2015年 第45卷 第11期:1132~1139

SCIENTIA SINICA Vitae

论文

www.scichina.com life.scichina.com



关键词

碳密度

碳通量

碳循环

碳收支

永久样地

温带森林

北京地区温带林是一个显著的碳汇:基于3种 林分20年的观测

朱剑霄^{10†},胡雪洋^{10†},姚辉¹⁰,刘国华²⁰,吉成均¹⁰,方精云^{10*}

① 北京大学城市与环境学院生态学系,北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室,北京 100871;
② 中国科学院生态环境研究中心,北京 100085

; 同等贡献

* 联系人, E-mail: jyfang@urban.pku.edu.cn

收稿日期: 2015-07-09; 接受日期: 2015-08-14; 网络版发表日期: 2015-09-16 国家自然科学基金(批准号: 31321061, 31330012)和全球变化研究国家重大科学研究计划(批准号: 2014CB954001)资助

摘要 已有大量关于森林生态系统碳循环的研究,但其主要过程和变化的定量研究仍较为缺 乏.采用样地调查和为期3年(2011~2014年)的连续观测以及与20年前(1992~1994年)的对比分 析,研究了北京山地3种典型温带森林(白桦林、辽东栎林和油松林)碳循环各组分的大小及其 变化.结果表明,近3年白桦林、辽东栎林和油松林的净初级生产力为5.32,4.53和6.73 Mg C ha⁻¹年⁻¹,净碳汇分别为0.12,0.43和3.53 Mg C ha⁻¹年⁻¹.与20年前相比,各样地的主要碳组 分显著增加:白桦林、辽东栎林和油松林的生物量分别由20年前的50.0,37.7和54.0 Mg C ha⁻¹ 增加到现在的101.5,77.3和110.9 Mg C ha⁻¹;土壤有机碳密度分别由207.0,239.1和231.7 Mg C ha⁻¹增加到214.8,241.7和238.4 Mg C ha⁻¹;土壤异养呼吸量分别由2.78,3.49和1.81 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹增加到5.20,4.10和3.20 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹.本研究显示,过去的20年北京山地森林是一个显 著的碳汇,所获得的主要组分碳密度和碳通量数据为研究长时间尺度的温带森林碳循环过程提 供了重要参数.

北半球温带森林是一个重要的碳汇^[1-5],但存在 很大的不确定性^[6-10].量化样地尺度的碳收支及其长 时间变化有助于降低这种不确定性.已有大量研究 报道了森林生态系统碳循环的主要过程^[11-13],但对 整个碳循环过程的系统测定还相对较少^[14],更缺乏 对其长时间变化的评估^[15,16].

估算森林净生态系统生产力(net ecosystem production, NEP)是评估生态系统碳源/汇特征的重要 途径. 通常有 3 种方法计算生态系统的 NEP:(i) 整

合通量法,对生态系统植被的生长量、死亡量、凋落物量、分解量和土壤呼吸量进行测定,从而实现对 NEP的估算^[17];(ii)碳库差值法,对固定样地中生物 量、土壤和凋落物等碳库进行长时间间隔的重复测 定,以两次调查的间隔时间和碳库差值计算 NEP^[18]; (iii)微气象法,使用涡度相关等微气象方法直接计 算 NEP^[19].其中,微气象法为间接的测量方法,且受 地势限制较大,很难实现对山地森林 NEP 的估算^[20]. 本文结合前两种方法,探讨了北京山地 3 种温带森林

引用格式:朱剑霄,胡雪洋,姚辉,等.北京地区温带林是一个显著的碳汇:基于 3 种林分 20 年的观测.中国科学:生命科学, 2015, 45: 1132–1139 英文版见: Zhu J X, Hu X Y, Yao H, et al. A significant carbon sink in temperate forests in Beijing: based on 20-year field measurements in three stands. Sci China Life Sci, 2015, 58: 1135–1141, doi: 10.1007/s11427-015-4935-z 生态系统碳源/汇特征及其过去 20 年的变化.

