

北京2种阔叶树不同高度枝干的呼吸速率及其对温度的敏感性

韩风森 胡 聃* 王晓琳 周宏轩

中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085

摘 要 该研究采用红外气体分析法(IRGA)于2013年3–12月原位测定了北京市东升八家郊野公园中2个主要阔叶树种(槐(*Sophora japonica*)、旱柳(*Salix matsudana*)) 3个高度上的枝干呼吸(R_w)日进程, 旨在量化 R_w 的种间差异, 探索种内 R_w 及其温度敏感系数(Q_{10})的时间动态和垂直分布格局。研究结果显示: (1) R_w 在不同树种之间差异明显, 相同月份(4月份除外)槐 R_w 是旱柳的1.12 (7月)–1.79倍(5月)。两树种枝干表面 CO_2 通量速率均表现出明显的单峰型季节变化, 峰值分别出现在7月(5.13 ± 0.24) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和8月(3.85 ± 0.17) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。同一树种在生长月份内的平均呼吸水平显著高于非生长季, 但其 Q_{10} 值季节变化趋势与之相反。(2) R_w 随测量高度的增加而升高, 并在3个高度上表现出不同的日变化规律: 其中, 树干基部及胸高位置为单峰格局, 而一级分枝处的呼吸速率在一天内存在两个峰值, 中间出现短暂的“午休”现象。温度是造成一天内呼吸变化的主要原因。此外, 顶部 R_w 及其对温度的敏感程度明显高于基部。温度本身和 Q_{10} 值差异可在一定程度上解释 R_w 的垂直梯度变化。(3)在生长月份, 单位体积木质组织的日累积呼吸速率($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$)与受测部位直径倒数(D^{-1})呈极显著正相关关系。单位面积($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)可准确表达两树种在生长期间的 R_w 水平, 能合理有效地比较不同个体的呼吸差异及同一个体的时空变异。这些结果表明, 采用局部通量法上推至树木整体呼吸时, 应全面考虑 R_w 的时、空变异规律, 并选择恰当的表达式, 以减小估测误差。

关键词 枝干呼吸, 时间动态, 垂直分布, 温度敏感系数(Q_{10}), 城市生态

引用格式: 韩风森, 胡聃, 王晓琳, 周宏轩 (2015). 北京2种阔叶树不同高度枝干的呼吸速率及其对温度的敏感性. 植物生态学报, 39, 197–205. doi: 10.17521/cjpe.2015.0019

Respiration rates of stems at different heights and their sensitivity to temperature in two broad-leaved trees in Beijing

HAN Feng-Sen, HU Dan*, WANG Xiao-Lin, and ZHOU Hong-Xuan

Research Center for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Abstract

Aims Woody-tissue respiration (R_w) is well known to be a large component of the terrestrial ecosystem carbon balance. In order to quantify the intra- and inter-specific variations in stem respiration, investigations were made on the temporal and vertical variations in R_w in order to reveal the vertical pattern and the regulatory mechanisms of the temperature-sensitivity coefficient (Q_{10}).

Methods CO_2 release rates and stem temperature were measured in two typical deciduous species (*Sophora japonica* and *Salix matsudana*) from March through December 2013 in a suburban park in Beijing. All measurements were carried out at three heights (10 cm, 140 cm and 270 cm) corresponding to the base, breast height and first branch of the trees.

Important findings It was found that the stem respiration differed significantly between the two tree species. The R_w in *Sophora japonica* was 1.12 (July) to 1.79 (May) times of that in *Salix matsudana* for the same months except in April. Clear diurnal cycles and strong seasonal variations were found in the stem respiration per unit surface area (R_s). The seasonal variation patterns of R_w were unimodal for both species; however, the peak month differed between the two species, i.e. July (5.13 ± 0.24) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for *Sophora japonica* and August (3.85 ± 0.17) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for *Salix matsudana*. Stem respiration during the growing season (July and August) was higher than in the dormant season (November and December); whereas the seasonal variations of Q_{10} showed opposite

trend, i.e. higher in the dormant season than during the growing season. R_w increased and the diel patterns of R_w varied with height; the pattern of stem respiration was unimodal for trunk and diauxic for branches, respectively. Stem temperature was found to be the dominant factor regulating the diurnal dynamics of stem respiration at a daily scale. In addition, Q_{10} higher at the top than at the base. Stem temperature and Q_{10} collectively determined the temporal and vertical patterns of stem respiration. During the growing months, daily accumulated respiration per volume of woody tissue ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$) was linearly related to the inverse of stem diameter measured at breast height. The level of respiration was better expressed on area base ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) for comparisons among individuals and examination of temporal and spatial variations of the same individual. Therefore, the spatial and temporal variability of R_w should be considered in the construction of city forest carbon budget model so as to reduce the estimation error.

