

树干 CO₂ 释放速率影响因素研究进展 *

黄 玮^{1,2,4} 朱锦懋^{1,2**} 阮宏华⁴ 黄儒珠^{1,2} 王 健^{1,3} 郑怀舟^{1,3}

(¹ 湿润亚热带生态地理过程省部共建教育部重点实验室, 福州 350007; ² 福建师范大学生命科学学院, 福州 350108;

³ 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007; ⁴ 南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘要 树干 CO₂ 释放速率(stem CO₂ efflux rate, F_{CO_2})是森林生态系统碳循环的重要组成部分, 其占树木自养呼吸的 14% ~ 48%。对 F_{CO_2} 影响因素进行分析, 对于了解全球碳循环以及森林生态系统对全球变暖的响应具有重要意义。本文综述了生物因素和非生物因素对 F_{CO_2} 的影响, 指出这些因素不仅直接或间接影响 F_{CO_2} , 而且各因素间还存在交互作用, 此外, 各因素的影响程度也会随时间、空间而变化。在此基础上, 本文提出了今后研究应集中在以下几方面:(1)运用有效方法分离树干释放 CO₂ 的各个组分, 并分析各个组分与影响因素的关系, 深入揭示 F_{CO_2} 变化机制;(2)加强生物、非生物因素交互影响 F_{CO_2} 动态模型的研究, 用以提高模拟的准确性;(3)深入探讨 F_{CO_2} 的温度适应性。

关键词 树干 CO₂ 释放速率; 树干呼吸; 生物因素; 非生物因素

中图分类号 Q945.19 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2010)4-0790-08

Research progress in affecting factors of stem CO₂ efflux rate. HUANG Wei^{1,2}, ZHU Jin-mao^{1,2}, RUAN Hong-hua⁴, HUANG Ru-zhu^{1,2}, WANG Jian^{1,3}, ZHENG Huai-zhou^{1,3} (¹Key Laboratory of Humid Sub-tropical Eco-geographical Process of Ministry of Education, Fuzhou 350007, China; ²College of Life Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China; ³College of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; ⁴Faculty of Forest Resources and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(4): 790–797.

Abstract: Stem CO₂ efflux rate (F_{CO_2}) is a key component of the carbon cycle in forest ecosystem, accounting for 14% – 48% of autotrophic respiration. To study the affecting factors of F_{CO_2} would contribute to the understanding of global carbon cycle and of the responses of forest ecosystem to global climate change. This paper reviewed the effects of biotic and abiotic factors on F_{CO_2} , and indicated that these factors not only directly or indirectly affected the F_{CO_2} , but also acted interactively. Their contributions to F_{CO_2} varied temporally and spatially. Though a considerable advancement has been achieved in recent years, some issues are still needed to be further studied: 1) partitioning the F_{CO_2} with effective methods, and analyzing the relationships between the F_{CO_2} components and related affecting factors to reveal the F_{CO_2} variation mechanism, 2) incorporating the biotic and abiotic factors into F_{CO_2} dynamic models to improve the accuracy of simulating F_{CO_2} , and 3) further approaching the temperature-adaptability of F_{CO_2} .

Key words: stem CO₂ efflux rate; stem respiration; biotic factor; abiotic factor.

森林生态系统碳储量占全球陆地生态系统的 56% (Dixon *et al.*, 1994), 对维持全球碳平衡有重要作用。森林中树木自养呼吸消耗自身光合固定碳的 50% 以上(Ryan, 1991), 其中树干 CO₂ 释放量占植

物自养呼吸的 14% ~ 48% (曾小平等, 2000; 肖复明等, 2005; Vose & Ryan, 2002), 其等于或已超过叶呼吸通量(马玉娥等, 2007; Wieser *et al.*, 2009)。同时, 树干是木本植物生物量最大的部分, 亦是长期贮存碳的库。但目前对植物自养呼吸的研究多集中在叶, 对树干 CO₂ 释放速率(stem CO₂ efflux rate, F_{CO_2})的研究较少, 从而影响了对全球碳收支的准确评估。

* 福建省自然科学基金资助项目(2009J01124)。

** 通讯作者 E-mail: jmzhu@fjnu.edu.cn

收稿日期: 2009-10-12 接受日期: 2009-12-19

树干释放的 CO₂ 有 2 个来源:一部分由树干细胞呼吸产生;一部分源于土壤呼吸产生而被液流运输到树干的 CO₂。这 2 个来源的 CO₂ 混合在一起均可能由树干释放到大气中(Teskey & McGuire, 2007; Moore et al., 2008)。其中,树干呼吸产生的 CO₂ 有三个去处:一部分释放到大气中,另一部分溶解于树干液流并传输到冠层(transport flux, F_T),其余部分以气态存在树干中存留(McGuire & Teskey, 2004)。可见,树干释放的 CO₂ 来源和去向十分复杂,任何影响树干呼吸速率(stem respiration rate, R_s),液流对植物体内 CO₂ 运输能力大小,以及树干内 CO₂ 向外扩散等过程的因素,都将改变 F_{CO_2} ,进而影响改变大气中 CO₂ 浓度。研究表明,影响 F_{CO_2} 的因素主要包括生物因素和非生物因素,前者如树干非结构性碳水化合物(nonstructural carbohydrates, NSC)含量、树干氮含量、树干生长速率、树干液流密度、树干光合作用和树干对 CO₂ 透性等,后者如树干内氧气含量、树干温度、大气 CO₂ 浓度、土壤含水量和土壤养分等。但不同研究中,同一因素对 F_{CO_2} 的影响结果不尽相同,各因素对 F_{CO_2} 影响的一些关键过程仍有待阐明。本文对近年来影响 F_{CO_2} 的几个重要因素的新观点、新认识进行评述,旨在理清 F_{CO_2} 与各因子间的关系,这不仅是准确评估全球碳收支的关键,亦是制定应对全球变化策略的关键之一。

