

# 长白山阔叶红松林生态系统的呼吸速率\*

王 淼<sup>1\*\*</sup> 刘亚琴<sup>2</sup> 郝占庆<sup>1</sup> 王跃思<sup>3</sup>

(<sup>1</sup> 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; <sup>2</sup> 辽东学院, 丹东 118003; <sup>3</sup> 中国科学院大气物理研究所, 北京 100029)

**【摘要】** 利用 Li-6400 便携式 CO<sub>2</sub> 分析系统测定长白山原始阔叶红松林生态系统土壤呼吸、乔灌木的枝干呼吸和叶呼吸; 同步监测森林小气候气象因子; 建立土壤、树干、叶与环境因子间的模型. 根据阔叶红松林植被群落的特性, 估算阔叶红松林生态系统不同组分呼吸速率. 结果表明, 阔叶红松林生态系统呼吸具有明显的成熟林特征, 生态系统总呼吸量为 1 602.8 g C · m<sup>-2</sup>. 整个生态系统年平均呼吸速率为 (4.37 ± 2.98) μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> (24 h 平均数). 其中, 土壤呼吸、枝干和叶呼吸分别占整个森林生态系统呼吸的 63%、16% 和 21%. 乔木、灌木和草本叶呼吸速率分别占阔叶红松林生态系统植物呼吸的 89.82%、5.57% 和 4.61%. 阔叶红松林生态系统呼吸速率与大气和土壤温度之间呈显著的指数关系. 大气和土壤温度能分别反映阔叶红松林生态系统呼吸的 87% 和 95%.

**关键词** 叶呼吸 枝干呼吸 土壤呼吸 小气候 阔叶红松林森林生态系统

**文章编号** 1001-9332(2006)10-1789-07 **中图分类号** S718.5 **文献标识码** A

**Respiration rate of broadleaved Korean pine forest ecosystem in Changbai Mountains.** WANG Miao<sup>1</sup>, LIU Yaqin<sup>2</sup>, HAO Zhanqing<sup>1</sup>, WANG Yuesi<sup>3</sup> (<sup>1</sup>Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; <sup>2</sup>Eastern Liaoning University, Dandong 118003, China; <sup>3</sup>Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2006, 17(10): 1789 ~ 1795.

In this paper, the respiration rates of soil, foliage, and stem and branch in the broadleaved Korean pine forest ecosystem of Changbai Mountains were measured by Li-6400 CO<sub>2</sub> analysis system in 2003, with the microclimate factors determined synchronously. The correlation models of ecosystem respiration with environmental factors were established, and the respiration rate of each component of the ecosystem was estimated based on the vegetation characteristics of the broadleaved Korean pine forest. The results showed that the annual total respiration rate of the ecosystem was 1 602.8 g C · m<sup>-2</sup>, with a mean of (4.37 ± 2.98) μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>, and the respiration of soil, foliage, and stem and branch contributed about 63%, 21%, and 16% of the total, respectively. There was a significant correlation between system respiration and daily mean air and soil temperature, and about 87% and 95% of the ecosystem respiration could be explained by the air and soil temperature, respectively.

**Key words** Foliage respiration, Stem and branch respiration, Soil respiration, Microclimate, Broadleaved Korean pine forest ecosystem.

## 1 引言

森林是陆地生态系统的主体. 它在生长过程中吸收大量的 CO<sub>2</sub>, 并具有长期的碳保存能力. 全球陆地生态系统中 80% 的碳贮存在森林中<sup>[32]</sup>, 同时, 树木代谢呼吸能消耗自身光合固定碳的 50% 以上<sup>[1]</sup>. 因此, 森林在全球碳循环过程中是非常重要的碳库<sup>[3,4,9,10]</sup>. 森林生态系统碳交换量决定于光合作用和呼吸作用之间的平衡; 森林生态系统通过光合作用从大气中吸收 CO<sub>2</sub>, 再通过呼吸作用释放 CO<sub>2</sub> 回到大气中. 净生态系统交换 (NEE) 比光合作用和呼吸作用的量小得多<sup>[22]</sup>. 由于森林植被是个巨大非均匀系统, 每个个体及其不同器官以不同的速率进行着呼吸作用, 并且依森林本身的生物学特征和环境因子等产生呼吸强度的空间异质性. 因而, 森林对全球的碳平衡也具有相当的不确定性<sup>[18]</sup>. 植物需要

通过呼吸作用消耗光合作用所固定的产物, 提供生命活动所需的能量, 因此, 呼吸作用是森林生态系统碳平衡的关键生理过程<sup>[28]</sup>. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度的变化主要取决于参与碳循环的各个碳库之间交换通量的波动. 森林植被碳库与森林土壤碳库之间碳交换主要通过叶、茎、根、果实等器官的凋落和腐烂进行. 森林土壤碳库和大气碳库之间碳交换通过土壤微生物的呼吸、土壤有机质分解等过程实现. 森林土壤是森林生态系统中最大的碳库<sup>[31,32]</sup>. 土壤碳库的微小变化都可改变森林生态系统的 CO<sub>2</sub> 平衡. 因而准确评估土壤 CO<sub>2</sub> 通量及森林生态系统各不同组分呼吸对森林生态系统呼吸的贡献显得十分重要.

\* 中国科学院知识创新工程项目 (KZ-CX-SW)、国家自然科学基金项目 (30271068) 和中国科学院沈阳应用生态研究所领域前沿资助项目.

\*\* 通讯联系人. E-mail: wangmiao@iae.ac.cn

2005-09-06 收稿, 2006-08-14 接受.

