

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^{*}

于贵瑞^{①**} 温学发^{①③} 李庆康^① 张雷明^{①③} 任传友^{①③} 刘允芬^① 关德新^②

(①中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; ②中国科学院应用生态研究所, 沈阳 110016;

③中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 作为中国陆地生态系统通量观测网络(ChinaFLUX)的组成部分, 利用涡度相关技术对千烟洲亚热带人工针叶林和长白山温带阔叶红松混交林生态系统 CO_2 通量进行了长期观测. 利用以温度和水分为驱动变量的连乘形式以及 Q_{10} 形式的生态系统呼吸模型, 分析了 2003 年中国亚热带和温带森林生态系统呼吸的季节变化及其环境响应特征. 研究表明: (i) 温度是控制生态系统呼吸特征的主导因素, 温度和水分的协同作用共同控制着生态系统呼吸, 利用这两个变量基本上可以描述生态系统呼吸的季节变异特征; 对受到干旱胁迫的生态系统而言, 水分条件也可能转化成为生态系统呼吸的主导因素. (ii) 模型对比分析表明, 在干燥的气候条件下, Q_{10} 模型对水分的响应能力比连乘模型更敏感, 基于 Q_{10} 模型可以准确描述生态系统呼吸的季节模式. (iii) 基于 Q_{10} 模型估算的千烟洲亚热带人工针叶林和长白山温带阔叶红松混交林生态系统呼吸年总量分别为 1197 和 1268 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$, 而基于连乘模型估算的生态系统呼吸年总量分别为 1209 和 1303 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$.

关键词 ChinaFLUX 涡度相关 生态系统呼吸 Q_{10} 干旱效应

生态系统呼吸是土壤微生物、根、叶和茎秆呼吸的总和. 生物圈植被所固定的碳主要通过呼吸作用返回到大气中. 生物圈植被固定碳的能力即初级生态系统生产力大约为 120 $\text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$, 其中植物的自养呼吸大约消耗 60 $\text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$, 而微生物异养呼吸或分解作用也大约消耗 60 $\text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$. 陆地生态系统年际

间的固碳量变化主要是植被生产力、自养呼吸和异养呼吸等一些大的生物学通量之间收支平衡的结果^[1~3]. 为预测生态系统碳收支的变化, 需要充分认识陆地生态系统呼吸作用对温度和水分条件等环境要素的响应特性. 因此, 陆地生态系统呼吸一直是生态系统碳循环研究中的关键科学问题, 科学家们通过应用

2004-07-14 收稿, 2004-10-14 收修稿

^{*} 中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-01-01A)和国家重点基础研究发展规划项目(编号: 2002CB412501)共同资助

^{**} E-mail: yugr@igsrr.ac.cn

测定和模拟手段在不同时间尺度上开展了广泛的研究工作^[3-6]。

为估计陆地生态系统碳收支的时空变化，科学家们正在关注各种类型陆地生态系统呼吸的日变化、季节变化和年际变化特征及其环境控制机制^[7-9]。目前，大量研究认为温度和水分条件是影响生态系统呼吸特征的重要环境要素。通常认为生态系统呼吸对温度的响应呈指数增长规律^[10,11]，但是以生态系统中何处的温度作为环境指标，并没有明确的结论。目前，土壤温度^[12-14]、空气温度^[15,16]、土壤温度和空气温度的加权平均^[17]、树干温度^[18]等环境指标都在实践中得到应用。土壤水分条件对生态系统呼吸的影响还存在很大的争议，不同的响应函数形式得到应用^[8]。目前关于温度和水分两种因素对生态系统呼吸的协同作用和两者的耦合关系的研究相对较少^[6-8]。在全球碳循环模型研究中，为了同时考虑温度和水分对生态系统呼吸的效应，通常是假设这两个要素的耦合效应是简单的连乘关系^[19,20]。但是，有学者认为这个假设的合理性并没有得到验证，特别是在干旱条件下可能会过高地估计生态系统呼吸对温度的响应^[8,21]。确定不同典型陆地生态系统呼吸对环境 and 生理驱动要素的响应以及其季节模式，可以为全球气候变化条件下生态系统碳平衡模型的建立与验证提供有效数据^[6,15]。

在 2002 年中国陆地生态系统通量观测网络

(ChinaFLUX)建立之前，我国还没有森林生态系统 CO₂ 和 H₂O 通量长期观测的研究报道^[22]。这里我们首次利用千烟洲亚热带人工针叶林和长白山温带阔叶红松混交林生态系统呼吸的测定数据，分析了两种典型森林生态系统呼吸作用的环境控制机制及其季节变化特征，并初步建立了表达水热因素协同作用的生态系统呼吸变化的评估模型。

1 材料与方法

1.1 站点描述

千烟洲试验站位于中国南方典型红壤丘陵区，现有林分主要为 1985 年前后营造的人工针叶混交林，该区具有典型的亚热带季风气候特征。长白山试验站观测场现有林型为成熟原始林，林龄大约 200 年，该区具有典型的温带大陆性季风气候特征。表 1 列出了这两个 ChinaFLUX 森林站的基本信息。关于站点的其它详细信息可以参考 Wen 等^[22]，李正泉等^[23]，刘允芬等^[24]和关德新等^[25]的相关研究报道。

1.2 数据采集和处理

采用涡度相关技术(EC)测定植被-大气间 CO₂ 通量。利用三维超声风速仪 (Model CSAT-3, Campbell Scientific) 测定风速和温度脉动。利用红外线 CO₂/H₂O 气体分析仪 (Model LI-7500, Licor Inc.) 测定 CO₂/H₂O 密度脉动。所有 10Hz 的原始数据均利用数

