

四个温带树种树干呼吸的时间动态及其影响因子

石新立, 王传宽*, 许 飞, 王兴昌

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要:揭示树干呼吸(R_w)的时空变化规律及其影响因子, 不但是模拟和估测森林碳收支的重要内容, 而且对解释森林生产力的变化有重要意义。采用红外气体分析法于 2008 年 5—9 月份测定了自然条件下东北东部山区 4 个主要树种(红松 *Pinus koraiensis*, 兴安落叶松 *Larix gmelinii*, 白桦 *Betula platyphylla*, 水曲柳 *Fraxinus mandshurica*)的 R_w 日进程, 探索其 R_w 及其温度系数(Q_{10})的时间变化格局及其影响因子。结果表明: 树种、径级、月份及其交互作用均显著地影响 R_w 。测定期间 R_w 的总体平均值分别为: 落叶松($3.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、水曲柳($3.24 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、白桦($1.64 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、红松($1.62 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。4 个树种的 R_w 的日变化(7 月除外)大体上与树干温度(T_w)变化一致, 呈单峰曲线格局, 但峰值出现时间因树种和月份而异, R_w 比 T_w 滞后 2—6 h。7 月份的 R_w 对 T_w 的响应不明显, 呈现 S 型或无峰的日变化格局。 R_w 日平均的季节变化基本与 T_w 和物候节律相符, 呈单峰模式。虽然树种之间 Q_{10} 的差异显著(波动在 1.09—2.95 之间), 但所有树种 Q_{10} 的季节变化格局一致, 均在 8 月达到最低值, 9 月份反弹达到最大值。除白桦之外, 同一树种不同个体的 R_w 与其胸径之间有显著的正相关关系, 但这种关系的形式和相关程度却因树种而异。在构建森林碳循环机理模型时, 应考虑 R_w 及其温度敏感性随树种和时间的变化特性。

关键词: 树干表面 CO_2 通量; 树干温度; 日变化; 季节动态; 温度敏感性

Temporal dynamics and influencing factors of stem respiration for four temperate tree species

SHI Xinli, WANG Chuankuan*, XU Fei, WANG Xingchang

(College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: Exploring spatiotemporal dynamics and influencing factors of stem respiration (R_w) is important for estimating and modeling forest carbon budgets, and helpful to understand variability of forest productivity. In this study, we *in situ* measured the R_w of four major tree species in the temperate forests of northeastern China. The species were Korean pine (*Pinus koraiensis*), Dahurian larch (*Larix gmelinii*), white birch (*Betula platyphylla*), and Manchurian ash (*Fraxinus mandshurica*). Our objective was to examine diurnal courses of R_w across the growing season in order to understand temporal patterns and influencing factors of R_w and temperature coefficient of R_w (Q_{10}) for the four species. For each species, nine trees were randomly sampled to cover the distribution range of the tree diameters. A polyvinyl chloride collar (inner diameter 10.2 cm, height 5 cm) was cut and polished to fit the stem shape of each sample tree, and installed on the northward side at breast height. The collar was attached with silicon adhesive to the stem surface that was pretreated without causing any injury of the live tissues, and was kept continuously throughout the measuring period. Each month from May to September of 2008, the R_w and stem temperature at 1 cm depth under bark (T_w) were measured every two hours with a Li-6400 infrared gas analyzer and digital thermometer. The measured R_w was calibrated with the collar volume and stem surface area of each sample tree. Tree species, diameter at breast height (DBH), month and their interactions significantly influenced the R_w . The grand means of R_w during the measuring period for the larch, ash, birch, and pine were $3.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $3.24 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $1.64 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, and $1.62 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. The diurnal courses of R_w

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30625010); 林业公益性行业科研专项资助项目(200804001); 国家“十一五”科技支撑资助项目(2006BAD03A0703); 国家林业局重点资助项目(2006-77)

收稿日期: 2010-01-07; **修订日期:** 2010-04-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn

for all tree species during the growing season (except for July) overall showed a “unimodal” pattern, largely in accordance with those of T_w . However, the occurring time of the peak R_w delayed to that of the T_w by 2-6 hours depending on species and month. In July, the diurnal course of R_w displayed a “sinusoidal” or non-peak pattern for all species. The seasonal variation of daily mean R_w showed a bell-shaped curve pattern, with its maximum occurring in July for all species, which was in consistent with the seasonality of temperature and phenology. There was a consistent seasonal pattern of Q_{10} for all tree species, with its minimum occurring in August and maximum in September. The Q_{10} was significantly different among tree species, varying from 1.09 for the pine and 2.95 for the larch. The mean R_w for each individual tree within a specified species was significantly positively correlated with DBH for all species except for the birch. However, the model form and variability of these correlations varied with tree species. It was concluded that the temporal and inter-specific variations of stem respiration and its temperature sensitivity should be considered in developing mechanistic models of forest carbon cycles.

Key Words: stem surface CO_2 efflux; stem temperature; diurnal change; seasonal dynamics; temperature coefficient

树木的代谢呼吸是森林生态系统自养呼吸的主体,约消耗光合固碳量的 60% 以上^[1]。其中,枝干呼吸量占总自养呼吸量的 5%—42%^[2-4],约消耗总初级生产力的 5%—15%^[5]。因此,揭示树干呼吸(R_w)的变化规律及其影响因子,不但是模拟和估测森林碳收支的重要内容^[6],而且对解释森林生产力的时空动态有重要意义^[7]。

研究 R_w 与温度的关系及其变化规律是估算 R_w 年通量的前提条件^[8-13]。以往的 R_w 年通量估算通常基于以年内阶段性测定数据为基础而构建 R_w 和温度关系模型或温度系数(Q_{10})模型^[4]。然而,有研究表明, R_w 的时间变化格局及其驱动因子因时间步长而异^[12-15]。以日为时间步长的 Q_{10} 反映了树干呼吸对昼夜温度变化的响应,是构建高时间分辨率森林碳循环机理模型的基础。目前,对不同时间步长的 R_w 动态或 Q_{10} 变化格局不但研究还较欠缺^[4,12],而且研究结果分异较大。 R_w 的日变化格局有单峰曲线、双峰曲线、S 型曲线或无峰状态的报道^[8,12,14];而 R_w 的季节变化则通常表现为单峰曲线(即在生长季中期达到最大值),与树木的物候和温度的季节变化趋势相吻合^[8,12-15]。另外, R_w 和 Q_{10} 的种内和种间变异也很大^[12,16-17],主要受树干直径、边材体积、生长速率及氮含量的影响^[10-12,18]。为了减少森林碳收支评价和预测中的不确定性,需要量化 R_w 的种内种间变异及其时间动态。

