Chinese Journal of Applied Ecology, Dec. 2010 21(12): 3007-3014

热带季节雨林生态系统净光合作用 特征及其影响因子^{*}

宋清海''张一平'** 谭正洪''张雷明'杨 振'赵双菊'孙晓敏'

(¹ 中国科学院热带森林生态学重点实验室(西双版纳热带植物园),云南勐仑 666303;² 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101;³ 中国科学院研究生院,北京 100039;⁴ 云南省建筑材料科学研究设计院,昆明 650221)

> 以西双版纳热带季节雨林生态系统为对象,利用涡度相关系统定量分析了 2003— 摘 要 2006 年该生态系统光合作用特征及其环境控制因子. 结果表明: 2003—2006 年西双版纳热带 季节雨林生态系统净光合作用年际变化较小,其最大光合速率(Pecont)、昼间呼吸速率 (R_{eco d})和表观量子效率(α)平均值分别为 -0.813 mg·m⁻²·s⁻¹、0.238 mg·m⁻²·s⁻¹和 -0.0023 mg • μmol⁻¹. 受气温(T_a) 和饱和水汽压差(VPD) 等环境因子的交互影响,不同季节 生态系统光合作用特征有所差异. 雨季的降水量大、气温较高 ,生态系统的光合能力最强; 雾 凉季的浓雾为植物提供了部分水分 其光合水平仍较高;干热季气温较高、降水少,T,和 VPD 升高 $P_{eco,pp}$ 和 α 下降. 净生态系统 CO₂ 交换主要受 > 20 °C 的 T_a 和 > 1 kPa VPD 的影响. 关键词 光合作用 生态系统 热带季节雨林 西双版纳 1001-9332(2010) 12-3007-08 中图分类号 文章编号 S718 文献标识码 А

> Net photosynthesis and its affecting factors in a tropical seasonal rainforest ecosystem in Southwest China. SONG Qing-hai^{1,3}, ZHANG Yi-ping¹, TAN Zheng-hong^{1,3}, ZHANG Leiming², YANG Zhen¹, ZHAO Shuang-ju⁴, SUN Xiao-min² (¹Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun 666303, Yunnan, China; ²Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ³Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; ⁴Yunnan Building Materials Academy, Kunming 650221, China). -Chin. J. Appl. Ecol. 2010 **21**(12): 3007 – 3014.

> **Abstract**: By using eddy covariance technique , this paper quantitatively analyzed the photosynthetic characteristics of tropical seasonal rainforest ecosystem and related environmental controlling factors in Xishuangbanna in 2003 – 2006. In the study period , less interannual difference was observed in the net photosynthesis of the ecosystem , with the maximum photosynthesis rate ($P_{eco,\rhol}$), respiration at daytime ($R_{eco,d}$), and apparent quantum yield (α) averaged by 0.813 mg • m⁻² • s⁻¹, 0.238 mg • m⁻² • s⁻¹, and 0.0023 mg • μ mol⁻¹, respectively. As affected by the interaction of air temperature (T_a) and vapor pressure deficit (*VPD*), the photosynthetic characteristics had some seasonal differences. In rainy season, the ecosystem had the strongest photosynthetic capacity because of the higher precipitation and warmer air temperature; in foggy and cool season , fog drip played an important role in the water relations of plants , and thereby , the ecosystem photosynthetic capacity was still higher; in dry and hot season , due to the limited precipitation and high temperature , the T_a and *VPD* increased , inducing a decrease of ecosystem α and $P_{eco,\rhopt}$. The net CO₂ exchange of the ecosystem strongly depended on the T_a above 20 °C and the *VPD* above 1 kPa.

Key words: photosynthesis; ecosystem; tropical seasonal rainforest; Xishuangbanna.

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

2010-04-27 收稿 2010-09-13 接受.

^{*} 国家基础研究发展计划重点项目(2010CB833501)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-Q1-05-04)和云南省自然科学基金 项目(2008CD167)资助.