表 1 千烟洲亚热带人工林和长白山温带阔叶红松混交林通量观测站的站点特征和环境要素测定说明

	千烟洲	长白山
位置和地形	26°44'N, 115°03'E, 102m a.s.l., 丘陵	42°24'N, 128°05'E, 738m a.s.l., 平坦
气候	亚热带季风气候	温带大陆性季风气候
年平均温度/℃	17.9	4.1
年降水/mm	855	496
物种组成	湿地松(<i>Pinus elliottii</i>)，马尾松(<i>Pinus massoniana</i>)，杉木(<i>Cunninghamia lanceolata</i>)等	红松(<i>Pinus koraiensis</i>)、椴树(<i>Tilia amurensis</i>)、蒙古栎(<i>Quercus mongolica</i>)、水曲柳(<i>Fraxinus mandshurica</i>)、色木(<i>Acer mimo</i>)等
叶面积指数/m ² ·m ⁻²	3.6	5.8
冠层高度/m	12	26
土壤类型	红壤	暗棕壤
林龄	20	200
测定高度	39.6m	40 m
土壤温度和水分测定	土壤水分 TDR 测定在 5, 20 和 50 cm; 土壤温度测定在 2, 5, 20, 50 和 100 cm	土壤水分 TDR 测定在 5, 20 和 50 cm; 土壤温度测定在 2, 5, 20, 50 和 100 cm
空气温度/湿度测定	在 1.6, 7.6, 11.6, 15.6, 23.6, 31.6 和 39.6 m	在 2.5, 8.0, 22.0, 26.0, 32.0, 50.0 和 61.8 m

据采集器 CR5000(Model CR5000, Campbell Scientific) 记录并储存, 同时记录并储存 30 min 间隔的生态系统 CO_2 通量数据. 对 30 min 测定数据进行 3 次坐标轴转换^[26], 并校正由于水热传输造成的 CO_2 通量变化的密度效应^[27]. 采用谱分析、湍流积分特性和能量平衡闭合分析等测试手段检验涡度相关测定数据的质量^[28,29]. 尽管两个通量观测站的植被下垫面都存在着不同程度的空间异质性, 不能完全满足涡度相关技术的基本假设条件要求, 但是对两个通量观测站的数据测试结果表明, 其观测塔测定结果均是有效的, 并且能够代表各自的森林生态系统特征^[25,30].

假定夜间植被/大气间净生态系统 CO_2 交换仅仅来源于生态系统呼吸, 因此可以定义生态系统呼吸 (R_{eco} , $\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 为:

$$R_{eco} = \overline{w' \rho'_c(z_r)} + \int_0^{z_r} \frac{\partial \bar{\rho}_c}{\partial t} dz, \quad (1)$$

式中右边第一项为 CO_2 涡度通量, 第二项为测定高度下 CO_2 的储存通量. 需要注意的是正的符号代表生态系统释放 CO_2 进入大气, 负的符号代表生态系统从大气中吸收 CO_2 .

在数据分析过程中, 剔除了与降水或凝水有关的异常数据. 为能够获得可靠的夜间涡度相关测定数据, 也剔除了夜间摩擦风速小于 0.2 m s^{-1} 的夜间 (总辐射 $< 1 \text{ W m}^{-2}$) 数据^[25,30,31], 因为在这种条件下储存和平流效应可能会造成 CO_2 通量的系统性低估.

1.3 生态系统呼吸模型

温度和土壤水分条件是控制生态系统呼吸的重要环境要素. 生态系统呼吸对温度的响应特征通常可以用 Van't Hoff 方程(方程 2)、Arrhenius 方程(方程 3)和 Lloyd 和 Taylor 方程(方程 4)等描述, 并得到了广泛的认可和应用^[10,11].

$$R_{eco} = R_{eco,ref} e^{B(T_K - T_{ref})}, \quad (2)$$

$$R_{eco} = R_{eco,ref} e^{\frac{E_a}{R} \left(\frac{1}{T_{ref}} - \frac{1}{T_K} \right)}, \quad (3)$$

$$R_{eco} = R_{eco,ref} e^{E_0 \left(\frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T_K - T_0} \right)}, \quad (4)$$

式中 $R_{eco,ref}$ 是参考温度 (T_{ref}) 下的生态系统呼吸 ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$); B 为试验常数 ($B = \ln(Q_{10})/10$), 因此在分析中

不单独考虑 Q_{10} 函数; T_K 为温度 (K); E_a 为活化能 (J mol^{-1}), 也是试验常数; R 为气体常数 ($8.134 \text{ J K}^{-1} \text{mol}^{-1}$); E_0 在实际应用中为 309 K; T_0 为温度试验常数 (K).

当考虑温度和水分对生态系统呼吸的效应时, 主要采用两种类型模型来分析生态系统呼吸数据, 即连乘形式和 Q_{10} 模型. 在两种类型生态系统呼吸模型中, 都采用温度以及土壤含水量作为预测生态系统呼吸的驱动变量. 在连乘形式的生态系统呼吸模型(连乘模型)中, 生态系统呼吸可以表达为温度 (T) 以及土壤水分含量 (S_w) 响应函数的乘积形式(方程 5~7). 这里 $f(T)$ 是 Lloyd 和 Taylor 方程^[10] 函数形式, $f(S_w)$ 是二次指数方程.

$$R_{eco} = R_{eco,refs} f(T) f(S_w), \quad (5)$$

$$f(T_a) = e^{309 \left(\frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T_K - T_0} \right)}, \quad (6)$$

$$f(S_w) = e^{bs_w + cs_w^2}, \quad (7)$$

式中 $R_{eco,refs}$ 是在参考温度 (T_{ref}) 和适宜水分条件下的生态系统呼吸 ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$), S_w 是土壤表层含水量 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$).

连乘模型意味着生态系统呼吸的温度敏感性因子 Q_{10} (代表温度升高 10°C 生态系统呼吸的相对增长量) 与土壤水分状况无关. 这个假设与 Q_{10} 形式生态系统呼吸模型 (Q_{10} 模型) 的假设是相矛盾的.

在 Q_{10} 模型中, 生态系统呼吸可以用简单的 Van't Hoff 函数描述.

$$R_{eco} = R_{eco,refs} e^{\ln(Q_{10})(T_K - T_{ref})/10}, \quad (8)$$

Q_{10} 模型中, 生态系统呼吸的温度敏感性因子 Q_{10} 与温度的关系可以用直线方程描述^[11,32], 总结前人的研究^[8,33,34], 可以认为 Q_{10} 与土壤水分的关系可以用二次曲线方程描述.

$$Q_{10} = a - bT_a + cS_w + dS_w^2, \quad (9)$$

式中 a, b, c 和 d 为实验常数, 其中 $b > 0$ 和 $d \leq 0$.

