

文章编号: 1008-2786-(2006)2-268-09

# 西双版纳三种树木树干呼吸日变化特征

严玉平<sup>1,2</sup>, 沙丽清<sup>1</sup>, 曹敏<sup>1</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:** 采用气室-红外气体分析法(RGA)原位监测西双版纳热带季节雨林优势树种番龙眼(*Pometia tomentosa*)和玉蕊(*Barringtonia macrostachya*) (雨季), 以及人工种植的经济树种三叶橡胶(*Hevea brasiliensis*) (干季、雨季)树干呼吸的日变化, 同时监测了林内空气和1 cm深树干温度。结果表明, 三者树干呼吸雨季呈双峰模式, 三者首个呼吸高峰都在15:00前后, 番龙眼和玉蕊第二个呼吸高峰在凌晨1:00前后, 三叶橡胶在凌晨5:00前后。干季三叶橡胶树干呼吸为单峰模式, 呼吸高峰在19:00前后, 午后出现明显的呼吸下降现象。番龙眼和玉蕊雨季树干呼吸速率在 $1.814 \sim 3.167 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间, 三叶橡胶在 $8.824 \sim 10.364 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间, 显著高于同时期的番龙眼和玉蕊, 三叶橡胶干季在 $3.424 \sim 4.110 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间, 显著比雨季小。三者 $Q_{10}$ 在1.60~2.58之间, 三种树的平均 $Q_{10}$ 为1.77。

**关键词:** 热带树种; 树干呼吸;  $Q_{10}$ ; 日变化

**中图分类号:** Q945

**文献标识码:** A

森林生态系统是陆地生态系统的主要组成部分, 含有陆地生物量碳素总量的80%以及地下生物量碳总量的40%<sup>[1]</sup>, 在生长过程中吸收同化大量的 $\text{CO}_2$ 并加以贮存, 其贮存的碳是大气中的3倍<sup>[2]</sup>, 对维持全球碳平衡具有重要作用。生态系统净初级生产力(NPP)的大小取决于该系统初级生产力(GPP)与自养呼吸之差, 树木的自养呼吸能消耗自身叶片光合作用固定碳的50%以上<sup>[3]</sup>。自养呼吸主要来自地下部分和地上部分, 后者主要包括叶片和木质组织, 研究表明木质组织呼吸是代谢呼吸的一个重要组成部分, 能消耗初级生产力(GPP)的6%~50%<sup>[4-7]</sup>, 但在不同群落中有很大的不确定性<sup>[8-9]</sup>, 如北方针叶林木质组织呼吸可贡献地上部分总自养呼吸的25%<sup>[5]</sup>, 温带落叶森林群落中贡献率可高至50%<sup>[10]</sup>, 温带山毛榉林中地上木质组织呼吸为该生

态系统呼吸(土壤和地上部分呼吸)的 $1/3$ <sup>[11]</sup>。分布在低纬度的热带森林, 气温较高, 通常被认为具有大的呼吸速率<sup>[12]</sup>。近年研究表明热带雨林地上木质组织呼吸贡献占该生态系统GPP的10%~13%<sup>[13-14]</sup>, 早期对热带森林的估计更大, 认为在23%~50%间<sup>[12-15]</sup>, 不过前后两个时期所采用的测量方法不同。树干是组成森林木质组织的重要部分, 在森林总自养呼吸的贡献率从12% (松属类)~42% (温带森林)<sup>[16-18]</sup>, 但由于树干呼吸测定技术较为困难<sup>[19]</sup>, 该方面的研究还不充分。

树干呼吸( $R_t$ )是一个复杂的生物学过程, 主要由生长呼吸和维持呼吸组成, 然而准确区分两者却非常困难<sup>[20]</sup>。树干呼吸受多种因素的影响, 如温度、湿度、大气 $\text{CO}_2$ 浓度、土壤养分等外部环境条件<sup>[3, 21-26]</sup>, 树干本身在林冠中所处位置、树干高度、

收稿日期(Received date): 2005-11-12 改回日期(Accepted): 2006-02-20

基金项目(Foundation item): 中国科学院知识创新工程重大项目(批准号: KZCX1-SW-01)、云南省自然科学基金(2004C0052M)、国家自然科学基金项目(批准号: 40173039)及国家重点基础研究发展规划项目(编号: G2002CB412501)共同资助。[Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences (Grant No. KZCX1-W-01), the Natural Science Foundation of Yunnan Province (2004C0052M), the National Natural Foundation of China (No. 40173039) and the National Key Basic Research & Development Program (Grant No. G2002CB412501)]

作者简介(Biography): 严玉平(1971-), 男, 在读硕士研究生, 研究方向的森林生态。[Yan Yuping (1971-), male, presently a candidate for M. Sc. Degree major in forest ecology.]

方向(是否受阳光的照射)、树木年龄、内部因素如维管形成层活动与休眠年循环模式等都会产生影响<sup>[11, 27-30]</sup>。在林分水平上对呼吸速率单位的选择方面,单位边材体积较好地适用于一些温带森林和北方针叶林<sup>[5, 6]</sup>,也适用于某些湿性热带森林<sup>[14]</sup>,其他如树干表面积、树干大小以及树干含氮量为单位也同样与树干呼吸呈较好的相关性<sup>[8, 31, 32]</sup>。热带森林由于物种多样性丰富,个体间边材比例变异也大,边材体积资料难以获得,而树干大小及树干表面积相对容易测量,因此本研究采用单位树干表面积呼吸量作为度量单位。

本研究利用气室-红外气体分析法(IRGA)原位监测树干呼吸在西双版纳热带季节雨林二种优势树种以及一种广为种植的经济树种的日变化,试图了解这几个树种的树干呼吸日变化特点,阐明树干呼吸对温度的响应情况,为估算该地区树干呼吸对生态系统碳收支状况提供基础资料。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究地区