1 F_{CO_2} 影响因素

1.1 生物因素

影响 F_{CO_2} 的生物因素包括:树干 NSC 合物含量、树干生长速率、树干氮含量、树干液流密度、树干光合作用和树干对 CO₂ 透性等。其中,树干 NSC 合物含量多少体现植物体对树干呼吸底物供应的多少;树干生长速率和树干氮含量多少体现了树干生长、维持代谢对能量和碳价需求的多少;而树干液流密度、树干光合作用和树干对 CO₂ 透性则影响树干内 CO₂ 去向。

1.1.1 树干 NSC 含量 对西黄松(*Pinus ponderosa*)和花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)离体树干 F_{CO_2} 的研究表明,由于离体树干 NSC 供应受限制,树干 F_{CO_2} 与 NSC 含量呈正相关(Pruyn et al., 2005);赤松(*Pinus sylvestris*)、红松(*P. koraiensis*)树干环剥后,叶光合作用合成的蔗糖无法运输至环剥部位以下,几天后环剥部位以下树干中 NSC 显著下降,NSC 成

为树干呼吸的限制因子, F_{CO_2} 也随之降低(Ogawa, 2006; 王文杰等, 2007)。而当树干中呼吸底物充足时,即使树干中 NSC 含量有所改变,也不会影响 F_{CO_2} 。如,Martin 等(1994)通过减小大气 CO₂ 浓度,降低火炬松(*P. taeda*)叶光合能力,从而减少树干中 NSC,但 F_{CO_2} 并无显著降低。总之,可以认为,由于 NSC(尤其是蔗糖和淀粉)是呼吸作用的底物,但只有在 NSC 供应不足时,树干中 NSC 含量才对 F_{CO_2} 有明显影响。

1.1.2 树干生长速率 树干呼吸包括生长呼吸和维持呼吸,生长呼吸是指提供能量合成新组织的代谢,维持呼吸是指保持或维持活细胞正常生命活动的代谢(Ceschia et al., 2002)。因而,树干 F_{CO_2} 与树干生长速率有关,树干生长速率差异可解释 F_{CO_2} 的时空变化。树木 F_{CO_2} 季节变化高峰均出现在树干生长旺盛的季节(Zha et al., 2005; Maunoury et al., 2007; 严玉平等, 2008; 王森等, 2008; Acosta et al., 2008);同时, F_{CO_2} 日变化峰值也出现在一天中树干生长高峰出现的时刻(Saveyn et al., 2007a, 2007b; Steppe et al., 2007)。通过对树龄相同、但土壤肥力不同的样地中 F_{CO_2} 的研究表明,树干生长速率差异是导致样地间 F_{CO_2} 变化的主要原因(Stockfors & Linder, 1998; Maier et al., 2001)。

1.1.3 树干氮含量 树干氮含量与 F_{CO_2} 的关系尚存在争议。休眠季节和生长季节,树干氮含量与 F_{CO_2} 的关系并不一致;即使都在休眠季节,不同的研究结果显示树干氮含量与 F_{CO_2} 关系不同。因为休眠季节树干呼吸以维持呼吸为主,其中蛋白质修复和更新消耗了维持呼吸 60% 的能量,而细胞中的氮 90% 以蛋白质形式存在(Penning de Vries et al., 1975)。所以休眠季节北美乔松(*Pinus strobus*)、火炬松 F_{CO_2} 与树干氮含量相关(Maier et al., 1998; Vose et al., 2002; Maier et al., 2004)。但 F_{CO_2} 并不等价于树干呼吸速率,且计算出的维持 F_{CO_2} 也不等价于树干维持呼吸。因而,一些研究发现休眠季节树干氮含量与 F_{CO_2} 不相关(Lavigne & Ryan, 1997; Bowman et al., 2005)。而体现细胞生长速率的生长呼吸与树干氮含量也无必然联系,如 Liberloo 等(2008)研究发现生长季节黑杨(*Populus nigra*)树干氮含量对 F_{CO_2} 无影响。

1.1.4 树干液流密度 树干液流密度通过改变 F_T 、树干木质部液流中的 CO₂ 浓度、树干韧皮部和形成层的代谢活动三方面而影响 F_{CO_2} 。首先, F_T 与

表1 一天中树干液流中CO₂运输通量占树干呼吸产生CO₂的比例

Tab. 1 Relative contribution of transport flux to stem respiration during the day

树种	$F_T/R_S(\%)$		木质部液流中CO ₂ 浓度测定方法	数据来源
	白天	夜间		
美国黑杨 <i>Populus deltoides</i>	3.0	1.0	用非色散性红外气体分析仪直接测定	Savelyn et al., 2008
一球悬铃木 <i>Platanus occidentalis</i>	50.0	13.0	用CO ₂ 微电极直接测定	Teskey & McGuire, 2007
	57.0	24.0	用CO ₂ 微电极直接测定	McGuire et al., 2004
垂枝桦 <i>Betula pendula</i>	40.0	-	通过测定树干液流停止流动时树干CO ₂ 释放量与液流流动时树干CO ₂ 释放量差值估计	Gansert & Burgdorf, 2005
山毛榉 <i>Fagus grandifolia</i>	25.0	5.0	用CO ₂ 微电极直接测定	McGuire et al., 2004
北美枫香 <i>Liquidambar styraciflua</i>	20.0	6.0	用CO ₂ 微电极直接测定	McGuire et al., 2004
类柏陆均松 <i>Dacrydium cupressinum</i>	18.1	1.7	通过测定树干液流相对较低时树干CO ₂ 释放量与液流流动时树干CO ₂ 释放量差值估计	Bowman et al., 2005

