

# 热带季节雨林优势树种叶片和冠层尺度 二氧化碳交换特征<sup>\*</sup>

宋清海<sup>1,3</sup> 张平<sup>1\*</sup> 于贵瑞<sup>2</sup> 杨振<sup>1,3</sup> 赵双菊<sup>1,3</sup> 高举明<sup>1,3</sup> 孙晓敏<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院西双版纳热带植物园热带雨林生态系统定位研究站, 云南勐腊 666303; <sup>2</sup>中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; <sup>3</sup>中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要** 采用叶室法和涡度相关法分析了西双版纳热带季节雨林优势树种绒毛番龙眼和大叶白颜树冠层及其叶片在不同季节的 CO<sub>2</sub> 交换量, 并拟合得到主要特征值。结果表明: 以叶室法测得的两树种冠层最大净光合速率 ( $P_{\max A}$ ) 为雨季 > 雨季末 > 雾凉季 > 干热季, 叶片暗呼吸速率 ( $R_d$ ) 为雨季 > 雨季末 > 干热季 > 雾凉季; 以涡度相关法得到的两树种冠层最大净光合速率 ( $P_{\max B}$ ) 为雨季 > 雨季末 > 雾凉季 > 干热季, 而冠层呼吸速率 ( $R_e$ ) 则是雨季 > 干热季 > 雾凉季 > 雨季末。两种方法得到的不同季节植物冠层最大净光合速率相差 0.9~2.0 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。

**关键词** CO<sub>2</sub> 交换 冠层 光合作用 呼吸速率 热带季节雨林 西双版纳

**文章编号** 1001-9332(2008)04-0723-06 **中图分类号** S718.5 **文献标识码** A

**Characteristics of CO<sub>2</sub> exchange at leaf and canopy levels in tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna** SONG Qing-hai<sup>1,3</sup>, ZHANG Yipeng<sup>1</sup>, YU Gui-rui<sup>2</sup>, YANG Zhen<sup>1,3</sup>, ZHAO Shuang-ju<sup>1,3</sup>, GAO Ju-ming<sup>1,3</sup>, SUN Xiaorong<sup>2</sup> (<sup>1</sup>Xishuangbanna Tropical Rainforest Ecosystem Station, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences Mengla 666303 Yunnan, China; <sup>2</sup>Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences Beijing 100101, China; <sup>3</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences Beijing 100039, China). Chin. J. Appl. Ecol., 2008, 19(4): 723-728

**Abstract** By the methods of chamber-based and eddy covariance measurements, the CO<sub>2</sub> exchange of dominant tree species *Parashorea tomentosa* and *Gironnieria subaequalis* at leaf and canopy levels in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna was measured in different seasons of 2004. The results showed that for the two tree species, the maximum net photosynthesis ( $P_{\max A}$ ) of canopy based on chamber-based measurement ranked in the order of rainy season (RS) > end of rainy season (ERS) > foggy-cool season (FS) > dry-hot season (DS), and the dark respiration rate ( $R_d$ ) of leaf was RS > ERS > DS > FS. The  $P_{\max B}$  based on eddy covariance measurement was in the same order as that based on chamber-based measurement while the canopy respiration rate ( $R_e$ ) was RS > DS > FS > ERS. The maximum net photosynthetic rate of canopy in different seasons measured by the two methods had a comparatively small difference, ranging from 0.9 to 2.0 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>.

**Key words** CO<sub>2</sub> exchange; canopy; photosynthesis; respiration rate; tropical seasonal rain forest; Xishuangbanna

热带雨林物种丰富多样, 群落结构复杂, 生物量巨大, 是支配全球碳平衡的主要因素, 也是生态环境领域科学研究注目的焦点。热带雨林以陆地生物量

\* 国家自然科学基金项目(40571163)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(KJCX2-YW-432-1)、国家重点基础研究发展计划项目(2002CB412501)和中国科学院知识创新工程重大资助项目(KJCX1-SW-0101A)。

\*\* 通讯作者。E-mail: yipeng@xtbg.ac.cn

2007-09-07 收稿, 2008-01-28 接受。

的形式拥有约 40% 的碳储量<sup>[1-2]</sup>, 占陆地初级生产力的 30%~50%。未受干扰的热带雨林通过其物理特性和生理活动对全球的 CO<sub>2</sub> 和水循环产生重要的潜在影响<sup>[3]</sup>。