本实验室^[17]报道了该区域的白桦(Betula platyphylla)林、辽东栎(Quercus wutaishanica)林和油 松(Pinus tabuliformis)林在 1992~1994 年间的碳循环 及主要过程,发现人工油松林是一个较大的碳汇,而 次生白桦林和辽东栎林已基本处于碳平衡状态.本 研究于2011~2014年间对3个温带森林固定样地进行 了复查,使用同样的方法测定了生态系统各组分的 碳密度和碳通量,重新构建了3种生态系统的碳循环 模式,试图阐明这3种温带森林的碳循环过程及其20 年的变化.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于北京东灵山中山及以上地带的小龙 门林场,是中国温带森林恢复和保护较为完好的地 区之一[21].3个固定样地始建于1992年,分别为白桦 林、辽东栎林和油松林^[17,22].于 2011 年 7 月对这 3 个样地进行了复查. 表 1 给出了样地的基本信息, 更 详细的信息见本实验室[17]和姚辉等人[23]的研究.

1.2 样地调查和各组分碳密度的测定

于2011年7月和2014年7月,采用与1992~1994 年相同的调查方法[17],对样地进行调查,并估算各组 分的碳密度.碳密度各组分包括植被生物量、调落

物、木质残体和土壤有机质.

(1) 生物量及净增量测定. 对样地的乔木层进 行每木调查,利用胸径(D, cm)和树高(H, m)以及相关 生长方程(网络版附表 1), 分别计算 3 个样地的乔木 层生物量.因 2014 年 7 月未测定树高, 故利用 2011 年数据,建立树高-胸围(G, πD)关系(式 1~3),据此由 胸围估算树高:

白桦林: H=0.4818G^{0.8319}(R²=0.78, n=131), (1)

辽东栎林: H=0.9358G^{0.5810} (R²=0.79, n=168), (2)

油松林: H=0.6175G^{0.7357}(R²=0.82, n=123), (3)

对于灌木层,随机选取3个10×10m²的小样方,测 量样方内所有灌木及直径不足3 cm 的更新层乔木物种 的基径和高度,结合相关生长方程(网络版附表 2),分 别计算3个样地灌木层的生物量.对于草本层,在样地 内设置 5 个 1×1 m² 的小样方调查草本层生物量.

生物量净增量利用2014与2011年生物量的差值 计算. 需要说明的是, 计算生物量净增量时, 假定灌 木和草本层生物量不变. 上述估算的生物量按含碳 量 50%换算为生物量碳^[24].

(2) 调落物和木质残体测定. 2011年7月~2014 年7月,在3个样地中分别设置10个凋落物收集器 (1×1 m²), 按月收集生长季(4~11月)的凋落物, 于 65℃烘干至恒重,累加得到年凋落物产量.死根也是 枯死物的一部分,但不包括在凋落物中.采用下式 (4)估算死根量(Mg C ha⁻¹ 年⁻¹)^[14,25]:

项目	调查时期(年)	白桦林	辽东栎林	油松林
纬度	_	39°57′06″ N	39°57′26″ N	39°57′34″ N
经度	—	115°25′39″ E	115°25′29″ E	115°25′40″ E
海拔(m)	—	1350	1150	1050
面积(m ²)	—	30×40	30×40	20×50
坡向	—	西北	西南	东南
坡度(°)	—	28	33	30
个体密度(株/ha)	1992~1994	1618	1394	1963
	2011~2014	1456	1853	1886
平均胸径(cm)	1992~1994	10.3	10.1	12.6
	2011~2014	13.8	11.0	16.6
平均树高(m)	1992~1994	9.0	6.6	9.1
	2011~2014	11.0	6.9	11.6

表1 3种温带森林样地概况及不同时期林分生长特征

每年7月记录样地内树木死亡情况,每年样地内 死亡个体的生物量之和即为样地内木质残体的输入 量,由样地面积计算其年产量.凋落物和木质残体的 碳密度采用收获和称重的方法测定.取烘干的凋落 物和木质残体样品经粉碎后,通过 100 目土壤筛,使 用元素分析仪(2400IICHNS/O 元素分析仪, Perkin-Elmer, Boston,美国)测定碳含量.

(3) 土壤碳密度测定. 每个样地, 各挖掘3个土 壤剖面, 采用 100 cm³的环刀分层取样. 使用重铬酸 钾氧化法测定土壤有机质含量^[26]. 详细方法见本实 验室的研究^[17].

