

DOI: 10.5846/stxb201806151336

刘亮, 李菲, 郭丽丽, 杨庆朋, 乔雅君, 聂唯, 杨彬, 张茜茜, 曹旭, 梁伟佳, 郑云普. 毛白杨树干呼吸及其温度敏感性季节变化特征. 生态学报, 2019, 39(18): - .

Liu L, Li F, Guo L L, Yang Q P, Qiao Y J, Nie W, Yang B, Zhang X X, Cao X, Liang W J, Zheng Y P. Seasonal variations in stem respiration and temperature sensitivity of *Populus tomentosa*. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): - .

毛白杨树干呼吸及其温度敏感性季节变化特征*

刘 亮¹, 李菲¹, 郭丽丽¹, 杨庆朋², 乔雅君³, 聂 唯⁴, 杨 彬⁵, 张茜茜¹, 曹 旭¹,
梁伟佳¹, 郑云普^{1,*}

1 河北工程大学水利水电学院, 邯郸 056038

2 中国科学院沈阳应用生态研究所/中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110164

3 河北雄安新区生态环境局, 雄安 071700

4 中国农业大学水利与土木工程学院, 北京 100083

5 中国水利水电科学研究院水利研究所, 北京 100048

摘要: 树干呼吸 (E_s) 是森林生态系统碳循环过程的重要组成部分, 深入理解树干呼吸过程对未来气候变暖的响应及反馈机制有助于更加精确地估算森林生态系统碳储量。为揭示毛白杨树干呼吸及其温度敏感性的昼夜变化和季节动态规律, 利用 Li-Cor6400 便携式光合作用测定系统及其配套使用的土壤呼吸测量气室 (LI-6400-09) 对冀南平原区毛白杨的树干呼吸和树干温度实施为期 1 年的连续监测。结果表明: (1) 在生长季, 毛白杨树干呼吸与树干温度之间在晚上呈现正相关的关系 ($R^2 = 0.88$); 相反, 两者在白天为负相关的关系 ($R^2 = 0.96$)。 (2) 整个观测期内, 毛白杨树干呼吸和树干温度均呈现“钟形”的变化曲线, 树干呼吸与树干温度之间存在着较好的指数函数关系 ($R^2 = 0.93$), 且树干呼吸的温度敏感性系数 (Q_{10}) 为 2.62; 不同季节毛白杨树干呼吸的 Q_{10} 存在差异, 生长季的 Q_{10} (1.95) 明显低于非生长季 (3.00), 表明生长呼吸和维持呼吸对温度的响应也并不相同。 (3) 温度矫正后的毛白杨树干呼吸 (R_{15}) 在昼夜和季节尺度上均存在明显的变异, 即夜晚的 R_{15} 显著高于白天 ($p < 0.01$), 生长季的 R_{15} 明显高于非生长季 ($p < 0.05$); 树干可溶性糖含量与生长季的 R_{15} 存在较好的相关性 ($R^2 = 0.52$), 而非生长季的 R_{15} 却主要受到树干淀粉含量的影响。研究结果表明, 在生长季, 毛白杨树干呼吸的在日变化主要受到温度的影响, 而在季节尺度上 Q_{10} 的变异则与树干呼吸中维持呼吸所占比例及树干中非结构性碳水化合物 (可溶性糖和淀粉) 的含量及类型紧密相关。

关键词: 毛白杨; 树干呼吸; Q_{10} ; 日变化; 季节变化

Seasonal variations in stem respiration and temperature sensitivity of *Populus tomentosa*

LIU Liang¹, LI Fei¹, GUO Lili¹, YANG Qingpeng², QIAO Yajun³, NIE Wei⁴, YANG Bin⁵, ZHANG Xixi¹, CAO Xu¹, LIANG Weijia¹, ZHENG Yunpu^{1,*}

1 School of Water Conservancy and Hydroelectric Power, Hebei University of Engineering, Handan 056038, China

2 Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110164, China

3 Ecology and Environment Bureau of Xiong'an New District in Hebei, Xiong'an 071700, China

4 School of Water Resources and Civil Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083, China

5 Department of Irrigation and Drainage, China Institute of Water Resources and Hydropower Research, Beijing 100048, China

Abstract: Stem respiration plays a pivotal role in forest ecosystem carbon cycling, and understanding further its response to

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31570402); 河北省自然科学基金面上项目 (C2016402088); 河北省高等学校青年拔尖人才计划项目 (BJ2016012); 河北省引进留学人员资助项目 (CN201702)

收稿日期: 2018-06-15; 网络出版日期: 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhengyunpu_000@sina.com

future climate warming has important significance for accurately estimating the carbon storage of forest ecosystems. To examine the seasonal variations of stem respiration of Chinese white poplar (*Populus tomentosa*), we measured stem respiration rate and stem temperature using the horizontally oriented soil chamber technique, from January 2016 to January 2017. We also conducted a 24 h measurement to examine the diurnal variation of stem respiration in May 2016. We found that (1) the stem respiration rate was positively related to stem temperature at night time ($R^2 = 0.88$), whereas the relationship between stem respiration rate and stem temperature featured a negative linear curve during day time ($R^2 = 0.96$); (2) the seasonal dynamics of the stem respiration rate followed the change of the stem temperature with a bell-shaped curve, and stem temperature explained 93% of the seasonal variation of stem respiration rate, with the temperature sensitivity (Q_{10}) of 2.62 over the entire observation period. The Q_{10} was obviously different among seasons, with a lower value found in the non-growing season (3.00), and a higher value in the growing season (1.95), indicating that the growth and maintenance respiration had different temperature responses; (3) the temperature-normalised stem respiration (R_{15}) also featured obviously diurnal and seasonal variations, where the R_{15} at night time and during the growing season were significantly higher than those of the daytime ($P < 0.01$), and non-growing season ($P < 0.05$). The principal factor responsible for the seasonal variation of R_{15} was the soluble sugar content in the growing season, and the starch content in the non-growing season. These results suggested that the stem respiration rate of Chinese white poplar was mainly disturbed by temperature at the diurnal scale, and closely related to the content and types of non-structural carbohydrates (soluble sugar and starch) and respiration component at seasonal scales, besides temperature.

