

西双版纳热带季节雨林晴天 CO₂ 交换的 日变化和季节变化特征

赵双菊^{1,3} 张一平^{1*} 于贵瑞² 宋清海^{1,3} 孙晓敏²

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

(2 中国科学院地理科学与资源环境研究所, 北京 100101) (3 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 应用 2003 年 11 月~2004 年 10 月晴好天气涡度相关通量观测资料, 对西双版纳热带季节雨林 CO₂ 交换的日变化和季节变化进行分析。结果表明: 雾凉季、干热季和雨季的净生态系统 CO₂ 交换 (*NEE*) 均呈现出单峰型曲线的日变化趋势, 昼间其变化规律较强, 夜间呈波动状态。昼间 *NEE* (取绝对值) 雾凉季和雨季均显著大于干热季; 夜间 *NEE* 雨季显著大于干热季, 而干热季显著大于雾凉季。光合有效辐射是影响 *NEE* 日变化的主要因素, 但不是造成季节差异的主要因素; 饱和水汽压差和气温对 *NEE* 的季节差异有较大贡献。另外, 应用 Michaelis-Menten 模型对昼间不同饱和水汽压差和气温下 *NEE* 对光合有效辐射的响应进行分析, 结果表明: 各季节较高饱和水汽压差下的表观最大光合速率 (P_{\max})、表观暗呼吸速率 (R_e) 比较低饱和水汽压差下的 P_{\max} 、 R_e 大, 而表观光量子产额 (α) 则相反。各季节较高气温下的 R_e 比较低气温下的 R_e 大; 雾凉季气温的差异对 P_{\max} 和 α 的影响较小; 干热季和雨季较高气温下的 α 较小。

关键词 净生态系统 CO₂ 交换 涡度相关 日变化和季节变化 热带季节雨林 西双版纳

DIURNAL AND SEASONAL CO₂ EXCHANGE ON CLEAR DAYS IN A TROPICAL SEASONAL RAINFOREST OF XISHUANGBANNA

ZHAO Shuang-Ju^{1,3} ZHANG Yi-Ping^{1*} YU Gui-Rui² SONG Qing-Hai^{1,3} and SUN Xiao-Min²

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

(2 Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

(3 Graduate school of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract Tropical forests play an important role in altering the carbon budgets of terrestrial ecosystems. We examined patterns of diurnal and seasonal net ecosystem CO₂ exchange (*NEE*) in a tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna on clear days between November 2003 and October 2004. We found that the diurnal dynamics of *NEE* showed a single-peaked curve. During daytime throughout the year, *NEE* increased with solar radiation after sunrise, but fluctuated after sunset. Values of *NEE* (absolute values) in the foggy-cool and wet seasons were greater than those in the dry-hot season during daytime. During the night, *NEE* values were dominated by soil temperature and soil water content and were highest in the wet season, followed by those in the dry-hot season and lowest in the foggy-cool season. *NEE*, water vapor deficit (*VPD*) and air temperature (T_a) curves all showed pronounced seasonal variation, but photosynthetically available radiation (*PAR*) did not vary significantly. Maximum photosynthesis rates (P_{\max}) and dark respiration rates (R_e) were greater when $VPD \geq 16$ hPa than when $VPD < 16$ hPa, whereas photon density (α) was the opposite. R_e was also greater when $T_a \geq 25$ °C than when $T_a < 25$ °C in the three seasons. α was reduced when $T_a \geq 25$ °C in the dry-hot and wet seasons. The P_{\max} increased in the dry-hot season and decreased in the wet season when $T_a \geq 25$ °C. Our data suggested that *PAR* is the main factor influencing *NEE* diurnal dynamics, whereas both *VPD* and T_a play a major role in regulating *NEE* seasonal dynamics.

Key words Xishuangbanna tropical seasonal rainforest, Net ecosystem CO₂ exchange, Eddy covariance, Diurnal and seasonal variation

收稿日期: 2004-12-23 接受日期: 2005-06-02

基金项目: 中国科学院知识创新重大项目(KZCX1-SW-01-01A4)和国家 973 项目(2002CB412501)

本研究得到中国科学院生态系统研究网络西双版纳热带森林生态系统定位研究站的大力支持, 刘梦楠同志参加了观测数据的收录工作, 在此表示感谢。

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: yipingzh@xtbg.ac.cn

E-mail of the first author: zsj@xtbg.ac.cn

森林生态系统在全球碳循环中起着极其重要的作用,热带森林约占世界森林总面积的 60% (Dixon *et al.*, 1994),其净初级生产力估计为 $30 \text{ Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$, 约是全球总量的一半 (Malhi *et al.*, 1998),热带森林是森林生态系统的重要组成部分。为了探讨热带森林在整个陆地生态系统碳平衡及碳循环中的意义和作用,国外许多生态学家已用涡度相关法对热带森林进行了通量观测研究 (Fan *et al.*, 1990; Grace *et al.*, 1995a, 1995b, 1996; Malhi *et al.*, 1998; Vourlitis *et al.*, 2001; Yasuda *et al.*, 2003)。近年来我国对热带森林碳通量的研究主要集中在海南岛尖峰岭热带山地雨林 (陈步峰等, 2001a, 2001b)。