植物光合作用在确定生态系统初级生产力、调 节植被/大气间 CO2、H2O 和能量交换方面具有至关 重要的地位^[1-2].因此,理解和量化植物光合作用对 环境变化的响应对准确评价生态系统的碳收支具有 重要作用.目前在植物叶片和个体的光合作用机制 和环境控制机理方面已经进行了大量的研究工作, 许多光合作用模型得到了广泛应用^[3-5]. 但是受观 测方法和技术的限制,有关生态系统尺度光合作用 的研究多利用基于叶片尺度的模型外推到冠层乃至 生态系统尺度^[5].近年来,随着涡度相关技术(EC) 广泛应用于植被/大气间净生态系统 CO₂ 交换 (NEE)的研究中,直接研究生态系统尺度光合作用 及其环境响应特征已成为可能^[6].

森林生态系统以其巨大的生物量和碳储量在全 球碳循环中占有重要的地位^[7]. 量化环境和生理驱 动要素对冠层尺度 CO2 通量的作用有助于深入理 解和预测全球变化对生态系统碳收支的影响^[8].研 究表明 树木冠层的叶面积指数、入射光强、温度、降 水和土壤湿度的季节性变异将影响净生态系统的 CO₂ 交换量. 这些变量控制着植物的光合作用和呼 吸作用的变化. 光吸收的量确定了林冠层光合作用 的上限^[2];温度不仅影响与光合作用和呼吸作用有 关的酶的动力学过程^[9] 而且通过影响植物的水分 供应条件间接影响植物的光合作用;降水和土壤湿 度通过控制植物的水分供应状况 影响叶片的气孔 导度和酶的活性 从而调控植物的光合作用^[6].

热带雨林的物种丰富多样 群落结构复杂 且有 着巨大的生物量 因此成为了支配全球碳平衡的主 要因素 是生态环境领域科学研究关注的焦点区域. 世界上现有热带雨林的面积为 10 × 10¹² m² 约占陆 地面积的 7% [10],涵盖了地球表面植被面积的 12% [11] 其以生物量的形式拥有大约40%的陆地碳 储量^[7],占陆地初级生产力的30%~50%.研究表 明 热带雨林生态系统光合作用主要受光量子通量 密度 (Q_{PPFD}) 、气温 (T_a) 和饱和水汽压差(VPD)等因 素的影响^[2].

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的一个重要组成部 分^[12] 位于该林区的北缘. 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,是我国热 带森林的重要组成部分,对 CO, 平衡和循环起着重 要作用.研究表明 热带季节雨林生态系统碳通量具 有明显的日变化特征,昼间为碳汇,夜间为碳 源[13-14]. 但其光合作用年际、季节特征如何? 不同 时间尺度上主要受到哪些环境因子的控制?不同环 境因子对生态系统光合作用的贡献有多大? 这些问 题还有待深入探讨.为此 本文以西双版纳热带季节 雨林生态系统为对象,利用 2003-2006 年观测数 据 定量分析了热带季节雨林生态系统的光合作用 年际变化特征及环境控制因子,旨在为定量把握热 带季节雨林生态系统的环境控制机制 ,预测未来气 候变化对生态系统的影响提供科学依据.

研究地区与研究方法 1

1.1 研究地区概况

观测样地位于云南省西双版纳傣族自治州勐腊 县境内的西双版纳国家级自然保护区内(21°57′N, 101°12′E 海拔756 m) 属热带季风气候 终年受西 南季风控制,一年中有雾凉季(11月至2月)、干热 季(3月至4月)、雨季(5-10月)之分,考虑到雨季 持续时间较长,本文又将雨季分为雨季前期(5-7 月)和雨季后期(8-10月)分别加以分析.该地区由 于处于静风区,年均风速为0.4 m • s⁻¹,导致了独 特的天气现象:年雾日在116 d 左右^[15],其中雾凉 季月平均雾日均超过 23 d 最多的 1 月可达 26 d; 通 常在夜间 22:00 左右开始起雾,直到第2天 12:00 以后雾才逐渐消散; 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23:00之后开始起 雾,第2天10:00左右逐渐消散.