Key Words: Chinese white poplar; stem respiration rate; Q_{10} ; diurnal dynamics; seasonal variation

森林自养呼吸过程是陆地生态系统碳循环的重要组成部分^[1],已经逐渐成为当前全球变化生态学研究领域的热点问题之一^[2,3]。以往的研究结果表明,森林生态系统总初级生产力的50—70%通过自养呼吸的形式进入大气^[4-6]。同时,树干呼吸作为森林生态系统碳循环过程的重要组成部分,约占整个森林生态系统自养呼吸的12—42%^[7]。尽管如此,树干呼吸相关研究却在整个森林生态系统碳循环研究中被关注的相对较少,以至于目前对于森林生态系统碳储量的估算还存在很大的不确定性^[4,6]。

树干呼吸(E_s)是一个非常复杂的生物学过程, CO_2 气体主要是由树干木质部、韧皮部和形成层等组织的活细胞通过生理的有氧呼吸代谢过程而产生^[5]。树干呼吸过程不仅受到温度、水分和光辐射等多种环境因素的影响^[2,7],而且还会根据树干液流、生长速率和林分状况的不同而发生明显变化^[1,3,6]。因此,难以准确判断究竟哪些关键因素直接决定着树干的呼吸过程。通常而言,温度作为重要的环境因素可能直接影响 E_s ^[8-10]。目前,大多数学者认为温度可能通过多个不同的途径对树干呼吸产生影响,主要包括温度升高增加细胞的呼吸速率,增加 CO_2 的扩散系数或者降低液流中溶解 CO_2 的浓度^[10-14]。以往许多研究已经发现 E_s 和树干温度之间具有较好的相关性^[11],故研究者往往利用以温度为变量的函数估算 E_s ,且认为 E_s 随着树干温度呈现指数增加的趋势,其与树干温度的关系一般表示为温度敏感指数(Q_{10})^[12-15]。然而,另外的一些相关研究却发现 E_s 和树干温度的相关性并不显著,甚至根本不存在相关性^[9,16],即使将 E_s 进行温度标准化校正后, E_s 在树种和林分间却仍存在较大的时空变率^[17]。因此,树干 E_s 及其对温度的响应(Q_{10})呈现出较大的时空变异性,以至于对森林生态系统碳储量的估算造成偏差^[3,6],这在一定程度上限制了森林碳平衡模型的发展^[4]。

以往大多数的研究表明,树干呼吸及其温度的敏感性随季节的不同而呈现出明显的动态变化特征^[10,13,16]。在不同季节里林木的光照条件、土壤水分状况、氮素利用率等都可能存在较大的差异^[15,17],从而导致树干内部的非结构性碳水化合物含量的改变^[12],最终造成树干 E_s 和 Q_{10} 的显著变异^[16,17]。杨庆朋^[18]对我国亚热带典型人工林连续2年的监测数据发现,3个树种生长季的 Q_{10} 值均明显低于非生长季,且将生长季和非生长季的数据整合一起得到的 Q_{10} 与单独生长季或非生长季的数据推求出的 Q_{10} 存在很大差异。 E_s 和

Q_{10} 的季节变异可能与树干体内非结构性碳水化合物的含量及形态的季节性变化存在一定关系,但还需要进一步验证^[18]。另外,为了深入理解树干呼吸不同组分对温度变化的响应机理,学者们从生理上将树干呼吸划分为提供能量合成新细胞的生长呼吸和维持细胞生命活动的维持呼吸两个部分^[19],并假设秋冬季树木停止生长后的树干呼吸即为维持呼吸,并认为维持呼吸对温度的响应在年际尺度上是恒定的^[19]。以往大多数研究发现维持呼吸对温度的响应较为敏感,而生长呼吸则对温度并不敏感^[20],故不同季节生长呼吸和维持呼吸所占的比例并不相同,也可能造成 Q_{10} 和 E_s 的季节性变异。此外,尽管 Q_{10} 和 E_s 作为生态系统过程模型的重要参数被广泛应用于预测未来气候变暖对陆地生态系统影响的模拟研究^[21],但该参数的估算却仅依赖于树干组织内的氮素含量^[3,8,15],而并未考虑 Q_{10} 和 E_s 的季节变异,从而导致对于陆地生态系统碳储量的估算存在很大的不确定性^[4,6,18]。

毛白杨(*Populus tomentosa*)作为华北平原区农田防护林的主栽树种之一,在该区域具有较大的分布面积和栽培规模。同时,农田防护林也是陆地生态系统的重要组成部分,但长期以来人们主要关注的是其经济价值和防护效益,而往往忽视其在陆地生态系统碳循环方面所起到的关键性作用。本研究以毛白杨为研究对象,连续监测毛白杨树干呼吸速率和树干温度变化,深入分析树干呼吸速率的昼夜变异以及季节性动态变化规律,旨在揭示影响毛白杨树干呼吸速率及其温度敏感性的潜在机理,以期为准准确估算陆地生态系统碳储量和预测全球变暖进程提供基本的数据支撑和理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究样地位于河北省邯郸市南郊区的典型毛白杨农田防护林内(东经 114°30',北纬 36°25')。研究区域属典型暖温带半湿润大陆性季风气候,日照充足,雨热同期,四季的交替明显。该地区多年平均降雨量 548.9 mm,主要集中在 7—8 月份,年平均气温 14℃,最冷月份(1 月)平均气温为 -2.5℃,最热月份(7 月)平均气温 27℃,全年无霜期 200 d,年日照 2500 h。研究样地内的土壤质地以粉砂和轻壤为主;pH 值较高,为 7.5—8.0;土壤有机质含量较低,为 6.0—10.0 g/kg;全 N 含量为 0.5—0.7 g/kg。

