

千烟洲人工针叶林 CO_2 通量季节变化 及其环境因子的影响*

刘允芬^{①**} 宋 霞^{①②} 孙晓敏^① 温学发^{①②} 陈永瑞^{①②}

(①中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; ②中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 对千烟洲人工针叶林碳通量与环境影响因子进行了分析, 研究了 23m 和 39m 两层高度碳通量的时空变化特征, 对 2003 年该生态系统的碳收支状况进行了初步估算。研究结果表明: 影响净生态系统交换(NEE)的环境因子主要是光合有效辐射(PAR)、土壤温度等。白天(有光期)的 NEE 对于 PAR 的响应符合直角双曲线方程, 通过摩擦速度的阈值对夜间数据进行了筛选, 夜间(无光期)的 NEE 对于温度和饱和水汽压差的响应呈明显的指数关系。该生态系统全年各个月均表现为碳汇; 碳通量各月的平均日变化和季节变化趋势明显。2003 年各月 NEE 值以 5, 6 月最高, 日最大值为 $-0.61 \sim -0.67 \text{ mg} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 盛夏 7 月遭遇了严重伏旱及持续高温, NEE 值约为 5~6 月的 2/3, 日最大值为 $-0.40 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 秋末到冬季由于持续干旱, NEE 为全年最低, 日最大值为 $-0.29 \sim -0.35 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。2003 全年碳收支估算值在 $-0.553 \sim -0.645 \text{ kgC} \cdot \text{m}^{-2}$ 之间。

关键词 净生态系统交换量 涡度相关 人工针叶林 红壤丘陵区

大气中的碳收支是全球变化研究的重要科学问题之一, 精确测定土壤—植被一大气间的二氧化碳通量, 对揭示和理解区域范围内碳的源汇过程具有重要科学意义和现实价值。国际通量网(FLUXNET)和中国陆地生态系统通量观测网(ChinaFLUX)相继建成, 其主要科学目标是: (i) 认识 CO_2 气体交换的影响因子及其相关过程, 如土壤过程、植被在不同生长

阶段与 CO_2 有关的生理学过程等; (ii) 确定可能影响未来生物圈的基本反馈过程, 如对气候变化、大气污染和 CO_2 浓度的响应。中国通量观测网是进行典型陆地生态系统与大气间 CO_2 和水热通量长期观测的研究网络, 其中森林生态系统包括温带红松针阔混交林、亚热带人工针叶林、亚热带典型常绿阔叶林及热带季节雨林。千烟洲人工针叶林地处亚热带, 属典型

2004-07-14 收稿, 2004-10-14 收修改稿

* 国家重点基础研究发展规划项目(编号: 2002CB412501)和中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-01-01A)及中国科学院地理科学与资源研究所知识创新工程主干科学计划(编号: CX10G-E01-03-05)共同资助

** E-mail: liuyf@igsnrr.ac.cn

次坐标轴旋转技术的旋转步骤, 2 次旋转主要是让 x 轴与主导风向一致, 满足 $\bar{v} = \bar{w} = 0$. McMillen(1988) 提出 2 次旋转技术仍然存在缺陷, 在 2 次旋转的基础上仍然需要第 3 次坐标轴旋转, 即 y 轴和 z 轴沿着 x 轴旋转, 从而使得 $\bar{vw} = 0$ ^[23].

3.3 缺失数据插补

由于仪器故障、系统校正以及天气、风向等因素, 在长期通量观测中往往造成观测数据丢失. 目前, 对缺失数据插补有以下几种方法: 平均日变化法、根据特定气象条件查表法、非线性回归法. 本文分别采用了非线性回归法(详见文内非线性回归分析)和平均日变化法进行插值, 即对丢失数据用相邻几天同时刻数据的平均值进行替补. 这种方法首先依据两个 30 min 数据求得 1 h 平均值, 然后用 1 d 内 24 h 的平均值数据求得日平均数据. 使用此方法的最大不确定性在于所取的平均时间段的长度不同(时间段尺度一般为 4~15 d), 通量数据通常在 3~4 d 时出现一个峰值, 因此平均时间段的选取要长于 3~4 d^[24]. 当然进行插补时也不是时间段越长越好, 因为环境变量随时间的变化并非线性变化, 所取时间段过长会因环境因子信息平均化而失真. 平均日变化法一般白天取 14 d、夜间取 7 d 的平均时间长度时偏差最小^[25]. 时间段的划分分为两种方法(i)独立的平均时间段, 即对每一独立的时间段建立一种日平均变化, 然后此时间段内的空缺数据均用此日平均变化来插补; (ii)滑动的平均时间段, 即首先针对每一个空缺数据划定平均时间段长度, 然后用此时间段做日平均变化对空缺进行插补.