目前,国际上普遍应用微气象法中的涡度相关技术直接测定森林净生态系统交换量. 涡度相关技术具有响应速度快、不破坏植物群落和能连续测定地-气系统  $\text{CO}_2$  净交换量等优点. 但该技术要求有足够大的下垫植被面和适宜的湍流交换. 然而,能满足上述条件的森林生态系统几乎没有. 受地理和气候条件的限制,在夜间缺少一定强度的大气湍流和地形引起的大气流动<sup>[5,6]</sup>,导致夜间生态系统  $\text{CO}_2$  通量的偏差. 箱式法能测定森林生态系统不同组分的呼吸通量(土壤、枝条和叶片),补充和比较涡度相关法获得的 NEE<sup>[16]</sup>.

长白山阔叶红松林是我国北方典型的温带植被类型,位于东北样带的东端,属对气候变化反应较敏感的地区. 目前利用涡度相关法研究长白山阔叶红松林生态系统呼吸的报道不多<sup>[17]</sup>,而利用箱式法研究阔叶红松林生态系统不同组分呼吸及其对整个生态系统呼吸的贡献未见报道. 在本文中,我们利用静态箱法测定土壤呼吸(包括根和异养生物的呼吸)、树木枝干和植物叶呼吸速率,旨在估算阔叶红松林生态系统不同组分的呼吸速率,定量评价温带森林生态系统不同组分呼吸通量变化,以及各分量与环境因子的关系.

## 2 研究地区与研究方法

### 2.1 自然概况

研究地点位于我国吉林省延吉市安图县境内长白山北坡,长白山国家级自然保护区内( $42^{\circ}24'N$ ,  $128^{\circ}06'E$ ). 海拔 736 m,林地平缓. 年平均气温  $3.3^{\circ}C \sim 7.3^{\circ}C$ , 7月平均气温为  $3.3^{\circ}C \sim 19.3^{\circ}C$ , 1月平均气温为  $-23.3^{\circ}C \sim -16.6^{\circ}C$ . 本区气候属季风山地森林气候,冬季长而寒冷,夏季短而多雨. 年平均降雨量 600~900 mm, 85% 降雨集中在 6~8月. 冬季降雪期长,降雪量占全年降水量的 10%. 平均积雪日 130~150 d<sup>[8]</sup>. 土壤为暗棕色森林土壤,表层土壤 pH 值为 5.3~5.6(0~10 cm),质地为粘壤土<sup>[7]</sup>.

该林地原始阔叶红松林,各方向延伸 10 km. 优势树种平均树龄 300 年. 主要树种有红松(*Pinus koraiensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、色木(*Acer mono*)、椴树(*Tilia amurensis*)、榆树(*Ulmus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和胡桃楸(*Juglans mandshurica*). 林分为复层结构. 下木覆盖度 40%, 优势树种红松平均胸径为 28.9 cm, 平均树高 25 m, 郁闭度 0.8, 密度为 560 株  $\cdot \text{hm}^{-2}$ ; 灌木有东北溲疏(*Deutzia amurensis*)、毛榛子(*Corylus mandshurica*)、忍冬(*Lonicera maackii*)、刺五加(*Acanthopanax senticosus*)、东北茶藨(*Ribes mandshuricum*)和珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)等; 草本植物包括苔草(*Carex* spp.)、山茄子(*Brachybotrys paridiformis*)、美汉草(*Meehania urticaefolia*)和蕨类等<sup>[24,40]</sup>.

### 2.2 研究方法

**2.2.1 样地调查** 建立 20 m  $\times$  20 m 相距 60 m 的样地 2 块,在样地内进行每木调查,测量树高、胸径和冠幅. 乔木部分按样地根据每木调查分别求出各树种的平均值,灌木和草本分别采用 5 m  $\times$  5 m 面积进行调查,详见文献<sup>[40]</sup>. 利用徐振邦等<sup>[40]</sup>的模型模拟获得长白山阔叶红松林生态系统不同组成树木的材积和叶的生物量,推算出每公顷草本植物的地上部分生物量.

**2.2.2 叶面积指数计算** 采用两种方法获得森林生态系统的叶面积指数(LAI). 在生长季中,每两周分别测定乔木、灌木和草本的叶面积指数. 阔叶树(包括灌木和草本)的叶面积采用传统方法测定<sup>[40]</sup>. 利用乔木胸径与叶生物量的模型获得森林生态系统各乔木树种的叶生物量. 再利用不同树种叶生长动态变化过程,计算出 LAI 动态变化. 另一种方法是在 4 月 1 日至 10 月 30 日期间,每隔 7~15 d,于阴天 7:00~9:00 利用 LAI-2000 树冠分析仪(Li-Cor Inc., USA)对样地进行测定. 在 2 块样地中,每隔 2 m 正南方向机械布点,共 20 个点,每次观测均为 20 个点.

### 2.3 小气候因子和整个森林生态系统 $\text{CO}_2$ 净交换量测量

观测林地附近建有高 62 m 的微气象观测塔,涡动相关系统的探头安装在 40 m 高度的塔臂上,由三维超声风速仪(CSAT3, Campbell, USA)和开路系统  $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$  分析仪(Li-7500, Li-Cor Inc., USA)组成. 原始采样频率为 10 Hz,数据传输给数据采集器(CR10X, Campbell Scientific, USA)进行存储,同时进行 30 min 的通量计算并存储. 另外,还安装了常规气象观测系统,包括 7 层大气温度和湿度(HMP45C, Vaisala, Helsinki, Finland),高度分别为 2.5、8、22、26、32、50 和 60 m. 光合有效辐射设于 32 m (Li-190Sb, Li-Cor Inc., USA). 地温(105T, Campbell, USA)设置深度为 0、5、10、20、50 和 100 cm. 土壤水分 TDR 探头(CS616-L, Campbell, USA)设置深度为 5、20 和 50 cm. 这些要素的原始采样频率为 2 Hz,通过数据采集器(CR23X and CR10X, Campbell Scientific, USA)采集并按 30 min 计算平均值进行存储.