样地所在的森林为原生热带季节雨林 位于山 间沟谷中 其群落高度 35 m 左右 结构复杂 分层明 显. 乔木层按高度可分为 3 层: 上层高 30 m 以上 优 势种主要为千果榄仁(Terminalia myriocarpa)、绒毛 番龙眼(Pometia tomentosa);中层高度在16~30m, 常见种有云南玉蕊(Barringtonia macrostachya)、白 颜树(Gironniera subaequalis)和山焦(Mitrephora maingayi) 等; 下层高在 16 m 以下,主要种包括云树 (Garcinia cowa)、假广子(Knema erratica)、细罗伞 (Ardisia tenera)、蚁花(Mezzettiopsis creaghii) 及毒鼠 子(Dichapetalum gelonioides)等. 灌木层除上层乔木 的幼苗幼树外,常见种有染木(Saprosma ternatum)、 狭叶巴戟(Morinda angustifolia)、玉叶金花(Mussaenda sp.)等.草本层与灌木层同处一层,常见种有 凤尾蕨(Pteris sp.)、海芋(Aloxasis macrorrhiza) 和盈 江南星(Arisaema inkiangense)等,藤本及附生植物 丰富 板根及茎花现象明显^[15].

1.2 仪器布置及测量

观测铁塔设置在沟谷中(海拔高度约 756 m), 周围的山峰海拔高度在 830~1020 m,铁塔与峰顶 的直线距离在 400~680 m.

采用涡度相关技术计算垂直风速和 CO₂ 浓度 之间脉动的协方差来测量 CO₂ 通量. 瞬时三维风速 和温度及其脉动由安装在观测铁塔 48.8 m 处(高 于林冠层 15 ~ 16 m)的三维超声风速测定仪 (CSAT3 ,美国 CAMPBELL 公司)测量. 同时安装了 开路红外气体分析仪(LI-7500 ,美国 LI-COR 公司), 用来测定 CO₂ 通量和水汽通量. CSAT3 和 LI-7500 的取样频率均为 10 Hz.

在 70 m 高铁塔的不同高度设置了 4、10、22、 31、36 和 70 m 共 6 层杆状光量子传感器(LQS70-10SUN 美国 APOGEE 公司);在观测铁塔顶层设置 有太阳辐射传感器(CM11,荷兰 KIPP&ZONEN 公 司),在铁塔 41.6 m 处设置有太阳辐射和反射辐射 (长、短波)及净辐射观测的传感器(CNR-1,荷兰 KIPP&ZONEN 公司);空气温度(*T*_a)和相对湿度 (*RH*)设置了 7 层(4.2、16.3、36.5、42.0、48.8 和 69.8 m);70.2 m 处设置一雨量筒.饱和水汽压差 (*VPD*)由*T*_a和*RH*计算得到.在地下设置了 3 层 (5、20 和 40 cm)土壤湿度传感器(CS616-L,美国 CAMPBELL 公司).各种数据用 DATALOGGER (CR5000,CR10X,CR23X-TD + AM25T,美国 CAMP-BELL 公司)收集,并实时传输到计算机中存储.

1.3 数据处理

涡度相关系统能够得到 CO₂ 垂直湍流通量 (*F*_c)和测定高度处的 CO₂ 浓度. 当湍流作用较弱 时 部分 CO₂ 会被储存在植被冠层和观测高度以下 的大气中 此时的 *NEE* 为:

NEE = $F_c + F_s$ (1) 其中 $F_s = (\Delta c / \Delta t) h$ (即碳储量通量). Δc 为前后两 次相邻时刻测定的 CO₂ 浓度差; Δt 为前后两次测定 的时间间隔(800 s); h 为通量观测高度(48.8 m).

 F_c 数据进行了坐标变换(自然风系统三次旋转, triple – rotation tilted)校正和 WPL 变换(超声湿度校 正,Webb, Pearman and Leuning correction).本文分析 数据为 2003—2006 年 4 年每 30 min 数据的平均值, 其中剔除了 $F_c > 2 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \text{和} < -2 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$ $\cdot \text{s}^{-1}$ 的数据,以及降水时段的不合理数据,并利用平 均法对缺失数据进行插补,最后得到可用的 30 min 平均有效观测数据.缺失的气象数据,利用生态站气 象观测场近 5 年的平均数据进行了相应插补. 选择白天的有效 *NEE* 数据和 *Q*_{PPFD}数据(48.8 m) 利用 Michaelis-Menten 方程^[16]估算生态系统光 合作用参数,以获取光合作用光响应参数的年际和 季节变化.

