

DOI: 10.5846/stxb201310112443

许飞, 王传宽. 温带 4 种针叶树种春、秋季节树干维持呼吸的日动态. 生态学报, 2015, 35(10): 3233-3243.

Xu F, Wang C K. Diurnal dynamics in stem maintenance respiration in spring and autumn for four temperate coniferous tree species in northeastern China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3233-3243.

温带 4 种针叶树种春、秋季节树干维持呼吸的日动态

许 飞, 王传宽*

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘要:揭示树干维持呼吸(R_M)的时间变化特征及其调控因子有助于理解树木碳代谢过程及其对环境变化的响应和构建森林碳循环机理模型。采用红外气体分析法原位测定东北东部山区 4 个针叶树种(红松、红皮云杉、樟子松和兴安落叶松)的春、秋季节 R_M 日动态及其影响因子。结果表明:秋季和春季 4 个树种 R_M 日变化多随树干温度(T_w)而变化,但 R_M 峰值大小和出现时间以及日变化幅度因树种和季节而异。 T_w 解释了 R_M (除春季樟子松外)变异性的 50% 以上,但 R_M 对 T_w 响应滞后 1.5 h(春季樟子松为 3 h)。将 R_M 标准化到 T_w 为 10 °C (R_{10}) 时发现,秋季 R_{10} 波动在 0.54 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (兴安落叶松)—0.78 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (红皮云杉)之间,而春季 R_{10} 则波动在 0.87 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (红松)—1.10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (樟子松)之间,前者平均低于后者约 40%。然而,各树种秋季和春季 R_M 的 Q_{10} 值差异不显著($P > 0.05$),波动在 1.52(樟子松)—1.82(红皮云杉)之间。秋季和春季所有树种的 R_{10} 与树木胸径(DBH)之间均呈显著的正相关关系($P < 0.05$),而 Q_{10} 与 DBH 则多呈负相关关系($P < 0.05$),表明 DBH 可作为估测这些针叶树种 R_M 的参数之一。

关键词:树干维持呼吸; 日变化; 胸径; Q_{10} ; 针叶树

Diurnal dynamics in stem maintenance respiration in spring and autumn for four temperate coniferous tree species in northeastern China

XU Fei, WANG Chuankuan*

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Exploring diurnal variations and controlling factors of stem maintenance respiration (R_M) is important for understanding tree carbon metabolism and its response to environmental changes and developing forest carbon cycling models. In this study, we used an infrared gas analyzer (LI-6400 IRGA) to *in situ* measure the diurnal dynamics in R_M for four temperate coniferous tree species in northeastern China. The tree species included three evergreen (i.e., Korean pine (*Pinus koraiensis*), Korean spruce (*Picea koraiensis*), and Mongolian pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)) and one deciduous (Dahurian larch (*Larix gmelinii*)) species. Twelve replicate trees with various diameters at breast height (DBH) were randomly sampled for each tree species. The R_M for each sampled tree was measured every 1.5 h around the clock before the growth started in spring (late April-early May) and after the growth ceased in autumn (October-November). A polyvinyl chloride (PVC) collar was installed at breast height of the stem on the northern direction of each sampled tree for measuring the R_M . Stem temperature at the 1 cm depth beneath the bark (T_w) was simultaneously measured 3 cm above the collar with a digital thermometer. The results showed that the diurnal variation in R_M largely followed the change in T_w for all the tree species in both autumn and spring with a “unimodal” or “bimodal” pattern, but the daily maximum value, occurring time and amplitude of R_M varied with tree species and seasons. T_w explained more than 50% variations in R_M for

基金项目:国家“十二五”科技支撑项目(2011BAD37B01); 教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT1054)

收稿日期:2013-10-11; 网络出版日期:2014-08-13

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

all the species except for Mongolian pine in spring, which suggested that T_w be a key environmental factor regulating the R_M . However, R_M lagged behind T_w by 1.5 h (3 h for Mongolian pine in spring). Normalized R_M at 10 °C (R_{10}) was significantly lower in autumn than that in spring for each species, ranging from 0.54 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for Dahurian larch to 0.78 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for Korean spruce in autumn and from 0.87 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for Korean pine to 1.10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for Mongolian pine in spring, respectively. The mean R_{10} was about 40% lower in autumn than in spring. There was no significant difference in Q_{10} value of R_M between autumn and spring for each species ($P > 0.05$), ranging between 1.52 for Mongolian pine and 1.82 for Korean spruce. The R_{10} was significantly positively correlated with DBH for all the species in both seasons, while the Q_{10} was negatively with DBH (all $P < 0.05$). This suggested that DBH can be used as a proxy for predicting the R_M for these temperate tree species.

Key Words: stem maintenance respiration; diurnal dynamics; diameter at breast height; Q_{10} ; coniferous species

树干作为树木生物量的主体,不仅是森林生态系统的一个长期稳定的碳汇^[1],而且因树干内活细胞终年均有维持呼吸(R_M)而成为一个不容忽视的碳源^[2]。树干呼吸占树木自养呼吸的15%—45%^[3-5],能消耗森林总初级生产力(GPP)的8%—13%^[4, 6-7];特别是在中高纬度地区,非生长季 R_M 对生态系统呼吸和GPP的贡献量可能大于生长季^[7]。因此,揭示树干 R_M 的日变化特征及其调控因子是理解树木代谢呼吸碳分配及其对环境变化的响应和构建森林碳循环机理模型的重要内容。

树干呼吸是一个复杂的生理和物理扩散过程,受树木生理因子^[8-11]和环境因子^[12-14]的综合影响,由此不同树种的树干呼吸在不同季节表现出明显而分异的时间动态格局,诸如单峰曲线^[15]、双峰曲线^[5]、无峰曲线^[7]和S型曲线^[16]等。许多研究报道,温度是决定树干呼吸日变化的主要因子^[6, 12],因而多数森林碳循环模型均采用温度关系模型(如 Q_{10} 模型)模拟估算木质组织呼吸通量。然而,也有研究指出,温度变化并不能完全解释树干呼吸的日变化规律,如树干呼吸对温度的响应存在明显的滞后现象(即“时滞效应”)^[17-18]、相同温度下白天测定的树干呼吸低于夜间^[10, 18]等,这可能与形成层活动^[8]、树干对 CO_2 透性日变化^[9]、液流速度日变化^[10]、树干含水量^[19]和呼吸底物^[20]等因子有关。因此,即使同一个树种的同一株树木个体,在非生长季的春季和秋季其 R_M 也会因其生理状况的差异而表现出不同的日变化格局。

为了建立合理的森林碳循环模型、深入了解树干呼吸对环境变化的响应^[17],很多学者通常将树干呼吸划分为维持细胞正常生命活动的维持呼吸和提供能量合成新组织的生长呼吸(R_C)两个功能性组分,并探索了相关的区分方法^[8, 21]。其中,基于非生长季树干呼吸测定的成熟组织法是目前应用最广泛的原位非破坏性直接区分两个组分的方法^[21-22]。此方法的一个关键假设是生长季前(春季)或后(秋冬季)测定的 R_M 及其对温度的响应在一年中不同时段是不变的^[22]。然而,这个假设对于不同的树种、季节是否成立尚需大量的原位实测来验证^[22]。