Key words stem respiration, temporal dynamics, vertical variations, temperature-sensitivity coefficient (Q_{10}), urban ecology

Citation: Han FS, Hu D, Wang XL, Zhou HX (2015). Respiration rates of stems at different heights and their sensitivity to temperature in two broad-leaved trees in Beijing. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 197–205. doi: 10.17521/cjpe.2015.00019

木质组织呼吸是森林生态系统碳平衡的重要组成部分, 可占植物个体地上自养呼吸(包括叶片呼吸和枝干呼吸)的14%–48% (Vose & Ryan, 2002), 在特定条件下超过了叶片呼吸对系统总碳通量的贡献率(Edwards & Hanson, 1995), 对陆地碳循环起着至关重要的作用(Ryan *et al.*, 1996)。由于受测量方法的限制, 枝干呼吸在以往研究中未能引起足够的重视(王秀伟等, 2011)。近几十年来, 随着原位测量技术的快速发展以及人们对陆地生态系统碳平衡过程的不断认识, 枝干呼吸逐渐成为森林生态系统碳循环研究中的热点问题之一(Damesin *et al.*, 2002; Zha *et al.*, 2004; Teskey *et al.*, 2008; Araki *et al.*, 2010)。

目前, 对树木整体枝干呼吸的估测方法通常采用局部通量测定法(王秀伟等, 2011), 即通过测量树干局部 CO_2 排放速率(通常是胸高位置), 并以此作为树干呼吸的表征参数上推至树木整体、群落, 乃至整个生态系统(Ryan, 1990)。该方法基于一个基本假设: 局部测得的树干 CO_2 释放速率与对应呼吸组织的生物化学反应速率相当, 且不随测量部位的高度发生变化(Sprugel, 1990)。然而, 越来越多的研究表明, 局部通量法在枝干呼吸的估测过程中存在极大的不确定性(Ceschia *et al.*, 2002; Teskey *et al.*, 2008)。基于该理论开展的气体交换研究结果在不同个体间或者同一个体的不同部位间差异很大(Damesin, 2002; Teskey *et al.*, 2008)。Amthor (2000)和王文杰等(2005)先后在部分针叶树种不同高度处的枝干 CO_2 排放规律研究中发现, 单位表面积枝干 CO_2 释放速率在树冠内部远远高于树干, 且顶部呼吸高于基部(Sprugel, 1990; Ceschia *et al.*, 2002)。但

由于缺乏枝干高度梯度上 CO_2 排放规律的长期连续观测, 枝干呼吸的垂直分布格局及其影响因素并未真正被了解。

温度一直被认为是造成枝干呼吸时空变化的主要原因(Amthor, 2000)。在枝干呼吸研究中, 通常采用温度敏感系数(Q_{10} , 温度每升高10 °C, 呼吸变化的倍数)表达呼吸对温度的敏感性。研究表明, Q_{10} 在不同树种之间差异很大(Zha *et al.*, 2004; Brito *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2011)。木质组织 Q_{10} 的研究报告显示, 90%以上的 Q_{10} 值处于1.0–3.0之间, 集中分布范围为1.5–2.0, 占总体的42% (王文杰等, 2005)。其中, 测量地域、年份和季节等都会影响木质组织 Q_{10} 值的确定(Atkin & Tjeolker, 2003; Wang *et al.*, 2003; Zha *et al.*, 2004; Brito *et al.*, 2010), 甚至一天之内不同时刻的 Q_{10} 也有很大不同(Yang *et al.*, 2014)。为研究方便, 绝大多数生态系统估测模型将其设置为常数2.0 (Ryan, 1991; Ryan *et al.*, 1994), 给陆地生态系统的碳平衡估测带来了较大误差。因此, 精细量化树木枝干呼吸及其温度敏感性的时间动态和空间变异性是理解森林生态系统碳循环机制的前提条件。

本实验选取北京市内2个典型落叶树种槐(*Sophora japonica*)和旱柳(*Salix matsudana*), 沿树干设置3个不同高度对枝干呼吸进行全年连续观测。旨在: (1)量化北京典型落叶树种(槐和旱柳)枝干呼吸的种间、种内差异及时空变化格局; (2)对比分析不同高度上枝干呼吸的变化规律及其 Q_{10} 差异; (3)从生理生态方向入手, 为下一步城市环境中的人工群落定量化生态过程及其机制研究提供基础数据。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

实验地设在北京市海淀区东升八家郊野公园(40.03° N, 116.33° E, 海拔43.7 m), 占地面积101.45 hm², 是五环内规模最大的郊野公园。该地区属于典型的温带半湿润季风型大陆性气候, 四季分明, 夏季高温多雨, 冬季寒冷干燥。2013–2014年, 该地区年降水量为550–600 mm, 季节降水分布不均匀, 全年76%的降水集中在6–8月; 年平均气温为17.8 °C, 最高气温出现在7月份, 最低气温出现在1月份。早霜出现在10月中旬, 晚霜在4月下旬, 无霜期190–195天。公园内绿地多为成片的人工树林, 绿地率高达90%以上, 槐和旱柳是其中的主要阔叶树种, 针叶树种主要有油松(*Pinus tabulaeformis*)、华北落叶松(*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*)和侧柏(*Platycladus orientalis*)等。5–9月为树木的生长季节, 10月开始落叶。2013年, 实验样地内林分密度为875 株·hm⁻², 平均树高和胸径分别是(8.5 ± 0.8) m和(11.3 ± 1.4) cm。根据中国土壤系统分类方法, 样地内土壤类型为暗棕壤, 颗粒密度(1.563 ± 0.102) g·cm⁻³, 土壤C:N和pH值(水:土=1:2)分别为(24.49 ± 2.68)和(8.57 ± 0.20)。