1.2 树干呼吸的测定

于 2015 年 11 月在试验区分别选取 3 个区域,在 3 个区域内分别选取生长良好的 6 棵毛白杨林木(共计 18 棵)用于树干呼吸速率和树干温度的连续监测(2016 年 1 月份—2017 年 1 月份,共计监测 23 次,具体日期见图 3)。其中 2016 年 4 月 26 日(116 天)对树干呼吸进行了 24 小时的监测,其余的树干呼吸监测时间为 8:00—20:00。

树干呼吸测定采用 Li-Cor 6400 便携式光合作用测量仪配套使用的呼吸测量气室。先将 PVC 环的一端切割成弧形以匹配树干的弧度,另一端磨平用以连接呼吸测量室。在选择毛白杨树干 1.5 m 高度处安装 PVC 环(内径 10 cm,深度 5 cm)。安装前轻微刮掉表层树皮,尽量确保树干表面的平整性,但不能损伤到形成层组织。用硅胶将呼吸环固定在树干表面上,检查其密封性,确保不漏气。在呼吸环的右侧 5 cm 位置钻取一个细孔,使 Li-Cor 6400 自带的温度探头刚好插进树干,在监测树干呼吸的同时测量树干温度。

测定树干呼吸时,将 Li-Cor 6400 呼吸测量室扣在树干上固定的呼吸环,每间隔 2—3 h 对 18 棵毛白杨树干呼吸及树干温度进行 1 次测定。对 18 棵树干呼吸及树干温度取平均值,作为每次测定的均值;对每天内的数据取平均值作为当天测定的均值。样地内林木及其测定位置的基本特征见表 1。根据毛白杨在本研究区的物候特征(展叶期为 4 月份,落叶期为 11 月份)将整个研究期划分为生长季(2016 年 5 月份—10 月份)和非生长季(2016 年 11 月份—2017 年 1 月份)。进入非生长季后树木开始落叶,研究区进入秋季,树木停止生长。本研究认为在非生长季测定的呼吸即是维持呼吸,而在生长季测定的呼吸则是生长呼吸和维持呼吸的总和^[19]。

表 1 毛白杨树干呼吸监测林木及样地特征

Table 1 Characteristics of sample trees and field study area of *Populus tomentosa*

实验区域 Study sites	测定高度和方向 Height and direction/m	测定点胸径 Diameter/cm	树龄 Age/a	树高 Height/m	株距 Row spacing/m
1#	1.5(南)	14.8±1.6	10	14.1±1.5	3.0
2#	1.5(南)	14.2±1.4	10	14.0±1.3	3.0
3#	1.5(南)	15.1±1.7	10	14.8±1.6	3.0

1.3 树干可溶性糖和淀粉的含量分析

每块样地附近随机选取 2 棵与测定树相似的样树,共计 6 棵白杨树,分别在生长季(2016 年 5 月 18 日,第 138 天)和非生长季(2016 年 11 月 23 日,第 327 天)使用生长锥钻取树芯样品,取样孔径 12 mm,取样深度 4 cm。考虑到树干内碳水化合物的日变化,故取样时间统一在 9:00—11:00 进行^[1]。将树芯样品于烘箱内在 75 °C 条件下烘干 72 h 至恒重。样品烘干后粉碎封闭储存。采用高压液相色谱法(HPLC)测定树芯样品中的淀粉和可溶性糖(蔗糖、葡萄糖、果糖)含量。

1.4 数据分析

为了计算树干呼吸速率,需要获得 PVC 环所围树干面积以及气室插入 PVC 环的有效深度。根据公式(1)计算 PVC 环所围的树干面积^[18]。

$$A = \frac{\pi^2}{720} D_c D_s \arcsin\left(\frac{D_c}{D_s}\right) \quad (1)$$

A 指 PVC 环所围的树干面积, D_c 指 PVC 环的直径, D_s 指树干直径。

根据公式(2)计算气室插入 PVC 环的有效深度^[18]。

$$H = (V_c - (D_c/2)^2 \pi d) / (D_c/2)^2 \pi \quad (2)$$

H 指有效插入深度, V_c 和 D_c 指树干上 PVC 环的体积和直径。

本研究采用公式(3)拟合树干呼吸速率和树干温度之间的关系^[22],按公式(4)计算温度敏感系数 Q_{10} ^[23]。

$$E_s = \beta_0 e^{\beta_1 T} \quad (3)$$

式中: β_0 为当树干温度为零时的树干 CO_2 释放通量; β_1 为温度系数。

$$Q_{10} = e^{10\beta_1} \quad (4)$$

式中: Q_{10} 为树干温度每增加 10°C 呼吸速率增加的倍数。

为了消除温度的干扰,比较相同树干温度时树干呼吸速率在不同时间和季节上的差异,需将毛白杨树干呼吸统一矫正为 15°C 时的呼吸速率(R_{15})^[21]。 R_{15} 由树干呼吸和树干温度的回归方程(E-T 曲线)得到。

本研究数据利用单因素方差分析的方法(ANOVA)比较林木组间的显著性差异($n=18$)。所有的统计分析均利用 SPSS 13.0 (Chicago, IL) 统计软件完成,所有作图均利用 Excel 软件实现。

2 结果与分析

2.1 毛白杨树干呼吸的日变化特征

2016 年 4 月 26 日(116 天),对毛白杨树干呼吸及树干温度进行 24 小时监测,结果显示毛白杨树干温度呈现出先升高后降低的变化趋势,且树干温度的最高值为 22.8°C,出现在下午 13:00,最低值为 15.3°C,出现在次日凌晨 5:00 时(图 1)。然而,毛白杨树干呼吸速率的变化趋势同树干温度的变化并不一致,具体表现为树干呼吸速率的最大值出现在傍晚约 19:00,树干呼吸速率最大值的出现相比树干温度最高值后滞了 8 h,且树干呼吸速率在白天随时间推移呈现出微弱降低的趋势,从早晨 7:00 的 1.0 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 逐渐降低为下午 15:00 的 0.76 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,尽管在下午 17:00 树干呼吸速率略微升高。本研究还发现毛白杨在夜间的树干呼吸速率明显高于白天,具体表现为毛白杨树干呼吸速率从下午 17:00 到傍晚 19:00 出现明显的跳