1.3 土壤呼吸量的测定

于 2011 年 7 月在各样地内分别设置 10 个直径为 20 cm 的呼吸环(collar). 使用 LI-8100A 土壤 CO₂通量 自动测定系统(Li-Cor Inc., Lincon, 美国)测定 3 个样 地连续 3 年(2012 年 5 月~2015 年 5 月)的土壤呼吸(soil respiration, R_s). 土壤呼吸速率与测定的地下 5 cm 土 壤温度采用指数方程进行拟合:

$$R_{\rm s} = a \cdot e^{bT},\tag{5}$$

T 为地下 5 cm 土壤温度, a 和 b 为拟合参数. R_s 的单位 为 μ mol CO₂ m⁻² s⁻¹.

测定期间,在每个样地使用 StowAway TidbiT 土 壤温度记录仪(Onset Comp. Corp., Bourne,美国),连 续记录每小时地下 5 cm 的土壤温度.利用温度记录 仪测定的地下 5 cm 土壤日平均温度根据式(5)推算全 年(以 365 天计)土壤呼吸量^[23].采用 1994 和 1995 年 系统估算的 3 个样地土壤异养呼吸(heterotrophic respiration, R_h)占 R_s 的比例推算 2012~2015 年 $R_h^{[22]}$.

1.4 生产力的估算

在计算生态系统的净初级生产力(net primary production, NPP)时, 修正了 1992~1994 年的计算方法^[17], 即加入了死根产量(dead root production, *F*)和 木质残体产量(woody debris production, *W*):

 $NPP=L+F+W+\Delta B,$ (6)

其中 L 为凋落物产量; ΔB 为生物量净增量(net biomass increment, ΔB).

净生态系统生产力(net ecosystem production, NEP)由 NPP 减去土壤异养呼吸(*R*_h)得到,即:

NEP=NPP- $R_{\rm h}$.

2 结果

2.1 各组分碳密度及其 20 年变化

近 3 年(2011~2014 年), 白桦林、辽东栎林和油 松林的生物量碳密度分别为 93.1~101.6, 72.1~77.5 和 100.3~111.2 Mg C ha⁻¹, 其中乔木层的相对贡献均达 到 97%以上, 灌木层和草本层生物量对总生物量的 相对贡献较低(<3%); 土壤有机碳密度分别为 214.8, 241.7 和 238.4 Mg C ha⁻¹; 凋落物和木质残体碳密度 分别为 11.4 和 5.6, 6.1 和 3.3 以及 2.1 和 4.5 Mg C ha⁻¹. 与 1992~1994 年相比, 这 3 块样地的生物量碳密度快 速增加, 分别增加了 51.5, 39.6 和 56.9 Mg C ha⁻¹(草 本层不计), 增幅超过 1 倍; 土壤碳密度分别增加了 7.8, 2.6 和 6.7 Mg C ha⁻¹, 相对增加 1%~4%; 相对于 生物量, 土壤碳密度的相对贡献较 20 年前有所降低. 与 20 年前相比, 除油松林的凋落物碳密度外, 其他 各组分的碳密度均有所增加(表 2).

2.2 碳通量及其 20 年变化

2011~2014年间, 白桦林、辽东栎林和油松林的 生物量净增量分别为 2.83, 1.79 和 3.65 Mg C ha-1 年⁻¹; 凋落物产量分别为 1.84, 2.02 和 2.45 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹; 死根产量分别为 0.46, 0.65 和 0.57 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹: 木质残体产量分别为 0.19, 0.07 和 0.06 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹; 土壤总呼吸量分别为 5.74, 4.55 和 4.14 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹; 土壤异养呼吸量分别为 5.20, 4.10 和 3.20 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹. 据此, 2011~2014 年白桦林、辽 东栎林和油松林的 NPP 分别为 5.32, 4.53 和 6.73 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹, NEP 分别为 0.12, 0.43 和 3.53 Mg C ha⁻¹ 年一1. 与 20 年前相比, 这 3 块样地的生物量净增量均 有增长,分别增加了 0.73, 0.46 和 0.10 Mg C ha-1 年⁻¹, 增幅为 35%, 35%和 3%. 作为 NPP 主要来源的 凋落物、死根和木质残体产量,20年来均有不同程度 的增加. 例如, 3 块样地 20 年后的凋落物产量较 1992~1994年,分别增加了 0.21, 0.19 和 0.09 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹, 增幅分别为 13%, 8%和 5%. 据此, 白桦 林、辽东栎林和油松林的 NPP 分别增加了 1.09, 0.69 和 0.27 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹, 增幅为 26%, 18%和 4%. 3 种 森林生态系统的碳通量中, 土壤呼吸 20 年来的增加

