应用与环境生物学报 2011, 17(4): 447~452
Chin J Appl Environ Biol=ISSN 1006-687X
2011-08-25
DOI: 10.3724/SP.J.1145.2011.00447

荷木树干CO_2释放通量的个体间差异及树干液流的效应*

朱丽薇[1,2] 赵 平[1**] 倪广艳[1] 蔡锡安[1] 曾小平[1] 邹绿柳[1,2] 梅婷婷[1,2] 余孟好[1,2]
([1]中国科学院华南植物园 广州 510650)
([2]中国科学院研究生院 北京 100049)

摘 要 为研究荷木(*Schima superba*)个体间树干CO_2释放通量(E_s)的差异以及树干液流对E_s的影响,提高森林生态系统呼吸计算准确性,利用红外气体分析仪及自制式气室于2009年湿季和干季监测了华南荷木人工林5棵样树的E_s,并同步监测了树干温度(θ_s)、气温及液流密度. 结果显示:θ_s与气温之间呈显著线形正相关;E_s与树干温度之间存在显著指数函数关系;E_s干湿季的差异显著,并呈现明显的季节变化;5株样树之间E_s存在显著差异,平均E_s分别为3.12、3.60、5.52、6.98、8.09 μmol m^{-2} s^{-1};同时,样树之间树干CO_2释放通量的温度系数(Q_{10})差异显著(1.97~4.24之间). Tree1、Tree2和Tree4白天的E_s与液流速度(v)显著正相关,白天的标准化树干CO_2释放通量(R_{25},温度为25 ℃时的E_s)高于晚上. 荷木E_s个体之间及时间上的差异主要受树干温度、生长状况和液流速度的影响. 图3 表6 参35

关键词 荷木;树干CO_2释放通量;树干温度;液流速度;Q_{10}
CLC Q945.19

Differences of Stem CO_2 Efflux Among Individual Trees of *Schima superba* and Effects of Sap Flow*

ZHU Liwei[1,2], ZHAO Ping[1**], NI Guangyan[1], CAI Xi'an[1], ZENG Xiaoping[1],
ZOU Lüliu[1,2], MEI Tingting[1,2] & YU Menghao[1,2]
([1]*South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China)
([2]*Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract The differences of stem CO_2 efflux (E_s) among individual trees and effects of sap flow on E_s have affected the accuracy when calculating the respiration of a forest ecosystem. In a *Schima superba* plantation forest in southern China, infrared gas analyzer and self-made chamber were applied to measure the stem CO_2 efflux of five sampled trees, with stem temperature (θ_s), air temperature and sap flow density recorded synchronously in wet and dry seasons in 2009. The results showed that θ_s was positively linear-correlated to air temperature, while E_s was exponentially related to θ_s. E_s was found significantly different between July and October, indicating a clear seasonal variation. E_s was significantly different among 5 sampled trees, and mean E_s were 3.12, 3.60, 5.52, 6.98 and 8.09 μmol m^{-2} s^{-1}, respectively. In the meantime, Q_{10} also significantly differed among the sampled tree individuals ranging from 1.97 to 4.24. E_s of Tree1, Tree2 and Tree4 had a significant correlation with sap flow velocity at daytime, which resulted in higher standardized stem CO_2 efflux (R_{25}, E_s at 25℃) than that at night. Both the variation of E_s among the individual *S. superba*, and the E_s changes based on the timing of measurements can mainly be explained with stem temperature, growth status and sap flow velocity. Fig 3, Tab 6, Ref 35

Keywords *Schima superba*; stem CO_2 efflux; stem temperature; sap flow velocity; Q_{10}
CLC Q945.19

呼吸是影响植物净初级生产力的重要生理过程,在森林生态系统碳平衡中发挥着重要作用. 已有的研究表明,呼吸可消耗光合作用所固定碳量的30%~70% [1~2],而树干呼吸可占树木地上部分碳收支的10%~42%,在成熟森林甚至会超过叶片呼吸的总量[3~4]. 因此,研究森林与大气的气体交换必须考虑树干呼吸的贡献. 目前,树干呼吸的测定一般采用覆盖树干表面的气室气体交换的方法,但是,不少研究发现由该方法测定的所谓树干呼吸速率并没有严格遵循与温度的函数关系[5~7]. 实际上气室气体交换方法所测得的变量只是树干呼吸产生的CO_2的一部分,我们将该变量称为树干CO_2释放通量,而余下的部分CO_2溶解于树干液流中,或被带至冠层上方,或被树皮光合所利用[8~9]. 树干CO_2释放通量随树干高度、方向、季节、树木年龄以及功能群而变化[10~12],Ceschia等[13]和Bowman等[14]研究发现树干上部的CO_2释放通量较高. 影响树干CO_2释放通量的内部因素主要是树干液流和碳水化合物供应等,而外部因素主要受温度和水分胁迫的影响[15];许多研究表明,树干CO_2释放通量随液流的增加而增