跃,树干呼吸速率由大约 $0.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 突然升高到最高值 $1.42 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 相比树干呼吸速率最低值增加 87% (图 1)。

对毛白杨树干温度和树干呼吸速率进行指数函数拟合的结果显示,毛白杨树干温度与树干呼吸速率存在较好的指数关系(E-T 曲线),但在白天(7:00—19:00)和夜间(19:00—7:00)存在明显的差异(图 2)。白天的毛白杨树干温度与树干呼吸速率呈现负相关的关系,树干温度解释了树干呼吸速率变化的 88%。然而,在夜间树干呼吸速率与温度之间表现为正相关关系,树干温度解释了树干呼吸速率 96%的变异(图 2)。

2.2 毛白杨树干呼吸及温度敏感性的季节动态特征

毛白杨树干呼吸速率在季节尺度上同树干温度的变化趋势具有较好的一致性(图 3)。在整个观测期内,毛白杨树干温度和树干呼吸速率均随季节变化呈现出先升高后降低的变化趋势,树干呼吸的变化范围为 $0.11\text{—}2.63 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 树干温度的波动范围为 $1.8\text{—}33^\circ\text{C}$ 。毛白杨树干呼吸在春季(4 月初)开始升高,并在夏季(8 月末)达到最高值 $2.63 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 而后随气温的降低逐渐下降,在冬季(12 月中旬)达到最低值 $0.11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (图 3)。在整个观测期内毛白杨树干呼吸速率同树干温度之间也存在着较好的指数函数关系(E-T 曲线),树干温度可以解释毛白杨树干呼吸速率季节变异的 93%,毛白杨树干呼吸的温度敏感性指数(Q_{10})为 2.62(图 4)。

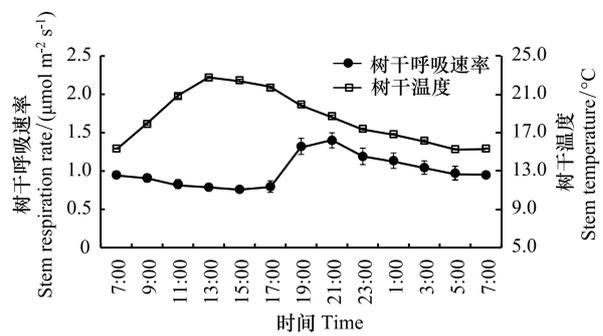


图 1 生长季树干温度和树干呼吸速率的日变化 (\pm 标准误, $n = 18$)

Fig. 1 Diurnal variation of stem respiration and stem temperature during growing season (\pm SE, $n = 18$)

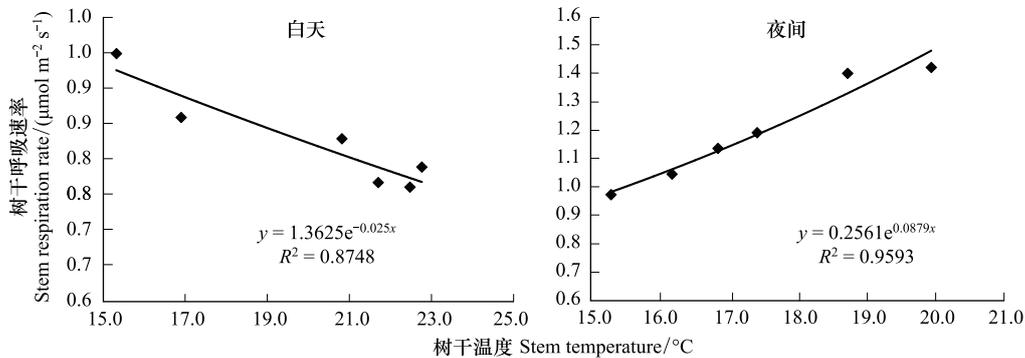


图 2 日变化尺度上树干呼吸和树干温度的关系

Fig.2 Relationships between stem respiration and stem temperature during diurnal variation

根据毛白杨物候特征,将整个研究期划分为生长季和非生长季,结果显示生长季和非生长季的树干呼吸和树干温度之间都存在指数函数关系(生长季 $R^2 = 0.68$, 非生长季 $R^2 = 0.79$),表明树干温度在生长季和非生长季可以分别解释树干呼吸季节变化的 68%和 79%(图 5)。另外,本研究结果还显示,非生长季树干呼吸的温度敏感性系数($Q_{10} = 3.00$)明显高于生长季($Q_{10} = 1.95$)(图 5)。

本研究结果显示,毛白杨树干呼吸在白天的 R_{15} 为 $0.58 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 显著高于白天的 R_{15} 值 $0.35 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($p < 0.01$, 图 6)。在季节尺度上 R_{15} 的变化却与温度变化呈现比较一致的趋势。生长季毛白杨树干呼吸(生长呼吸与维持呼吸之和)的 R_{15} 为 $0.65 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 显著高于非生长季毛白杨树干呼吸(维持呼吸)的 R_{15} 值 $0.52 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($p < 0.05$, 图 6)。