树干液流密度成正比。白天,树干液流密度高时 F_T 占 R_s 比例大,而夜间树干液流密度为零或相对较低时, F_T/R_s 的值较小(表1)。因此,白天树干液流密度较高时,树干呼吸产生的大量CO₂被树干液流运走而未释放到大气中,是导致树干呼吸夜间高白天低的重要原因之一。其次,土壤溶液中的CO₂,以及根呼吸产生且溶解于根木质部汁液中的CO₂,均有部分被树干液流运输到树干且释放到大气(Teskey & McGuire, 2007; Moore et al., 2008)。并且土壤溶液和根木质部汁液CO₂浓度低于树干液流CO₂浓度(Teskey et al., 2008)。当树干液流密度大时,液流带来大量根木质部汁液和土壤溶液(含CO₂少),稀释了树干木质部汁液中CO₂,树干与大气CO₂分压差减小, F_{CO_2} 下降。此外,白天树干液流大时,韧皮部和形成层的水分被木质部吸收一部分,韧皮部和形成层细胞膨压下降,树干半径缩小,韧皮部和形成层细胞代谢活动因缺水而下降;夜间通过根吸水和树干贮水,水分回流到韧皮部和形成层,致使树干出现生长和维持代谢的高峰,树干呼吸速率增加(Savelyn et al., 2007a, 2007b)。

1.1.5 树干光合作用

树皮、射线薄壁组织、临近木栓形成层的组织、韧皮部、甚至髓附近的组织都含有叶绿体;同时,光照能透过周皮或落皮层进入树干,而后在树干内传播;此外,树干中富含CO₂(Pfanz et al., 2002; Berveiller et al., 2007)。因而,树干也能进行光合作用将树干中的CO₂固定,从而降低 F_{CO_2} 。目前,大多研究认为,树干光合能够固定60%~80%树干呼吸释放的CO₂(王文杰等,2007)。但不同研究中,树干光合速率仍有一定差异(表2),这与所测定的树种、树龄以及季节有关。幼树枝干叶绿素含量可达50%~70%(Kharouk et al., 1995, Solhaug et al., 1995; Schmidt et al., 2000)。因此,树

干光合作用对幼树 F_{CO_2} 影响尤为明显。与黑暗条件下相比,光照下,树龄为0~1年的树木 F_{CO_2} 减少55%~126%(表2)。但随着树龄增大,树干中叶绿素含量逐渐降低(Pfanz et al., 2002),树干光合作用减弱(表2)。树干光合速率存在明显的季节变化,

表2 树干光合速率

Tab. 2 Reported values of stem CO₂ refixation rate (refixation rate is estimated from [$F_{CO_2}(\text{dark}) - F_{CO_2}(\text{light})$] / $F_{CO_2}(\text{dark}) \times 100$)

树种	树干光合速率(%)	测定季节	树龄(年)	数据来源
欧洲水青冈	87	冬季	0~1	Damesin, 2003
<i>Fagus sylvatica</i>	74	春季	0~1	Damesin, 2003
	60	夏季	0~1	Damesin, 2003
	70	秋季	0~1	Damesin, 2003
垂枝桦	123	冬季	0~1	Berveiller et al., 2007
	69	夏季	0~1	Berveiller et al., 2007
	50	夏季	1.5	Matyssek et al., 2002
欧洲桤木	122	冬季	0~1	Berveiller et al., 2007
<i>Alnus glutinosa</i>	81	夏季	0~1	Berveiller et al., 2007
	45	-	10	Steinborn et al., 1997
欧洲白蜡	126	冬季	0~1	Berveiller et al., 2007
<i>Fraxinus excelsior</i>	67	夏季	0~1	Berveiller et al., 2007
夏栎	72	冬季	0~1	Berveiller et al., 2007
<i>Quercus robur</i>	69	夏季	0~1	Berveiller et al., 2007
欧洲小叶椴	75	冬季	0~1	Berveiller et al., 2007
<i>Tilia cordata</i>	68	夏季	0~1	Berveiller et al., 2007
银杏	57	冬季	0~1	Berveiller et al., 2007
<i>Ginkgo biloba</i>	67	夏季	0~1	Berveiller et al., 2007
美洲山杨	85~90	冬季	6~8	Foote & Schaedle, 1976
<i>Populus tremuloides</i>	90~92	夏季	6~8	Foote & Schaedle, 1976
蓝桉	7	秋季	10	Cerasoli et al., 2009
<i>Eucalyptus globulus</i>	50	冬季	0~1	Berveiller et al., 2007
<i>Picea abies</i>	71	夏季	0~1	Berveiller et al., 2007
欧洲赤松	55	冬季	0~1	Berveiller et al., 2007
<i>Pinus sylvestris</i>	69	夏季	0~1	Berveiller et al., 2007
	45	-	2	Linder & Troeng, 1981
	5	-	12	Linder & Troeng, 1981

然而其季节变化规律却因树种而异(表 2),这是否与不同树种树干叶绿素含量、 F_v/F_m 值以及叶光合速率季节变化有关还需要深入探讨(Berveiller *et al.*, 2007)。