收稿日期:2010-09-06 接受日期:2010-12-13
*国家自然科学基金项目(Nos. 30770328, 30871998, 41030638)和广东省自然科学基金项目(No. 07006917)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 30770328, 30871998, 41030638) and the Natural Science Foundation of Guangdong, China (No. 07006917)
**通讯作者 Corresponding author (E-mail: zhaoping@scib.ac.cn)

加[5, 16~17]. 由于液流主要受树形大小和水力结构的影响[18~20], 因此, 不同形态大小树木的液流差异会导致树干CO_2释放通量不同. 本研究的目的是比较华南地区常见乡土树种荷木个体间树干CO_2释放通量的差异及季节变化, 探讨树形特征和液流对树干CO_2释放通量的效应, 以便更好地理解森林生态系统碳收支对全球变化的影响.

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于广州市中国科学院华南植物园小青山生态观测场(23°8′N, 113°17′E), 海拔高度41 m, 坡向为东北坡, 坡度12°, 样地为上世纪80年代中期栽种的荷木林, 种植密度为1 046株/hm², 地下植被稀疏, 进行试验的样树位于上坡位. 该地区为南亚热带季风海洋性气候, 雨热同期, 一年有干湿季之分, 4~9月为湿季, 10~3月为干季. 年均温21.4~21.9 ℃, 年降雨量1 612~1 909 mm. 试验样地土壤为中壤土, pH值约为4, 表土(0~20 cm)有机质含量1.52%~2.82%, 全N含量为0.68‰.

1.2 观测方法

1.2.1 树干CO_2释放通量 分别于2009年7月7日、11日、16~18日(湿季)和10月27~28日、11月1日(干季)晴朗的天气采用红外CO_2分析仪(Li-6262)与自制的气室(开放式气路), 测定5棵样树(表1)树干北面1.5 m处的CO_2释放通量(E_s, μmol m^{-2} s^{-1}). 气室用橡胶玻璃制作而成(规格: 10 cm × 10 cm), 四周边缘紧贴橡胶海绵, 保证树干与气室紧密结合, 防止泄气. 进气和出气口内侧连接密布小孔的金属管, 便于气体均匀地通过气室; 进气口用PVC管连接高处的缓冲瓶, 使进气CO_2浓度稳定; 出气口用PVC管连接Li-6262分析仪, 外置流量计控制流经气室的气体流量为1.5 L min^{-1}. 读数稳定后记录数据, 测定频度为1 h.

表1 样树树形特征

Table 1 Tree form features of the sampled trees

树号 No.	树龄 Age (t/a)	胸径 DBH (d/cm)	树高 Height (h/m)	冠幅面积 Canopy size (A/m^2)	边材面积 Sapwood area (A/m^2)	树皮厚度 Bark thickness (δ/cm)
Tree1	24	19.4	8.5	14.73	2.5×10^{-2}	0.60
Tree2	24	13.3	9.5	15.81	1.2×10^{-2}	0.30
Tree3	24	22.0	11.4	25.20	3.2×10^{-2}	0.55
Tree4	24	17.5	8.8	18.72	2.0×10^{-2}	0.93
Tree5	24	24.0	12.1	32.40	3.8×10^{-2}	0.80

E_s通过下式[16]计算:

$$E_s = f_a/A \times \Delta[CO_2]$$

式中, $\Delta[CO_2]$为流经气室的CO_2浓度与空白对照的差值(μmol L^{-1}), A为气室覆盖树干面积(m²), f_a为流经气室的空气流速(L s^{-1}).

E_s与树干温度之间的关系通过下式[21]进行拟合:

$$E_s = ae^{b\theta s}$$

式中, θ_s为树干温度, a为当树干温度为零时的E_s, b为特征系数.

树干CO_2释放通量对树干温度的敏感性可借助温度系数Q_{10}表示:

Q_{10}(即环境温度每升高或降低10 ℃时呼吸增加或减少的倍数)通过下式[22]计算:

$$Q_{10} = e^{10b}$$

式中, b为特征系数.

1.2.2 液流速度 本研究采用Granier 热消散式探针测定呼吸气室正下方树干胸高处(1.3 m)的液流密度(f_s, g H_2O m^{-2} s^{-1})[23]. 在样地外选取15棵树分别测定胸径和边材面积, 建立两者的函数关系式: $A_s = 0.6841DBH^{2.0226}$ ($R^2 = 0.9942$), 其中A_s为边材面积, DBH为树干胸高直径, 利用此关系式获得样树边材面积A_s. 液流速度(v, g s^{-1})则由下式进行计算:

$$v = f_s \times A_s$$

1.2.3 树干温度 采用自制式铜镍热敏电偶测定树干Granier探针正下方木质部内2 cm处的温度.