### 2.4 土壤呼吸 $\text{CO}_2$ 通量的测量

在两样地中分别随机布置 10 个点,采用 Li-6400-9 土壤气室测定林地土壤  $\text{CO}_2$  通量,在测量土壤表面  $\text{CO}_2$  通量至少 24 h 前,将 10 cm 直径 PVC 环插入土壤表面下 2 cm,保持不动,避免测定过程中对土壤呼吸的干扰. 监测得到土壤  $\text{CO}_2$  通量数据由 Li-Cor-6400 (Li-Cor, Inc., USA)便携式光合作用分析系统主机进行采集与储存. 同时,地表下 0、5 和 10 cm 土壤温度由便携式光合作用分析系统携带的温度探针进行同步测定. 在测定过程中,首先将土壤气室内的  $\text{CO}_2$  浓度降低到大气  $\text{CO}_2$  浓度以下,完成 5 个数据的循环测定. 土壤呼吸  $\text{CO}_2$  通量测量在 2003 年 1~12 月,每 7~10 d 测定 1 次.

### 2.5 叶呼吸测定

5~9 月,在黎明前分别采取树冠低、中和高的枝条,然后将枝条基部用湿润纱布裹住,立刻带回实验室,将枝条基部插入水桶内,放置在阴暗处. 所有的测量工作在采下枝条

的 6 h 内完成. 在 5 °C ~ 25 °C 范围采用 Li-6400 CO<sub>2</sub> 分析系统可控温装置建立植物叶呼吸与温度间的曲线关系. 草本植物的叶呼吸作用是利用静态暗箱-气相色谱法获得的<sup>[41]</sup>.

2.6 树干呼吸测定

从 2003 年 3 月 12 日始, 在样地中选取 24 株树木测定树干呼吸(红松、蒙古栎、水曲柳和椴树各 6 株). 选定树木胸径范围为 20 ~ 55 cm. 用硅酮胶将 PVC 环粘在树干 1.3 m 处. 在测定前至少固定 24 h, 为减少边缘对测定值的影响, 尽量少用密封防水硅酮胶. Li-6400-9 土壤呼吸气室测定的土壤呼吸速率计算需要测定土壤呼吸气室最前端与土壤表面的距离和被测土壤表面积. 树干呼吸的测定方法参见文献<sup>[35]</sup>.

利用最小二乘法建立不同树种树干呼吸与树干温度间的指数模型:

R = β<sub>0</sub>e<sup>β<sub>1</sub>T</sup> (1)

式中, R 为树干温度为 T 时的树干呼吸速率, T 为树干的温度, β<sub>0</sub> 和 β<sub>1</sub> 为模拟系数. 利用树干温度与大气温度间的相关关系换算得到 2003 年树干呼吸通量.

采用 Xu 等<sup>[39]</sup>的方法, 利用式(2)将树干呼吸速率从单位面积换算为单位材积树干呼吸速率:

E<sub>v</sub> = 400E<sub>s</sub>/D (2)

式中, E<sub>v</sub> 为单位材积树干呼吸速率, E<sub>s</sub> 为单位面积树干呼吸速率, D 为树干直径. 基于单位林地上树干材积换算得到单位林地面积树干呼吸速率.

2.7 材积和生物量的分析

在样地内实测树木的胸径和树高, 利用材积表中的回归公式求出其材积. 根据徐振邦等<sup>[40]</sup>的方法, 拟合得到不同树种种干生物量和叶生物量.

3 结果与分析

3.1 阔叶红松林生态系统大气和土壤温度

由图 1 可以看出, 虽然土壤温度变化略滞后于大气温度的变化, 但是大气和土壤温度的季节变化趋

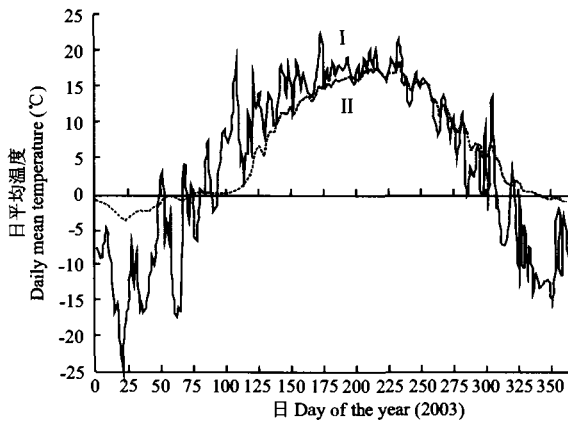


图 1 阔叶红松林生态系统内大气和土壤温度的季节变化 Fig. 1 Seasonal changes of daily mean air (at 1.5 m aboveground) and soil (at 5 cm depth) temperature in the broad-leaved Korean pine forest ecosystem. I: 大气 Air, II: 土壤 Soil.

势是一致的. 这是由于土壤具有高的热比容和低的传导性决定的. 大气年平均温度为 6.2 °C. 大气月平均温度最低的月份为 2 月, 月平均温度最高的月份是 7 月.