东北森林占全国森林面积的 30% 以上,在我国森林碳增汇功能中占有重要的地位^[19]。目前对东北温带森林 R_w 的研究集中在温度、径级、林龄等对 R_w 的影响以及 R_w 随测定空间位置、方位而产生的差异^[11,13,20];而对 R_w 的日变化和季节变化研究较少^[8,11],对 Q_{10} 的短时间尺度的测定还罕见。本文以东北温带森林中 4 个主要组成树种——红松(*Pinus koraiensis*)、兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、白桦(*Betula platyphylla*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)为研究对象,测定其 R_w 的日进程和季节动态,旨在分析比较不同时间步长 R_w 和 Q_{10} 的种内种间差异及其影响因子,为正确评价和预测东北森林碳汇功能、构建森林碳循环机理模型提供基础数据和科学依据。

1 研究方法

1.1 研究地概况

本试验地设立在黑龙江帽儿山森林生态站(45°24'N,127°40'E)。平均海拔 400 m,平均坡度 10—15°,地带性土壤为森林暗棕壤。该地区气候属于大陆性季风气候,四季分明,夏季短而湿热,冬季寒冷干燥。降水量 600—800 mm,雨量集中于 7、8 月份;年平均温度 2.8 °C。早霜一般出现在 8 月末,晚霜一般在 5 月末,无霜期约为 120 d。现有植被是原地带性植被——阔叶红松林屡遭人为干扰后演替成的天然次生林和人工林,代表着东北东部山区典型的森林生态系统^[21]。

1.2 树干呼吸测定

选取本地区不同立地条件下的 4 种典型森林类型(红松人工林、兴安落叶松人工林、杨桦林、硬阔叶林)中 4 个优势树种—红松、兴安落叶松、白桦和水曲柳为研究对象,每个树种按大、中、小 3 个径级范围(表 1),随机各选取 3 株生长正常、发育良好的样树($n = 9$),测定其 R_w 。

R_w 采用 Li-6400 便携式 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 分析系统(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)与 Li-6400-09 同化室连接测定。测定前,在选定样树树干 1.3 m 处的正北向安装内径为 10.2 cm、高 5 cm 的 PVC 呼吸环。安装时,先除去苔藓、表层树皮等,以免安装后漏气,但要避免伤及树干活组织;之后,根据树干表面弧度切割打磨呼吸环,使其一端与所测树干表面形状吻合;然后,用 100% 中性硅酮胶将制作好的呼吸环固定在树干上,检查其密封性,以确保呼吸环与树干间的无缝胶合,并保持呼吸环在整个测定期间位置不变。在 2008 年 5—9 月份期间,每月中旬进行 24 h 的 R_w 日进程连续测定,测定间隔期为 2 h 左右。测定时,将 Li-6400-09 同化室直接扣在呼吸环上,每次测定 3 个循环;与此同时,在呼吸环上方 5 cm 处用接触式数字温度计测定树干 1 cm 深处的温度(T_w)。

1.3 数据分析

本文中的树干呼吸是指单位时间单位树干表面积的 CO_2 通量(R_w , $\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。因为所测的树干表面积和呼吸环的体积随样树的大小和呼吸环的深浅而变,因此所测得的 R_w 需要进行表面积和同化室体积的校正。根据以往研究^[11,22]改进,采用如下校正公式:

$$F_c = F_m \times CF_v \times CF_A \quad (1)$$

$$\text{其中: } CF_v = \left[V_0 + V_1 - \pi \times \left(\frac{D}{2} \right)^2 \times h \right] / V_0 \quad (2)$$

$$CF_A = A_0 / A_1 \quad (3)$$

式中, F_c 为校正后 R_w ($\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), F_m 为校正前测定系统记录的 R_w ($\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), V_0 为同化室容积(991.0 cm^3), V_1 为测得的呼吸环体积(cm^3); D 为呼吸环直径(10.2 cm), h 为呼吸环高度(5 cm), A_0 为系统默认的同化室表面积(81.7 cm^2), A_1 为实际测定的树干表面积(cm^2)。本研究的总校正系数($CF_v \times CF_A$)变动范围为 0.90—1.23。

数据分析采用 SPSS13.0 完成。因受测定时间的限制,不可能在同一时间内对 R_w 进行同步测定。因此,在比较不同树种和月份 R_w 的差异时,将 T_w 作为协变量,采用协方差(ANCOVA)作比较分析,并进行了 LSD 检验。利用混合效应程序建立 R_w 与 T_w ($^{\circ}\text{C}$) 之间的回归模型^[23]:

$$R_w = R_{10} e^{[b \times (T_w - 10)]} \quad (4)$$

式中, R_{10} 是 T_w 为 10°C 时的 R_w ($\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。 Q_{10} 则通过下式计算:

$$Q_{10} = e^{10b} \quad (5)$$

在分析 R_w 日变化时,按月份、树种和样木分别利用(4)和(5)式求算 R_{10} 和 Q_{10} ;而在分析 R_w 生长季变化时,为了消除同一树种不同个体之间的变异,将 9 株样木平均后按树种分别利用(4)和(5)式计算 Q_{10} 。

表 1 4 个树种样树的胸径分布

Table 1 The diameter at breast height (DBH) distribution of the sampled trees for the four tree species

树种 Tree species	径级 Diameter class	胸径 DBH/cm	
		范围 Range	均值 Mean
红松 <i>P. koraiensis</i>	大	23-9—28-7	25.7
	中	16-2—22-6	19.0
	小	8-2—13-0	10.4
兴安落叶松 <i>L. gmelinii</i>	大	35-3—44-5	39.3
	中	22-7—33-1	28.1
	小	13-1—17-6	15.5
白桦 <i>B. platyphylla</i>	大	29-2—34-7	31.7
	中	18-1—27-3	22.0
	小	11-4—17-8	14.7
水曲柳 <i>F. mandshurica</i>	大	34-3—52-6	42.6
	中	19-8—27-3	23.9
	小	8-5—18-6	13.4