4 结果与讨论

4.1 常规气象因子的季节变化

由图 1 可以看出: 2003 年降雨量除 5 月、8 月外均明显低于历年同期平均值, 尤其 7 月份出现了严重的干旱, 该月降雨量仅 3.2 mm, 全年降雨量比历年平均少 40%, 为严重干旱年份. 与此相应, 2003 年气温明显偏高, 7 月平均气温 31.2℃, 比历年同期高出 2.4℃, 为建站以来最高; 0℃以上月积温最大值自然也出现在 7 月. 2003 年为建站 20 年来少见的高温干旱年, 以 7 月份最为严重.

4.2 NEE 与环境因子的关系

4.2.1 NEE 对光合有效辐射(PAR)的响应

净生态系统交换(NEE)综合了所有时间间隔内的碳通量情况, 正号表明经由生态系统呼吸丢失碳, 负号表明经由光合作用吸收碳. 我们以光合有效辐射为标准把每天分为白天段($PAR \geq 10$)和黑夜段($PAR < 10$). NEE 对 PAR 的响应曲线一般都符合直角双曲线方程, 其函数通常可以用 Michaelis-Menten 模型表达^[26]:

$$F_{NEE} = \frac{\alpha \cdot PPFD \cdot P_{max}}{\alpha \cdot PPFD + P_{max}} - R_d, \quad (10)$$

上式中 F_{NEE} 为白天净生态系统交换量($mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), α 为表观初始光能利用率($mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}/\mu mol photons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), PAR 为入射到冠层上的光合有效光量子通量密度($\mu mol photons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), P_{max} ($mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)为光饱和时的净生态系统交换(即 $PAR \rightarrow \infty$ 时净生态系统交换的渐进值), R_d ($mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)为表观暗呼吸速率(即 $PAR \rightarrow 0$ 时净生态系统交换值).

自 2 月开始 PAR 的值随着太阳高度角的增加而逐月增强, 7 月份达到最强, 而后又逐渐减弱, 次年 2 月最弱. 净生态系统交换量受叶片同化作用控制, 随光合有效辐射的增加和植物进入生长旺盛阶段而增加, 之后随太阳高度角的减小和植物进入缓慢生长阶段而减小. 从光饱和时的净生态系统交换量可以看出, 无论是 23 m 还是 39 m NEE 均是自 3 月逐渐增加在 5 月达到最高值, 之后呈下降的趋势, 这主要是由于 2003 年 5 月 16 日以后本站处于极端干旱、高温的天气条件所造成的. 类似地, 表观初始光能利用率也是自 2 月开始升高, 6 月达到最高值, 之后由于干旱的原因而逐渐减小. 根据 23m 高度观测数据计算的表观初始光能利用率在 0.0204~0.0626 之间, 6 月最高 3 月最低(由于仪器故障 12 月和 7 月两个月的数据未通过模拟检验, 模拟参数空缺); 4~10 月(旺盛生长阶段)为 0.0379; 39 m 值为 0.0095~0.0603, 6 月最高 12 月最低, 4~10 月(旺盛生长阶段)为 0.0428(表 1). 由图 2(a)可以看出, 碳通量随着光合有效辐射的增加而增加, 而当光合有效辐射达到一定的范围后, 碳通量的分布出现分散现象, 当 PAR 达到 $1600 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$