1.2.4 环境因子 利用E20和LI-COR光合有效辐射传感器监测冠层上方光合有效辐射(PAR), RHT2V传感器监测大气相对湿度(%)和气温(℃), 土壤湿度传感器SM200监测林下土壤30 cm深处的土壤含水量(cm³ cm^{-3}).

水汽压亏缺VPD(kPa)由下式计算:

$$VPD = a \times e^{\frac{b\theta}{\theta+c}} \times (1 - RH)$$

式中, RH是大气相对湿度(%), θ是气温(℃), 常数a、b和c分别是0.611 kPa、17.502和240.97 ℃.

以上传感器和Granier探针与DL2e数据采集仪连接, 测读频度为30 s, 每10 min平均并储存.

1.2.5 统计分析 采用标准化的R_{25}(温度为25 ℃时的树干CO_2释放通量)比较不同时段树干CO_2释放通量[24]: 即利用建立的树干温度与树干CO_2释放通量的指数函数关系进行转换. 对个体间树干CO_2释放通量和树干温度的比较均采用单因子ANOVA中的LSD或Tamhane's T2, 而比较不同月份树干CO_2释放通量和树干温度则是采用配对t检验. 以上分析在SPSS 16.0软件中进行.

2 结果

2.1 气温与树干温度之间的关系

干湿季平均气温分别为26.21 ℃和31.17 ℃, 树干温度(θ_s)和气温日变化曲线相似, 均呈S型, θ_s变化幅度比较小. 干季θ_s日变化以及样树之间变化幅度比湿季大(图1). 对θ_s和气温进行相关分析(表2), 两者呈极显著线形相关(P<0.01).

表2 树干温度与气温回归分析

Table 2 Regression analysis between stem temperature of the five sampled trees and air temperature

树号 No.	样本数 N	回归方程 Regression equation	判定系数 R^2	相关系数 P
Tree1	117	$y = 0.6394x + 9.7952$	0.71	0.000
Tree2	117	$y = 0.5928x + 11.293$	0.76	0.000
Tree3	117	$y = 0.6707x + 0.8777$	0.68	0.000
Tree4	117	$y = 0.707x + 7.3948$	0.70	0.000
Tree5	117	$y = 0.5706x + 10.834$	0.67	0.000

2.2 树干CO_2释放通量与树干温度的关系

E_s与θ_s日变化曲线相似, E_s峰值出现在15:00~17:00时, 滞后于θ_s(图1). 1~5号样树的平均E_s值分别为3.12、3.60、5.52、

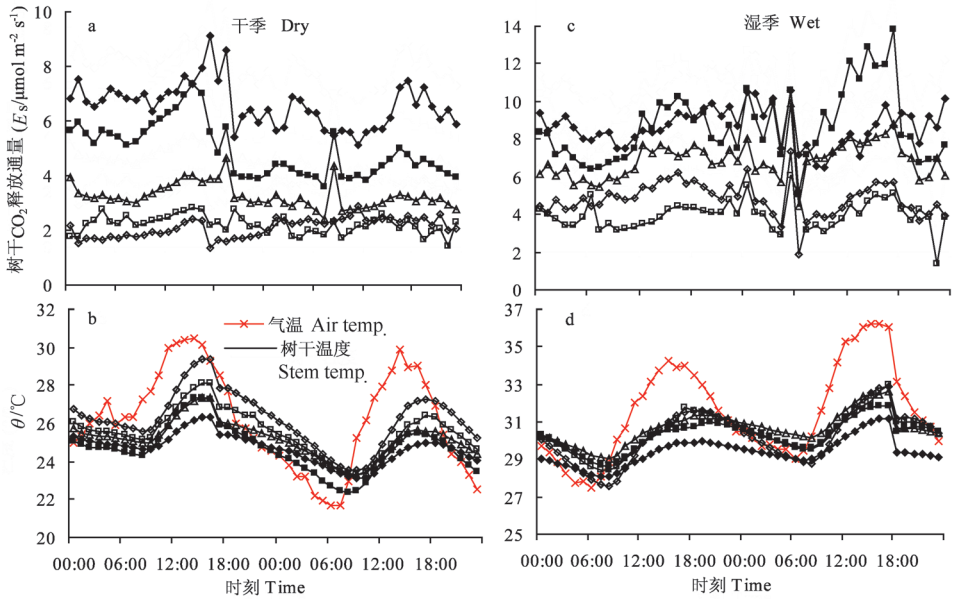


图1 干湿季树干CO_2释放通量、树干温度和气温日变化曲线

Fig. 1 Diurnal variations of stem CO_2 efflux, stem temperature and air temperature in dry (a, b) and wet (c, d) seasons