西双版纳热带雨林是世界上第二大热带雨林——印度马来热带雨林区 (简称远东热带雨林) 的一个重要组成部分 (Whitmore, 1975), 位于这个热带雨林区的北缘。热带季节雨林是西双版纳热带雨林的主要类型和地带性植被, 主要分布在海拔 900 m 以下的沟谷两侧及低丘台地, 以西双版纳东南部的勐腊县最为集中。这片物种丰富的热带季节雨林是我国热带森林的重要组成部分, 对 CO_2 平衡和循环起着重要作用。为了研究西双版纳热带雨林的 CO_2 交换, 在该区域设置了通量观测站, 进行着长期连续观测。

本文探讨了西双版纳热带季节雨林晴好天气下林冠上层 CO_2 通量和 CO_2 交换日变化和季节变化特征, 并分析了主要气候环境影响因素对热带季节雨林净生态系统 CO_2 交换 (Net ecosystem CO_2 exchange, *NEE*) 的影响。

1 研究方法

1.1 研究样地概况

通量观测站位于云南省西双版纳州勐腊县境内的国家级自然保护区内 ($21^\circ 57' \text{ N}$, $101^\circ 12' \text{ E}$, 海拔 756 m), 样地所在的森林为原生热带季节雨林。本区属热带北缘西南季风气候, 一年中有雾凉季 (11 月 ~ 翌年 2 月)、干热季 (3 ~ 4 月)、雨季 (5 ~ 10 月) 之分 (张克映, 1963)。该地区独特的天气现象为雾日较多, 年雾日可达 186.4 d, 在雾凉季 (11 月 ~ 翌年 2 月) 月平均雾日均超过 23 d, 最多的 1 月可达 26.1 d; 一般在夜间 22:00 左右开始起雾, 直到第二天中午 12:00 以后才逐渐消散; 与雾凉季相比, 干热季的雾生成时刻较迟, 维持时间较短, 一般在夜间 23:00 之后才开始起雾, 而在 10:00 左右就逐渐消散。样地群落结构特征详情请参见文献 (Cao *et al.*, 1996;

任泳红等, 1999)。

1.2 数据获取

观测站安装的仪器包括常规气象观测系统 (Routine meteorological system, RMET) 和两套 (48.8 和 4.2 m) 开路涡度相关观测系统 (Open path eddy covariance system, OPEC), 所有仪器均安装在 70 m 高的气象观测铁塔上及附近地表, 并定期校准。本文针对林冠上方 CO_2 交换进行分析, 与分析相关的仪器设置情况如下: RMET 的 52203 雨量计 (70.2 m)、HMP45C 温湿计 (48.8 m)、LQS70-10SUN 光合有效辐射仪 (36.2 m)、105T 热电偶传感器 (-5 cm) 和土壤水分仪 (-5 cm), 并配置 CR10X 数据采集器; 仪器采样频率 0.5 Hz, 每 30 min 输出 1 组平均值。OPEC: 48.8 m 处 (林冠上方) 的 CSAT3 三维超声风速测定仪和 LI-7500 开路红外 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 气体分析仪, 配置 CR5000 数据采集器。仪器采样频率 10 Hz, 每 30 min 输出 1 组平均值。

1.3 数据处理

本文选取 2003 年 11 月 ~ 2004 年 10 月晴好天气 (根据太阳辐射 Q 值变化判断)。雾凉季、干热季、雨季晴天天数分别为 70、22 和 17 d。定义太阳辐射大于 0 为昼间, 无太阳辐射 (= 0) 为夜间。通量数据在应用前经过了三维坐标旋转 (McMillen, 1988), 以及超声湿度修正 (Webb, pearman and leuning correction, WPL)。

夜间稳定的大气层结造成了 CO_2 通量的不确定性, 但这种不确定性对分析其时间趋势上的变化影响非常小, 因为通常情况下系统上的偏差是不变的 (Goulden *et al.*, 2004)。Miller 等 (2004) 研究表明, 给定摩擦风速 u^* 一定的阈值所得的碳平衡的日变化与未进行 u^* 滤除得到的变化模式是相当吻合的, 也就是说 u^* 对 CO_2 通量和碳平衡的日变化模式几乎没有影响。Goulden 等 (2004) 对巴西热带雨林 CO_2 交换的时间变化特征进行研究时, 未对昼间和夜间大气稳定程度所引起的偏差进行修正 (即没有限定 u^* 阈值)。本文的主要目的也是探讨 CO_2 通量和 CO_2 交换的时间变化特征, 因此未对 u^* 进行阈值限制。

在巨大的森林中, 由涡度相关系统测量出的 CO_2 通量 (CO_2 Flux, F_e) 并不总等于净生态系统交换 (Wofsy *et al.*, 1993; Hollinger *et al.*, 1994; Baldocchi *et al.*, 1997), 当 CO_2 储存或者扩散在涡度相关系统以下的空气层中时, 便会产生偏差。在夜间当大气层结呈稳定状态或者风速很微弱时, CO_2 储存项 (CO_2 storage, F_s) 较大 (Greco & Baldocchi,