每个径级样本数为 3

2 结果

2.1 树干呼吸和树干温度的日动态

总体上除 7 月份的 R_w 日变化较平缓外,在测定期间所有树种(除 6 月和 9 月份水曲柳之外) R_w 的日变化格局显著,均呈现单峰曲线(图 1);而水曲柳 6 月和 9 月份的 R_w 则呈现双峰曲线。然而, R_w 日峰值的大小及其出现的时间因树种而异(图 1)。在 5—9 月份期间,4 个树种的 R_w 日峰值的最大值及其出现时间分别为:红松($2.87 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 6 月份 17:00),兴安落叶松($5.17 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 7 月份 17:00),白桦($2.60 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 7 月份 17:00),水曲柳($4.36 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 5 月份 15:00),其中兴安落叶松的最大 R_w 是白桦的 1.99 倍。 R_w 日峰值变幅以水曲柳最大($2.21\text{—}4.36 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),但变化倍数以白桦最大(7 月份和 9 月份之间相差 2.24 倍);而 R_w 日峰值变幅和变化倍数均以红松最小(分别为 $1.57\text{—}2.87 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 1.83 倍)。在测定期间,所有树种 R_w 的日变异系数(CV)均以 7 月份最小:红松(14%) > 白桦(11%) > 水曲柳(6%) > 兴安

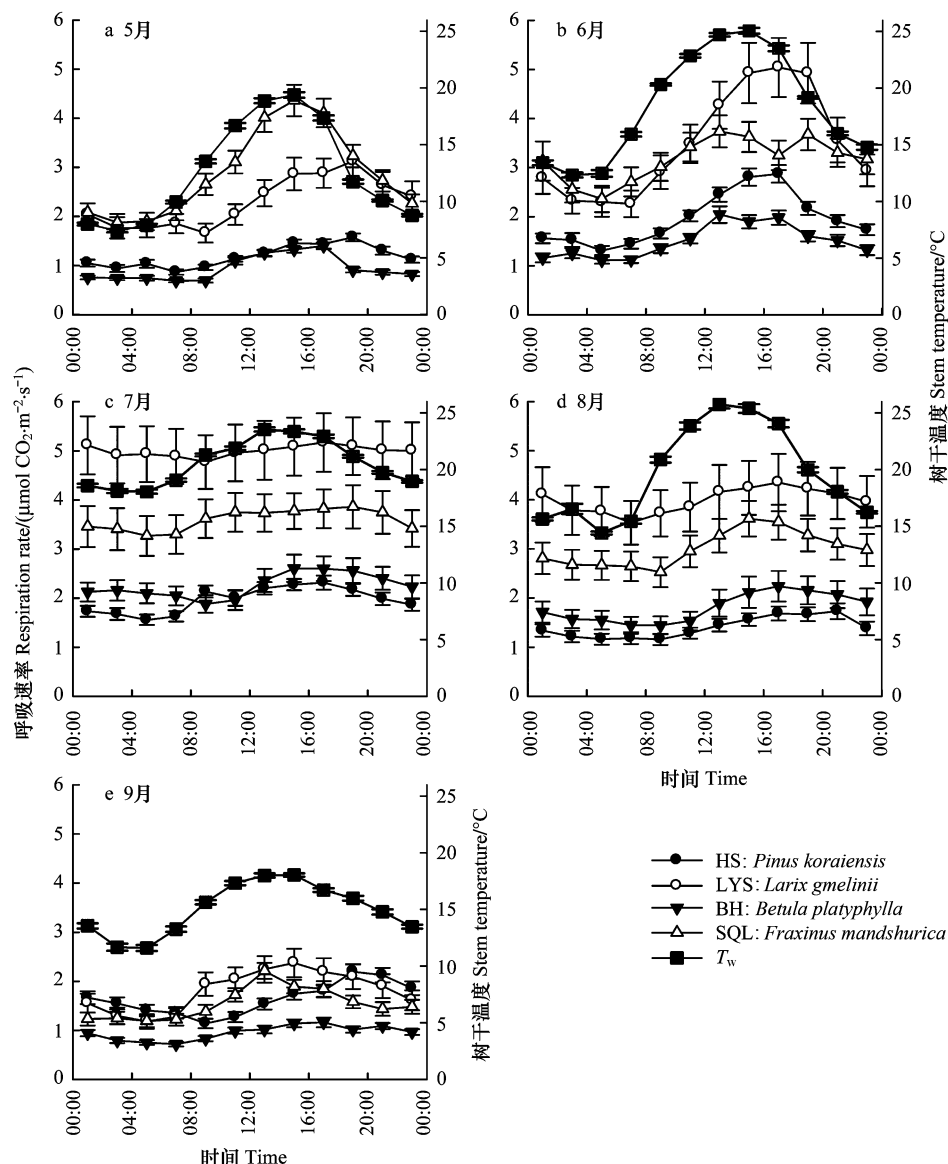


图 1 2008 年 5—9 月期间 4 个树种树干呼吸 (R_w) 和树干温度 (T_w) 的日进程

Fig. 1 Diurnal courses of stem respiration rate (R_w) and stem temperature at 1 cm depth (T_w) for the four tree species during May and September 2008

HS、LYS、BH 和 SQL 分别表示红松、兴安落叶松、白桦和水曲柳;误差线为标准误差

落叶松(2%);而 R_w 的日 CV 最大值及其出现时间却因树种而异:红松(27%)和兴安落叶松(31%)为6月份,白桦(27%)和水曲柳(31%)出现在5月份。

