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

许 飞 王传宽*

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘 要 树干CO₂释放通量(E_s)是森林生态系统碳收支的重要组分, 但是目前对 E_s 的季节动态和树种间差异的调控认识不足。该文采用红外气体分析法于2013年7–10月和2014年3–7月原位测定了东北温带森林中4个针叶树种(红松(*Pinus koraiensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)和落叶松(又名兴安落叶松)(*Larix gmelinii*))的 E_s 、树干温度(T_s)等因子, 旨在比较分析 E_s 的季节动态和树种间差异及其驱动因子。结果发现: 整个测定期间4个树种 E_s 的时间动态总体上与 T_s 变化一致, 峰值出现在温度较高和生长迅速的夏季(5月末–7月初), 最小值则出现在温度较低的春季(3月末–4月末)或秋季(10月)。 T_s 分别解释了所有树种生长季(5–9月)和非生长季(其他月份) E_s 变异性的42%–91%和56%–89%。进一步分析发现, 除了 T_s 之外, 生长季期间4个树种的 E_s 与日胸围生长量、樟子松和落叶松的 E_s 与空气相对湿度、樟子松的 E_s 与边材氮浓度也显著相关。这些结果表明 T_s 是影响 E_s 的主导环境因子, 但影响程度随树种、生长节律变化而变化。同一树种生长季的 E_s 显著高于非生长季, 而同一季节不同树种之间 E_s 差异显著。生长季不同树种 E_s 的温度系数(Q_{10} 值)的差异不显著(波动在1.64–2.09之间), 但在非生长季却存在显著性差异(波动在1.80–3.14之间); 并且红皮云杉、樟子松和落叶松生长季的 Q_{10} 值均显著低于非生长季, 说明不同树种 E_s 对温度变化响应的差异主要表现在非生长季。上述这些温带针叶树 E_s 的季节和种间变化受温度等多因子联合驱动, 因此采用单一的 E_s 温度响应方程会增大 E_s 年通量估测的不确定性。

关键词 树干CO₂释放通量; 季节变化; 种间差异; 驱动因子; 温带森林; 温度

引用格式: 许飞, 王传宽 (2017). 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, 41, 396–408. doi: 10.17521/cjpe.2016.0191

Seasonality and drivers of stem CO₂ efflux for four temperate coniferous tree species

XU Fei and WANG Chuan-Kuan*

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

Abstract

Aims Stem CO₂ efflux (E_s) is an important component of annual carbon budget in forest ecosystems, but how biotic and environmental factors regulate seasonal and inter-specific variations in E_s is poorly understood. The objectives of this study were: (1) to compare seasonal dynamics in E_s for four temperate coniferous tree species in northeastern China, including Korean pine (*Pinus koraiensis*), Korean spruce (*Picea koraiensis*), Mongolian pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*), and Dahurian larch (*Larix gmelinii*); and (2) to explore factors driving the inter-specific variability in E_s during the growing and non-growing seasons.

Methods Ten to twelve trees for each tree species were sampled for E_s and stem temperature at 1 cm depth beneath the bark (T_s) measurements *in situ* with an infrared gas analyzer (LI-6400 IRGA) and a digital thermometer, respectively, from July to October 2013 and March to July 2014. The daily stem circumference increment (S_i), sapwood nitrogen concentration ([N]), and related environmental factors were monitored simultaneously.

Important findings The temporal variation in E_s for the four tree species overall followed the changes in T_s throughout the study period, with the maxima occurring in the summer months (late May to early July) characterized by higher temperature and more rapid stem growth and the minima in spring (late March to April) or autumn (October) having lower temperature. T_s accounted for 42%–91% and 56%–89% of variations in E_s during the growing (May to September) and non-growing (other months) seasons, respectively. Furthermore, apart from T_s , we also found significant regression relationships between E_s and S_i , relative air humidity and [N] during the

收稿日期Received: 2016-05-31 接受日期Accepted: 2017-04-05

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn)

growing season, but their forms and correlation coefficients were species-dependent. These results indicated that T_s was the dominant environmental factor affecting seasonal variations in E_s , but the magnitude of the effect varied with tree species and growth rhythm. Mean E_s for each of the four tree species was significantly higher in the growing season than in the non-growing season, whereas within the season there were also significant differences in mean E_s among the tree species (all $p < 0.05$). The temperature sensitivity of E_s (Q_{10} value) did not differ significantly among the tree species during the growing season, ranging from 1.64 for Dahurian larch to 2.09 for Mongolian pine, but did differ during the non-growing season which varied from 1.80 for Korean pine to 3.14 for Dahurian larch. Moreover, Korean spruce, Mongolian pine and Dahurian larch had significantly greater Q_{10} values in the non-growing season than in the growing season ($p < 0.05$). These findings suggested that the differences of the response of E_s to temperature change for different tree species were mainly from the non-growing season. Because the seasonality and inter-specific variability in E_s for these temperate coniferous tree species were primarily controlled by multiple factors such as temperature, we conclude that using a single annual temperature response curve to estimate the annual E_s may lead to more uncertainty.

Key words stem CO₂ efflux; seasonal dynamics; inter-specific variations; driving factors; temperate forest; temperature

Citation: Xu F, Wang CK (2017). Seasonality and drivers of stem CO₂ efflux for four temperate coniferous tree species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 396–408. doi: 10.17521/cjpe.2016.0191

树干CO₂释放通量(E_s)占树木自养呼吸的15%–45% (Ryan *et al.*, 1994; Maier *et al.*, 2004; 肖复明等, 2005), 是树木和森林生态系统年碳平衡的重要组成部分。 E_s 能消耗森林生态系统总初级生产力的8%–13%, 对森林生产力有重要的影响(Ryan *et al.*, 1994; Maier *et al.*, 2004; Zha *et al.*, 2004)。因此, 揭示 E_s 的时空动态及其控制因子有助于正确评估 E_s 在树木和森林年碳收支中的作用, 加深我们对森林碳循环过程的理解。

E_s 存在季节变化已是毋庸置疑的事实。以往大量研究表明 E_s 的季节动态随气候带、森林类型和立地特征而变化(Zha *et al.*, 2004; Cavaleri *et al.*, 2006; Brito *et al.*, 2010; Araki *et al.*, 2015)。绝大多数温带和北方森林树木 E_s 的经典季节变化模式为: 在温度高、树干生长快速的夏季达到高峰值, 在低温、树干生长停止的秋冬季减小到最小值(Lavigne & Ryan, 1997; Zha *et al.*, 2004; Gruber *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2012a); 相反, 处于终年温暖、树干全年生长的热带地区树木的 E_s 的季节动态格局更加复杂化, 比如干旱季节的 E_s 低于(严玉平等, 2008; Stahl *et al.*, 2011)或高于(Zach *et al.*, 2010)湿润季节, 或者季节变化不明显(但有波动; Cavaleri *et al.*, 2006)。因此, 充分了解不同气候带下各树种 E_s 的季节变异规律是准确估算该区域树木和林分水平 E_s 的首要步骤。但是, 若要建立稳健实用高精度的 E_s 模型则需要详细掌握驱动各森林树种 E_s 时间变异的生物和环境因子的信息。温带和北方的 E_s 研究表明, 温度是造成该区域