实验材料番龙眼(*Pometia tomentosa*)和玉蕊(*Barringtonia macrostachya*)选自中国科学院热带生态站(位于云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇,21°56'N, 101°16'E,海拔720 m)的热带季节雨林1 hm<sup>2</sup>长期定位样地,季节雨林样地位于国家自然保护区内,在1 hm<sup>2</sup>的样地内,DBH>10 cm的树种有119种,优势种为番龙眼、玉蕊、千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)、云南肉豆蔻(*Myristica yunnanensis*)、滇南风吹楠(*Horfieldia tetratapa*)、光叶天料木(*Hamalium laoticum*)、金刀木(*Barringtonia macrostachya*)等,群落高度48 m,林龄约200 a,该样地土壤为由白垩系黄色砂岩发育而成的砖红壤,样地详情请参见有关文献<sup>[33]</sup>。材料三叶橡胶(*Hevea brasiliensis*)选自中国科学院热带生态站附近的人工橡胶林(海拔570 m)。该林1990年种植,1997年开始在树干基部由下至上割胶,目前割胶部位在1.4~1.5 m左右,树林株距2 m,行距4 m(窄行)和12 m(宽行)两种,宽窄行相错排列,林分高度约20 m,林相整齐。据中国科学院热带生态站气象站多年资料,实验地区年均温为21.4℃,年均降雨量为1557 mm,其中雨季(5~10月)为1355 mm,占全年的87%,干季(11~4月)为202 mm,仅占年降雨量的13%,全年平均相

对湿度为86%。

### 1.2 实验方法

树干呼吸测量:番龙眼和玉蕊于2005年雨季测量一次(09-12~13),测量位置树干1.3 m处,南北两个方向,每树种选三棵。选取的番龙眼树龄约20~30 a,1.3 m处胸径在27.4~35.5 cm之间,玉蕊树龄25~35 a,1.3 m处胸径在28.6~41.2 cm之间,两者都为常绿阔叶树种。三叶橡胶树龄15 a,胸径为22.1~24.4 cm,二月有一短的落叶期。三叶橡胶分别在2005年干季(03-29~30)和雨季(08-30~31)测量,测量位置为1.3 m和2.0 m处,南北方向各一次,测量三棵树。树干呼吸日变化每2 h监测一次。LI-820CO<sub>2</sub>气体分析仪(Li-Cor Inc, Lincoln, N)用来监测树干呼吸。分析仪与一个自制气室相连,气室由一段直径70 mm或101 mm,长约为150 mm PVC管制作,管的两端横切并打磨光滑,用PVC板经AB胶粘牢密封两端,其中一端横板上打二孔使之可用橡胶导气管与分析仪相连,再切除纵向约1/3使之成为水槽形,与树干相接触PVC板的切面打磨出与树干表面弯曲尽量相接近的弧度,此槽形气室与树干接触时为一长方形接触面。四切面在测量时粘贴上一层约3 mm厚的密封胶,测量时用弹性绳将气室纵向(有孔一端朝下)绑于树干,如仍有小部分地方不能密封,则再用橡皮泥在气室外部封堵。气室所覆盖树干的位置用油漆做好标记,每次实验时覆盖同样的位置。实验前一个月用刷子清除树干所测部位的各种附生植物。

气室体积及覆盖面积测定:将气室绑于树干后,利用气室一端的两孔向气室内用量筒注水至满,所注入水的体积即为气室体积。所覆盖的树干表面积可由气室与树干相接触的截面测量计算。

树干和空气温度的测量:用钉子树干1.3 m高西则打一个深约1 cm的小孔,在进行CO<sub>2</sub>气体测量时用长杆电子温度计插入该小孔,数值稳定后读数,之后取出温度计放在离地面约1.3 m高处测量空气温度。

树干呼吸计算:LI-820CO<sub>2</sub>气体分析仪测量出的结果是气室内CO<sub>2</sub>浓度增加速率,可用公式(1)计算树干CO<sub>2</sub>呼吸速率

$$R_t = V/S \cdot dC_t/dt \quad (1)$$

式中  $V$  为气室体积,  $S$  为气室所覆盖的树干表面积,  $dC_t/dt$  为气室内CO<sub>2</sub>浓度变化率。

用公式(2)拟合树干呼吸速率与树干及空气温

度间的关系<sup>[34, 35]</sup>

$$R_t = \beta e^{kT} \quad (2)$$

式中  $R_t$  为树干呼吸速率,  $T$  为树干或空气温度,  $\beta$  和  $k$  为常数。

$Q_{10}$  是温度每增加  $10^\circ\text{C}$  树干呼吸速率增加的倍数,  $Q_{10}$  用公式 (3) 计算

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

$Q_{10}$  的测定: 实验过程中使用一套 LI-820  $\text{CO}_2$  气体分析仪, 多个气室, 气室配有同样长度的橡胶导气管。为避免因为测量时间过长导致的外界因素变化产生误差, 如三重测定前后空气、树干温度变化, 在测定过程中三棵树同一方位依次测定, 再测定下一个方位。为减少测量时间, 在第一棵树测定时, 进行第二棵树的气室固定, 固定后使用洗耳球保持气室内外空气对流, 于第一棵树数据收集结束后, 分析仪移动到第二棵树联接导气管, 平衡后便可收集数据, 有效数据收集二分钟。此种操作方式可以在 10 min 之内测定好三重, 期间温度变化非常小。此外三重树选取上尽量距离较近, 易于仪器移动。由于本实验方法不适宜雨天, 在天气上选取不下雨的 24 h 内进行操作。

统计分析: 数据树干呼吸均值比较, 与温度的相关性分析等都采用 SPSS 10.0 软件分析。

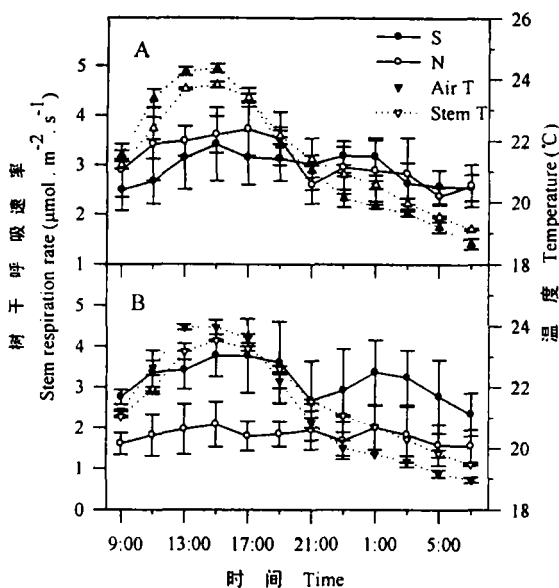
## 2 结果与分析

### 2.1 番龙眼与玉蕊的树干呼吸日变化与温度的关系

番龙眼与玉蕊树干呼吸于 2005 年雨季测量, 两树种树干呼吸无论是南面还是北面, 都呈双峰型, 呼吸速率的第一个高峰较大, 出现在 15:00 前后, 第二个小高峰 (次高峰) 出现于凌晨 1:00 左右, 呼吸低谷出现在 21:00 前后, 但在次高峰过后呼吸比前面低谷值更小, 至 7:00 左右呼吸速率开始回升 (图 1)。昼夜空气温度在雨季变化幅度不大 ( $18.6 \sim 24.5^\circ\text{C}$ ), 而树干温度变化幅度则更小 ( $19.1 \sim 24.0^\circ\text{C}$ )。

