D L, Shen C, Gai A H. Net ecosystem CO₂ exchange and its influencing factors in non-growing season at a sub-alpine forest in the core Three Parallel Rivers region. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43 (14): 5967-5979.

三江并流核心区亚高山森林非生长季净生态系统 CO₂ 交换量及其影响因素

朱 牛^{1,2,3}, 王金牛^{1,3,*}, 王旭峰⁴, 罗栋梁⁴, 申 承^{1,3}, 盖艾鸿²

1 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

2 甘肃农业大学资源与环境学院, 兰州 730070

3 西藏生态安全屏障生态监测网络芒康生态监测站, 昌都 854500

4 中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000

摘要:采用开路式涡度相关系统, 针对三江并流核心区西藏红拉山滇金丝猴自然保护区, 通过测量和分析非生长季亚高山常绿针叶林净生态系统碳交换量 (NEE), 探讨了亚高山森林非生长季 CO₂ 通量特征及其主要影响因子。保护区常绿针叶林 NEE 值在非生长季具有明显“U”型变化曲线, 白天表现为碳吸收, 夜间表现为碳释放, 日间 CO₂ 吸收高峰介于 12:00 到 15:00 之间, 平均每天碳汇时间在 10 h 左右。非生长季各月 NEE 大小依次为: 4 月 > 3 月 > 2 月 > 11 月 > 1 月 > 12 月。研究期内气温 (*T*)、相对湿度 (*RH*)、饱和水汽压差 (*VPD*) 和光合有效辐射 (*PAR*) 等气象因子对净生态系统 CO₂ 交换量影响显著。此外, 森林碳吸收对温度响应敏感, 光合作用在整个非生长季较为明显。各影响因子中光合有效辐射对碳交换影响最大; 夜间 NEE 与 5 cm 土壤温度呈极显著相关性 ($P < 0.01$) 且 NEE 随着土壤温度升高而增大; 整个非生长季 NEE、生态系统呼吸量 (*Re*) 和总生态系统 CO₂ 交换量 (*GEE*) 分别为 -596.759 g CO₂/m²、582.849 g CO₂/m² 和 -1179.608 g CO₂/m²。该亚高山常绿针叶林生态系统与青藏高原其他生态系统类型相比具有明显的碳汇功能。

关键词: 涡度相关; 碳通量; 环境因子; 常绿针叶林; 青藏高原

Net ecosystem CO₂ exchange and its influencing factors in non-growing season at a sub-alpine forest in the core Three Parallel Rivers region

ZHU Niu^{1,2,3}, WANG Jinniu^{1,3,*}, WANG Xufeng⁴, LUO Dongliang⁴, SHEN Cheng^{1,3}, GAI Aihong²

1 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Chengdu 610041, China

2 College of Resources and Environmental Sciences, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

3 Mangkang Ecological Monitoring Station, Tibet Ecological Security Barrier Ecological Monitoring Network, Qamdo 854500, China

4 Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Science, Lanzhou 730000, China

Abstract: In this study, the open-circuit eddy covariance system was used to measure and analyze the carbon dioxide exchange (NEE) flux of the sub-alpine evergreen coniferous forest net ecosystem exchange in the Qinghai-Tibet Plateau during the non-growing season. The study area is located in the Hongla Mountain Yunnan snub-nosed monkey National Nature Reserve, belonging to the core area of the Three Parallel Rivers in the Tibet Autonomous Region. The characteristics of CO₂ flux in the non-growing season of subalpine forest and its main influencing factors were further discussed. The NEE value of evergreen coniferous forest in the Nature Reserve is manifested as an obvious ‘U’ curve in the non-growing season.

基金项目: 中国科学院西部之光西部青年学者项目 (2021XBZG-XBQNXZ-A-007); 中国国家自然科学基金项目 (31971436); 西北生态环境与资源研究院, 冰冻圈科学国家重点实验室项目 (SKLCS-OP-2021-06)

收稿日期: 2022-04-02; 网络出版日期: 2023-03-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangjn@cib.ac.cn

It shows carbon absorption in the daytime and carbon release in the night. The diurnal CO_2 indicated its absorption peak from 12:00 to 15:00, with 10 h average daily carbon sink time. March, February, November, January, and December follow April in the order of monthly NEE during non-growing season. During the study period, meteorological factors, i.e., air temperature (T), relative humidity (RH), saturated vapor pressure deficit (VPD), and photosynthetically active radiation (PAR) had significant effects on carbon exchange. The results showed that forest carbon absorption was sensitive to temperature and the photosynthesis obviously throughout the whole non-growing season. Among the influencing factors, photosynthetically active radiation had the greatest impact on carbon exchange; NEE at night was highly significantly correlated with 5 cm soil temperature ($P < 0.01$) and increased with soil temperature. In the whole non-growing season, NEE, Re and GEE were $-596.759 \text{ g CO}_2/\text{m}^2$, $582.849 \text{ g CO}_2/\text{m}^2$ and $-1179.608 \text{ g CO}_2/\text{m}^2$, respectively. This subalpine forest ecosystem has obvious carbon sink function in comparison with other ecosystem types on the Qinghai-Tibet Plateau.

Key Words: eddy covariance; carbon flux; environmental factors; evergreen coniferous forest; Qinghai-Tibet Plateau

CO_2 是动植物呼吸作用的产物之一,同时也是植物光合作用的重要原料,生态系统中 CO_2 的浓度动态变化可以表征植物的生产力^[1]。工业革命后,化石燃料的使用使得大气中主要温室气体 CO_2 的浓度大幅增加,近年来以全球变暖为主的气候变化态势日趋紧迫^[2],其对全球变暖的影响占主要温室气体贡献的 70%^[3]。为了准确了解陆地生态系统乃至全球气候变化规律与趋势,长期测量主要温室气体 CO_2 是非常必要的^[4],由于高寒地区生态系统的复杂性和多样性,在近百年全球气候变化及人类活动干扰逐步加剧的背景下,使得碳循环特征具有明显的地域特征及异质性与不确定性^[5]。目前对高寒生态系统的碳循环规律、源汇分布及其影响因子的探讨已成为全球碳循环研究的热点^[6]。涡度相关法作为陆地生态系统碳通量测量的主要方法,广泛应用于农田、城市、湿地、森林及草地等生态系统 CO_2 通量的研究^[7],并在全球范围内逐步形成成熟全面的通量观测网络,诸如欧洲通量网、美洲通量网和亚洲通量观测网等,中国通量观测网络目前也已完善,并包含了多个生态系统类型。鉴于森林生态系统的复杂特征以及其他方法的局限性,涡度相关法已成为研究该生态系统碳循环的公认可靠方法之一^[8]。

森林生态系统作为陆地生态系统中最大的碳库,其储积量的任何变化都可能影响到 CO_2 在大气中的浓度^[9]。森林生态系统碳交换的动态变化除了与树种或者林分结构密切相关外,还受限于环境因子的影响^[10],如温度影响土壤微生物活动与光合作用有关酶活性,降水不足或过多影响根系对养分吸收^[11],太阳辐射能直接影响植物光合原料 CO_2 的有效转化^[12]。全球环境变化下森林对 CO_2 的吸收已然成为不容忽视的研究重点,Oliveira^[13]等的研究表明,因森林退化导致的 CO_2 变动将直接影响大气中温室气体的含量。在美国科罗拉多州亚高山森林中,持续性的风增强了 CO_2 的扩散^[14]。一项在瑞士阿尔卑斯亚高山的研究表明,森林生态系统的生产力水平也会受到上一年天气的影响^[15]。基于涡度相关研究方法的结果是了解森林生态系统碳吸收、排放和净生态系统碳交换(NEE)时空动态变化的重要依据,多因子驱动下的森林生态系统碳库动态值得进一步探索,有助于深入认识碳循环的驱动机理。