我国东北温带森林因其面积大、碳储量高以及对全球变化响应敏感而在区域碳循环和气候系统中起着重要的作用^[23]。然而,目前该地区森林碳循环研究还不系统,其中木质组织呼吸作用释放 CO_2 的估算还存在很大的不确定性^[15, 24]。以往对该地区主要树种树干呼吸的研究多集中在生长季^[11, 15-16, 25],而对非生长季 R_M 日变化的研究很少,这在一定程度上阻碍了东北地区木质组织呼吸碳损失的精确估算。为此,以东北东部温带森林中4个主要针叶树种——红松(*Pinus koraiensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)和兴安落叶松(*Larix gmelinii*)为研究对象,分别在非生长季开始(秋季)和结束(春季)测定其树干 R_M 的日变化特征及其影响因子,旨在深入了解树木碳代谢过程及其驱动机制,减少森林碳收支估测中的不确定性,为构建温带森林碳循环机理模型提供基础数据。

1 研究方法

1.1 研究地概况和试验设计

研究地设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°, 地带性土壤为暗棕色森林土。该地区气候属大陆性季风气候, 夏季短促湿热、冬季寒冷干燥。年均降水量和蒸发量分别为 629 mm 和 864 mm; 年均气温、1 月份和 7 月份的平均气温分别为 3.1 °C、-18.5 °C 和 +22.0 °C; 无霜期为 120—140 d。现有植被是原地带性植被—阔叶红松林经干扰后形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类型。

测定树种为常绿针叶树红松、红皮云杉、樟子松和落叶针叶树兴安落叶松。根据林分内各树种林木的径级分布情况, 按照均匀取样的原则, 每个树种随机选取生长良好的样树 12 株。样树的胸径 (DBH) 变化范围 (均值) 分别为: 红松 7.9—29.5 cm (18.6 cm)、红皮云杉 10.3—41.7 cm (25.3 cm)、樟子松 13.6—32.9 cm (22.4 cm)、兴安落叶松 11.5—45.6 cm (25.8 cm)。

1.2 R_M 测定

采用红外气体分析法原位测定 R_M [12]。2009 年 4—5 月期间, 在样树树干北面的 DBH 处 (约离地 1.3 m) 安装高约 5.0—6.0 cm、内径 10.4 cm 的 PVC 呼吸环。先将呼吸环的一端打磨成与树干表面相吻合的弧形, 再利用 100% 中性硅酮防水胶将其固定在已除去松脱的树皮等表面杂物的树干表面上, 并同步测定呼吸环所覆盖的树干表面积 (S); 呼吸环完全固定后, 采用注水法测定其体积 (V) [16], 用于计算 R_M 。整个测定期间呼吸环位置保持不变, 以便连续测定。

于 2011 年 10—11 月 (树木停止生长后的秋季) 和 2012 年 4 月下旬—5 月上旬 (树木开始恢复 (快速) 生长前的春季), 选择晴天利用 LI-6400 便携式 CO_2/H_2O 分析系统 (IRGA, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA) 每隔 1.5 h 连续 24 h 测定 R_M 的昼夜变化。因为秋季树干生长已经停止 [26], 所以此时没有 R_C ; 另根据 Zweifel 等 [27] 对生长的定义: 次年树木生长的开始时间为其树干生长累积增量超过去年树干生长累积增量的最高点, 本研究发现春季 4 个针叶树种的树干胸围累积增量均低于其去年的最大值, 所以假设 2 个测定时期 (秋季和春季) 测得的树干表面 CO_2 释放通量仅是 R_M 或者主要以 R_M 为主 (即 R_C 所占比例较小) [17]。测定前, 检查并确保呼吸环不漏气; 测定时, 将 LI-6400-09 同化室扣在呼吸环上, 采用自动测定设置, 每 10 s 记录一个 CO_2 浓度值、连续取样 2 min, 然后根据同化室中 CO_2 浓度随时间的变化曲线计算单位树干表面积释放的 CO_2 通量 (R_M , $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)。同步利用连接在 IRGA 上的温度计测定呼吸环上方约 3 cm 处、树皮下方约 1 cm 深处的树干温度 (T_w , °C)。

1.3 数据分析

计算 R_M :

$$R_M = \frac{\partial C}{\partial t} \times \frac{V + V' - \pi (d/2)^2 h}{S} \times \frac{10}{R} \times \frac{P}{T + 273.2} \times \left(1 - \frac{W}{1000}\right) \quad (1)$$

式中, $\frac{\partial C}{\partial t}$ 为采样时气体浓度随时间变化的直线斜率 ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$), V 为呼吸环的实际体积 (cm^3), V' 为系统默认的同化室体积 (991.0 cm^3), S 为呼吸环所覆盖的树干表面积 (cm^2), d 和 h 分别为插入呼吸环的同化室的外径和深度 (cm), R 为气体常数 ($8.3 \text{ Pa m}^3 \text{ K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$), P 为采样点的大气压 (kPa), T 为同化室内气温 (°C), W 为水浓度 ($\text{mmol } H_2O \text{ mol}^{-1}$)。

采用指数模型拟合 R_M 与 T_w 之间的关系, 即:

$$R_M = R_{10} e^{[b \times (T_w - 10)]} \quad (2)$$

式中, R_{10} 是 T_w 为 10 °C 时的 R_M ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), b 为回归系数。 R_M 和 T_w 之间响应的的时间间隔称为时滞 (h), 拟合以上指数方程最优的 T_w 称为时滞温度 (T_{w-TL} , °C) [28]。通过下式确定 R_M 的 Q_{10} :

$$Q_{10} = e^{10b} \quad (3)$$

采用协方差分析 (ANCOVA) 比较同一季节不同树种日平均 R_M (以 T_w 为协变量) 之间的差异, 并作 Duncan 显著性差异检验; 采用配对样本 t 检验比较同一树种不同季节的日平均 R_M 和 T_w 的差异; 采用 t 检验比较同一季节不同树种日平均 T_w 以及各树种白天和夜间平均 R_M 之间的差异; 利用线性回归方程拟合 R_{10} 与 DBH、DBH 与 Q_{10} 之间的关系。所有的数据均采用 SPSS 统计软件进行分析。