2.3 树干呼吸速率与树干非结构性碳水化合物的关系

本研究结果显示,毛白杨树干可溶性糖和淀粉的含量在不同季节间的差异显著,且生长季毛白杨树干可溶

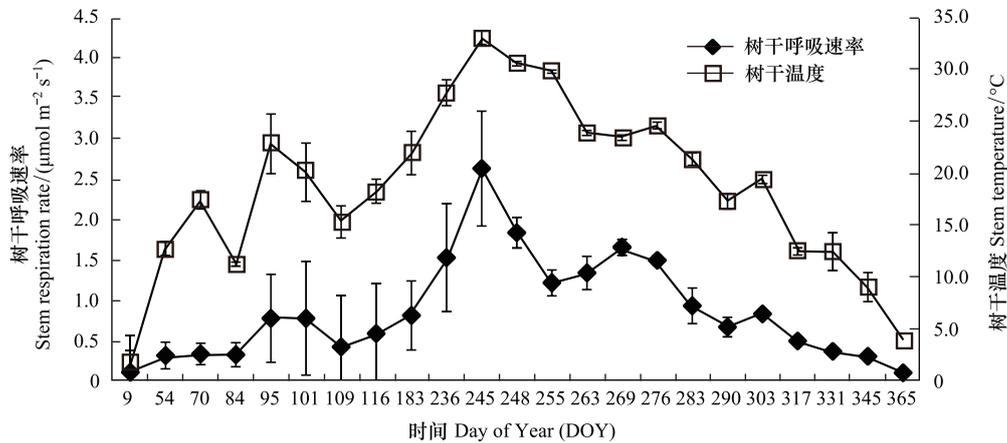


图3 树干呼吸和树干温度的季节变化(±标准误, $n=18$)

Fig.3 Seasonal variation of stem respiration and stem temperature (\pm SE, $n=18$)

性糖及淀粉的含量均明显高于非生长季($p<0.05$, 图7)。具体而言,生长季毛白杨树干的可溶性糖含量为86.69 mg/g,而非生长季的可溶性糖含量降低为63.83 mg/g,即毛白杨生长季的树干可溶性糖含量比非生长季增加36%。相似地,生长季毛白杨树干的淀粉含量为26.24 mg/g,明显高于非生长季的淀粉含量(18.24 mg/g)44%。

本研究分别拟合了生长季和非生长季毛白杨树干呼吸(R_{15})与树干可溶性糖或淀粉含量的线性关系(图8)。拟合结果显示,就生长季而言,毛白杨树干的可溶性糖含量与 R_{15} 的相关性($R^2=0.52$)高于淀粉($R^2=0.35$);相反,毛白杨树干的淀粉含量与 R_{15} 在非生长季的线性关系($R^2=0.59$)相比可溶性糖含量与 R_{15} 的相关性更好($R^2=0.50$)。

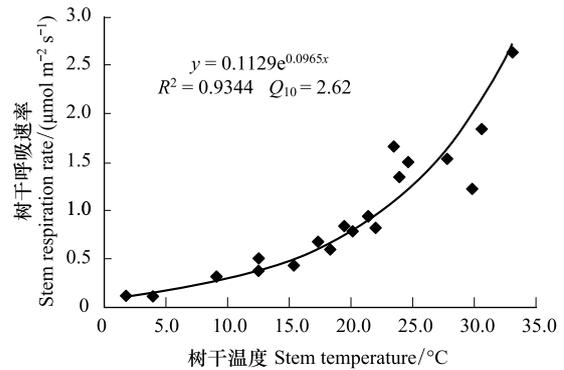


图4 整个研究期树干呼吸和树干温度的关系

Fig. 4 Relationships between stem respiration and stem temperature during the observation periods