2 结果

2.1 不同森林生态系统呼吸对温度的响应

温度和土壤水分条件的季节动态是控制生态系统呼吸季节变化模式的重要环境要素. 为准确估计

生态系统呼吸的季节过程与年呼吸量，首先我们考虑了夜间生态系统呼吸与温度间的关系。虽然夜间生态系统呼吸具有较小的量级和较大的取样误差，但是由于大气湍流随机性运动的高斯特性，采用通量数据时间平均可以显著地减少夜间涡度相关测定通量数据的变异性^[35]。因此，为减少数据的随机误差和对参数进行同等权重的估计，我们对每天数据(至少 $n>3$)进行了集合平均计算。

千烟洲亚热带人工针叶林近地面表层空气温度(1.6 m)日平均为 $17.9\pm8.9^{\circ}\text{C}$ ($-2.1\sim32.5^{\circ}\text{C}$)，而表层土壤温度(2 cm)为 $17.7\pm8.9^{\circ}\text{C}$ ($2.0\sim29.6^{\circ}\text{C}$)。长白山温带阔叶红松混交林近地面表层空气温度(2.5 m)日平均为 $4.1\pm12.0^{\circ}\text{C}$ ($-24.7\sim22.5^{\circ}\text{C}$)，而表层土壤温度(2 cm)为 $6.4\pm7.8^{\circ}\text{C}$ ($-3.7\sim19.8^{\circ}\text{C}$)。千烟洲和长白山具有比较相似的温度季节变化模式，但在量级上存在着

较大的差别。从表 2 可以看出，千烟洲亚热带人工针叶林生态系统呼吸与不同高度空气和土壤温度都具有很好的相关性。但是此人工林生态系统呼吸与近地面空气温度相关性最强(图 1(a))，基于不同方程评价的结果，利用近地面空气温度作为驱动变量可以解释生态系统呼吸变异的 69%~71%。如果选用土壤表层土壤温度则只能解释生态系统呼吸变异的 60%~63%。而长白山温带阔叶红松混交林生态系统呼吸与土壤表层温度相关性最强(图 1(b))，可以解释生态系统呼吸变异的 84%~86%。如果选用近地面空气温度则只能解释生态系统呼吸变异的 69%~71%。Lloyd 和 Taylor 方程与 Van't Hoff 方程和 Arrhenius 方程相比，该方程能够更好地描述不同森林生态系统呼吸的变异性。由表 2 见，这主要是由于 Lloyd 和 Taylor 方程在较低的温度时，具有较大的 Q_{10} 值，而在

表 2 千烟洲亚热带人工林和长白山温带阔叶红松混交林以温度作为驱动变量的不同生态系统呼吸方程的非线性回归结果

		$R_{eco,ref}(283.16\text{ K})$	$B/E_a/T_0$	Q_{10}			R^2	
				10℃	20℃	30℃		
千烟洲	Van't Hoff 方程	空气温度 39.6 m	0.091	0.046	1.584	1.584	1.584	0.622
		空气温度 1.6 m	0.085	0.055	1.733	1.733	1.733	0.690
		土壤温度 2 cm	0.092	0.054	1.716	1.716	1.716	0.603
		土壤温度 5 cm	0.089	0.055	1.733	1.733	1.733	0.597
	Arrhenius 方程	空气温度 39.6 m	0.089	$3.336\text{E}\times10^4$	1.622	1.571	1.526	0.633
		空气温度 1.6 m	0.084	$3.967\text{E}\times10^4$	1.777	1.711	1.653	0.697
		土壤温度 2 cm	0.090	$3.882\text{E}\times10^4$	1.755	1.691	1.635	0.609
		土壤温度 5 cm	0.088	$3.957\text{E}\times10^4$	1.774	1.708	1.651	0.603
	Lloyd 和 Taylor 方程	空气温度 39.6 m	0.084	$2.139\text{E}\times10^2$	1.756	1.548	1.417	0.656
		空气温度 1.6 m	0.079	$2.192\text{E}\times10^2$	1.922	1.645	1.479	0.712
		土壤温度 2 cm	0.086	$2.181\text{E}\times10^2$	1.883	1.623	1.465	0.626
		土壤温度 5 cm	0.083	$2.190\text{E}\times10^2$	1.914	1.641	1.477	0.619
长白山	Van't Hoff 方程	空气温度 32 m	0.175	0.092	2.509	2.509	2.509	0.708
		空气温度 2.5 m	0.163	0.091	2.694	2.694	2.694	0.694
		土壤温度 2 cm	0.158	0.115	3.158	3.158	3.158	0.841
		土壤温度 5 cm	0.153	0.123	3.421	3.421	3.421	0.840
	Arrhenius 方程	空气温度 32 m	0.177	$6.140\text{E}\times10^4$	2.434	2.296	2.177	0.711
		空气温度 2.5 m	0.165	$6.149\text{E}\times10^4$	2.437	2.298	2.170	0.698
		土壤温度 2 cm	0.160	$7.736\text{E}\times10^4$	3.068	2.849	2.665	0.845
		土壤温度 5 cm	0.155	$8.261\text{E}\times10^4$	3.390	3.059	2.848	0.842
	Lloyd 和 Taylor 方程	空气温度 32 m	0.184	$2.256\text{E}\times10^2$	2.214	1.803	1.576	0.719
		空气温度 2.5 m	0.170	$2.264\text{E}\times10^2$	2.260	1.828	1.590	0.705
		土壤温度 2 cm	0.169	$2.321\text{E}\times10^2$	2.694	2.038	1.710	0.857
		土壤温度 5 cm	0.164	$2.338\text{E}\times10^2$	2.871	2.118	1.753	0.850