1.2 样地设置及实验方法

随机选取样地内生长良好的槐和旱柳各3株作为研究对象。于2013年3–12月测定其CO₂释放速率及相应的树干和大气温度。6株样树高度和胸径范围分别是12.6–18.4 m和16.8–28.7 cm, 所有测点直径范围在10.8–34.2 cm之间(表1)。

表1 测定样树的基本特征

Table 1 Basic characteristics of the sampling trees

树种 Species	代码 Code	树高 Height (m)	测点直径 Diameter at measurement point (cm)		
			10 ^a	140 ^a	270 ^a
槐 <i>Sophora japonica</i>	So1	12.6	22.4	17.2	10.8
	So2	14.7	26.3	18.6	14.5
	So3	16.4	31.6	21.5	17.6
旱柳 <i>Salix matsudana</i>	Sa1	13.8	21.6	16.8	12.9
	Sa2	15.7	29.1	22.6	18.5
	Sa3	18.4	34.2	28.7	22.8

a, 测量高度(cm)。

a, heights for measurement (cm).

2013年2–3月为实验的准备阶段。测量前, 小心地去掉树干表层的苔藓和粗皮(避免损伤树皮活组

织), 排除微生物对呼吸的影响。为排除太阳直射对测量结果产生影响, 选择树干北面的3个高度(10、140和270 cm分别视作树干的基部、胸高和一级分枝)分别安装内径为10.0 cm (基部和胸高位置)和5.0 cm (一级分枝)、高4.9 cm的自制聚氯乙烯(PVC)呼吸气室。气室安装前, 根据测点树干直径大小, 将呼吸环底部打磨成弧形, 以便与树干周围更好地接触, 同时, 将白色硬纸片弯曲成树干表面形状, 与弧面吻合标记后剪下, 以便获取呼吸环覆盖的树干面积; 安装时用聚氨酯泡沫填充剂(polyurethane foam)将制作好的呼吸环固定在枝干上, 并确保气密性良好; 安装完成后, 呼吸环体积采用树干呼吸研究中常用的水注法获得(许飞等, 2011)。

1.2.1 枝干呼吸的测定

枝干呼吸测定装置采用LI-8100土壤碳通量测量系统(LI-COR, Lincoln, USA)及自制呼吸环(Polyvinyl Chloride, 60P)。该自动开放式气体交换系统包含气泵、进气和出气支管、开关、流量计和红外气体分析仪(IRGA)。于2013年3–12月的每月中旬, 对所选样树枝干呼吸进行全天连续测定, 每个测点测定3个循环, 每个循环记录时间为90 s, 3次测量结果取平均值用于后期分析。为对比研究同一个体在不同高度上的呼吸日动态, 选择天气晴朗的8月24–26日, 对3个高度上的枝干呼吸和对应温度进行连续3天的24 h日动态观测, 取3天的呼吸平均值用于呼吸日动态研究, 呼吸和温度的观测时间间隔分别为1 h和2 min。

每次测量前, 都要对呼吸气室的气密性进行检查, 确保呼吸环不漏气。测定时, 将LI-8100同化室直接扣到呼吸环上, 并控制空气流速在1 000 cm³·min⁻¹。测量结束后, 将呼吸环取下, 以防止影响树干的正常生长和代谢。

1.2.2 树干温度和大气温度的测定

树干温度的测量, 采用HOBO Pro V2 (U23-004型)温度计(Onset, Bourne, USA, 精度为± 0.2 °C, 分辨率为0.02 °C)。测量前, 用钉子在距离地面10、140和270 cm的树干北侧(防止太阳直射)打一个深3 cm, 内径为1 cm的小孔。在测量枝干呼吸的同时, 将温度探头插入到小孔内, 分别测定3个高度处树干内3 cm的枝干温度。

实验过程中, 在测量树干温度的对应高度上放置大气温、湿度探头, 同步测量3个高度上的树干外

围大气温度和湿度值。树干周围大气温度-湿度的测量,采用HOBO Pro V2 (U23-002型)温度/相对湿度记录器(Onset, Bourne, USA, 温度精度为 $\pm 0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$, 分辨率为 $0.02\text{ }^{\circ}\text{C}$; 相对湿度精度为 $\pm 2.5\%$, 分辨率为 0.03%)。该型号自带防辐射罩,可长期放置在露天环境中观测大气的温、湿度。

1.3 树干 CO_2 通量校正及温度敏感系数的计算

本文中的树干呼吸是指单位时间、单位树干表面积或单位体积释放的 CO_2 通量($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 或 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{s}^{-1}$),公式中用 F_{CO_2} 表示。由于树干表面的不规则性导致树干不同测点处围成的树干表面积和呼吸环体积不同,所以需要实测的 F_{CO_2} 进行校正(许飞等, 2011)。

$$F'_{\text{CO}_2} = \frac{V + V' - \pi(d/2)^2 h}{V} \times \frac{S}{S'} \times F_{\text{CO}_2} \quad (1)$$

其中, F'_{CO_2} 和 F_{CO_2} 分别为校正后和校正前的树干 CO_2 通量速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), V 为系统默认的同化室体积(991 cm^3), V' 为呼吸环的实际体积(cm^3), S 为系统默认的同化室面积(81.7 cm^2), S' 为呼吸环覆盖的树干表面积(cm^2), d 和 h 分别为插入呼吸环的同化室的外径(cm)和深度(cm)。