3.2 阔叶红松林生态系统土壤呼吸

利用 Li 6400-9 土壤呼吸室观测得到土壤 CO<sub>2</sub> 排放通量与土壤(5 cm)温度的指数关系(图 2), 模拟出全年土壤表面 CO<sub>2</sub> 排放通量情况(图 3). 土壤表面 CO<sub>2</sub> 排放通量包括土壤异养呼吸、根系呼吸和凋落物呼吸. 根系呼吸占土壤呼吸的 36.9%<sup>[25]</sup>. 研究表明, 阔叶红松林土壤 CO<sub>2</sub> 排放通量具有明显的季节变化趋势(图 3). 土壤 CO<sub>2</sub> 排放通量呈单峰曲线, 通量值变化在 0.6 ~ 7.2 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>. 在全年中, 土壤 CO<sub>2</sub> 在 1、2 月排放通量最低, 变化幅度不大. 夏季土壤呼吸峰值出现在第 210 天至第 252 天之间, 随后迅速下降, 到 11 月上旬以后变化趋于平稳. 其原因主要是长白山地区冬季林地温度变化不大. 在冬季, 地表下 5 cm 处土壤温度很难降至 0 °C 以下(图 1), 而林地内气温变化非常剧烈<sup>[35]</sup>. 在早春雪融化后, 土壤温度迅速升高, 土壤 CO<sub>2</sub> 释放速率也明显变化<sup>[34]</sup>.

3.3 阔叶红松林生态系统树干呼吸

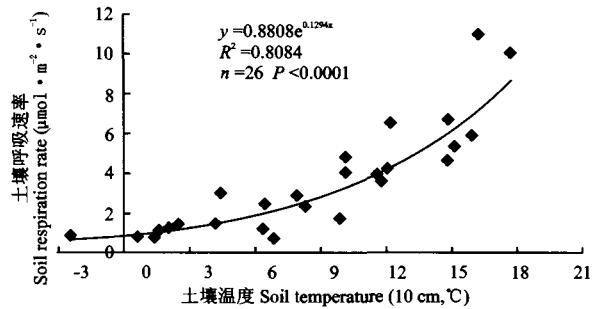


图 2 阔叶红松林生态系统土壤呼吸速率与土壤温度的关系 Fig. 2 Relationship between soil CO<sub>2</sub> efflux and soil temperature at 5 cm in the broad-leaved Korean pine forest ecosystem.

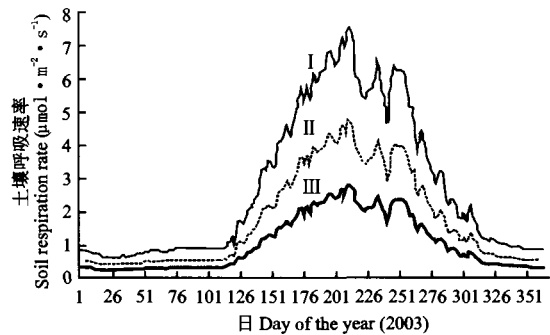


图 3 阔叶红松林生态系统土壤和根系呼吸速率的变化 Fig. 3 Seasonal changes of respiration rate of soil and root in the broad-leaved Korean pine forest ecosystem. I: 土壤呼吸 Soil surface CO<sub>2</sub> efflux, II: 土壤异养呼吸 Soil heterotrophic respiration, III: 根呼吸 Root respiration.

利用红松阔叶混交林主要树种树干呼吸与温度间的关系(图4),换算出单位林地不同树种树干和枝条的呼吸速率.由图5可以看出,乔木树干和枝条呼吸速率与灌木枝条呼吸速率呈明显的季节变化规律,乔木树干和枝条呼吸速率的变化范围在0.15~1.4  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,灌木枝条全年呼吸速率变化范围在0.02~0.22  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .树木树干呼吸全年变化趋势是对称的,呼吸速率最低值出现在1、2月,最高值出现在7、8月.树干呼吸速率从4月初开始迅速增大,到7月初达到最大值,且直到9月初一直维持在较高的呼吸水平上,9月中旬后迅速下降.树干呼吸与林地土壤呼吸变化趋势基本一致,这是因为树干和土壤呼吸主要受气

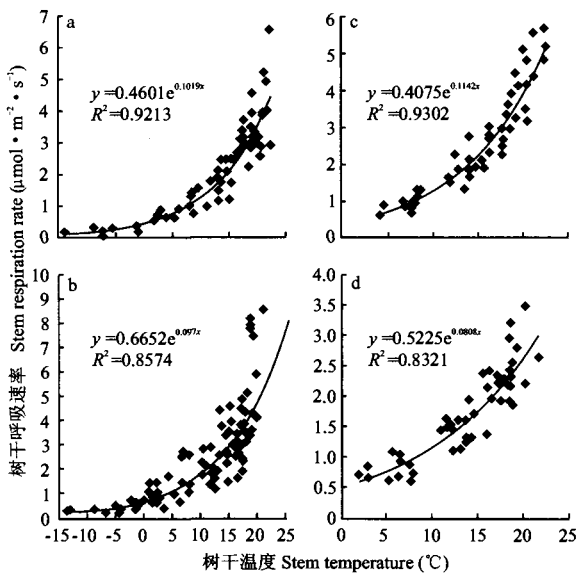


图4 阔叶红松林生态系统主要树种树干呼吸与温度的关系  
Fig. 4 Relationship between stem respiration and sapwood temperature for four main tree species in the broad-leaved Korean pine forest ecosystem. a) 红松 *P. koraiensis*, b) 蒙古栎 *Q. mongolica*, c) 水曲柳 *F. mandshurica*, d) 椴树 *T. amurensis*.