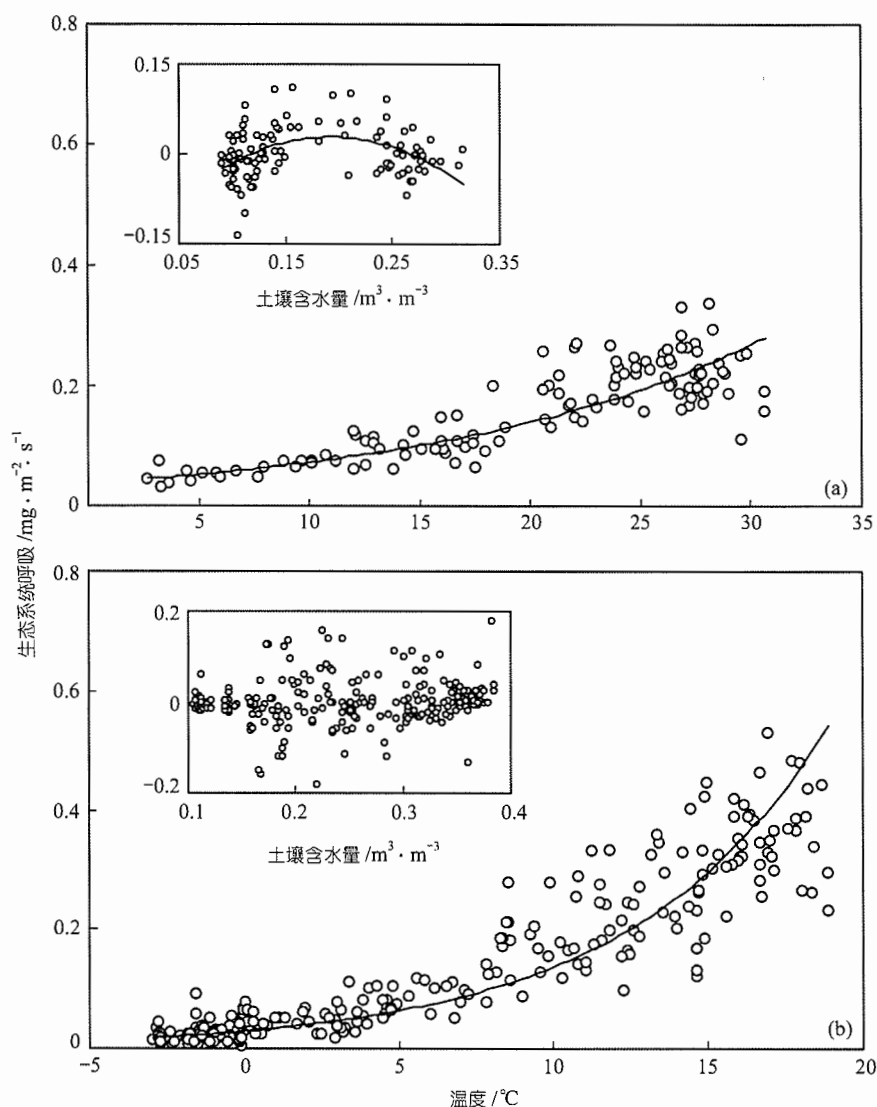


图 1 2003 年千烟洲亚热带人工林生态系统呼吸与近地面空气温度(1.6 m)(a)和长白山温带阔叶红松混交林生态系统呼吸与土壤表层温度(2 cm)(b)的关系

图中曲线为 Lloyd 和 Taylor 方程的模拟曲线. 图中小插图表示测定值与基于 Lloyd 和 Taylor 方程模拟值的差值与土壤含水量的关系

较高温度条件下具有较小的 Q_{10} 值, 从而无论在低温还是高温条件下, 对温度变化都具有较强的响应能力. 从表 2 也可以看出, 长白山温带阔叶红松混交林与千烟洲亚热带人工针叶林相比生态系统呼吸对温度具有更强的响应能力.

2.2 土壤水分对生态系统呼吸的影响

千烟洲亚热带人工针叶林 5 cm 土壤含水量日平均为 $0.179 \pm 0.079 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, 变异幅度为 $0.091 \sim$

$0.349 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, 值得注意的是在 2003 年夏季该人工林经历了高强度的干旱胁迫(图 2(a)). 在干旱胁迫期间, 千烟洲人工林的生态系统水分大量消耗, 深层土壤水分含量持续下降(图 2(a)). 长白山温带阔叶红松混交林 5 cm 土壤含水量为 $0.234 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$, 变异范围为 $0.105 \sim 0.443 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ (图 2(b)), 但全年深层土壤水分含量一直保持在较高的水平. 土壤表层含水量的季节变化与降水季节变化特征是紧密相关的. 虽然这两个森林具有相似的温度季节变化模式, 但土壤含水

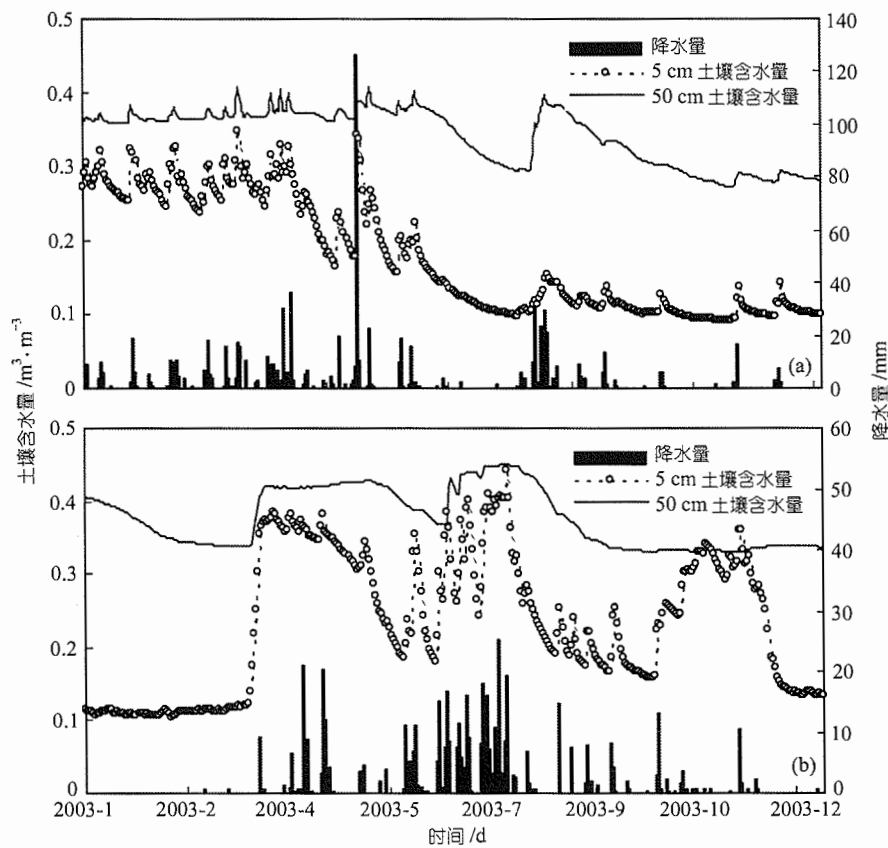


图 2 2003 年千烟洲亚热带人工林(a)和长白山温带阔叶红松混交林(b)通量观测站日平均表层土壤含水量以及日降水量的季节变化过程

量的季节变化存在着明显的差异性。

残差分析表明，虽然 Lloyd 和 Taylor 方程在较低和较高的温度条件下具有对温度变化更强的响应能力，但在适宜的水分条件下将会低估生态系统呼吸，而在较高和较低的水分条件下会高估生态系统呼吸。千烟洲人工林生态系统呼吸与土壤水分条件具有明显的二次曲线关系(图 1(a))，可以用方程(7)很好地描述。而长白山混交林生态系统呼吸与土壤水分间没有表现出明显的函数关系(图 1(b))，表明对于长白山森林生态系统呼吸来说，土壤水分条件并没有成为主要限制性因子。