树干呼吸速率变化与树干和空气温度变化在白天趋势相近, 但在晚上不同, 主要表现在凌晨 1:00 前后树干呼吸有一个小高峰, 之后缓慢下降。对树干呼吸与空气和树干温度进行相关性分析 (Pearson) 表明, 番龙眼南面和玉蕊北面树干呼吸与空气和树干温度呈显著相关性 ( $P < 0.05$ ), 番龙眼北面和玉蕊南面树干呼吸与空气和树干温度呈极显著相关性 ( $P <$

$0.01$ )。两者南北面树干呼吸与空气和树干温度回归分析表明, 无论是南面还是北面, 两者树干呼吸与树干温度相关性好于与空气温度相关性 (图 2)。



A, B 分别为番龙眼、玉蕊

(A) *Pandanus tectorius*

(B) *Barringtonia macrostachya*

图 1 番龙眼和玉蕊树干呼吸与温度因子的昼夜变化 (2005-09-12~13)

Fig. 1 Diurnal change of mean stem respiration and temperature for *Pandanus tectorius* and *Barringtonia macrostachya*

### 2.2 三叶橡胶树干呼吸日变化及与温度的关系

三叶橡胶干季时两种高度和两个方向的树干呼吸都呈明显的单峰模式, 呼吸高峰出现在 19:00 前后, 但在 1:00 前后出现一个非常小的次呼吸高峰, 此后缓慢下降 (图 3A)。干季时空气温度昼夜变化幅度较大 (图 3C,  $16.7 \sim 33.9^\circ\text{C}$ ), 但树干温度较为稳定, 其变化幅度相对较小 (图 3C,  $16.8 \sim 28.4^\circ\text{C}$ )。空气和树干温度在 17:00 前后达到最大, 以后逐渐降低。可以看出树干呼吸白天的高峰时间滞后空气温度将近 2 h。在 13:00 前后, 树干呼吸出现一个小低谷, 也就是空气温度接近  $28.0^\circ\text{C}$ , 树干呼吸有一个下降过程, 之后又开始上升。

三叶橡胶雨季时四个部位的树干呼吸都呈明显的双峰模式 (图 3B), 第一个呼吸高峰出现在 13:00 前后, 次高峰出现在凌晨 5:00 前后, 第一个呼吸高峰大于次呼吸高峰, 第一个呼吸低谷出现在 23:00 前后, 但 7:00 时呼吸速率最小。树干北面的呼吸强

度相对要高于南面。相对干季而言, 雨季空气和树干温度的变化幅度较小 (图 3D), 空气温度变幅在  $24.8 \sim 30.0^{\circ}\text{C}$  间, 而树干温度变幅在  $25.0 \sim 28.5^{\circ}\text{C}$  间, 7:00 左右温度最低。在雨季树干呼吸强度要高于干季 (图 3A、B)。

### 2.3 三树种的树干呼吸比较

根据公式 (2) 对树干呼吸与气温和树干温度进行回归分析, 得到不同的回归方程 (图 2 4 5)。利用公式 (3) 和各回归方程计算出树干呼吸率对树干温度的  $Q_{10}$ , 番龙眼和玉蕊的  $Q_{10}$  在  $1.57 \sim 2.36$  间, 三叶橡胶的  $Q_{10}$  在  $1.60 \sim 1.83$  间, 南北方向间的  $Q_{10}$  无明显规律 (表 1)。对各树种树干呼吸的平均值加以比较 (ANOVA), 番龙眼南北面树干呼吸无显著性差异, 而玉蕊的南面树干呼吸显著高于北面 ( $P < 0.05$ ), 三叶橡胶在干季时树干呼吸无论是  $1.3\text{ m}$  还是  $2.0\text{ m}$  都无显著性差异, 在雨季三叶橡胶  $1.3\text{ m}$  处南北面无显著性差异, 但在  $2.0\text{ m}$  处北面树干呼吸显著高于南面 ( $P < 0.05$ ), 此外, 尽管干季气温高于雨季 (图 6), 三叶橡胶在雨季树干呼吸显著高于干季 ( $P < 0.05$ )。同样在雨季, 三叶橡胶的树干呼

吸显著高于同期的番龙眼和玉蕊 ( $P < 0.05$ ), 在雨季橡胶林的气温 ( $26.6 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ ) 极显著高于热带季节雨林 ( $21.4 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$ ,  $P < 0.01$ ), 橡胶林的树干温度 ( $26.5 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ ) 也极显著高于热带季节雨林 ( $21.6 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ ,  $P < 0.01$ )。利用线性回归模型, 计算树干温度  $20^{\circ}\text{C}$  时的呼吸速率, 在雨季, 三叶橡胶的树干呼吸要高于番龙眼和玉蕊, 番龙眼和玉蕊的树干呼吸在  $20^{\circ}\text{C}$  时差别不大 (表 1)。

相关性检验 (Pearson) 干季四个部位的树干呼吸与树干温度呈显著相关 ( $P < 0.05$ ), 但与空气温度没有明显相关性。在雨季,  $1.3\text{ m}$  的南北两个部位与  $2.0\text{ m}$  南面及树干温度呈极显著相关 ( $P < 0.01$ ),  $2.0\text{ m}$  北面与树干温度呈显著相关 ( $P < 0.05$ ),  $1.3\text{ m}$  南面树干呼吸与空气温度呈极显著相关 ( $P < 0.01$ ), 其他三个部位树干呼吸与空气温度呈显著相关 ( $P < 0.05$ )。对树干呼吸与树干温度线性回归分析表明, 雨季线性回归模拟要优于干季 (图 4 5), 主要原因在于干季下午温度较高时呼吸强度有一个下降现象。