树种 E_s 季节性波动的主导因子。很多学者发现 E_s 的季节变化总体上追随温度的变化, 温度解释了 E_s 季节变化50%以上的变异(Zha *et al.*, 2004; Brito *et al.*, 2010; Araki *et al.*, 2015)。此外, 底物供应(Maier *et al.*, 2010)、形成层活动(Gruber *et al.*, 2009)、树干生长(Brito *et al.*, 2010; Araki *et al.*, 2015)、边材氮浓度(Maier, 2001; 孙涛等, 2015)、树干CO₂透性(Joseph & Kelsey, 2004)等生物因子和土壤养分(Maier, 2001)、土壤含水量(许飞和王传宽, 2015)等环境因子也在一定程度上共同调节 E_s 的季节变化。但对热带森林而言, 温度对 E_s 季节变化的作用明显减弱(除严玉平等(2008)外)。几个在热带低地或山地森林进行的研究指出, 温度对其森林树种 E_s 季节变化的影响微乎其微, 而树种的物候(Cavaleri *et al.*, 2006)和生长节律、液流速度(Katayama *et al.*, 2016)、底物供应(Zach *et al.*, 2010)、土壤含水量(Stahl *et al.*, 2011)等生物或非生物因子才是主导该区域 E_s 季节变化的主要因素。另外, 虽然目前有许多研究指出同一树种内不同树木个体间和同一树木个体内不同部位间的 E_s 存在很大差异(Ceschia *et al.*, 2002; Bowman *et al.*, 2005; Yang *et al.*, 2012b), 但是树种间的差异同样不可忽视。例如, 共存于同一气候区域下中国东北地区生长季(6–9月)的14个温带针阔叶树种间的 E_s 差异可达2倍多(许飞等, 2011), 而西班牙中部地区非生长季(秋季)的6个温带阔叶树种的 E_s 甚至可达到近3倍的差异(Rodríguez-Calcerrada *et al.*, 2015)。然而目前关于引起 E_s 种间差异原因的探究实验比较

少。Rodríguez-Calcerrada等(2015)报道边材的非结构性碳水化合物浓度是造成休眠季节6个阔叶树种 E_s 种间变异的主要因子。许飞等(2011)指出树木生长节律、土壤养分状况和树皮的解剖结构等是引起生长季14个温带树种 E_s 种间差异的重要因素。因此,广泛而深入地研究不同气候带、不同地区各树种 E_s 季节动态过程和种间差异以及相关的驱动因子,全面了解各生物和环境因子对 E_s 季节和种间变异的调控机理,减少生态系统、区域乃至全球基于过程的森林碳平衡模型的不确定性(Yang *et al.*, 2016),提高其模拟和预测精度,是当前迫切需要解决的问题。

地处中高纬度的东北温带森林不仅森林面积和蓄积量大,而且对气候变化十分敏感,因此在维持陆地生态系统碳平衡方面起着无可替代的作用(王传宽和杨金艳, 2005)。目前虽然对本地区森林的主要组成树种 E_s 的时空动态规律及其与相关影响因子的关系已有一些探索(Wang *et al.*, 2003; 王淼等, 2008; 石新立等, 2010; 王秀伟等, 2011; 许飞等, 2011; Yang *et al.*, 2012a; 孙涛等, 2015; 许飞和王传宽, 2015),但是对于生物和环境因子对 E_s 的调控机理和导致 E_s 种间变异的原因仍知之甚少。为此,本研究以东北东部山区4个常见的主要针叶树种——红松(*Pinus koraiensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)和落叶松(又名兴安落叶松)(*Larix gmelinii*)为研究对象,采用红外气体分析法测定其 E_s 以及相关的生物和环境因子的季节动态,旨在探究引起季节内(生长季和非生长季) E_s 变化和种间 E_s 差异的原因,为减少森林碳平衡模型估算的不确定性和提高模型估测精度提供理论依据和基础数据。具体研究目标包括: (1)探索4个树种的 E_s 以及相关的生物和环境因子的季节动态及其关系; (2)比较不同树种、不同季节的 E_s 及其温度系数(Q_{10} 值)的差异。我们假设: (1) 4个树种季节内

E_s 的变化主要受温度驱动,但其他的生物和环境因子也在共同影响其季节内动态,且影响强度与树种有关; (2)生长季的 E_s 显著高于非生长季,而 Q_{10} 值则是非生长季显著高于生长季,这种趋势与树种无关。

1 材料和方法

1.1 研究地区概况和实验设计

研究地设在黑龙江帽儿山森林生态站(45.40° N, 127.67° E)。平均海拔400 m, 平均坡度3°–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。1989–2009年平均年降水量和潜在蒸发量分别为629 mm和864 mm; 年平均气温、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天。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。有关林分特征和立地状况参见文献(Wang *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2014)。

在红松、红皮云杉、樟子松和落叶松等4个冠层已经郁闭的人工林内,根据林分内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10–12株(基本涵盖本地区各树种的最大径级),以进行 E_s 测定,其基本属性见表1。

1.2 E_s 及其影响因子测定

采用红外气体分析法原位测定 E_s (Xu *et al.*, 2000)。实验开始前,先在样树树干北面的胸径(DBH, 约离地1.3 m)处安装高5.0–6.0 cm、内径10.4 cm的可连接LI-6400便携式CO₂/H₂O分析仪(LI-COR, Lincoln, USA) 6400-09同化室的PVC呼吸环。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;呼吸环完全固定后,采用注水

表1 测定样树的基本特征

Table 1 Basic characteristics of the sampled trees

树种 Species	叶性状 Leaf trait	样本数 Sample size	胸径 Diameter at breast height (cm)		边材体积 Sapwood volume (cm ³)			
			范围 Range	平均值±标准误差 Mean ± SE	范围 Range	平均值±标准误差 Mean ± SE	范围 Range	平均值±标准误差 Mean ± SE
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	常绿 Evergreen	11	8.0–30.1	18.7 ± 2.2 ^b	35.7–297.5	115.5 ± 26.2 ^b		
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	常绿 Evergreen	10	17.2–43.4	29.1 ± 2.9 ^a	115.1–389.0	285.7 ± 30.5 ^a		
樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	常绿 Evergreen	11	18.9–34.3	25.6 ± 1.6 ^{ab}	187.2–381.3	287.4 ± 17.7 ^a		
落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	落叶 Deciduous	12	11.7–46.4	28.2 ± 3.2 ^a	34.2–208.6	131.2 ± 15.6 ^b		

a和b表示显著性差异组别($\alpha = 0.05$)。

a and b in the table represent the significant difference group at $\alpha = 0.05$ level.

