

林木树干呼吸变化及其影响因素研究进展

马玉娥 项文化* 雷丕锋

(中南林业科技大学,长沙 410004)

摘要 树干呼吸是森林生态系统碳平衡的重要组成部分,它每年消耗碳同化总量(NPP)的11%~33%。受测定技术所限,过去对树干呼吸的研究未能引起足够的重视。近十几年来,由于大气CO₂温室气体浓度的持续升高,树干呼吸已成为研究的热点。测定树干呼吸的方法较多,早期一般采用气体交换法和密闭方法,最近利用便携式光合测定系统(Li-Cor6400)或土壤碳通量测量系统(Li-8100)对树干呼吸采用开路系统测定方法。大量研究结果表明:1)树干呼吸的日变化呈双峰型曲线,即从早晨开始,树干呼吸速率随温度的上升而增加,到午间有所降低,之后逐渐增加,达到峰值后又逐渐降低。2)树干呼吸的季节动态为:生长季的树干呼吸速率明显高于非生长季,即从春季到夏季树干呼吸速率呈持续升高态势,高峰值出现在7或8月,尔后逐渐下降。树干呼吸活动是一个复杂的生物学过程,其影响因子较多。直接影响因子有气象因子(如温度、湿度和CO₂浓度)和生物因子(如树种、树龄、径阶、边材积和树干氮含量等),而纬度、海拔和地形因子通过影响气象因子或生物因子而间接影响树干呼吸。诸多因子中,树干温度对树干呼吸的贡献最大(Q_{10} 可描述树干呼吸对温度升高的敏感性)。树干呼吸机理及其影响因子乃是今后研究的主要内容,一方面要采用统一的测量方法和技术,另一方面要综合考虑影响树干呼吸的内外因素,建立树干呼吸的相关模型,为构建森林生态系统碳循环模型、了解森林生态系统碳收支状况及其对大气CO₂浓度变化的贡献和对全球变化的响应提供理论依据。

关键词 树干呼吸 树干温度 CO₂浓度 影响因子 呼吸通量

STEM RESPIRATION AND ITS CONTROLLING FACTORS IN FOREST ECOSYSTEMS

MA Yu-E, XIANG Wen-Hua*, and LEI Pi-Feng

Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

Abstract Stem respiration is an important part of the annual carbon balance of forest ecosystems and consumes ca. 11%–33% of total net daytime carbon assimilation. Because of difficulties in measurement, little attention was paid to stem respiration studies in the past. However, with increasing atmospheric CO₂ concentration, studies of stem respiration have become popular. Several methods were applied in earlier studies, including gas exchange measurements and closed method. An open flow system is employed in recent studies. Results from recent research show that the diurnal pattern of stem respiration is bimodal with a midday depression and that rates are the greatest in the growing season. Controlling factors include meteorological factors (e.g., stem temperature, CO₂ concentration and humidity) and biological factors (tree species, tree age, diameter at breast height, sapwood size and nitrogen content in stem). Latitude, altitude and topographic factors indirectly influence respiration rates through meteorological or biological factors, in particular stem temperature. Stem respiration rate is positively correlated with stem temperature. The mechanism of stem respiration and its controlling factors will continue to be subjects of future research. Integration of meteorological and biological factors into models of stem respiration will provide insight into contribution of stem respiration to the carbon balance of forest ecosystems, role of forest ecosystems in reducing CO₂ concentration elevation in the atmosphere, response of forest ecosystems to global changes, and development of carbon cycle models of forest ecosystems. These issues and measurement techniques remain challenging and fruitful areas for future research.

Key words stem respiration, stem temperature, CO₂ concentration, controlling factor, respiration efflux

最近几十年来,经济的高速发展和人口的急剧增长,使大气CO₂温室气体的浓度急剧增加。目前,

收稿日期:2006-09-05 接受日期:2006-12-20

基金项目:国家重点野外台站资助项目(20002076) 教育部留学回国人员科研启动基金资助项目(20042527) 国家林业局重点科研资助项目(200127) 948项目(2006-4-21) 湖南省教育厅重点科研资助项目(05A028) 和湖南省自然科学基金项目(05JJ40122)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: xiangwh2005@163.com

全球 CO_2 浓度以平均每年 $1.2 \sim 1.8 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的速度增长(王森等, 2005)。 CO_2 温室气体的急剧增加使得全球变暖, 导致地球上病虫害增加、海平面上升、气候反常、海洋风暴增多、土地干旱和沙漠化面积增大等一系列严重后果。温室气体还给整个地球生态系统中的各种生物带来影响。瑞士科学家近年研究发现, 由于大气中 CO_2 浓度的增加, 部分树木蓄水能力下降, 从而增加了洪灾发生的可能性(孙锋, 2003)。大气 CO_2 浓度的变化主要取决于参与碳循环的各个碳库间交换通量的波动。森林是陆地生态系统的主体, 它在生长过程中吸收 CO_2 , 并具有长期的储存能力。全球陆地生态系统中碳的 40% 贮存于森林中(Waring & Running, 1998; Ming *et al.*, 2000)。树木的代谢呼吸消耗森林生态系统自身光合固定碳的 60%(Ryan *et al.*, 1994b)。在北方针叶林中木质部的呼吸占到自养呼吸的 25%(Lavigne & Ryan, 1997), 在温带落叶林中可达到 50%(Edwards *et al.*, 1981)。因此, 对树干呼吸进行测定, 了解树干呼吸的影响因素及其变化机理, 对于研究全球生态系统碳收支评价及其对全球变化的影响具有重要的科学意义。