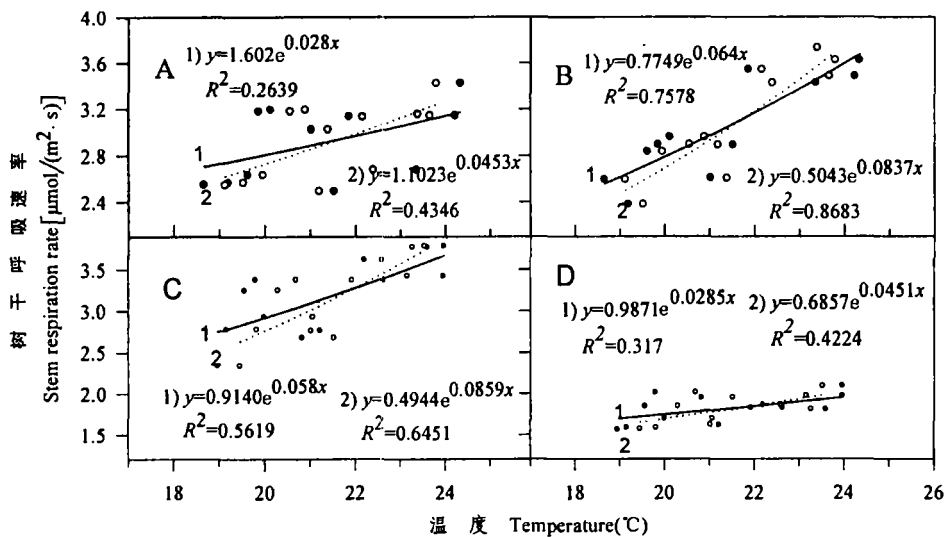


图 2 番龙眼和玉蕊树干呼吸与空气和树干温度的关系

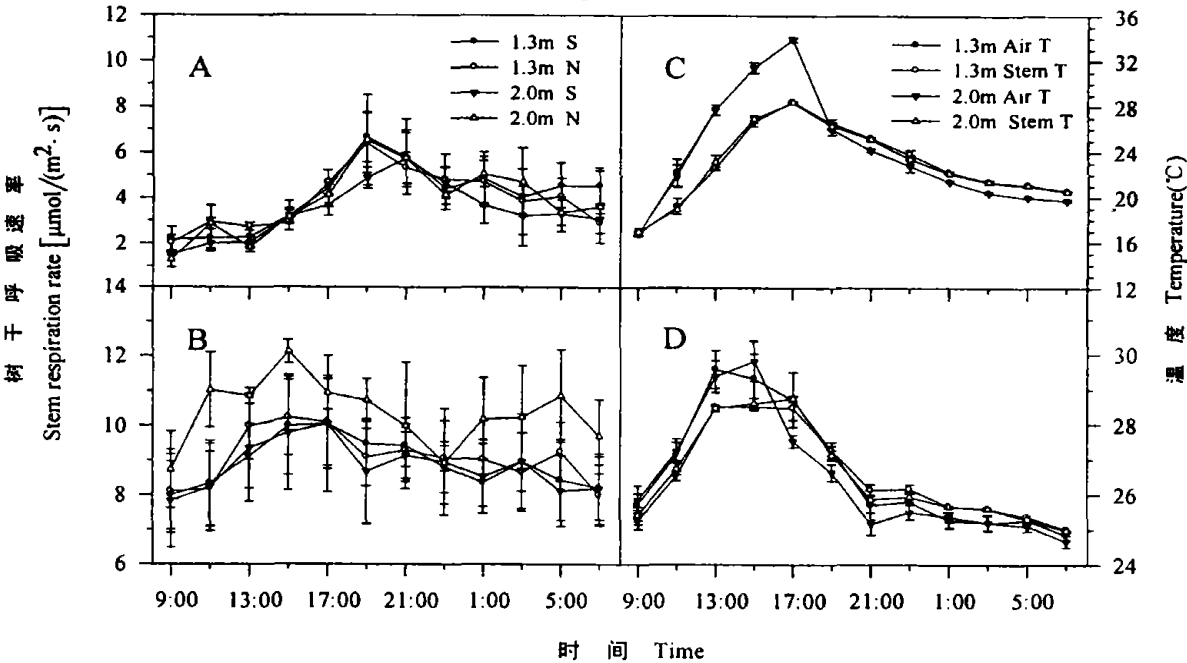
A、B 番龙眼南、北面, C、D 玉蕊南、北面, 1、2 分别为树干呼吸和气温、树干温度关系

Fig 2 Relationships between air temperature

(1) or stem temperature (2) and the stem respiration rates in the south

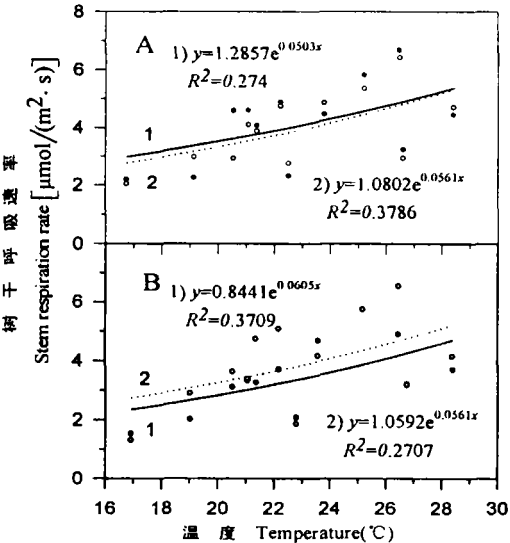
(A) or the north (B) of *Panettia tamentosa* and in the south (C) or the north (D) of *Barringtonia macrostachya*

Solid circles represent stem respiration rates at different air temperature and open circles at different stem temperature