法测定其体积,用于计算 E_s 。整个测定期间呼吸环位置保持不变,以便连续测定。

2013年7–10月和2014年3–7月,采用LI-6400便携式CO₂/H₂O分析系统(IRGA, LI-COR, Lincoln, USA)几乎每月测定1次 E_s 的昼间动态。测定从日出(6:00)开始,日落(19:00)结束,每2 h测定1次,连续测定5–7次 E_s 。限于人力、仪器和样地距离,每天只能测定一个树种的昼间变化;而且在某些月份,频繁的降雨(图1)导致个别树种未能进行昼间动态测定,造成数据缺失,如落叶松缺少2013年8月和2014年5月的数据。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5 s(生长季)或10 s(非生长季)记录一个CO₂浓度值、连续取样2 min,然后根据同化室中CO₂浓度随时间的变化曲线计算 E_s 。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_s , °C)。

采用自制带状测径器(band dendrometer)监测 E_s 测定样木的胸围生长量。2009年5月在PVC环上方安装由不锈钢带和适用于不同树干直径范围的不锈钢弹簧组成的带状测径器。2013年5–11月和2014年3–7月,利用数显千分尺(精度为0.01 mm)在每月上午测定 E_s 时的8:00左右同步测定一次树干胸围生长量。

为避免影响样木的正常呼吸,我们在样地外(距样地<50 m)选择6株与 E_s 测定样木胸径范围和生长状况相似的树木作为边材取样木,用于测定边材氮浓度([N])。在测定 E_s 的上午9:00–11:00(减小边材[N]日变化的影响),利用内径5 mm生长锥在树干北面约1.3 m高处钻取深达心材的树芯3个,根据颜色、透明度、含水量等特征在野外立即区分出边材,然后带回实验室称质量、杀青,置于75 °C的烘箱中烘72 h至恒质量,再称质量、粉碎、过筛,以作[N]分析。采用凯氏定氮法测定[N]。

利用临近 E_s 测定林分的气象站(数据采集器(Campbell Scientific, Utah, USA)连接各型号探头)同步测定气温(T_a)、空气相对湿度(RH)等环境因子,每15 min记录一次,并人工记录每日的总降水量(P_{re})。

1.3 数据分析

采用下式计算 E_s (许飞和王传宽, 2015):

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

式中: E_s 为单位树干表面积的树干CO₂释放通量($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), $\frac{\partial C}{\partial t}$ 为采样时气体浓度随时间变化的直线斜率($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), 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($8.3 \text{ Pa} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$), P 为采样点的大气压(kPa), T 为同化室内气温(°C), W 为同化室内水浓度($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。

为深入了解调控年内 E_s 季节变化的主要的生物和非生物因子,我们将测定时期按照物候和树木生长(图2)情况划分为生长季(5–9月)和非生长季(3、4、10月)。采用指数模型拟合生长季和非生长季 E_s 与 T_s 之间的关系:

$$E_s = \alpha e^{\beta T_s} \quad (2)$$

式中: α 和 β 为回归系数。通过下式确定 E_s 的 Q_{10} 值:

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

采用独立样本 t 检验比较同一树种生长季和非生长季之间的平均 E_s 、 T_s 和[N]的差异;采用单因素方差分析(ANOVA)和Duncan多重比较检验(方差齐性)或者独立样本Kruskal-Wallis检验(方差不齐性)比较同一季节不同树种之间的平均 E_s 、 T_s 、[N]、年胸围生长量和 Q_{10} 值的差异;采用配对样本 t 检验比较同一树种生长季和非生长季之间的 Q_{10} 值的差异。采用回归分析法建立 E_s 与生物和环境因子之间关系的模型。所有数据均采用SPSS统计软件进行分析。

2 结果

2.1 E_s 与生物和非生物因子的季节动态

2013年7月至2014年6月,降水主要集中在生长季的5月份(132.8 mm)、7月份(312.8 mm)和8月份(166.4 mm),占全年降水总量(860.8 mm)的71%;其余月份的降水量均小于80 mm。日平均RH波动在31.7% (2014年4月15日)–95.4% (2013年10月24日)之间,频繁的降水导致日平均RH维持在较高的水平(平均78%)。日平均 T_a 从春季开始迅速增加,到夏季达到最大值(24.5 °C),于秋冬季节下降到年最小值(–30.2 °C) (图1)。

整个测定期间4个树种 E_s 的年内季节(四季)变化大体上与 T_s 的变化趋势一致,但变化格局因树种而异(图2A、2B)。2013年7–10月,随着 T_s 的快速下降,4个树种的 E_s 也迅速由生长季的峰值状态减小到

图1 2013年7月1日至2014年7月20日日降水总量(P_{re})、日平均气温(T_a)和空气相对湿度(RH)的季节动态。

Fig. 1 Seasonal changes in daily sums of precipitation (P_{re}) and daily means of air temperature (T_a) and relative air humidity (RH) between July 1, 2013 and July 20, 2014.

非生长季的维持代谢程度。至次年早春(2014年3月末至4月初), 红松、红皮云杉和樟子松的 T_s 与2013年10月基本持平, 其 E_s 也几乎维持在2013年秋季的水平(数值间无显著差异); 而落叶松由于 T_s 的大幅下降, 导致 E_s 亦显著低于2013年秋季的代谢量。之后, 随着 T_s 的升高, E_s 也快速增加: 红松的 E_s 和 T_s 在5月末同时达到高峰值; 红皮云杉和落叶松的 E_s 在7

月初再次达到高峰值, 但滞后 T_s 峰值1个月; 樟子松的 E_s 和 T_s 到5月末均略微有所下降, 随后同步持续增加到7月初的高峰值。实验期间红松、红皮云杉、樟子松和落叶松的 E_s 分别波动在 $(0.46 \pm 0.07) - (1.62 \pm 0.27)$ (平均值 $\pm$ 标准误差; 下同)、 $(0.81 \pm 0.05) - (3.21 \pm 0.29)$ 、 $(0.33 \pm 0.02) - (2.10 \pm 0.22)$ 和 $(0.23 \pm 0.03) - (3.82 \pm 0.49) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间; 对应的年平均均值分别为 (1.06 ± 0.19) 、 (1.94 ± 0.18) 、 (1.29 ± 0.13) 和 $(1.98 \pm 0.25) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 生长季平均值分别为 (1.29 ± 0.24) 、 (2.39 ± 0.23) 、 (1.58 ± 0.17) 和 $(2.76 \pm 0.35) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 非生长季平均值分别为 (0.49 ± 0.06) 、 (0.83 ± 0.06) 、 (0.73 ± 0.06) 和 $(0.42 \pm 0.05) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。ANOVA分析表明, 各树种生长季的平均 E_s 和 T_s 均显著高于非生长季, 且同一季节(生长季或非生长季)不同树种间的平均 E_s 和 T_s 也存在显著差异(图3A、3B)。生长季红皮云杉和落叶松的平均 E_s 均显著高于红松和樟子松, 而非生长季则是红皮云杉和樟子松显著高于红松和落叶松。但是, 同一季节不同树种间平均 T_s 和 E_s 的差异并不一致。生长季和非生长季4个树种的平均 T_s 间均存在显著差异, 其大小排序分别为: 红松>落叶松>红皮云杉>樟子松和樟子松>红松>红皮云杉>落叶松。

图2 2013年5月10日至2014年7月3日4个树种的树干 CO_2 释放通量(E_s) (A)、树干温度(T_s) (B)、日胸围生长量(S_i) (C)和边材氮浓度([N]) (D)的季节动态(平均值 $\pm$ 标准误差; $n = 6-12$)。 E_s 和 T_s 是一天内测定5-7次10-12株树的平均值。

Fig. 2 Seasonal changes in stem CO_2 efflux (E_s) (A), stem temperature (T_s) (B), daily stem circumference increment (S_i) (C), and sapwood nitrogen concentration ([N]) (D) for the four tree species (mean $\pm$ SE; $n = 6-12$) between May 10, 2013 and July 3, 2014. The values of E_s or T_s are means of 10 to 12 trees measured five to seven times a day.