温度敏感系数 Q_{10} 可以通过 F_{CO_2} 与温度的指数拟合方程来计算(Ryan, 1991b):

$$F_{\text{CO}_2} = F_0 \times e^{kT} \quad (2)$$

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

其中, F_{CO_2} 、 F_0 分别为 $T\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时单位面积树干表面 CO_2 释放速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); T 代表对应测点的树干温度($^{\circ}\text{C}$), k 为拟合参数(表征呼吸对温度的敏感性)。

考虑到枝干呼吸与温度之间的时滞效应(time lag)会对 Q_{10} 值计算造成影响。在对呼吸与温度进行指数拟合时,将呼吸对应的时间以 2 min 步长往前推移,直到呼吸-温度回归方程的决定系数(R^2)达到最高,呼吸推移的时间即为呼吸对温度的时滞长度,在文中用 L 表示(Tarvainen *et al.*, 2014)。

1.4 数据处理

采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组之间的差异($\alpha = 0.05$),利用指数方程对树干呼吸通量速率与树干温度进行非线性拟合。数据处理及统计分析采用Excel 2007和SPSS 19.0软件完成,绘图利用Origin 8.0实现。

2 结果和分析

2.1 枝干 CO_2 通量的季节变化

槐、旱柳 R_w 总体呈现明显的单峰型季节变化格局(图1),峰值出现在树木生长相对旺盛的月份(7、8月)。从3月份起,枝干表面 CO_2 通量速率急剧增加,到7月份(槐)或8月份(旱柳)达到最高,之后缓慢下降,12月份降到最低,与大气温度变化趋势基本一致。两树种 R_w 在不同月份间差异显著,其季节变异系数(C_v)槐(0.69)略高于旱柳(0.63)。实验期间(3–12月),槐、旱柳的最高和平均 CO_2 通量速率分别为(5.13 ± 0.24)、(3.85 ± 0.17) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和(2.31 ± 0.18)、(1.82 ± 0.11) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。在除4月外的其他月份中,槐月平均 R_w 显著高于旱柳,前者是后者的1.12倍(7月)–1.79倍(5月),树木生长节律和树皮本身的解剖结构可能是造成两者呼吸差异的主要原因(许飞等, 2011)。

温度归一化($10\text{ }^{\circ}\text{C}$)的树干呼吸(R_{10} , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)在植物的生长月份显著高于非生长月份,槐和旱柳的生长呼吸、非生长呼吸分别为(1.95 ± 0.38)、(1.44 ± 0.24) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和(1.57 ± 0.26)、(0.86 ± 0.18) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (图2B)。无论在生长季节(以7、8月为代表)还是非生长季节(以11、12月为代表),枝干呼吸与温度都具有极高的相关性($R^2 > 0.75$)(表2),温度是影响枝干呼吸季节变化的主导因素。然而, R_w 对温度的敏感程度在不同树种间差异很大,并随

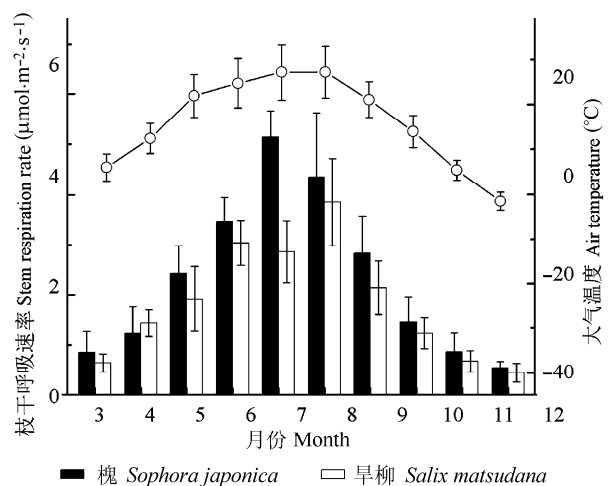


图1 槐、旱柳枝干呼吸速率和大气温度季节变化(平均值 \pm 标准偏差)。

Fig. 1 The seasonal variations of stem respiration and air temperature in *Sophora japonica* and *Salix matsudana* (mean \pm SD).

表2 10 °C下枝干呼吸(R_{10})与温度敏感系数(Q_{10})种间差异比较

Table 2 Comparisons of respiration at a reference temperature of 10 °C (R_{10}) and temperature-sensitivity coefficient (Q_{10}) between two species

树种 Species	月份 Month	回归方程 Regression equation	Q_{10}	R_{10} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	R^2
槐 <i>Sophora japonica</i>	6–8	$Y = 0.8945e^{0.0779x}$	2.18	1.95	0.77**
	10–12	$Y = 0.5943e^{0.0892x}$	2.44	1.45	0.87**
旱柳 <i>Salix matsudana</i>	6–8	$Y = 0.8771e^{0.0582x}$	1.79	1.57	0.82**
	10–12	$Y = 0.4674e^{0.0599x}$	1.86	0.87	0.88**