在测定期间 R_w 的日变化与 T_w 的日变化相关。4 个树种的 R_w 与 T_w 之间均存在显著的指数曲线关系($P < 0.01$),但模型的指数大小(即温度系数)因树种而异,以兴安落叶松的指数最大,红松的最小(图2)。然而,所有树种均存在 R_w 滞后于 T_w 的现象,而时滞的时长却因树种和月份而异。总体而言, R_w 最低值和高峰值分别出现在 05:00—09:00 和 15:00—17:00;而 T_w 最低值和高峰值则分别出现在 03:00—05:00 和 13:00—15:00(图1)。红松、兴安落叶松、白桦和水曲柳的平均时滞分别为:2 h 44 min、2 h 40 min、2 h 52 min、2 h 10 min;而5—9 月份的平均时滞依次为:2 h 11 min、2 h 21 min、2 h 30 min、3 h 1 min 和 2 h 59 min。

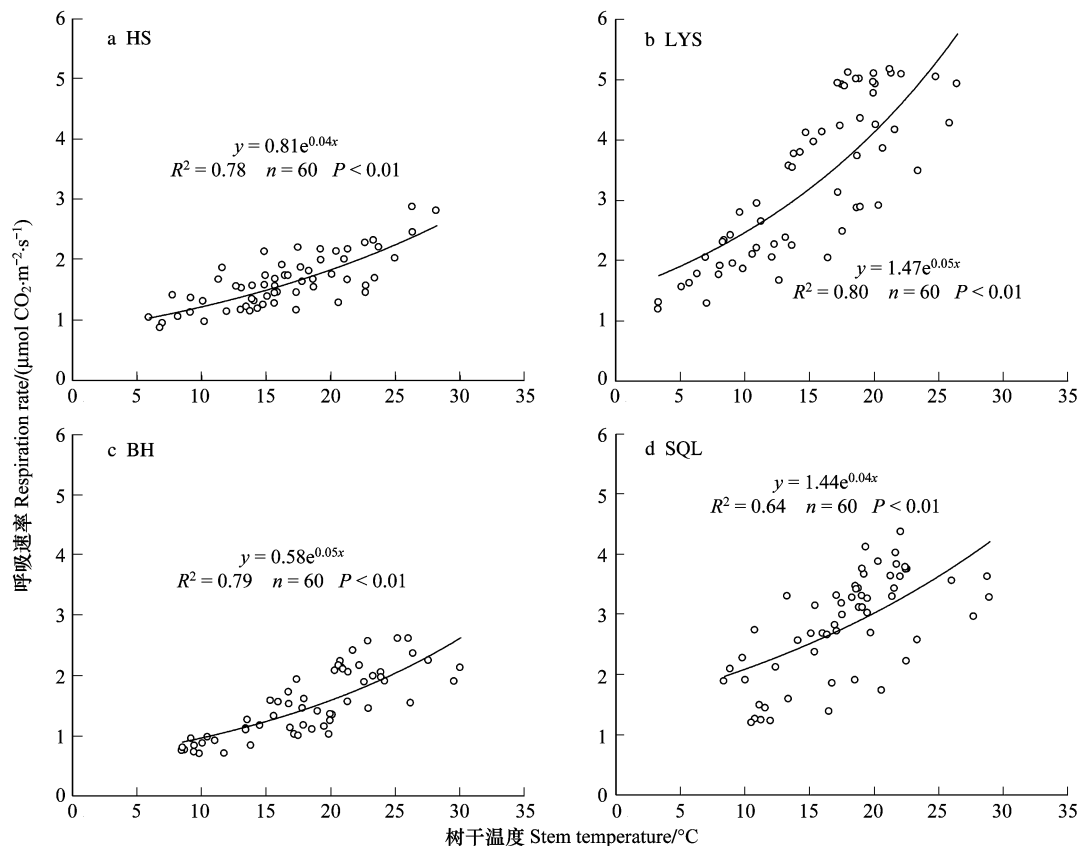


图2 4个树种树干呼吸(R_w)与树干温度(T_w)之间的关系

Fig. 2 The relationship between stem respiration rate (R_w) and stem temperature at 1 cm depth (T_w)

图中对应点为5—9 月份期间每月 R_w 日进程中同树种9 株样木 R_w 和 T_w 每2 h 时段的均值

2.2 树干呼吸及其温度系数的季节动态

兴安落叶松、白桦和水曲柳 R_{10} 的季节变化为单峰格局,与 T_w 的变化格局一致;而红松的 R_{10} 在生长季初期和中期相对稳定,9 月份达到峰值($1.44 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)(图3)。白桦和水曲柳的 R_{10} 峰值均出现在7 月份(分别为 $1.85 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $3.23 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),而兴安落叶松的峰值则出现在8 月份($3.74 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。其中,兴安落叶松和水曲柳的 R_{10} 显著高于红松和白桦($P < 0.01$), R_{10} 的变化倍数在树种之间波动在1.3 倍(红松)—3.6 倍(水曲柳)之间;而在测定期间 R_{10} 最大最小值相差2.1 倍。

虽然树种之间 Q_{10} 的差异显著($P < 0.01$),但 Q_{10} 的季节变化趋势一致,最低值和最高值分别出现在8 月份(1.22)和9 月份(2.29),两者相差1.88 倍(图4)。LSD 多重比较表明,仅9 月份显著大于5—8 月份的 Q_{10} 值($P < 0.05$);水曲柳和兴安落叶松的 Q_{10} 显著高于红松和白桦($P < 0.05$)。红松、兴安落叶松、白桦和水曲柳各月份 Q_{10} 变化范围分别为:1.09—1.50、1.18—2.95、1.29—1.87 和 1.49—2.83,总体平均值分别为:

1.25、1.69、1.60、1.82;其中兴安落叶松的 CV 最大(43%),红松最小(12%)。

时间尺度的选择会对 Q_{10} 值产生影响。4 个树种以季节为时间尺度计算的 Q_{10} 值依次为:兴安落叶松(1.67)、白桦(1.65)、红松(1.50)、水曲柳(1.45);分别比日尺度计算的 Q_{10} 值增(+)减(-)了 -1%、3%、+17% 和 -26%。

2.3 树干呼吸的影响因子

树种、月份、径级及其交互作用均显著地影响 R_w ($P < 0.001$) (表 2)。4 个树种测定期间 R_w 的总体平均值以兴安落叶松($3.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)最高、红松($1.62 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)最低,两者相差 2.28 倍(图 5);而 7 月份 4 个树种的 R_w 总体平均值最大($3.19 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),是 9 月份($1.53 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的 2.08 倍。