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; Penning de Vries, 1975)。传统上将树木代谢活动的研究重点放在叶片呼吸方面, 并将叶片的新陈代谢活动作为树木整体代谢的指标。而木质组织作为树木的一部分, 其活细胞一年四季进行代谢呼吸(Edwards *et al.*, 2002)。但是该领域的研究较少(Law *et al.*, 1999), 主要原因是树干呼吸测定技术较难解决(Ryan *et al.*, 1994a)。生态学家非常关注树干呼吸, 是因为树干既是长期储存碳的汇, 又是释放 CO_2 的源。弄清影响树干呼吸变化的内外因素以及树干呼吸导致的生态系统碳变化, 是构建森林生态系统碳循环模型所必不可少的环节, 也可为揭示森林生态系统对减缓大气 CO_2 浓度变化的作用提供科学依据。

本文综述了国内外树干呼吸的研究状况, 介绍了树干呼吸的测定方法, 分析了树干呼吸的日变化、季节动态及其主要的影响因子, 并提出今后研究的主要任务。

1 树干呼吸通量

在森林生态系统中, 常将叶片的新陈代谢活动

作为树木整体代谢的指标。落叶树种的叶片只在生长季节内进行呼吸, 而林木(无论是落叶树种还是常绿树种)的干一年四季都进行代谢呼吸, 树干呼吸通量等于或已超过叶片呼吸通量, 其呼吸通量为 $760 \sim 10\,975 \text{ kg CO}_2 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 占总生产力的 8% ~ 13%。因此, 树干呼吸是林木呼吸的重要部分。受地理位置、气候条件、树种、树龄以及测定方法等因素的影响, 不同的森林类型, 树干呼吸通量也不相同。由表 1 可见, 从低纬度到高纬度, 树干呼吸通量呈减少的趋势, 林分年龄较小时, 树干呼吸通量较高; 针叶树种的树干呼吸通量高于阔叶树种。

2 测定树干呼吸的方法

测定树干呼吸的方法较多。早期研究一般采用气体交换法(Gas exchange measurements)。该方法可用碱直接吸收 CO_2 , 也可连接气体分析仪进行测定(Yoda, 1978; Kawaguchi & Yoda, 1986), 适用于实验室内的离体测定。但有研究表明, 该方法的测定结果偏高(Koizumi, 1991)。还有一种方法叫密闭方法(Closed method)(Stockfors & Linder, 1998; Ming *et al.*, 2001), 即在树干上建一密闭气室, 通过测定气室内 CO_2 浓度变化来得出树干呼吸通量。后来一般采用开路系统(Open flow system)进行测定(Kim & Nakane, 2005; Maier, 2001; Ryan, 1990; Lavigne *et al.*, 1996; Damesin *et al.*, 2002), 通过测定进、出气口 CO_2 的浓度得出树干呼吸通量。此方法可避免由受伤组织引起的呼吸干扰(Sprugel & Benecke, 1991), 并可对一样品进行连续或重复测定, 数据准确可靠, 操作简便易行, 但不适于进行长期测定, 因为气室内微气候会发生改变, 影响测定结果的准确性。

最近的研究均利用便携式光合测定系统(Li-Cor6400)或土壤碳通量测量系统(Li-8100)测定树干呼吸。操作步骤: 将直径为 12.7 cm 的 PVC 管(可根据树干直径的大小, 选择不同直径的 PVC 管, 且要与 Li-Cor6400 或 Li-8100 土壤呼吸气室口径配套)的一端修整为与树干圆度相一致的形状, 用硅胶粘在需测定树干呼吸的部位(粘在树干上的 PVC 管称为 PVC 连接环)。待干后, 将多余的硅胶除掉, 目的是使树皮在 PVC 连接环内暴露, 树干与 PVC 连接环之间必须密封, 防止测量期间漏气。其次是测定 PVC 连接环的体积, 由于树干粗细和树皮材质的不同, 创建的 PVC 连接环的深度不同, PVC 连接环的体积也不同。通过体积取代法来测得 PVC 连接环的体积, 在 PVC 连接环的上部开一小孔, 用一扁平

表 1 不同森林类型的树干呼吸量
Table 1 Total stem respiration rate in different forests

树种 Tree species	林龄 Age	林分密度 Stand density ($\text{tree} \cdot \text{hm}^{-2}$)	呼吸量 Respiration ($\text{kg CO}_2 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	测定方法 Method of measurement	呼吸量占 GPP 的百分比 Respiration/GPP (%)	数据来源 Data sources
油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	17	1 944	2 794	离体测定 <i>In vitro</i>	-	方精云, 1999
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	-	895	1 703	离体测定 <i>In vitro</i>	-	方精云, 1999
辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	-	677	1 700	离体测定 <i>In vitro</i>	-	方精云等, 1995
辽东栎 <i>Q. liaotungensis</i>	-	677	1 600	离体测定 <i>In vitro</i>	-	方精云, 1999
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	20	-	9 670	活体测定 <i>In vivo</i>	-	肖复明等, 2005
马占相思 <i>Acacia mangium</i>	8	1 004	10 974	离体测定 <i>In vitro</i>	-	曾少平等, 2000
马尾松 <i>P. massoniana</i>	-	260	4 449	离体测定 <i>In vitro</i>	-	杨清培等, 2001
欧洲赤松 <i>P. sylvestris</i>	50	1 176	760	活体测定 <i>In vivo</i>	8	Zha <i>et al.</i> , 2004
巴西百木和圭亚那明夸铁青木 <i>Simarouba amara</i> and <i>Minquartia guianensis</i>	-	-	2 200	活体测定 <i>In vivo</i>	13	Ryan <i>et al.</i> , 1994b