** $p < 0.01$.

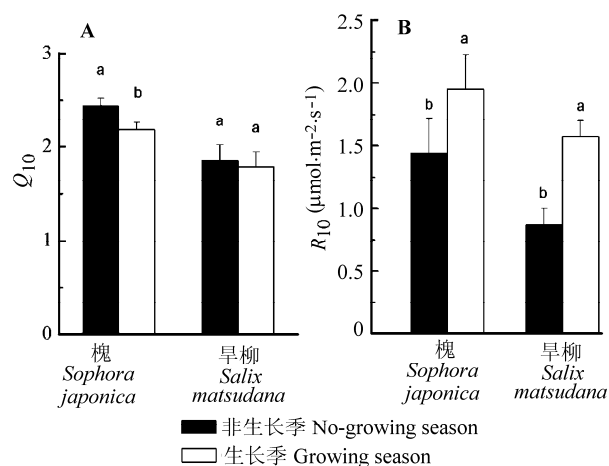


图2 槐、旱柳枝干呼吸温度敏感系数(Q_{10} , A)和10 °C下单位表面积枝干呼吸(R_{10} , B)的季节变化(平均值±标准偏差)。
Fig. 2 Seasonal variations of temperature-sensitivity coefficient (Q_{10} , A) and stem respiration at a reference temperature of 10 °C (R_{10} , B) on stem surface area base for the non-growing season (Oct.-Dec.) and growing season (Jun.-Aug.) in *Sophora japonica* and *Salix matsudana* (mean \pm SD).

测量季节发生变化(图2A): 其中, 槐 Q_{10} 总体高于旱柳($(2.32 \pm 0.12) > (1.98 \pm 0.08)$); 对于同一树种, Q_{10} 在非生长季节略高于生长季(图2A)。

2.2 树干CO₂通量的日动态

在2013年8月24–26日期间, 3个高度上的枝干呼吸(3天平均值)表现为不同的日变化规律, 除基部呼吸变化平缓以外, 其他两个高度上的呼吸分别呈现出明显的单峰(胸高)和双峰(一级分枝)格局, 温度是影响枝干呼吸(单位面积)日动态的最主要因素(图3)。以旱柳为例, 树干基部(10 cm)和胸高(140 cm)位置处的呼吸速率(R_{10} 、 R_{140})从6:00开始随温度急剧升高, 14:00左右达到峰值, 之后随树干温度缓慢下降, 与树干温度日变化趋势相一致, 总体呈不对称的单峰钟形曲线; 而在树干一级分枝处(270 cm), 枝干呼吸速率(R_{270})日动态与其他两个高度略有不同, 呈明显的双峰型变化曲线, 峰值分别出现在

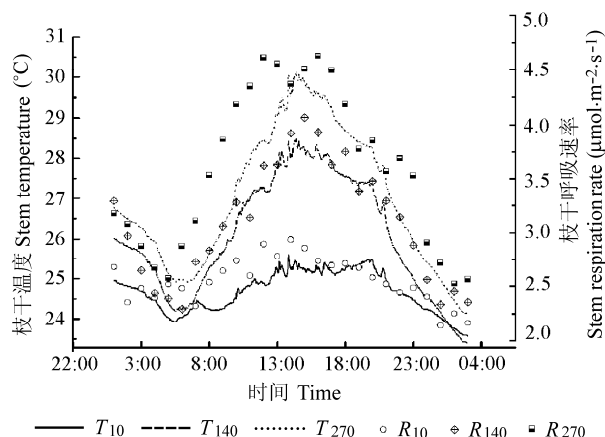


图3 不同高度(10、140和270 cm)枝干温度(T_{10} 、 T_{140} 、 T_{270})与呼吸速率(R_{10} 、 R_{140} 、 R_{270})日动态。

Fig. 3 Dynamics of stem temperature (T_{10} , T_{140} , T_{270}) and stem respiration rate (R_{10} , R_{140} , R_{270}) at different heights (10, 140 and 270 cm).

12:00和16:00左右, 期间出现短暂的“午休”现象。对一级分枝处的呼吸值进行温度归一化(10 °C)处理以后发现, 白天树干CO₂通量速率($R_{10} = (1.68 \pm 0.14) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)低于晚上($R_{10} = (1.85 \pm 0.08) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 呼吸存在明显的日间抑制现象。

一天中的同一时刻, 枝干呼吸速率和温度均随测量高度的增加而增加, 且白天呼吸梯度差(两相邻高度的呼吸差值)高于晚上(图3), 日较差(一天中的呼吸最高值与最低值之差)随测量高度呈上升趋势。

2.3 不同高度枝干CO₂通量速率对温度的响应

为深入了解温度对枝干呼吸的影响机制, 对全年不同高度上的枝干呼吸与对应温度进行了指数拟合(图4)。结果显示, 旱柳在3个高度的枝干呼吸与温度都存在很好的指数关系($R^2 > 0.70$), 但其温度敏感性(模型的指数)因高度而异。其中, 一级分枝对温度的敏感性最大($Q_{10} = 2.11$), 其次为胸高位置($Q_{10} = 1.73$), 树干基部最小($Q_{10} = 1.54$)。温度可以分别解释10、140和270 cm高度上枝干呼吸季节变化的

表3 枝干呼吸与枝干温度的指数拟合方程和温度敏感系数(Q_{10})