1.1.6 树干对 CO₂ 透性 树干细胞呼吸产生的 CO₂ 释放到大气过程受树干木质部、形成层、韧皮部和树皮阻挡(Sorz & Hietz, 2006; Lendzian, 2006)。因此, F_{CO_2} 受树干各层结构对 CO₂ 透过性大小的影响。其中,木质部对气体横向运动的阻力最大。研究表明,木质部中气态 CO₂ 含量(可高达 26%)远远高于形成层和韧皮部(0.06% ~ 0.17%)(Cernusak *et al.*, 2000; Wittmann *et al.*, 2006)。由于不同个体间树干木质部、形成层和韧皮部结构不同,以及树皮化学成分(木质素、软木脂、脂质、蜡状物)、皮孔和裂缝含量差异,不同个体树干各层结构对 CO₂ 的透性存在差异(Steppe *et al.*, 2007)。即使是同一个体,树干对 CO₂ 的透性也呈现季节变化和日变化。如,与春季相比,12 月花旗松木质部、韧皮部细胞壁厚且细胞质黏性大,对气体透性差(Joseph & Kelsey, 2004);美国黑杨由于黄昏细胞含水量增加,树干对 CO₂ 扩散的阻挡较白天大(Steppe *et al.*, 2007)。而树干各层结构对 CO₂ 的透性的季节变化和日变化正是引起 F_{CO_2} 季节变化和日变化的重要原因之一(Joseph & Kelsey, 2004; Steppe *et al.*, 2007)。

1.2 非生物因素

影响 F_{CO_2} 的非生物因素包括:树干内氧气含量、树干温度、大气 CO₂ 浓度、土壤含水量和土壤养分等。不同研究中,影响 F_{CO_2} 变化的非生物因各不相同,而且非生物因素间存在相互作用,非生物因素引起 F_{CO_2} 变化也是非生物因素与植物整体生理活动交互作用的结果。

1.2.1 树干内氧气含量 树干内氧气含量为 2% ~ 8%(Mancuso & Marras, 2003; van Dongen *et al.*, 2003; Spicer *et al.*, 2005),不到大气中的 1/3,但人们对于树干中低氧环境是否抑制 F_{CO_2} 仍存在争议。Kimmerer 和 Stringer(1988)在树干形成层中发现了大量乙醇——无氧呼吸的产物,因此,他们认为树干内部低氧环境抑制了形成层有氧呼吸。而 Spicer 等(2005, 2007)对 5 种温带树种的研究发现,树干内的低氧环境并不会显著抑制 F_{CO_2} 。这种争议存在的原因是:首先,植物体内细胞色素氧化酶和交替氧化酶具有高的氧气亲合力,低氧环境虽然使线粒体呼吸的电子传递受到限制(Millar *et al.*, 1994),但不

同个体树干呼吸对低氧环境的敏感性不同,这与个体间代谢强度和组织大小差异有关(Armstrong *et al.*, 1994; Bidel *et al.*, 2000; Lammertyn *et al.*, 2001);此外,在氧气含量为 5% ~ 10% 时,细胞可通过转变生物合成途径,如降低腺苷酸能荷、调节糖酵解的抑制等,适应低氧环境(Geigenberger, 2003a; 2003b; van Dongen *et al.*, 2003)。

1.2.2 树干温度 温度是调节和控制陆地生态系统生物地球化学过程的关键因素。一方面,在一定范围内升温能增强参与呼吸作用的酶活性,提高树干呼吸速率;另一方面升温能降低 CO₂ 在水中的溶解度(亨利定律),提高 CO₂ 气体的扩散系数(菲克定律),促进树干内更多 CO₂ 排放到大气中。因此,一些研究表明 F_{CO_2} 和树干温度显著相关,主要分为线形相关和指数相关(Stockfors *et al.*, 1998; Harris *et al.*, 2008; 姜丽芬等, 2003; 严玉平等, 2008; 王森等, 2008)。

F_{CO_2} 的 Q_{10} 值表示树干温度每升高 10 °C F_{CO_2} 增加的倍数。目前研究表明, F_{CO_2} 的 Q_{10} 值频率分布最高的区域是 1.5 ~ 3, 占 42%, 而 90% 以上的研究结果都在 1.0 ~ 3.0(王文杰等, 2005)。但对同一树种而言, F_{CO_2} 的 Q_{10} 值并不是一个定值,而是受树龄、季节和温度的影响。大量研究表明,幼树 Q_{10} 大于老树;生长季节的 Q_{10} 值高于休眠季节(表 3)。在同

表 3 F_{CO_2} 的 Q_{10} 值

Tab. 3 Reported Q_{10} values for F_{CO_2}

树种	温度系数	测定季节	树龄(年)	数据来源
欧洲水青冈	1.57 ~ 2.10	生长季节	25 ~ 35	Damesin <i>et al.</i> , 2002
	3.2 ± 0.2	生长季节	3	Savelyn <i>et al.</i> , 2007a
	1.50 ~ 1.80	休眠季节	25 ~ 35	Damesin <i>et al.</i> , 2002
	2.23	休眠季节	3	Savelyn <i>et al.</i> , 2006
夏栎	2.0 ± 0.17	生长季节	3	Savelyn <i>et al.</i> , 2007a
	2.09	休眠季节	3	Savelyn <i>et al.</i> , 2006
美洲山杨	1.2 ~ 1.7	生长季节	60	Lavigne <i>et al.</i> , 1997
	1.0	休眠季节	60	Lavigne <i>et al.</i> , 1997
胶皮枫香树	2.10	生长季节	—	Edwards <i>et al.</i> , 2002
Liquidambar styraciflua	1.90	休眠季节	—	Edwards <i>et al.</i> , 2002
欧洲赤松	1.89 ~ 1.96	生长季节	50	Zha <i>et al.</i> , 2004
	1.79 ~ 1.94	休眠季节	50	Zha <i>et al.</i> , 2004
西黄松	2.30 ~ 2.40	生长季节	—	Carey <i>et al.</i> , 1997
P. ponderosa	1.60 ~ 1.90	休眠季节	—	Carey <i>et al.</i> , 1997
挪威云杉	2.55	生长季节	30	Stockfors <i>et al.</i> , 1998
	1.95	休眠季节	30	Stockfors <i>et al.</i> , 1998
斑克松	1.5 ~ 2.4	生长季节	60 ~ 75	Lavigne <i>et al.</i> , 1997
Pinus banksiana	1.7	休眠季节	60 ~ 75	Lavigne <i>et al.</i> , 1997
兴安落叶松	3.44	全年	17	姜丽芬等, 2003
Larix gmelinii	1.96	全年	31	姜丽芬等, 2003