				辽东栎林			油松林						
指标	1992~1994 年		2011~2014 年		1992~1994 年		2011~2014年		1992~1994 年		2011~2014 年		
	1992年	1994 年	2011年	2014 年	1992年	1994年	2011 年	2014 年	1992年	1994 年	2011年	2014 年	
碳密度(Mg C ha ⁻¹)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
乔木层生物量	45.7	49.9	90.3	98.8	35.0	37.7	71.3	76.7	47.0	54.0	99.9	110.8	
灌木层生物量	0.1		2.7		0.0		0.6		0.0		0.1		
草本层生物量	N.D.		0.1		N.D.		0.2		N.D.		0.3		
小计	45.8	50.0	93.1	101.6	35.0	37.7	72.1	77.5	47.0	54.0	100.3	111.2	
土壤	207.0		214.8		239.1		241.7		231.7		238.4		
凋落物	8.3		11.4		3.0		6.1		12.0		2.1		
木质残体	N.	N.D.		5.6		N.D.		3.3		N.D.		4.5	
碳密度合计	255.1	259.3	324.9	333.4	277.0	279.7	323.2	328.6	291.0	298.0	345.3	356.2	
碳通量(Mg C ha ⁻¹ 年 ⁻¹)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
生物量净增量(ΔB)	2.	10	2.	83	1.	33	1.	79	3.	55	3.	65	
凋落物产量(L)	1.63		1.84		1.87		2.02		2.34		2.45		
死根产量(F)	0.40		0.46		0.60		0.65		0.54		0.57		
木质残体产量(W)	0.	10	0.	19	0.	03	0.	07	0.0	03	0.	06	
土壤总呼吸(R _s)	3.09		5.74		3.90		4.55		2.37		4.14		
土壤异养呼吸(R _h)	2.78		5.20		3.49		4.10		1.81		3.20		
净初级生产力(NPP)	4.23		5.32		3.84		4.53		6.46		6.73		
净生态系统生产力(NEP)	1.45		0.12		0.35		0.43		4.65		3.53		

表 2 不同时期 3 个样地各组分碳密度(Mg C ha⁻¹)和碳通量(Mg C ha⁻¹ 年⁻¹)

幅度最大. 白桦林、辽东栎林和油松林的土壤总呼吸 量分别增加了 2.65, 0.65 和 1.77 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹, 增幅 为 86%, 17%和 75%; 相应地, 3 块样地的异养呼吸量 分别增长了 2.42, 0.61 和 1.39 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹, 增幅为 87%, 17%和 77%(表 2).

2.3 生态系统碳收支及其 20 年变化

根据上述结果,构建了2011~2014年间北京山地 3 种温带森林生态系统的碳收支模式(图 1).结果显 示,3 种温带森林生态系统均为碳汇,但它们的固碳 速率(NEP)存在明显差异.人工油松林的固碳速率最 快,为3.53 Mg C ha⁻¹年⁻¹,高于次生落叶阔叶林(白 桦林为0.12 Mg C ha⁻¹年⁻¹,辽东栎林为0.43 Mg C ha⁻¹年⁻¹).与1992~1994年相比,白桦林和油松林的 碳汇速率下降明显,分别降低1.33 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹(92%)和1.12 Mg C ha⁻¹年⁻¹(24%);辽东栎林的 碳汇速率略有增加,从0.35 Mg C ha⁻¹年⁻¹增长到 0.43 Mg C ha⁻¹年⁻¹.

3 讨论

3.1 各组分碳密度及 20 年变化

本研究中的次生落叶阔叶林是在顶级群落屡遭

干扰和破坏但土壤仍保存较完整的情况下恢复的^[27]. 白桦林和辽东栎林的总碳密度为 323.2~333.4 Mg C ha⁻¹,而人工油松林的总碳密度为 345.3~356.2 Mg C ha⁻¹,均高于温带森林的平均值(189 Mg C ha⁻¹)^[28], 这意味着北京山地温带森林生态系统具有较高的碳 密度.相比于 20 年前的研究结果(1992~1994 年)^[17], 3 块样地的总碳密度增加了 16%~26%(不包括木质残 体部分),而最大贡献来自生物量碳密度的增加 (图 1).