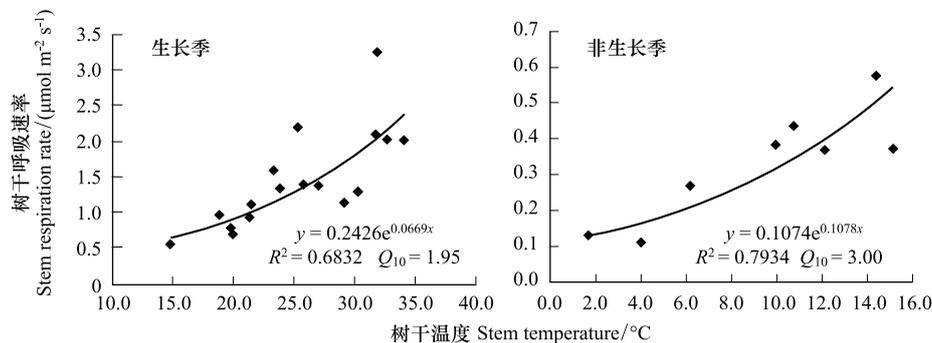


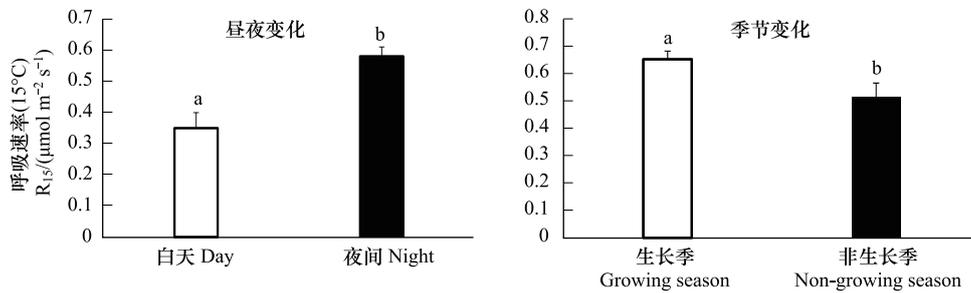
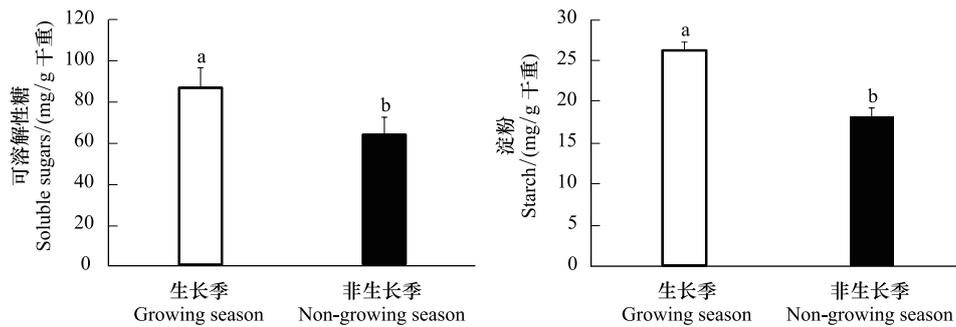
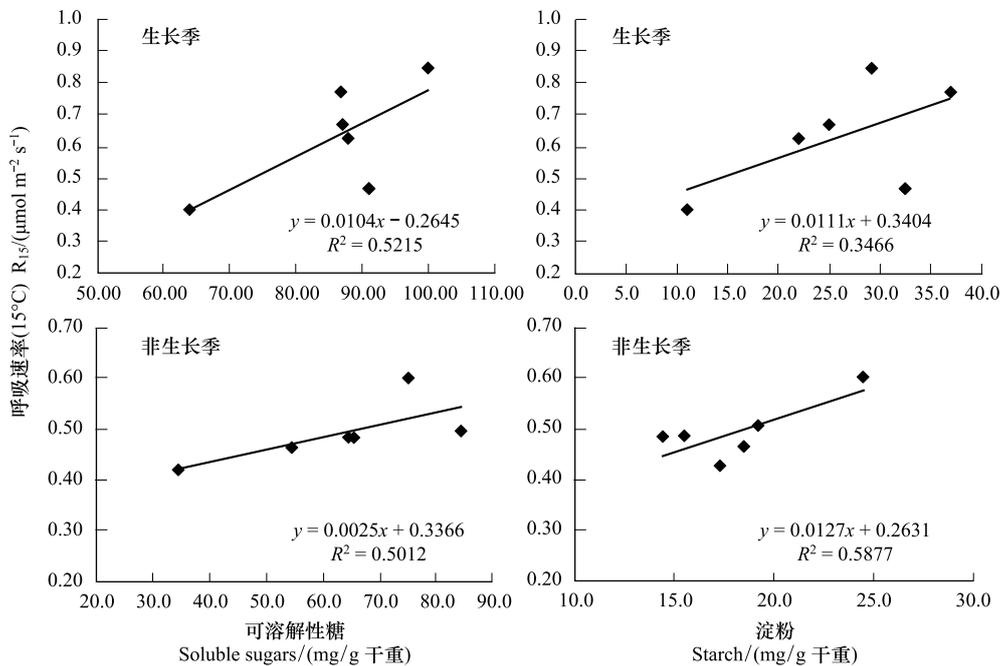
图5 生长季和非生长季树干呼吸与树干温度的关系

Fig.5 Relationships between stem respiration and stem temperature during growing season and non-growing season

3 讨论

3.1 树干呼吸日变化分析

树干呼吸日变化往往会受到树干温度和树干液流的影响,且树干温度和树干液流存在明显的昼夜变

图 6 温度矫正树干呼吸的昼夜变化和季节变异(\pm 标准误, $n=18$)Fig.6 Diurnal and seasonal variations of temperature-normalised stem respiration (\pm SE, $n=18$)图 7 树干可溶性糖和淀粉含量的季节变化(\pm 标准误, $n=6$)Fig.7 Seasonal variations of the stem soluble sugar and starch contents (\pm SE, $n=6$)图 8 树干可溶性糖和淀粉浓度与 R_{15} 在不同季节的关系Fig.8 Relationships of soluble sugars and starch with R_{15} in the growing season and non-growing season

化^[24],导致影响树干呼吸日变化的机理极其复杂,以至于目前对于森林碳储量的估算还存在很大的不确定性^[8,10]。以往的大多数研究结果表明,森林树干呼吸日变化曲线为双峰型^[19]和单峰形^[25],且树干呼吸速率最大值出现在 16:00—20:00 时,而最小值则出现于 4:00—10:00^[25]。同时,另有相关研究结果发现树干呼吸

通常滞后于树干温度约2—3个小时^[26]。然而,本研究结果显示毛白杨树干呼吸昼夜动态变化呈单峰型曲线,其峰值出现在傍晚大约19:00时,且树干温度与树干呼吸在白天呈现出相反的变化趋势。以往的相关研究也发现类似的现象,Zhu等^[27]在对木荷树干呼吸的研究中发现在7月份,树干呼吸和树干温度呈现出负相关的现象,并解释为由于高温抑制了树干呼吸作用,导致了树干呼吸速率的降低。王秀伟等^[28]的研究也发现,3个树种(落叶松、水曲柳、白桦)的树干呼吸与树干温度在6月份呈现出相反的趋势,其原因可能是白天树干液流速度大,树干呼吸产生的部分CO₂可能通过植物的蒸腾作用而进入大气中,故低估了树干呼吸的测量值,从而导致树干表面CO₂释放在夜间高于白天。本研究监测显示在4月份树干温度最大值为22.76℃,故不可能是高温抑制树干呼吸,而应该是白天树干液流带走部分CO₂气体而造成的,即造成树干呼吸峰值出现在傍晚时的主要原因是由于白天树体内部生成的部分CO₂气体被树干液流运输至叶片并通过蒸腾作用释放大气中^[29]。事实上,以往的大多数研究也发现树干呼吸与树干液流之间存在显著的负相关关系^[27,30],树体内部细胞代谢过程产生的CO₂气体并不会全部通过树皮扩散到外界大气中,而是一部分CO₂气体溶解于树干液流中并向上运输,最终通过叶片气孔释放大气环境,以至于许多研究发现树干呼吸峰值出现在温度较低的夜间^[29,31]。另外,本研究分别拟合白天和夜间毛白杨树干呼吸对温度响应的曲线,结果显示树干呼吸和树干温度在夜间的相关系数高于白天,这可能是由于夜间受到液流的干扰小,树干呼吸对温度的响应更加敏感,而白天液流对树干呼吸的干扰较大,从而降低了树干呼吸对温度响应的敏感性。然而,液流对树干呼吸速率的影响程度在不同季节、不同气候条件甚至不同树种间存在很大的变异^[27,29]。因此,目前关于液流对树干呼吸产生影响的潜在机理还存在较大争议^[27,28],有待于在不同森林类型中更进一步的深入探讨和研究。