青藏高原是世界上海拔最高、面积最广的高原,拥有多样的陆地生态系统,也是最容易受到全球气候变化影响的地区之一^[16]。由于生态系统碳循环功能直接影响气候变化和可持续发展,中国领导人在第七十五届联合国大会一般性辩论上明确指出要做好碳达峰、碳中和工作^[17]。逐步加剧的人类活动和气候变化正在导致青藏高原生态环境发生巨大变化,影响高寒生态系统功能多样性与服务,正确评估青藏高原森林 CO_2 循环机制,对解决高寒生态环境问题以及构建青藏高原生态安全屏障具有重要的指导意义^[18]。当前已有不少关于青藏高原灌丛、农田、水体等的温室气体排放或碳交换研究,但是青藏高原亚高山森林碳通量研究数量不多(仅在贡嘎山、祁连山东部等少数点位),整个区域尚存在很多数据空白点。冬季通常被认为是植物休眠的时期,仅有少数常绿植物在适宜环境下能进行光合作用^[19-20],亚高山针叶林作为高寒地区主要的生态系统之一,其相对活跃的光合作用是冬季鲜明的特点,虽然此类生态系统非生长季对 CO_2 吸收的贡献远不及生长季,但长期的碳汇地位仍对整个生态系统具有重要意义。本研究基于涡度相关法,选取了芒康县红拉山滇金丝猴

国家自然保护区 2020 年 11 月—2021 年 4 月共计 6 个月(非生长季)的 CO₂ 通量数据,利用通量数据特征和气象因子观测结果研究亚高山针叶林净生态系统碳交换量不同时间尺度(日变化、月变化及非生长季变化)的变化特征,并进一步探讨了多个气象因子与净生态系统碳交换量的相关性,以此评估自然保护区森林的碳交换潜力,获得研究区碳源/汇性质和大小,为今后准确估算高寒地区森林碳收支及模型模拟提供数据基础和本底支撑。

1 材料与方 法

1.1 研究地概况

本研究区位于西藏自治区昌都市芒康县红拉山滇金丝猴自然保护区(29.28633°N,98.69096°E),该样地海拔 3755 m,地处中国川、滇、藏三省交界地区的三江并流核心区,位于青藏高原东南缘部的横断山区腹地,高山云岭,峡谷并行。研究区位置如图 1 所示,区域气候环境复杂多样,受西南季风和东南季风的影响,山区立体气候特征明显,水热条件垂直差异显著。研究观测期为 2020 年 11 月—2021 年 4 月,该区域冬季日温差较大、干燥,夏季温暖、湿润,气候类型为典型的山地气候,平均日照时数为 10 h 以上,年平均气温 5℃,年均降水量 600 mm 左右,昼夜温差大,以川西云杉林(*Picea likiangensis* var. *rubescens*)、鳞皮冷杉林(*Abies squamata*)、大果圆柏林(*Sabina tibetica* Kom)、黄果冷杉林(*Abies ernestii*)等群落为主,间或生长有一些高山栎(*Quercus aquifolioides*)、高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)等灌丛,植被盖度为 70%—80%,植被资源丰富,土壤以山地暗棕壤为主。

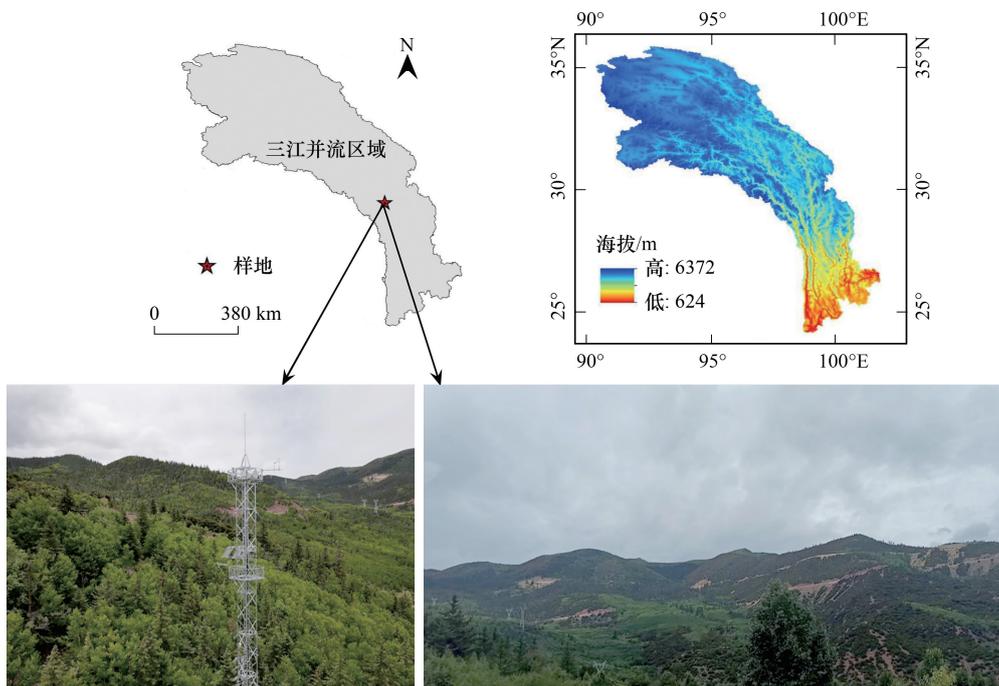


图 1 研究区域地理位置

Fig.1 Geographical location of the study area

为进一步比较和明确本研究地在青藏高原生态系统碳收支中的地位,本文引用收集了以下另外三个高寒生态系统研究年份内同期的观测站点信息(表 1)与结果,用 Get Data Graph Digitizer(2.24 版本)软件对数据提取并进行了相应转换,在文后与本研究结果做了平行对比,以期获得更为广泛的高寒生态系统碳排放/吸收特征。

1.2 通量测量系统

生态系统 CO₂ 交换量通量数据采自芒康站涡度塔,涡度塔测量范围内下垫面以稀疏小树和零星灌丛为主,地面除了高寒草本植物外尚有苔藓呈垫状分布,地形有所起伏,但是变化不甚明显,坡度大于 5°。现场

NEE 测定采用涡度相关(EC)系统,本系统采用微气象学湍流涡动协方差方法,利用三维超声风速仪(Wind Master, Gill, 英国)和开路式红外 CO₂/H₂O 分析仪(LI-7500DS, Li-Cor, 美国)在距地面 40 m 处测量了 CO₂ 通量,采样频率为 10 Hz,同时还设有微气象监测仪,用以持续监测空气温湿度(HMP155A, Vaisala, Finland)、土壤温度(TEROS11, Li-Cor, 美国)和光合有效辐射(LI-190R, Li-Cor, 美国)等环境变量,地上传感器距地 35 m,观测塔数据采集器型号为 SmartFlux 3(Li-Cor, 美国)。

表 1 青藏高原不同生态系统监测站及主要信息

Table 1 Different Ecosystem Monitoring Stations and Main Information in Qinghai-Tibet Plateau

站点名称 Site names	站点位置 Site positions	经纬度 Longitude and latitude	海拔 Altitude/m	主要植被类型 Main vegetation types	年均温 Mean annual temperature/°C	年降水量 Mean annual precipitation/mm
阿柔站 ^[21]	青海省祁连县中东部阿柔乡瓦王滩牧场	100°27'E, 38°03'N	3033	高寒草甸	0.7	400
贡嘎山站 ^[22]	中国科学院贡嘎山高山生态系统观测试验站	101°59'E, 29°57'N	3300	高寒森林	4	1938
海北站 ^[23]	中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站试验区	101°19'E, 37°37'N	3200	高寒灌丛	-1.7	580