盖子盖住 PVC 连接环的另一端 (PVC 连接环的一端固定在树干上, 另一端用来连接土壤呼吸气室), 将种子 (或水) 通过小孔填 (或注) 入 PVC 连接环。填满后, 将被填 (或注) 入的种子 (或水) 倒入一标有刻度的圆柱体中, 种子或水的体积就是 PVC 连接环的体积。最后, 根据每木检尺的记录结果和树干边材积或树干表面积的计算公式, 计算出每公顷林木的边材积或树干表面积。每单位边材积的呼吸速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{s}^{-1}$) 乘以每公顷林木的边材积或每单位干面积的呼吸速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 乘以每公顷林木的干表面积, 得出每公顷林木的树干呼吸通量。

3 树干呼吸的日变化及季节动态

3.1 树干呼吸的日变化

树干呼吸的日变化为双峰型曲线, 即树干呼吸日变化有“午休”现象 (表 2), 这一现象与树干温度有密切关系, 也与树木的生理活动 (如光合作用和蒸腾作用等) 状况有关, 也可能与树木的内部结构 (细胞间 CO_2 浓度和气孔导度等) 相关 (肖复明等, 2005)。树干呼吸的日变化双峰曲线与叶片中叶绿素含量在 1 日内有两个高峰值极为相似, 由此推测, 树干呼吸可能与叶绿素含量有关 (肖复明等, 2005; 陈楚莹等, 2000)。

东北地区兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) X 3 株) 树

干呼吸 (Wang *et al.*, 2003) 的日变化为: 从 6:00 开始, 随着温度的上升, 其中两株树干呼吸急剧增加, 12:00 左右达到峰值, 随后逐渐减小, 14:00 左右 (气温最高) 达到最小值, 其后逐渐增加。另一株则从 6:00 开始, 随着温度的上升, 树干呼吸急剧增加, 11:00 左右达到最大值, 随后逐渐降低, 16:00 左右达到最低值, 16:00 以后又有增加趋势。长白山地区红松 (*Pinus koraiensis*) 树干呼吸日变化的研究结果 (王森等, 2005) 与上述结果一致, 即树干呼吸日变化曲线呈 S 型, 呼吸速率最大值出现在 16:00 ~ 20:00, 呼吸速率最小值出现在 4:00 ~ 10:00。湖南会同林区杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 人工林的树干呼吸日变化也呈双峰型曲线, 其峰值一次是在 12:00 ~ 16:00, 另一次是在 22:00 ~ 24:00 (肖复明等, 2005)。不同树种的树干呼吸都有类似的日变化, 部分树种树干呼吸的日变化如表 2 所示。

美国田纳西州东部地区的美国枫香 (*Liquidambar styraciflua*) 的日变化双峰曲线不明显, 从 10:00 左右到接近 24:00, 树干呼吸随温度的升高而升高, 其后至第二天 10:00 左右, 树干呼吸随温度的降低而降低 (Edwards *et al.*, 2002)。对芬兰东部 Huhus 地区欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 的研究 (Zha *et al.*, 2004) 得出与上述相似的结果, 即生长季内, 从 5:00 开始树干呼吸开始增加, 到 16:00 达到峰值, 随

表 2 不同森林的树干呼吸日变化规律
Table 2 Diurnal variation of stem respiration in different forests

树种 Tree species	直径 Diameter (cm)	树龄 Tree age	测定时间 Time for measurement	最大呼吸出现时间 Time of maximum respiration	数据来源 Data sources
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	-	20	0:00 ~ 24:00	12:00 ~ 16:00, 22:00 ~ 24:00	肖复明等, 2005
兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	18 ~ 20	33	6:00 ~ 18:00	12:00, 16:00	Wang <i>et al.</i> , 2003
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	-	-	0:00 ~ 24:00	16:00 ~ 20:00	王森等, 2005
美国红枫 <i>Acer rubrum</i>	40 ~ 75	21 ~ 52	6:00 ~ 22:00	18:00	Edwards & Hanson, 1995
白栎 <i>Quercus alba</i>	40 ~ 75	20 ~ 65	6:00 ~ 22:00	18:00	Edwards & Hanson, 1995
橡栎 <i>Q. prinus</i>	40 ~ 75	21 ~ 62	6:00 ~ 22:00	18:00	Edwards & Hanson, 1995
一球悬铃木 <i>Platanus occidentalis</i>	-	10.2	0:00 ~ 24:00	12:00	Meguire & Teskey, 2004
美国枫香 <i>Liquidambar styraciflua</i>	-	14.3	0:00 ~ 24:00	15:00	Meguire & Teskey, 2004
美国水青冈 <i>Fagus grandifolia</i>	-	15.1	0:00 ~ 24:00	12:00	Meguire & Teskey, 2004
白栎 <i>Q. alba</i>	-	15 ~ 70	0:00 ~ 24:00	2:00	Teskey & Meguire, 2002
欧洲赤松 <i>Pinus sylvestris</i>	-	50	0:00 ~ 24:00	16:00	Zha <i>et al.</i> , 2004
美国枫香 <i>Liquidambar styraciflua</i>	14.3	15	0:00 ~ 24:00	23:00	Edwards <i>et al.</i> , 2002