2 结果

2.1 R_M 的日变化

秋季和春季 4 个树种 R_M 的日变化总体上与 T_w 的日变化基本吻合, 呈现显著的单峰 (红松、红皮云杉、秋季樟子松和春季兴安落叶松) 或双峰 (秋季兴安落叶松和春季樟子松) 曲线, 但其峰值大小、峰值出现时间和日变化幅度因树种和季节而异 (图 1)。秋季, 红松 ($0.67 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、红皮云杉 ($0.86 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 和兴安落叶松 ($0.59 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 的 R_M 最大值均出现在 15:30 左右, 而樟子松的 R_M 最大值 ($0.71 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 则出现在 17:00 左右; 兴安落叶松在 06:30 左右对应于其 T_w 变化, 其 R_M 出现一个次高峰值 ($0.50 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); 红松 R_M 与 T_w 的日高峰值出现时间一致, 而其余 3 个树种的 R_M 日高峰值均滞后于 T_w 日高峰值约 1.5 h。春季, 红松 ($1.34 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 和红皮云杉 ($1.73 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 的 R_M 最大值出现在 15:30 左右, 而樟子松 ($1.54 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 和兴安落叶松 ($1.60 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 的则出现在 17:00 左右; 樟子松在 05:00 左右也出现一个次高峰值 ($1.24 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); 4 个树种 R_M 日高峰值出现时间均滞后于 T_w 日高峰值约 1.5 h。 R_M 最小值出现时间不一, 大多树种出现在 05:00—08:00, 而秋季兴安落叶松却出现在 00:30 左右。

所有树种秋季 R_M 和 T_w (除樟子松外) 的日变化幅度均低于春季 (图 1)。秋季 4 个树种 R_M 和 T_w 的日变化幅度分别波动在 $0.25 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (兴安落叶松)— $0.43 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (红皮云杉) 和 $8.68 \text{ }^\circ\text{C}$ (兴安落叶松)— $10.74 \text{ }^\circ\text{C}$ (红皮云杉) 之间; 而春季则分别波动在 $0.62 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (红松)— $0.94 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (红皮云杉) 和 $6.97 \text{ }^\circ\text{C}$ (樟子松)— $13.23 \text{ }^\circ\text{C}$ (红皮云杉) 之间。

2.2 秋季与春季、白天与夜间的 R_M 比较

秋季各树种的日平均 R_M 显著低于春季的日平均值 ($P < 0.05$), 分别波动在 $0.45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (兴安落叶松)— $0.63 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (红皮云杉) 和 $1.03 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (红松)— $1.24 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (樟子松) 之间, 前者仅为后者的 47%。相应的, 秋季日平均 T_w ($7.15 \text{ }^\circ\text{C}$) 也显著地低于春季日平均值 ($12.94 \text{ }^\circ\text{C}$; $P < 0.05$)。然而, 不论秋季还是春季, 同一季节 4 个树种的 R_M 日平均值之间的差异显著 ($P < 0.05$), 但相应的 T_w 日平均值之间的差异不显著 ($P > 0.05$) (图 2)。除秋季兴安落叶松 (0.50 vs. $0.42 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 之外, 无论秋季还是春季, 各树种白天与夜间的平均 R_M 差异均不显著 ($P > 0.05$); 秋季: 红松 (0.50 vs. $0.53 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、红皮云杉 (0.61 vs. $0.65 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、樟子松 (0.55 vs. $0.56 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); 春季: 红松 (1.06 vs. $1.00 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、红皮云杉 (1.26 vs. $1.01 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、樟子松 (1.20 vs. $1.29 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、兴安落叶松 (1.23 vs. $1.08 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)。

2.3 R_M 与 T_w 的关系

所有树种的 R_M 与 T_w 之间均存在显著的指数函数关系 ($P < 0.05$), 但指数模型的 R^2 随树种、季节和时段而变化 (图 3)。4 个树种白天和夜间 R_M 与 T_w 关系的 R^2 以红松最高 (0.90 和 0.99)、樟子松最低 (0.58 和 0.49); 且夜间 R_M - T_w 拟合模型的 R^2 明显高于白天, 前者平均高于后者 14%。在日时间尺度上, 4 个树种的 T_w 分别解释了秋季和春季 R_M 变异性的 57% (兴安落叶松)—71% (红松) 和 21% (樟子松)—84% (红皮云杉), 而且春季 T_w 对 R_M 的解释率平均高于秋季 24% (除樟子松外) (图 3)。然而, R_M 对 T_w 响应存在明显的滞后性。 R_M 与测定 R_M 前 1.5 h (其中春季樟子松为 3 h) 的 T_w ($T_{w-1.5/3}$) 的回归关系更为密切, R^2 波动在 0.84 (樟子松)—

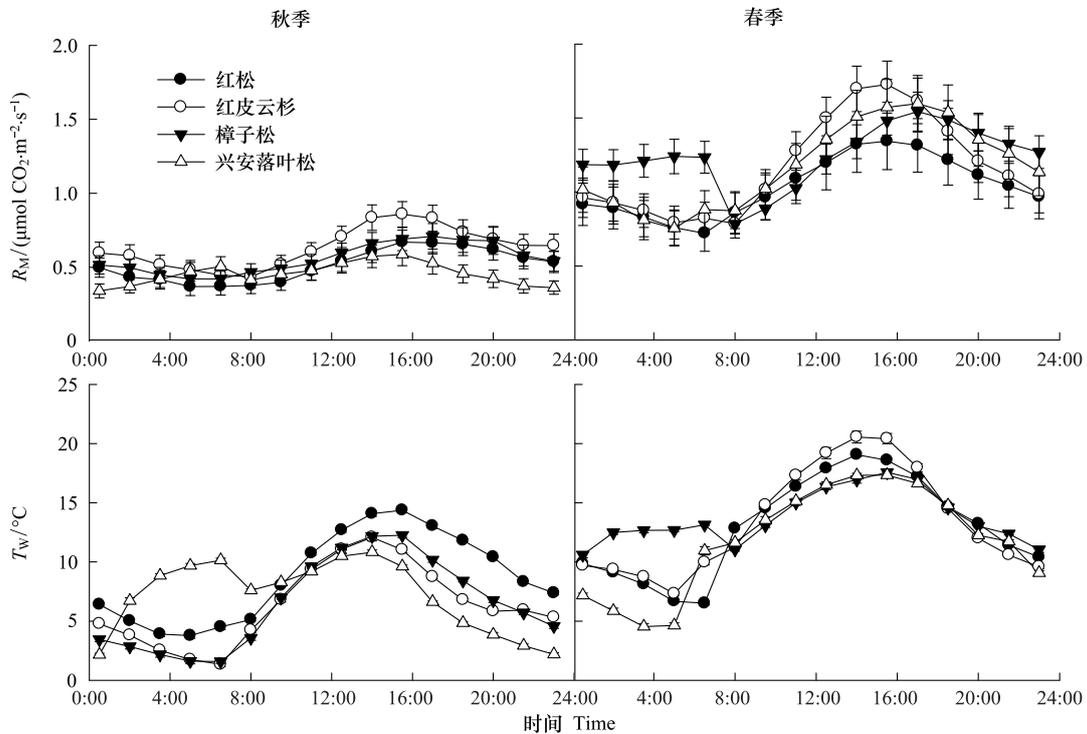


图 1 4 个树种秋季和春季树干维持呼吸速率 (R_M) 和树干温度 (T_W) 的日变化

Fig.1 Diurnal variations in stem maintenance respiration rate (R_M) and stem temperature (T_W) for the four tree species in autumn and spring