时, 碳通量对光合有效辐射的响应达到饱和。由图 2(b)可以看出: 在水分限制条件下, 植被在辐射充足

时光合反应很容易达到饱和, 一天内的最大 NEE 值小于水分充足时的最大 NEE 值。

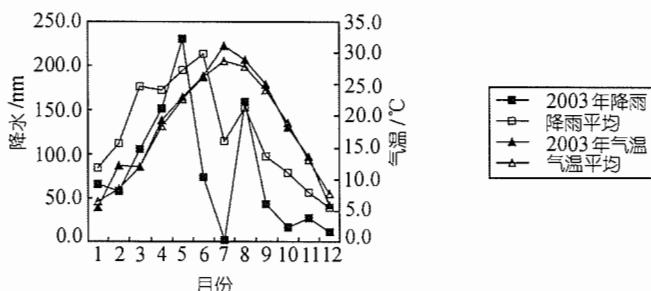


图 1 2003 年各月降雨、气温图

表 1 各月 NEE 的光响应曲线模拟参数

月份	23 m			39 m		
	α	$P_{max}/\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$R_d/\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	α	$P_{max}/\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$R_d/\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
1	0.0275	0.9438	0.0917	0.0197	0.7752	0.0443
2	0.0488	0.9186	0.1497	0.0329	0.5786	0.0969
3	0.0204	1.2330		0.0163	1.3260	
4	0.0316	1.1619	0.1046	0.0252	1.1893	0.0879
5	0.0245	1.7155	0.0422	0.0370	1.4560	0.1625
6	0.0627	1.1529	0.2665	0.0603	1.3254	0.2868
7				0.0508	0.7494	0.2846
8	0.0430	0.7796	0.1608	0.0304	0.9024	
9	0.0277	1.2400	0.1588	0.0297	1.1500	
10	0.0269	0.9844	0.0888	0.0214	1.1210	0.0816
11	0.0242	0.7115	0.0514	0.0197	0.6577	0.0348
12				0.0095	0.9539	0.0242
4~10	0.0379	0.9848	0.1437	0.0428	0.9498	0.1886

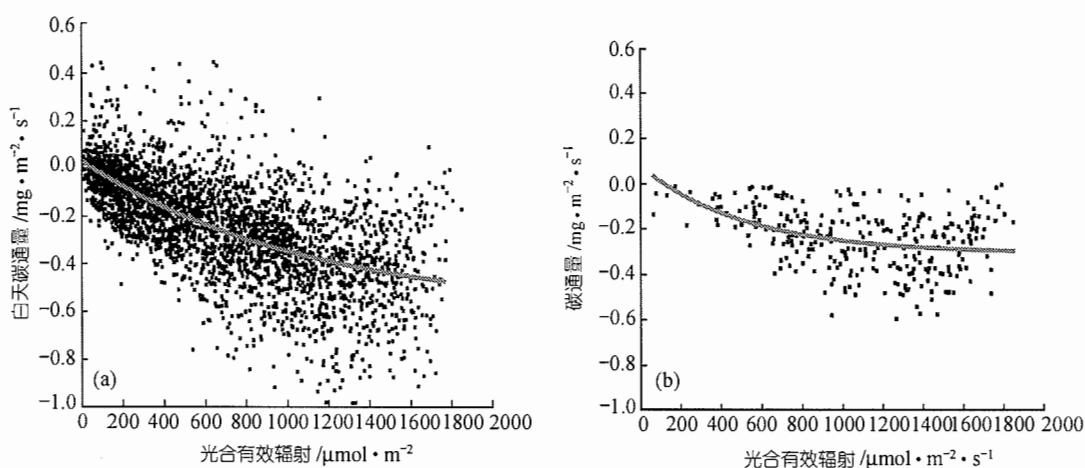


图 2 碳通量对光合有效辐射的响应

(a) 全年碳通量与光合有效辐射关系; (b) 7 月份(干旱天气)碳通量与光合有效辐射的关系

4.2.2 碳通量和摩擦速度的关系

夜间时段通量低估的原因目前仍然是个有争议的问题。目前，通常利用摩擦速度对夜间通量数据进行质量控制。Aubinet 的研究表明：如果删除摩擦速度很低时的碳通量，夜间碳通量和温度之间呈现较好的指数关系^[27]，因而通常通过摩擦速度的阈值来筛选夜间数据^[2,28-31]。本站夜间摩擦速度大于 $0.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，碳通量大部分为正值而且随着摩擦速度的增加而增加，即摩擦速度增加湍流脉动增强，植被释放的 CO_2 量相应增加。夜间当摩擦速度小于 $0.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，测定到的碳通量基本小于 0.1，表明在湍流运动微弱、大气稳定的夜间条件下涡度相关低估通量值的问题是明显的。我们根据摩擦速度的阈值筛选夜间的碳通量数据，进一步分析对其控制的因子。