□: Tree1; ◇: Tree2; △: Tree3; ■: Tree4; ◆: Tree5

6.98、8.09 μmol m^{-2} s^{-1}，θ_s值分别为28.53 ℃、28.65 ℃、28.50 ℃、28.09 ℃和27.53 ℃（表3）. 干湿两季5棵样树的平均E_s和θ_s分别为3.81、6.53 μmol m^{-2} s^{-1}和25.27 ℃、30.15 ℃. 对两个季节E_s和θ_s分别进行配对t检验，发现统计上均存在显著性差异，湿季的E_s和θ_s均明显高于干季. 对样树之间E_s和θ_s进行方差分析（图2），结果显示，干季Tree1、Tree2和Tree3与Tree5的E_s在统计上存在显著差异，Tree4与其它样树的E_s的差异均不显著；湿季 Tree1和Tree2的E_s统计上存在显著性差异. 在θ_s方面，干季Tree2与Tree4、Tree5统计上均存在显著性差异，而湿季Tree5与其它样树差异显著. 因此，样树之间E_s与θ_s的差异不一致，说明其它因素（如样树树形特征、微环境因子)对E_s的大小产生明显影响.

表3 树干CO_2释放通量与树干温度均值、最大值和最小值

Table 3 Mean, maximum and minimum of stem CO_2 efflux and stem temperature of the five sampled trees

树号 No.	树干CO_2释放通量 (E_s/μmol m^{-2} s^{-1})			树干温度 (θ_s/℃)		
	Mean	Max.	Min.	Mean	Max.	Min.
Tree1	3.21 ± 1.02	6.04	1.39	28.53 ± 2.58	33.01	23.29
Tree2	3.60 ± 1.41	7.35	1.36	28.65 ± 2.32	32.92	23.51
Tree3	5.52 ± 1.96	9.87	2.43	28.50 ± 2.76	32.59	23.27
Tree4	6.98 ± 2.18	13.80	3.57	28.09 ± 2.87	31.87	22.36
Tree5	8.09 ± 1.58	12.06	5.12	27.53 ± 2.37	31.19	23.10

进一步分析显示，5棵样树E_s与θ_s统计上极显著相关（表4），Q_{10}为1.97~4.24，R^2为0.61~0.93. 样树之间E_s的特征值明显不同，说明同树种不同个体对θ_s的响应有差异.

2.3 树干CO_2释放通量与液流速度的关系

光合有效辐射（PAR）和水汽压亏缺（VPD）是树木蒸腾的主要驱动因子，我们利用干湿季白天（07:00~17:00时）的数据分别对5棵样树液流速度v与PAR、VPD进行相关性分析（表5），结果显示统计上均呈极显著正相关（P<0.01）. 干季v与PAR和VPD相关性仍然很高（线性回归系数分别为

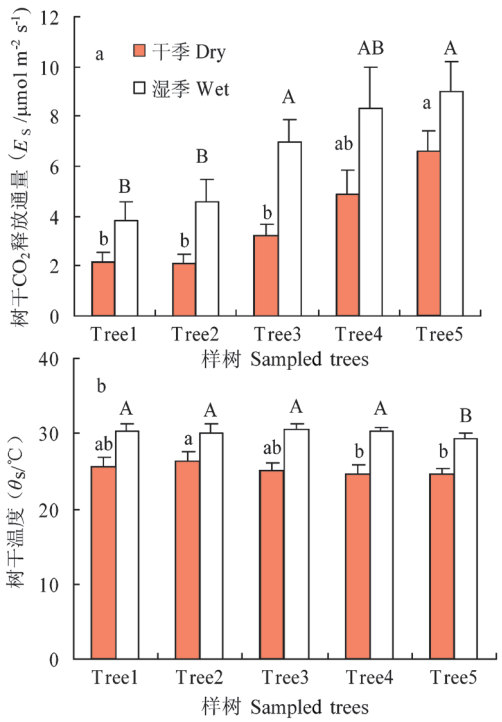


图2 干湿季样树间树干CO_2释放通量和树干温度比较

Fig. 2 Comparison of stem CO_2 efflux and stem temperature among the sampled trees in dry and wet seasons

0.50~0.87和0.49~0.84），说明土壤水分状况并没有限制荷木的水分利用，因此v的变化很大程度上仍然受PAR、VPD和树形的影响.