5—9 月份 4 个树种 R_w 的种间 CV 分别为:53%、34%、41%、41% 和 31%。 R_w 的种内变异也很大,各树种的 CV 由大到小依次为:兴安落叶松(61%) > 水曲柳(48%) > 白桦(47%) > 红松(34%),其中兴安落叶松是红松的 1.77 倍。

测定期间平均 R_w 与树干直径的关系因树种而异(图 6)。红松、兴安落叶松和水曲柳的平均 R_w 与其树干直径呈显著的线性关系($P < 0.05$),其线性回归方程的斜率差异显著($P < 0.01$),大小顺序为兴安落叶松、水曲柳和红松,与 3 个树种的平均 R_w 的大小次序一致。然而,白桦的平均 R_w 随直径增大呈先增后减的趋势,但关系不显著($R^2 = 0.22$, $P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 树干呼吸的时间变化格局

4 个树种生长季的树干呼吸速率(R_w)日变化的总体格局基本一致,大体随树干温度(T_w)变化而呈现出单峰曲线变化趋势,但 R_w 滞后于 T_w ,且各个树种 R_w 日峰值的大小及其出现的时间不同(图 1),这与以往的研究结果相符^[14,24-25]。引起这种 R_w 时滞的可能原因:一是 R_w 对温度在树干组织中传导滞后过程的响应;二是树干组织呼吸释放出的一部分 CO_2 随蒸腾液流纵向运输,同时 CO_2 的径向释放受到树皮厚度与树干紧密结构一定程度的阻挡^[26-27]。树种之间 R_w 日峰值的大小和出现时间可能与树种的生长节律(直径、高、叶生长)和物候期差异有关^[28-29]。

7 月份的 T_w 虽然日温差达 6°C ,但 R_w 对 T_w 日变化响应不明显, R_w 的日波动很小(图 1)。产生这种现象的主要原因可能是:当温度升高到一定程度后,随着温度对酶活性的限制作用^[30] 的解除,其它因子(如水分和代谢底物的变化)会成为影响呼吸作用^[12-13] 的主导因子,使 R_w 与温度解耦联。7 月份正是本地区高温高湿的

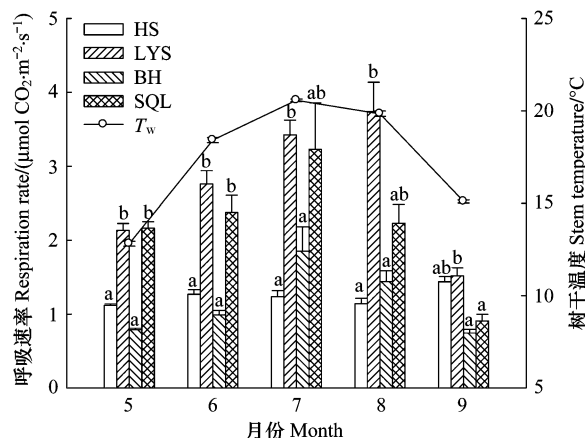


图 3 4 个树种标准化到 10°C 的树干呼吸 (R_{10}) 和树干温度 (T_w) 的季节动态

Fig. 3 Seasonal dynamics of normalized stem respiration rate at 10°C (R_{10}) and stem temperature at 1 cm depth (T_w) for the four tree species

字母 a、b 表示各月内 4 个树种的 R_{10} 经 LSD 检验显著性差异分组 ($\alpha = 0.05$);图中 R_{10} 分别为各月份各树种 9 株样木的均值; T_w 为各月份 4 个树种所测 T_w 的均值;误差线为标准误

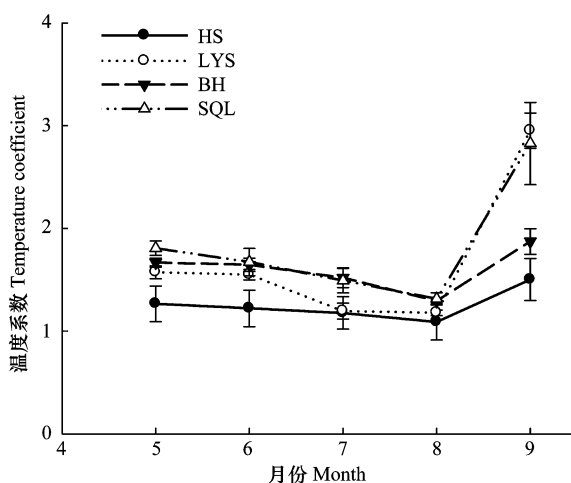


图 4 4 个树种树干呼吸温度系数 (Q_{10}) 的季节动态

Fig. 4 Seasonal dynamics of temperature coefficient (Q_{10}) of stem respiration for the four tree species

误差线为标准误

生长季盛期,树木快速的蒸腾作用^[31]可能一方面降低了细胞膨压而抑制了呼吸速率^[24],另一方面木质组织活细胞呼吸释放出的一部分 CO_2 溶于液流并随蒸腾流向上运输,从而可能造成实际树干呼吸速率的低估^[26-27]。

以往的研究报道,东北温带树种树干呼吸季节变化与温度变化基本一致,呈现单峰曲线^[8,13]。将 R_w 标准化到 10°C 后的基础树干呼吸速率(即 R_{10})显示,4 个树种的 R_{10} 的季节变化仍然是单峰曲线(图 3)。这表明除了温度因子以外, R_w 的季节动态还受其它因子影响。Ceschia 等^[10]在法国东部的海塞州森林中对欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)研究也得出了类似的结果。他们把这种格局归咎于树干温度、生长速率、活细胞分布等因子的共同作用。Maier 对施肥和灌溉处理后的 10 年生火炬松 R_w 测定也报道,树干生长速率和氮含量可解释树干基础呼吸季节动态的 75%^[32]。