后逐渐降低,非生长季的树干呼吸无明显日变化。

3.2 树干呼吸的季节动态

树干呼吸具有明显的季节变化,即生长季的树干呼吸明显高于非生长季(表 3)。由于生长季温度高,树木生理代谢增强,生长活动加快,维持和构造自身物质的活动加强,树干呼吸也相应增加。研究表明,空气湿度、树干生长速率和树冠投影面积也能部分解释树干呼吸的季节动态(Wang *et al.*, 2003)。也有学者证明,树干生长速率和树干氮含量可解释树干呼吸季节动态的 75%(树干生长速率和树干氮含量分别解释树干呼吸季节动态的 51% 和 24%)(Maier 2001)。树干呼吸的季节动态与树木木质部形成层生理活动能力的变化有密切关系,树木形成层活动具有明显的季节变化(Catesson, 1980)。

东北地区兴安落叶松生长季的树干呼吸明显高于非生长季(Wang *et al.*, 2003),即从 5 月开始,树干呼吸逐渐增强,7 月达到最大值,尔后逐渐减弱。长白山地区红松林树干呼吸也有类似的变化规律(王森等, 2005),即 6 月树木新叶长出前,树干呼吸速率变化趋于平稳,随后呈直线上升态势,8 月初达到峰

值,然后迅速降低。湖南会同杉木人工林的树干呼吸在 1~3 月维持在较低值,3~7 月随着树木生长和气温的升高,树干呼吸呈上升趋势,7 月达到最大值,8~12 月呈逐渐递减的趋势(肖复明等, 2005)。

美国田纳西州东部地区美国枫香生长季的树干呼吸明显高于非生长季,即树干呼吸从 4 月开始增加,8、9 月达到最大值,尔后逐渐降低,11 月达到最低值(Edwards *et al.*, 2002)。在非生长季(12 月、翌年 1~3 月)树干呼吸维持在最低值。芬兰东部 Huhus 地区欧洲赤松的树干呼吸在第 90 天(4 月初)开始上升,第 190 天(7 月)达到峰值,然后逐渐下降(Zha *et al.*, 2004)。欧洲白桦(*Betula pendula*) (Matyssek *et al.*, 2002)、日本富士山地区的桦木(*B. ermanii*)和日本山毛榉(*Fagus crenata*) (Gansert *et al.*, 2002)的树干呼吸最小值出现在 1、2 月,之后随着温度的上升而增加,8 月达到峰值,此后随着温度的降低而减少,至翌年 1、2 月达到最小值。奥地利阿尔卑斯山中部地区瑞士五针松(*P. cembra*)生长季的树干呼吸明显高于非生长季,无论树梢(嫩枝)、树枝还是树干,呼吸速率在第 170 天左右(6 月)达

到峰值,然后逐渐下降(Wieser & Bahn, 2004)。法国东部 Hesse 地区的欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)生长季的树干呼吸明显高于非生长季,1 年中出现两个峰值,胸高部位峰值出现在第 191 天和第 204 天,树干中部出现在第 176 天和第 191 天(Ceschia *et al.*, 2002)。对美国东南部树木研究与教育试验点(Tree

research and education site)的火炬松林(*P. taeda*) (Maier, 2001)的研究结果与欧洲山毛榉相一致,即树干呼吸在 4 月出现峰值,随后(即晚春和初夏)会有所降低,到 8 月再次出现峰值,其后树干呼吸逐渐降低,在 12 月达到最小值。不同树种都有类似的季节变化,部分树种树干呼吸的季节变化如表 3 所示。

表 3 不同森林类型的树干呼吸季节变化规律
Table 3 Seasonal variation of stem respiration in different forests