4.2.3 NEE 与温度的关系

夜间净生态系统交换量与温度有很显著的指数关系^[32]。本文对夜间碳通量与温度的关系进行了模拟分析，夜间摩擦速度大于 $0.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，碳通量与 5 cm 以上土壤温度呈指数相关，其响应方程为，

$$\text{NEE}(n) = 0.0279 \exp(0.0707 T_{5 \text{ cm}}).$$

由图 3 可以看出：夜间碳通量对土壤温度的响应呈指数增长趋势，在温度比较低时点的分布比较集中，随着温度的增长通量点的分布比较分散，根据模拟方程 $15^\circ\text{C} \sim 25^\circ\text{C}$ 范围内的 Q_{10} 为 1.9。与之相应，夜间摩擦速度大于 $0.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，碳通量与土壤热通量亦呈指数相关，其中与 3 cm 深度土壤热通量关系最密切，夜间碳通量对 3 cm 土壤热通量的响应方程为 $\text{NEE}(n) = 0.1163 \exp(0.0578 G_{3 \text{ cm}})$ 。以上分析反映了

1 个基本事实：对于经过摩擦速度筛选后的夜间净生态系统交换量，与温度呈显著的指数相关，这与已有的研究结果非常一致^[25,32]。夜间的 NEE 仅取决于生态系统呼吸，其强度直接受控于热量条件，因此无论是冠层下的气温还是上层土壤的地温，都会影响到生态系统的呼吸速率，温度升高会加速植物和微生物的新陈代谢，从而加强了碳排放的强度。

4.3 CO_2 通量各个月的平均日变化

23 m 高度碳通量月平均日变化趋势见图 4。图 4(a)、图 4(b) 为生长缓慢季节的月平均日变化，图 4(c) 为生长旺季的月平均日变化、图 4(d) 为生长旺季干旱天气条件下的月平均日变化。由图可见每个月的日变化趋势基本一致，大约早晨 8 点以前、傍晚 18 点以后通量值为正，白天通量值为负，这说明，该生态系统在夜间由于植被呼吸作用表现为碳源，白天由于光合作用而表现为碳汇。从每个月的通量变化图可以观察到，在早晨 8 点和傍晚 18 点左右，通量符号发生转变时刻通量有突变现象，这主要是由于大气稳定性变化引起的。中午 12 点以前通量逐渐增大，中午 12 点左右达到最大值，12 点以后碳通量逐渐减小。 $1\sim3$ 月、 $11\sim12$ 月（生长缓慢季节）通量最大值在 $-0.29 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \sim -0.39 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ， $5\sim6$ 月的通量值达到 $-0.61 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \sim -0.67 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，其它各月的通量值在 $-0.40 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \sim -0.60 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间。 7 月、 8 月两个月由于天气连续高温干旱，植被生理活动受到水分胁迫最大通量值偏小。综合各个月碳通量总和与各个月的平均日变化