涡度相关技术由澳大利亚微气象学家 Swinbank 于 1951 年提出,该方法可用于测量平坦下垫面碳垂直输送通量,此方法实现了生态系统碳通量的连续且直接观测^[24],其主要原理是通过测定指定高度的物理量脉动与风速脉动的协方差来确定地表与大气间的湍流通量。湍流输送是近地面与大气进行气体交换的主要形式,当下垫面均质且平坦,仅考虑物质在垂直方向上的湍流输送时^[25],区域内的 CO₂ 通量 F_c ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 或 $\text{mg m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 可由下式计算:

$$F_c = \overline{W'CO_2'} \quad (1)$$

式中 W' 为三维风速的垂直方向的脉动值 (m/s), CO_2' 为仪器测得的 CO₂ 摩尔浓度 ($\mu\text{mol/m}^3$) 的脉动值,上划线表示半小时时间段内的平均值。当 F_c 为正值时,表示该时间段内下垫面为碳排放,当 F_c 为负值时则表现为碳吸收。

1.3 通量数据处理

(1) 通量数据预处理

EC 系统采样频率为 10 Hz,采集的原始 10Hz 数据通过由 LI-7500DS 的内置模块 EddyPro 软件(EddyPro 7.06, Li-Cor, 美国)进行在线计算,EddyPro 软件在线计算过程包括对通量数据异常值检测、消除延迟、二次坐标旋转^[26]、超声温度修正^[27]、频率修正^[28]以及密度(WPL)修正^[29-30],剔除由于断电或雨、雪以及尘粒等环境因素对仪器的干扰而产生的异常值,校正了由于下垫面非均一平坦造成的误差,最后获得带有数据质量标识的半小时通量数据。

(2) 数据质量控制

从 EC 系统获得的带有数据质量标识的半小时通量数据要用于研究还需要对其进一步筛选,EddyPro 软件根据“0-1-2”质量评价方法^[31],综合湍流平稳性将通量结果分为 3 个质量等级;0 表示数据质量优,1 表示数据质量中,2 表示数据质量低。

进一步控制数据质量:①剔除夜间通量值小于零的 CO₂ 通量数据,植物在夜间没有光合作用,故 CO₂ 通量不可能为负值^[32];②根据谱分析剔除通量数据中明显有异于正常值的数值;③EC 系统有其自身缺陷,其更有利于白天空气对流较强时 CO₂ 通量的测量,而在夜间大气层结构则相对稳定、对流弱的天气条件下,会发生平流/泄流效应,且湍流运动以小涡运动为主,会造成仪器响应不足,导致 CO₂ 测量值偏低^[33]。因此,最终还需要根据摩擦风速 U^* 为标准^[34]对数据进一步控制,删除了夜间 $U^* < 0.2\text{m/s}$ 的数据。

(3) 数据插补

当因系统故障、偏差或是外界干扰,导致测量时间段内的通量数据缺失时,需对缺失的 CO₂ 等通量数据进行有效插补,常用的缺失数据插补方法有:平均日变化法、查表法和非线性回归法等。本研究对数据先采用平均昼夜变化法(MDV)进行插补^[35],对缺失数据用相邻 7 天同时刻数据的平均值进行替代,插补过程中将白天数据和夜间数据分开处理。插补后数据若仍有部分缺失,则采用非线性回归法插补,即对一定时段内有效的通量数据与气象数据建立回归统计模型,最后利用统计关系模型估算值来替换那些质量不可靠或缺失的通量数据。研究观测期间总共获得数据 8494 条,其中有效数据 5698 条,经质量控制后插补数据 2990 条,总体数据质量评估良好。数据插补后的结果如图 2 所示。

(4) 通量数据拆分

净生态系统 CO₂ 交换量可用下式表示:

$$NEE = F_c + F_s \quad (2)$$

式中 NEE 表示净生态系统 CO₂ 交换量, F_c 表示某一时段内的通量观测值, F_s 表示森林冠层 CO₂ 储量,其中 F_s 为零,同样 NEE 为正值表明生态系统向大气中释放 CO₂,即为碳源;NEE 为负值则表明生态系统从大气中吸收 CO₂,即为碳汇。

采用米氏方程(Michaelis-Menten)模型^[36]来拟合白天 NEE(NEE_{day})和光合有效辐射(Photosynthetically Active Radiation, PAR) ($PAR \geq 15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)的关系:

$$NEE_{day} = \frac{a \times PAR \times P_{max}}{a \times PAR + P_{max}} - R_{day} \quad (3)$$

式中: a ($\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol PAR}$) 为表观光合量子效率,表征光合作用中的光能最大转化效率; PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 为光合有效辐射; P_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 为表观最大光合速率; R_{day} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 为白天暗呼吸速率。 a 、 P_{max} 和 R_{day} 通过非线性拟合,处理软件为 Origin 8.0(Originlab Corporation, 美国)。

夜间 NEE(NEE_{night}) 使用土壤呼吸和土壤温度的指数函数^[37]进行建模,如下所示:

$$NEE_{night} = a \times \exp^{(bt)} \quad (4)$$

a 和 b 是估计的参数值, t 是在 5 cm 深度测得的土壤温度。

利用呼吸模型(式 4),用夜间 NEE 与土壤 5 cm 深度温度建立函数关系,计算出夜间生态系统呼吸 R_{night} ,拟合后得到模型中参数为 $a=0.0343$ 、 $b=0.0367$,将此参数应用到白天,得到白天的生态系统呼吸 R_{day} ,利用白天的 NEE 减去 R_{day} 推算出白天的 GEE。最后获得不同时间尺度上的 NEE、 Re 和 GEE 值。

$$GEE = NEE - Re \quad (5)$$

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

GEE 表示总生态系统 CO₂ 交换量, Re 表示生态系统呼吸量。

2 结果与分析

2.1 不同时间尺度 CO₂ 通量变化特征

2.1.1 非生长季不同月份平均日变化及主要环境因子变化规律

对研究期间 2020 年 11 月—2021 年 4 月通量数据逐月取相同时刻平均值,得到净生态系统碳交换量

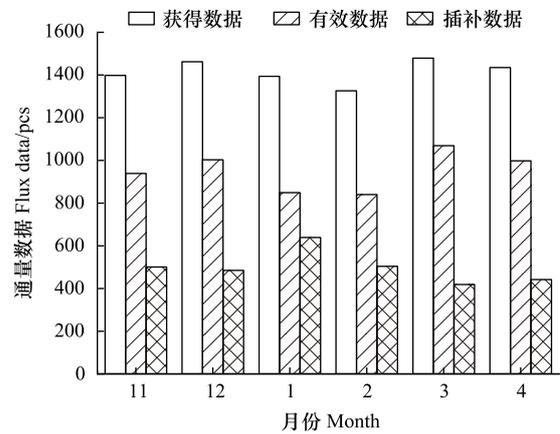
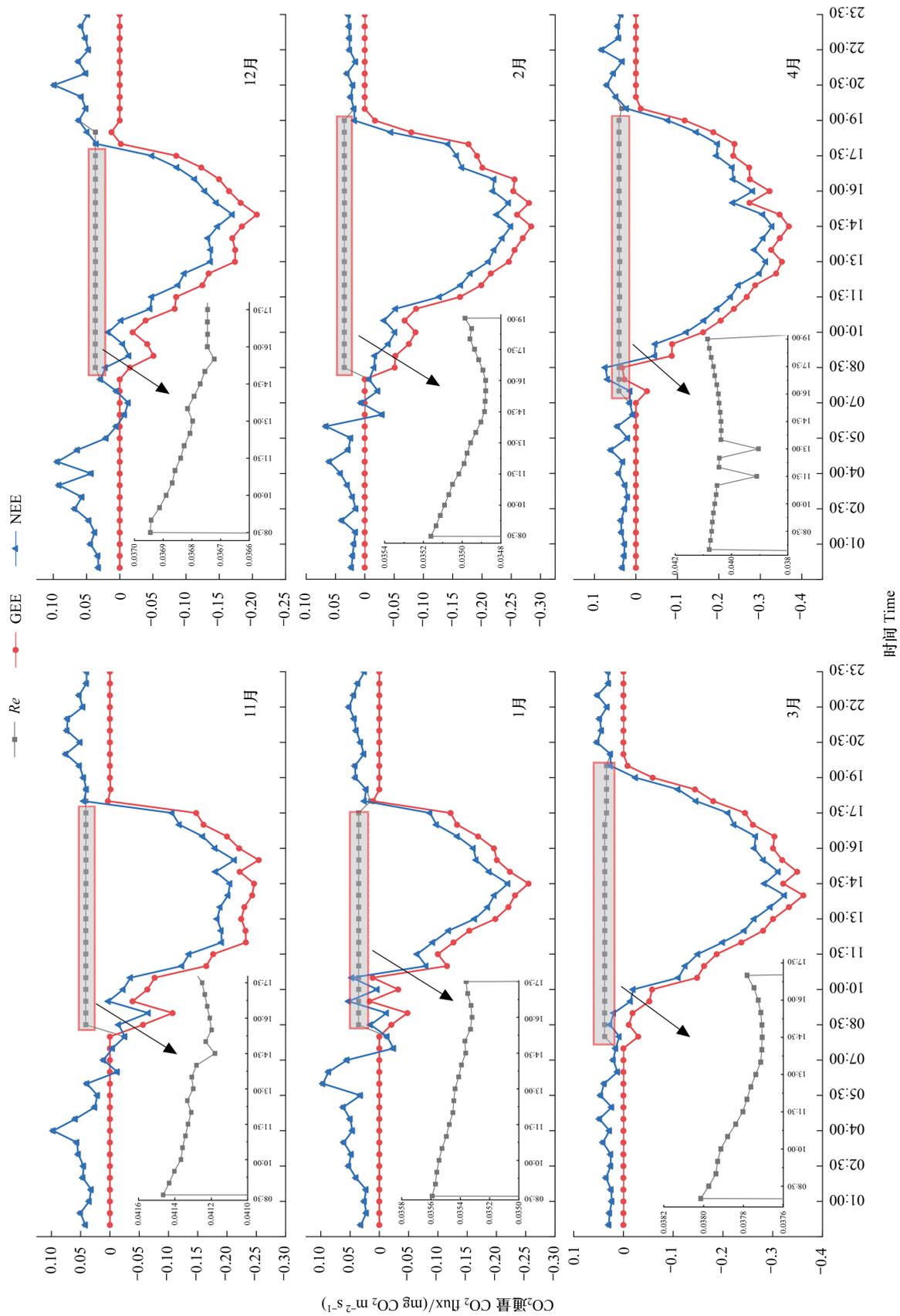