在生态系统呼吸模型中，如果把土壤表层含水量也作为驱动变量考虑时，我们可以利用连乘模型(方程 5~7)或者 Q_{10} 模型(方程 8~9)来表达土壤水分条件对生态系统呼吸的效应。如表 3 所示，对于长白山混交林生态系统呼吸来说，土壤水分条件并没有

成为限制因子，因此土壤水分条件对生态系统呼吸的影响并不大，但对于千烟洲人工林生态系统呼吸的影响则比较大。虽然连乘模型和 Q_{10} 模型都可以描述生态系统呼吸对温度和水分条件的协同响应。可是模型分析表明在干旱土壤条件下， Q_{10} 模型对温度的响应能力比常用的连乘模型更加敏感(图 3(a))。如

表 3 千烟洲亚热带人工林和长白山温带阔叶红松混交林以温度和水分作为驱动变量的连乘和 Q_{10} 生态系统呼吸模型的非线性回归结果

模型参数	千烟洲		长白山	
	连乘模型	Q_{10} 模型	连乘模型	Q_{10} 模型
$R_{eco,ref}(283.16K)$	0.019	0.067	0.138	0.177
a		2.016		4.741
b	18.196	0.07	0.818	0.178
c	-48.241	23.407	-0.021	3.405
T_0/d	215.376	-64.281	231.891	
R^2	0.784	0.806	0.863	0.868

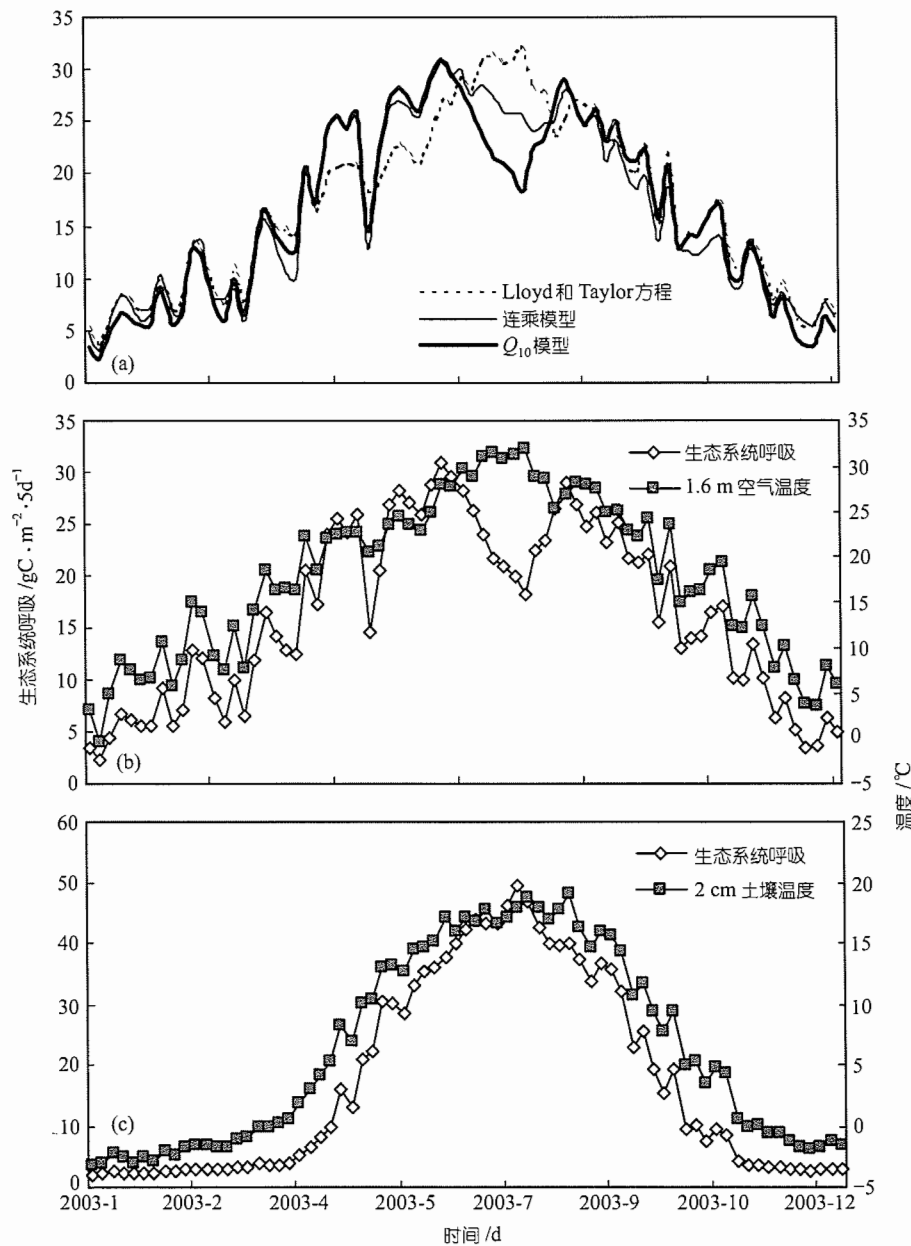


图 3 水分胁迫对 2003 年干烟洲亚热带人工林生态系统呼吸季节变化过程的影响(a)及基于 Q_{10} 模型模拟的 2003 年干烟洲亚热带人工林(b)和长白山温带阔叶红松混交林(c)生态系统呼吸的季节变异特征以及温度的季节变化