1996)。因此计算 NEE 时还要考虑储存项的影响, 本研究中储存项 (F_s) 的计算采用 LI-7500 测定的 CO₂ 浓度进行估算, 计算方法请参见文献 (Greco & Baldocchi, 1996; Hollinger *et al.*, 1994)。 NEE 为 F_c 与 F_s 两者之和 (Hollinger *et al.*, 1994; Grace, *et al.*, 1996; Vourlitis *et al.*, 2001; Yasuda *et al.*, 2003)。 F_c 定义向下为负, 向上为正; F_s 正值和负值分别表示林内空气中 CO₂ 储存或扩散; NEE 正值为净释放, 负值为净吸收。三者的单位均为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

用配对 t 检验分析各季节 NEE 的差异, 对各季节的 NEE 、光合有效辐射 (Photosynthetically available radiation, PAR)、饱和水汽压差 (Vapor pressure deficit, VPD)、气温 (Air temperature, T_a) 进行偏相关分析, 所用软件为 SPSS11.5 (SPSS Inc., USA)。 NEE 对 PAR 的响应曲线应用 Sigmaplot8.0 (SPSS Inc., USA) 绘制, 其它应用 Excel 绘图。

1.4 模型描述

NEE 对 PAR 的响应计算应用 Michaelis-Menten 模型 (Hollinger *et al.*, 1994; Loescher *et al.*, 2003), 具体公式如下:

$$NEE = R_e - \frac{\alpha \cdot PAR \cdot P_{\max}}{\alpha \cdot PAR + P_{\max}}$$

式中, α ($\partial \text{CO}_2 / \text{PAR}$) 为表观光量子产额 (Photon density), 表征光合作用中光能最大的转化效率; PAR ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 为光合有效辐射; P_{\max} ($\mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 为表观最大光合速率; R_e ($\mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 为表观暗呼吸速率 (Dark respiration rates)。

2 结果与分析

2.1 林冠上方 CO₂ 通量、CO₂ 储存量及净生态系统 CO₂ 交换量的日变化

F_c 、 F_s 、 NEE 的日变化均呈单峰型曲线变化, 昼间均为负值, 夜间多为正值。昼间各量变化规律性较强, 与太阳辐射的日变化呈反相关关系; 夜间各量的变化没有明显规律, 多呈波动状态 (图 1a、b、c)。昼间雾凉季和雨季各量变化幅度较干热季大; 夜间各量波动范围以雨季较大, 雾凉季和干热季较小。

净生态系统 CO₂ 交换负峰值在雾凉季 ($-13.04 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和干热季 ($-9.61 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 均出现在 13:00 左右; 雨季 ($-13.37 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 出现在 11:30, 较雾凉季和干热季早 1.5 h。

2.2 NEE 的时间变化及其影响因子

各季节 NEE 及相关影响因子变化趋势如图 2

所示。昼间, 雾凉季、干热季、雨季 NEE 变化趋势基本一致, 雨季 NEE 的负峰值最大、雾凉季次之、干热季最小 (图 2a)。经配对 t 检验得知, 昼间 NEE (取绝对值) 雾凉季显著大于干热季 ($t = -2.115$, $p = 0.045 < 0.05$, $df = 24$), 雨季也显著大于干热季 ($t = -5.064$, $p = 0.000 < 0.05$, $df = 24$), 雾凉季与雨季之间不存在显著差异 ($t = 1.220$, $p = 0.234 > 0.05$, $df = 24$)。夜间 NEE , 雨季显著大于雾凉季 ($t = 6.039$, $p = 0.000 < 0.05$, $df = 23$) 和干热季 ($t = 3.893$, $p = 0.001 < 0.05$, $df = 23$), 干热季显著大于雾凉季 ($t = 2.136$, $p = 0.044 < 0.05$, $df = 23$)。由此可见, 各季节 NEE 存在较为显著的差异。