热带雨林冠层在碳循环中发挥着重要作用。但由于树木高大, 研究人员很难对其进行测定, 因此, 对热带雨林植物气体交换特性的生理生态学研究常局限于苗木或幼树, 只有少数研究搭建高塔、鹰架,

气垫或起重机吊车等设施<sup>[4]</sup>进行测定。有关热带森林树木冠层光合作用的研究,仅在澳大利亚雨林和红树林、马来西亚和喀麦隆低地雨林、牙买加山地雨林,以及巴拿马季风林等地区有相关的研究报道<sup>[2-5-6]</sup>。为在更大尺度上把握热带陆地生态系统在全球碳循环中的作用,20世纪80年代,科学家们开始应用涡度相关法对热带森林碳通量进行深入研究。如Fan等<sup>[7]</sup>1987年在巴西热带雨林进行了为期12 d的观测;Grace<sup>[8]</sup>对巴西Rondônia热带雨林进行了4~6周的观测,估算出热带森林生态系统的碳收支状况;Yasuda等<sup>[9]</sup>观测了马来西亚Pasoh森林冠层,得到了东南亚热带雨林CO<sub>2</sub>通量的基本特征。

决定陆地生态CO<sub>2</sub>通量的生理生态学过程是植物(含光合细菌)的光合作用和生物(动植物和微生物)呼吸作用。表观量子效率( $\alpha$ )、最大净光合速率( $P_{\max}$ )和暗呼吸速率( $R_d$ )是表征植物叶片光合作用的几个关键参数。 $\alpha$ 主要反映光合作用中的生物物理特性,而且很稳定<sup>[10]</sup>;  $P_{\max}$ 取决于植物特性和环境条件,与叶片的厚度和温度密切相关<sup>[11]</sup>;  $R_d$ 与夜间生态系统CO<sub>2</sub>通量密切相关<sup>[12-13]</sup>。叶片和冠层尺度上碳和水分交换模型研究主要集中在农作物或温带森林<sup>[7]</sup>。在热带雨林生态系统中,用叶室法和涡度相关法对同一群落冠层碳交换研究还很少<sup>[8]</sup>。为此,本研究以西双版纳热带季节雨林优势植物树种绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)和大叶白颜树(*Gironniera subaequalis*)冠层为研究对象,通过拟合叶片尺度的CO<sub>2</sub>交换特征值,并与涡度相关法拟合得到的相关特征值进行比较,探求复杂环境下热带季节雨林的碳收支规律和缺失数据的插补方法,旨在为叶片向冠层尺度转换的模型研究提供基础资料。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

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重要组成部分<sup>[14]</sup>,位于该区的北缘(21°57'N, 101°12'E)。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,物种丰富,是我国热带森林的重要组成部分,对CO<sub>2</sub>的平衡和循环起着重要作用。本区位于热带雨林的北缘,终年受西南季风控制,属热带季风气候,一年中有雾凉季

(11月—翌年2月)、干热季(3—4月)、湿热季(5—10月)之分,由于处于静风区(年均风速0.4 m·s<sup>-1</sup>),导致了独特的天气现象:雾日较多,年均雾日170 d左右,在雾凉季(11月—翌年2月),月平均雾日均超过23 d,其中1月最多,达26.1 d,通常在22:00左右开始起雾,第2天12:00以后才逐渐消散;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,而在第2天10:00左右逐渐消散。

在该区域设置了通量观测站,进行雨林CO<sub>2</sub>交换的长期连续观测。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,是原生的热带季节雨林,群落高度35 m左右,结构复杂<sup>[15]</sup>,分层现象明显(表1)。

### 1.2 研究方法

**1.2.1 仪器布设及测量** 观测铁塔设置在沟谷中(海拔约756 m),周围的山峰海拔高度在830~1 020 m,铁塔与山峰顶的直线距离在400~680 m。

涡度相关技术通过计算垂直风速和CO<sub>2</sub>浓度之间脉动的协方差来测量CO<sub>2</sub>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)和4.8 m处的CSAT3三维超声风速测定仪(美国CAM PBELL公司)测量。同时安装了LI7500开路红外气体分析仪(美国LI-COR公司),测量CO<sub>2</sub>和水汽通量。CSAT3和LI-7500的取样频率均为10 Hz,70 m高的铁塔上设置有6层LQS70-10SUN光合有效辐射(PAR)传感器(美国APOGEE公司);塔顶层设置CM11太阳总辐射传感