树种 Tree species	直径 Diameter (cm)	树龄 Tree age	测定时间 Time of measurement	呼吸最大月 Month of maximum respiration	呼吸最小月 Month of minimum respiration	文献来源 Data sources
兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	16.4	31	5~10 月 May - Oct.	7	-	Jiang <i>et al.</i> , 2003
兴安落叶松 <i>L. gmelinii</i>	10.2	17	5~10 月 May - Oct.	8	-	Jiang <i>et al.</i> , 2003
兴安落叶松 <i>L. gmelinii</i>	18~20	33	1~12 月 Jan. - Dec.	7	-	Wang <i>et al.</i> , 2003
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	25, 45, 65		5~9 月 May - Sept.	8	-	王森等, 2005
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	-	20, 17	1~12 月 Jan. - Dec.	7	1	肖复明等, 2005
杉木 <i>C. lanceolata</i>	-	13	1~12 月 Jan. - Dec.	8	1	肖复明等, 2005
美国枫香 <i>Liquidambar styraciflua</i>	14.3	15	1~12 月 Jan. - Dec.	7 或 8 7 or 8	1	Ewards <i>et al.</i> , 2002
欧洲赤松 <i>Pinus sylvestris</i>	-	50	1~12 月 Jan. - Dec.	7	-	Zha <i>et al.</i> , 2004
欧洲山毛榉 <i>Fagus sylvatica</i>	-	25~35	4~11 月 Apr. - Nov.	6 和 7 6 and 7	-	Ceschia <i>et al.</i> , 2002
欧洲白桦 <i>Betula pendula</i>	-		6~10 月 Jun. - Oct.	8	-	Matyssek <i>et al.</i> , 2002
火炬松 <i>Pinus taeda</i>	10.92	12	1~12 月 Jan. - Dec.	5	-	Maier <i>et al.</i> , 2004
挪威云杉 <i>Picea abies</i>	-	14	5~9 月 May - Sept.	7	-	Janouš <i>et al.</i> , 2000
花旗松 <i>Pseudotsuga menziesii</i>	-	60~112	4~12 月 Apr. - Dec.	5	11	Pruyn <i>et al.</i> , 2002
瑞士五针松 <i>Pinus cembra</i>	-	95	10 月~翌年 12 月 Oct. - next Dec.	6	12	Wieser & Bahn, 2004
美国红枫 <i>Acer rubrum</i>	40~75	21~52	2~10 月 Feb. - Oct.	6	-	Edwards & Hanson, 1995
白栎 <i>Quercus alba</i>	40~75	20~65	2~10 月 Feb. - Oct.	6 或 7 6 or 7	-	Edwards & Hanson, 1995
橡栎 <i>Q. prinus</i>	40~75	21~62	2~10 月 Feb. - Oct.	6 或 7 6 or 7	-	Edwards & Hanson, 1995
桦木 <i>B. ermanii</i>	16, 38, 86	85	7 月~翌年 11 月 Jul. - next Nov.	8	2	Gansert <i>et al.</i> , 2002
日本山毛榉 <i>F. crenata</i>	50, 75	130, 140	7 月~翌年 11 月 Jul. - next Nov.	8	2	Gansert <i>et al.</i> , 2002

4 树干呼吸的影响因子

树干呼吸活动是一个复杂的生物学过程,它不仅受气象因子(如温度、湿度、大气 CO₂ 浓度、光合有效辐射和土壤养分等)的影响,而且还受生物因素(如树种、树龄、径阶、林木含氮量和边材厚度等)的影响。就同一株树木而言,树干的的不同面(分为阳面和阴面)和不同高度,树干呼吸也不相同。本文主要涉及温度、CO₂ 浓度、树龄、林木含氮量、边材厚度和树干高度等影响因素。

4.1 气象因子

4.1.1 树干温度

树干温度与树干呼吸之间有着非常密切的关系。一般来说,树干呼吸随着温度的上升而增强(图 1)。温度系数 Q_{10} 可以描述树干呼吸对温度升高的敏感性。在树干呼吸的 Q_{10} 值中,42% 的树干呼吸 Q_{10} 为 1.5 ~ 2.0,而 90% 以上的树干呼吸 Q_{10} 为 1.0 ~ 3.0(王文杰等,2005)。由于影响树干呼吸的内外因素(除树干温度外,如树种、树龄和湿度等)存在差异,所以树干呼吸与树干温度的关系曲线也存在差异(图 2)。从图 2 可以看出,尽管树干呼吸与树干温度的回归方程(有的呈线性关系,有的呈指数关系)存在差异,但总的来说,树干呼吸是随着温度的上升而增加的(图 1),只是增加的幅度不同。

4.1.2 大气 CO₂ 浓度

在 CO₂ 浓度高于大气 CO₂ 浓度的条件下,树干呼吸明显高于正常大气 CO₂ 浓度下的树干呼吸。在 CO₂ 浓度 1.4 倍于正常大气 CO₂ 浓度下的美国枫香的树干呼吸明显高于正常大气 CO₂ 浓度下美国枫香的树干呼吸。2000 年 6 月 ~ 2001 年 6 月,在 CO₂ 浓度 1.4 倍于正常大气 CO₂ 浓度下的树干呼吸比正常大气 CO₂ 浓度下的树干呼吸高出 33%,其中生长呼吸增加 23%,维持呼吸增加 48%(Edwards *et al.*, 2002)(表 4)。树干温度为 20 ~ 25 °C 时,11 年生的美国西部黄松(*Pinus ponderosa*)在 CO₂ 浓度 2 倍于正常大气 CO₂ 浓度下的树干呼吸明显高于正常大气 CO₂ 浓度下的树干呼吸(其 Q_{10} 差异达 40%)。但树干温度为 10 ~ 20 °C 时,正常大气 CO₂ 浓度下的树干呼吸与 CO₂ 浓度 2 倍于正常大气 CO₂ 浓度下的树干呼吸无明显差异。1994 年 9 月,CO₂ 浓度 2 倍于正常大气 CO₂ 浓度下的树干呼吸比正常大气 CO₂ 浓度下的树干呼吸高出 15%,因为在 9 月大部分时间里,树干温度高于 15 °C。温度高时,CO₂ 浓度 2 倍于正常大气 CO₂ 浓度下的树干呼吸比正常大气