3.2 树干呼吸的种内和种间差异及其对温度的响应

传统上认为,呼吸速率与温度之间存在着指数函数关系,通常可用 Q_{10} 函数表示。本研究结果也显示,尽管不同树种的 R_w 对 T_w 响应的敏感程度不一,但总体上两者均存在显著的指数函数关系(图 2)。温度升高主要通过促进细胞呼吸、提高 CO_2 释放系数、降低 CO_2 水溶性而增加气态 CO_2 ^[33],从而导致 CO_2 释放通量增大。除此之外, R_w 会受到细胞的水分状态、底物供给状况或氧气浓度等生理因子的影响^[12-13],从而使 R_w 与温度的关系复杂化。将本研究中每个树种的 9 株样木的 R_w 与 T_w 进行回归分析发现,虽然指数回归方程极显著,但其中变异性很大,决定系数(R^2)仅波动在 0.11—0.37 之间。而将 9 株样木的 R_w 和 T_w 分别平均后再进行回归分析发现,回归方程的变异性大大减小(图 2),其 R^2 平均值增加 0.51。这表明同一树种内不同直径个体的生理生态特性差异可能增加了 R_w 与温度耦联关系的变异性。4 个树种之间平均 R_w 差异显著(表 2,图 5),但 R_w 与树木胸径之间关系的形式和相关程度因树种而异(图 6)。这表明不同树种之间的个体特性引起胸径对 R_w 的响应形式不一,从而导致 R_w 的种间差异。

树种间和种内生理生态特性差异引起的 R_w 变异的机理复杂,可能是树木边材宽度、生长量、氮含量等多因子共同作用的结果^[10,32,34]。树干呼吸可分为生长呼吸和维持呼吸两部分。通常树木直径与边材宽度正相关^[35];边材宽度宽则意味着木质组织活细胞数量多;而木质组织活细胞数量与氮浓度呈线性关系,维持呼吸随氮浓度增加而显著增加^[10,32,34]。因此,同种树木的 R_w 通

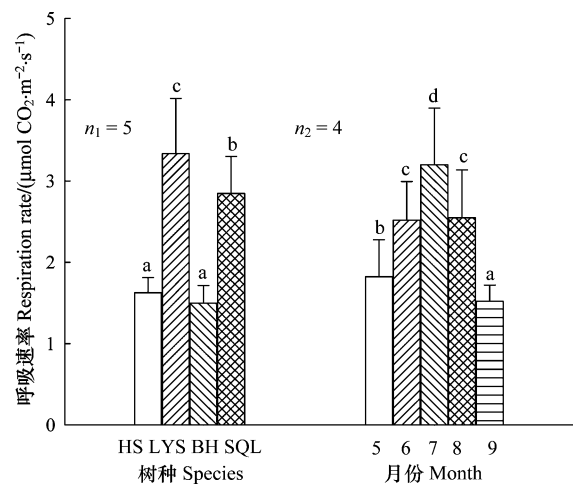


图 5 树种间和月份间树干呼吸 (R_w) 总体平均值的比较

Fig. 5 Inter-specific and inter-monthly comparisons of the stem respiration rate (R_w)

字母 a、b、c、d 表示 LSD 检验显著性差异分组 ($\alpha = 0.05$); HS: *Pinus koraiensis*, LYS: *Larix gmelinii*, BH: *Betula platyphylla*, SQL: *Fraxinus wandshurica*; R_w 指各个树种 5—9 月份 R_w 均值; 5、6、7、8、9 的 R_w 是指各月 4 个树种 R_w 均值

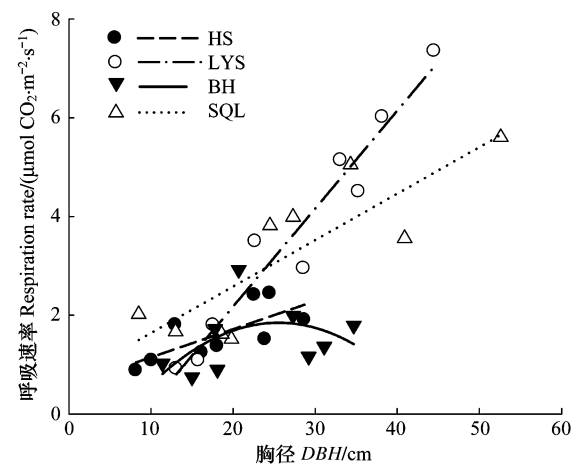


图 6 4 个树种树干呼吸 (R_w) 与胸径 (DBH) 的关系

Fig. 6 Relationships between stem respiration rate (R_w) and diameter at breast height (DBH) for the four tree species

其方程分别为: HS, $y = 0.06x + 0.58$ ($R^2 = 0.52$, $n = 9$, $P = 0.03$); LYS, $y = 0.20x - 1.79$ ($R^2 = 0.94$, $n = 9$, $P < 0.01$); BH, $y = 0.26x^2 + 0.01x - 1.53$ ($R^2 = 0.22$, $n = 9$, $P = 0.47$); SQL, $y = 0.09x + 0.70$ ($R^2 = 0.71$, $n = 9$, $P < 0.01$); 图中符号表示各树种 9 株样木中每株在 5—9 月份 R_w 日进程所测 R_w 均值

常与树木胸径相关^[11](图 6),大树的 R_w 因边材及其氮含量引起维持呼吸较高而一般较大^[18,36]。然而,本研究中白桦不符合这种规律,原因尚不清楚,可能与 2 棵直径较小的白桦样树在较好的光照条件下生长较快有关。至于 R_w 中的生长呼吸不应与边材宽度相关,而可能与树木的生长量相关^[10,32]。本研究中生长最快的兴安落叶松 R_w 最大;而生长较慢的水曲柳的较大 R_w (图 5)则可能与其氮浓度明显高于两种针叶树(0.24%)有关。白桦的 R_w 较小,可能与白桦树皮紧密而阻碍 CO_2 向外释放^[26] 有关。

表 2 树干呼吸速率(R_w) 影响因子的协方差分析
Table 2 ANCOVA test of the factors affecting stem respiration (R_w)

项目 Item	自由度 <i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
树种 Species	3, 6319	1404	< 0.001
径级 DBH	2, 6319	2257	< 0.001
月份 Month	4, 6319	656	< 0.001
树种 × 径级 Species × DBH	6, 6319	507	< 0.001
树种 × 月份 Species × Month	12, 6319	101	< 0.001
径级 × 月份 DBH × Month	8, 6319	63	< 0.001
树种 × 径级 × 月份 Species × DBH × Month	24, 6319	24	< 0.001