3.2 树干呼吸及温度敏感性的季节变化规律

在整个观测期内树干呼吸呈现出明显的季节变化规律(图3),且同树干温度具有很好的相关性($R^2 = 0.93$,图4),表明在季节变化的尺度上树干温度可能是控制树干呼吸的主要因素之一,因为在较高树干温度时树体内部细胞的线粒体呼吸速率增大,从而增加CO₂气体的释放大,而且还会提高CO₂气体从树体内部到外界大气的扩散系数^[21]。另外,本研究分别拟合生长季和非生长季E-T曲线的结果表明,相对于生长季而言,非生长季毛白杨树干呼吸与温度之间具有更好的指数回归关系(非生长季时的 R^2 高于生长季),该结果与Ryan的研究结论一致^[32]。本研究结果表明,在非生长季树干呼吸全部为维持呼吸,维持呼吸对温度的响应更加敏感,故其相关性更高,回归系数更大。然而,在生长季所测树干呼吸为生长呼吸与维持呼吸之和,生长呼吸对温度的响应不敏感。因此,生长季树干呼吸与温度的回归系数较小。同样,王森等的研究也发现幼树的树干呼吸与温度的相关性比老树较差,主要是由于幼树处于快速生长阶段,故其生长呼吸部分占总呼吸的比例较大,从而导致树干呼吸与树干温度相关性的下降^[25]。此外,以往大多数研究结果表明树干呼吸温度敏感性(Q_{10})随着物种、气候条件、底物供应状况等的变化而发生改变^[30,33],树干呼吸 Q_{10} 值的变化范围为1.0—4.4^[34-35]。本研究结果显示,毛白杨树干呼吸非生长季的 Q_{10} 值(3.00)高于生长季的 Q_{10} 值(1.95),非生长季树干呼吸主要为维持呼吸,这也表明维持呼吸对温度的响应更加敏感。然而,利用整个观测期数据拟合得到的 Q_{10} 为2.62,与在生长季和非生长季拟合出的 Q_{10} 也存在很大的不同,表明在不同的时间尺度上,利用E-T曲线拟合出的温度敏感指数存在很大的变异。因此,基于生态系统过程模型预测森林生态系统碳循环过程对气候变暖响应的相关研究应该充分考虑到森林树干呼吸过程在不同季节(生长季和非生长季)响应温度变化存在差异的情况。

3.3 可溶性糖与淀粉的季节变化对树干呼吸的影响

毛白杨生长季的 R_{15} 显著高于非生长季,表明除温度以外的其他因素也可能在毛白杨树干呼吸季节变化中起作用。本研究对不同季节树体内非结构性碳水化合物含量(可溶性糖和淀粉)测定的结果显示,生长季毛白杨树干中的可溶性糖和淀粉含量均显著高于非生长季,表明毛白杨生长季 R_{15} 高于非生长季的原因可能是由于生长季可利用的呼吸底物(非结构性碳水化合物)含量比非生长季更高而造成的。以往的一些研究结果也表明非结构性碳水化合物含量与树干呼吸之间存在着密切的相关性^[21,36]。例如,Maier等发现火炬松树

体组织中的非结构性碳水化合物含量与树干呼吸存在明显的正相关关系^[21]。在生长季树干中可溶性糖与 R_{15} 存在更好的相关关系;而在非生长季树干中的淀粉与 R_{15} 存在更好的相关关系。这表明在非生长季树干呼吸的主要底物形式为淀粉, 树体内储存的大量淀粉物质被消耗用于林木维持呼吸过程, 以至于树干组织的非结构性碳水化合物含量降低^[37];然而, 生长季树干呼吸的底物主要以可溶性糖为主, 且林木通过光合作用过程生成大量非结构性碳水化合物^[37], 并迅速以可溶性糖的形式运送至树体用于树干呼吸过程, 进一步为林木新陈代谢过程提供能量。