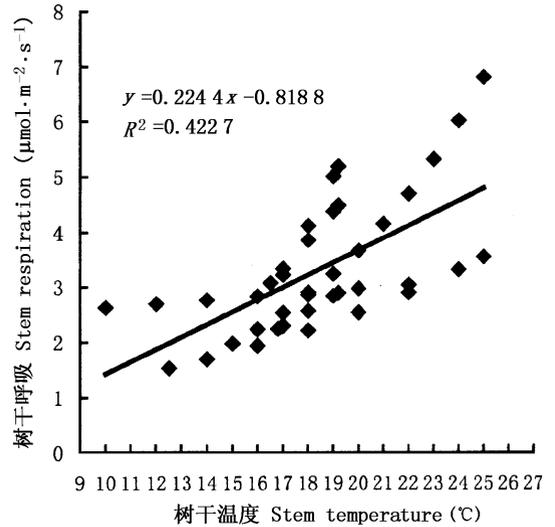


图 1 树干呼吸与树干温度之间的关系(Wang *et al.*, 2003; 王森等 2005; Jiang *et al.*, 2003)

Fig. 1 Relationship between stem respiration rate and stem temperature

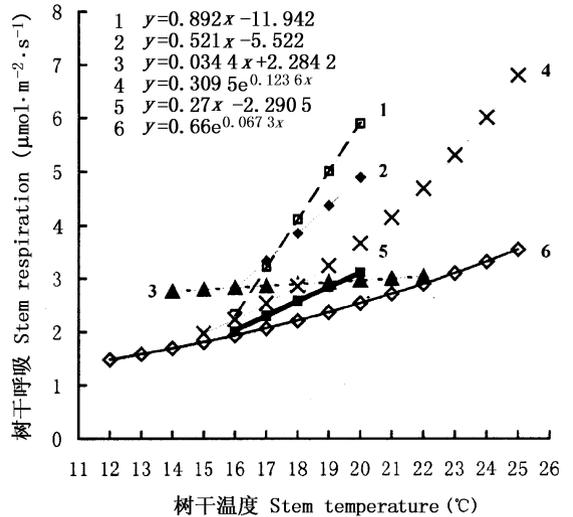


图 2 树干呼吸与树干温度之间关系的研究实例(Wang *et al.*, 2003; 王森等 2005; Jiang *et al.*, 2003)

Fig. 2 Study cases on relationship between stem respiration rate and stem temperature

CO₂ 浓度下的树干呼吸高,可能是由于温度高时生理活动加剧所致(Carey *et al.*, 1995)。美国乔治亚州雅典城附近的乔治亚州大学试验林中一球悬铃木(*Platanus occidentalis*)和美国枫香的树干呼吸随着木质部 CO₂ 浓度的增加而增加,其回归方程分别为 $R = 0.10 + 0.26x$ 和 $R = 0.91 + 0.20x$,式中 R 为树干呼吸速率, x 为木质部 CO₂ 浓度(Teskey & Mcguire 2005)。导致这种结果的原因是,高浓度

CO₂ 条件下, 树木生长速率和死、活组织比率的改变 (Edwards *et al.*, 2002)。也有研究表明: 高浓度 CO₂

对维持呼吸和树干呼吸过程无明显影响 (Wullschleger *et al.*, 1995)。

表 4 树干呼吸与 CO₂ 之间的关系

Table 4 Relationship between stem respiration and CO₂ concentrations

树种 Tree species	美国西部黄松 <i>Pinus ponderosa</i>		美国枫香 <i>Liquidambar styraciflua</i>	
树干呼吸 Stem respiration ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{s}^{-1}$)	大气 CO ₂ Atmospheric CO ₂	2×大气 CO ₂ 2×Atmospheric CO ₂	大气 CO ₂ Atmospheric CO ₂	1.4×大气 CO ₂ 1.4×Atmospheric CO ₂
总树干呼吸 Total stem respiration	16.9	19.5	13.9	18.5
生长呼吸 Growth respiration	4.5	4.3	8.2	10.1
维持呼吸 Maintenance respiration	12.4	15.2	5.7	8.4

4.2 生物因子

4.2.1 林木年龄

林木年龄与树干呼吸有着密切的关系, 一般而言, 林木树干呼吸随着林木年龄的增长而逐渐减弱 (即幼龄林木的树干呼吸高于成熟或老龄林木的树干呼吸)。东北地区幼龄兴安落叶松 (17 年生) 的树干呼吸 (呼吸方程: $y = 0.3095e^{0.1236x}$) 明显高于成熟木 (呼吸方程: $y = 0.66e^{0.0673x}$) (Jiang *et al.*, 2003)。湖南会同杉木人工林树干呼吸速率随着树龄的增长而逐渐降低, 13 年生杉木 > 17 年生杉木 > 20 年生杉木 (肖复明等, 2005)。美国科罗拉多州冬季公园附近的 Fraser 试验林中的黑松 (*Pinus contorta*) 随着年龄的增长, 生长呼吸逐渐降低, 维持呼吸逐渐升高。因生长呼吸的降低幅度大于维持呼吸的增长幅度, 所以总树干呼吸 (总树干呼吸 = 生长呼吸 + 维持呼吸) 随着年龄的增长而逐渐减弱 (Ryan & Waring, 1992)。