为了与以往研究结果作对比,在计算 Q_{10} 值时没有考虑 R_w 与 T_w 之间的时滞。4 个树种的平均 Q_{10} 值均有随温度升高而降低的趋势,而在生长季末期(9 月份) Q_{10} 骤然升高(图 4)。这一 Q_{10} 季节变化格局与 Lavigne^[16] 对北美短叶松(*Pinus banksiana*) 研究的结果一致。这可能是由于树干呼吸组分对温度变化的响应模式不同引起的^[37]。树干呼吸中生长呼吸和维持呼吸对温度的响应不同,且两者对 R_w 的贡献率也随季节而变。维持呼吸随温度升高呈指数上升,而生长呼吸却随温度升高达到一个峰值后呈下降趋势^[37]。在非生长季中,树干呼吸中维持呼吸占主导。随着树木生长进程,生长呼吸的贡献率不断增大。这些因素的综合作用,可能导致不同树种 R_w 对温度响应的季节动态格局(图 4)。

本研究中以季节尺度计算获得树干呼吸的 Q_{10} 值与王文杰等^[38] 的综述结果范围相符,但低于以往一些研究^[8,20,39]。导致不同研究中树干呼吸 Q_{10} 变异较大的原因除了生物学因素之外,还可能与测定方法有关。首先,结果表明,采用日和季节时间尺度计算所得的 Q_{10} 的相对误差可达 -17%—+26%,与以往研究相符^[10]。其次,本研究的 R_w 测定间隔为 2 h,测定期间为 5—9 月份;而王淼等^[8] 采用的测定间隔为 5—7 d,测定期间为 5—10 月份。由于不同研究采用的测定时间不一,也会造成 Q_{10} 的测定误差。再次,本研究的样树胸径波动在 8—53 cm(平均值 24 cm),远小于王淼等^[11] 测定红松样树(15—65 cm,平均值为 43 cm)^[8]。由于树木胸径通常与 R_w 相关(图 6),因此,测定样树的选择也会影响其树干呼吸 Q_{10} 值。

4 结论

测定期间 4 个树种的 R_w 日变化多数与温度变化一致,呈单峰曲线格局,但峰值出现时间因树种和月份而异, R_w 比 T_w 滞后 2—6 h。而日平均 R_w 的季节变化与 T_w 和物候节律基本相符,呈单峰模式。虽然树种之间 Q_{10} 的差异显著,但所有树种 Q_{10} 的季节变化格局一致,均在 8 月份达到最低值,9 月份反弹至最大值。除白桦之外,同一树种不同个体的 R_w 与其胸径之间有显著的正相关关系,但这种关系的形式和相关程度却因树种而异。这意味着树木胸径可作为衡量 R_w 的一个重要指标。进一步区分树干呼吸中维持呼吸和生长呼吸的时间动态及其对温度的敏感性将有利于构建森林碳循环机理模型和预测森林生态系统对气候变化的响应和反馈作用。

References:

[1] Ryan M G, Linder S, Vose J M, Hubbard R M. Dark respiration of pines. Ecology Bulletins, 1994, 43: 50-63.
[2] Waring R H, Schlesinger W H. Forest Ecosystems: Concepts and Management. New York: Academic Press, 1985.
[3] Lavigne M B, Ryan M G, Anderson D E, Baldocchi D D, Crill P M, Fitzjarrald D R, Goulden M L, Gower S T, Massheder J M, McCaughey J

- H, Rayment M, Striegl R G. Comparing nocturnal eddy covariance measurements to estimates of ecosystem respiration made by scaling chamber measurements at six coniferous boreal sites. *Journal of Geophysical Research*, 1997, 102(24): 28977-28985.
- [4] Damesin C, Ceschia E, Goff N L, Ottorini J M, Dufrene E. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytologist*, 2002, 158: 465-475.
- [5] Meir P, Grace J. Scaling relationships for woody tissue respiration in two tropical rain forests. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 963-973.
- [6] Huang W, Zhu J M, Huang R Z, Wang J, Zheng H Z, Sheng H, Li J M. Diurnal variation of plant stem CO₂ efflux rates in winter, Changting County, Fujian. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 2009, 4(1): 38-46.
- [7] Valentini R, Angelis P D, Matteucci G, Monaco R, Dore S, Mucnozza S G E. Seasonal net carbon exchange of a beech forest with the atmosphere. *Global Change Biology*, 1996, 2: 197-207.
- [8] Wang M, Wu Y X, Wu J L. Stem respiration of dominant tree species in broadleaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(5): 956-960.
- [9] Edwards N T, Hanson P J. Stem respiration in a closed-canopy upland oak forest. *Tree Physiology*, 1996, 16: 433-439.
- [10] Ceschia É, Damesina C, Lebaube S. Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Annual of Forest Science*, 2002, 59: 801-812.
- [11] Wang M, Ji L Z, Li Q R, Xiao D M, Liu H L. Stem respiration of *Pinus koraiensis* in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(1): 7-13.
- [12] Zha T, Kellomäki S, Wang K Y, Ryyppö A, Niinistö S. Seasonal and annual stem respiration of Scots pine trees under boreal conditions. *Annals of Botany*, 2004, 94: 889-896.
- [13] Wang W J, Yang F J, Zu Y G, Wang H M, Kentaro T, Kaichiro S, Takayoshi K. Stem respiration of a Larch (*Larix gmelinii*) plantation in Northeast China. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(12): 1387-1397.
- [14] Xu M, Terry A D, Qi Y. A simple technique to measure stem respiration using a horizontally oriented soil chamber. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30(10): 1555-1560.
- [15] Vose J M, Ryan M G. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N, and photosynthesis. *Global Change Biology*, 2002, 8: 182-193.
- [16] Lavigne M B. Comparing stem respiration and growth of jack pine provenances from northern and southern locations. *Tree Physiology*, 1996, 16: 847-852.
- [17] Lavigne M B, Ryan M G. Growth and maintenance respiration rates of aspen, black spruce and jack pine stems at northern and southern BOREAS sites. *Tree Physiology*, 1997, 17: 543-551.
- [18] Xiao F M, Wang S L, Du T Z, Chen L C, Yu X J. Respiration of Chinese fir in plantations in Huitong, Hu'nán Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(10): 2514-2519.
- [19] Wang C K. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222: 9-16.
- [20] Jiang L F, Shi F C, Zu Y G, Wang W J, Takayoshi K. Study on stem respiration of *Larix gmelinii* of different ages and its relationship to environmental factors. *Bulletin of Botanical Research*, 2003, 23(3): 296-301.
- [21] Yang J Y, Wang C K. Soil carbon storage and flux of temperate forest ecosystems in northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 2875-2882.
- [22] Kang B W, Liu J J. An improved method to measure stem respiration using Li-6400-09 soil chamber. *Shaanxi Forest Science and Technology*, 2006, 3: 47-49.
- [23] Yang J Y, Wang C K. Partitioning soil respiration of temperate forest ecosystems in northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1640-1647.
- [24] Negisi K. Diurnal fluctuation of CO₂ release from the bark of a standing *Magnolia obovata* tree. *Journal of Japanese Forestry Society*, 1972, 54(8): 257-263.
- [25] Myung H K, Kaneyuki N. Effects of flow rate and chamber position on measurement of stem respiration rate with an open flow system in a Japanese red pine. *Forest Ecology and Management*, 2005, 210: 469-476.
- [26] Teskey R O, Saveyn A, Steppe K, McGuire M A. Origin, fate and significance of CO₂ in tree stems. *New Phytologist*, 2008, 177: 17-32.
- [27] Hölttä T, Kolari P. Interpretation of stem CO₂ efflux measurements. *Tree Physiology*, 2009, 29(11): 1447-1456.
- [28] Zhou X F, Wang Y H, Zhao H X. Growth rhythm of some important tree species. *Journal of Northeastern Forestry Institute*, 1981, 2: 49-60.
- [29] Zhu N, Jiang H, Jin Y Y. A phenology study on the common tree species of natural secondary forests in Northeast China. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1990, 14(4): 336-349.