液流速度v日变化呈单峰曲线，晚上v很低，08:00~13:00时呈增加趋势，13:00~20:00时逐渐下降，最大值出现在11:00~13:00时之间，干湿季最大值出现的时刻基本相同，但是湿季的日间v最大值约是干季的1.5倍. 对日平均v进行配对t

表4 各样树树干CO_2释放通量和树干温度之间温度系数Q_{10}、判定系数R^2及显著水平P

Table 4 Temperature coefficient (Q_{10}), determination coefficient (R^2) and significance level (P) of exponential regression between stem CO_2 efflux and stem temperature of the five sampled trees

树号 No.	样本数 N	温度系数 Q_{10}	判定系数 R^2	Sig. P
Tree1	114	3.13	0.81	0.000
Tree2	114	4.24	0.61	0.000
Tree3	114	4.06	0.93	0.000
Tree4	114	2.85	0.83	0.000
Tree5	114	1.97	0.65	0.000

检验，无论是干季还是湿季，统计上不存在显著相关性（P = 0.06）. Tree5的v明显高于其它样树，而其它样树之间差异不明显. 尤其在湿季，各样树的v日间最大值分别为1.22、0.74、0.66、0.73、3.06 g s^{-1}（图3）. Tree5干湿季平均v分别为0.55 g s^{-1}和1.18 g s^{-1}，其它样树干湿季v均值分别约为0.21 g s^{-1}和0.27 g s^{-1}. 排除树干温度的影响，对白天E_s与v进行偏相关分析，结果显示Tree1、Tree2和Tree4统计上显著正相关（P<0.01），Tree5统计上相关性不高（P = 0.55），Tree3不存在显著的相关性. 即白天Tree1、Tree2和Tree4的E_s会随v的增加而有所增加，而v对Tree3和Tree5的影响不明显. 同时对不同时段的E_s进行标准化处理计算R_{25}（表6），发现Tree1、Tree2和Tree4的R_{25}均为白天高于晚上，而Tree3和Tree5则是白天低于晚上. 不同时段的E_s最大差异可高达18.2%.

3 讨 论

树干的呼吸主要在木质部薄壁组织、形成层和韧皮部进行，如果树干CO_2释放通量与树干体积成比例，那么树干CO_2释放通量所反映的主要是木质部薄壁组织细胞的维持呼吸，如果是与树干表面积成比例，则反映的主要是形成层和韧皮部细胞的生长呼吸；假如单位表面积的树干CO_2释放通量与树干直径线形正相关，则可采用单位树干体积表示树干CO_2释放通量[10~11, 22, 25]. 据此，我们分析了样树直径与树干CO_2释放通量的相关关系，发现两者统计上不显著，说明不能以树干体积为单位表示树干CO_2释放通量，即树干CO_2释放通量主要与树干表面积有关，可推断树干CO_2释放通量的主要来源不是木质部薄壁组织细胞[27]，而是形成层和韧皮部细胞，这也与该人工林正处于速生生长阶段，生长呼吸比较旺盛有关. Acosta等研究了挪威杉[*Picea abies* (L.) Karst]树干和枝条CO_2释放通量的季节变化，指出采用以单位表面积表示CO_2释放通量主要基于两方面的原因：1）呼吸主要发生在形成层，2）树干木质体积会随水分供应而改变，而表面积则是一个较稳定的特征[23]. 因此，本研究采取树干表面积作为CO_2释放通量的表达单位是合理的.

树皮包含形成层、韧皮部[7]，形成层细胞向外分裂产生初生韧皮部，向内形成初生木质部，形成层内细胞不断的分裂活动促使树皮增厚，树皮厚度大说明韧皮部组织较多，即呼吸细胞越多，理论上通过树皮等向外扩散的气体也会增加，从而引起树干CO_2释放通量的增加，因此较大的树皮厚度是Tree4树干CO_2释放通量较大的原因. 由于与温度密切相关的是维持呼吸，树木的维持呼吸高，对温度敏感性的Q_{10}值也会大. Tree5虽然具有较高的树干CO_2释放通量，但是温度系数Q_{10}值却是最小的，说明对温度变化较不敏感，以此推断维持呼吸相对于其他样树来说比较小；但是较高的液流速度