图 3(a)表明, 在 2003 年 7 月干旱胁迫条件下连乘模型明显地比 Q_{10} 模型高估了生态系统呼吸量。

2.3 不同森林生态系统呼吸的季节变异及年呼吸量

干烟洲亚热带人工针叶林生态系统呼吸表现出明显的与温度季节模式不一致的季节变化特征(图 3(b)), 这主要是因为其 2003 年夏季经历了严重的干

旱胁迫(图 2(a)), 从而导致了在干旱和冬季时生态系统呼吸量较低。长白山温带阔叶红松混交林生态系统碳释放则仅仅表现出与温度季节模式相似的季节变化特征, 这种季节特征主要是受温度的季节特征所控制的(图 3(c))。

从表 4 可以看出, 根据连乘模型估算的干烟洲人

工林和长白山混交林 2003 年生态系统呼吸量分别为 1209 和 1303 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$, 而根据 Q_{10} 模型估算值分别为 1197 和 1268 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$. 与 Q_{10} 模型相比, 基于 Van't Hoff 方程估算的年生态系统呼吸量, 在千烟洲人工林高估 5.9%, 而在长白山混交林高估 4.9%. 除了年呼吸量的差异之外, 不同方程和模型估算的季节变化模式特别是在干旱胁迫条件下也存在显著的不同 (图 3(a)).

表 4 千烟洲亚热带人工林和长白山温带阔叶红松混交林基于不同方程和模型估算的年生态系统呼吸量

	年生态系统呼吸量/ $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$	
	千烟洲	长白山
Van't Hoff 方程	1267.2	1330.2
Arrhenius 方程	1268.9	1324.2
Lloyd 和 Taylor 方程	1245.4	1287.9
连乘模型	1208.5	1302.5
Q_{10} 模型	1196.9	1267.9
平均值	1237.4 $\pm$ 33.2	1302.5 $\pm$ 25.7

3 讨论

目前, 土壤或生态系统呼吸随温度呈指数增加趋势的认识得到了广泛的认同, 而且在一定的温度范围内得到了不同生态系统观测数据的证实. 在生态系统呼吸模拟中, Van't Hoff, Arrhenius 和 Lloyd 和 Taylor 方程得到了广泛的应用, 这些方程都具有不同的理论基础^[6,11,36]. 然而, 究竟应该利用空气温度还是土壤温度作为驱动变量来推算生态系统呼吸量还存在着不同的看法. 植物冠层不同层次间的空气温度以及土壤温度具有很强的相关性, 它们都可以不同程度地表征生态系统呼吸的变化特征. 因为千烟洲人工林种植于 1985 年前后, 其植物呼吸所占比例较大, 在生态系统呼吸中起着更为重要的作用, 因此生态系统呼吸与空气温度相关性最强 (表 2). 相反, 长白山混交林为成熟林, 林龄大约为 200 年, 异养呼吸可能是决定生态系统呼吸的重要成分, 以土壤温度作为驱动变量应该更为合理, 表 2 的模型分析结果也证明了我们的推论.

大量研究一致认为温度和水分条件是控制土壤或生态系统呼吸的重要环境要素^[9]. 近年来, 关于温度和水分对温度敏感性因子 Q_{10} 影响的研究成为热点

问题^[8,33,37,38]. 在全球变化研究中, 当同时考虑温度和水分条件对土壤或生态系统呼吸的效应时, 通常假设温度与水分之间的效应是简单的连乘关系^[8,19,20]. 然而, 连乘模型意味着生态系统呼吸的温度敏感性因子 Q_{10} 与土壤水分条件无关; 而本文中采用的 Q_{10} 模型的假设与连乘模型则正好相反, 其意味着温度敏感性因子 Q_{10} 与土壤水分条件密切相关. 从图 3(a) 可见, 虽然连乘模型和 Q_{10} 模型都可以描述相似的生态系统呼吸季节变化过程, 但是在干旱条件下, 连乘模型将会明显地过高估计了生态系统呼吸对温度变化的响应. 从表 4 可以看出, 根据连乘模型估算的千烟洲人工林和长白山混交林年呼吸量与 Q_{10} 模型相比, 分别高估了 1% 和 2.7%. 连乘模型与 Q_{10} 模型的估算值间的这种差异可能是温度和土壤水分条件协同变化条件下, 温度敏感性因子 Q_{10} 的非线性响应所造成的^[8,37]. 这表明通常的连乘假设可能导致生态系统呼吸量的过高估计^[8,21], 特别是在干旱条件下, 连乘模型也可能系统地低估生态系统呼吸对水分条件的响应能力. 这些现象与假设的合理性仍然需要大量的室内和野外的试验证明和模拟研究^[8,9,33,35,37].

基于温度和土壤水分条件的经验模型可以解释千烟洲亚热带人工林生态系统呼吸变异的 78%~81%, 可以解释长白山温带阔叶红松混交林生态系统呼吸变异的 86%~87%. 就未被解释的变异而言, 可能有以下几个方面的影响: 由于涡度相关技术不能准确地测定非湍流过程的 CO_2 交换, 所以在夜间条件下, 当非湍流过程增加时, 会造成年尺度的生态系统呼吸量估算的不确定性^[39,40]. 这种非湍流过程通常可以造成 4%~36% 的系统性通量估算误差^[29]. 这里, 我们根据 Blanken 等^[31]的方法确定了千烟洲亚热带人工针叶林和长白山温带阔叶红松混交林摩擦风速的界限值, 剔除了夜间的非湍流条件下的观测数据, 但仍然会存在一定的随机误差. 需要注意的是在这两种森林生态系统呼吸的年过程中的生物学效应可能部分地被温度的效应所掩盖或解释^[12,15,35]. 如图 4 可以看出, 虽然长白山温带阔叶红松混交林生态系统呼吸与叶面积指数呈明显的指数关系, 但生态系统呼吸与基于 Lloyd 和 Taylor 方程模拟值的差值与叶面积指数则无明显的关系, 这主要是由于叶面积指数