- [30] Levy P E, Jarvis P G. Stem CO₂ fluxes in two Sahelian shrub species (*Guiera senegalensis* and *Combretum micranthum*). *Functional Ecology*, 1998, 12: 107-116.
- [31] Sun H Z, Sun L, Wang C K, Zhou X F. Sap flow of the major tree species in the eastern mountainous region in Northeast China. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(3): 36-42.
- [32] Maier C A. Stem growth and respiration in loblolly pine plantations differing in soil resource availability. *Tree Physiology*, 2001, 21: 1183-1193.
- [33] McGuire M A, Cerasoli S, Teskey R O. CO₂ fluxes and respiration of branch segments of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) examined at different sap velocities, branch diameters and temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58: 2159-2168.
- [34] Ryan M G. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*, 1991, 1(2): 157-167.
- [35] Wang X C, Wang C K, Zhang Q Z, Li S Y, Li G J. Growth characteristics of heartwood and sapwood of the major tree species in northeastern China. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(5): 102-108.
- [36] Ryan M G. Growth and maintenance respiration in stems of *Pinus contorta* and *Picea engelmannii*. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, 20: 48-57.
- [37] Bredu S A, Yokota T, Hagihara A. Temperature effect on maintenance and growth respiration coefficients of young, field-grown Hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*). *Ecological Research*, 1997, 12: 357-362.
- [38] Wang W J, Wang H M, Zu Y G, Li X Y, Takayoshi K. Characteristics of root, stem, and soil respiration Q_{10} temperature coefficients in forest ecosystems. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(4): 680-691.
- [39] Amthor J S. The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant, Cell and Environment*, 1984, 7: 561-569.

参考文献:

- [6] 黄玮, 朱锦懋, 黄儒珠, 王健, 郑怀舟, 盛浩, 李机密. 福建长汀冬季植物树干 CO₂ 释放速率日变化特征. *亚热带资源与环境学报*, 2009, 4(1): 38-46.
- [8] 王森, 武耀祥, 武静莲. 长白山红松针阔叶混交林主要树种树干呼吸速率. *应用生态学报*, 2008, 19(5): 956-960.
- [11] 王森, 姬兰柱, 李秋荣, 肖冬梅, 刘海良. 长白山地区红松树干呼吸的研究. *应用生态学报*, 2005, 16(1): 7-13.
- [18] 肖复明, 汪思龙, 杜天真, 陈龙池, 于小军. 湖南会同林区杉木人工林呼吸量测定. *生态学报*, 2005, 25(10): 2514-2519.
- [21] 杨金艳, 王传宽. 东北东部森林生态系统土壤碳贮量和碳通量. *生态学报*, 2005, 25(11): 2875-2882.
- [22] 康博文, 刘建军. 采用 Li-6400-09 土壤呼吸气室测量树干呼吸的方法改进. *陕西林业科技*, 2006, 3: 47-49.
- [23] 杨金艳, 王传宽. 东北东部森林生态系统土壤呼吸组分的分离量化. *生态学报*, 2006, 26(6): 1640-1647.
- [28] 周晓峰, 王义弘, 赵慧勋. 几个主要用材树种的生长节律. *东北林学院学报*, 1981, 2: 49-60.
- [29] 祝宁, 江洪, 金永岩. 中国东北天然次生林主要树种的物候研究. *植物生态学与地植物学学报*, 1990, 14(4): 336-349.
- [31] 孙慧珍, 孙龙, 王传宽, 周晓峰. 东北东部山区主要树种树干液流研究. *林业科学*, 2005, 41(3): 36-42.
- [35] 王兴昌, 王传宽, 张全智, 李世业, 李国江. 东北主要树种心材与边材的生长特征. *林业科学*, 2008, 44(5): 102-108.
- [38] 王文杰, 王慧梅, 祖元刚, 李雪莹, 小池孝良. 林木非同化器官与土壤呼吸的温度系数 Q_{10} 值的特征分析. *植物生态学报*, 2005, 29(4): 680-691.