误差线为标准误 ($n = 12$)

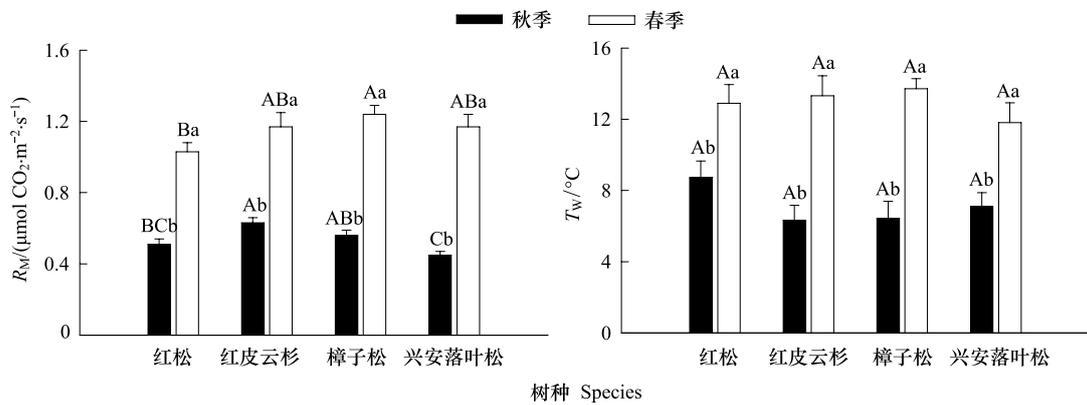


图 2 4 个树种秋季和春季树干维持呼吸速率 (R_M) 和树干温度 (T_W) 日平均值 (\pm 标准误, $n = 16$) 比较

Fig.2 Comparisons of daily mean (\pm SE, $n = 16$) of stem maintenance respiration rate (R_M) and stem temperature (T_W) for the four tree species in autumn and spring

不同大写字母表示同一季节不同树种之间差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一树种不同季节之间差异显著 ($P < 0.05$)

0.98 (红松) 之间 (图 3), 因此, 本文之后的分析和讨论部分均选用 $R_M - T_{W-1.5/3}$ 回归模型。

同一树种秋季和春季的 Q_{10} 值差异不显著 ($P > 0.05$; 图 4), 波动在 1.52 (樟子松) — 1.82 (红皮云杉) 之间。除樟子松 (1.55) 之外, 同一季节红皮云杉、兴安落叶松和红松的 Q_{10} 值差异不显著 ($P > 0.05$), 其平均值分别为 1.79、1.74 和 1.68 (图 4)。夜间 Q_{10} 值普遍高于白天和全天 (图 4)。

所有树种的春季 R_{10} 均显著高于秋季 ($P < 0.05$), 分别波动在 $0.87 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (红松) — $1.10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (樟子松) 和 $0.54 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (兴安落叶松) — $0.78 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (红皮云杉) 之间, 前者平

均是后者的 1.62 倍(图 4d)。春秋两季平均值的大小排序为:樟子松($0.87 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>红皮云杉($0.86 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>兴安落叶松($0.79 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>红松($0.71 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)(图 4e)。夜间的 R_{10} 均普遍高于白天和全天(图 4f)。

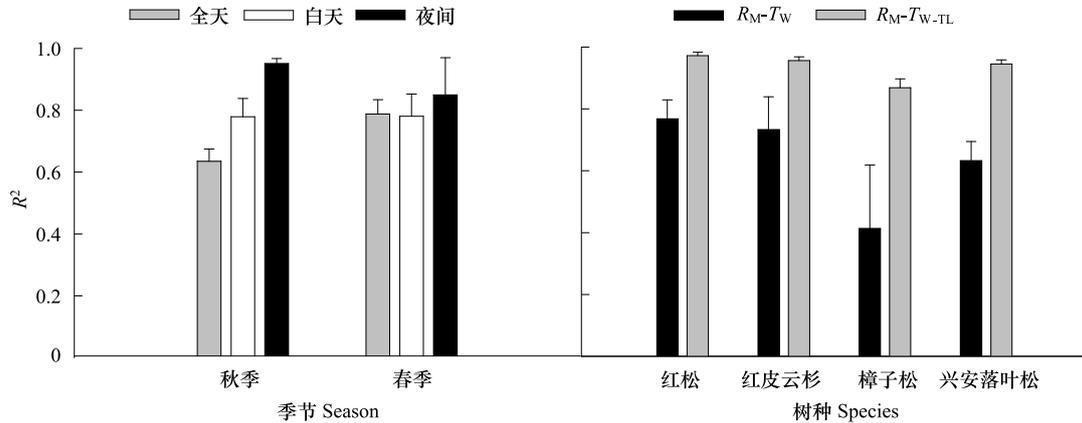


图 3 4 个树种秋季和春季不同时段(全天 $n = 3$, 白天 $n = 4$, 夜间秋季和春季分别为 $n = 3$ 和 4) 的树干维持呼吸速率—树干温度 ($R_M - T_W$) 回归方程和 R_M -树干时滞温度 ($R_M - T_{W-TL}$) 与 $R_M - T_W$ 回归方程的决定系数 (R^2)

Fig. 3 Determination coefficients (R^2) of regression models: between stem maintenance respiration rate (R_M) and stem temperature (T_W) at different time intervals ($n = 3$ for diurnal, $n = 4$ for daytime, and $n = 3$ and 4 for nighttime in autumn and spring, respectively) in autumn and spring, and of R_M against lagged T_W (T_{W-TL}) and R_M against T_W measured concurrently with R_M for the four tree species

所有的回归方程均达显著性水平 ($P < 0.05$)