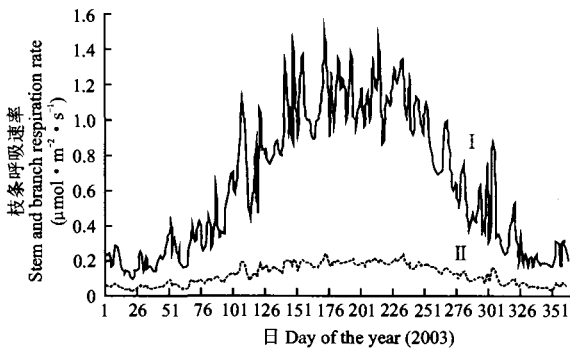


图5 乔灌木枝干单位林地呼吸速率季节变化  
Fig. 5 Seasonal changes of stem and branch respiration per unit ground area. I: 乔木枝干呼吸 Stem and branch respiration, II: 灌木枝呼吸 Shrub branch respiration.

温变化驱使.

### 3.4 阔叶红松林生态系统叶呼吸

由图6可以看出,在生长季内,植物叶片呼吸速率是以林内气温所驱动的<sup>[20,38]</sup>,加上植物生长过程中叶面积指数在不断变化,所以植物叶片呼吸速率曲线呈对称钟形.乔木叶片呼吸速率从3月初的0.5  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 迅速上升到6月末的1.9  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,随后逐步下降,到10月底降至0.2  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;在生长季中(5~9月),阔叶红松林生态系统叶呼吸速率平均为1.6  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;在冬季,生态系统叶呼吸速率平均为0.69  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .灌木和草本叶片呼吸速率生长季内变化趋势与乔木相似(图6).灌木和草本植物叶片呼吸速率从春天展叶开始就迅速提高,7月初达到峰值(0.25和0.14  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ).阔叶红松林生态系统全部植物叶片呼吸速率峰值是在7月初(2.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ).乔木、灌木和草本叶片呼吸速率分别占阔叶红松林生态系统植物呼吸的89.82%、5.57%和4.61%.

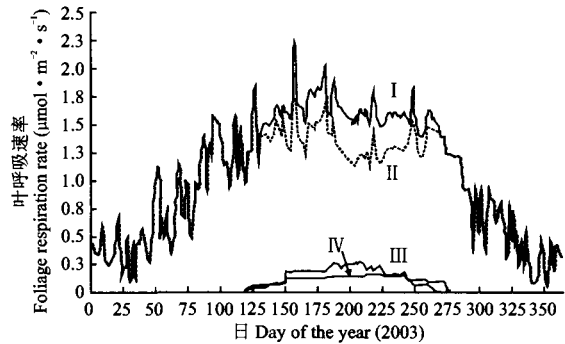


图6 阔叶红松林生态系统叶呼吸速率季节变化(2003)  
Fig. 6 Seasonal changes of total foliage respiration, tree, shrub and herbage leaf respiration per unit ground area in the broad-leaved Korean pine forest ecosystem in 2003. I: 合计 Total, II: 乔木 Tree, III: 灌木 Shrub, IV: 草 Herbage.

### 3.5 阔叶红松林生态系统呼吸

阔叶红松林生态系统  $\text{CO}_2$  通量是由阔叶红松林土壤呼吸、树干呼吸、灌木枝条和植物叶呼吸共同组成.由图7可以看出,生态系统  $\text{CO}_2$  通量季节变化趋势呈对称单峰曲线.生态系统呼吸速率峰值出现在7月下旬到8月初.全年生态系统呼吸速率变化范围为0.9~10.3  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

由图8可以看出,全年范围内生态系统木质部分(枝+干+根)、叶和生态系统异养呼吸分别占总生态系统呼吸的39.6%、23%和37.4%.阔叶红松林生态系统木质部呼吸所占比率最大,为33%~52%.生态系统异养呼吸比率从1月的39%开始逐

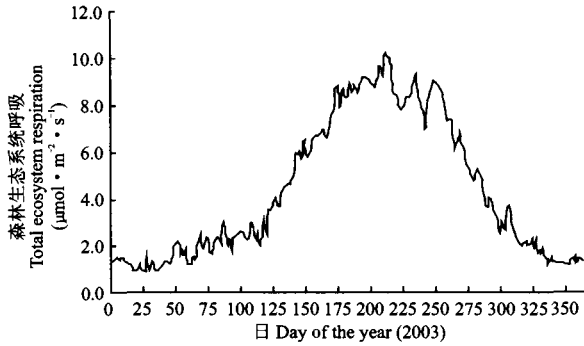


图7 阔叶红松林生态系统呼吸季节变化趋势  
Fig. 7 Seasonal trend of total ecosystem respiration per unit ground area in the broad-leaved Korean pine forest ecosystem.

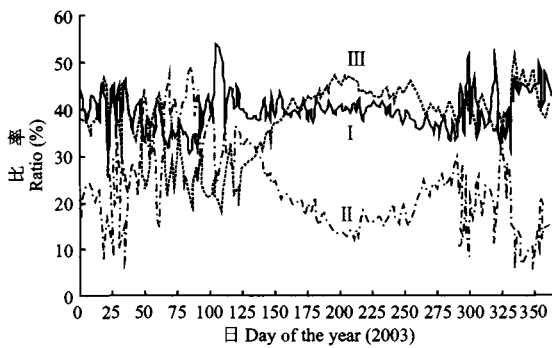


图8 阔叶红松林生态系统不同组分呼吸比率季节变化  
Fig. 8 Seasonal patterns of the ratio of woody tissue (stem and branch), total foliage, and heterotrophic respiration to total ecosystem CO<sub>2</sub> efflux per unit ground area in the broad-leaved Korean pine forest ecosystem.  
I: 木质部呼吸 Woody tissue respiration, II: 叶呼吸 Foliage respiration, III: 异养呼吸 Heterotrophic respiration.