Table 3 Fitted equations for stem respiration and temperature and temperature-sensitivity coefficient (Q_{10})

树种 Species	枝干高度 Stem height (cm)	回归方程 Regression equation	时间滞后 Time lag (min)	Q_{10}	R^2
槐 <i>Sophora japonica</i>	10	$Y = 0.8761e^{0.0736x}$	154	2.09	0.722**
	140	$Y = 0.9024e^{0.0821x}$	136	2.27	0.754*
	270	$Y = 1.0132e^{0.0918x}$	122	2.50	0.846**
旱柳 <i>Salix matsudana</i>	10	$Y = 0.8115e^{0.0429x}$	176	1.54	0.707**
	140	$Y = 0.9232e^{0.0547x}$	152	1.73	0.854**
	270	$Y = 0.9273e^{0.0749x}$	126	2.11	0.955**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

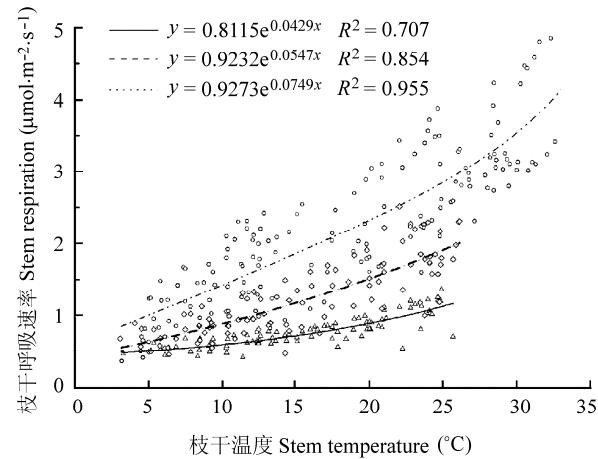


图4 不同高度枝干呼吸与温度相关性分析。

Fig. 4 Analysis of the relationship between stem respiration and temperature at different heights.

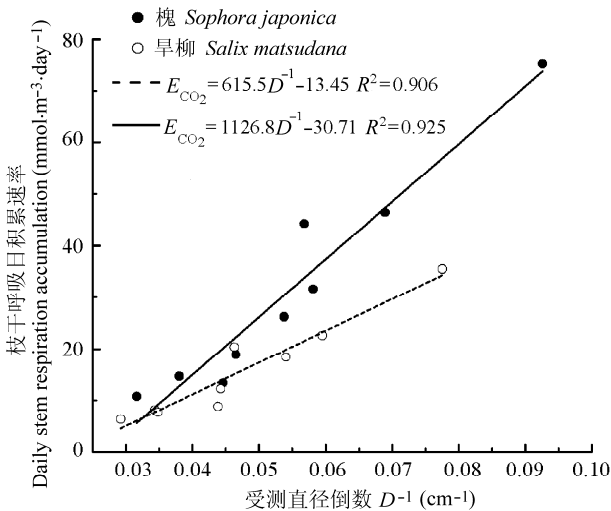


图5 槐和旱柳枝干呼吸日积累速率与受测直径倒数(D^{-1})的相关分析。

Fig. 5 Analysis of the relationship between the daily stem respiration accumulation per tree expressed on a volume basis and the inverse of stem diameter measured at the breast height (D^{-1}) in *Sophora japonica* and *Salix matsudana*.

70.6%、85.4%和95.5%。期间,槐表现出相似的变化规律,自然指数模型能较好地用于拟合和比较树干呼吸的时间动态和空间变化。

测定期间,两树种枝干呼吸均存在滞后于温度的现象,其时滞长度(L)因树种和测量的高度而异。总体而言,旱柳枝干呼吸对温度的时滞长度略高于槐,且在树干基部高于顶部。槐和旱柳在3个高度上的平均时滞长度分别为154、136、122 min和176、152、126 min(表4)。为消除时滞效应对温度敏感系数的影响,文中在对 Q_{10} 的计算和比较过程中已将两者的时间做了校正。Stockfors (2000)在对整株树干呼吸的研究中,将树干温度本身的变异性因素考虑在内,很大程度上提高了局部通量法在呼吸上推问题中的可靠性,但不足的是,在Stockfors研究中仍未将 Q_{10} 的时空变异性加入到预测模型中。

2.4 CO₂来源分析及表达单位选择

树干表面积($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、边材体积($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{s}^{-1}$)、边材生物量($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)和组织氮含量($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)是用于表达树干呼吸的常用单位。表达单位的选择标准取决于枝干内部CO₂的来源部位,根据Levy和Jarvis (1998)文献,树干内CO₂的来源部位可以通过对单位体积CO₂通量速率与受测枝干直径倒数(D^{-1})的回归分析来确定。

选择树木生长相对旺盛的月份(6–8月份),对单位体积槐和旱柳两树种的枝干呼吸(R_v)与 D^{-1} 作了相关分析(图5),结果显示:在所选树干胸径范围内,槐和旱柳单位体积树干CO₂释放速率与对应胸径倒数呈极显著正相关关系($p < 0.01$)。两者关系证明在树木的生长月份,呼吸产生的CO₂主要源于枝干表层,本研究选取单位面积($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)表达枝干呼吸对于比较槐、旱柳呼吸的种间差异、时间动态和空间变异等问题上具有一定的合理性。