$$VEE_{d} = \frac{\alpha Q_{PPFD} P_{eco, \rhopt}}{\alpha Q_{PPFD} + P_{eco, \rhopt}} - R_{eco, d}$$
(2)

式中: NEE_d 为昼间生态系统 CO₂ 净交换(mg • m⁻² • s⁻¹) 即生态系统净光合速率 P_{eco} ; α 为生态系统的 光合表观量子效率(g • μ mol⁻¹); $P_{eco,\rhopt}$ 为生态系统 最大净光合速率(mg • m⁻² • s⁻¹); $R_{eco,\rhot}$ 为昼间生态 系统呼吸速率 (mg • m⁻² • s⁻¹).本文昼间定义为 $Q_{PPFD} \ge 20 \ \mu$ mol • m⁻² • s⁻¹的时间段.

计算对应时间内的 T_a 、*VPD*、土壤水分含量 (S_w)和降水量(P) 等环境要素. 同时,将数据按 T_a (以2 ℃步长分级)和 *VPD*(以0.3 kPa 步长分级) 进行分组,在每组内利用 Michaelis-Menten 方程分别 估算生态系统光合作用参数.

2 结果与分析

2.1 热带季节雨林生态系统光合作用的年际和季 节变化

由图 1 可以看出 2003—2006 年西双版纳热带 季节雨林生态系统光合速率变化规律基本相同,日 平均值分别为 0.181、0.156、0.182 和 0.176 mg• m⁻²•s⁻¹.生态系统光合速率存在季节差异.2003— 2006 年平均雾凉季、干热季、雨季前期和雨季后期 的净光合速率日平均值分别为 0.216、0.152、0.136 和 0.187 mg•m⁻²•s⁻¹.

2.2 热带季节雨林生态系统光合作用的光响应年际和季节变化

2.2.1 生态系统光合作用光响应的年际变化 在短



Fig. 1 Interannual and seasonal variations of P_{eco} in the seasonal rain forest ecosystem from 2003 to 2006.





图 2 热带季节雨林生态系统昼间 CO_2 交换光响应年际变化

Fig. 2 Relationships between NEE_d and Q_{PPFD} from 2003 through 2006.

时间尺度上,光合有效辐射的大小决定了生态系统 光合作用的强弱^[8].图2为不同年份生态系统光合 有效辐射对昼间净生态系统 CO₂ 交换的影响,拟合 得到生态系统 CO₂ 交换光响应参数(表1).从中可 以看出,2003 年生态系统 α 为最小,为 0.0017 mg • μ mol⁻¹;2005 年最大,为 0.0028 mg • μ mol⁻¹. $P_{eco, ept}$ 和 $R_{eco, d}$ 4 年的平均值分别为 0.813 和 0.238 mg • m⁻² • s⁻¹.

2.2.2 生态系统光合作用光响应的季节变化 以 2003 年为例,分析了不同季节生态系统光合作用的 光响应规律(图3),4 个季节的光合参数见表 2.由 此可见,雨季后期的 *P*_{eco apt}和 α 均最大,干热季最 小;而且雨季 *R*_{eco d}高于干季.

表1 2003—2006 年热带季节雨林生态系统光合作用参数 Tab.1 Ecosystem photosynthetic parameters of 2003 to 2006

年份 Year	生态系统 最大净光 合速率 P _{eco ppt}	生态系统 昼间呼吸 速率 R _{eco,d}	生态系统 表观量子 效率 α (mg•	R^2	样本数 ⁿ
	(mg • m ⁻² • s ⁻¹)	(mg • m ⁻² • s ⁻¹)	µmol ⁻¹)		
2003	0.843	0. 222	0.0017	0.28	7466
2004	0.815	0. 232	0.0022	0.25	7426
2005	0.793	0.254	0.0028	0.21	7253
2006	0.802	0.243	0.0024	0.26	6675
平均 Average	e 0. 813	0. 238	0.0023	0.25	7205

2.3 热带季节雨林生态系统光合作用影响因子变化 2.3.1 主要环境要素的季节变化 由图 4 可以看 出 2003—2006 年,该地区降水量呈现明显的季节 变化,雨季后期降水总量最大;土壤 50 cm 层含水量 >5 cm 土壤,季节变化规律相同,干热季和雨季前 期森林群落冠层处的平均气温最高,雾凉季最低, 2003—2006 年日平均气温最大差值分别为 13.1 ℃、15.9 ℃、16.9 ℃和 13.9 ℃.4、5 月(干季末、雨 季初) VPD 最大.