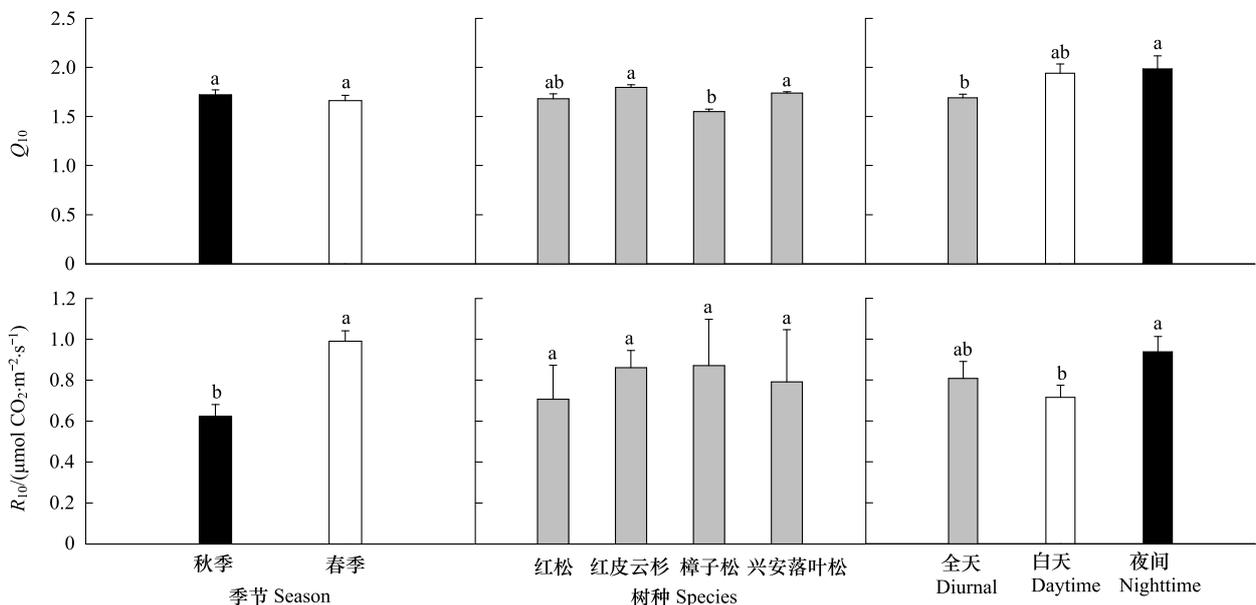


图 4 不同季节 ($n = 4$)、不同树种 ($n = 2$) 和不同时段 (全天 $n = 8$, 白天 $n = 8$, 夜间 $n = 7$) 的树干维持呼吸速率 (R_M) 的 Q_{10} 值和标准化到 10°C 的 R_M (R_{10}) 比较。 Q_{10} ($Q_{10} = e^{10b}$) 和 R_{10} 由 R_M -树干时滞温度 ($R_M - T_{W-TL}$) 回归方程得到

Fig. 4 Comparisons of Q_{10} ($Q_{10} = e^{10b}$) values and normalized values to 10°C (R_{10}) for stem maintenance respiration rate (R_M) obtained from the regression models of R_M against lagged T_W (T_{W-TL}) by seasons ($n = 4$), species ($n = 2$), and time intervals ($n = 8$ for diurnal and daytime and $n = 7$ for nighttime)

2.4 R_M 与 DBH 的关系

秋季和春季 4 个树种的 R_{10} 与 DBH 均呈显著的线性关系 ($P < 0.05$), 但其线性回归方程的 R^2 和斜率因树种和季节而异(图 5)。除红皮云杉之外, 其它树种秋季 R_{10} -DBH 回归方程的 R^2 均高于春季, 前者平均高于后

者 32%。然而,各树种秋季 R_{10} -DBH 回归方程的斜率均明显低于春季,但同一季节 4 个树种回归方程的斜率差异不显著($P > 0.05$)。

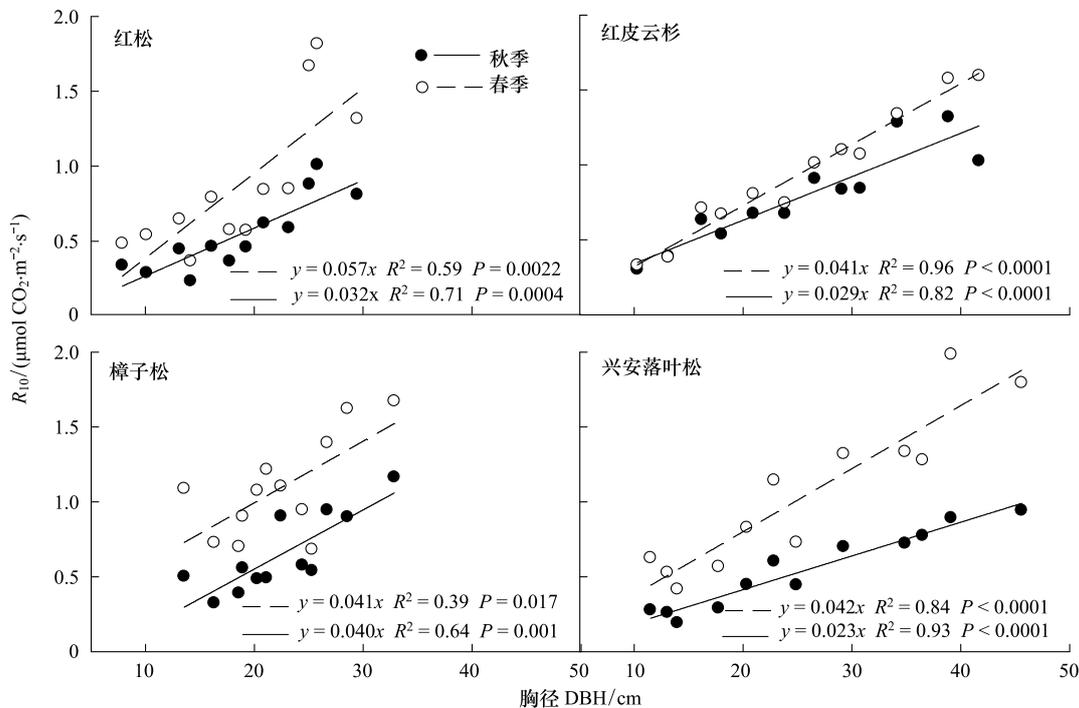


图 5 4 个树种秋季和春季标准化到 10 °C 的树干维持呼吸速率 (R_{10}) 与胸径 (DBH) 的关系

Fig.5 Relationships between stem maintenance respiration rate normalized to 10 °C (R_{10}) in autumn and spring and diameter at breast height (DBH) for the four tree species

除秋季兴安落叶松之外,其它树种的 Q_{10} 值均表现出随 DBH 增加而减小的趋势,但是两者之间的回归关系因树种和季节而异(图 6)。秋季和春季的红松、春季红皮云杉和春季兴安落叶松的 Q_{10} 值与 DBH 均呈显著的负线性关系($P < 0.05$),而其线性回归方程的斜率差异不显著($P > 0.05$)。秋季和春季的樟子松和秋季红皮云杉的 Q_{10} 值与 DBH 之间的关系不显著($P > 0.05$),而秋季兴安落叶松的 Q_{10} 值和 DBH 之间则呈显著的正相关关系($P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 R_M 的时间动态