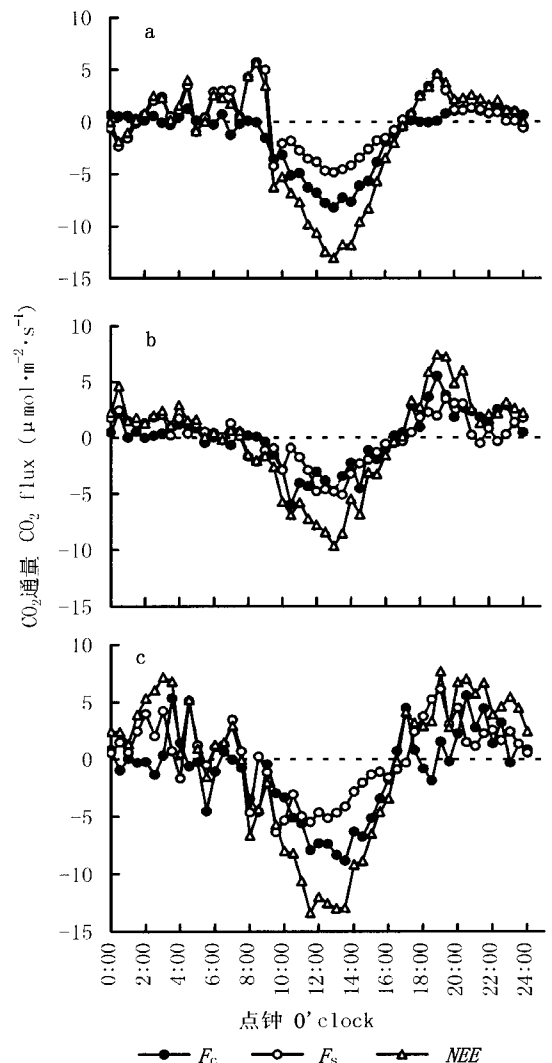


图1 林冠上各季节 CO₂ 通量 (F_c)、林冠内 CO₂ 储存量 (F_s) 及净 CO₂ 交换 (NEE) 的日动态

Fig.1 Diurnal dynamics in the CO₂ flux above the canopy (F_c), CO₂ storage flux (F_s) and the net ecosystem CO₂ exchange (NEE) in different seasons

a. 雾凉季 Fog-cool season b. 干热季 Dry-hot season c. 雨季 Wet season

昼间 NEE 的变化与 PAR 有较强的一致性,随着 PAR 的增强 NEE 负向增加,午后随着 PAR 的减弱, NEE 也相应减小。各季节 PAR 在日变化上看,数值差异较小(图 2b),变化趋势上也非常接近。

各季节 T_a 和 VPD 均呈单峰型曲线变化,并存在明显的季节差异(图 2c、d)。 T_a 与 VPD 日平均最大值均出现在 16:00~17:00 左右,8:00~8:30 左右出现最小值。气温日较差以干热季(14.3 °C)最大,雾凉季次之(12.1 °C),雨季最小(10.0 °C)。2:00~13:00 左右,雨季气温等于或高于干热季,其余时刻均低于干热季(图 2c)。干热季 VPD 明显高于其它两个季节(表 1、图 2d)。雨季和雾凉季的 VPD 在夜间数值几乎相等,昼间雨季 VPD 略高于雾凉季。

对昼间 NEE 、 PAR 、 VPD 、 T_a 进行偏相关分析,得以下结果(表 1):各季节 NEE 与 PAR 均为极显著相关,偏相关系数都较高,且数值相近;雨季 NEE 与 VPD 显著相关,雾凉季、干热季 NEE 与 VPD 之间无显著的相关关系;干热季和雨季 NEE 与 T_a 显著相关,雾凉季 NEE 与 T_a 则无显著相关关系。由以上结果可知, PAR 对 NEE 的季节差异贡献较小, VPD 和 T_a 是引起 NEE 季节差异的主要因素。

2.3 气象要素对昼间生态系统净 CO_2 交换的影响

由以上分析结果可知, VPD 和 T_a 是引起昼间 NEE 季节差异的主要因素。为了更深入的讨论 VPD 、 T_a 对各季节 NEE 的影响,根据东南亚热带森林以及巴西热带森林的部分研究成果(Yasuda