2.3.2 环境要素与光合参数的关系 由图 5 可以看出, 随着 T_a 升高,热带季节雨林生态系统 P_{eco ppt}和 R_{eco d}均 呈指数增大,其关系可以用 Arrhenus 方程进行拟合.

表2 热带季节雨林生态系统不同季节光合作用参数 (2003)

Tab. 2Ecosystem photosynthetic parameters of differentseasons (2003)

季节 Season	生态系统 最大净 光合速率 $P_{eco, ppt}$	生态系统 昼间呼吸 速率 R _{eco day}	生态系统 表观量子 效率 α (mg • umol ⁻¹)	R^2	样本数 ⁿ
	• s ⁻¹)	• s ⁻¹)	P- /		
A	0.850	0. 198	0.0019	0.44	2457
В	0.702	0.211	0.0014	0.23	1275
С	0.863	0.270	0.0016	0.19	1946
D	0.874	0.228	0.0020	0.25	1875
平均 Average	0.822	0.227	0.0017	0.28	1888

A: 雾凉季 Foggy-cool season; B: 干热季 Dry-hot season; C: 雨季前期 Early rainy season; D: 雨季后期 Late rainy season.



图 3 热带季节雨林生态系统光合光响应的季节变化(2003)

Fig. 3 Seasonal variations of the light response of ecosystem photosynthesis (2003).

A: 雾凉季 Foggy-cool season; B: 干热季 Dry-hot season; C: 雨季前期 Early rainy season; D: 雨季后期 Late rainy season. 下同 The same below.



图 4 2003—2006 年热带季节雨林生态系统气温、饱和水汽压差、土壤含水量和降水量的变化 Fig. 4 Variations of T_a, VPD, S_w(5 cm, 50 cm) and daily precipitation from 2003 to 2006.

α 年际间的变化规律不同 2003 和 2006 年表现
 为降低 而 2004 和 2005 年则呈略微增高趋势.

VPD 值在 0~1.8 kPa 范围内时,随着 *VPD* 升 高 热带季节雨林生态系统 P_{eco APt} 增大,而 R_{eco A}先 增大后减小 α 也呈现线性下降规律,但不同年际间 的下降幅度有所不同,其中 2004 年的降幅最小. 由于 T_a 和 *VPD* 存在着很强的自相关关系,尤 其是在降水量较少、气温较高的干热季,很难判断 *NEE*_d 主要受高蒸散还是高温胁迫的影响.因此,利 用 *NEE*_{d res}分别与 T_a 、*VPD* 进行了拟合(图6),从中 可以看出,除 2004 年外,其他 3 年 *NEE*_{d res}主要受 >20 ℃气温和>1 kPa 的 *VPD* 影响.



图 5 2003—2006 年生态系统光合参数与 T_a 和 VPD 的关系

Fig. 5 Relationships of T_a and VPD and photosynthetic parameters from 2003 to 2006.

表3	热带雨林生态	系统光合参数	比较			
Tab. 3	Ecosystem	photosynthetic	parameters of	several rain	forest	sites

地区 Region	季节 Season	生态系统最大 净光合速率	生态系统 昼间呼吸速率	生态系统 表观量子效率 α	参考文献 Reference
0		$P_{ m eco\ ho pt}$	$R_{ m eco~{}_{d}}$	(mg • µmol ⁻¹)	
		$(mg \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	$(mg \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$		
哥斯达黎加 Costa Rica	Α	0. 793	0. 242	0.0017	[17]
巴西 Brazil	Α	0.837	0.485	0.0022	[18]
巴西 Brazil	В	0.661	0.264	-	[19]
巴西 Brazil	А	0.925	0.251	0.0020	[11]
	В	0.749	0. 295	0.0008	
巴西 Brazil	А	1.278	0.053	0.0031	[20]
	В	0.485	0.013	0.0031	
中国西双版纳	С	0.850	0. 198	0.0019	本研究
Xishuangbanna , China	D	0.702	0.211	0.0014	This study
	Е	0.863	0.270	0.0016	
	F	0.874	0.228	0.0020	

A: 湿季 Wet season; B: 干季 Dry season; C: 雾凉季 Foggy-cool season; D: 干热季 Dry-hot season; E: 雨季前期 Early rainy season; F: 雨季后期 Late rainy season.