一季节中,随温度升高,参与呼吸作用的酶活性提高幅度减缓, Q_{10} 减小。如,休眠季节,5 °C ~ 10 °C时西黄松的 Q_{10} 为6,15 °C ~ 25 °C则降低到1.5(Pruyn et al., 2002);Larcher(1983)的研究也表明,温度低于5 °C时 Q_{10} 值大于3.0,5 °C ~ 25 °C为2.0左右,25 °C ~ 30 °C时低于1.5。

上述研究表明, F_{CO_2} 受树干温度影响,但由于树干各层组织的阻挡,树干呼吸产生 CO_2 释放到大气中尚需一定时间,导致 F_{CO_2} 与树干温度日变化存在时滞现象。不同树种 F_{CO_2} 与树干温度日变化时滞长短有一定差异,如夏栎 F_{CO_2} 的日变化滞后树干温度12 min;欧洲水青冈18 min(Saveyn et al., 2007a);火炬松35 ~ 120 min(Maier et al., 2006);重齿铁线子(*Manilkara bidentata*)6 h(Harris et al., 2008)。且不同月份 F_{CO_2} 与树干温度日变化时滞长短不同(Stockfors et al., 1998)。

但 F_{CO_2} 不是单纯对树干温度的响应过程,而是几个复杂生理生态过程共同作用的结果,而且无法从这种复杂关系中单独分离出树干温度的作用效应。如,Kaipainen等(1998)研究发现,晴天时欧洲赤松 F_{CO_2} 与树干温度不相关,Saveyn等(2006)的研究显示,休眠季节欧洲水青冈和夏栎 F_{CO_2} 与树干温度不相关。

1.2.3 大气 CO_2 浓度

大气 CO_2 浓度与 F_{CO_2} 的关系也具有一定不确定性,随树干温度、树干氮素营养供应状况等因素而变化。2000—2001年,生长于1.4倍于正常大气 CO_2 浓度下的胶皮枫香树 F_{CO_2} 比生长于正常大气 CO_2 浓度高出33%,其中生长 F_{CO_2} 增加23%,维持 F_{CO_2} 增加33%(Edwards et al., 2002)。培养在 CO_2 浓度为大气2 ~ 2.5倍环境下5年后,欧洲赤松 F_{CO_2} 、生长 F_{CO_2} 、维持 F_{CO_2} 分别增加了17%、9%和22%(Zha et al., 2005)。导致这种结果的原因是大气 CO_2 浓度升高后,树干生长速率和树干活细胞所占的比率增加,树干生长、维持呼吸提高,从而使 F_{CO_2} 增加。但温度未达到树木生长所需的最低温度时,即使提高大气 CO_2 浓度,对 F_{CO_2} 也无影响。在大气 CO_2 加倍情况下,只有树干温度达到20 °C ~ 25 °C时,美国西黄松 F_{CO_2} 才明显高于正常大气浓度;但当树干温度为10 °C ~ 20 °C时,实验组与对照组 F_{CO_2} 无明显差异(Carey et al., 1996)。在大气 CO_2 浓度提高,而树干生长速率不改变的前提下, F_{CO_2} 还可能降低。Griffin等(1996)研究表明,

在高 CO_2 浓度中,西黄松 F_{CO_2} 降低。其可能原因为:大气 CO_2 浓度升高条件下,树干氮素营养供应不足,限制了树干维持呼吸。

1.2.4 土壤含水量

土壤水分影响树干细胞生长和代谢,以及叶光合作用产物向树干运输的过程,因而土壤含水量与 F_{CO_2} 间有着非常密切的关系。树干生长受树干细胞膨压大小影响(Daudet et al., 2005)。土壤水分亏缺将导致树干细胞膨压下降,当细胞膨压低于某一阈值时,树干细胞停止生长,树干呼吸速率下降, F_{CO_2} 相应降低。Saveyn等(2007b)研究表明,盆栽的夏栎停止供水后,中午树干水势由-0.56 MPa下降至-2 MPa,树干停止生长, F_{CO_2} 也由2.66 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 降至1.85 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。但当土壤水分充足时,灌溉却不能增加 F_{CO_2} (Maier, 2001)。同时,土壤水分亏缺时树干维持代谢活动减弱,树干维持呼吸也下降(Amthor et al., 1990; Ryan, 1991)。此外,干旱导致通过韧皮部运输至树干的糖类物质减少,树干呼吸速率下降(McCree, 1986)。

1.2.5 土壤养分

土壤养分对 F_{CO_2} 的影响与树干生长增加速率密切相关。Maier(2001)发现施肥后第3年火炬松 F_{CO_2} 显著增加,与之伴随的是树干生长速率、树干生物量和树干N含量的增加。而当土壤养分增加没有引起树干生长加快的前提下, F_{CO_2} 也没有显著变化(Ryan et al., 1996; Stockfors et al., 1998)。