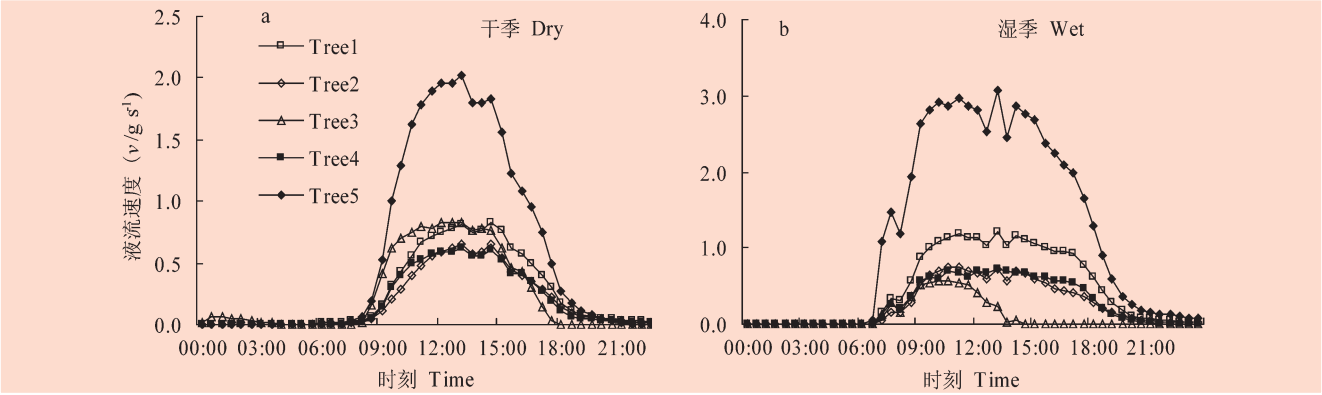


图3 干湿季液流速度日变化曲线

Fig. 3 Diurnal variations of sap flow velocity of the five sampled trees in dry and wet seasons

表5 液流速度与光合有效辐射和水汽压亏缺的线性回归分析

Table 5 Linear regression between sap flow velocity and photosynthetically active radiation (PAR) or vapor pressure deficit (VPD)

指标 Parameter	样本数 N	Tree1		Tree2		Tree3		Tree4		Tree5	
		R^2	P	R^2	P	R^2	P	R^2	P	R^2	P
光合有效辐射 PAR	183	0.66	0.000	0.47	0.000	0.52	0.000	0.55	0.000	0.41	0.000
水汽压亏缺 VPD	183	0.58	0.000	0.56	0.000	0.17	0.000	0.65	0.000	0.18	0.000

表6 不同时段样树间温度为25 ℃时的树干CO_2释放通量（R_{25}）比较

Table 6 Comparison of stem CO_2 efflux at 25 ℃ (R_{25}) at different time among the sampled trees

时段 Time	Tree1	Tree2	Tree3	Tree4	Tree5
07:00~17:00	2.16	2.20	3.11	4.88	6.54
18:00~06:00	1.99	1.80	3.15	4.80	6.73

保证了呼吸所需的O_2供给, 为光合作用提供底物从而促进生长, 保证了较高的生长呼吸.

对大部分植物来说, 气室气体交换方法测得的树干CO_2释放通量与树干温度之间的温度系数Q_{10}在1.3~3.0之间, 采用Q_{10} = 2.0进行不同温度之间树干CO_2释放通量的转换比较合理[33]. 然而不同树种及不同生境的Q_{10}变异性比较大, Gielen等研究杨属(*Populus*)树种的树干CO_2释放通量时, 得出银白杨(*Populus alba*)Q_{10}为3.3 [34]; McGuire等测定的悬铃木枝条的Q_{10}为3.19(20~35 ℃)[26]; Kim等研究日本红松(*Pinus densiflora*)树干/枝条维持呼吸获得的Q_{10}变化范围为1.28~6.40 [34]. 本研究的Tree1、Tree4和Tree5的Q_{10}约为3.0, Tree2和Tree3的Q_{10}为4.0左右. Kim等认为树高、直径和树皮厚度的不同引起的组织温度异质性可以解释个体Q_{10}的差异[35]. 本实验中Tree2和Tree3的Q_{10}比较高, 树皮较薄是可能的原因之一, 因为较薄的树皮与周围的热量交换比较快, 对温度的变化比较敏感, 因此Q_{10}较高. Acosta等指出, 若要获取一个生态系统具代表性的温度系数值, 必须了解个体的温度敏感性, 并进行较大范围的测量[23]. 另一方面由于树干CO_2释放通量与真正的树干呼吸之间关系的不确定性, 因此通过树干CO_2释放通量与树干温度之间的回归关系计算树干对温度的敏感程度也会产生偏差.

Levy等分别研究了温带森林和热带雨林树木液流的CO_2运输对树干CO_2释放通量的影响, 排除温度的影响后, 发现树干CO_2释放通量与液流速度成正比[17]; Bowman等观测了纽西兰陆均松(*Dacrydium cupressinum*)的树干CO_2释放通量, 认为液流速度和木质部解剖结构是解释树干CO_2释放通量随树木的径向、高度及个体不同而变化的重要原因[14]. 我们分析了白天荷木液流与树干CO_2释放通量的关系, 发现Tree1、Tree2和Tree4的树干CO_2释放通量与液流速度显著正相关, 相同温度下白天树干CO_2释放通量比晚上的高. Cerasoli 等研究了蓝桉[*Eucalyptus globulus* (Labill.)]树干CO_2释放通量、CO_2浓度和光合作用固定三者关系, 发现皮层光合作用使树干CO_2释放通量减少了7% [6]. 因此, 本研究的Tree3 和Tree5白天和晚上树干CO_2释放通量规律与其它样树呈现相反趋势, 原因可能是Tree3 和Tree5的胸径、树高和冠幅均比较大, 能够获得较多的环境资源, 同时荷木林郁闭度不高, 实验时没有进行必要的遮阳处理, 皮层光合作用对结果产生了影响. 由于影响树干CO_2释放通量的因素除树干温度外, 还包括其它如液流速度等因素, 我们的结果显示树干温度只能解释树干CO_2释放通量变化的61%~93%, 所以在估测树干呼吸时仅考虑温度是不够的, 还应研究其他因素(如降水改变带来的蒸腾变化)对树干CO_2释放通量的影响.