图 2 非生长季有效通量数据与插补通量数据
Fig. 2 Effective flux data and interpolated flux data in non-growing season

NEE 月平均日变化(图 3)。由图可以看出,非生长季 NEE 通量变化在每月都表现出明显的“U”形曲线特征,夜间为正值,表现为排放,即碳源,数值越大表示释放 CO₂越多,白天大部分为负值,表现为 CO₂吸收,为碳



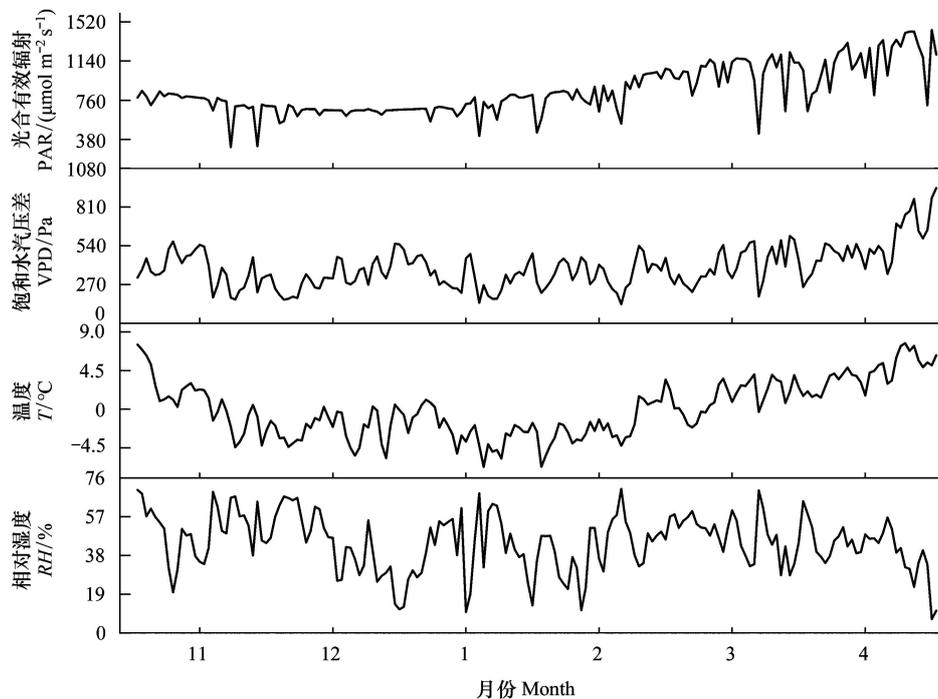


图3 非生长季 CO₂ 通量平均日变化及主要环境因子变化规律

Fig.3 Average daily variation of CO₂ flux and main environmental factors in non-growing season

汇,数值越小表示吸收 CO₂ 越多。研究期间样地 CO₂ 通量日变化明显,其中 12 月份吸收值最小,4 月份吸收值最大。NEE 各月平均日变化排放与吸收极值为:11 月 (0.097 mg CO₂ m⁻² s⁻¹, -0.213 mg CO₂ m⁻² s⁻¹)、12 月 (0.099 mg CO₂ m⁻² s⁻¹, -0.170 mg CO₂ m⁻² s⁻¹)、1 月 (0.097 mg CO₂ m⁻² s⁻¹, -0.220 mg CO₂ m⁻² s⁻¹)、2 月 (0.068 mg CO₂ m⁻² s⁻¹, -0.249 mg CO₂ m⁻² s⁻¹)、3 月 (0.053 mg CO₂ m⁻² s⁻¹, -0.323 mg CO₂ m⁻² s⁻¹)、4 月 (0.074 mg CO₂ m⁻² s⁻¹, -0.329 mg CO₂ m⁻² s⁻¹)。植物光合作用受光照、温度等的限制,在不同月份由于日照时间的不同,净生态系统交换量吸收与排放之间的转换时刻也在发生着改变,以 -0.05 mg CO₂ m⁻² s⁻¹ 为界限,由 CO₂ 排放转为 CO₂ 吸收最早月份为 11 月 (9:00),最晚为 12 月 (11:00),由 CO₂ 吸收转为 CO₂ 排放最早月份为 12 月 (17:30),最晚为 4 月 (19:30)。研究期主要环境因子光合有效辐射、饱和水汽压差 (VPD)、温度 (T) 和相对湿度 (RH) 变化较大,光合有效辐射和温度均表现出随月份推移先减小后增大趋势,这一点与 NEE 值变化相一致。由于夜间没有光合作用,因此 $NEE_{\text{night}} = R_{\text{night}}$, GEE 随着 NEE 与 R_e 的变化而变化,最小值出现在 4 月 (-0.369 mg CO₂ m⁻² s⁻¹),且最小值随着月份增加而减小,GEE 和 NEE 一样也表现出明显“U”形曲线特征。

2.1.2 非生长季净 CO₂ 交换量月变化

2020 年 11 月—2021 年 4 月期间,研究样地森林生态系统各月份 NEE 积累均为负值。由于温度、湿度与光照等环境因子的限制作用,随着时间的推移 11 月底 NEE 变化值有增大的趋势,最大平均值出现在 11 月 23 日 (-0.002 mg CO₂ m⁻² s⁻¹)。12 月碳排放较为明显,最大为 12 月 9 日 (0.036 mg CO₂ m⁻² s⁻¹),1 月上旬出现最大值为 1 月 6 日 (0.051 mg CO₂ m⁻² s⁻¹),之后各月变化中每日平均基本都小于 0 mg CO₂ m⁻² s⁻¹。受雨雪、天气因子影响,日变化可能出现波动,NEE 总体随着时间的变化逐渐减小,表现出冠层光合作用增强趋势。