渐降低,到4月中旬达到20%,然后再升高,峰值在7月初.生态系统植物叶呼吸比率呈双峰曲线,两个峰值分别在早春和初秋两季,植物叶呼吸比率变化范围也比木质部和异养呼吸比率变化幅度明显.土壤呼吸是森林生态系统中最主要的CO<sub>2</sub>排放源,约占阔叶红松林生态系统CO<sub>2</sub>排放的63%,植物叶和枝干分别占21%和16%.

### 3.6 阔叶红松林生态系统呼吸的估算

大气和土壤温度与阔叶红松林生态系统呼吸具有显著的相关性.大气温度和土壤温度能分别反映生态系统呼吸的87%和95%.我们分别对生态系统呼吸与大气温度和土壤温度进行指数拟合.

$$ER = 2.6021e^{0.0589T_a} \quad (R^2 = 0.87, n = 179, P < 0.0001) \quad (3)$$

$$ER = 1.7862e^{0.1017T_s} \quad (R^2 = 0.95, n = 179, P < 0.0001) \quad (4)$$

式中,ER为生态系统每天平均呼吸速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), $T_a$ 和 $T_s$ 分别为阔叶红松林生态系统内地上1.5 m处气温和地下10 cm处土壤温度.

## 4 讨 论

长白山阔叶红松林生态系统年平均呼吸速率为 $(4.37 \pm 2.98) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .在其生长季中,生态系统呼吸速率平均为 $7.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,明显高于北美森林生态系统呼吸速率. Anthoni等<sup>[2]</sup>报道,1996年和1997年北美阔叶混交林生态系统呼吸速率分别为3.4和 $4.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Law等<sup>[21,22]</sup>研究结果显示,北美森林生态系统呼吸速率生长季中平均为 $3.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,全年平均为 $2.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .本研究结果表明,较高的森林生态系统呼吸速率是由于长白山阔叶红松林森林为原始阔叶红松林,主要优势树种平均树龄为300年,每年有大量有机质进入土壤中(倒木和枯枝落叶).而土壤呼吸(包括根系呼吸)是森林生态系统呼吸的主要成分,对土壤水分、温度和土壤有机质含量变化敏感<sup>[12,14,34]</sup>.长白山阔叶红松林年平均土壤呼吸速率为 $2.75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,生长季中达 $4.96 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

基于箱式法研究的阔叶红松林(乔木、灌木、草本和土壤)各组分CO<sub>2</sub>速率具有明显的时间和空间上的差异.本研究结果显示,土壤呼吸是森林生态系统中最主要的CO<sub>2</sub>排放源,约占阔叶红松林森林生态系统CO<sub>2</sub>排放的63%,植物叶片和枝干分别占21%和16%,与Xu等<sup>[39]</sup>和Bolstad等<sup>[5]</sup>的研究结果基本一致,而低于Law等<sup>[22]</sup>对温带北美黄松(*Pinus ponderosa*)针叶林的研究结果(76%).这是因为长白山阔叶红松林为成熟原始林,森林具有较高的材积( $478 \text{ m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$ )<sup>[30]</sup>. Lavigne等<sup>[20]</sup>报道,针阔混交林土壤呼吸速率占整个森林生态系统CO<sub>2</sub>排放量的48%~71%、叶呼吸占25%~43%、枝干呼吸占5%~15%,与北美硬阔混交林的研究结果相近(土壤呼吸占68%、叶呼吸占27%、枝干呼吸占5%)<sup>[16]</sup>.这说明森林生态系统需要消耗大量光合作用固定的有机碳来完成和维持生长发育<sup>[6]</sup>.

土壤呼吸释放的CO<sub>2</sub>主要是由微生物和植物根系呼吸等生物过程产生的,有机碳和土壤碳储量决定呼吸底物的多寡,土壤理化性质和气象因子共同影响着其生命进程和土壤气体排放<sup>[15]</sup>.研究表明,阔叶红松林土壤呼吸速率值在 $0.6 \sim 7.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,明显高于北美Oregon地区森林( $0.5 \sim 3.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )<sup>[21]</sup>、法国山毛榉林( $0.4 \sim 4.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )<sup>[13]</sup>和北美黄松林( $2.5 \sim 5.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ).这是由于长白山阔叶红松林中

土壤呼吸底物有机质碳氮含量远远高于以上林地。

2003年阔叶红松林生态系统土壤和系统呼吸通量分别为  $1\ 602.8\ \text{g C} \cdot \text{m}^{-2}$  和  $1\ 084.7\ \text{g C} \cdot \text{m}^{-2}$ , 土壤呼吸全年通量值与 Kang 等<sup>[19]</sup>对朝鲜半岛硬阔混交林土壤呼吸的研究结果相似 ( $1\ 070 \sim 1\ 246\ \text{g C} \cdot \text{m}^{-2}$ ), 但比一些热带地区的结果偏大<sup>[26]</sup>。阔叶红松林生态系统和土壤呼吸不同月份通量值分别在  $47.0 \sim 298.7\ \text{g C} \cdot \text{m}^{-2}$  和  $22.4 \sim 231.9\ \text{g C} \cdot \text{m}^{-2}$  之间, 最大值和最小值分别出现在2月和8月。这是由于在北半球, 温带森林生态系统呼吸是由温度驱使的<sup>[27]</sup>, 土壤和整个系统呼吸变化趋势与温度基本一致。有研究发现, 温带森林土壤呼吸占生态系统呼吸的30%~90%<sup>[11,23,33]</sup>。长白山阔叶红松林不同月份的土壤呼吸占整个系统呼吸比率的47%~78%, 全年平均为63%。这表明长白山阔叶红松林土壤呼吸是整个生态系统不同组成碳交换最重要的部分, 生态系统每年近63%光合作用同化的碳通过土壤释放到大气中。