表4 协方差分析结果(因变量: 枝干呼吸日累计速率)

Table 4 Result of covariance analysis (Dependent variable: Daily stem respiration accumulation rate)

源 Source	类型III平方和 Type III sum of squares	自由度 Degrees of freedom	均方 Mean squares	F值 F values	显著性 Significance
校正模型 Corrected model	4 809.961 ^a	2	2 404.981	64.400	0.000
截距 Intercept	836.282	1	836.282	22.394	0.000
直径倒数 Inverse of diameter	3 700.128	1	3 700.128	99.081	0.000
树种 Species	335.130	1	335.130	8.974	0.009
误差 Error	560.168	15	37.345		
总计 Summation	1 5220.594	18			
校正总计 Summation correction	5 370.129	17			

a., $R^2 = 0.896$ (adjusted $R^2 = 0.882$)

为比较受测直径对槐、旱柳的影响是否一致, 将两树种的对应直径倒数作为协变量参与协方差分析。结果显示, 在排除了直径倒数本身差异的情况下, 受测直径对两树种的影响程度也存在显著性差异。从模型对观测数据的拟合优度看, 独立分析两树种直径倒数对呼吸影响的模型其 $R^2 (> 0.90)$ 大于两者的综合模型(协方差分析 $R^2 = 0.896$)。进一步对比两树种的基本描述性统计量, 可以直观地看出直径对槐枝干呼吸的影响大于旱柳(数据未列出)。

3 结论和讨论

在对两树种枝干呼吸的比较研究中发现, 枝干呼吸种间差异明显, 绝大多数月份内槐呼吸水平高于旱柳(图1)。这可能是由于两树种树干木质部、形成层和韧皮部结构不同, 从而对树干内部 CO_2 的透性存在差异性造成的。许飞等(2011)对中国东北地区东部的14个温带树种树干呼吸的研究发现, 环孔材和半环孔材阔叶树种的树干呼吸高于散孔材树种。树皮结构的紧密性一定程度上影响树皮对内部 CO_2 的径向扩散, 是造成树干呼吸种间、种内差异的主要原因(Steppe *et al.*, 2007)。而本研究选取的槐和旱柳分别是环孔材和散孔材的典型代表植被, 研究结果与许飞等(2011)的结论相吻合。

本研究中, 温度是影响枝干呼吸日动态和季节变化的主导因素。两树种枝干呼吸速率在3个高度上表现为不同的日动态格局, 树干基部和胸高位置处的 R_w 日变化规律与树干温度日变化近乎一致, 呈不对称的钟形单峰曲线; 在树干顶部(一级分枝处)则表现为双峰曲线, 且存在明显的日间抑制现象, 这可能是由于中午温度过高, 酶活性降低造成的(Liberloo *et al.*, 2008)。在枝干呼吸的季节变化研究

中发现, 温度归一化后的树干呼吸在生长季显著高于非生长季, 这是因为在植物的生长季节, 树干组织具备较高的生理活性和充足的底物供应, 需要更强的呼吸来供应新生组织生长需要的碳骨架和能量等物质, 这一点已经在植物的叶片中被证实(孙金伟等, 2013)。

通过对同一时刻不同高度上的枝干呼吸对比研究发现, R_w 及温度在枝干内部呈明显的梯度分布, 两者均随测量高度的增加而增加。木质组织本身的温度及其 Q_{10} 差异是造成枝干呼吸垂直变化的主要原因。冠层内部组织受到太阳直射, 且直径相对较小, 容易升温, 使得顶部枝干温度高于底部。Stockfors (2000)认为, 如果不考虑枝干内部的温度差异, 对木质组织呼吸年总量的估测会造成58%的误差。另外, 枝干内部活细胞的分布和液流作用也会造成树干呼吸垂直变化。但因受观测指标的限制, 本研究在树干呼吸垂直变化的调控机制方面仍需进行更为深入的研究和探讨。

木质组织 Q_{10} 不仅是局部通量法中的关键指标, 也是众多生态系统观测模型的重要参数。本研究着重对两树种枝干呼吸 Q_{10} 值做了全面的种间比较和种内时空分析。研究结果显示, 槐对温度变化的敏感程度高于旱柳, 具体表现为前者 R_w 年平均 Q_{10} 值大于后者($2.32 > 1.98$)。对同一树种而言, 非生长季枝干呼吸对温度变化的敏感性高于生长季, 这是由于非生长季枝干呼吸以维持呼吸为主, 而维持呼吸比生长呼吸对温度变化更为敏感(Saxe *et al.*, 2001)。在树干高度梯度上, Q_{10} 值随测量高度的增加呈上升趋势, 枝干形成层的生理活性和枝干含水量是影响 Q_{10} 值的主要原因, 与之前报道的幼林树干呼吸 Q_{10} 值高于成熟林, 且随林木径级的增加呈降低的趋势