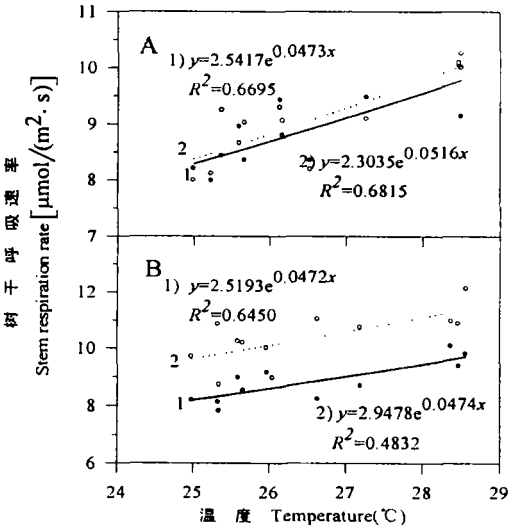


A, B图分别为干季和雨季昼夜树干呼吸, C, D图分别为干季和雨季昼夜空气及树干昼夜温度  
(A) 2005- 03- 29~ 30 and in the wet season (B) 2005- 08- 30~ 31 and diurnal temperature change of air and stem in the dry season  
(C) and in the wet season (D) Errorbars indicate standard error  
图 3 三叶橡胶干雨季树干呼吸温度因子昼夜变化  
(干季: 2005- 03- 29~ 30 雨季: 2005- 08- 30~ 31)

Fig 3 Diurnal change of mean stem respiration rates of *Hevea brasiliensis* in the dry season and the wet season



A: 1.3 m, B: 2.0 m, 1: 南面, 2: 北面  
(1) and the north (2) at 1.3 m height (A) and 2.0 m height  
(B) of *Hevea brasiliensis* in the dry season. Solid circles represent  
stem respiration rates in the south and open circles in the north  
图 4 三叶橡胶干季树干呼吸与树干温度的关系  
Fig. 4 Relationships between stem temperature and the  
stem respiration rates in the dry season



A: 1.3 m, B: 2.0 m, 1: 南面, 2: 北面  
(1) and the north (2) at 1.3 m height (A) and 2.0 m height  
(B) of *Hevea brasiliensis* in the wet season  
Solid circles represent stem respiration rates in  
the south and open circles in the north  
图 5 三叶橡胶雨季树干呼吸与树干温度的关系  
Fig. 2 Relationships between stem temperature and  
the stem respiration rates in the wet season

表 1 树干呼吸特征值  
Table 1 Stem respiration characteristics

树种 Species	季节 Season	位置 Location	胸径 DBH ( cm )	$k$	$Q_{10}$	$R_{20}$ [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]
番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	雨季	1.3 m 南	27.4~35.5	0.046	1.58	2.744
		1.3 m 北		0.084	2.31	2.896
玉蕊 <i>Barringtonia macrostachya</i>	雨季	1.3 m 南	28.6~41.2	0.086	2.36	2.755
		1.3 m 北		0.045	1.57	1.690
三叶橡胶 <i>Hevea brasiliensis</i>	干季	1.3 m 南	22.1~24.4	0.050	1.65	3.516
		1.3 m 北		0.056	1.75	3.317
		2.0 m 南		0.061	1.83	2.831
		2.0 m 北		0.056	1.75	3.253
	雨季	1.3 m 南		0.047	1.60	6.546
		1.3 m 北		0.052	1.68	6.465
		2.0 m 南		0.047	1.60	6.475
		2.0 m 北		0.047	1.61	7.607

3 讨论

西双版纳热带地区三种典型树种番龙眼、玉蕊和三叶橡胶在生长旺季(雨季),树干呼吸速率具相似的双峰模式,类似于美国黄松(*Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws)<sup>[19]</sup>,只是第二个呼吸高峰表现更为明显。三者的第一个呼吸高峰较大,为主呼吸高峰,出现于下午,次呼吸高峰出现在晚上。次高峰的出现可能是热带雨林植物的一个呼吸特点,橡胶生产上如凌晨 4:30 左右开始割胶产量最高,晚于此时

割胶则橡胶产量显著降低,可能就是利用此时树干生理活动出现一个活跃期特点。树干呼吸可能与树皮和形成层的活组织的水分含量有一定关系。树干具径向变化,日出后逐渐减少,至傍晚开始回升,天亮时恢复至原来的水平,原因是白天强烈蒸腾时,树皮和形成层的水分被木质部吸去一部分,至傍晚时树皮含水量下降限制了树干呼吸,而夜间,通过根系的吸水和树干中的贮水,水分回流到形成层和树皮,可能次高峰出现的时候是形成层和树皮含水量高的时候。旱季次高峰的消失和旱季上午呼吸少的情况,也可能都与形成层和树皮含水量有关。此外,植物在夜间有代谢高峰,温度(尤其是夜间温度)是影响树干形成层细胞伸长和增大的主要因素<sup>[36, 37]</sup>,推测温度与形成层和树皮水分含量共同影响次呼吸高峰。三者第一个低谷出现时间并不一致,三叶橡胶的第一个低谷要比番龙眼和玉蕊晚 2 h,第二个低谷都是早上 7:00 前后,这也是一昼夜里树干呼吸强度最小之时。三叶橡胶树干昼夜呼吸模式干雨季不同,干季时呈明显的单峰模式,在夜间略有一个非常微小的上升时期。干季三叶橡胶于午后 13:00 开始温度急剧上升时,此时林内气温超过 28℃,树干呼吸有一个下降现象,此现象在松类(*Larix gmelini*)及某些热带雨林树种中出现<sup>[13, 38]</sup>。

番龙眼在雨季时南北两个方向树干呼吸速率差异不明显(图 6),可能的原因是番龙眼占据样地林冠最上层<sup>[33]</sup>,样本树分布于沟谷平坦处,树体高大并与其他几个层次林冠遮阴,底层树干难有直射阳光照射。玉蕊多分布在沟谷两侧山坡,雨季南面树

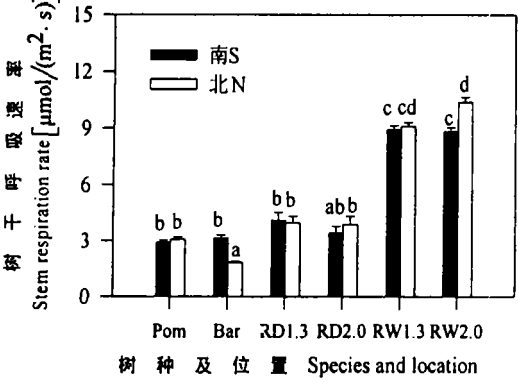


图 6 三种树木不同位置平均树干呼吸速率  
(图中柱上方字母不同代表具显著性差异)

< 0.05), Pom: 番龙眼, Bar: 玉蕊, RD1.3 干季三叶橡胶 1.3 m 处, RD2.0: 干季三叶橡胶 2.0 m 处, RW1.3: 雨季三叶橡胶 1.3 m 处, RW2.0 雨季三叶橡胶 2.0 m 处。

Fig 6 Stem mean respiration rates of different species at different sites (±SE). Bars with different superscripts correspond to significantly different means ( $P < 0.05$ ).