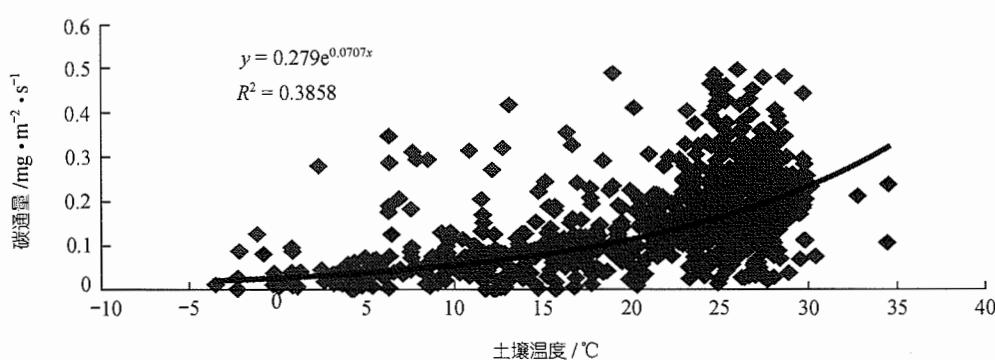


图 3 夜间碳通量对土壤温度的响应

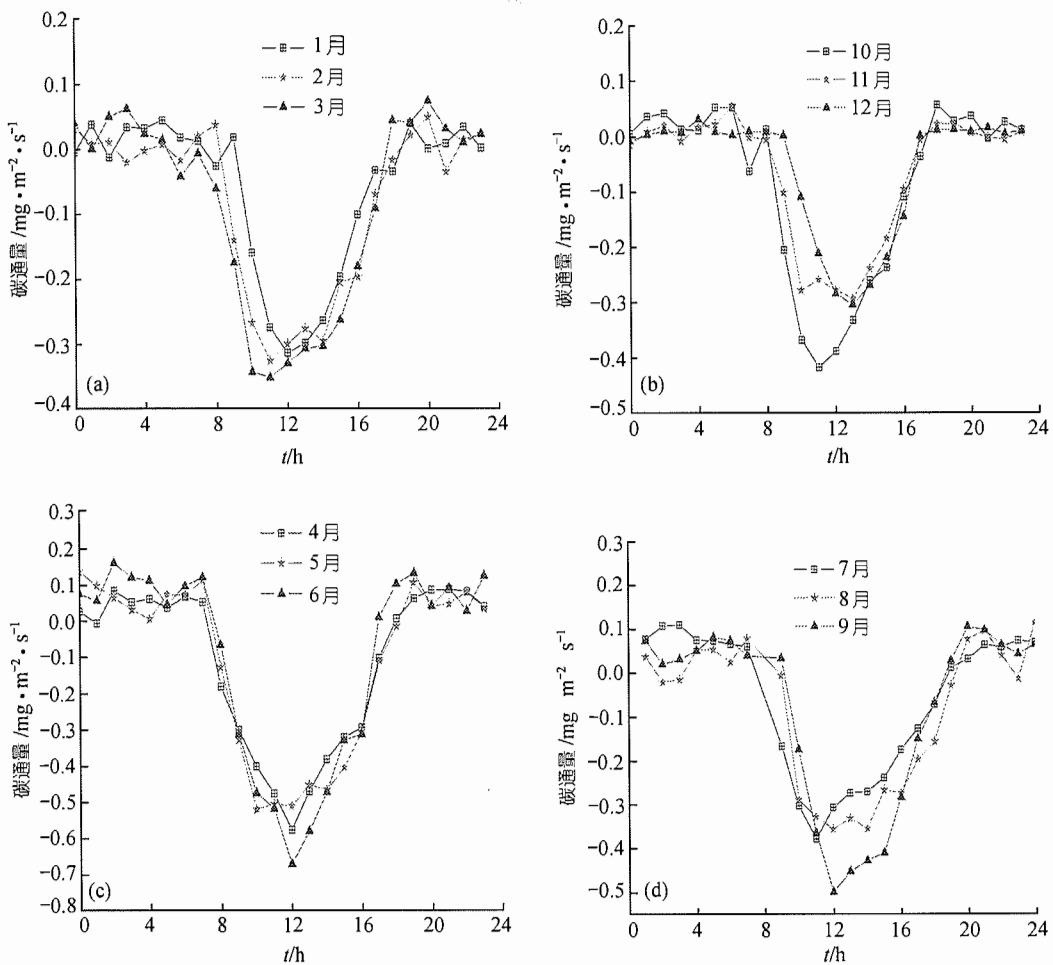


图 4 2003 年 23 m 高度观测每个月的 CO₂ 通量日变化

因为仪器问题 23 m 7 月数据丢失较多, 因此其中 7, 8, 9 三个月为 39 m 高度的观测数据。(a)~(d) 的说明见 4.3 节

可以看出: 碳通量总和的季节变化趋势与日变化最大值的季节变化趋势一致, 植被的生长状况直接影响到碳通量的季节变化。

4.4 两层高度 CO₂ 通量的季节变化

对全年通量数据插值后, 各个月的通量值累加求和, 得到净生态系统交换量的季节变化, 如图 5。由图可知该生态系统全年各个月都表现为碳汇, 即无论是生长旺季还是生长缓慢季节, 吸收的 CO₂ 量都大于释放的 CO₂ 量。净生态系统交换量 5 月份以前逐渐增加, 9 月份以后逐渐减少, 由于 2003 年特殊的天气条件——6, 7 两个月罕见的高温干旱天气, 造成 7、8 月净生态系统交换量较小。净生态系统交换量在生长旺季(5~6 月)最大($-290 \sim -355 \text{ mg/m}^2/\text{月}$), 在生长缓