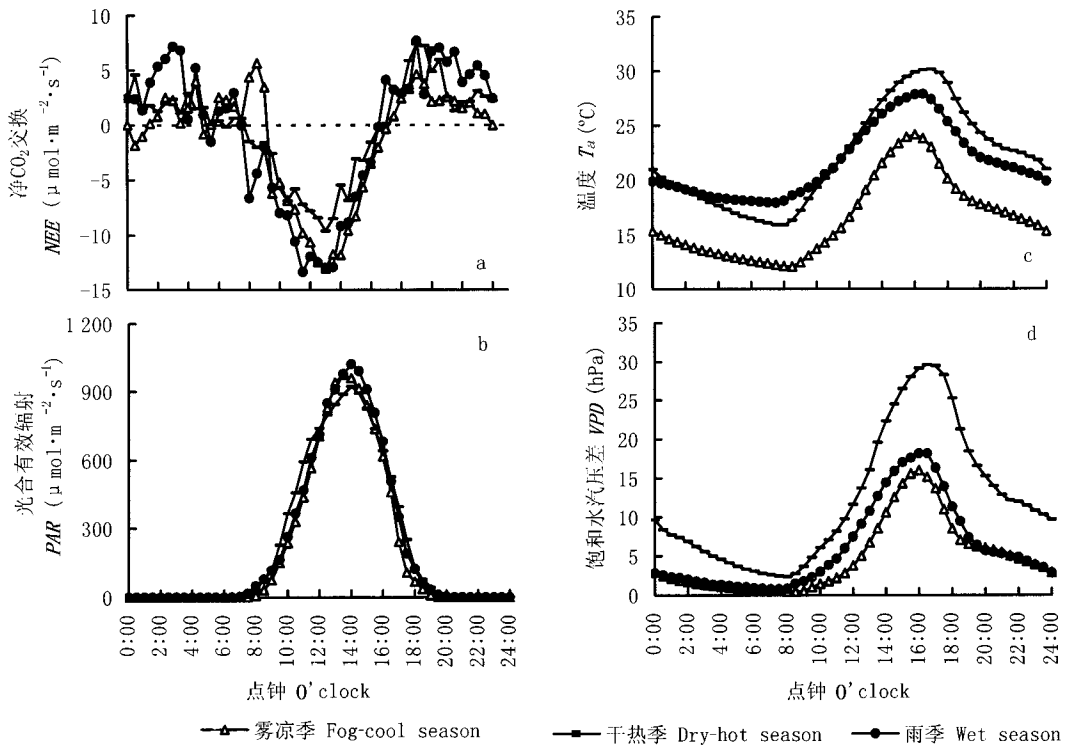


图 2 各季节涡动相关测量高度(48.8 m)净 CO_2 交换(NEE)、光合有效辐射(PAR)、空气温度(T_a)、饱和水汽压差(VPD)的日变化特征

Fig. 2 Diurnal variations of net ecosystem CO_2 exchange (NEE), photosynthetically available radiation (PAR), air temperature (T_a) and vapour pressure deficit (VPD)

表 1 昼间 NEE 与 PAR 、 VPD 、 T_a 的偏相关分析

Table 1 The partial correlations between NEE and PAR , VPD and T_a

	雾凉季 Fog-cool season			干热季 Dry-hot season			雨季 Wet season		
	r	p	n	r	p	n	r	p	n
NEE & PAR	-0.604 0	0.000***	503	-0.557 4	0.000***	260	-0.602 0	0.000***	301
NEE & VPD	-	-	-	-	-	-	0.123 7	0.031*	301
NEE & T_a	-	-	-	0.152 0	0.014*	260	0.119 7	0.037*	301

*: $p < 0.05$ ** : $p < 0.01$ *** : $p < 0.001$ -: 无显著相关 Inconspicuous correlation NEE , PAR , VPD , T_a : 同图 2 See Fig. 2

et al., 2003; Vourlitis *et al.*, 2001, 2004), 并结合西双版纳的小气候特征, 将饱和水汽压差划分为 $VPD \geq 16$ hPa 和 $VPD < 16$ hPa 进行分析; 气温划分为 $T_a \geq 25$ °C 和 $T_a < 25$ °C 进行分析。

2.3.1 饱和水汽压差的影响

应用 Michaelis-Menten 模型作不同饱和水汽压差下 NEE 对 PAR 的响应曲线, 如图 3 所示。当 PAR 增加时, 森林对 CO_2 的吸收也相应增强, PAR 达到一定数值时, NEE 将近似达到饱和状态。雾凉季 NEE 变化幅度在 $VPD < 16$ hPa 时比 $VPD \geq 16$ hPa 时大, 且在 PAR 达到 $900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时就基本达到饱和状态, 而 $VPD \geq 16$ hPa 时, 要在更高的 PAR 下才能达到饱和(图 3a)。干热季与雾凉季相似, $VPD \geq 16$ hPa 时, 其饱和点($800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)比 $VPD < 16$ hPa 时高(图 3b)。雨季不同, VPD 对 NEE 的饱和点几乎没有影响, $VPD < 16$ hPa 和 $VPD \geq 16$ hPa 时, NEE 均在 PAR 达到 $900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时达到其饱和(图 3c)。

不同 VPD 下 NEE 对 PAR 响应曲线参数见表 2。 $VPD \geq 16$ hPa 时, 各季节表观最大光合速率 P_{max} 、表观暗呼吸速率 R_e 均比 $VPD < 16$ hPa 时大; 表观光量子产额 α 则相反, 当 $VPD \geq 16$ hPa 时各季节 α 值小于 $VPD < 16$ hPa 时的相应值, 雨季两者相差不大。由此可知, VPD 的升高使得 P_{max} 增大、(减小、 R_e 增大; 也就是说较高的 VPD 有利于呼吸作用。

各季节 $VPD \geq 16$ hPa 时的趋势线总位于 $VPD < 16$ hPa 的上方。当 $VPD < 16$ hPa 时, 在较低的 PAR 下($PAR < 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 森林即开始吸收 CO_2 (NEE 开始负向增加), 而当 $VPD \geq 16$ hPa 时, 要在更高的 PAR 下森林才开始吸收 CO_2 , 该现象以雨季和干热季表现最强, 雾凉季较弱(图 3)。由以上分析得知, 在相同的 PAR 条件下, 较高的 VPD 有利于呼吸作用; 而对森林生态系统净吸收 CO_2 具有抑制作用。

2.3.2 气温的影响

与 VPD 对 NEE 的影响相似, 较高的气温不利于 NEE 达到饱和状态(图 4a、b、c)。各个季节 $T_a \geq 25$ °C 时, 其表观暗呼吸速率 R_e 均大于 $T_a < 25$ °C 时的相应值。雾凉季, 气温的差异对 P_{max} 和 α 的影响