图3 不同季节4个树种树干CO₂释放通量(E_s) (A)、树干温度(T_s) (B)、年胸围生长量(G_i) (C)和边材氮浓度([N]) (D)的均值比较(平均值±标准误差; $n = 6-12$)。不同小写字母(a-d)表示同一季节不同树种间的平均 E_s 、 T_s 、 G_i 和[N]存在显著差异($p < 0.05$), 星号(*)表示同一树种不同季节间的均值存在显著差异($p < 0.05$)。

Fig. 3 Comparisons of mean values of stem CO₂ efflux (E_s) (A), stem temperature (T_s) (B), annual stem circumference increment (G_i) (C), and sapwood nitrogen concentration ([N]) (D) between the growing and non-growing seasons for the four tree species (mean $\pm$ SE; $n = 6-12$). Different lowercase letters (a-d) stand for significant differences ($p < 0.05$) in mean values of E_s , T_s , G_i , and [N] among different species in the same season, while stars (*) represent significant differences ($p < 0.05$) in those of E_s , T_s , and [N] between the two seasons for the same species.

红松、红皮云杉和落叶松的日胸围生长量(S_i)呈相似的年内季节变化格局(图2C)。从2013年5月左右生长开始, S_i 到6月(红松)或7月(红皮云杉和落叶松)中旬达到峰值, 之后逐渐减小直至秋季生长停止; 越冬后, 从2014年晚春开始生长, 到6月下旬(红松)或7月初(红皮云杉和落叶松)再次达到峰值。樟子松的年内季节变化与上述3个树种略有不同(图2C)。2013年生长开始后, 其 S_i 至6月中旬达到峰值, 之后逐渐减小至秋冬季水平; 翌年以与往年类似的模式又迅速增长到5月末的高峰值, 其后则呈现逐渐减小的趋势。整个测定期间, 红皮云杉的年胸围生长量(G_i)最高((11.02 ± 2.05) $\text{mm}\cdot\text{a}^{-1}$), 红松的最低((3.82 ± 1.09) $\text{mm}\cdot\text{a}^{-1}$); 红皮云杉与樟子松((8.99 ± 1.25) $\text{mm}\cdot\text{a}^{-1}$)和落叶松((8.81 ± 1.91) $\text{mm}\cdot\text{a}^{-1}$)的 G_i 之间的差异不显著, 但均显著高于红松, 平均高151% (图3C)。

研究期间所有树种的[N]均有明显的年内季节变化, 但其变化格局因树种而异(图2D)。红松[N]在2013年9月中旬达到第一个峰值, 然后下降至最低

值, 至2014年6月下旬又迅速飙升至第二个峰值; 红皮云杉[N]的时间动态总体上呈现为增加的趋势, 于2013年9月中旬出现小高峰, 之后下降, 至次年4月上旬有所增加, 随后再次下降, 在7月初快速增加至最大值; 2013年樟子松[N]的年内季节动态总体上表现为下降的趋势, 但在2014年3月下旬出现最大值, 其后快速下降到最小值(5月末), 到7月初再次升高到接近最大值的状态; 落叶松[N]从2013年7月中旬开始缓慢增加到2014年4月上旬的最大值, 然后迅速下降至6月初的最小值, 接着再次反弹至次高峰值(7月初)。总体而言, 各树种生长季和非生长季之间的平均[N]均无显著差异; 生长季和非生长季红松、红皮云杉和落叶松的平均[N]均显著高于樟子松, 而前者之间差异不显著(图3D)。

2.2 E_s 与生物和非生物因子的关系

生长季和非生长季4个树种的 E_s 与 T_s 之间均存在显著的指数关系($p < 0.01$), 但是 T_s 对 E_s 变异的解释率(即决定系数 R^2)随树种和季节而变化(图4)。生

图4 不同季节4个树种树干CO₂释放通量(E_s)与树干温度(T_s)的关系。每个点表示10–12株样木的平均值。

Fig. 4 Relationships between stem CO₂ efflux (E_s) and stem temperature (T_s) for the four tree species during the growing and non-growing seasons. Each point is the mean of 10 to 12 trees.

长季各树种 E_s 与 T_s 关系的 R^2 以红松(0.91)最高、落叶松最低(0.42), 而非生长季的 R^2 则波动在0.56 (红松)–0.89 (樟子松)之间。

4个树种生长季和非生长季的 Q_{10} 值分别在1.64 (落叶松)–2.09 (樟子松)和1.80 (红松)–3.14 (落叶松)之间波动(图5)。所有树种的 Q_{10} 值均呈现出显著的季节变化。红皮云杉、樟子松和落叶松生长季的 Q_{10} 值均显著低于非生长季, 而红松则展现出相反的规律, 其生长季的 Q_{10} 值显著高于非生长季。不同树种间 Q_{10} 值的差异也随季节而变化。生长季红松和樟子松(二者差异不显著)的 Q_{10} 值显著高于落叶松, 而红皮云杉与它们之间的差异均不显著; 非生长季4个树种的 Q_{10} 值间都存在显著差异, 大小排序为: 落叶松>樟子松>红皮云杉>红松。

此外, 生长季期间4个树种的平均 E_s 与 S_i 、 RH 或 $[N]$ 间亦存在相关关系, 但其相关程度和显著性因树种而异(图6)。所有树种的平均 E_s 与 S_i 间均呈显著的线性正相关关系($p < 0.05$, 其中红松在 $p < 0.10$ 显著, 樟子松去掉2014年5月末的最大值; 图6A)。樟子松和落叶松的平均 E_s 与 RH 间则分别呈现显著的

图5 不同季节4个树种树干CO₂释放通量的温度系数(Q_{10})比较(平均值±标准误差; $n = 10-12$)。不同小写字母(a–d)表示同一季节不同树种间的 Q_{10} 值存在显著差异($p < 0.05$), 星号(*)表示同一树种不同季节间的 Q_{10} 值存在显著差异($p < 0.05$)。

Fig. 5 Comparisons of temperature sensitivity (Q_{10}) of stem CO₂ efflux between the growing and non-growing seasons for the four tree species (mean $\pm$ SE; $n = 10-12$). Different lower-case letters (a–d) stand for significant differences ($p < 0.05$) in Q_{10} values among different species in the same season, while stars (*) represent significant differences ($p < 0.05$) in Q_{10} values between the two seasons for the same species.

图6 生长季4个树种树干CO₂释放通量(E_s)与日胸围生长量(S_i) (A)、空气相对湿度(RH) (B)和边材氮浓度($[N]$) (C)的关系(平均值±标准误差; $n = 6-12$)。黑色三角(▼)表示樟子松2014年5月末的最大 S_i (A)和2013年9月中旬生长缓慢时的 $[N]$ (C), 二者在拟合模型时去除。

Fig. 6 Relationships of stem CO₂ efflux (E_s) with daily stem circumference increment (S_i) (A), air relative humidity (RH) (B), and sapwood nitrogen concentration ($[N]$) (C) during the growing season for the four tree species (mean ± SE; $n = 6-12$). The black triangles (▼) indicate the maximum S_i at the end of May 2014 (A) and $[N]$ at the time of slow growth in mid-September 2013 (C) for *Pinus sylvestris* var. *mongolica*, both of which are excluded when fitting models.