2.2 非生长季 NEE 变化规律及与其他生态系统特征对比

非生长季冠层大气 CO₂ 浓度呈现出先升高后下降的趋势 (图 5, 芒康站),冠层吸收 CO₂ 速率在 12 月相对最小,为 (-0.004±0.011) mg CO₂ m⁻² s⁻¹,在 4 月份相对最大,为 (-0.072±0.020) mg CO₂ m⁻² s⁻¹,振幅约为 0.068 mg CO₂ m⁻² s⁻¹,并由此可以反映出大气 CO₂ 浓度的变化。由图可以看出,在整个非生长季样地表现为碳汇,其

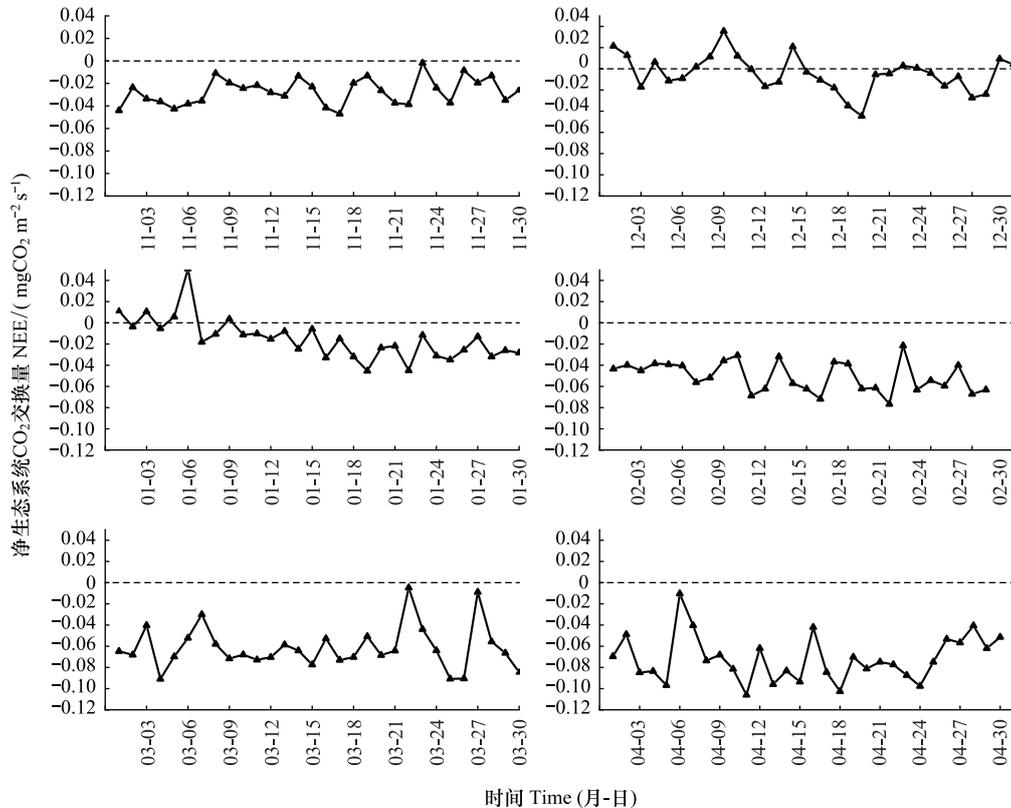


图4 非生长季不同月份日平均净生态系统碳交换量(NEE)变化规律

Fig.4 Variation of daily average NEE in different months of non-growing season

中11月、12月和1月吸收能力较弱,结合图4可以看出极值出现在十二月中上旬,往后随着植物光合作用增强大气 CO_2 浓度逐渐下降至最低值。与其他高寒生态系统(图5,贡嘎山站,阿柔站,海北站)观测结果比较后发现,两处森林站点所在地均表现出冬季碳汇特征,但 CO_2 吸收能力略有差异,芒康站点碳汇能力更强。草甸和灌丛生态系统在研究期间则表现出先下降后上升的碳源趋势。

2.3 净生态系统碳交换量 NEE 与主要环境因子的关系

以月尺度上统计的数据为依据,因夜间没有阳光辐射,故 PAR 只选取白天数据,将研究地环境因子对 NEE 的影响进行单一因子和综合因子的回归分析,结果见图6。NEE 与 PAR、RH、VPD 和 T 呈非线性关系,且 $P < 0.01$, 回归结果极显著,NEE 随着 T 、VPD 和 PAR 的增大而减小,随着 RH 的增大而增大。由于 NEE 负值表示碳吸收,正值表示碳排放,从而可知所选取环境因子对碳吸收有着明显促进作用,且由 $R^2(\text{PAR}) > R^2(\text{VPD}) > R^2(T)$ 可以看出光合有效辐射是制约生态系统碳吸收的主要因子,且研究样地碳排放效率对温度响应敏感。

为进一步探究 NEE 与环境因子的关系,将环境因子作为自变量,NEE 作为因变量进行多元回归分析,建立的最优回归方程为: $\text{NEE} = 0.326T - 0.056RH - 0.014VPD - 0.003PAR + 8.083$ ($R^2 = 0.90, P < 0.01$),此回归方程结果良好,能够解释 90% 的 NEE 值。

2.4 NEE、 R_e 和 GEE 的月总量变化

5 cm 土壤温度作为制约生态系统呼吸的主要因子之一,通过影响土壤微生物活动以及根系呼吸影响 NEE。结果如图7所示,夜间 NEE 与 5 cm 土壤温度呈极显著相关性($P < 0.01$)且 NEE 随着土壤温度升高而升高。4月总 NEE 值最小($-186.122 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ 月}^{-1}$),12月最大($-10.359 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ 月}^{-1}$);GEE 最大值与最小值月份与 NEE 相同,最大值与最小值分别为 $-122.617 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ 月}^{-1}$ 和 $-286.978 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ 月}^{-1}$; R_e 最大值为

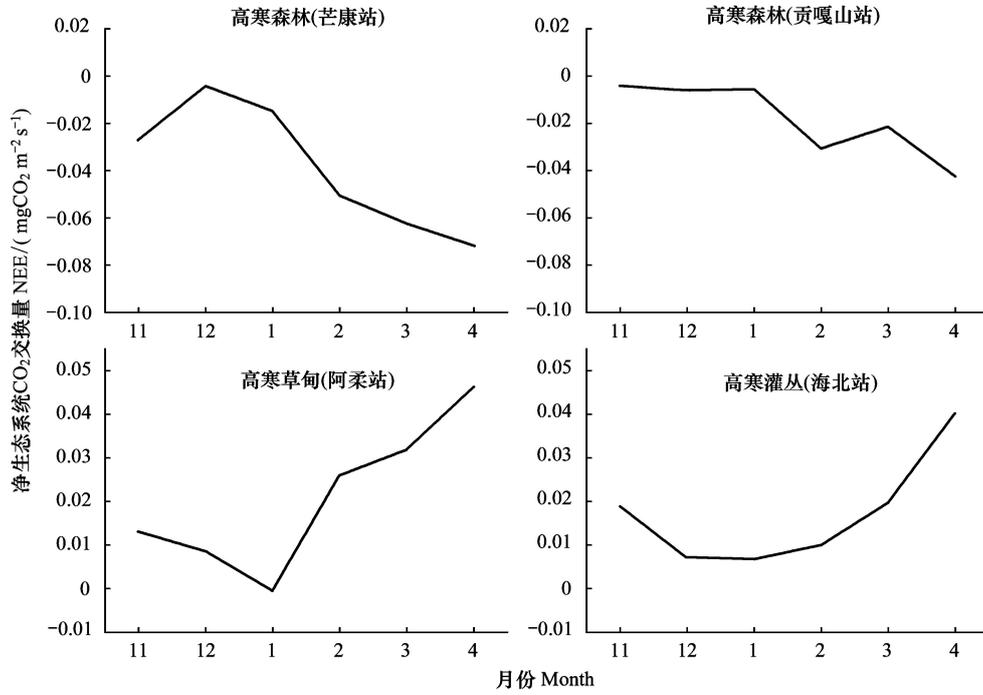


图 5 非生长季 NEE 变化规律及其与其他高寒生态系统的对比

Fig.5 Variation of NEE in non-growing season and its comparison with other alpine ecosystems