4 结论

本研究发现毛白杨树干呼吸的 Q_{10} 在不同季节存在明显变异, 且生长季 Q_{10} 值(1.95)显著低于非生长季 Q_{10} 值(3.00), 表明毛白杨树干呼吸不同组分对温度响应的敏感程度并不相同。另外, 生长季树体内的可溶性糖含量与树干呼吸具有较好的相关性, 但非生长季淀粉含量同树干呼吸的相关性更加明显, 表明呼吸底物类型及其供应状况(非结构性碳水化合物)在一定程度上决定着毛白杨的树干呼吸速率及其温度敏感性, 即毛白杨树干呼吸的温度敏感性(Q_{10})其实并非为呼吸过程对温度的真实响应, 而是受其他多种因素(如呼吸底物类型、底物供应状况等)和生理过程共同影响的表观温度敏感性(Apparent Q_{10})。因此, 利用生态系统过程模型估算森林生态系统呼吸非常有必要将树干总呼吸区分为生长呼吸和维持呼吸, 并分别计算两者的温度敏感性, 避免利用树干总呼吸的表观 Q_{10} 直接估算森林生态系统呼吸而带来的误差, 以至于高估气候变暖对树干呼吸过程的影响, 进而低估森林生态系统呼吸对未来气候变暖的反馈能力。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] King A W, Gunderson C A, Post W M, Weston D J, Wullschlegel S D. Plant respiration in a warmer world. *Science*, 2006, 312(5773): 536-537.
- [3] da Costa A C L, Metcalfe D B, Doughty C E, de Oliveira A A R, Neto G F C, da Costa M C, de Athaydes Silva Junior J, Aragão L E O C, Almeida S, Galbraith D R, Rowland L M, Meir P, Malhi Y. Ecosystem respiration and net primary productivity after 8-10 years of experimental through-fall reduction in an eastern Amazon forest. *Plant Ecology & Diversity*, 2014, 7(1-2): 7-24.
- [4] 涂洁, 樊后保, 王勇刚, 李志鹏. 各径级马尾松树干 CO_2 释放速率及其温度敏感性. *林业科学*, 2017, 53(10): 154-159.
- [5] Rowland L, Hill T C, Stahl C, Siebicke L, Burbank B, Zaragoza-Castells J, Ponton S, Bonal D, Meir P, Williams M. Evidence for strong seasonality in the carbon storage and carbon use efficiency of an Amazonian forest. *Global Change Biology*, 2014, 20(3): 979-991.
- [6] Xu M, DeBiase T A, Qi Y, Goldstein A, Liu Z G. Ecosystem respiration in a young ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains, California. *Tree Physiology*, 2001, 21(5): 309-318.
- [7] Yang Y, Zhao M, Xu X T, Sun Z Z, Yin G D, Piao S L. Diurnal and seasonal change in stem respiration of *Larix principis-rupprechtii* Trees, Northern China. *PLoS One*, 2014, 9(2): e89294.
- [8] 赵广, 刘刚才, 朱万泽. 贡嘎山峨眉冷杉树干呼吸空间特征及其对温度的响应. *生态学报*, 2018, 38(8): 2732-2742.
- [9] 黄玮, 朱锦懋, 阮宏华, 黄儒珠, 王健, 郑怀舟. 树干 CO_2 释放速率影响因素研究进展. *生态学杂志*, 2010, 29(4): 790-797.
- [10] McGuire M A, Cerasoli S, Teskey R O. CO_2 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(8): 2159-2168.
- [11] 许飞, 王传宽. 温带 4 种针叶树种春、秋季季节树干维持呼吸的日动态. *生态学报*, 2015, 35(10): 3233-3243.
- [12] 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.
- [13] Lavigne M B. Comparing stem respiration and growth of jack pine provenances from northern and southern locations. *Tree Physiology*, 1996, 16(10): 847-852.
- [14] 马玉娥, 项文化, 雷丕锋. 林木树干呼吸变化及其影响因素研究进展. *植物生态学报*, 2007, 31(3): 403-412.
- [15] Ceschia E, Damesin C, Lebaube S, Pontailler J Y, Dufrêne É. Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Science*, 2002, 59(8): 801-812.

- [16] 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.
- [17] Damesin C, Ceschia E, Le Goff N, Ottorini J M, Dufréne E. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytologist*, 2002, 153(1): 159-172.
- [18] Yang Q P, Xu M, Chi Y G, Zheng Y P. Relationship between stem CO₂ efflux and stem temperature at different measuring depths in *Pinus massoniana* trees. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(4): 229-235.
- [19] Maier C A. Stem growth and respiration in loblolly pine plantations differing in soil resource availability. *Tree Physiology*, 2001, 21(16): 1183-1193.
- [20] 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.
- [21] Maier C A, Johnsen K H, Clinton B D, Ludovici K H. Relationships between stem CO₂ efflux, substrate supply, and growth in young loblolly pine trees. *New Phytologist*, 2010, 185(2): 502-513.
- [22] Lavigne M B. Differences in stem respiration responses to temperature between balsam fir trees in thinned and unthinned stands. *Tree Physiology*, 1987, 3(3): 225-233.
- [23] Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 1998, 4(2): 217-227.
- [24] 刘潇潇, 何秋月, 闫美杰, 李国庆, 王仕稳, 杜盛. 黄土丘陵区辽东栎群落优势种和主要伴生种树干液流动态特征. *生态学报*, 2018, 38(13): 4744-4751.
- [25] 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.
- [26] 陆彬. 小兴安岭典型森林群落生长季土壤呼吸及树干呼吸特征[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2010.
- [27] Zhu L W, Zhao P, Cai X A, Zeng X P, Ni G Y, Zhang J Y, Zou L L, Mei T T, Yu M H. Effects of sap velocity on the daytime increase of stem CO₂ efflux from stems of *Schima superba* trees. *Trees*, 2012, 26(2): 535-542.
- [28] 王秀伟, 毛子军, 孙涛, 吴海军. 春、秋季节树干温度和液流速度对东北3树种树干表面CO₂释放通量的影响. *生态学报*, 2011, 31(12): 3358-3367.
- [29] 许飞, 王传宽. 4种温带针叶树种树干CO₂释放通量的季节动态及其驱动因子. *植物生态学报*, 2017, 41(4): 396-408.
- [30] McGuire M A, Teskey R O. Microelectrode technique for in situ measurement of carbon dioxide concentrations in xylem sap of trees. *Tree Physiology*, 2002, 22(11): 807-811.
- [31] Teskey R O, McGuire M A. Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and branches of trees. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 25(11): 1571-1577.
- [32] Ryan M G. Growth and maintenance respiration in stems of *Pinus contorta* and *Picea engelmannii*. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, 20(1): 48-57.
- [33] 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.
- [34] 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.
- [35] Bosc A, De Grandcourt A, Loustau D. Variability of stem and branch maintenance respiration in a *Pinus pinaster* tree. *Tree Physiology*, 2003, 23(4): 227-236.
- [36] Bader M K F, Mildner M, Baumann C, Leuzinger S, Körner C. Photosynthetic enhancement and diurnal stem and soil carbon fluxes in a mature Norway spruce stand under elevated CO₂. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 124: 110-119.
- [37] Regier N, Streb S, Zeeman S C, Frey B. Seasonal changes in starch and sugar content of poplar (*Populus deltoides* × *nigra* cv. Dorskamp) and the impact of stem girdling on carbohydrate allocation to roots. *Tree Physiology*, 2010, 30(8): 979-987.