表1 热带季节雨林群落结构及主要树种

Tab 1 Tropical seasonal rain forest structure and main plant species

| 群落层<br>Layer     |                    | 高度<br>Height<br>(m) | 主要树种<br>Main tree species   |
|------------------|--------------------|---------------------|---|
| 乔木层<br>Arbor     | 上层<br>Upper layer  | > 30                | 千果榄仁( <i>Teminalia myriocarpa</i> )、绒毛番龙眼( <i>Pometia tomentosa</i> )   |
|                  | 中层<br>Middle layer | 16~30               | 云南玉蕊( <i>Barringtonia macrostachya</i> )、大叶白颜树( <i>Gironniera subaequalis</i> )、山焦( <i>Mitrophora mangayi</i> )等  |
|                  | 下层<br>Lower layer  | < 16                | 云树( <i>Garcinia ovalis</i> )、假广子( <i>Kema eratia</i> )、细罗伞( <i>Ardisia tenera</i> )、蚊花( <i>Mezettia picea creaghi</i> )、毒老鼠( <i>Didymopanax gledonioides</i> )等 |
| 灌木层<br>Shrubbery |                    |                     | 染木( <i>Saprosma ternatum</i> )、狭叶巴戟( <i>Morinda angustifolia</i> )、玉叶金花( <i>Mussaenda</i> sp.)等   |
| 草本层<br>Herbage   |                    |                     | 凤尾蕨( <i>Phlebodium</i> sp.)、海芋( <i>Alocasia macrorrhiza</i> )、盈江南星( <i>Arisaema inkiangense</i> )等  |
| 层间植物<br>Liane    |                    |                     | 密花羊蹄甲( <i>Bauhinia tenuiflora</i> )等  |

器(荷兰 KIPP & ZONEN 公司), 41.6 m 处设置太阳辐射、反射辐射(长、短波)及 CNR-1 净辐射传感器(荷兰 KIPP & ZONEN 公司); 各种数据用 CR5000 CR10X, CR23X-TD + AM25T 数据采集仪(美国 CAMPBELL 公司)收集、存储。

原始数据的记录和实时计算均由系统软件 LoggerNet(美国 CAMPBELL 公司)完成。观测数据进行坐标变换(自然风系统三次旋转, Triple rotation tilted)校正, 并进行 WPL 变换(超声湿度校正, Webb, Pearman and Leuning correction), 剔除  $> 45.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  和  $< 45.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  的碳通量数据, 最后得到可用的 30 m in 的平均碳通量数据。

**1.2.2 测定方法** 叶片光响应曲线测定参见文献[16]。叶面积指数观测采用 LAI-2000 林冠分析仪(LI-COR, Lincoln, 美国), 在 2003 年 12 月后每月中旬对样地不同高度的叶面积指数进行实测(垂直变化); 在铁塔各高度不同方位共观测 15 次, 求算各高度的叶面积指数变化。

**1.2.3 假设与计算** 本研究假设整层林冠的光合速率是各层的叶面积指数与光合速率乘积的和, 即:

$$P_n = \sum_{i=1}^3 P_{ni} \cdot LAI_i \quad (1)$$

式中:  $P_n$  为林冠光合速率;  $P_{ni}$  为第  $i$  层的光合速率;  $LAI_i$  为第  $i$  层的叶面积指数。考虑到不同学科的习惯, 其通量符号分别定义为: 林冠上方 CO<sub>2</sub> 通量( $F_c$ )方向是向下为负, 向上为正; 林冠树种冠层和低矮植物的光合速率( $P_n$ )吸收为正, 排放为负; 暗呼吸( $R_e, R_d$ )放出为正, 吸收为负; 为方便比较, 各 CO<sub>2</sub> 通量的单位均统一换算为  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。应用 Michaelis-Menten 动力学模型模拟 CO<sub>2</sub> 交换对 PAR 的响应, 对应的  $P_n$  和  $F_c$  可分别描述为:

$$P_n = P_{maxA} \times PAR / (K_m + PAR) - R_d \quad (2)$$

$$F_c = R_e - P_{maxB} \times PAR / (K_m + PAR) \quad (3)$$

式中:  $P_{maxA}$  为叶室法拟合的叶片最大光合速率;  $P_{maxB}$  为用涡度相关法得到的冠层碳通量拟合的冠层最大净光合速率;  $K_m$  为 Michaelis-Menten 常数;  $R_d$  为叶片暗呼吸速率;  $R_e$  为冠层表观暗呼吸速率( $PAR \rightarrow 0$  时的净生态系统交换量);  $P_{maxA}$ (或  $P_{maxB}$ )与  $K_m$  的比值为表观量子效率( $\alpha$ )。

### 1.3 数据处理

所有数据均用 SPSS 和 SigmaPlot 软件统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同季节雨林冠层优势树种叶片净光合速率( $P_n$ )对光合有效辐射(PAR)的响应

将不同季节绒毛番龙眼和大叶白颜树树冠 3 层的光合光响应平均后得到树冠整层的变化规律, 并利用式(2)拟合出光合曲线(图 1)。两种植物的最大净光合速率均呈雨季 > 雨季末 > 雾凉季 > 干热季的规律。由表 2 可以看出, 两种植物叶片呼吸速率变化规律为: 雨季 > 雨季末 > 干热季 > 雾凉季。大叶白颜树表观量子效率变化规律为雨季 > 雨季末 > 雾凉季; 绒毛番龙眼为雨季 > 雾凉季 > 雨季末 > 干热季, 其中, 雨季和雾凉季、干热季和雨季末数值相差不大。大叶白颜树  $\alpha$  除在雨季末略大于绒毛番龙眼外, 其他季节均小于绒毛番龙眼。

### 2.2 不同季节雨林冠层碳通量( $F_c$ )对光合有效辐射(PAR)的响应

利用式(3)计算出不同季节冠层碳通量与光合有效辐射的相互关系(图 2)。并统计了  $F_c$ -PAR 拟合得到的不同光合参数数值(表 3)。从中可以看出, 冠层最大净光合速率呈现雨季 > 雨季末 > 雾凉季 > 干热季的规律; 而呼吸速率变化规律是雨季 > 干热季 > 雾凉季 > 雨季末; 表观量子效率为雨季 > 雾凉季 > 干热季 > 雨季末。