尽管如此,在生态系统总碳密度中,生物量碳密 度所占比重仍然不到 30%,低于其他温带森林的研 究结果.例如,该比例在长白山不同海拔梯度的原始 林中为 50%~70%^[29];在帽儿山 6 种温带森林中为 30%~50%^[30].生物量碳密度在生态系统中所占比例 比较低,是由较高的土壤有机碳密度导致的.北京山 地 3 种温带森林 1 m 深土壤有机碳密度达 214.8~241.7 Mg C ha⁻¹,高于中国棕壤的平均有机碳 密度的 97.1 Mg C ha⁻¹,高于中国棕壤的平均有机碳 密度的 97.1 Mg C ha⁻¹^[31],也高于全球温带森林土壤 的平均值(74.0 Mg C ha⁻¹)^[5].相比于 20 年前的研究 结果,土壤有机碳密度略有增加(2.6~7.8 Mg C ha⁻¹), 虽远低于生物量碳密度的增加量(38.4~55.3 Mg C ha⁻¹),但不容忽视^[32].凋落物和死根产量的增加(表 2) 意味着土壤有机碳潜在的输入量增加,导致土壤有 机碳的积累^[33].积累速率较低可能是由于年土壤呼



图 1 北京山地 3 种温带森林生态系统的碳循环及 20 年变化

A: 白桦林; B: 辽东栎林; C: 油松林. 红色字体为 1992~1994 年各组分碳密度(Mg C ha⁻¹)和碳通量(Mg C ha⁻¹ 年⁻¹), 蓝色字体为 2011~2014 年相应值, N.D.表示未测定

吸释放量也随之增长造成的(表 2).

与生物量和土壤碳密度相比,这3块样地的凋落 物和木质残体碳密度所占比例比较低,仅为2%~5%, 远低于全球森林的平均水平(13.5%)^[5]. 白桦林凋落 物的碳密度为11.4 Mg C ha⁻¹,高于辽东栎林(6.1 Mg C ha⁻¹)和油松林(2.1 Mg C ha⁻¹),这可能与白桦林样 地所处海拔较高、温度较低有关(表 1).低温导致凋 落物分解速率较低而有利于凋落物的积累^[33].与 20 年前的研究结果相比,两种落叶阔叶林的凋落物碳 密度有所增加,而人工油松林有所降低.综上所述,

北京山地 3 种温带森林生态系统在过去 20 年固定了 大量的碳(44.1~60.3 Mg C ha⁻¹),表明北京山地温带 森林生态系统是一个显著的碳汇.

3.2 碳通量及 20 年变化

近 3 年,北京山地 3 种温带森林生物量净增量为 1.8~3.7 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹,远高于近 10 年我国森林生 物量的平均固碳速率(0.5 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹)^[10,17]. 20 年 前,北京山地 3 种温带森林生态系统的生产力还处于 较低水平^[17], NPP 低于同纬度的其他森林^[34]. 但 20 年来,3 种森林生物量快速积累,凋落物产量也随之 增加,导致 3 种森林生态系统的 NPP 明显增加(图 1). 2011~2014 年间,白桦林和辽东栎林 NPP 分别为 5.32 和 4.53 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹,接近较低纬度的日本桦木林 和栎林(6.5 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹,高于同纬度的美国 温带的云冷杉林(5.2 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹)^[36].

20 年来, 白桦林、辽东栎林和油松林土壤总呼吸 量增长明显(17%~86%), 分别达 5.74, 4.55 和 4.14 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹. 土壤总呼吸量显著增加可能是由于气候 变化导致的温度升高、生物量在 20 年间持续积累(表 2)以及土壤呼吸底物供应的变化等因素导致^[23]. 尽 管如此, 3 种森林土壤总呼吸仍低于同纬度的温带落 叶阔叶林(8.1~11.9 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹)^[37]和针叶林(6.8 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹)^[38]. 导致土壤呼吸量较低的原因可能 有两个: (i) 根系生物量较低(仅占总生物量的 20% 左右)可能导致了较低的根呼吸; (ii) 林下植被少, 保水性能较差, 尤其是辽东栎林和油松林, 而水分限 制可能使土壤呼吸偏低^[22,23]. 3 种森林土壤的年异养 呼吸量为 3.20~5.20 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹, 与我国其他温带 落叶阔叶林和针叶林相近^[39].

NEP 是生态系统和大气之间碳交换的直接度量, 也是评价生态系统碳源/汇的直接指标^[40].近3年北 京山地3种温带森林 NEP 均为正值,但其固碳速率 有减慢趋势,白桦林和辽东栎林接近平衡状态,而油 松林的碳汇速率也有所下降.