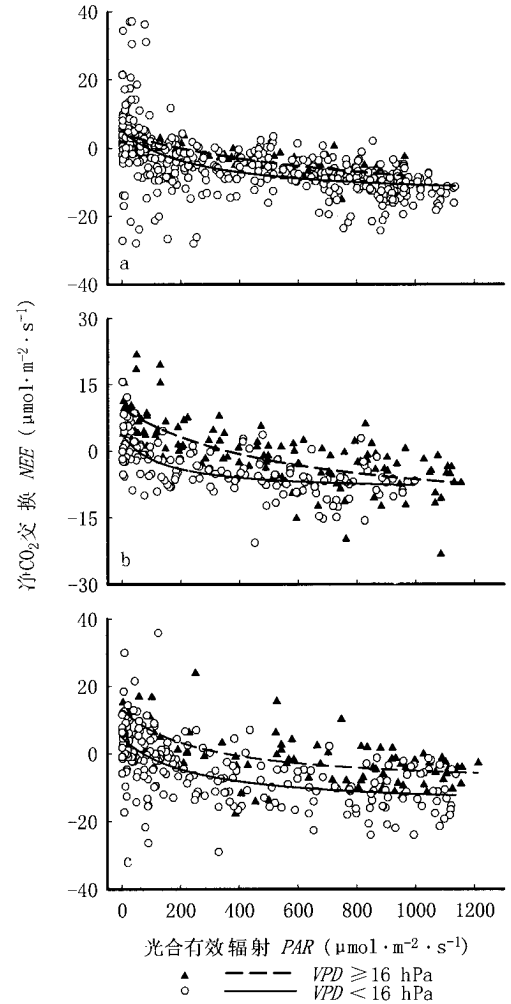


图 3 昼间不同饱和水汽压差下净 CO_2 交换对光合有效辐射的响应

Fig. 3 The relationships between net CO_2 exchange (NEE) and photosynthetically available radiation (PAR) in different vapor pressure deficits during day time

a. 雾凉季 Fog-cool season b. 干热季 Dry-hot season c. 雨季 Wet season VPD : 同图 2 See Fig. 2

表 2 昼间不同饱和水汽压差下 NEE 对 PAR 的响应

Table 2 The relationships between NEE and PAR at different VPD during day time

季节 Season	雾凉季 Fog-cool season		干热季 Dry-hot season		雨季 Wet season	
	$VPD \geq 16$ hPa	$VPD < 16$ hPa	$VPD \geq 16$ hPa	$VPD < 16$ hPa	$VPD \geq 16$ hPa	$VPD < 16$ hPa
表观最大光合速率 Maximum photosynthesis rates (P_{max})	24.05	19.66	25.56	12.92	23.04	20.72
表观光量子产额 Photon density (α)	0.025 8	0.076 6	0.043 3	0.098 2	0.084 6	0.086 4
表观暗呼吸速率 Dark respiration rates (R_e)	4.27	4.16	9.64	3.70	13.05	4.81
决定系数 Determination coefficient (R^2)	0.77*	0.49**	0.54**	0.60*	0.40*	0.49**
个数 Number (n)	50	455	124	145	81	222

*: $p < 0.05$ **: $p < 0.01$ NEE , PAR , VPD : 同图 2 See Fig. 2

表 3 昼间不同气温下 NEE 对 PAR 的响应
Table 3 The relationships between NEE and PAR at different T_a during day time

季节 Season	雾凉季 Fog-cool season		干热季 Dry-hot season		雨季 Wet season	
	$T_a \geq 25^\circ\text{C}$	$T_a < 25^\circ\text{C}$	$T_a \geq 25^\circ\text{C}$	$T_a < 25^\circ\text{C}$	$T_a \geq 25^\circ\text{C}$	$T_a < 25^\circ\text{C}$
表观最大光合速率(P_{\max})	19.74	19.75	23.52	12.15	20.00	24.60
表观光量子产额(α)	0.085 1	0.072 7	0.053 1	0.072 2	0.053 6	0.085 5
表观暗呼吸速率(R_c)	9.66	4.910	9.17	2.32	7.61	4.70
决定系数 Determination coefficient(R^2)	0.67*	0.50**	0.54**	0.54*	0.34*	0.55**
个数 Number (n)	30	475	177	89	148	156

*: $p < 0.05$ ** : $p < 0.01$ NEE , PAR , T_a : 同图 2 See Fig. 2 P_{\max} , α , R_c : 同表 2 See Table 2