干呼吸显著低于北面, 样本树在北坡, 树体北面为沟谷, 无高林冠遮挡, 这种生长环境上的差异, 可能是导致树干呼吸南北两个方向差异的原因之一。三叶橡胶样本树南面为窄行, 北面为宽行, 树干南面由下向上至 1.5 m 为割胶处, 所测部位 (南 1.3 m) 大约 1 ~ 2 a 前割胶处。干季气温高, 降雨量小, 植物生长缓慢, 南北两方向树干温度相差不大, 相较雨季树干呼吸要小, 两个高度和两个方位的树干呼吸都无显著性差异。雨季, 1.3 m 处两个方向的树干呼吸差异不显著, 而 2.0 m 处北面显著性大于南面, 这是因为生长呼吸与树干的形成层活动密切相关<sup>[24-39]</sup>, 树体雨季时南面一直在割胶, 导致该方向上形成层活动减弱, 输导组织正常活动受到影响, 从而抑制树干呼吸。在两个季节中两个高度的树干呼吸同方向上没有差异, 与其它树种不同<sup>[27, 29, 38]</sup>, 可能是高度相差不大或因为割胶干扰树干形成层之故。

大量研究表明树干呼吸的  $Q_{10}$  范围在 1.5 ~ 2.5 间<sup>[40-41]</sup>, 热带树种的  $Q_{10}$  在更小的范围内变化 ( $Q_{10} = 1.6 \sim 2.38$ )<sup>[13, 14, 32]</sup>, 我们所测量的三种树的树干呼吸  $Q_{10}$  值变化范围在 1.60 ~ 2.58 间, 与其他热带雨林基本一致 (1.45 ~ 2.38)<sup>[13]</sup>, 三种树的平均  $Q_{10}$  为 1.77, 相当接近哥斯达黎加、亚马逊和喀麦隆热带雨林 (分别为 2.2, 1.90, 1.65)<sup>[13, 14]</sup>, 小于我国北方针叶林 (1.96 ~ 3.44)<sup>[42, 43]</sup>。雨季三叶橡胶树干呼吸  $[8\ 824 \sim 10\ 364\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$  显著高于干季  $[3\ 424 \sim 4\ 110\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ , 番龙眼和玉蕊的树干呼吸速率在  $1\ 814 \sim 3\ 167\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  间, 在其它原始热带树种变化范围内  $[0.1 \sim 5.2\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ <sup>[13]</sup>。三种树的树干呼吸方向上差异有或无, 没特定规律, 这显然与长白山地区红松不同<sup>[42]</sup>。

本文只涉及西双版纳热带季节雨林的二种优势树种和一种人工种植树种的日变化观测, 希望能够找出这几个树种树干呼吸的昼夜变化规律, 但还不能阐明它们的季节变化。由于热带季节雨林物种极其丰富, 因而所得结果还不能上升到群落水平, 无法估算树干呼吸在整个群落中的贡献率。研究表明, 有多种因素影响树干呼吸<sup>[11, 13, 28, 29, 44-46]</sup>, 因而要准确估算群落水平上树干呼吸, 需要大量的监测数据。目前对树干呼吸使用的原位测定方法尚未有一个统一标准, 各研究者都在不断摸索, 在进行结果比较时必须充分考虑到这个因素<sup>[19, 46]</sup>, 这就需要更深入全面的研究。

## 4 结论

西双版纳地区无论是干季还是雨季, 空气温度呈单峰模式, 白天逐渐升高, 至下午温度达最高值后再逐步下降, 早晨为最低。番龙眼、玉蕊和三叶橡胶在雨季昼夜树干呼吸都表现为与空气温度变化趋势类似模式, 不过三物种树干呼吸在午夜后出现一个次高峰, 高峰出现时间前后有些差异。干季三叶橡胶树干呼吸为单峰模式。比较三叶橡胶干季雨季树干呼吸结果, 两个季节树干呼吸模式类似, 但树干呼吸通量干季比雨季要显著性小。番龙眼和玉蕊树干呼吸在雨季第一个呼吸高峰在 15:00 前后, 次呼吸高峰在凌晨 1:00 前后, 第一个呼吸低谷出现在 21:00 前后, 早上 7:00 左右是树干呼吸最小的时期。三叶橡胶雨季昼夜树干呼吸模式呈双峰模式, 第一次呼吸高峰出现于 15:00 前后, 类似于同期的番龙眼和玉蕊晚 4 个小时左右, 为凌晨 5:00 前后。干季树干呼吸最旺盛出现于 19:00 前后, 午后 13:00 之后树干呼吸强度下降, 之后逐步上升。

三种树的树干呼吸  $Q_{10}$  在 1.60 ~ 2.58 间, 平均为 1.77。雨季番龙眼和玉蕊的树干呼吸速率在  $1\ 814 \sim 3\ 167\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  间, 雨季三叶橡胶树干呼吸在  $8\ 824 \sim 10\ 364\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  间, 显著高于同时期的番龙眼和玉蕊, 三叶橡胶树干呼吸干季在  $3\ 424 \sim 4\ 110\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  间, 显著地比雨季小。三种树的树干呼吸南北面差异有或无, 无明显规律。