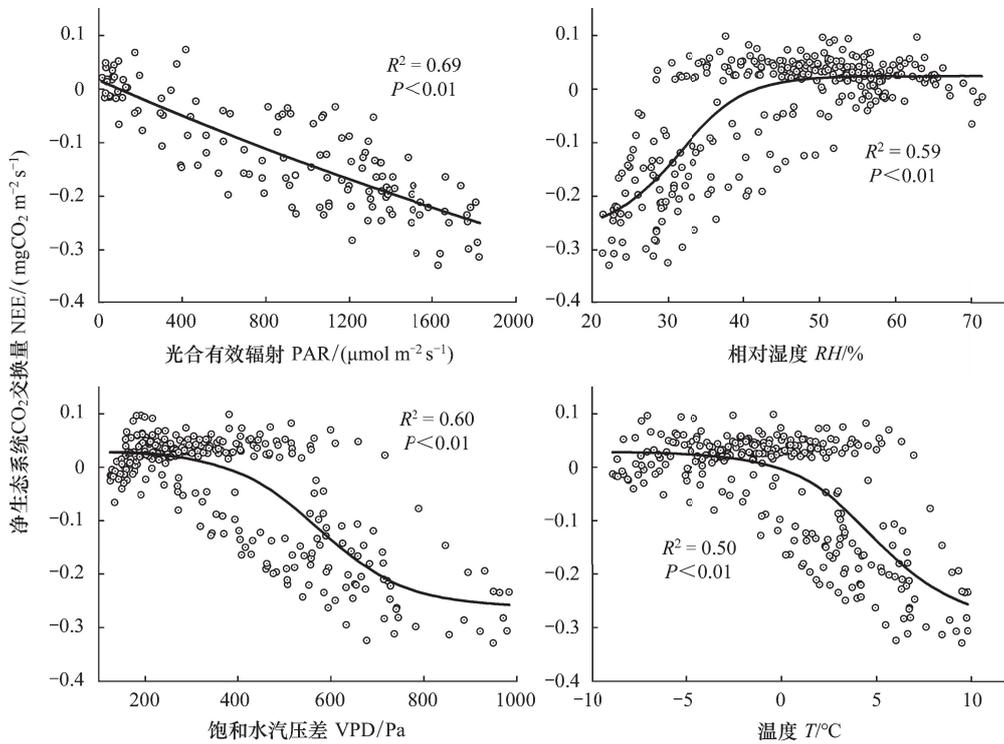


图 6 NEE 与主要环境因子的关系

Fig.6 Relationship between NEE and main environmental factors

12月($112.258 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ 月}^{-1}$),最小值为2月($67.397 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ 月}^{-1}$);整个非生长季净交换总量为 $-596.759 \text{ g CO}_2/\text{m}^2$,表现为碳汇,总呼吸量为 $582.849 \text{ g CO}_2/\text{m}^2$,总生态系统碳交换量为 $-1179.608 \text{ g CO}_2/\text{m}^2$ 。

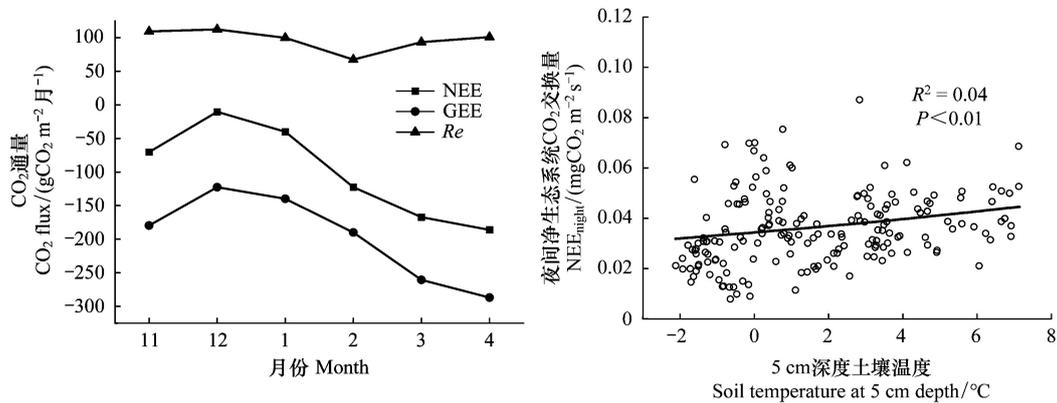


图7 非生长季不同月份 CO₂ 通量变化及夜间 NEE 与 5 cm 深处土壤温度的关系

Fig.7 Changes of CO₂ flux in different months of non-growing season and the relationship between nighttime NEE and soil temperature at 5 cm depth

3 讨论

3.1 影响亚高山森林生态系统碳收支的主要环境驱动力

已有研究认为净生态系统交换量主要受光合有效辐射、饱和水汽压差、气温等的影响^[38-39]。太阳辐射是森林生态系统能量交换过程中的主要输入者,通过为植物的生长发育提供光合作用中的直接能量,影响森林固碳能力^[40-41]。本研究结果显示,该针叶林森林生态系统固碳能力受多个环境因子影响。光合有效辐射是太阳辐射能被植物光合作用所利用的部分,光合有效辐射强弱直接影响植物叶片光合产量的大小。研究期内,当光合有效辐射增大时,该生态系统明显表现出碳吸收,且拟合结果显示光合有效辐射对整个研究期间森林碳收支影响最大,这一点与蒋琰^[42]、吴志祥^[43]和李小梅^[44]等分别在北亚热带次生栎林、海南橡胶林和长白山落叶松林诸多不同森林生态系统的研结果类似。饱和水汽压差通过控制叶片气孔大小影响对 CO₂ 的吸收,从而决定净生态系统碳交换量,在高寒地区冬季,饱和水汽压差增大有利于 CO₂ 吸收,说明因寒冷减小的气孔导度被缓解,当其他环境因子适宜时 CO₂ 更容易被利用。温度通过气温和土壤温度两种方式影响生态系统 CO₂ 交换量,研究结果显示,在最冷的 12 月份生态系统对 CO₂ 的吸收量也最少,而随着气温回升 CO₂ 的吸收量逐渐增大,此针叶林对低温耐受下限低,当气温回升后能很快破除低温限制。土壤温度是决定夜间生态系统呼吸的首要因素,通过作用于根系呼吸和土壤微生物呼吸影响生态系统 CO₂ 交换量^[45]。此外,低温导致落叶分解率下降是高寒森林 CO₂ 排放较低的重要原因^[46],应该注意的是,近年来全球变暖的趋势在加剧,森林植被层温度的升高可能使得分解腐殖质的微生物活动增强,这会使得积累的有机质更快地转变为 CO₂ 排放^[47-48],应该警惕这类高寒生态系统由碳汇向碳源转变。一定程度上,亚高山森林树龄越大越有可能表现出更强的碳汇特征^[49],随着大气 CO₂ 浓度的增加和亚高山地区气候变动,针叶林在面对落叶物种的入侵中可能处于劣势^[50],有可能导致大气 CO₂ 源汇态势改变。研究样地冬季积雪期较长,这种稳定的积雪不仅能够对土壤起到隔热保温的作用,使得土壤温度维持在一个相对稳定的水平,而且伴随冬季结束积雪消融形成的雪水可以作为对降水不足的很好补充^[51],随着气候变暖冬季积雪保护作用将被减弱,土壤冻结事件引起的根系和微生物死亡可能会使得短期内土壤呼吸减少。森林生态系统的另一个重要特征是物种丰富度较高,尤其动物个体活动频繁,除了长期的气候变迁和生物地球化学反应以外,短期的气候波动和生物反应也会对生态系统的碳循环产生不同程度的影响^[52]。