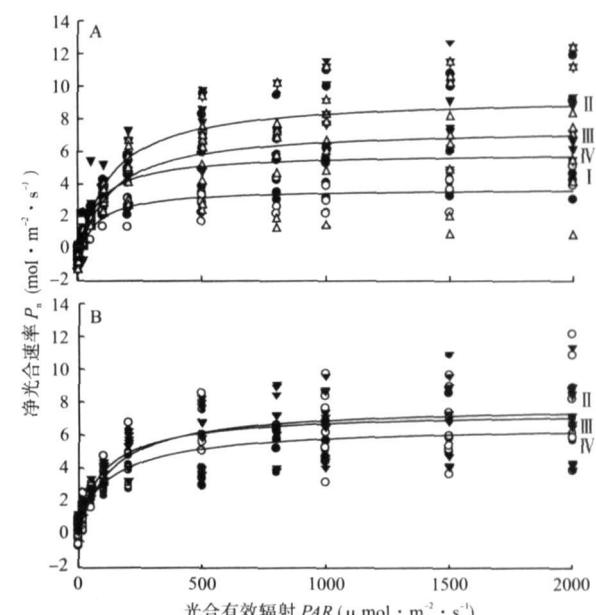


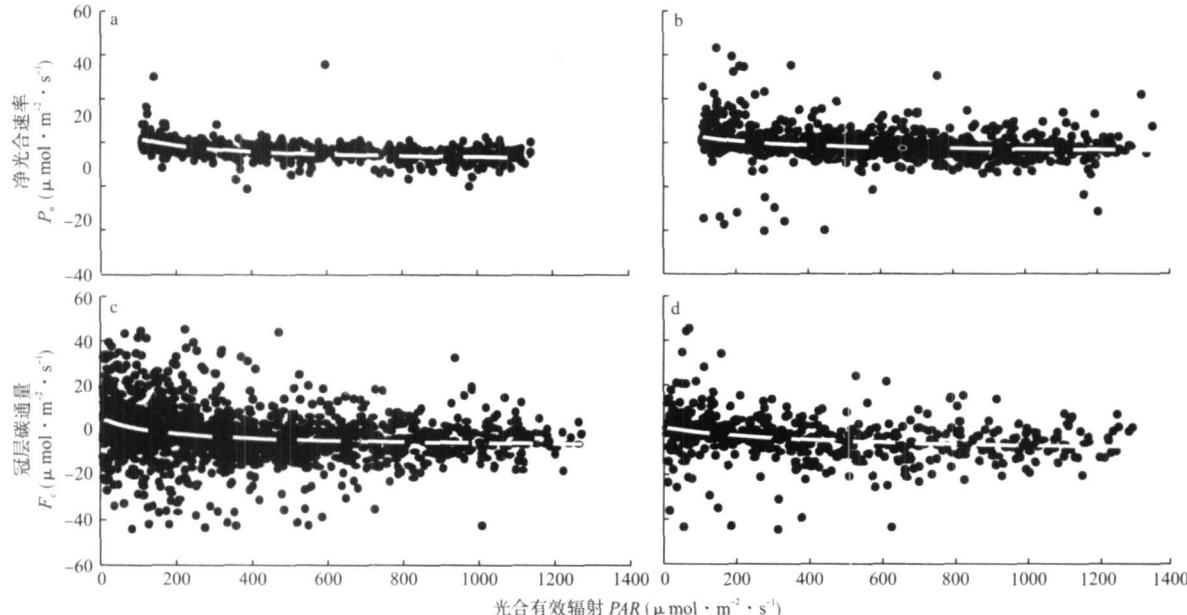
图 1 不同季节热带雨林冠层优势树种林冠光合光响应曲线

Fig 1  $P_n$ -PAR response curves of overstory tree canopy in tropical rain forest in different seasons

A: 绒毛番龙眼 *P. tamenosa*; B: 大叶白颜树 *G. subaequalis*. I: 4 月 April; II: 7 月 July; III: 10 月 October; IV: 12 月 December.

表 2 不同季节冠层光合光响应( $P_n$ -PAR)拟合参数Tab 2 Simulated parameters of  $P_n$ -PAR response of overstory tree canopy in different seasons ( $n=90$ )

| 季节<br>Season    | 大叶白颜树 <i>G. subaequalis</i> |       |        |          |           | 绒毛番龙眼 <i>P. tanentosa</i> |       |        |          |           |
|-----------------|-----------------------------|-------|--------|----------|-----------|---------------------------|-------|--------|----------|-----------|
|                 | $P_{maxA}$                  | $R_d$ | $K_m$  | $\alpha$ | $r$       | $P_{maxA}$                | $R_d$ | $K_m$  | $\alpha$ | $r$       |
| 雾凉季 Foggy cool  | 6.89                        | 0.15  | 173.41 | 0.04     | 0.9645*** | 6.25                      | 0.33  | 75.34  | 0.083    | 0.9183*** |
| 干热季 Hot dry     | -                           | -     | -      | -        | -         | 4.44                      | 0.71  | 70.24  | 0.063    | 0.9568*** |
| 雨季 Rainy        | 9.75                        | 1.52  | 129.27 | 0.075    | 0.9354*** | 10.18                     | 0.81  | 119.20 | 0.085    | 0.9697*** |
| 雨季末 Later rainy | 8.26                        | 0.48  | 121.13 | 0.068    | 0.9383*** | 8.10                      | 0.64  | 123.42 | 0.066    | 0.9114*** |

\*\*\*  $P < 0.001$  下同 The same below.图 2 不同季节冠层碳通量( $F_c$ )和光合有效辐射(PAR)的关系Fig 2 Relationships between  $F_c$  and PAR of overstory tree canopy in different seasons

a)雨季 Rainy season b)干热季 Dry-hot season c)雾凉季 Foggy-cool season d)雨季末 Later rainy season