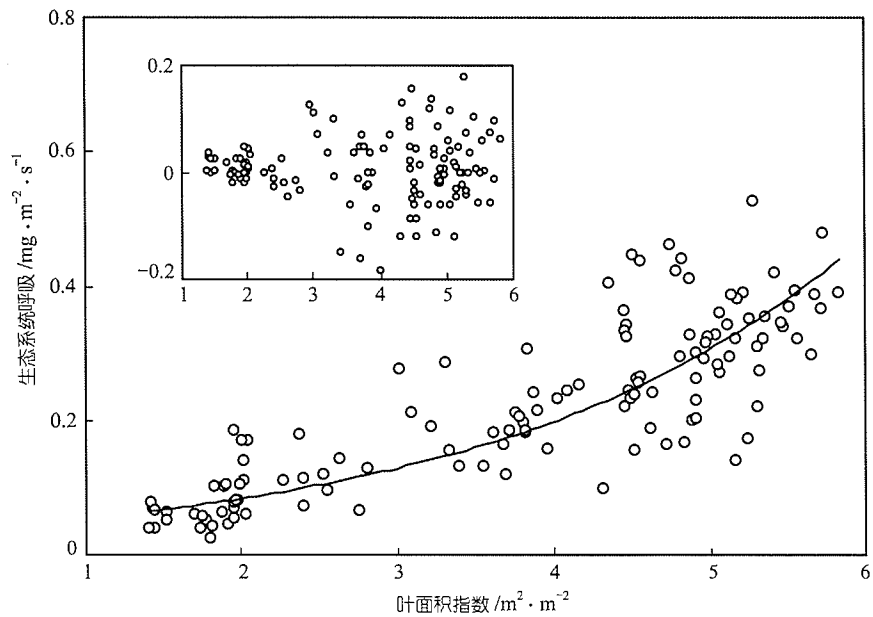


图4 长白山温带阔叶红松混交林生态系统呼吸与叶面积指数的关系(2003 年 4 月~10 月)
图中小插图表示测定值与基于 Lloyd 和 Taylor 方程模拟值的差值与叶面积指数的关系

季节变化与土壤温度季节变化的强烈自相关引起的(相关系数 0.825). 生态系统呼吸与 Q_{10} 模型模拟值的差值表现出明显的季节性变异, 这种季节变异受到生物学要素如根系和微生物的数量和季节模式的影响^[6]. 长白山混交林为成熟林, 具有较大量的凋落物和土壤有机质等可以为微生物异养呼吸提供了更多基质和有利条件, 其生物学效应更为复杂. 在千烟洲人工林, 由于夏季干旱胁迫会使微生物活动受到严

重的抑制. 生态系统呼吸还受植被覆盖、森林生产力、土壤结构和酸碱度等生物学和非生物学要素的影响.

目前在北纬 20°~30°之间, 仅拥有很少的通量观测点, 还没有有关森林生态系统年呼吸量的报道. 因此, 表 5 仅列出了文献报道的与千烟洲亚热带人工针叶林具有相似气候条件的其它人工林生态系统年呼吸量. 可见, 千烟洲亚热带人工针叶林生态系统年呼

表 5 与千烟洲亚热带人工林或长白山温带阔叶红松混交林具有相似气候条件的森林生态系统年呼吸量以及相应的生态要素特征^[9]

站名	位置	气候类型	生长季温度/℃	降水量/mm	林龄	叶面积指数/m ² ·m ⁻²	年呼吸值/gC·m ⁻²
千烟洲, 中国	26°44'N, 115°03'E	亚热带季风	17.9	855	20	3.6	1197
Duke, 美国	36°2'N, 79°8'W	海洋	17.2	748	17	5.2	941
Bordeaux, 法国	44°05'N, 0°05'W	温带	17	995	30	2.8	1638
长白山, 中国	42°24'N, 128°05'E	温带大陆性	14.2	496	200	5.8	1268
Willow Creek, 美国	45°47'N, 90°3'W	温带大陆性	19.2	694	35~70	4.2	769
			17.1	1092			865
Park Falls, 美国	45°56'N, 90°16'W	温带大陆性	15.1	525	60~80	4	1081
			18.1	706			829
Hesse, 法国	48°40'N, 7°05'E	温带大陆性	13.7	924	30	6	1009
Braschaat, 比利时	51°18'N, 4°31'E	温带大陆性	17.5	662	67	3	1033
			17.0	1042			1218

吸量与具有相似温度和降水条件的人工林生态系统相比较, 生态系统年呼吸量与其它的人工林生态系统的年呼吸量都在相同的量级内。

由表 5 可见, 长白山混交林生态系统年呼吸量与其它同纬度相似气候条件下的森林生态系统年呼吸量比较接近, 但略微地高于其它森林生态系统。这可能是由于长白山温带阔叶红松混交林林龄大约 200 年, 积累了大量的异养微生物呼吸基质所致。

在全球气候变暖条件下, 准确地估计生态系统呼吸的季节过程, 可以促进我们对净生态系统交换和总生态系统生产力对于环境要素在昼夜、季节和年际尺度上响应特征的理解^[21,37]。为了准确估计生态系统过程和变异特征, 特别是干旱条件下, 温度和土壤水分条件协同变化对温度敏感性因子 Q_{10} 的效应是至关重要的。但是仍然需要大量的不同时间和空间尺度的关于温度和干旱胁迫对生态系统呼吸影响的数据积累和研究工作, 为未来全球气候变化方面的情景分析提供科学依据^[8,21,37]。

4 结论

千烟洲亚热带人工针叶林和长白山温带阔叶红松混交林生态系统呼吸表现出明显的季节性变化特征, 在干旱条件下以及冬季时具有较低的量级。在生态系统水平上, 温度是控制生态系统碳释放特征的主导因素, 而温度和水分的协同作用共同控制生态系统呼吸; 对于受干旱胁迫的生态系统而言, 水分条件也可能转化成为生态系统呼吸的主导因素。

在生态系统水平上, 基于温度和土壤水分条件的经验模型可以解释千烟洲亚热带人工林呼吸变异的 78%~81%, 可以解释长白山温带阔叶红松混交林呼吸变异的 86%~87%。模型分析表明, 在干旱的气候条件下 Q_{10} 模型对水分状况的响应比连乘模型更敏感; Q_{10} 模型比连乘模型更能准确地描述生态系统呼吸的季节变化过程。温度和土壤水分条件的协同变化对生态系统呼吸的温度敏感性的影响在生态系统呼吸作用的评估研究中具有重要意义。

基于 Q_{10} 模型估算的千烟洲亚热带人工针叶林和长白山温带阔叶红松混交林年生态系统呼吸分别为 $1197 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $1268 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$, 而基于连乘回归模型