本研究结果表明, 长白山阔叶红松林土壤呼吸与土壤温度具有很好的指数曲线关系(图1)。这与大多数森林土壤的研究结果相似<sup>[11,15]</sup>。Bolstad 等<sup>[5]</sup>报道 Wisconsin 阔叶林土壤呼吸与土壤温度间是线性关系, 可能是由于 Wisconsin 硬阔混交林土壤温度与含水量变化基本一致。但在大多数温带森林中, 土壤温度与含水量变化不完全一致<sup>[22]</sup>, 例如在长白山地区夏初和秋末, 土壤呼吸受较低的水分抑制, 而不是土壤温度<sup>[34]</sup>。另外, 土壤呼吸对温度的响应也受观测样点的数量和大小影响, 可用较多的样点和较大的样点面积来减小土壤呼吸对温度变化的敏感程度<sup>[15,37]</sup>, 如用 Li-Cor 6400-9 小面积土壤气室测定土壤呼吸非常重要<sup>[38]</sup>。

长白山阔叶红松林枝干呼吸是基于 Li-Cor 6400-9 土壤气室测得的树干表面呼吸, 通过树干材积与树干表面积的换算, 得到单位林地面积树干呼吸速率。由于我们监测的树木胸径均大于 15 cm, 小胸径的幼树树干呼吸强度高于大树的枝干呼吸<sup>[38,39]</sup>, 因此, 阔叶红松林树干呼吸速率的估算可能偏低。另一方面, 树干不同位置和方向的表面呼吸速率是不同的, 南面高于北面<sup>[35,38]</sup>, 树干上部高于下部<sup>[36]</sup>, 而我们测量的树干只是在不同径阶的南北面, 这些构成森林生态系统树干呼吸估算的不确定性。树木树干呼吸强度因树种、树木遗传特性、年龄和位置的不同而不同<sup>[20,29]</sup>, 在本研究中, 我们只进行了不同树种不同径阶的树干表面呼吸测定, 通过

建立温度与不同树种树干呼吸的模型, 模拟估算整个生态系统的树干和枝的呼吸, 没有仔细研究各种不同树种树干和表面的比例变化, 可能会对森林生态系统  $\text{CO}_2$  净交换量的估算产生影响, 但影响的程度不会太大(因为树木枝干呼吸只占整个生态系统呼吸的一小部分)。为此, 今后需研究开发一个比较准确的树干呼吸测定方法。

#### 参考文献

- 1 Amthor JS. 1989. *Respiration and Crop Productivity*. New York: Springer-Verlag. 215
- 2 Anthoni PM, Law BE, Unsworth MH, et al. 1999. Carbon and water vapor exchange of an open-canopied ponderosa pine ecosystem. *Agric For Meteorol*, **95**: 151~168
- 3 Baldocchi DD, Vogel CA, Hall B. 1997. Seasonal variation of carbon dioxide exchange rates above and below a boreal jack pine forest. *Agric For Meteorol*, **83**: 147~170
- 4 Black TA, Den HG, Neumann HH, et al. 1996. Annual cycles of water vapor and carbon dioxide fluxes in and above a boreal aspen forest. *Glob Change Biol*, **2**: 219~229
- 5 Bolstad PV, Davis KJ, Martin J, et al. 2004. Component and whole-system respiration fluxes in northern deciduous forests. *Tree Physiol*, **24**: 493~504
- 6 Chen JM, Rich PM, Gower ST, et al. 1987. Leaf area index of boreal forests: Theory, techniques and measurements. *J Geophys Res*, **102**: 429~443
- 7 Cheng B-R (程伯容), Ding G-F (丁桂芳), Xu G-S (许广山), et al. 1992. Biological nutrient cycling in Korean pine - broad-leaved forest of the Changbai Mountain. *Res For Ecosyst* (森林生态系统研究), **6**: 200~203 (in Chinese)
- 8 Chi Z-W (迟振文), Zhang F-S (张凤山), Li X-Y (李晓宴). 1981. The primary study on water-heat conditions of forest ecosystem on northern slope of Changbai Mountain. *Res For Ecosyst* (森林生态系统研究), **2**: 167~177 (in Chinese)
- 9 Ciais P, Tans PP, Trolier M, et al. 1995. A large northern hemisphere terrestrial  $\text{CO}_2$  sink indicated by  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  of atmospheric  $\text{CO}_2$ . *Science*, **269**: 1098~1102
- 10 Conway TJ, Tans PP, Waterman LS, et al. 1994. Evidence for interannual variability of the carbon cycle from the National Oceanic and Atmospheric Administration/Climate Monitoring and Diagnostics Laboratory Global Air Sampling Network. *J Geophys Res*, **99**: 22831~22856
- 11 Davidson EA, Belk E, Boone RD. 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Glob Change Biol*, **4**: 217~227
- 12 Davidson EA, Savage K, Verchot LV, et al. 2002. Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. *Agric For Meteorol*, **113**: 21~37
- 13 Epron D, Farque L, Lucot E. 1999. Soil  $\text{CO}_2$  efflux in a beech forest: The contribution of root respiration. *Ann For Sci*, **56**: 289~295
- 14 Fang C, Moncrieff JB. 2001. The dependence of soil  $\text{CO}_2$  efflux on temperature. *Soil Biol Biochem*, **33**: 155~165
- 15 Fang C, Moncrieff JB, Gholz HL. 1998. Soil  $\text{CO}_2$  efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant Soil*, **205**: 135~146
- 16 Goulden ML, Munger JW, Fan SM, et al. 1996. Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: Response to interannual climate variability. *Science*, **271**: 1576~1578
- 17 Guan D-X (关德新), Wu J-B (吴家兵), Yu G-R (于贵瑞), et