表 3 不同季节冠层碳通量光响应( $F_c$ -PAR)拟合参数Tab 3 Simulated parameters of  $F_c$ -PAR response of overstory tree canopy in different seasons

| 季节<br>Season    | $P_{maxB}$ | $R_e$ | $K_m$ | $\alpha$ | $n$  | $r$       |
|-----------------|------------|-------|-------|----------|------|-----------|
| 雾凉季 Foggy-cool  | 10.42      | 1.86  | 215.1 | 0.048    | 680  | 0.7599*** |
| 干热季 Hot dry     | 7.60       | 2.86  | 266.3 | 0.029    | 1262 | 0.3144*** |
| 雨季 Rainy        | 12.95      | 5.52  | 167.6 | 0.077    | 2007 | 0.3166*** |
| 雨季末 Later rainy | 11.58      | 1.14  | 437.8 | 0.026    | 643  | 0.4216*** |

### 2.3 叶片尺度与冠层尺度的光合参数比较

表 4 叶室法和涡度相关法求算的冠层光合特征值比较

Tab 4 Comparison of photosynthetic parameters with calculated by chamber and eddy covariance methods

| 季节<br>Season    | $LAI$ | $P_{maxA} \cdot LAI$         |                                | $R_d \cdot LAI$              |                                | $P_{maxB}$ | $R_e$ |
|-----------------|-------|------------------------------|--------------------------------|------------------------------|--------------------------------|------------|-------|
|                 |       | 绒毛番龙眼<br><i>P. tanentosa</i> | 大叶白颜树<br><i>G. subaequalis</i> | 绒毛番龙眼<br><i>P. tanentosa</i> | 大叶白颜树<br><i>G. subaequalis</i> |            |       |
| 雾凉季 Foggy cool  | 1.89  | 11.81                        | 12.98                          | 0.62                         | 0.28                           | 10.42      | 1.86  |
| 干热季 Hot dry     | 1.28  | 5.68                         | -                              | 0.91                         | -                              | 7.60       | 2.86  |
| 雨季 Rainy        | 1.36  | 13.84                        | 13.26                          | 1.10                         | 2.07                           | 12.95      | 5.52  |
| 雨季末 Later rainy | 1.18  | 9.56                         | 9.75                           | 0.76                         | 0.57                           | 11.58      | 1.14  |

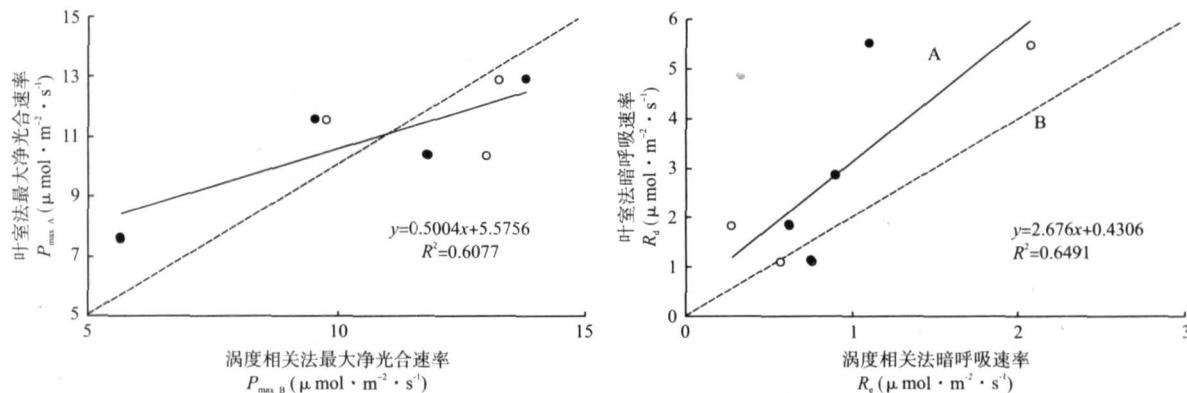


图 3 叶片与冠层尺度拟合得到的最大净光合速率和暗呼吸速率的相关性

Fig. 3 Correlation of leaf and canopy maximum net photosynthesis rate and dark respiration simulated at leaf and canopy scales