综上所述, F_{CO_2} 与各影响因素的关系具有某种规律性,同时又表现出不规则的变化,显现了它们之间关系的复杂性。 F_{CO_2} 与各影响因素关系的复杂性主要体现在同一因素对 F_{CO_2} 影响程度不同。产生这种现象的原因主要有四个:首先,各因素对 F_{CO_2} 的影响往往存在一个阈值,只有在此阈值内才产生影响。其次,各因素对 F_{CO_2} 的影响程度与植物的生长状态有关,即存在时间异质性。再次,树干释放的 CO_2 来源复杂,且不同情况下各个组分所占的比例不同。最后,各个影响因素间存在交互作用。目前,研究者已经通过设计巧妙的实验控制影响 F_{CO_2} 因素的阈值,并且在不同时间尺度上分析各个因素与 F_{CO_2} 关系,还开展了单因素或多因素模拟实验,这三点都有助于深入揭示 F_{CO_2} 变化机制。但目前,仍没有一种方法能精确区分树干释放 CO_2 各组分的比例,这给分析 F_{CO_2} 变化原因带来了一定困难。

2 研究展望

深入研究影响 F_{CO_2} 的因素以及变化机制,能够为构建森林生态系统碳平衡模型,以及制定科学、合理的森林经营管理措施提供重要依据。基于现有研究成果与不足,今后应加强以下几方面的研究:

(1) 加强精确区分树干释放 CO₂ 各组分的研究。目前 F_{CO_2} 的变化机制尚不清楚,其主要原因是:树干释放的 CO₂ 来源复杂,且还没有一种方法能准确区分各个组分比例。因此建议,今后应综合运用稳定碳同位素示踪、CO₂ 微电极、Sap flow 等技术,准确区分树干释放 CO₂ 的各个组分比例,分析各个组分与影响因素的关系,能够更深入揭示 F_{CO_2} 变化机制。

(2) 加强生物、非生物因素交互影响 F_{CO_2} 动态模型的研究。目前所使用的 F_{CO_2} 经验模型通常仅考虑非生物因素(如温度)或生物因素(如树干生长速率)对 F_{CO_2} 的影响。但树干释放 CO₂ 是同时受生物与非生物因素交互影响的过程。因而,仅靠生物或非生物因子模拟 F_{CO_2} 具有一定局限性,难以揭示 F_{CO_2} 与控制其因子时空动态的内在规律。为了提高模型的准确性,未来研究需用多元回归分析,建立耦合生物、非生物因素与 F_{CO_2} 关系的模型。

(3) 深入探讨 F_{CO_2} 的温度适应性。目前研究仅表明,在休眠季节,短期内随温度升高, F_{CO_2} 对温度敏感性下降。随着增温时间的延长, F_{CO_2} 是否表现出温度适应性?不同植物 F_{CO_2} 对温度适应程度是否存在差异?控制植物 F_{CO_2} 对温度适应现象的关键机理是什么?深入探讨 F_{CO_2} 对温度适应程度及机制,有助于了解未来全球变暖后森林生态系统碳源汇动态。

参考文献

- 姜丽芬,石福臣,祖元刚,等. 2003. 不同年龄兴安落叶松树干呼吸及其与环境因子关系的研究. 植物研究, **23**(3): 297–301.
- 马玉娥,项文化,雷丕锋. 2007. 林木树干呼吸变化及其影响因素研究进展. 植物生态学报, **31**(2): 403–412.
- 王森,武耀祥,武静莲,等. 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**(5): 956–960.
- 王文杰,胡英,王慧梅,等. 2007. 环剥对红松(*Pinus koraiensis*)韧皮部和木质部碳水化合物的影响. 生态学报, **27**(8): 3472–3481.
- 王文杰,王慧梅,祖元刚,等. 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. 生态学报, **29**(4): 680–691.
- 王文杰,祖元刚,王慧梅. 2007. 林木非同化器官树枝(干)光合功能研究进展. 生态学报, **27**(4): 1583–1595.
- 肖复明,汪思龙,杜天真,等. 2005. 湖南会同林区杉木人工林呼吸量测定. 生态学报, **25**(10): 3472–3481.
- 严玉平,沙丽清,曹敏,等. 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**(1): 23–30.
- 曾小平,彭少麟,赵平. 2000. 广东南亚热带马占相思林呼吸量的测定. 植物生态学报, **24**(4): 420–424.
- Acosta M, Pavelka M, Pokorný R, et al. 2008. Seasonal variation in CO₂ efflux of stems and branches of Norway spruce trees. *Annals of Botany*, **101**: 469–477.
- Amthor JS, McCree KJ. 1990. Carbon balance of stressed plants: A conceptual model for integrating research results// Alscher RG, Cumming JR, eds. Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms. New York. USA: Wiley-Liss.
- Armstrong W, Strange ME, Cringle S, et al. 1994. Microelectrode and modeling study of oxygen distribution in roots. *Annals of Botany*, **74**: 287–299.
- Berveiller D, Kierzkowski D, Damesin C. 2007. Interspecific variability of stem photosynthesis among tree species. *Tree Physiology*, **27**: 53–61.
- Bidel LPR, Renault P, Pages L, et al. 2000. Mapping meristem respiration of *Prunus persica* (L.) Batsch seedlings: Potential respiration of the meristems O₂ diffusional constraints and combined effects on root growth. *Journal of Experimental Botany*, **51**: 755–768.
- Bowman WP, Barbour MM, Turnbull MH, et al. 2005. Sap flow rate and sapwood density are critical factors in within- and between-tree variation in CO₂ efflux from stems of mature *Dacrydium cupressinum* trees. *New Phytologist*, **167**: 815–828.
- Carey EV, Callaway RM, Delucia EH. 1997. Stem respiration of ponderosa pines grown in contrasting climates: Implications for global climate change. *Oecologia*, **111**: 19–25.
- Carey EV, DeLucia EH, Ball JT. 1996. Stem maintenance and construction respiration in *Pinus ponderosa* grown in different concentrations of atmospheric CO₂. *Tree Physiology*, **16**: 125–130.
- Cerasoli S, McGuire MA, Faria J, et al. 2009. CO₂ efflux, CO₂ concentration and photosynthetic refixation in stems of *Eucalyptus globulus* (Labill.). *Journal of Experimental Botany*, **60**: 99–105.
- Cernusak LA, Marshall JD. 2000. Photosynthetic refixation in branches of western white pine. *Functional Ecology*, **14**: 300–311.
- Ceschia E, Damesin C, Lebaube S, et al. 2002. Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Science*, **59**: 801–812.
- Damesin C, Ceschia E, Le Goff N, et al. 2002. Stem and branch respiration of beech: From tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytologist*, **153**: 159–172.
- Damesin C. 2003. Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: From the sea-