4.2.2 林木径阶

树干呼吸与林木径阶之间的关系带有一定的不确定性。长白山地区红松树干呼吸随林木径阶的增加而增强, 树木胸径 65 cm 时, 树干呼吸值为 $3.158 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 胸径 45 cm 时, 树干呼吸值为 $2.860 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 胸径 25 cm 时, 树干呼吸值为 $1.235 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (王森等, 2005)。广东南亚热带马占相思 (*Acacia mangium*) 各木质器官的呼吸速率与直径呈正相关, 树干呼吸与直径、树高之间的回归方程为 $R = 21.017(D^2H)^{0.5281}$, 式中: R 为树干呼吸速率, D 为树干直径, H 为树高 (曾少平等, 2000)。北京门头沟小龙门林场辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) (直径 > 4 cm) 的树干呼吸与直径呈正相关, 其树干

呼吸与直径的回归关系式为 $R = 3.9406(D^2H)^{0.5876}$, 式中: R 为树干呼吸, D 为树干直径, H 为树高 (方精云等, 1995)。而北京门头沟小龙门林场的油松 (*Pinus tabulaeformis*) (平均直径为 12.6 cm)、白桦 (*Betula platyphylla*) (平均直径为 9.2 cm) 和辽东栎 (平均直径为 12.9 cm) 的树干呼吸与直径呈负相关。在年均温条件下, 油松、白桦和辽东栎的树干呼吸与直径的回归关系分别为 $R = 1/0.0327x + 0.0033$, $R = 1/0.0367x + 0.0108$ 和 $R = 1/0.0166x + 0.0191$, 式中: R 为树干呼吸速率 ($\text{mg CO}_2\cdot\text{kg FW}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$), x 为直径 (方精云, 1999)。湖南会同杉木人工林中杉木的树干呼吸速率与直径呈负相关, 其回归关系为 $R = 65.67D^{-2.56}$, 式中: R 为树干呼吸速率, D 为直径 (肖复明等, 2005)。尖峰岭热带山地雨林中林木非同化器官 (树干、树枝和树根) 的直径 D 与呼吸速率的关系可用幂函数 $R = AD^B$ 来表示, 式中: A 为常数, D 为直径, B 为小于 0 的常数, 表明直径越大, 呼吸速率越小 (李意德等, 1997)。

4.2.3 林木氮含量

树干呼吸与林木氮含量呈正相关 (即树干呼吸随林木氮含量的增加而增加)。火炬松林的树干氮含量越高, 其树干呼吸就越大 (Maier *et al.*, 2004), 1 月树干呼吸与树干氮含量之间的关系方程为 $y = 25.06 + 1.36x$, 12 月其关系方程为 $y = 35.52 + 0.33x$, 式中: y 为树干呼吸速率, x 为树干氮含量。

4.2.4 树干边材

树干呼吸与树干边材积呈正相关 (树干呼吸随树干边材积的增加而增大)。湖南会同杉木人工林中杉木树干呼吸速率基本上与树干边材的比例呈递

增关系,尤其边材比例在 78% 以上时,呼吸速率显著增加。树干呼吸与边材积的回归关系为 $y = 0.004 6e^{0.279 7x}$ 式中: y 为树干呼吸速率, x 为边材所占比例(肖复明等,2005)。美国威斯康星州美加红松(*Pinus resinosa*)的树干呼吸速率随着边材积的增加而增加;蒙大纳州美国西部黄松的树干呼吸速率也随边材积的增加而增加;俄勒冈州西部铁杉(*Tsuga heterophylla*)和佛罗里达州湿地松(*Pinuselliottii* var. *elliottii*)的树干呼吸速率与边材积的关系与上述结果相一致,即树干呼吸速率随着边材积的增加而增加(Ryan *et al.*,1995)。Ryan 和 Waring (1992)采用公式 $R_{wm} = 0.004 86 V_s \exp(0.066 3 T_a)$ 来计算木质组织的维持呼吸,式中: R_{wm} 为呼吸量, V_s 为边材的体积, T_a 为年平均温度。

4.2.5 树干生长

哥斯达黎加地区拉-西尔瓦生物站的巴西百木(*Simarouba amara*)和圭亚那明夸铁青木(*Minquartia guianensis*)的树干呼吸随着生长率的增大而增强(Ryan *et al.*,1994b)。

4.3 空间要素

林木南面(阳面)的树干呼吸速率高于北面(阴面),林木上部的树干呼吸速率高于中部,而中部的树干呼吸速率高于下部。林木南面的树干呼吸速率高于北面,原因是林木南面的树干温度高于北面。树干呼吸速率随着树干高度增加而增加,其原因是树干温度随着树干高度增加而增加,且幼嫩部位生理活性比较高,需要更多的呼吸提供能量(Ceschia *et al.*,2002)。生长状况(形成层活性和实际传输速率)的不同可部分解释这种现象(王文杰等,2005)。栎林中橡栎(*Quercus prinus*)、美国红枫(*Acer rubrum*)、白栎(*Q. alba*)这 3 个树种南面树干呼吸明显高于北面(Edwards & Hanson,1995)3 月分别高出北面的 40%、25% 和 10%。5 月南、北面之间树干呼吸差异变小,其原因是 3 月(树叶还未生长时)南、北面树干温差比 5 月(树叶旺盛生长时)南、北面树干温差大。长白山地区径阶相同的红松南面的树干呼吸高于北面。林木径阶越大,南北面树干呼吸差异越大(王森等,2005),因为在林地中径阶较大的树木,南面获得阳光照射的时间比北面长,树干南北温差大,导致树干呼吸相差较大。小径阶树木生长在林冠下,南面树干暴露在阳光下的机会少,主要是受气温的影响。