3.3 不确定性分析

本文对北京山地 3 种温带森林的碳收支及其 20

年变化进行了评估,并从两个方面优化了前次估算 (1992~1994 年)^[17].首先,估算了森林生态系统所有 组分的碳密度,增加了草本层和木质残体碳密度的 估算.其次,在 NPP 的估算中,增加了对死根和木质 残体产量的估算,改善了碳输入部分的估算.尽管如 此,仍有如下 3 种因素可能使估算产生较大误差.

(i)在估算 NPP 时,虽然加入了死亡根系的估算,但实际上根系分泌物也是 NPP 的来源之一^[40]. 此外,使用凋落物收集器收集的凋落物在收获前已 有部分分解;根系向共生有机体输送的碳水化合物 等未纳入估算^[41].这些都可能导致估算的 NPP 低于 实际 NPP.

(ii) 土壤存在的空间异质性(包括有机质浓度 和土壤深度等)可能导致土壤呼吸量测定和估算的误 差^[42].此外,本研究未测定冬季的土壤呼吸值,可能 造成推算全年土壤呼吸量的误差.

(iii) 按照 1994 和 1995 年间土壤异养呼吸占土 壤总呼吸的比例推算 2011~2014 年的异养呼吸量, 这 可能造成一定的估算误差. 3 个样地的生物量在 20 年 间持续积累, 其中根系生物量增幅达 78%~135%, 这 将导致根呼吸量的快速增加, 而采用早期的异养呼 吸占比推算现在的异养呼吸量可能导致其推算值偏 高. 而且, 两次调查期间, 土壤呼吸的底物浓度、土 壤温度和水分以及土壤微生物组成和生物量都可能 发生变化, 这些都会影响估算值的误差.

4 结论

所处立地条件和植被组成并不相同的北京山地 3 种温带森林,其碳密度在过去 20 年增加迅速,从 259.3~298.0 Mg C ha⁻¹ 增加到 328.6~356.2 Mg C ha⁻¹(不包括木质残体部分). 生物量固碳速率最快 (2.0~2.8 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹),而土壤有机碳密度增长相 对较慢(0.1~0.4 Mg C ha⁻¹ 年⁻¹). 近 3 年来(2011~ 2014年),北京山地3种温带森林固碳速率(NEP)也均 为正值,但呈减慢趋势. 无论短期的整合通量结果还 是长时间尺度上碳库差值的结果均证实了北京山地3 种森林生态系统为大气 CO₂之汇.

参考文献。

1 Kauppi P E, Mielikäinen K, Kuusela K. Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990. Science, 1992, 256: 70–74