3 讨 论

森林生态系统的林冠结构、树种组成和气候环 境等共同决定了生态系统的光合作用特征. Loescher 等^[17]在 Costa Rica 热带雨林 3 年的研究发现,该生态系统光合作用有较大差异,光合作用受到气候变化的强烈影响,但植物对气候变化的响应是滞后的.本研究中,西双版纳热带季节雨林生态系统



图 6 $NEE_d - Q_{PPFD}$ 方程回归拟合后的 NEE_d 残差值($NEE_{d res}$) 与 $T_a \ VPD$ 的关系 **Fig. 6** Residuals of NEE_d from the regression function of $NEE_d - Q_{PPFD}$ and its relationship with T_a and VPD.

4年的光合作用年间变化较小,说明该生态系统林 冠结构、树种组成及环境条件等变化较小,森林的保 护程度较高.

生态系统光合速率是由多个环境因子相互作用 和控制.与典型热带雨林生态系统相比,西双版纳热 带季节雨林生态系统年平均最大光合速率没有较大 差异,季节变率也相对较小(表3).说明二者存在相 似的环境控制因子.

森林生态系统碳收支规律中蕴含着4种潜在的 重要机制: 气候效应(温度、湿度、太阳辐射的变 化)、CO₂ 浓度升高的增肥效应、氮素施肥效应和土 地利用的变化.本研究着重分析了气候效应对热带 雨林生态系统的影响.

西双版纳热带季节雨林雨季降水集中,气温较高.研究表明,在高温、高湿条件下,地上凋落物分解速率较高,可为植物提供良好的水热条件和充足的养分^[1] 因此雨季时生态系统光合能力最强(表2).其中,植物经过雨季前期较长时间的集中降水和较适宜的温度,雨季后期生态系统的光合能力有所提高.雾凉季长时间的浓雾是西双版纳有别于典型热带地区的一个主要特征.雾的形成不仅为森林输入水分,对林冠和林下植物起到一定的保温作用^[21],同时也降低了太阳辐射强度.因此,雾凉季生态系统的最大光合速率略小于雨季,但仍维持较高

水平. 干热季雾日减少,降水也较少,加之气温较高, 造成冠层树种叶片老化,集中落叶,导致生态系统的 P_{eco pp}和 α 有所下降(表2). 这与巴西热带雨林的 研究结果^[11]相似,水分和气温条件决定了生态系统 的碳收支水平,旱季时光合能力显著低于雨季.

对森林生态系统来说,*VPD* 既是生理因子又是 物理因子.在水分亏缺条件下会导致叶片气孔关闭; 而 *VPD* 越大,蒸发越强烈,致使老叶脱落、叶片卷曲 等,从而改变冠层结构.随 *VPD* 的增大,西双版纳热 带季节生态系统 α 显著下降,*R*_{eco,d}先增大后减小 (图5),是 *VPD* 生理和物理调节共同作用的结果, 这与其他森林生态系统的研究结果相似^[2,17].在其 他环境因子一定的情况下,气温升高,生态系统的 *P*_{eco,pt}增大,同时 α 会降低,因此,整个森林生态系 统的碳吸收能力会有一个上限,受到多种环境因子 的共同限制^[22-23].目前导致森林生态系统乃至陆地 生物圈碳通量变化的机制还不确定,需要今后进一 步整合分析,以明确不同机制对生态系统的贡献程 度,准确把握生态系统碳交换的控制机理.

致谢 本研究得到中国科学院生态系统研究网络西双版纳 热带森林生态系统研究站大力支持,刘梦楠同志参加了观测 数据的收录工作,表示感谢.