3.2 亚高山森林生态系统的碳汇功能及其潜在影响

整个研究期内,该森林生态系统对 CO₂ 的净吸收高峰出现在 12:00 和 15:00 之间,与青藏高原的其他研究类似^[53-54]。日间最大净 CO₂ 吸收率为 0.329 mg CO₂ m⁻² s⁻¹。研究期 6 个月净生态系统交换总量为 -596.759 g CO₂/m²,明显高于芬兰南部^[55]、美国华盛顿州喀斯特山脉^[56]等针叶林。有研究表明,高纬或高海拔北方森林之所以在寒冷的季节依旧能够保持一定的活力并免受环境伤害,与它光合作用光系统之间的能量直接传递以及自身叶片结构有关^[57],加上对光照、温度等环境因子敏感,北方针叶林能够在冬季处于碳汇地位,但并非所有针叶林在冬季都处于碳汇地位^[50, 58]。灌丛和草地同样是陆地生态系统的重要组成部分,其碳吸收/排放决定了局地乃至区域的大气 CO₂ 收支。同样,大气 CO₂ 含量变化亦深刻影响着植被生长与碳利用效率,从而决定着生态系统的净生产力和生态系统总生产力的变化。通过对比青藏高原的森林、灌丛以及草地生态系统碳汇状态,发现冬季的高寒灌丛和高寒草地并不具有明显碳汇功能。因为此两类生态系统的植物在冬季叶片凋落且光合能力极弱,向大气中释放 CO₂ 的速率在冬季即将结束春季到来之前要明显高于寒冷的冬季。此外,高寒地区植被生长相对缓慢且非生长季或生长季内季节变化较低海拔地区不明显,环境条件苛刻,植被凋落物和地下死亡后的根茎分解较为困难,碳便积累形成厚实的腐殖质层得以长期保存^[59]。即使在最寒冷的月份,本研究样地依然具有碳汇功能,其在青藏高原碳收支中具有重要地位。崔耀平^[60]等的研究明确指出,陆地生态系统碳汇对人为排放 CO₂ 导致的增温有明显消减作用。整个青藏高原碳积累总量约 193.64×10⁶ t/a,其中森林生态系统是主要的贡献者^[61]。该亚高山森林生态系统表现出的冬季持续碳能力将有助于调节青藏高原东南部局域小气候,维持生态系统服务功能,削减人为及自然碳排放,并对正确评估高寒地区碳汇能力具有重要指导作用。

4 结论

芒康滇金丝猴国家自然保护区地处三江并流核心区,水热条件较好,光照充足,该亚高山针叶林森林生态系统非生长季日间 CO₂ 吸收明显,NEE 变化幅度大,有效光合时间长。研究期内最大吸收值达 0.329 mg CO₂ m⁻² s⁻¹,受季节影响 CO₂ 吸收累计值 12 月最小,各月份差异明显。主要驱动因子中光合有效辐射对 NEE 影响最大。相比较青藏高原其他生态系统,该森林生态系统具有明显的碳汇功能,是该地区冬季最重要的碳汇之一。

参考文献 (References):

- [1] Sperlich D, Nadal-Sala D, Gracia C, Kreuzwieser J, Hanewinkel M, Yousefpour R. Gains or losses in forest productivity under climate change? The uncertainty of CO₂ fertilization and climate effects. *Climate*, 2020, 8(12): 141.
- [2] 徐小锋, 田汉勤, 万师强. 气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响. *植物生态学报*, 2007, 31(2): 175-188.
- [3] 王德宣, 吕宪国, 丁维新, 蔡祖聪, 王毅勇. 三江平原沼泽湿地与稻田 CH₄ 排放对比研究. *地理科学*, 2002, 22(4): 500-503.
- [4] Wang J, Feng L, Palmer P I, Liu Y, Fang S X, Bösch H, O'Dell C W, Tang X P, Yang D X, Liu L X, Xia C Z. Large Chinese land carbon sink estimated from atmospheric carbon dioxide data. *Nature*, 2020, 586(7831): 720-723.
- [5] 任继周, 林慧龙. 草地土壤有机碳储量模拟技术研究. *草业学报*, 2013, 22(6): 280-294.
- [6] 李国栋, 张俊华, 陈聪, 田海峰, 赵丽萍. 气候变化背景下中国陆地生态系统碳储量及碳通量研究进展. *生态环境学报*, 2013, 22(5): 873-878.
- [7] 于贵瑞, 伏玉玲, 孙晓敏, 温学发, 张雷明. 中国陆地生态系统通量观测研究网络 (ChinaFLUX) 的研究进展及其发展思路. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2006, 36(S1): 1-21.
- [8] 姚远, 刘瑞轩, 张胜, 韩清泉. 林木蒸腾耗水量测算方法的比较与应用. *应用生态学报*, 2021, 32(8): 2989-2998.
- [9] 周隽, 王志强, 朱臻. 全球气候变化与森林碳汇研究概述. *陕西林业科技*, 2011, (2): 47-52.
- [10] 陈新芳, 居为民, 陈镜明, 任立良. 陆地生态系统碳水循环的相互作用及其模拟. *生态学杂志*, 2009, 28(8): 1630-1639.
- [11] Piao S L, Zhang X P, Chen A P, Liu Q, Lian X, Wang X H, Peng S S, Wu X C. The impacts of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: A review. *Science China Earth Sciences*, 2019, 62(1): 1551-1563.
- [12] Durand M, Murchie E H, Lindfors A V, Urban O, Aphalo P J, Robson T M. Diffuse solar radiation and canopy photosynthesis in a changing environment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 311: 108684.