将由叶室法求算的冠层最大光合速率( $P_{\max A} \cdot LAI$ )和涡度法求算的冠层最大光合速率( $P_{\max B}$ )进行回归分析,结果(图3)表明,二者具有较好的一致性。假设冠层全由绒毛番龙眼构成,则雾凉季 $P_{\max A} \cdot LAI$ 比 $P_{\max B}$ 高13.4%,干热季低25.2%,雨季高6.9%,雨季末低17.5%;假设冠层全由大叶白颜树构成,则雾凉季 $P_{\max A} \cdot LAI$ 比 $P_{\max B}$ 高24.6%,雨季高2.4%,雨季末低15.8%。由于干热季大叶白颜树完全落叶,因此缺叶片 $P_n$ 观测值。

### 3 讨 论

#### 3.1 不同季节雨林冠层优势树种光合参数变化

本研究代表性冠层树种绒毛番龙眼和大叶白颜树冠层叶片最大净光合速率呈现明显的季节性差异,这是由该地区独特的气候条件决定的。在雨季,西双版纳水分和光照充足,水热条件最好,加之地上凋落物分解速率较高,提供了充足的养分,叶片生长处于最好时期,因此叶片 $P_{\max}$ 为全年最大,生态系统的碳汇能力最强<sup>[17]</sup>。这与 Vourlitis等<sup>[18]</sup>在巴西热带雨林的研究相似。干季前期(雾凉季)长时间的浓雾和树木集中换叶是西双版纳有别于典型热带地区的两个主要特征。浓雾在一定程度上弥补了干季雨量的不足,不仅为森林输入水分,对林冠和林下起到了一定的保温作用<sup>[19]</sup>,还可以改变光照强度,增加空气湿度,减少饱和亏缺,从而减少植物蒸腾失水,但也会对植物光合作用产生影响<sup>[20]</sup>,期间树木叶片生长良好,冠层 $P_{\max}$ 也较大。干热季处于干季后期,在长期的干暖性西南季风影响下,西双版纳地区雾日数明显减少,风速增强,加速了叶片蒸腾,热带雨林进入集中换叶期,部分树种叶片完全凋落(如大叶白颜树)或达到生长末期(如绒毛番龙眼),导致叶片表观量子效率降低,光合能力减弱,其 $P_{\max}$ 也随之

降低。这与 Dixon等<sup>[1]</sup>对巴拿马季风雨林的研究结果相一致。

#### 3.2 叶室法和涡度相关法拟合结果存在差异的原因

分别以冠层 $F_c$ 和两种植物叶片 $P_n$ 拟合得到的冠层 $P_{\max A}$ 和 $P_{\max B}$ 存在差异,其中雨季的差异最小,其他季节较大。这可能是由于雨季高温、高湿,植物生长旺盛,树木可以充分利用适宜的水热条件进行光合作用,故光合速率变化不大。此外,由于绒毛番龙眼和大叶白颜树是热带季节雨林冠层的优势树种,所占冠层植物种类的比例最大,基本能反映该森林群落冠层的特征,因此雨季时利用叶片 $P_n$ 拟合得到的 $P_{\max A}$ 与冠层碳通量拟合得到的 $P_{\max B}$ 差异较小。而在雾凉季和干热季,植物分别受到低温和干旱的胁迫,光合速率的时空变化较大。冠层碳通量是利用涡度相关系统24 h自动连续测定的,而冠层叶片光合速率的测定是在每个季节代表性的典型天气中进行,虽然能在较大程度上反映植物在该季节的光合能力,但在时间上仍会存在不完全同步问题,因此造成了二者之间的差异。但总的看来,二者差异相对较小。与此同时,以冠层 $F_c$ 得到的冠层 $\alpha$ 在不同季节均小于以绒毛番龙眼 $P_n$ 拟合得到的冠层 $\alpha$ 而基本等于以大叶白颜树拟合得到的冠层 $\alpha$ ,其中,环境 $\text{CO}_2$ 浓度对冠层 $\alpha$ 有重要影响。

本研究主要分析了林冠碳通量与林冠树种叶片 $\text{CO}_2$ 交换特征值的关系,而探讨尺度转换的具体方法以及涡度相关法的适用条件将是今后研究工作的重点。此外,在复杂地形上进行 $\text{CO}_2$ 交换研究应使用中等尺度模型,并采用遥感、生理生态学测定等多种方法来约束通量的计算或模拟结果<sup>[21]</sup>。