慢季节(11~2 月)最小($-114 \sim -156 \text{ mg/m}^2/\text{月}$)。

39 m 与 23 m 两层月通量差为正则表示 39 m 通量值小于 23 m 通量值, 反之亦然。从两层高度的通量比较图可以看出: 23 m 高度的碳通量基本大于 39 m 值, 其中 2 月和 5 月两层高度的碳通量差值最大, 8 月和 11 月份两层的通量极为接近, 仅 9 月份 23 m 的碳通量低于 39 m 值。影响两层高度碳通量差值的主要因素包括下垫面碳的源汇类型、碳的源汇面积、植被生长状况、不同的气象条件。主导风向随季节发生变化, 风向的不同导致不同的源汇类型、源汇面积, 致使两层观测高度的碳通量观测值随季节而发生变化, 两层之间的通量差也相应发生变化, 植被在不同的生长季节, 释放和吸收碳的能力也有差异, 植被对

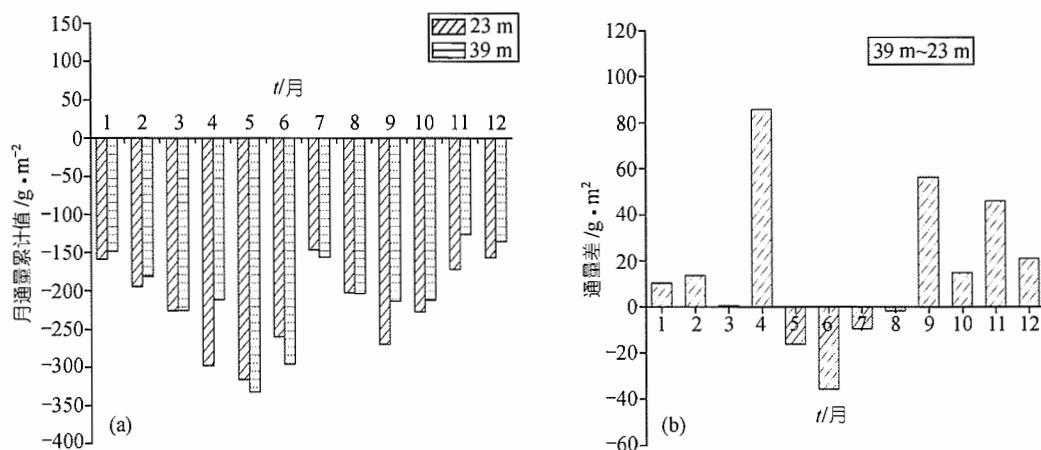


图 5 23, 39 m 两层高度之间碳通量季节变化(a)及月累计值之差(b)

碳的固定和释放能力的季节变化往往导致空间 CO_2 浓度随季节而发生变化, 两层观测高度的碳通量差值因此也随季节的变化而变化。引起 2 层高度碳通量差别的原因还需要我们在今后的工作中深入研究。