本研究中的 4 个温带针叶树种春秋季节的 R_M 日变化大体随 T_w 变化,但其日变化曲线峰值的出现时间和大小以及变化幅度随树种和季节而变(图 1),反映了树木在不同季节中新陈代谢活动强度对温度变化的响应及其生理调整的差异,这与以往的研究结果相符^[7, 15-16]。然而, T_w 仅解释了 R_M 日变化 21%—84% 的变异(图 3),而且同一季节 4 个树种的日平均 R_M 差异显著、日平均 T_w 差异却不显著(图 2)。这一方面说明温度仍然是调控 R_M 时间动态变化最主要的环境因子^[29];另一方面表明除了温度以外,还有其他生物(如树种^[11])、形成层活动^[8]、树干的活细胞数量和氮含量^[21]、树干对 CO_2 透性^[9] 和树干液流^[10] 等)和非生物(如土壤含水量^[13-14] 等)因子在共同调控 R_M 。另外,虽然本研究中同一季节 4 个针叶树种的日平均 R_M 差异显著(图 2),但均处于已报道的香脂冷杉(*Abies balsamea*)^[18]、欧洲赤松(*Pinus densiflora*)^[28] 等其它温带针叶树种的范围内。除樟子松之外,春季 T_w 解释各树种 R_M 的变异率(R^2) 平均高于秋季 24%(图 3),说明温度对 R_M 的影响强度随季节而变化。在土壤含水量较高的春季,温度对 R_M 的限制作用较大;而在土壤含水量较低的秋季,土壤水分则可能也是其限制因子之一,从而降低温度对 R_M 的解释能力^[13]。此外,树干对 CO_2 透性的季节变化也可能

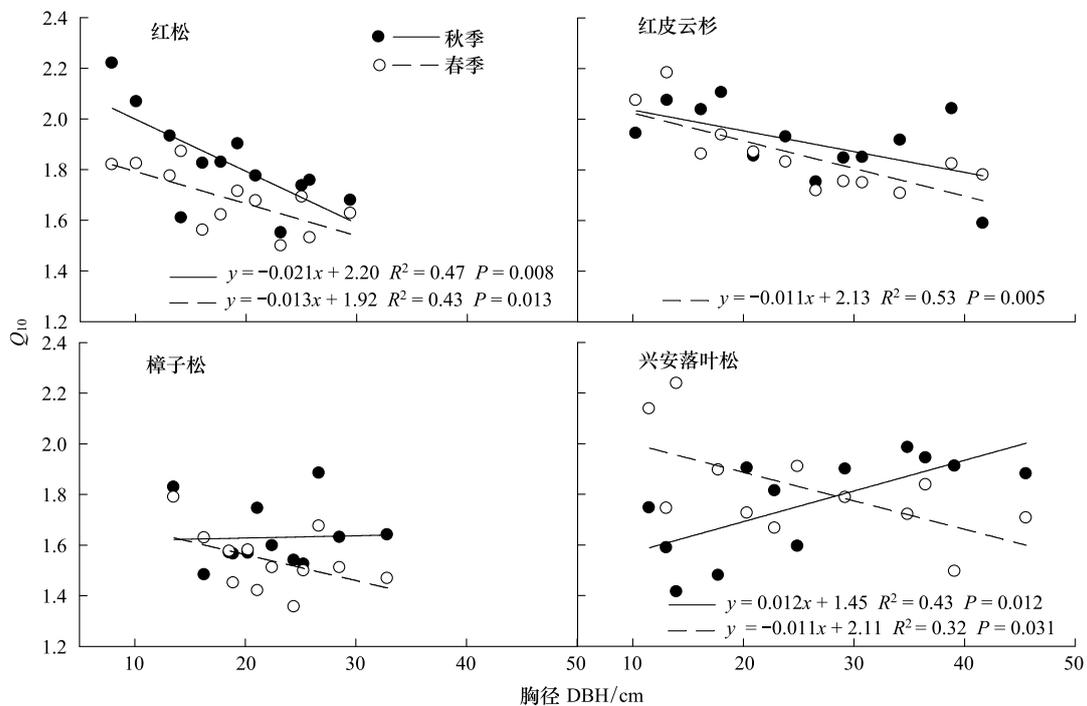


图 6 4 个树种秋季和春季 Q_{10} 与胸径 (DBH) 的关系

Fig. 6 Relationships between Q_{10} in autumn and spring and diameter at breast height (DBH) for the four tree species

不显著 ($P > 0.05$) 的回归方程已被省略

影响 R_M 对温度的响应^[9]。

由于实验条件有限 (如仪器较少、劳动力不足等原因), 以往一些研究只测定白天的 R_M , 进而推算树木树干 R_M 年通量^[16, 30-31]。本研究结果显示, 秋季和春季 4 个针叶树种夜间与白天的 R_M 均值差异不显著, 但在相同温度下夜间的 R_M (R_{10}) 显著高于白天 (图 4)。这表明树木树干 R_M 年通量的精确估算还须考虑 R_M 的昼夜变化, 否则会造成 R_M 通量的低估。

夜间 R_{10} 显著高于白天 (图 4), 可能与树干含水量和底物供应等有关。夜间树木的蒸腾作用基本停止, 其液流很小或者没有^[10], 所以此时的树干水分状况好于白天, 树干活组织细胞的膨压增加, 进而增加了树干维持代谢, 导致夜间树干氧化呼吸速率高于白天^[10]。另外, Edwards 和 McLaughlin^[20] 发现, 树干呼吸与韧皮部还原糖浓度有密切关系, 而夜间韧皮部还原糖浓度明显高于白天的浓度, 因此, 夜间的树干呼吸底物供应较丰富。

3.2 R_M 的温度响应

本研究发现, 秋季和春季 4 个针叶树种的 R_M 对 T_w 的响应均表现出显著的滞后现象; 即使是同一个树种 (樟子松), 其秋季 (1.5 h) 和春季 (3 h) 的时滞也不同 (图 1, 图 3)。这表明不同树种或同一树种不同季节的 R_M 对 T_w 响应存在时滞效应。Ryan 等^[17] 发现 4 个针叶树种的 R_M 滞后于边材温度 0—5 h, 而滞后时间长短与树皮厚薄有关。Lavigne 等^[18] 在研究香脂冷杉的 R_M 时发现, 将 R_M 与 1.75 h 前的 T_w 回归可消除 R_M 和 T_w 之间的时滞。Maier^[22] 报道火炬松 (*Pinus taeda*) R_M 的时滞为 0—4 h。

有关引起 R_M 对温度响应的时滞效应的解释不少, 但其中的主导驱动机理还不明确。主要解释包括: (1) 树干解剖结构对 CO_2 径向扩散的阻碍作用^[32]。树干内活细胞呼吸产生的 CO_2 释放到大气的过程中受到树干物理结构 (木质部、形成层、韧皮部和树皮等) 的层层阻挡, 只有当两者之间的 CO_2 浓度梯度达到足以驱动树干活组织代谢产生的 CO_2 向外扩散时, 树干表面 CO_2 通量才能被测到, 而这个过程也需要花费一定的时间^[32]。Steppe 等^[9] 也认为不同树种树干各层结构对 CO_2 透性的日变化是引起 R_M 日变化的重要原因之一。所