二次和线性函数($p = 0.01$)关系(图6B)。樟子松的平均 E_s 与 $[N]$ 间也显著线性正相关(去掉2013年9月中旬的测定值: $p = 0.03$; 图6C), 而其他3个树种均不存在明显的函数关系。

3 讨论

3.1 E_s 的季节动态及其驱动因子

4个针叶树种 E_s 的年内季节变化格局总体上与温度(T_s (图2B)或 T_a (图1))的变化格局相同, 在春季(3-4月)随温度升高而迅速增加, 于高温多雨(图1)的生长夏季(5月末-7月)达到峰值, 到秋冬季(9-10月)随温度的下降而减小至维持代谢水平(图2), 这与年内具有明显的生长和休眠季节动态特征的温带其他地区 and 北方地区的大多数针阔叶树种的规律一致(Zha *et al.*, 2004; Yang *et al.*, 2012a; Araki *et al.*, 2015), 表明了温度对这些地区树木代谢活动潜在控制性影响的普遍性和树木生理活动调整对于温度变化的良好适应性。本研究显示 T_s 分别解释了4个树种生长季(除落叶松外)和非生长季 E_s 76%-91%和56%-89%的变异(图4), 说明温度是影响树木 E_s 季节(内)变异最主要的环境因子, 这与许多前人的报道相符(Zha *et al.*, 2004; Araki *et al.*, 2015; 许飞和王传宽, 2015)。综合以往研究, 这些结果共同表明把温度作为 E_s 模型的主要预测参数来进行不同时间尺度(季节或年)下不同水平(呼吸环(Brito *et al.*, 2010)、个体(Araki *et al.*, 2010)或林分(Rodríguez-Calcerrada *et al.*, 2014)的外推是合理的。

然而, 温度在解释4个树种生长季 E_s 动态变化时还存在局限性(如落叶松: $R^2 = 0.42$)(图2, 图4), 说明除了温度以外, 还有其他的生物(树干生长、 $[N]$ 等)或非生物(空气湿度等)因子在调控其变化。树干生长不仅与 E_s 组分之一的生长呼吸紧密相关(Ryan, 1990; Zha *et al.*, 2004), 而且还能通过影响树干活细胞量(数量或体积)而影响 E_s 的另一组分维持呼吸(Stockfors & Linder, 1998; Gruber *et al.*, 2009), 因此可能是造成生长季 E_s 变化的重要因子。本研究发现生长季4个树种 E_s 的变化格局大体上表现出与树干生长(S_i)一致的变化趋势(图2A、2C), 而且各树种的 E_s 与 S_i 间均存在显著的线性相关关系(图6A)。其他研究也报道了类似的结果。Maier (2001)发现火炬松(*Pinus taeda*)的标准化 E_s (即校正到某一温度下的 E_s)与树干生长具有相似的季节动态, 并且树干生长能够解释标准化 E_s 季节变异的51%。日本扁柏(*Chamaecyparis obtusa*)日总 E_s 的季节动态与日直径生长显著相关, 而且采用 T_s 和日直径生长的综合模型能更好地解释 E_s 的季节变化(Araki *et al.*, 2015)。所以, 树干生长是引起4个针叶树种生长季 E_s 波动的一个重要因素。

但是, 我们也发现个别树种的 E_s 与树干生长在某些情况下的匹配性较差。例如, 红松和樟子松的 E_s 峰值出现时间滞后树干生长峰值20-35天; 樟子松在2014年5月末伴随着 T_s 和 $[N]$ 的下降、 E_s 同步下降, 而此时树干生长却处于峰值(图2A、2C)。这些现象说明: 一方面, 由于木材生产总是发生在细胞

扩增之后(Sprugel & Benecke, 1991), 所以 E_s 峰值与树干生长峰值之间很可能存在一定的滞后期。因此, 有必要采用时间分辨率更高的测定(如日测定)来匹配生长季 E_s 与树干生长的变化(Ceschia *et al.*, 2002; Brito *et al.*, 2010), 将树干生长纳入 E_s 模型, 提高季节内或年内季节性 E_s 的估测精度。另一方面, 其他因子(如 T_s 和 $[N]$ 等)对 E_s 的强烈影响可能掩盖或者超过了树干生长对 E_s 的作用。樟子松生长季 E_s 与 $[N]$ 近乎平行的动态变化(图2A、2D)以及二者间较强的相关关系(图6C)表明 $[N]$ 对樟子松 E_s 季节内变化有显著的影响, 而且这种影响可能独立于温度, 并超过树干生长的影响。Maier (2001)发现 $[N]$ 解释了火炬松标准化 E_s 季节动态24%的变异, 并指出 $[N]$ 的时间变异能影响不依赖温度的 E_s 的季节变化。

目前明确提出空气湿度对 E_s 季节变化有影响的研究比较少见。本研究发现樟子松和落叶松生长季的 E_s 与 RH 间均存在显著的回归关系(图6B), 这说明空气湿度也是调控生长季 E_s 动态变化的一个重要因素。Zabuga等(1983)报道欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的 E_s 与 RH 也呈正相关关系, 而Jiang等(2003)发现较高的 RH 明显促进了生长季落叶松的 E_s 。有关 RH 对 E_s 影响机理解释主要包括: (1) RH 对液流的影响。随着 RH 增加, 树木蒸腾速率降低, 相应的液流速度也会下降, 结果导致 E_s 增加(因为液流速度与 E_s 显著负相关; Bowman *et al.*, 2005; Saveyn *et al.*, 2008)。限于研究条件, 本研究未能同步测定样木的液流速度, 但有研究指出, 液流速度对季节性 E_s 动态变化的影响较小(Gruber *et al.*, 2009)或者无影响(Brito *et al.*, 2010; Araki *et al.*, 2015)。(2) RH 对树干生长的影响。 RH 增加引起蒸腾速率下降, 继而导致树木导水系统负压减小和树干形成层细胞膨压增加, 由此利于细胞分裂与膨胀, 引起树干生长(Köcher *et al.*, 2012), 造成 E_s 增加。落叶松树干生长与 RH 间的显著正相关关系($R^2 = 0.91$, $p < 0.05$; 数据未给出)部分支持以上论点。同时该论点也部分解释了落叶松生长季 E_s 数据较为分散和温度对其变异解释率较低(图4)的原因: 树干生长和空气湿度对 E_s 的混杂作用可能影响了 E_s 对温度的响应。(3) 高的 RH (>70%)可能会促进树干表面死树皮的分解, 进而导致 E_s 增强(Jiang *et al.*, 2003)。这个观点可能不被本实验结果所支持, 因为在 RH 超过70%以后, 樟子松的 E_s 即随之下降(图6B)。我们推测樟子松 E_s 随高的 RH 下降的

原因可能是: RH 太高(>70%)的时候, 树木气孔关闭, 蒸腾速率下降, 这样很可能导致树干含水量过高, 进而引起树干内部的气体和水分的比例发生变化, 结果不仅增加了树干径向的扩散阻碍(Sorz & Hietz, 2006), 而且缩小了树干内部与大气间的 CO_2 浓度梯度, 总体上不利于树干径向的气体扩散(Steppe *et al.*, 2007), 导致 E_s 减小。综合以上结果说明树干生长、 $[N]$ 和空气湿度对于生长季 E_s 的影响强度取决于树种。