4.5 39 m 和 23 m 两层高度观测的全年碳收支

首先对通量数据进行了野点剔除、摩擦速度校正等, 然后用非线性回归法对通量的空缺数据进行插值。分别对两层高度的 30 min 平均碳通量值进行累计求和, 全年的通量值和观测高度以下的储存值相加得到该生态系统全年的碳收支, 其中 39 m 高度计算结果为 $-0.553 \text{ kgC} \cdot \text{m}^{-2}$, 23 m 观测结果为 $-0.645 \text{ kgC} \cdot \text{m}^{-2}$ 。这表明该生态系统为一碳汇, 碳的吸收量比其它同类生态系统的吸收量大, Aubinet 研究了 Belgian Ardennes 混合林每年的碳收支为 $-0.60 \text{ kgC} \cdot \text{m}^{-2}$ ^[33], Anthoni 计算非密闭 ponderosa pine 森林每年的碳收支为 $320 \pm 170 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ^[34]。该森林生态系统每年碳收支比其他森林生态系统略大, 主要是由于林龄较低尚处于速生期。

5 结论

本文分析了千烟洲试验站人工林碳通量与环境因子之间的关系, 研究了碳通量每个月的平均日变化趋势, 碳通量的季节变化趋势及空间差异, 同时比较了 23m 和 39m 两层观测高度碳通量的季节变化差

异、两层高度碳储存项, 研究表明:

该生态系统全年每个月碳通量的平均日变化趋势明显; 用 23 m 高度观测值计算 2003 年碳收支大于 39 m 高度的计算结果, 23 m 高度的计算结果为 $-0.645 \text{ kgC} \cdot \text{m}^{-2}$, 39 m 高度为 $-0.553 \text{ kgC} \cdot \text{m}^{-2}$ 。该生态系统全年每个月都为碳汇; 碳通量有非常明显的季节变化趋势, 生长旺季的净生态系统交换量大于生长缓慢季节; 干旱导致净生态系统交换量明显下降。39 m 和 23 m 两层观测高度之间的碳储存量有明显的季节变化趋势, 6 月份以前的碳储存量为负值, 6 月~9 月之间的碳储存量为正值, 10 月~12 月的碳储存量为负值; 23 m 和 39 m 两层观测高度之间存在漏流或平流现象; 全年各月 23 m 高度的碳通量大于 39 m 高度的碳通量(仅 9 月例外待研究)。碳通量与白天光合有效辐射的模拟方程显示: 初始光能利用率和最大光合速率也有明显的季节变化趋势, 生长旺季大于生长缓慢季节; 夜间土壤温度和土壤热通量与夜间碳通量之间存在明显的指数关系, 光合有效辐射与土壤温度是影响碳通量的主要环境因子。

参 考 文 献

- Goulden M L, Daube B C, Fan S-M, et al. Physiological response of a black spruce forest to the weather. *Journal of Geophysical Research*, 1997, 102: 28987~28996
- Black T A, den Hartog G, Neumann H H, et al. Annual cycles of water vapor and carbon dioxide fluxes in and above a boreal aspen forest. *Global Change Biology*, 1996, 2: 219~229