- [13] De Oliveira M L, Dos Santos C A C, De Oliveira G, Perez-Marin A M, Santos C A G. Effects of human-induced land degradation on water and carbon fluxes in two different Brazilian dryland soil covers. *Science of the Total Environment*, 2021, 792: 148458.
- [14] Bowling D R, Massman W J. Persistent wind-induced enhancement of diffusive CO₂ transport in a mountain forest snowpack. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2011, 116(G4): G04006.
- [15] Zielis S, Etzold S, Zweifel R, Eugster W, Haeni M, Buchmann N. NEP of a Swiss subalpine forest is significantly driven not only by current but also by previous year's weather. *Biogeosciences*, 2014, 11(6): 1627-1635.
- [16] Ye C C, Sun J, Liu M, Xiong J N, Zong N, Hu J, Huang Y, Duan X W, Tsunekawa A. Concurrent and lagged effects of extreme drought induce net reduction in vegetation carbon uptake on Tibetan Plateau. *Remote Sensing*, 2020, 12(15): 2347.
- [17] 胡鞍钢. 中国实现 2030 年前碳达峰目标及主要途径. *北京工业大学学报: 社会科学版*, 2021, 21(3): 1-15.
- [18] 李若玮, 叶冲冲, 王毅, 韩国栋, 孙建. 基于 InVEST 模型的青藏高原原碳储量估算及其驱动力分析. *草地学报*, 2021, 29(S1): 43-51.
- [19] Larsen K S, Grogan P, Jonasson S, Michelsen A. Respiration and microbial dynamics in two subarctic ecosystems during winter and spring thaw: effects of increased snow depth. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2007, 39(2): 268-276.
- [20] 宗宁, 石培礼. 冬季升温对高山生态系统碳氮循环过程的影响. *生态学报*, 2020, 40(9): 3131-3143.
- [21] 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.
- [22] 张元媛, 朱万泽, 孙向阳, 胡兆永. 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): 6125-6135.
- [23] 徐世晓, 赵新全, 李英年, 赵亮, 曹广民, 唐艳鸿, 古松, 王勤学, 杜明远. 青藏高原高寒灌丛生长季和非生长季 CO₂ 通量分析. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2004, 34(S2): 118-124.
- [24] Friend A D, Arneeth A, Kiang N Y, Lomas M, Ogée J, Rödenbeck C, Runnings S W, Santaren J D, Sitch S, Viovy N, Woodward F I, Zaehle S. FLUXNET and modelling the global carbon cycle. *Global Change Biology*, 2007, 13(3): 610-633.
- [25] 刘晨峰, 张志强, 孙阁, 查同刚, 朱金兆, 申李华, 陈军, 方显瑞, 陈吉泉. 基于涡度相关法和树干液流法评价杨树人工林生态系统蒸发散及其环境响应. *植物生态学报*, 2009, 33(4): 706-718.
- [26] Tanner C, Thurtell G. Anemoclinometer Measurements of Reynolds Stress and Heat Transport in the Atmospheric Surface Layer. Madison: Department of Soil Science, University of Wisconsin, 1969: 82.
- [27] Schotanus P, Nieuwstadt F T M, De Bruin H A R. Temperature measurement with a sonic anemometer and its application to heat and moisture fluxes. *Boundary-Layer Meteorology*, 1983, 26(1): 81-93.
- [28] 于贵瑞, 孙晓敏. 陆地生态系统通量观测的原理与方法. 北京: 高等教育出版社, 2006: 49-50.
- [29] 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.
- [30] Vote C, Hall A, Charlton P. Carbon dioxide, water and energy fluxes of irrigated broad-acre crops in an Australian semi-arid climate zone. *Environmental Earth Sciences*, 2015, 73(1): 449-465.
- [31] Foken T, Göckede M, Mauder M, Mahrt L, Amiro B, Munger W. Post-field data quality control//Lee X, Massman W, Law B, eds. *Handbook of Micrometeorology*. Dordrecht: Springer, 2004: 181-208.
- [32] 张弥, 温学发, 于贵瑞, 张雷明, 伏玉玲, 孙晓敏, 韩士杰. 二氧化碳储存通量对森林生态系统碳收支的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(5): 1201-1209.
- [33] 陈琦, 秦凯, 陆亚萍. 基于涡度相关技术的徐州市城郊 CO₂ 通量特征研究. *地理与地理信息科学*, 2020, 36(4): 85-93.
- [34] Aubinet M. Eddy covariance CO₂ flux measurements in nocturnal conditions: an analysis of the problem. *Ecological Applications*, 2008, 18(6): 1368-1378.
- [35] 徐自为, 刘绍民, 徐同仁, 王介民. 涡动相关仪观测蒸散量的插补方法比较. *地球科学进展*, 2009, 24(4): 372-382.
- [36] 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 O N, 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): 43-49.
- [37] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8(3): 315-323.
- [38] 周媛媛, 李新荣, 高艳红, 陈永乐, 宋光, 管超. 环境因子对沙坡头人工植被区碳通量的影响. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2017, 53(4): 512-520.
- [39] Wang B, Jin H Y, Li Q, Chen D D, Zhao L, Tang Y H, Kato T, Gu S. Diurnal and seasonal variations in the net ecosystem CO₂ exchange of a pasture in the three-river source region of the Qinghai-Tibetan Plateau. *PLoS One*, 2017, 12(1): e0170963.
- [40] 宋春林, 孙向阳, 王根绪. 森林生态系统碳水关系及其影响因子研究进展. *应用生态学报*, 2015, 26(9): 2891-2902.

- [41] Li X, Xiao J F, He B B. Higher absorbed solar radiation partly offset the negative effects of water stress on the photosynthesis of Amazon forests during the 2015 drought. *Environmental Research Letters*, 2018, 13(4): 044005.
- [42] 蒋琰, 胡海波, 张学仕, 薛建辉. 北亚热带次生栎林碳通量及其影响因子研究. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2011, 35(3): 38-42.
- [43] 吴志祥, 陶忠良, 兰国玉, 王纪坤, 谢贵水, 周兆德. 海南岛橡胶林生态系统碳通量及其影响因子研究. *热带作物学报*, 2014, 35(11): 2099-2108.
- [44] 李小梅, 张秋良. 环境因子对兴安落叶松林生态系统 CO₂通量的影响. *北京林业大学学报*, 2015, 37(8): 31-39.
- [45] 祝景彬, 贺慧丹, 李红琴, 张法伟, 李英年, 杨永胜, 张光茹, 王春雨, 罗方林. 青藏高原高寒灌丛 2003—2016 年生长季的不同月份 CO₂通量对气温日较差的响应. *生态学报*, 2020, 40(23): 8773-8782.
- [46] 周广胜, 王玉辉, 白莉萍, 许振柱, 石瑞香, 周莉, 袁文平. 陆地生态系统与全球变化相互作用的研究进展. *气象学报*, 2004, 62(5): 692-707.
- [47] Streit K, Hagedorn F, Hiltbrunner D, Portmann M, Saurer M, Buchmann N, Wild B, Richter A, Wipf S, Siegwolf R T W. Soil warming alters microbial substrate use in alpine soils. *Global Change Biology*, 2014, 20(4): 1327-1338.
- [48] Sullivan P F, Stokes M C, McMillan C K, Weintraub M N. Labile carbon limits late winter microbial activity near Arctic treeline. *Nature Communications*, 2020, 11: 4024.
- [49] Shu S M, Zhu W Z, Wang W Z, Jia M, Zhang Y Y, Sheng Z L. Effects of tree size heterogeneity on carbon sink in old forests. *Forest Ecology and Management*, 2019, 432: 637-648.
- [50] Musselman R C, Massman W J, Frank J M, Korfmacher J L. The temporal dynamics of carbon dioxide under snow in a high elevation rocky mountain subalpine forest and meadow. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2005, 37(4): 527-538.
- [51] Groffman P M, Driscoll C T, Fahey T J, Hardy J P, Fitzhugh R D, Tierney G L. Colder soils in a warmer world: a snow manipulation study in a northern hardwood forest ecosystem. *Biogeochemistry*, 2001, 56(2): 135-150.
- [52] 岳广阳, 赵林, 赵拥华, 李元寿. 青藏高原草地生态系统碳通量研究进展. *冰川冻土*, 2010, 32(1): 166-174.
- [53] 闫巍, 张宪洲, 石培礼, 杨振林, 何永涛, 徐玲玲. 青藏高原高寒草甸生态系统 CO₂通量及其水分利用效率特征. *自然资源学报*, 2006, 21(5): 756-767.
- [54] 张懿, 文小航, 王少影, 尚伦宇, 张宇. 玛曲高寒草甸夏季近地层微气象和 CO₂通量特征分析. *冰川冻土*, 2019, 41(1): 54-63.
- [55] Launiainen S, Katul G G, Leppä K, Kolari P, Aslan T, Grönholm T, Korhonen L, Mammarella V, Vesala T. Does growing atmospheric CO₂ explain increasing carbon sink in a boreal coniferous forest?. *Global Change Biology*, 2022, 28(9): 2910-2929.
- [56] Jiang Y Y, Kim J B, Trugman A T, Kim Y, Still C J. Linking tree physiological constraints with predictions of carbon and water fluxes at an old-growth coniferous forest. *Ecosphere*, 2019, 10(4): e02692.
- [57] Bag P, Chukhutsina V, Zhang Z S, Paul S, Ivanov A G, Shutova T, Croce R, Holzwarth A R, Jansson S. Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots Pine. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 6388.
- [58] Monson R K, Turnipseed A A, Sparks J P, Harley P C, Scott-Denton L E, Sparks K, Huxman T E. Sparks Carbon sequestration in a high-elevation, subalpine forest. *Global Change Biology*, 2002, 8(5): 459-478.
- [59] 石培礼, 孙晓敏, 徐玲玲, 张宪洲, 何永涛, 张东秋, 于贵瑞. 西藏高原草甸高草草甸生态系统 CO₂净交换及其影响因子. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2006, 36(S1): 194-203.
- [60] 崔耀平, 李楠, 付一鸣, 陈良雨. 中美俄加陆域碳汇对人为增温的消减贡献. *地理学报*, 2021, 76(1): 167-177.
- [61] 孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 张懿. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设. *地理学报*, 2012, 67(1): 3-12.