致谢: 在文稿撰写过程中, 中科院西双版纳热带植物园曹坤芳教授和郑征教授以及审稿专家给予了非常有益的建议, 在此致以谢意。

## 参考文献 (References)

- [1] Dixon R K, Brown S, Houghton R A, *et al*. Carbon pools and flux of global forest ecosystems [J]. *Science*, 1994, 263: 185 ~ 190
- [2] Rollinger J L, Strong T F, Grigal D F. Forested soil carbon storage in landscapes of the Northern Great Lakes Region [A]. In: Lal R, Kimble J M, Follett R F, *et al*. (Eds). *Advances in Soil Science: Management of Carbon Sequestration in Soil* [C]. CRC Press, Boca Raton, FL, 1998: 335 ~ 350
- [3] Ryan M G. The effects of climate change on plant respiration [J]. *Ecological Applications*, 1991, 1: 157 ~ 167
- [4] Ryan M G, Gower S T, Hubbard R M, *et al*. Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates [J]. *Oecologia*, 1995, 101: 133 ~ 140
- [5] Lavigne M B, Ryan M G, Anderson D E, *et al*. Comparing nocturnal eddy covariance measurements to estimates of ecosystem respiration

- tion made by scaling chamber measurements at six coniferous boreal sites [ J ]. *Journal of Geophysical Research*, 1997, **28**: 977~ 985
- [ 6 ] Law B E, Ryan M G, Anthoni P M. Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem [ J ]. *Global change Biology*, 1999, **5**: 169~ 182
- [ 7 ] Granier A, Ceschia E, Damesin C, *et al*. Carbon balance of a young beech forest over a two-year experiment [ J ]. *Functional Ecology*, 2000, **14**: 312~ 325
- [ 8 ] Lavigne M B, Franklin S E, Hunt E R Jr. Estimating stem maintenance respiration rates of dissimilar balsam fir stands [ J ]. *Tree Physiology*, 1996, **16**(8): 687~ 695
- [ 9 ] Ryan M G, Lavigne M B, Gower S T. Annual carbon balance cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate [ J ]. *Journal of Geophysical Research*, 1997, **102**: 871~ 883
- [ 10 ] Edwards N T, Shugart H H Jr, McLaughlin S B, *et al*. Carbon metabolism in terrestrial ecosystems [ A ]. In Reichle D E (Eds). *Dynamic Properties of Forest Ecosystems* [ C ]. Cambridge University Press, London, UK, 1981: 499~ 536
- [ 11 ] Damesin C, Ceschia E, Le Goff N, *et al*. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level [ J ]. *New Phytologist*, 2002, **153**: 159~ 172
- [ 12 ] Whitmore T C. *Tropical Rain Forests of the Far East* 2<sup>nd</sup> edn [ M ]. Oxford, UK: Clarendon Press, 1984
- [ 13 ] Meir P, Grace J. Scaling relationships for woody tissue respiration in two tropical rain forests [ J ]. *Plant Cell and Environment*, 2002, **25**: 963~ 973
- [ 14 ] Ryan M G, Hubbard R M, Clark D A, *et al*. Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Miconia guianensis* two tropical wet forest trees with different growth habits [ J ]. *Oecologia*, 1994, **100**: 213~ 220
- [ 15 ] Yoda K. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. Community respiration [ J ]. *Nature and Life in SE Asia*, 1967, **5**: 83~ 148
- [ 16 ] Ryan M G, Waring R H. Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest [ J ]. *Ecology*, 1992, **73**: 2100~ 2108
- [ 17 ] Ryan M G, Hubbard R M, Pongracic S, *et al*. Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nutrient content [ J ]. *Tree Physiology*, 1996, **16**: 333~ 343
- [ 18 ] Waring R H, Schlesinger W H. *Forest Ecosystems Concepts and Management* [ M ]. New York: Academic Press, 1985.
- [ 19 ] Xu M, DeBaise T, Y Qi. A simple technique using a horizontally-oriented soil chamber to measure stem respiration [ J ]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, **30**: 1555~ 1560
- [ 20 ] Thomley J H M. Respiration, growth, and maintenance in plants [ J ]. *Nature*, 1970, **227**: 304~ 305
- [ 21 ] Maier C A, Kress L W. Soil CO<sub>2</sub> evolution and root respiration in 11 year-old loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) plantations as affected by moisture and nutrient availability [ J ]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, **30**: 347~ 395
- [ 22 ] Bunce J A. Stomatal conductance, photosynthesis and respiration of temperate deciduous tree seedlings grown outdoors at an elevated concentration of carbon dioxide [ J ]. *Plant Cell and Environment*, 1992, **15**(15): 541~ 549
- [ 23 ] Edwards N T, Tschaplinski T J, Norby R J. Stem respiration increases in CO<sub>2</sub>-enriched sweetgum trees [ J ]. *New Phytologist*, 2002, **155**: 239~ 248
- [ 24 ] Ryan M G. Growth and maintenance respiration in stems of *Pinus contorta* and *Picea engelmannii* [ J ]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, **20**: 48~ 57
- [ 25 ] Amthor J S. The McDrea-de Wit-Penning de Vries-Thomley respiration paradigms: 30 years later [ J ]. *Annals of Botany*, 2000, **86**: 1~ 20
- [ 26 ] Bames A, Hole C C. A theoretical basis of growth and maintenance respiration [ J ]. *Annals of Botany*, 1978, **42**: 1217~ 1221
- [ 27 ] Bosc A, de Grandcourt A, Loustau D. Variability of stem and branch maintenance respiration in a *Pinus pinaster* tree [ J ]. *Tree Physiology*, 2003, **23**(4): 227~ 236
- [ 28 ] Sprugel D G. Components of woody-tissue respiration in young *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes trees [ J ]. *Trees*, 1990, **4**: 88~ 98
- [ 29 ] Maier C A, Zamoch S J, Dougherty P M. Effects of temperature and tissue nitrogen on dormant season stem and branch maintenance respiration in a young loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation [ J ]. *Tree physiology*, 1998, **18**: 11~ 20
- [ 30 ] Vose J M, Ryan M G. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N, and photosynthesis [ J ]. *Global Change Biology*, 2002, **8**: 182~ 193
- [ 31 ] Yokota T, Hagiwara A. Changes in the relationship between tree size and aboveground respiration in field-grown hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) trees over three years [ J ]. *Tree Physiology*, 1998, **18**: 37~ 43
- [ 32 ] Levy P E, Jarvis P G. Stem CO<sub>2</sub> fluxes in two Sahelian shrub species (*Guiera senegalensis* and *Combretum micranthum*) [ J ]. *Functional Ecology*, 1998, **12**: 107~ 116
- [ 33 ] Cao M, Zhang J, Feng Z, *et al*. Tree species composition of a seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China [ J ]. *Tropical Ecology*, 1996, **37**(2): 183~ 192
- [ 34 ] Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest [ J ]. *Global Change Biology*, 1998, **4**: 217~ 227
- [ 35 ] Lavigne M B. Differences in stem respiration responses to temperature between balsam fir trees in thinned and unthinned stands [ J ]. *Tree Physiology*, 1987, **3**: 225~ 233
- [ 36 ] Richardson S D, Dinwiddie J M. Studies on the physiology of xylem development. I. The effects of night temperature on tracheid size and wood density in conifers [ J ]. *Journal of the Institute of Wood Science*, 1960, **6**: 3~ 13
- [ 37 ] Antonova G F, Stasova V V. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems [ J ]. *Trees*, 1993, **7**: 214~ 219
- [ 38 ] Wang W, Yang F, Zu Y, *et al*. Stem Respiration of a Larch (*Larix gmelini*) Plantation in Northeast China [ J ]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, **45**(12): 1387~ 1397
- [ 39 ] Lavigne M B, Little C H A, Riding R T. Changes in stem respiration rate during cambial reactivation can be used to refine estimates of growth and maintenance respiration [ J ]. *New Phytologist*, 2004, **162**: 81~ 93
- [ 40 ] Ryan B G. A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystems [ J ]. *Tree Physiology*, 1991, **9**: 255~ 266
- [ 41 ] Amthor J S. The role of maintenance respiration in plant growth [ J ]. *Plant Cell and Environment*, 1984, **7**: 561~ 569
- [ 42 ] Wang M, Ji L, Li Q, *et al*. Stem respiration of *Pinus koraiensis* in Changbai Mountains [ J ]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, **16**(1): 7~ 13 [王淼, 姬兰柱, 李秋荣, 等. 长白山地区红松树干