- sonal pattern to an annual balance. *New Phytologist*, **158**: 465–475.
- Daudet FA, Ameglio T, Cochard H, et al. 2005. Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany*, **56**: 135–144.
- Dixon RK, Brown S, Houghton RA, et al. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystem. *Science*, **263**: 185–190.
- Edwards NT, Tschaplinski TJ, Norby RJT. 2002. Stem respiration increases in CO₂-enriched sweetgum trees. *New Phytologist*, **155**: 239–248.
- Foote KC, Schaedle M. 1976. Diurnal and seasonal patterns of photosynthesis and respiration by stems of *Populus tremuloides* Michx. *Plant Physiology*, **58**: 651–655.
- Gansert D, Burgdorf M. 2005. Effects of xylem sap flow on carbon dioxide efflux from stems of birch (*Betula pendula* Roth). *Flora*, **200**: 444–455.
- Geigenberger P. 2003a. Regulation of sucrose to starch conversion in growing potato tubers. *Journal of Experimental Botany*, **54**: 457–465.
- Geigenberger P. 2003b. Response of plant metabolism to too little oxygen. *Current Opinion in Plant Biology*, **6**: 247–256.
- Griffin KL, Ball JT, Strain BR. 1996. Direct and indirect effects of elevated CO₂ on whole-shoot respiration in ponderosa pine seedlings. *Tree Physiology*, **16**: 33–41.
- Harris NL, Halla CAS, Lugob AE. 2008. Estimates of species- and ecosystem-level respiration of woody stems along an elevational gradient in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Ecological Modelling*, **216**: 253–264.
- 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.
- Kaipiainen LK, Sofronova GI, Hari P, et al. 1998. The role of xylem in CO₂ exchange in *Pinus sylvestris* woody stems. *Russian Journal of Plant Physiology*, **45**: 500–505.
- Kharouk VI, Middleton EM, Spencer SL, et al. 1995. Aspen bark photosynthesis and its significance to remote-sensing and carbon budget estimates in the Boreal ecosystem. *Water, Air and Soil Pollution*, **82**: 483–497.
- Kimmerer TW, Stringer MA. 1988. Alcohol dehydrogenase and ethanol in the stems of trees: Evidence for anaerobic metabolism in the vascular cambium. *Plant Physiology*, **87**: 693–697.
- Lammertyn J, Franck C, Verlinden BE, et al. 2001. Comparative study of the O₂, CO₂ and temperature effect on respiration between “Conference” pear cell protoplasts in suspension and intact pears. *Journal of Experimental Botany*, **52**: 1769–1777.
- Larcher W. 1983. *Physiological Plant Ecology* (2nd ed.). New York, USA: Academic Press.
- Lavigne MB, Ryan MG. 1997. Growth and maintenance respiration rate of aspen, black spruce and jack pine stems at northern and southern BORE AS sites. *Tree Physiology*, **17**: 543–551.
- Lendzian KJ. 2006. Survival strategies of plants during secondary growth: Barrier properties of phellem and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide. *Journal of Experimental Botany*, **57**: 2535–2546.
- 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.
- Linder S, Troeng E. 1981. The seasonal variation in stem and coarse root respiration of a 20-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien*, **142**: 125–139.
- Maier CA, Albaugh TJ, Allen HL, et al. 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.
- Maier CA, Clinton BD. 2006. Relationship between stem CO₂ efflux, stem sap velocity and xylem CO₂ concentration in young loblolly pine trees. *Plant, Cell and Environment*, **29**: 1471–1483.
- 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.
- Maier CA. 2001. Stem growth and respiration in loblolly pine plantations differing in soil resource availability. *Tree Physiology*, **21**: 1183–1193.
- Mancuso S, Marras AM. 2003. Different pathways of the oxygen supply in the sapwood of young *Olea europaea* trees. *Plantata*, **216**: 1028–1033.
- Martin TA, Teskey RO, Dougherty PM. 1994. Movement of respiratory CO₂ in stems of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings. *Tree Physiology*, **14**: 481–495.
- Matyssek R, Goerg MSG, Maurer S, et al. 2002. Tissue structure and respiration of stems of *Betula pendula* under contrasting ozone exposure and nutrition. *Trees: Structure and Function*, **16**: 375–385.
- Maunoury F, Berveiller D, Lelarge C. 2007. Seasonal, daily and diurnal variations in the stable carbon isotope composition of carbon dioxide respired by tree trunks in a deciduous oak forest. *Oecologia*, **151**: 268–279.
- McCree KJ. 1986. Whole-plant carbon balance during osmotic adjustment to drought and salinity stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, **13**: 33–43.
- McGuire MA, Teskey RO. 2004. Estimating stem respiration in trees by a mass balance approach that accounts for internal and external fluxes of CO₂. *Tree Physiology*, **24**: 571–578.
- Millar AH, Bergersen FJ, Day DA. 1994. Oxygen affinity of terminal oxidases in soybean mitochondria. *Plant Physiology and Biochemistry*, **32**: 847–852.
- Moore DJP, Gonzalez-Mele MA, Taneva L, et al. 2008. The effect of carbon dioxide enrichment on apparent stem respiration from *Pinus taeda* L. is confounded by high levels of soil carbon dioxide. *Oecologia*, **158**: 1–10.
- Ogawa K. 2006. Stem respiration is influenced by pruning and girdling in *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **21**: 293–298.