致谢 本研究得到中国科学院西双版纳热带雨林生态系统

定位研究站的大力支持,刘梦楠参加了观测数据的收录工作,一并致谢。

## 参考文献

- [1] Dixon RK, Brown S, Houghton RA, et al. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 1994, **263**: 185–190
- [2] FAO. Forest Resources Assessment 1990 Tropical Countries FAO Forestry Paper 112, FAO, Rome, 1993
- [3] Malhi Y, Nobre A, Grace J, et al. Carbon dioxide transfer over a central Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research*, 1998, **103**: 31593–31612
- [4] Monteith JB, Malhi Y, Leuning R. The propagation of errors in long term measurements of land atmosphere fluxes of carbon and water. *Global Change Biology*, 1996, **2**: 231–240
- [5] Baldocchi DD, Hicks BB, Meyers TP. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods. *Ecology*, 1988, **69**(5): 1331–1340
- [6] Collatz GJ, Ball JT, Grivet C, et al. Regulation of stomatal conductance and transpiration: A physiological model of canopy processes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, **54**: 107–136
- [7] Fan SM, Wofsy SC, Bakwin PS, et al. Atmospheric-biosphere exchange of CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> in the central Amazon forest. *Journal of Geophysical Research*, 1990, **95**: 16851–16864
- [8] Grace JM, Malhi Y, Lloyd J, et al. The use of eddy covariance to infer the net carbon dioxide uptake of Brazilian rain forest. *Global Change Biology*, 1996, **2**: 209–217
- [9] Yasuda Y, Yoshikazu O, Tsutomu W, et al. Measurement of CO<sub>2</sub> flux above a tropical rain forest at Pasoh in Peninsular Malaysia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, **114**: 235–244
- [10] Foken TH, Wichura B. Tools of quality assessment of surface-based flux measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1995, **78**: 83–105
- [11] Grubb PJ, Whitmore TCA. A comparison of montane and low land rainforest in Ecuador II. The climate and its effect on the distribution and physiognomy of the forest. *Journal of Ecology*, 1966, **54**: 303–333
- [12] 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
- [13] Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF, et al. Modeling photosynthesis of cotton grown in elevated CO<sub>2</sub>. *Plant, Cell and Environment*, 1992, **15**: 271–282
- [14] Whitmore TC. Tropical Rain Forests of the Far East. 2nd Ed. Oxford: Clarendon Press, 1975
- [15] Cao M, Zhang J, Feng Z, et al. Tree species composition of seasonal rain forest in Xishuangbanna Southwest China. *Tropical Ecology*, 1996, **37**(2): 183–192
- [16] Song Q-H (宋清海), Zhang Y-P (张一平), Zheng Z (郑征), et al. Physiology and ecology of *Pometia pinnata* photosynthesis in tropical seasonal rain forest. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(6): 961–966 (in Chinese)
- [17] Zhang YP, Sha LQ, Yu GR, et al. Annual variations of carbon flux and impact factors in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna SW China. *Science in China Series D*, 2006, **49** (suppl II): 150–162
- [18] Vourlitis GL, Priante Filho N, Hayashi MMS, et al. Seasonal variations in the net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of a mature Amazonian transitional tropical forest. *Functional Ecology*, 2001, **15**: 388–395
- [19] Liu W-J (刘文杰), Zhang Y-P (张一平), Li H-M (李红梅), et al. Fog characteristics of in a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna SW China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物生态学报), 2004, **28**(2): 264–270 (in Chinese)
- [20] Asbury CE, McDowell WH, Trinidad Pizarro R. Solute deposition from cloud water to the canopy of a Puerto Rican montane forest. *Atmospheric Environment*, 1994, **28**: 1773–1780
- [21] Massman WJ, Lee X. Eddy covariance flux corrections and uncertainties in long term studies of carbon and energy exchanges. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, **113**: 121–144

作者简介 宋清海,男,1979年生,实习研究员。主要从事森林生态学研究,发表论文5篇。E-mail: sqh@xjtu.edu.cn

责任编辑 李凤琴