- 呼吸的研究 [J]. 应用生态学报, 2005, 16(1): 7~13]
- [43] Jiang L, Shi F, Zu Y, *et al*. Study on stem respiration of Larix gmelinii of different ages and its relationship to environmental factors [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2003, 23(3): 296~301
- [44] Pruyn M L, Hamon M E, Gartner B L. Stem respiratory potential in six softwood and four hardwood tree species in the central cascades of Oregon [J]. *Oecologia*, 2003, 137: 10~21
- [45] Wieser G, Bahn M. Seasonal and spatial variation of woody tissue respiration in a *Pinus cembra* tree at the alpine timberline in the central Austrian Alps [J]. *Trees*, 2004, 18: 576~580
- [46] Wang W. Methods for the determination of CO<sub>2</sub> flux from non-photosynthetic organs of trees and their influences on the results [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(9): 2056~2067 [王文杰. 林木非同化器官 CO<sub>2</sub>通量的测定方法及对结果的影响 [J]. 生态学报, 2004, 24(9): 2056~2067]

## Diurnal Variation of Stem Respiration of Three Tropical Tree Species in Xishuangbanna, Southwest China

YAN Yuping<sup>1, 2</sup>, SHA Liqing<sup>1</sup>, CAO Min<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;

<sup>2</sup> Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract** Stem respiration is an important component of the carbon budget of forest stands. There are some data for temperate and boreal zones, but measurements of stem respiration in tropical rain forest remain sparse. We made in situ chamber measurements of the stem respiration for 3 tropical tree species (*Pometia tomentosa*, *Barringtonia macrostachya* and *Hevea brasiliensis*) in Xishuangbanna by using an infra-red gas analyzer (RGA) method in dry and rainy seasons. LI-820 CO<sub>2</sub> gas analyzer was the main equipment which connected a custom-built polyvinyl chloride (PVC) chamber. The chamber sealed to the stem using thin neoprene gaskets was fastened on the stem surface with a strap at sampling time. The stem respiration rates of *Pometia tomentosa* and *Barringtonia macrostachya*, the dominant tree species in tropical rain forest of Xishuangbanna, were measured in the south and north sections at 1.3 m height on September 12~13, 2005 (wet season) and *Hevea brasiliensis*, a planted economic tree species in Xishuangbanna, was measured in the south and north sections at 1.3 m and 2.0 m height on March 29~30 (dry season) and August 30~31, 2005 (wet season), respectively. Meanwhile, the temperature inside the stems at 1 cm depth and air temperature in the forests were recorded. The tendencies in diurnal stem respiration of 3 tree species at all sections in the wet season showed clear double-peak patterns. The first respiration peak of 3 tree species occurred around 15:00 and the second peak of *Pometia tomentosa* and *Barringtonia* appeared at 1:00 while that of *Hevea brasiliensis* at 5:00. The minimum stem respiration rates of all 3 tree species were at 7:00. The stem respiration tendencies of *Hevea brasiliensis* in the dry season were remarkable single-peak patterns, different from that in the wet season. The stem respiration rate of *Hevea brasiliensis* in the dry season decreased after 13:00 with the air temperature above 28°C. The stem respiration rates of *Pometia tomentosa* and *Barringtonia*, ranged from 1.814 to 3.167  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , were significantly lower than those of *Hevea brasiliensis* in the wet season, ranged from 8.824 to 10.364  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  ( $P < 0.05$ ). The stem respiration rates of *Hevea brasiliensis* at all sections in the wet season were significantly higher than those in the dry season 3.424~4.110  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  at all sections ( $P < 0.05$ ). The stem respiration rate of *Barringtonia* in the south section was significantly higher than that in the north at the same season, while the respiration rate of *Hevea brasiliensis* in the south section was significantly lower than that in the north section at the same 2.0 m height in the wet season. Other stem respiration rates between the south and the north sections at the same height were similar. There was an exponential correlation between stem respiration rate and stem temperature ( $P < 0.01$ ). The  $Q_{10}$  values for stem respiration of 3 tree species varied from 1.60 to 2.58, which were within the range of  $Q_{10}$  values (1.6~2.38) reported in previous studies.

**Key words** Tropical tree species; stem respiration;  $Q_{10}$ ; diurnal variation