以通过控制实验和解剖树干组织等相结合的方法量化不同季节不同树种(或个体)的树干 CO_2 径向扩散阻碍可能有助于消除时滞效应。(2) 树干某一位置、某一深度测得的 T_w 不能代表整个呼吸测定部位的温度^[33], 因此时滞效应大小和时滞长短与所测定的 T_w 有关。Kim 等^[28] 发现欧洲赤松的 R_M 和 1.5—2 cm 深的 T_w 间存在 3—6 h 的时滞; 而本研究发现 4 个针叶树种的 R_M 与树皮下 1 cm 深 T_w 间的时滞为 1.5—3 h (图 3)。因此, 采用多位置或多深度测定的 T_w 的均值代表被测树干呼吸部位的温度, 或者采用遮阴(如用防辐射膜覆盖等)等阻碍阳光直射、以防止被测树干呼吸部位的温度梯度发生大的变化等的方式^[10], 可能大大提高温度对树干呼吸速率的解释能力。(3) 树木蒸腾作用拉动的树干液流可带走部分树干代谢呼吸释放出的 CO_2 ^[34]。本研究虽然没有同步测定树干液流与 R_M 的关系, 但我们发现树木蒸腾作用强、树干液流高的白天 R_{10} 显著低于蒸腾作用较弱的夜间(图 4), 而且夜间时段 R_M - T_w 回归方程的 R^2 平均比白天高 14% (图 3)。以往许多研究也得到了同样的结果^[10, 18]。这些结果间接地说明 R_M 测定值与树干液流有关; 因此, 有人认为夜间测得的树干表面 CO_2 通量可能更接近真实的 R_M 通量^[10]。可见, 利用夜间树干液流停止流动或相对较低时树干呼吸与 T_w 间的回归关系估算全天或全年的树干呼吸通量可能产生较小的偏差。

R_M 对温度响应的时滞效应对于精确估算木质组织呼吸年通量很重要。Lavigne 等^[18] 和 Acosta 和 Brossaud^[35] 等均指出, 如果不考虑这种时滞效应, 仅采用白天测定的树干呼吸模拟夜间呼吸, 则会低估夜间呼吸速率约 11%—20%。本研究也得到了相似的结果, 即采用白天测定值拟合夜间呼吸, 将平均低估夜间呼吸速率约 18%。因此, 在数据测定、碳平衡模型构建和模拟以及不同研究结果的综合整合时, 应充分考虑树干呼吸对温度的时滞响应^[18], 以减少木质组织年碳通量估测的不确定性。

采用成熟组织法区分 R_M 和 R_C 时假设: 生长季前(春季)后(秋冬季)测定的 R_M 及其对温度的响应(即 R_{10} 和 Q_{10}) 在一年中恒定^[22]。本研究发现, Q_{10} 值不随树种(除樟子松外)和所测定的春秋季节而变, 波动在 1.52—1.82 之间(图 4), 处于以往报道的非生长季针叶树种 Q_{10} 值的范围内(1.3—2.5)^[17-18]。然而, 秋季 R_{10} 显著低于春季, 平均低 40% (图 4), 这可能与两个季节形成层区域的代谢活动有关^[8]。秋季树干活细胞即将或已进入休眠状态, 其新陈代谢活动减弱, 所以 R_{10} 较小; 而春季树干活细胞代谢活动复苏, 树木生长需要大量的能量和底物, 因而碳代谢能力增强, R_{10} 增加。以上结果表明在应用成熟组织法时应该谨慎, 因为测定时间(秋季或春季)能显著影响 R_M 的准确估测^[22]。Maier^[22] 采用秋季测定的 R_M 估算的年通量比采用春季测定值估算的低 44%。Lavigne 等^[8] 提出, 在春季形成层细胞膨胀至木质部开始快速生长前的时段(即晚春的 2—3 周内), 形成层细胞的生理条件可代表生长季期间 R_M 的新陈代谢状态, 因此是应用成熟组织法的最合适测定时段。

3.3 R_M 及其 Q_{10} 与 DBH 之间的关系

树干呼吸作用除了与温度等因子密切相关之外, 还受树干活细胞数量和树干氮含量等生理因素的影响^[21]。本研究结果表明, 4 个温带针叶树种秋季和春季的 R_{10} 均与其 DBH 呈显著的正相关关系(图 5), 且 DBH 解释了 R_{10} 50% 以上的变异(除春季樟子松外)。这表明 DBH 可作为预测温带森林中某些树种不同季节树干呼吸速率的一个重要参数^[11, 15]。在一定生长年限内, 树木边材宽度随 DBH 增加而变宽^[36]; 边材越宽, 意味着具有生理活性的活细胞数量越多, 且活细胞数量与氮含量也正相关^[21], 因而 R_M 亦随之增大。由于春季树干活细胞的生理活性高于秋季^[8], 所以春季 R_{10} -DBH 回归关系的斜率也表现出高于秋季的趋势(图 5)。然而, 同一测定时期不同树种 R_{10} -DBH 回归关系的斜率差异不显著可能表明不同树种处于生长缓慢(春季)或者停止(秋季)状态时其生理活性细胞的呼吸代谢强度相似。

本研究中 4 个针叶树种春秋季节的 Q_{10} 值多与其 DBH 呈负相关关系(图 6), 与以往的研究结果相符^[30, 37]。这可能是小径级树木比大径级树木的热量交换快^[30]、树体大小和树皮厚度差异导致树干径向 CO_2 扩散受阻程度^[21] 和扩散距离不同^[38] 的缘故。然而, 其中 3 个树种(红松、红皮云杉和兴安落叶松) Q_{10} -DBH 关系的斜率差异不显著(图 6), 这可能意味着共存于同一气候(如寒冷)条件下的针叶树种其 R_M 对温度的敏感性随树木大小的变化是一致的。值得注意的是, 秋季兴安落叶松的 Q_{10} 值与 DBH 呈显著的正相关关系(图 6), 虽

然这种现象在以往的研究中也有所发现^[16, 21],但并不清楚其原因。据推测可能与不同季节不同个体的树干径向解剖结构特征和生理状态差异^[9]、呼吸底物的数量和质量^[39]等有关,需要深入研究。

4 结论

4 个温带针叶树种春秋两季的 R_M 日变化大体随 T_w 变化,但其日变化曲线峰值出现时间和大小以及变化幅度随树种和季节而变。 T_w 是 R_M 日变化的主要驱动因子,但 R_M 对 T_w 的响应存在显著的时滞效应,其时滞长短与树种和测定时间有关。不同季节、不同树种的 Q_{10} 值相对稳定,但相同温度下秋季 R_M 显著低于春季。因此,在数据测定、碳平衡模型构建和模拟、不同研究结果的综合以及木质组织呼吸释放 CO_2 的年通量估算等方面,应充分考虑树干呼吸的时间动态及其对温度的时滞效应。不同树种春秋两季 R_M 与其 DBH 均存在显著的线性关系,强调了 DBH 可作为树干呼吸估测变量的重要性和实用性。