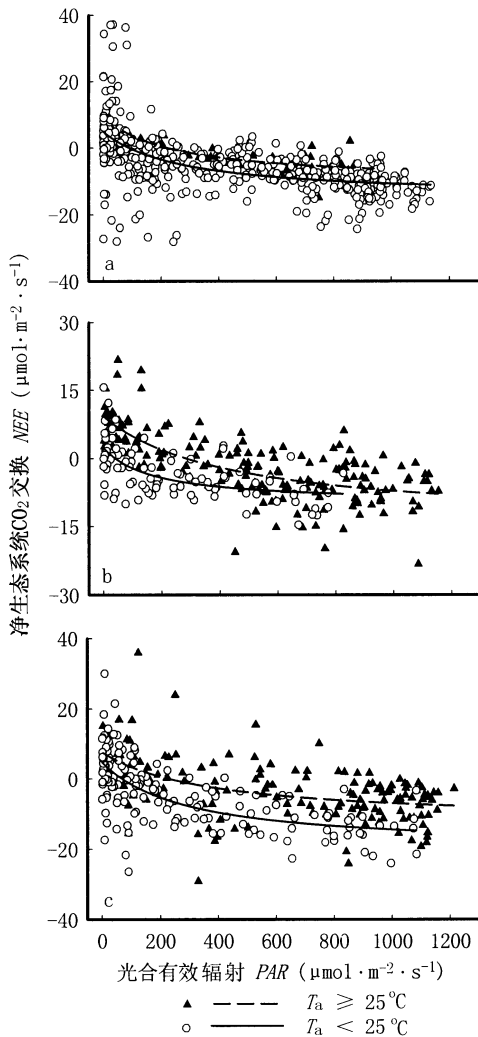


图 4 昼间不同气温下净 CO_2 交换对光合有效辐射的响应

Fig. 4 The relationships between net CO_2 exchange (NEE) and photosynthetically available radiation (PAR) at different air temperatures during day time
a. 雾凉季 Fog-cool season b. 干热季 Dry-hot season c. 雨季 Wet season

较小;干热季和雨季, $T_a \geq 25^\circ\text{C}$ 时的 α 较 $T_a < 25^\circ\text{C}$ 时小;不同气温条件下,干热季和雨季的 P_{\max} 存在较大的差异,干热季 $T_a \geq 25^\circ\text{C}$ 时 P_{\max} 小于 $T_a < 25^\circ\text{C}$ 时相应值;而雨季则相反(表 3)。

总之,较高的气温有利于呼吸作用,不利于生态系统净吸收 CO_2 。在相同的 PAR 条件下($PAR >$

$100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),气温高时森林对 CO_2 的净吸收作用较 $T_a < 25^\circ\text{C}$ 时弱,该特征以雨季表现最为突出,雾凉季最弱(图 4)。

3 讨论

3.1 夜间生态系统净 CO_2 交换

夜间 NEE ,雨季显著大于干热季和雾凉季,与亚马逊过渡型热带雨林情况相同(Vourlitis *et al.*, 2001)。分析其原因,首先在于雨季降水较多,雨季地下含水量(23.1%)也相应高于其它两个季节(雾凉季 16.1%、干热季 12.2%),这有利于土壤有机物质以及凋落物的分解,增加土壤的呼吸量(Wieder & Wright, 1995)。其次,雨季地下 5 cm 平均土壤温度明显高于干热季,雾凉季最低(表 1);夜间平均土温(雨季为 21.2°C 、干热季为 19.0°C 、雾凉季为 16.1°C)也不例外,较高的土温也为土壤的呼吸起到了推动的作用。另外,西双版纳热带季节雨林集中换叶期在干热季,因此在干热季末地面表层的有机质会非常的丰富,这为雨季夜间的较大的呼吸量做好了充分准备。干热季土温较高,地表有丰富的有机质,这对其夜间的呼吸作用也极为有利。雾凉季地温最小,地表无丰富的有机质,因此雾凉季夜间 NEE 显著小于雨季和干热季。

3.2 昼间生态系统净 CO_2 交换

昼间,雾凉季和雨季 NEE 显著大于干热季,且负峰值均较干热季大。雾凉季饱和水压差和气温均适中,受到的抑制作用较小,因此昼间 NEE 值相对较大。雨季气温较高,虽然过高的气温有利于呼吸而不利于生态系统吸收 CO_2 ,但雨季水分充沛,土壤中含水量的增加,使细胞扩张,根系以及叶片组织增长,从而使得植物生长较快,有利于森林生态系统对 CO_2 的吸收。干热季气温较高,且无丰沛降水,不利于对 CO_2 的吸收。

3.3 影响 NEE 的主要因素

本研究表明,各季节 NEE 与 PAR 为极其显著相

关关系,它是影响 *NEE* 日变化的主要因素,但不是造成季节差异的主要因素。*VPD* 和 T_a 是 *NEE* 季节差异的主要因素, *VPD* 越大、 T_a 越高,均对呼吸相对有利,而不利于生态系统净吸收 CO₂,这与国外的一些研究结果相同(Vourlitis *et al.*, 2001, 2004)。

由于夜间 CO₂ 通量的极大不确定性(Malhi *et al.*, 1998; Goulden *et al.*, 2004),本文只研究了热带季节雨林林冠上方晴朗天气下的 CO₂ 通量、CO₂ 储存量及 *NEE* 的日变化和季节变化特征,讨论了影响净生态系统 CO₂ 交换的主要因素。为今后深入研究提供科学参考。