与前人研究结果相符(Maier *et al.*, 1998; Stockfors & Linder, 1998), 温度也是驱动本地区4个树种非生长季 E_s (相当于维持呼吸)动态变化的主导因子(图2, 图4)。但是, 另有学者报道, $[N]$ 亦与非生长季的 E_s 密切相关(Ryan, 1991; Maier *et al.*, 1998)。本研究未发现非生长季 E_s 与 $[N]$ 间的耦合关系(动态变化不同; 图2), 可能是因为 $[N]$ 取样树代表性不足(如种内变异较大; 图6C)、取样频率较低、或者这些林分下的土壤氮供应充足(因为在富氮生态系统中, 呼吸作用几乎不受氮有效性的影响(Amthor, 1991))。Lavigne和Ryan (1997)也发现几个北方树种非生长季的 E_s 与 $[N]$ 间没有任何关系。此外, 测定时期也可能影响非生长季 E_s 对温度的响应。树干细胞超微结构和生物化学过程的改变会引起春季形成层再激活阶段的 E_s 显著增加(Gruber *et al.*, 2009); 而在秋冬季, 随着细胞分裂、木质部分化和抗寒锻炼的结束, 树木代谢活动减弱, 由此导致 E_s 减小(Lavigne *et al.*, 2004)。本研究的非生长季数据即是这两个各异生理活性阶段——秋季和春季数据的组合, 因此有可能弱化温度对 E_s 的作用。这些结果说明在非生长季的不同时段(如形成层的活动和休眠循环的过渡阶段、冬季沉寂期)控制 E_s 的因子不同, 所以在构建基于过程的森林碳平衡模型时应考虑这些特殊时期(Gruber *et al.*, 2009), 以提高模型预测能力。

其他因子也可能影响 E_s 的季节(内)变化。一是碳水化合物供应。环割(Maier *et al.*, 2010)和同位素示踪实验(Wertin & Teskey, 2008)均指出, 新近固定的光合产物的转运能够改变树干的底物浓度, 进而影响 E_s 的动态变化。二是树干水分状况及其内部结构。树干含水量和树干内部结构(木质部、形成层和树皮层)及其引起的树干径向 CO_2 扩散阻碍的动态变化可引起 E_s 的时间变异。Sorz和Hietz (2006)报道较高的树干含水量与内部较低的 O_2 含量相对应, 因此会

极大地抑制径向气体交换速率;而O₂在充满饱和水的木质部中的扩散系数总是低于在水中的扩散系数,则说明木质部细胞壁是阻碍气体扩散的一个主要障碍。第三,树干皮层光合作用能够通过固定树干内活细胞呼吸释放或者蒸腾流中运输的CO₂的方式来减小 E_s (Wittmann *et al.*, 2006),因此也可能造成 E_s 的季节性波动。本研究中4个针叶林林分已经郁闭,到达地表的光照较少;而且即使有光照能够穿透冠层直接照射树干表面,因为我们测定所采用的呼吸环是不透光的PVC材质,且 E_s 测定部位及其周边部位的树皮或致密或较厚,因此可以忽略树干光合作用对被测树种 E_s 的影响。

3.2 E_s 的季节和种间差异

所有树种生长季的平均 E_s 均显著高于非生长季(图3),与其他温带和北方地区的树种的研究结果相符(Zha *et al.*, 2004; Yang *et al.*, 2012a),表明生长季的代谢活动要高于非生长季。季节间 E_s 的差异主要源于底物供应、温度、树干生长等影响因子的差异。相较于仅以维持呼吸为主的非生长季,本研究地的生长季雨热同期(图1),底物充足,温度较高(图2B),树木生长活动较快(图2C),生理代谢活动增强,因此此时期不仅需要较多的呼吸能量用于维持自身正常的生命活动(维持呼吸),而且需要更多的能量和呼吸产物以构建自身生长所需的碳骨架等物质(生长呼吸)(Zha *et al.*, 2004),因而 E_s 较高。

同一季节 E_s 的种间差异显著(图3A),但是引起种间差异的原因比较复杂。温度是造成生长季或非生长季4个树种 E_s 种间差异的主要因素,因为 T_s 解释了各树种季节内 E_s 大多数的变异(>55%;图4),并且生长季4个树种的 E_s 对温度几乎具有同等的敏感性(Q_{10} 值;图5)。但是生长季或非生长季被测树种间平均 E_s 与 T_s 的差异不一致(图3B),说明温度并不是导致同一季节种间 E_s 差异的唯一因素,其他因素也在同时影响各树种的 E_s 。

生长季红皮云杉和落叶松的平均 E_s 均显著高于红松和樟子松(图3A),这可能还与树干生长、[N]、径向CO₂扩散阻碍等有关。红松的树干生长速率显著低于红皮云杉和落叶松(图3C),因此与其生长密切相关的生长呼吸(Ryan, 1990; Zha *et al.*, 2004)以及可能的维持呼吸(Sprugel & Benecke, 1991)也同样显著低于后者。樟子松[N]较低可能是其 E_s 显著低于其他2个树种的一个原因(图3D)。 $[N]$ 与维持呼吸的相

互关系已经被很多研究所证实(Maier *et al.*, 1998; Stockfors & Linder, 1998)。本研究虽然未发现红皮云杉和落叶松的[N]与 E_s 间的相关关系,但是[N]很有可能会通过影响其维持呼吸进而影响 E_s 。有研究表明,径向CO₂扩散阻碍的差别也是引起个体(或树种)间 E_s 差异的重要原因(Steppe *et al.*, 2007)。本研究未测定树干组织属性(如结构组成和生化指标),但是从各树种可见的树皮属性差异可能得到一些启示。红皮云杉的树皮结构不如红松密实,落叶松的树皮也比樟子松的更为松散,所以红皮云杉和落叶松的树皮特性与红松和樟子松相比可能更易于树干和大气间的CO₂交换(Steppe *et al.*, 2007)。

但在非生长季,4个树种间 E_s 差异的规律略有不同。红皮云杉和樟子松的平均 E_s 均显著高于红松和落叶松(图3A),这可能是红皮云杉和樟子松边材中活细胞比例及其生理活性、非结构性碳水化合物数量(Ceschia *et al.*, 2002; Rodríguez-Calcerrada *et al.*, 2015)等较高的缘故。红皮云杉和樟子松的边材体积(表征活细胞量)均显著高于红松和落叶松(表1),而边材体积与维持呼吸呈显著正相关关系(Ryan *et al.*, 1995)。Rodríguez-Calcerrada等(2015)总结边材的非结构性碳水化合物浓度是引起秋季 E_s (维持呼吸)种间差异的主要因素。其他影响因素可能还包括[N],需要进一步研究。