致谢:感谢帽儿山森林生态站提供的野外支持。

参考文献 (References):

- [1] 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(8/9): 543-551.
- [2] Edwards N T, Tschaplinski T J, Norby R J. Stem respiration increases in CO_2 -enriched sweetgum trees. *New Phytologist*, 2002, 155(2): 239-248.
- [3] Ryan M G, Linder S, Vose J M, Hubbard R M. Dark respiration of pines. *Ecological Bulletins*, 1994, 43: 50-63.
- [4] Maier C A, Albaugh T J, Allen H L, Dougherty P M. Respiratory carbon use and carbon storage in mid-rotation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations: the effect of site resources on the stand carbon balance. *Global Change Biology*, 2004, 10(8): 1335-1350.
- [5] 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.
- [6] Ryan M G, Hubbard R M, Clark D A, Sanford R L. Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minuartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. *Oecologia*, 1994, 100(3): 213-220.
- [7] Zha T S, 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(6): 889-896.
- [8] Lavigne M B, Little C H A, Riding R T. Changes in stem respiration rate during cambial reactivation can be used to refine estimates of growth and maintenance respiration. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 81-93.
- [9] Steppe K, Saveyn A, McGuire M A, Lemeur R, Teskey R O. Resistance to radial CO_2 diffusion contributes to between-tree variation in CO_2 efflux of *Populus deltoides* stems. *Functional Plant Biology*, 2007, 34(9): 785-792.
- [10] Saveyn A, Steppe K, McGuire M A, Lemeur R, Teskey R O. Stem respiration and carbon dioxide efflux of young *Populus deltoides* trees in relation to temperature and xylem carbon dioxide concentration. *Oecologia*, 2008, 154(4): 637-649.
- [11] 许飞, 王传宽, 王兴昌. 东北东部 14 个温带树种树干呼吸的种内种间变异. *生态学报*, 2011, 31(13): 3581-3589.
- [12] Xu M, DeBiase T A, 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.
- [13] 魏国军, 盛浩, 杨智杰, 袁一丁, 杨玉盛. 亚热带 4 种行道树树干表面 CO_2 释放速率昼夜动态. *亚热带资源与环境学报*, 2009, 4(1): 23-31.
- [14] Stahl C, Burban B, Goret J-Y, Bonal D. Seasonal variations in stem CO_2 efflux in the Neotropical rainforest of French Guiana. *Annals of Forest Science*, 2011, 68(4): 771-782.
- [15] 石新立, 王传宽, 许飞, 王兴昌. 四个温带树种树干呼吸的时间动态及其影响因子. *生态学报*, 2010, 30(15): 3994-4003.
- [16] 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.
- [17] Ryan M G, Gower S T, Hubbard R M, Waring R H, Gholz H L, Cropper W P, Running S W. Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. *Oecologia*, 1995, 101(2): 133-140.
- [18] Lavigne M B, Franklin S E, Hunt E R. Estimating stem maintenance respiration rates of dissimilar balsam fir stands. *Tree Physiology*, 1996, 16(8): 687-695.
- [19] Saveyn A, Steppe K, Lemeur R. Daytime depression in tree stem CO_2 efflux rates: is it caused by low stem turgor pressure? *Annals of Botany*,

- 2007, 99(3): 477-485.
- [20] Edwards N T, McLaughlin S B. Temperature-independent diel variations of respiration rates in *Quercus alba* and *Liriodendron tulipifera*. *Oikos*, 1978, 31: 200-206.
- [21] Ceschia É, Damesin C, Lebaube S, Pontailler J-Y, Dufrière É. Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Science*, 2002, 59(8): 801-812.
- [22] Maier C A. Stem growth and respiration in loblolly pine plantations differing in soil resource availability. *Tree Physiology*, 2001, 21(16): 1183-1193.
- [23] 王传宽, 杨金艳. 北方森林土壤呼吸和木质残体分解释放出的 CO₂ 通量. *生态学报*, 2005, 25(3): 633-638.
- [24] 王森, 武耀祥, 武静莲. 长白山红松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.
- [25] Wang W J, Yang F J, Zu Y G, Wang H M, Takagi K, Sasa K, Koike T. Stem respiration of a larch (*Larix gmelini*) plantation in Northeast China. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(12): 1387-1397.
- [26] 周晓峰, 王义弘, 赵惠勋. 几个主要用材树种的生长节律(一). *东北林学院学报*, 1981, (2): 49-60.
- [27] Zweifel R, Eugster W, Etzold S, Dobbertin M, Buchmann N, Häsler R. Link between continuous stem radius changes and net ecosystem productivity of a subalpine Norway spruce forest in the Swiss Alps. *New Phytologist*, 2010, 187(3): 819-830.
- [28] Kim M H, Nakane K, Lee J T, Bang H S, Na Y E. Stem/branch maintenance respiration of Japanese red pine stand. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243(2/3): 283-290.
- [29] Wieser G, Bahn M. Seasonal and spatial variation of woody tissue respiration in a *Pinus cembra* tree at the alpine timberline in the central Austrian Alps. *Trees*, 2004, 18(5): 576-580.
- [30] Damesin C, Ceschia E, Goff N L, Ottorini J-M, Dufrière E. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytologist*, 2002, 153(1): 159-172.
- [31] Brito P, Morales D, Wieser G, Jiménez M S. Spatial and seasonal variations in stem CO₂ efflux of *Pinus canariensis* at their upper distribution limit. *Trees*, 2010, 24(3): 523-531.
- [32] Eklund L. Endogenous levels of oxygen, carbon dioxide and ethylene in stems of Norway spruce trees during one growing season. *Trees*, 1990, 4(3): 150-154.
- [33] Stockfors J. Temperature variations and distribution of living cells within tree stems: implications for stem respiration modeling and scale-up. *Tree Physiology*, 2000, 20(15): 1057-1062.
- [34] Martin T A, Teskey R O, Dougherty P M. Movement of respiratory CO₂ in stems of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings. *Tree Physiology*, 1994, 14(5): 481-495.
- [35] Acosta M, Brossaud J. Stem and branch respiration in a Norway spruce forest stand. *Journal of Forest Science*, 2001, 47(3): 136-140.
- [36] Wang X C, Wang C K, Zhang Q Z, Quan X K. Heartwood and sapwood allometry of seven Chinese temperate tree species. *Annals of Forest Science*, 2010, 67(4): 410-1-410-10.
- [37] Yang J Y, Teskey R O, Wang C K. Stem CO₂ efflux of ten species in temperate forests in Northeastern China. *Trees*, 2012, 26(4): 1225-1235.
- [38] Hölttä T, Kolari P. Interpretation of stem CO₂ efflux measurements. *Tree Physiology*, 2009, 29(11): 1447-1456.
- [39] Davidson E A, Janssens I A, Luo Y Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q₁₀. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 154-164.