的结论(Kim *et al.*, 2007)相吻合。然而, 以往绝大多数研究认为, 树干内部温度及 Q_{10} 值在树干的所有位置恒定不变(Lavigne, 1996; Ryan *et al.*, 1996), 生态系统模型采用统一的 Q_{10} 值(2.0)来代表木质组织对温度敏感性的平均水平。但越来越多的研究证明, 年平均 Q_{10} 值不再是枝干呼吸对温度响应的真实度量, 而是对温度、树干边材比例及活性和枝干含水量等的综合反应(王淼等, 2008), 在枝干呼吸应用中有一定的局限性(Tjoelker *et al.*, 2001)。所以, 在今后的研究中, 要准确估测枝干呼吸的整体水平需要更为详细的检测数据, 选择合适的表达单位, 并同步考虑树干温度及其温度敏感系数的时空变异性, 以提高模拟精度。

参考文献

- Amthor JS (2000). The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany*, 86, 1–20.
- Araki MG, Utsugi H, Kajimoto T, Han Q, Kawasaki T, Chiba Y (2010). Estimation of whole-stem respiration, incorporating vertical and seasonal variations in stem CO₂ 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.
- Brito P, Morales D, Wieser G, Jiménez MS (2010). Spatial and seasonal variations in stem CO₂ efflux of *Pinus canariensis* at their upper distribution limit. *Trees*, 24, 523–531.
- Ceschia É, Damesin C, Lebaube S, Pontailler JY, Dufrene É (2002). Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Annals Forest Science*, 59, 801–812.
- Damesin C, Ceschia E, Goff NL, Ottorini JM, Dufrene E (2002). Stem and branch respiration of beech: From tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytologist*, 153, 159–172.
- Edwards NT, Hanson PJ (1995). Stem respiration in a closed-canopy upland oak forest. *Tree Physiology*, 16, 433–439.
- Kim MH, Nakane K, Lee JT, Bang HS, Na YE (2007). Stem/branch maintenance respiration of Japanese red pine stand. *Forest Ecology and Management*, 243, 283–290.
- Lavigne MB (1996). Comparing stem respiration and growth of jack pine provenances from northern and southern locations. *Tree Physiology*, 16, 847–852.
- Levy PE, Jarvis PG (1998). Stem CO₂ fluxes in two Sahelian shrub species (*Guiera senegalensis* and *Combretum micranthum*). *Functional Ecology*, 12, 107–116.
- Liberloo M, de Angelis P, Ceulemans R (2008). Stem CO₂ efflux of a *Populus nigra* stand: Effects of elevated CO₂, fertilization, and shoot size. *Biologia Plantarum*, 52, 299–306.
- 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, Hubbard RM, Clark DA, Sanford RL Jr (1994). Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minquartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. *Oecologia*, 100, 213–220.
- Ryan MG, Hubbard RM, Pongracic S, Raison RJ, McMurtrie RE (1996). Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, 16, 333–343.
- Saxe H, Cannell MGR, Johnsen Ø, Ryan MG, Vourlitis G (2001). Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 149, 369–399.
- Sprugel DG (1990). Components of woody-tissue respiration in young *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes trees. *Trees*, 4, 88–98.
- 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 (2000). Temperature variations and distribution of living cells within tree stems: implications for stem respiration modeling and scale-up. *Tree Physiology*, 20, 1057–1062.
- Sun JW, Yuan FH, Guan DX, Wu JB (2013). Dark respiration of terrestrial vegetations: A review. *Journal of Applied Ecology*, 24, 1739–1746. (in Chinese with English abstract) [孙金伟, 袁凤辉, 关德新, 吴家兵 (2013). 陆地植被暗呼吸的研究进展. 应用生态学报, 24, 1739–1746.]
- Tarvainen L, Rantfors M, Wallin G (2014). Vertical gradients and seasonal variation in stem CO₂ efflux within a Norway spruce stand. *Tree Physiology*, 34, 488–502.
- Teskey RO, Saveyn A, Steppe K, McGuire MA (2008). Origin, fate and significance of CO₂ in tree stems. *New Phytologist*, 177, 17–32.
- Tjoelker MG, Oleksyn J, Reich PB (2001). Modelling respiration of vegetation: Evidence for a general temperature-dependent Q_{10} . *Global Change Biology*, 7, 223–230.
- Vose JM, Ryan MG (2002). Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N, and photosynthesis. *Global Change Biology*, 8, 182–193.
- 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). 长白山红松针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, Wang HM, Zu YG, Li XY, Koike T (2005). Characteristics of root, stem, and soil respiration Q_{10} temperature coefficients in forest ecosystems. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 680–691. (in Chinese with English abstract) [王文杰, 王慧梅, 祖元刚, 李雪莹, 小池孝良 (2005). 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, 29, 680–691.]
- 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 CO_2 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 CO_2 释放通量的影响. 生态学报, 31, 3358–3367.]
- 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.]
- Yang QP, Xu M, Chi YG, Zheng YP, Shen RC, Li PX, Dai HT (2011). Temporal and spatial variations of stem CO_2 efflux of three species in subtropical China. *Journal of Plant Ecology*, 5, 229–237.
- Yang Y, Zhao M, Xu XT, Sun ZZ, Yin GD, Piao SL (2014). Diurnal and seasonal change in stem respiration of *Larix principis-rupprechtii* trees, northern China. *PLoS ONE*, 9, e89294.
- Zha T, Kellomäki S, Wang KY, Ryyppö A, Niinistö S (2004). Seasonal and annual stem respiration of Scots pine trees under boreal conditions. *Annals of Botany*, 94, 889–896.

责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 李 敏