4个树种不同季节 E_s 的 Q_{10} 值(1.64–3.14;图5)均处于前人报道的针叶树种的范围内(1.0–4.44; Ryan *et al.*, 1994; Brito *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2012b)。由于木本组织呼吸在低温时受最大酶活性控制、高温时受底物限制的缘故,其 Q_{10} 值通常随温度升高而降低(Atkin & Tjoelker, 2003)。Maier (2001)报道火炬松 E_s 对温度的敏感性在高温的夏季明显低于其他季节。类似的,本研究中生长季红皮云杉(1.72 vs. 2.46)、樟子松(2.09 vs. 2.78)和落叶松(1.64 vs. 3.14)的 Q_{10} 值均显著低于非生长季(图5),表明生长季 E_s 对温度的敏感性低于非生长季,这与维持呼吸(非生长季)比生长呼吸(生长季)对温度变化更为敏感的论点一致(Ryan, 1990)。但是我们也发现生长在阴坡的红松生长季的 Q_{10} 值(2.05 vs. 1.80)显著高于非生长季(图5)。其他地区的研究亦报道了相似的结果。生长在寒冷北方区域的欧洲赤松生长季的 Q_{10} 值同样(1.89 vs. 1.79)显著高于非生长季(Zha *et al.*, 2004);而生长在半干燥地中海气候条件下的加那利松

(*Pinus canariensis*)则呈现暖干季节的 Q_{10} 值(3.89 vs. 2.17)显著高于冷湿季节的趋势(Brito *et al.*, 2010)。导致这种情况出现的原因尚不清楚,推测可能与严酷的环境条件(如夏季干旱(Brito *et al.*, 2010)或寒冷(Zha *et al.*, 2004)等)引起的碳水化合物数量、组成和需求(Maier *et al.*, 2010)、树干含水量(Saveyn *et al.*, 2007)等的季节性变化有关,从而掩盖了常见的 Q_{10} -温度关系(Brito *et al.*, 2010)。

4 结论

4种温带针叶树种的 E_s 具有明显而相似的季节动态格局,高峰值均出现在生长旺盛的夏季。 T_s 是驱动生长季和非生长季4个树种 E_s 变化的主导环境因子,但是树干生长、边材氮浓度、空气湿度等因子也不同程度地影响生长季 E_s 的动态变化,而其影响程度因树种而异。不同树种、不同季节的 E_s 及其 Q_{10} 值差异显著。如果忽略上述 E_s 的季节和种间变化,将会增大本地区 E_s 年通量估测的不确定性。因此,为了提高本地区乃至区域森林碳收支模型的估测精度,未来研究需要综合且深入地探明各树种不同季节的 E_s 对各生物和环境因子动态变化的响应,建立简单、实用、高效且具有生物学意义的 E_s 模拟预测模型。

基金项目 国家“十三五”重点研发计划项目(2016YFD00201)和教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09)。

致谢 感谢帽儿山森林生态站提供野外基础支持。

参考文献

- Amthor JS (1991). Respiration in a future, higher- CO_2 world. *Plant, Cell & Environment*, 14, 13–20.
- Araki MG, Kajimoto T, Han QM, Kawasaki T, Utsugi H, Gyokusen K, Chiba Y (2015). Effect of stem radial growth on seasonal and spatial variations in stem CO_2 efflux of *Chamaecyparis obtusa*. *Trees*, 29, 499–514.
- Araki MG, Utsugi H, Kajimoto T, Han QM, Kawasaki T, Chiba Y (2010). Estimation of whole-stem respiration, incorporating vertical and seasonal variations in stem CO_2 efflux rate, of *Chamaecyparis obtusa* trees. *Journal of Forest Research*, 15, 115–122.
- Atkin OK, Tjoelker MG (2003). Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *TRENDS in Plant Science*, 8, 343–351.
- Bowman WP, Barbour MM, Turnbull MH, Tissue DT, Whitehead D, Griffin KL (2005). Sap flow rates and sapwood density are critical factors in within- and between-tree variation in CO_2 efflux from stems of mature *Dacrydium cupressinum* trees. *New Phytologist*, 167, 815–828.
- Brito P, Morales D, Wieser G, Jiménez MS (2010). Spatial and seasonal variations in stem CO_2 efflux of *Pinus canariensis* at their upper distribution limit. *Trees*, 24, 523–531.
- Cavaleri MA, Oberbauer SF, Ryan MG (2006). Wood CO_2 efflux in a primary tropical rain forest. *Global Change Biology*, 12, 2442–2458.
- Ceschia É, Damesin C, Lebaube S, Pontailier J-Y, Dufrêne É (2002). Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Science*, 59, 801–812.
- Gruber A, Wieser G, Oberhuber W (2009). Intra-annual dynamics of stem CO_2 efflux in relation to cambial activity and xylem development in *Pinus cembra*. *Tree Physiology*, 29, 641–649.
- Jiang LF, Shi FC, Zu YG, Wang WJ, Koike T (2003). Study on stem respiration of *Larix gmelinii* of different ages and its relationship to environmental factors. *Bulletin of Botanical Research*, 23, 296–301.
- Joseph G, Kelsey RG (2004). Ethanol synthesis and aerobic respiration in the laboratory by leader segments of Douglas-fir seedlings from winter and spring. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1095–1103.
- Katayama A, Kume T, Ohashi M, Matsumoto K, Nakagawa M, Saito T, Kumagai T, Otsuki K (2016). Characteristics of wood CO_2 efflux in a Bornean tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 220, 190–199.
- Köcher P, Horna V, Leuschner C (2012). Environmental control of daily stem growth patterns in five temperate broad-leaved tree species. *Tree Physiology*, 32, 1021–1032.
- Lavigne MB, Little CHA, Riding RT (2004). Changes in stem respiration rate during cambial reactivation can be used to refine estimates of growth and maintenance respiration. *New Phytologist*, 162, 81–93.
- Lavigne MB, Ryan MG (1997). Growth and maintenance respiration rates of aspen, black spruce and jack pine stems at northern and southern BOREAS sites. *Tree Physiology*, 17, 543–551.
- Maier CA (2001). Stem growth and respiration in loblolly pine plantations differing in soil resource availability. *Tree Physiology*, 21, 1183–1193.
- Maier CA, Albaugh TJ, Allen HL, Dougherty PM (2004). 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*, 10, 1335–1350.
- www.plant-ecology.com