有学者指出树干CO_2释放通量季节间差异主要受温度和树木生长的影响[27, 33], 本研究中干湿季的树干CO_2释放通量差异显著, 主要是由于实验地地处南亚热带, 树木全年生长, 夏季生长更为旺盛, 雨热同期的特征使该地区植物的湿季维持呼吸和生长呼吸均比较旺盛, 同时湿季较高的温度和辐射导致蒸腾增加, 对树干CO_2释放通量的影响非常明显. 以上说明干湿季节之间树干CO_2释放通量的差异与生长、温度和液流有关.

Meir 等研究了热带雨林树木木质组织的呼吸并进行尺度扩展, 发现树干CO_2释放通量与直径之间呈现自然对数正相关[11]; McGuire等研究悬铃木(*Platanus occidentalis* L.)枝条的CO_2释放通量, 发现基于表面积的CO_2通量随直径增加而增加[27]; Cavaleri等利用包含直径和树高的模型预测的大尺度树干CO_2释放通量, 但仅仅解释基于表面积的树干CO_2释放通量变化的29% [10]. 而本研究中Tree1、Tree2和Tree3的树干CO_2释放通量与冠幅显著正相关(数据未列出). 以上研究说明导致同种不同个体之间树干CO_2释放通量差异的原因比较复杂, 在进行大尺度扩展时, 不能采用单一的扩展单位, 以免估算出现较大偏差.

总之, 树木个体CO_2释放通量是理解森林生态系统碳收支平衡的重要因素, 需要得到足够重视[25], 其季节变化主要受树干温度及生长的影响. 日变化除受树干温度影响外, 树干液流及皮层光合作用的存在也会对树干CO_2释放通量的监测产生影响. 为了进一步明确这种关系, 还需要在更多个体及不同种之间做验证, 以便准确地确定森林呼吸尺度扩展的参数.

References

1 Sprugel DG, Benecke U. Measuring woody-tissue respiration and photosynthesis. In: Lassoie JP, Hinckley TM eds. Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 1991. 329~355

2 Ryan MG, Linder S, Vose JM, Hubbard RM. Dark respiration of pines. *Ecol Bull*, 1994, **43**: 50~63

3 Edwards NT, Hanson PJ. Stem respiration in a closed-canopy upland oak forest. *Tree Physiol*, 1996, **16** (4): 433~439

4 Waring RH, Schlesinger WH. Forest Ecosystems: Concepts and Management. Orlando, USA: Academic Press, 1985

5 Teskey RO, McGuire MA. Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and branches of trees. *Plant Cell Environ*, 2002, **25** (11): 1517~1577

6 Cerasoli S, McGuire MA, Faria J, Mourato M, Schmidt M, Pereira JS, Chaves MM, Teskey RO. CO_2 efflux, CO_2 concentration and photosynthetic refixation in stems of *Eucalyptus globulus* (Labill.). *J Exp Bot*, 2009, **60** (1): 99~105

7 Teskey RO, Saveyn A, Steppe K, McGiure MA. Origin, fate and significance of CO_2 tree stems. *New Phytol*, 2008, **177** (1): 17~32

8 Zhu LW (朱丽薇), Zhao P (赵平), Cai XA (蔡锡安), Zeng XP (曾小平), Zou LL (邹绿柳). *Schima superba* stem CO_2 efflux and its relation to xylem sap flux density and xylem CO_2 concentration. *Chin J Ecol* (生态学杂志), 2010, **28** (11): 2227~2232

9 Zhao P (赵平), Hölscher D. The concentration and efflux of tree stem and the role of xylem sap flow. *Front Biol China*, 2009, **4** (1): 47~54

10 Cavaleri MA, Oberbauer SF, Ryan MG. Wood CO_2 efflux in a primary tropical rain forest. *Global Change Biol*, 2006, **12** (12): 2442~2458

11 Meir P, Grace J. Scaling relationships for woody tissue respiration in two tropical rain forests. *Plant Cell Environ*, 2002, **25** (8): 963~973