参 考 文 献

- Baldocchi DD, Vogel CA, Hall B (1997). Seasonal variation of carbon dioxide exchange rates above and below a boreal jack pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 83, 147–170.
- Cao M, Zhang JH, Feng ZL, Deng JW, Deng XB (1996). Tree species composition of a seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Tropical Ecology*, 37, 183–192.
- Chen BF (陈步峰), Lin MX (林明猷), Li YD (李意德), Qiu JR (邱坚锐), Luo TS (骆土寿)(2001a). Study on the CO₂ grads and flux in near canopy layer of tropical mountain rainforest at Jianfengling, Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 2166–2172. (in Chinese with English abstract)
- Chen BF (陈步峰), Li YD (李意德), Lin MX (林明猷), Qiu JR (邱坚锐), Luo TS (骆土寿), Zhou TF (周铁烽)(2001b). Space-time character of CO₂ content in tropical mountain rain forest of Jianfengling, Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 2089–2095. (in Chinese with English abstract)
- Dixon RK, Brown S, Houghton RA, Solomon AM, Trexler MC, Wisniewski J (1994). Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263, 185–190.
- Fan S-M, Wofsy SC, Bakwin PS, Jacob DJ (1990). Atmosphere-biosphere exchange of CO₂ and O₃ in the central Amazon forest. *Journal of Geophysical Research*, 95, 16851–16864.
- Grace J, Lloyd J, McIntyre J, Miranda AC, Meir P, Miranda HS, Nobre CR, Moncrieff J, Gash JHC, Malhi Y, Wright IR, Gash JHC (1995a). Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rainforest in southwest Amazonia, 1992 to 1993. *Science*, 270, 778–780.
- Grace J, Lloyd J, McIntyre J, Miranda AC, Meir P, Miranda HS, Moncrieff J, Massheder J, Wright I, Gash J (1995b). Fluxes of carbon dioxide and water vapour over an undisturbed tropical forest in south-west Amazonia. *Global Change Biology*, 1, 1–12.
- Grace J, Malhi Y, Lloyd J, McIntyre J, Miranda AC, Meir P, Miranda HS (1996). The use of eddy covariance to infer the net carbon dioxide uptake of Brazilian rain forest. *Global Change Biology*, 2, 209–217.
- Greco S, Baldocchi D (1996). Seasonal variations of CO₂ and water vapour exchange rates over a temperate deciduous forest. *Global Change Biology*, 2, 183–197.
- Goulden ML, Miller SD, da Humberto HR, Menton MC, Freitas HCF, Figueira AMS, de Sousa CAD (2004). Diel and seasonal patterns of tropical forest CO₂ exchange. *Ecological Applications*, 14, S42–S54.
- Hollinger DY, Kelliher FM, Byers JN, Hunt JE, McSeveny TM, Weir PL (1994). Carbon dioxide exchange between an undisturbed old-growth temperate forest and the atmosphere. *Ecology*, 75, 134–150.
- Loescher HW, Oberbauer SF, Gholz HL, Clark DB (2003). Environmental controls on net ecosystem-level carbon exchange and productivity in a Central American tropical wet forest. *Global Change Biology*, 9, 396–412.
- Malhi Y, Nobre AD, Grace J, Kruijt B, Pereira MGP, Culf A, Scott S (1998). Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 103, 31593–31612.
- McMillen RT (1988). An eddy correlation technique with extended applicability to non-simple terrain. *Boundary-Layer Meteorology*, 43, 231–245.
- Miller SD, Goulden ML, Menton MC, da Rocha HR, de Freitas HC, Figueira AMES, de Sousa CAD (2004). Biometric and micrometeorological measurements of tropical forest carbon balance. *Ecological Applications*, 14, S114–S126.
- Ren YH (任泳红), Cao M (曹敏), Tang JW (唐建维), Zhang JH (张建侯)(1999). A comparative study on litterfall dynamics in a seasonal rain forest and a rubber plantation in Xishuangbanna, SW China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 23, 418–425.
- Vourlitis GL, Priante N, Hayashi MMS, Nogueira JD, Caseiro FT, Campelo JH (2001). Seasonal variations in the net ecosystem CO₂ exchange of a mature Amazonian transitional tropical forest. *Functional Ecology*, 15, 388–395.
- Vourlitis GL, Priante N, Hayashi MMS, Nogueira JD, Raiter F, Hoegel W, Campelo JH (2004). Effect of meteorological variations on the CO₂ exchange of a Brazilian transitional tropical forest. *Ecological Applications*, 14, S89–S100.
- Wieder RK, Wright SJ (1995). Tropical forest litter dynamics and dry season irrigation on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 76, 1971–1979.
- Wofsy SC, Gouldin ML, Munger JW, Fan SM, Bakwin PS, Daube BC, Bassow SL, Bazzaz FA (1993). Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. *Science*, 260, 1314–1317.
- Whitmore TC (1975). *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon, Oxford, UK, 1–282.
- Yasuda Y, Ohtani Y, Watanabe T, Okano M, Yokota T, Liang NS, Tang YH, Nik AR, Tani M, Okuda T (2003). Measurement of CO₂ flux above a tropical rain forest at Pasoh in Peninsular Malaysia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 114, 235–244.
- Zhang KY(张克映)(1963). An analysis on the characteristics and forming factors of climates in the south part of Yunnan. *Acta Meteorologica Sinica* (气象学报), 33, 210–230. (in Chinese with English abstract)