- Penning de Vries FWT. 1975. The cost of maintenance processes in plant cells. *Annals of Botany*, **39**: 77–92.
- Pfanz H, Aschan G, Langenfeld-Heyser R, et al. 2002. Ecology and ecophysiology of tree stems: Corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften*, **89**: 147–162.
- Pruyn ML, Gartner BL, Harmon ME. 2002. Respiratory potential in sapwood of old versus young Ponderosa pine trees in the Pacific Northwest. *Tree Physiology*, **22**: 105–116.
- Pruyn ML, Gartner BL, Harmon ME. 2005. Storage versus substrate limitation to bole respiratory potential in two coniferous tree species of contrasting sapwood width. *Journal of Experimental Botany*, **56**: 2637–2649.
- Ryan MG, Hubbard RM, Pongracic S, et al. 1996. Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, **16**: 333–343.
- Ryan MG. 1991. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*, **1**: 157–167.
- Savelyn A, Steppe K, Lemeur R. 2006. Report on non-temperature related variations in CO₂ efflux rate from young tree stems in the dormant season. *Trees: Structure and Function*, **22**: 165–174.
- Savelyn A, Steppe K, Lemeur R. 2007a. Daytime depression in tree stem CO₂ efflux rate: Is it caused by low stem turgor pressure. *Annals of Botany*, **99**: 477–485.
- Savelyn A, Steppe K, Lemeur R. 2007b. Drought and the diurnal patterns of stem CO₂ efflux and xylem CO₂ concentration in young oak (*Quercus robur*). *Tree Physiology*, **27**: 365–375.
- Savelyn A, Steppe K, McGuire MA. 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.
- Schmidt J, Batic F, Pfanz H. 2000. Photosynthetic performance of leaves and twigs of evergreen holly (*Ilex aquifolium* L.). *Phyton: Annales Rei Botanicae*, **40**: 179–190.
- Solhaug KA, Gauslaa Y, Haugen J. 1995. Adverse effects of epiphytic crustose lichens upon stem photosynthesis and chlorophyll of *Populus tremula* L. *Botanica Acta*, **1995**, **108**: 233–239.
- Sorz J, Hietz P. 2006. Gas diffusion through wood: Implications for oxygen supply. *Trees: Structure and Function*, **20**: 34–41.
- Spicer R, Holbrook NM. 2005. Within-stem oxygen concentration and sap flow in four temperate tree species: Does long-lived xylem parenchyma experience hypoxia. *Plant, Cell and Environment*, **28**: 192–201.
- Spicer R, Holbrook NM. 2007. Parenchyma cell respiration and survival in secondary xylem: Does metabolic activity decline with cell age? *Plant, Cell and Environment*, **30**: 934–943.
- Steinborn WH, Eschenbach C, Kutsch WL, et al. 1997. CO₂-Gaswechsel von Achsenorganen der Schwarzerle (*Alnus glutinosa*)// Overdieck D, Forstrether M, eds. Landschaftsentwicklung und Umweltforschung 107, Schriftenreihe im FB Umwelt und Gesellschaft. Berlin, Germany: University of Berlin.
- Steppe K, Savelyn A, McGuire MA. 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 in stems of Norway spruce trees. *Tree Physiology*, **18**: 155–166.
- Teskey RO, McGuire MA. 2007. Measurement of stem respiration of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) trees involves internal and external fluxes of CO₂ and possible transport of CO₂ from roots. *Plant, Cell and Environment*, **30**: 570–579.
- Teskey RO, Savelyn A, Steppe K, et al. 2008. Origin, fate and significance of CO₂ in tree stems. *New Phytologist*, **177**: 17–32.
- van Dongen JT, Schurr U, Pfister M, et al. 2003. Phloem metabolism and function have to cope with low internal oxygen. *Plant Physiology*, **131**: 1529–1543.
- Vose J, Ryan M. 2002. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N, and photosynthesis. *Global Change Biology*, **8**: 182–193.
- Wieser G, Gruber A, Bahn M, et al. 2009. Respiratory fluxes in a Canary Islands pine forest. *Tree Physiology*, **29**: 457–466.
- Wittmann C, Pfanz H, Loreto F, et al. 2006. Stem CO₂ release under illumination: Corticular photosynthesis, photorespiration or inhibition of mitochondrial respiration? *Plant, Cell and Environment*, **29**: 1149–1158.
- Zha TS, Kellomäki S, Wang KY, et al. 2004. Seasonal and annual stem respiration of Scots pine tree under boreal conditions. *Annals of Botany*, **94**: 889–896.
- Zha TS, Kellomäki S, Wang KY, et al. 2005. Respiratory responses of Scots pine stems to 5 years of exposure to elevated CO₂ concentration and temperature. *Tree Physiology*, **25**: 49–56.

作者简介 黄 珮,女,1983年生,博士研究生,主要从事植物生理生态学研究。E-mail: huangweid2002@163.com

责任编辑 王 伟