- Maier CA, Johnsen KH, Clinton BD, Ludovici KH (2010). Relationships between stem CO₂ efflux, substrate supply, and growth in young loblolly pine trees. *New Phytologist*, 185, 502–513.
- Maier CA, Zarnoch SJ, Dougherty PM (1998). Effects of temperature and tissue nitrogen on dormant season stem and branch maintenance respiration in a young loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation. *Tree Physiology*, 18, 11–20.
- Rodríguez-Calcerrada J, López R, Salomón R, Gordaliza GG, Valbuena-Carabaña M, Oleksyn J, Gil L (2015). Stem CO₂ efflux in six co-occurring tree species: Underlying factors and ecological implications. *Plant, Cell & Environment*, 38, 1104–1115.
- Rodríguez-Calcerrada J, Martin-StPaul NK, Lempereur M, Ourcival J-M, del Rey MdC, Joffre R, Rambal S (2014). Stem CO₂ efflux and its contribution to ecosystem CO₂ efflux decrease with drought in a Mediterranean forest stand. *Agricultural and Forest Meteorology*, 195, 61–72.
- Ryan MG (1990). Growth and maintenance respiration in stems of *Pinus contorta* and *Picea engelmannii*. *Canadian Journal of Forest Research*, 20, 48–57.
- Ryan MG (1991). Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*, 1, 157–167.
- Ryan MG, Gower ST, Hubbard RM, Waring RH, Gholz HL, Cropper Jr. WP, Running SW (1995). Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. *Oecologia*, 101, 133–140.
- Ryan MG, Linder S, Vose JM, Hubbard RM (1994). Dark respiration of pines. *Ecological Bulletins*, 43, 50–63.
- Saveyn A, Steppe K, Lemeur R (2007). Drought and the diurnal patterns of stem CO₂ efflux and xylem CO₂ concentration in young oak (*Quercus robur*). *Tree Physiology*, 27, 365–374.
- Saveyn A, Steppe K, McGuire MA, Lemeur R, Teskey RO (2008). Stem respiration and carbon dioxide efflux of young *Populus deltoides* trees in relation to temperature and xylem carbon dioxide concentration. *Oecologia*, 154, 637–649.
- Shi XL, Wang CK, Xu F, Wang XC (2010). Temporal dynamics and influencing factors of stem respiration for four temperate tree species. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 3994–4003. (in Chinese with English abstract) [石新立, 王传宽, 许飞, 王兴昌 (2010). 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, 30, 3994–4003.]
- Sorz J, Hietz P (2006). Gas diffusion through wood: Implications for oxygen supply. *Trees*, 20, 34–41.
- Sprugel DG, Benecke U (1991). Measuring woody-tissue respiration and photosynthesis. In: Lassoie JP, Hinckley TM eds. *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*. CRC Press, Boca Raton, USA. 329–355.
- Stahl C, Burban B, Goret J-Y, Bonal D (2011). Seasonal variations in stem CO₂ efflux in the neotropical rainforest of French Guiana. *Annals of Forest Science*, 68, 771–782.
- Steppe K, Saveyn A, McGuire MA, Lemeur R, Teskey RO (2007). Resistance to radial CO₂ diffusion contributes to between-tree variation in CO₂ efflux of *Populus deltoides* stems. *Functional Plant Biology*, 34, 785–792.
- Stockfors J, Linder S (1998). Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and maintenance respiration in stems of Norway spruce trees. *Tree Physiology*, 18, 155–166.
- Sun T, Liu RP, Li XH, Mao ZJ, Huang W, Dong LL (2015). Effects of simulated nitrogen deposition on stem respiration of *Larix gmelinii* Rupr. in Northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3684–3691. (in Chinese with English abstract) [孙涛, 刘瑞鹏, 李兴欢, 毛子军, 黄唯, 董利利 (2015). 模拟氮沉降对东北地区兴安落叶松树干呼吸的影响. 生态学报, 35, 3684–3691.]
- Wang CK, Yang JY (2005). Carbon dioxide fluxes from soil respiration and woody debris decomposition in boreal forests. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 633–638. (in Chinese with English abstract) [王传宽, 杨金艳 (2005). 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, 25, 633–638.]
- Wang CK, Yang JY, Zhang QZ (2006). Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology*, 12, 2103–2114.
- Wang M, Wu YX, Wu JL (2008). Stem respiration of dominant tree species in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 956–960. (in Chinese with English abstract) [王淼, 武耀祥, 武静莲 (2008). 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, 19, 956–960.]
- Wang WJ, Yang FJ, Zu YG, Wang HM, Takagi K, Sasa K, Koike T (2003). Stem respiration of a larch (*Larix gmelini*) plantation in Northeast China. *Acta Botanica Sinica*, 45, 1387–1397.
- Wang XW, Mao ZJ, Sun T, Wu HJ (2011). Effects of temperature and sap flow velocity on CO₂ efflux from stems of three tree species in spring and autumn in Northeast China. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3358–3367. (in Chinese with English abstract) [王秀伟, 毛子军, 孙涛, 吴海军 (2011). 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, 31, 3358–3367.]
- Wertin TM, Teskey RO (2008). Close coupling of whole-plant respiration to net photosynthesis and carbohydrates. *Tree Physiology*, 28, 1831–1840.
- Wittmann C, Pfanz H, Loreto F, Centritto M, Pietrini F, Alessio G (2006). Stem CO₂ release under illumination: Cortical photosynthesis, photorespiration or inhibition of mitochondrial respiration? *Plant, Cell & Environment*, 29, 1149–1158.
- Xiao FM, Wang SL, Du TZ, Chen LC, Yu XJ (2005). Respiration of Chinese fir in plantations in Huitong,

- Hu'nan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 2514–2519. (in Chinese with English abstract) [肖复明, 汪思龙, 杜天真, 陈龙池, 于小军 (2005). 湖南会同林区杉木人工林呼吸量测定. *生态学报*, 25, 2514–2519.]
- Xu F, Wang CK (2015). Diurnal dynamics in stem maintenance respiration in spring and autumn for four temperate coniferous tree species in northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3233–3243. (in Chinese with English abstract) [许飞, 王传宽 (2015). 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*, 35, 3233–3243.]
- Xu F, Wang CK, Wang XC (2011). Intra- and inter-specific variations in stem respiration for 14 temperate tree species in northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3581–3589. (in Chinese with English abstract) [许飞, 王传宽, 王兴昌 (2011). 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*, 31, 3581–3589.]
- Xu M, DeBiase TA, Qi Y (2000). A simple technique to measure stem respiration using a horizontally oriented soil chamber. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 1555–1560.
- Yan YP, Sha LQ, Cao M (2008). Stem respiration rates of dominant tree species in a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Yunnan, southwest China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 23–30. (in Chinese with English abstract) [严玉平, 沙丽清, 曹敏 (2008). 西双版纳热带季节雨林优势树种树干呼吸特征. *植物生态学报*, 32, 23–30.]
- Yang JY, He YJ, Aubrey DP, Zhuang QL, Teskey RO (2016). Global patterns and predictors of stem CO₂ efflux in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 22, 1433–1444.
- Yang JY, Teskey RO, Wang CK (2012a). Stem CO₂ efflux of ten species in temperate forests in Northeastern China. *Trees*, 26, 1225–1235.
- Yang QP, Xu M, Chi YG, Zheng YP, Shen RC, Li PX, Dai HT (2012b). Temporal and spatial variations of stem CO₂ efflux of three species in subtropical China. *Journal of Plant Ecology*, 5, 229–237.
- Zabuga VF, Zabuga GA, Zinov'eva VP (1983). Ecological characteristics of respiratory CO₂ exchange in the growing trunk of Scotch pine. *Soviet Plant Physiology*, 29, 934–939.
- Zach A, Horna V, Leuschner C, Zimmermann R (2010). Patterns of wood carbon dioxide efflux across a 2,000-m elevation transect in an Andean moist forest. *Oecologia*, 162, 127–137.
- Zha TS, Kellomäki S, Wang KY, Ryypö A, Niinistö S (2004). Seasonal and annual stem respiration of Scots pine trees under boreal conditions. *Annals of Botany*, 94, 889–896.
- Zhang HY, Wang CK, Wang XC (2014). Spatial variations in non-structural carbohydrates in stems of twelve temperate tree species. *Trees*, 28, 77–89.

责任编辑: 于贵瑞 责任编辑: 李 敏

扫码向作者提问