- al. 2004. Effects of meteorological conditions on effluxes CO<sub>2</sub> of broad-leaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *Sci China Series D* (中国科学·D 辑), **34** (supp. 1): 103 ~ 108 (in Chinese)
- 18 Houghton RA, Hackler JL, Lawrence KT. 1999. The U. S. carbon budget; Contributions from land-use change. *Science*, **285**: 574 ~ 578
- 19 Kang S, Doh S, Lee D, et al. 2003. Topographic and climatic controls on soil respiration in six temperate mixed-hardwood forest slopes, Korea. *Glob Change Biol*, **9**: 1427 ~ 1437
- 20 Lavigne MB. 1987. Differences in stem respiration responses to temperature between balsam fir trees in thinned and unthinned stands. *Tree Physiol*, **3**: 225 ~ 233
- 21 Law BE, Baldocchi DD, Anthoni PM. 1999. Below-canopy and soil CO<sub>2</sub> fluxes in a ponderosa pine forest. *Agric For Meteorol*, **94**: 171 ~ 188
- 22 Law BE, Kelliher FM, Baldocchi DD, et al. 2001. Spatial and temporal variation in respiration in a young ponderosa pine forest during a summer drought. *Agric For Meteorol*, **110**: 27 ~ 43
- 23 Law BE, Ryan MG, Anthoni PM. 1999. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. *Glob Change Biol*, **5**: 169 ~ 182
- 24 Li W-H (李文华), Deng K-M (邓坤枚), Li F (李 飞). 1981. Study on biomass and primary production of the main ecosystems in Changbai Mountain. *Res For Ecosyst* (森林生态系统研究), **2**: 34 ~ 50 (in Chinese)
- 25 Liu Y, Han SJ, Zhou YM, et al. 2005. Contribution of root respiration to total soil respiration in a *Betula ermanii* - dark coniferous forest acetone of the Changbai Mountains, China. *Pedosphere*, **15**: 448 ~ 455
- 26 Raich JW. 1998. Aboveground productivity and soil respiration in three Hawaiian rain forests. *For Ecol Manage*, **107**: 309 ~ 318
- 27 Raich JW, Potter CS, Bhagawati D. 2002. Interannual variability in global soil respiration, 1980 ~ 1994. *Glob Change Biol*, **8**: 800 ~ 812
- 28 Ryan MG. 1990. Growth and maintenance respiration in stems of *Pinus contorta* and *Picea engelmannii*. *Can J For Res*, **20**: 48 ~ 57
- 29 Ryan MG. 1991. Effects of climate change on plant respiration. *Ecol Appl*, **1**: 157 ~ 167
- 30 Ryan MG, Gower ST, Hubbard RM, et al. 1995. Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. *Oecologia*, **101**: 133 ~ 140
- 31 Schlesinger W. 1982. Carbon storage in the caliche of arid soils: A case study from Arizona. *Soil Sci*, **133**: 247 ~ 255
- 32 Sedjo RA. 1993. The carbon cycle and global forest ecosystem. *Water Air Soil Poll*, **70**: 297 ~ 307
- 33 Valentini R, Matteucci G, Dolman AJ, et al. 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, **404**: 861 ~ 865
- 34 Wang M (王 森), Han S-J (韩士杰), Wang Y-S (王跃思). 2004. Important factors controlling CO<sub>2</sub> emission rates from forest soil. *Chin J Ecol* (生态学杂志), **23** (5): 24 ~ 29 (in Chinese)
- 35 Wang M (王 森), Li Q-R (李秋荣), Ji L-Z (姬兰柱), et al. 2005. Stem respiration of *Pinus koraiensis* in Changbai Mountain. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **16** (1): 4 ~ 9 (in Chinese)
- 36 Wang WJ, Yang FJ, Zu YG, et al. 2003. Stem respiration of a larch (*Larix gmelini*) plantation in Northeast China. *Acta Bot Sin*, **45**: 1387 ~ 1397
- 37 Wang YS, Wang YH. 2003. Quick measurement of CH<sub>4</sub>, CO<sub>2</sub> and N<sub>2</sub>O emissions from a short-plant ecosystem. *Adv Atmos Sci*, **20**: 842 ~ 844
- 38 Xu M, DeBiase TA, Qi Y. 2000. A simple technique to measure stem respiration using a horizontally-oriented soil chamber. *Can J For Res*, **30**: 1555 ~ 1560
- 39 Xu M, Terry AD, Qi Y, et al. 2001. Ecosystem respiration in a young ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains, California. *Tree Physiol*, **21**: 309 ~ 318
- 40 Xu Z-B (徐振邦), Li X (李 欣), Dai H-C (代洪才), et al. 1985. Study on biomass of the broad leaved - Korean pine forest in Changbai Mountain. *Res For Ecosyst* (森林生态系统研究), **5**: 33 ~ 47 (in Chinese)
- 41 Zheng X-H (郑循华), Wang M-X (王明星). 1997. Impacts of temperature on N<sub>2</sub>O production and emission. *Environ Sci* (环境科学), **18** (5): 1 ~ 5 (in Chinese)

---

作者简介 王 森,男,1964年生,研究员.主要从事树木生理生态学研究,发表论文 50 余篇. E-mail: wangmiao@iae.ac.cn

责任编辑 李凤琴

---