估算的年生态系统呼吸则偏高, 分别为 $1209 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $1303 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ 。这种差异可能是由于温度和土壤水分条件的协同变化对生态系统呼吸的温度敏感性的非线性影响所造成的, 仍需要进一步探讨。

参 考 文 献

- 1 Dixon R K, Brown S, Houghton R A, et al. Carbon pools and flux of global forest ecosystem. *Science*, 1994, 263: 185~190
- 2 Grace J, Rayment M. Respiration in the balance. *Nature*, 2000, 404: 859~860
- 3 Valentini R, Matteucci G, Dolman A J, et al. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 2000, 404: 861~865
- 4 Janssens I A, Lankreijer H, Matteucci G, et al. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 2001, 7: 269~278
- 5 Barr A G, Griffis T J, Black T A, et al. Comparing the carbon budgets of boreal and temperate deciduous forest stands. *Can J For Res*, 2002, 32: 813~822
- 6 Law B E, Falge E, Gu L, et al. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113: 97~120
- 7 Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 1998, 4: 217~227
- 8 Reichstein M, Tenhunen J D, Rouspard O, et al. Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forests: drought effects and decomposition dynamics. *Functional Ecology*, 2002, 16: 27~39
- 9 Global Carbon Project. Science Framework and Implementation. Earth System Science Partnership (IGBP, IHDP, WCRP, DIVERSITAS) Report No.1: Global Carbon Project Report No. 1 Canberra, 2003. 22~23
- 10 Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8: 315~323
- 11 Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO_2 efflux on temperature. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33: 155~165
- 12 Black T A, den Hartog G, Neumann H, et al. Annual cycles of CO_2 and water vapor fluxes above and within a boreal aspen stand. *Global Change Biology*, 1996, 2: 219~230
- 13 Goulden M L, Munger J W, Fan S M, et al. Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: response to interannual climate variability. *Science*, 1996, 271: 1576~1578
- 14 Barford C C, Wofsy S C, Goulden M L, et al. Factors controlling long- and short-term sequestration atmospheric CO_2 in a mid-latitude forest. *Science*, 2001, 294: 1688~1691

- 15 Greco S, Baldocchi D D. Seasonal variation of CO_2 and water vapour exchange rates over a temperate deciduous forest. *Global Change Biology*, 1996, 2: 183~197
- 16 Valentini R, Angelis P D, Matteucci G, et al. Seasonal net carbon exchange of a beech forest with the atmosphere. *Global Change Biology*, 1996, 2: 197~207
- 17 Baldocchi D D, Vogel C A, Hall B. Seasonal variation of carbon dioxide exchange rates above and below a boreal jack pine forest. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1997, 83: 147~170
- 18 Aubinet M, Chermanne B, Vandenhaute M, et al. Long-term carbon dioxide exchange above a mixed forest in the Belgian Ardennes. *Agriculture and Forest Meteorology*, 2001, 108: 293~315
- 19 Hanson P J, Wullschlegel S D, Bohlmann S A, et al. Seasonal and topographic patterns of forest floor CO_2 efflux from an upland oak forest. *Tree Physiology*, 1993, 13: 1~15
- 20 Fang C, Moncrieff J B. A model for soil CO_2 production and transport I: model development. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1999, 95: 225~236
- 21 Cox P M, Betts R A, Jones C D, et al. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408: 184~187
- 22 Wen X F, Yu G R, Sun X M, et al. Net water vapour exchange and environmental control over a conifer-broad leaved forest during Autumn-winter transition in Changbai Mountain. *Journal of Geographical Sciences*, 2003, 13(4): 463~468
- 23 李正泉, 于贵瑞, 温学发, 等. 中国通量观测研究网络 (ChinaFLUX) 能量平衡闭合状况的评价. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 46~56
- 24 刘允芬, 宋霞, 于贵瑞, 等. 千烟洲人工林不同高度碳通量季节变化及其环境因子的影响. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 109~117
- 25 关德新, 吴家兵, 于贵瑞, 等. 主要气象条件对长白山阔叶红松林 CO_2 通量的影响. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 103~108
- 26 Wilczak J M, Oncley S P, Stage S A. Sonic anemometer tilt correction algorithms. *Bound-Lay Meteorology*, 2001, 99: 127~150
- 27 Webb E K, Pearman G I, Leuning R. Correction of flux measurement for density effects due to heat and water vapour transfer. *Q J Roy Meteor Soc*, 1980, 106: 85~100
- 28 Foken T, Wichura B. Tools for quality assessment of surface-based flux measurements. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1996, 78: 83~105
- 29 Aubinet M, Grelle A, Ibrom A. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: the Euroflux methodology. *Advance in Ecological Research*, 2000, 30, 113~175
- 30 温学发, 于贵瑞, 孙晓敏, 等. 复杂地形条件下森林植被湍流通量测定的技术分析. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 57~66
- 31 Blanken P D, Black T A, Neumann H H, et al. Turbulence flux measurements above and below the overstory of a boreal aspen forest. *Boundary-Layer Meteorology*, 1998, 89: 109~140
- 32 Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. Modeling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q_{10} . *Global Change Biology*, 2001, 7: 223~230
- 33 Xu M, Qi Y. Spatial and seasonal variations of Q_{10} determined by soil respiration measurement at a Sierra Nevada forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 2001, 15: 687~696
- 34 Davidson E A, Verchot L V, Cattaneo J H, et al. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry*, 2000, 48: 53~69
- 35 Griffis T J, Black T A, Morgenstern K, et al. Ecophysiological controls on the carbon balances of three southern boreal forests. *Agriculture and Forest Meteorology*, 2003, 117: 53~71
- 36 Falge E, Baldocchi D, Tenhunen J, et al. Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agriculture and Forest Meteorology*, 2002, 113: 53~74
- 37 Qi Y, Xu M, Wu J. Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget: nonlinearity budgets surprise. *Ecological Modeling*, 2002, 153: 131~142
- 38 Janssens I, Pilegaard K. Large seasonal change in Q_{10} of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology*, 2003, 9: 911~918
- 39 Lee X. On Micrometeorological observations of surface-air exchange over tall vegetation. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1998, 91: 39~50
- 40 Massman W J, Lee X. Eddy covariance flux corrections and uncertainties in long term studies of carbon and energy exchanges. *Agriculture and Forest Meteorology*, 2002, 113: 121~144