- 2 Fang J Y, Chen A P, Peng C H, et al. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. Science, 2001, 292: 2320–2322
- 3 Pacala S W, Hurtt G C, Baker D, et al. Consistent land-and atmosphere-based US carbon sink estimates. Science, 2001, 292: 2316–2320
- 4 Janssens I A, Freibauer A, Ciais P, et al. Europe's terrestrial biosphere absorbs 7 to 12% of European anthropogenic CO₂ emissions. Science, 2003, 300: 1538–1542
- 5 Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. Science, 333: 988–993
- 6 Schimel D S, House J I, Hibbard K A, et al. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. Nature, 2001, 414: 169–172
- 7 Fang J Y, Brown S, Tang Y, et al. Overestimated biomass carbon pools of the northern mid-and high latitude forests. Clim Change, 2006, 74: 355–368
- 8 Fang J Y, Guo Z D, Hu H F, et al. Forest biomass carbon sinks in East Asia, with special reference to the relative contributions of forest expansion and forest growth. Global Change Biol, 2014, 20: 2019–2030
- 9 Piao S L, Fang J Y, Ciais P, et al. The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. Nature, 2009, 458: 1009–1013
- 10 郭兆迪, 胡会峰, 李品, 等. 1977~2008 年中国森林生物量碳汇的时空变化. 中国科学: 生命科学, 2013, 43: 421-431
- 11 DeLucia E H, Hamilton J G, Naidu S L, et al. Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO₂ enrichment. Science, 1999, 284: 1177–1179
- 12 Monson R K, Lipson D L, Burns S P, et al. Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition. Nature, 2006, 439: 711–714
- 13 Brando P M, Nepstad D C, Davidson E A, et al. Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. Philos T R Soc B, 2008, 363: 1839–1848
- 14 Harmon M E, Bible K, Ryan M G, et al. Production, respiration, and overall carbon balance in an old-growth *Pseudotsuga-Tsuga* forest ecosystem. Ecosystems, 2004, 7: 498–512
- 15 Phillips O L, Malhi Y, Higuchi N, et al. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. Science, 1998, 282: 439–442
- 16 陈德祥, 李意德, Liu H P, 等. 尖峰岭热带山地雨林生物量及碳库动态. 中国科学: 生命科学, 2010, 40: 596-609
- 17 方精云,刘国华,朱彪,等.北京东灵山三种温带森林生态系统的碳循环.中国科学 D 辑:地球科学, 2006, 36: 533-543
- 18 Hu X, Zhu J, Wang C, et al. Impacts of fire severity and post-fire reforestation on carbon pools in boreal larch forests in Northeast China. J Plant Ecol, 2015, doi: 10.1093/jpe/rtv036
- 19 Wofsy S C, Goulden M L, Munger J W et al. Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. Science, 1993, 260: 1314–1317
- 20 Lee X. On micrometeorological observations of surface-air exchange over tall vegetation. Agr Forest Meteorol, 1998, 91: 39-49
- 21 张新时. 中华人民共和国植被图(1:100万). 北京: 地质出版社, 2007
- 22 刘绍辉,方精云,清田信.北京山地温带森林的土壤呼吸.植物生态学报,1998,22:119-126
- 23 姚辉,胡雪洋,朱江玲,等.北京东灵山三种温带森林土壤呼吸及其 20 年变化. 植物生态学报, 2015, in press
- 24 Leith H, Whittaker R H. Primary Production of the Biosphere: Ecological Studies. Berlin: Springer, 1975
- 25 Nadelhoffer K J, Raich J W. Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. Ecology, 1992, 73: 1139–1147
- 26 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000
- 27 吴晓莆, 王志恒, 崔海亭, 等. 北京山区栎林的群落结构与物种组成. 生物多样性, 2004, 12: 155-163
- 28 Pregitzer K S, Euskirchen E S. Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. Global Change Biol, 2004, 10: 2052–2077
- 29 Zhu B, Wang X, Fang J, et al. Altitudinal changes in carbon storage of temperate forests on Mt Changbai, Northeast China. J P Res, 2010, 123: 439–452
- 30 张全智, 王传宽.6种温带森林碳密度与碳分配. 中国科学: 生命科学, 2010, 40: 621-631
- 31 Wu H, Guo Z, Peng C. Distribution and storage of soil organic carbon in China. Global Biogeochem Cy, 2003, 17: 1048
- 32 Zhou G, Liu S, Li Z, et al. Old-growth forests can accumulate carbon in soils. Science, 2006, 314: 1417–1417
- 33 Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. Nature, 2006, 440: 165–173
- 34 Hamilton J G, DeLucia E H, George K, et al. Forest carbon balance under elevated CO₂. Oecologia, 2002, 131: 250–260
- 35 Ohtsuka T, Mo W, Satomura T, et al. Biometric based carbon flux measurements and net ecosystem production (NEP) in a temperate

deciduous broad-leaved forest beneath a flux tower. Ecosystems, 2007, 10: 324-334

- 36 Arthur M A, Fahey T J. Biomass and nutrients in an Engelmann spruce-subalpine fir forest in north central Colorado: pools, annual production, and internal cycling. Can J Forest Res, 1992, 22: 315–325
- 37 Bolstad P V, Davis K J, Martin J, et al. Component and whole-system respiration fluxes in northern deciduous forests. Tree Physiol, 2004, 24: 493–504
- 38 Law B E, Ryan M G, Anthoni P M. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. Global Change Biol, 1999, 5: 169–182
- 39 Wang C K, Yang J Y, Zhang Q Z. Soil respiration in six temperate forests in China. Global Change Biol, 2006, 12: 2103–2114
- 40 Schlesinger W H. Biogeochemistry: An Analysis of Global Change. 2nd ed. New York: Academic Press, 1997
- 41 Clark D A, Brown S, Kicklighter D W, et al. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. Ecol Appl, 2001, 11: 356–370
- 42 Scott-Denton L E, Rosenstiel T N, Monson R K. Differential controls by climate and substrate over the heterotrophic and rhizospheric components of soil respiration. Global Change Biol, 2006, 12: 205–216