12 Stockfors J. Temperature variations and distribution of living cells within tree stems: Implications for stem respiration modeling and scale-

up. *Tree Physiol*, 2000, **20** (15): 1057~1062

13 Ceschia E, Damesina C, Lebaube S, Pontailler JY, Dufrene E. Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Ann For Sci*, 2002, **59** (8): 801~812

14 Bowman WP, Barbour MM, Turnbull MH, Tissue DT, Whitehead D, Griffin KL. 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 Phytol*, 2005, **167** (3): 815~828

15 Maier CA, Johnsen KH, Clinton BD, Ludovici KH. Relationships between stem CO_2 efflux, substrate supply, and growth in young loblolly pine trees. *New Phytol*, 2010, **185** (2): 502~513

16 Saveyn A, Steppe K, McGuire MA, Lemeur R, Teskey RO. Stem respiration and carbon dioxide efflux of young *Populus deltoids* trees in relation to temperature and xylem carbon dioxide concentration. *Oecologia*, 2008, **154** (4): 637~649

17 Levy PE, Meir P, Allen SJ, Jarvis PG. The effect of aqueous transport of CO_2 in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiol*, 1999, **19** (1): 53~58

18 Meinzer FC, Goldstein G, Andrade JL. Regulation of water flux through tropical forest canopy trees: Do universal rules apply? *Tree Physiol*, 2001, **21** (1): 19~26

19 Andrade JL, Meinzer FC, Goldstein G, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P, Silvera K. Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia*, 1998, **115** (4): 463~471

20 O'Brien JJ, Oberbauer SF, Clark DB. Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant Cell Environ*, 2004, **27** (5): 551~567

21 Saveyn A, Steppe K, McGuire MA, Lemeur R, Teskey RO. Stem respiration and carbon dioxide efflux of young *Populus deltoids* trees in relation to temperature and xylem carbon dioxide concentration. *Oecologia*, 2008, **154** (4): 637~649

22 Acosta M, Pavelka M, Pokorny R, Janouš D, Marek MV. Seasonal variation in CO_2 efflux of stems and branches of Norway spruce trees. *Ann Bot*, 2008, **101** (3): 469~477

23 Zhao P (赵平), Rao XQ (饶兴权), Ma L (马玲), Zeng XP (曾小平). Application of Granier's sap flow system in water use of *Acacia mangium* forest. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), 2005, **13** (6): 457~468

24 Harris NL, Hall CAS, Lugo AE. Estimates of species- and ecosystem-level respiration of woody stems along an elevational gradient in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Ecol Model*, 2008, **216** (3/4): 253~264

25 Martin TA, Brown KJ, Cermák J, Ceulemans R, Kucera J, Meinzer FC, Rombold JS, Sprugel DG, Hinckley TM. Crown conductance and tree and stand transpiration in a second-growth *Abies amabilis* forest. *Can J For Res*, 1997, **27** (6): 797~808

26 Levy PE, Jarvis PG. Stem CO_2 fluxes in two Sahelian shrub species (*Guiera senegalensis* and *Combretum micranthum*). *Funct Ecol*, 1998, **12** (1): 107~116

27 McGuire MA, Cerasoli S, Teskey RO. CO_2 fluxes and respiration of branch segments of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) examined at different sap velocities, branch diameters, and temperatures. *J Exp Bot*, 2007, **58** (8): 2159~2168

28 Law BE, Ryan MG, Anthoni PM. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. *Global Change Biol*, 1999, **5** (2): 169~182

29 Lavigne MB, Franklin SE, Hunt ER. Estimating stem maintenance respiration rates of dissimilar balsam fir stands. *Tree Physiol*, 1996, **16** (8): 687~695

30 Ryan MG, Waring RH. Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. *Ecology*, 1992, **73** (6): 2100~2108

31 Yan YP (严玉平), Sha LQ (沙丽清), Cao M (曹敏). Stem respiration characteristics of rubber (*Hevea brasiliensis*) plantations in Xishuangbanna. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2009, **29** (4): 1840~1848

32 Zha T, Kellomäki S,Wang KY, Ryyppö A, Niinistö S. Seasonal and annual stem respiration of Scots pine trees under boreal condition. *Ann Bot*, 2004, **94** (6): 889~896

33 Amthor JS. Plant respiratory responses to the environmental and their effects on the carbon balance. In: Wilkinson RE ed. Plant-environment Interactions. New York, USA: Dekker, 1994. 501~554

34 Gielen B, Scarascia MG, Ceulemans R. Stem respiration of *Populus* species in the third year of free-air CO_2 enrichment. *Physiol Plant*, 2003, **117** (4): 500~507

35 Kim MH, Nakane K, Lee JT, Bang HS, Na YE. Stem/branch maintenance respiration of Japanese red pine stand. *For Ecol & Manage*, 2007, **243** (2/3): 283~290