参考文献

- Schulze ED, Caldwell MM. Ecophysiology of Photosynthesis. Berlin: Springer-Verlag, 1995
- [2] Ruimy A, Jarvis PG, Baldocchi DD, et al. CO₂ fluxes over plant canopies and solar radiation: A review. Advances in Ecological Research, 1995, 26: 1-81
- [3] Farquhar GD, Caemmerer S. Modeling photosynthetic response to environmental condition// Lange OL, eds. Encyclopedia of Plant Physiology 12B. Berlin: Spinger-Verlag, 1982: 549 – 587
- [4] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal photosynthesis model for C_3 plants. *Plant*, *Cell and Environment*, 1995, **18**: 339 355
- [5] Tuzet A , Perrier A , Leuning R. A coupled model of stomatal conductance , photosynthesis and transpiration. *Plant , Cell and Environment*, 2003, 26: 1097 – 1116
- [6] Baldocchi DD, Hicks BB, Meyers TP. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods. *Ecology*, 1988, 69: 1331 – 1340
- [7] Dixon RK , Brown S , Houghton RA , et al. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. Science , 1994 , 263: 185 – 190
- [8] Law BE, Goldstein AH, Anthoni PM. Carbon dioxide and water vapor exchange by young and old ponderosa pine ecosystems during a dry summer. *Tree Physiology*, 2002, 21: 299 – 308

- [9] Greco S , Baldocchi DD. Seasonal variation of CO₂ and water vapor exchange rates over a temperate deciduous forest. *Global Change Biology*, 1996, 2: 183 – 197
- [10] FAO. Forest Resources Assessment 1990, Tropical Countries. FAO Forestry Paper 112, FAO, Rome, 1993
- [11] Mahli Y, Nobre A, Grace J, et al. Carbon dioxide transfer over a central Amazonian rain forest. Journal of Geophysical Research, 1998, 103: 31593 – 31612
- Whitmore TC. Tropical Rain Forests of the Far East. Oxford: Clarendon Press, 1975: 1 – 282
- [13] Zhang YP, Sha LQ, Yu GR, et al. Annual variation of cabon flux and impact factors in the tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, SW China. Science in China Series D, 2006, 49(supp. II): 150 – 162
- [14] Song Q-H(宋清海), Zhang Y-P(张一平), Zheng Z (郑 征), et al. Physiology and ecology of Pometia tomentosa photosynthesis in tropical seasonal rain forest. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报), 2006, 17(6): 961-966 (in Chinese)
- [15] Cao M , Zhang J , Feng Z , et al. Tree species composition of seasonal rain forest in Xishuangbanna , Southwest China. Tropical Ecology , 1996 , 37: 183 – 192
- [16] Falge E , Baldocchi D , Olson R , et al. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. Agricultural and Forest Meteorology , 2001 , 107: 43 - 69
- [17] Loescher HW, Oberbauer SF, Gholz HL, et al. Environmental controls on net ecosystem-level carbon exchange and productivity in a Central American tropical wet forest. Global Change Biology, 2003, 9: 396-421
- [18] Fan SM, Wofsy SC, Bakwin PS, et al. Atmosphere-biosphere exchange of CO₂ and O₃ in the central Amazon forest. Journal of Geophysical Research, 1990, 95(10): 16851 – 16864
- [19] Grace J , Lloyd J , Mcintyre J , et al. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in southwest Amazonia , 1992 – 1993. Science , 1995 , 270: 778 – 780
- [20] George LV, Nicolau PF, Mauro MS, et al. Effects of meteorological variations on the CO₂ exchange of a brazilian transitional tropical forest. Ecological Applications, 2004, 14: 89 – 100
- [21] Liu W-J (刘文杰), Zhang K-Y (张克映), Zhang G-M (张光明), et al. Canopy interceptive effect of dew and fog resources from dry season tropical rainforest in Xishuangbana. Resources Science (资源科学), 2001, 23(1): 75-80 (in Chinese)
- [22] Schimel DS. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. Global Change Biology, 1995, 1: 77 – 91
- [23] Zhang LM, Yu GR, Sun XM, et al. Seasonal variations of ecosystem apparent quantum yield and maximum photosynthesis rate of different forest ecosystems in China. Agricultural and Forest Meteorology, 2006, 137: 176 – 187

作者简介 宋清海,男,1979年生,博士研究生.主要从事森 林碳循环研究. E-mail: sqh@ xtbg. ac. cn 责任编辑 李凤琴

21 卷