- 3 Grace J, Malhi Y, Lloyd J, et al. The use of eddy covariance to infer the carbon dioxide uptake of Brazilian rain forest. *Global Change Biology*, 1996, 2: 209~217
- 4 Berbigier P, Bonnefond J M, Mellmann P. CO₂ and water vapor fluxes for 2 years above Euroflux forest site. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 108: 183~197
- 5 Baldocchi D, Finnigan J, Wilson K, et al. On measuring net ecosystem carbon exchange over tall vegetation on complex terrain. *Boundary-Layer Meteorology*, 2000, 96: 257~291
- 6 宋霞, 刘允芬, 徐小锋, 等. 红壤丘陵区人工林冬春时段碳、水、热通量的观测与分析. *资源科学*, 2004, 26(3): 96~104
- 7 Baldocchi D, Hicks B, Meyers P. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods. *Ecology*, 1988, 69: 1331~1340
- 8 Paw U K, Baldocchi D D, Meyers T P, et al. Correction of eddy covariance measurements incorporating both advective effects and density fluxes. *Boundary-Layer Meteorology*, 2000, 97: 487~511
- 9 Reynolds O. On the dynamical theory of incompressible viscous fluids and the determination of criterion. *Phil Trans Roy Soc London A*, 1895, 174: 935~982
- 10 Fan S M, Wofsy S C, Bakwin P S, et al. Atmosphere-biosphere exchange of CO₂ and O₃ in the central Amazon forest. *J Geophys Res*, 1990, 95: 16851~16864
- 11 Garratt J R. Limitations of the eddy correlation technique for determination of turbulent fluxes near the surface. *Bound.-Lay Meteorol*, 1975, 8: 255~259
- 12 Webb E K, Pearman G, Leuning R. Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapor transfer. *Q J Roy Meteorol Soc*, 1980, 106: 85~100
- 13 Massman W J, Lee X. Eddy covariance flux corrections and uncertainties in long term studies of carbon and energy exchanges. *Agric For Meteorol*, 2002, 113: 121~144
- 14 Leuning R, Moncrieff J. Eddy covariance CO₂ flux measurements using open- and closed-path CO₂ analysers: corrections for analyzer water vapour sensitivity and damping of fluctuations in air sampling tubes. *Bound.-Lay Meteorol*, 1990, 53: 63~76
- 15 Leuning R, Judd M J. The relative merits of open and closed path analysers for measurement of eddy fluxes. *Global Change Biology*, 1996, 2: 241~253
- 16 Finnigan J J. A comment on the paper by Lee (1998): On micrometeorological observations of surface-air exchange over tall vegetation. *Agric For Meteorol*, 1999, 97: 55~64
- 17 McMillen R T. An eddy correlation technique with extended applicability to nonsimple terrain. *Bound.-Lay Meteorol*, 1988, 43: 231~245
- 18 Foken Th, Wichura B. Tools for quality assessment of surface-based flux measurements. *Agric For Meteorol*, 1995, 78: 83~105
- 19 Lee X. On micrometeorological observations of surface-air exchange over tall vegetation. *Agric For Meteorol*, 1998, 91: 39~50
- 20 Sun J, Desjardins R, Mahrt L, et al. Transport of carbon dioxide, water vapor and ozone by turbulence and local circulations. *J Geophys Res*, 1998, 103: 25873~25885
- 21 Yi C, Davis K, Bakwin P, et al. Influence of advection on measurements of the net ecosystem-atmosphere exchange of CO₂ from a very tall tower. *J Geophys Res*, 2000, 105: 9991~9999
- 22 Eugster W, Siegrist F. The influence of nocturnal CO₂ advection on CO₂ flux measurements. *Basic and Applied Ecology*, 2000, 1: 177~188
- 23 McMillen R T. An eddy correlation technique with extended applicability to non-simple terrain. *Boundary Layer Meteorology*, 1988, 43: 231~245
- 24 Baldocchi D D, Falge E, Wilson K. A spectral analysis of biosphere-atmosphere trace gas flux densities and meteorological variables across hour to year time scales. *Agric For Meteorol*, 2001, 107: 1~27
- 25 Falge E, Baldocchi D, Olson R. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 107: 43~69
- 26 Michaelis L, Menten M L. Die Kinetik der Invertinwirkung. *Biochem Z*, 1913, 49: 333
- 27 Aubinet M, Grelle A, Ibrom A, et al. Estimates of the annual net carbon and water exchange of European forests: the EUROFLUX methodology. *Adv Ecol Res*, 2000, 30: 113~175
- 28 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
- 29 Jarvis P G, Massheder J M, Hale S E, et al. Seasonal variation of carbon dioxide, water vapor, and energy exchanges of a boreal black spruce forest. *J Geophys. Res.*, 1997, 102: 28953~28966
- 30 Lindroth A A, Grelle A, Moren A S. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity. *Global Change Biol*, 1998, 4: 443~450
- 31 Xuhui Lee. Long-term observation of the atmospheric exchange of CO₂ with a temperate deciduous forest in southern Ontario, Canada. *Journal of Geophysical Research*, 1999, 104(D13): 15975~15984
- 32 Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Funct Eco*, 1994, 8: 315~323
- 33 Aubinet M, Chermanne B, Vandenhoute M, et al. Long term carbon dioxide exchange above a mixed forest in the Belgian Ardennes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 108: 293~315
- 34 Anthoni P M, Law B E, Unsworth M H. Carbon and water vapor exchange of an open-canopied ponderosa pine ecosystem. *Agric For Meteorol*, 1999, 95: 115~168