东北地区兴安落叶松上部的树干呼吸高于下部的树干呼吸(Wang *et al.*,2003)在不同月其树干呼

吸差值不同。5 月树干上部的树干呼吸比下部高出 10%~65%,8 月上旬部树干呼吸比下部高出 13%~68%。法国东部 Hesse 地区(国家森林公园内)的欧洲山毛榉上部树干呼吸明显高于中部,胸高处的树干呼吸最低(Ceschia *et al.*,2002)。1997 年,上部树干呼吸与中部和胸高处树干呼吸的变化几乎是同步的。1998 年中部树干呼吸的峰值出现在这一年的第 176 天和第 191 天,胸高处树干呼吸的峰值出现在这一年的第 191 天和第 204 天。

5 今后研究的主要任务

基于对树干呼吸的多方面研究结果认为,树干呼吸是森林生态系统碳平衡的重要组成部分,是构建森林生态系统碳循环模型的必不可少的环节,也是揭示森林生态系统对减缓大气 CO₂ 浓度变化的作用的重要组成部分。虽然树干呼吸研究已取得长足的进展,但是,该领域研究中还存在以下问题:研究结果差异较大,树干呼吸占树木呼吸消耗光合固定碳的 30%~70%(李意德等,1997);树干呼吸机理尚不清楚,影响树干呼吸的内外因素尚未综合考虑于相关模型中。

鉴于以上问题,特提出今后研究的主要任务:第一,建立统一的树干呼吸测定方法和技术。以往研究的结果差异较大,主要是因为没有统一的技术方法,各种方法存在各自的缺陷。判断树干呼吸研究方法优劣的标准,一是研究方法的科学性和严谨性,二是 CO₂ 测定仪器的准确性和实用性(方精云等,1995)。在目前条件下,建议用便携式光合测定系统(Li-Cor6400)或土壤碳通量测量系统(Li-8100)测定树干呼吸,因为其操作简单、测量数据准确可靠。而且应进行长期的定位测定,以保障参数和分量有足够多的重复,并且能同步测定不同径阶、树干不同方向和部位的呼吸速率的日动态和季节动态,确保提供大量的基础数据,准确估算树干呼吸通量。同时,便携式光合测定系统(Li-Cor6400)或土壤碳通量测量系统(Li-8100)还可通过改变土壤呼吸气室接口口径的方法进行过径阶(5 cm)树干呼吸的测定。第二,加深对树干呼吸机理及其影响因子的研究。目前,对树干呼吸机理的研究甚少,需进一步研究以阐明机理。对树干呼吸影响因子的研究尚局限于定性描述(个别因子尚未进行定性描述),定量研究较少。虽然有些研究建立了树干呼吸与某些影响因子(如树木氮含量、相对生长速率等)之间的函数关系(Lavigne & Ryan,1997;Maier,2001;Amthor,1994)。但

是对它们这种关系的适用性还需进一步研究(王森等 2005)。对树干呼吸影响因子进行深入研究,探索影响因子(气象因子和生物因子等)与树干呼吸之间的定量关系,建立树干呼吸的相关模型,是今后研究的重点。随着树干呼吸测定技术的不断发展与完善,以及研究的不断深入,将为森林生态系统碳循环模型、森林生态系统碳收支状况及其对大气 CO₂ 浓度变化的贡献提供基础数据(Carey et al., 1997)。

参 考 文 献

- Amlor JS (1994). Plant respiratory response to the environment and their effects on the carbon balance. In: Wilkinson RE ed. *Plant Environment Interactions*. Marcel Dekker, Inc., New York. 501 - 555.
- Carey EV, Delucia EH, Ball JT (1995). Stem maintenance and construction respiration in *Pinus ponderosa* grown in different concentrations of atmospheric CO₂. *Tree Physiology*, 16, 125 - 130.
- 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.
- Catesson AM (1980). The vascular cambium. In: Little CHA ed. *Control of Shoots Growth in Trees*. International Union of Forestry Research Organisations Workshop Proceeding Mari, Forest Respiration Centre. Fredericton, NB, Canada. 12 - 40.
- Ceschia É, Damesin C, Lebaube S, Pontailler JY, Dufrière E (2002). Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees. *Annals of Forest Science*, 59, 801 - 802.
- Chen CY (陈楚莹), Liao LP (廖利平), Wang SL (汪思龙) (2000). *Chinese Fir Plantations Ecology (杉木人工林生态学)*. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Damesin C, Ceschia É, Goff NL, Ottorini JM, Dufrière E (2002). Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytologist*, 16, 159 - 172.
- Edwards NT, Hanson PJ (1995). Stem respiration in a closed-canopy upland oak forest. *Tree Physiology*, 16, 433 - 439.
- Edwards NT, Shugart HH, McLaughlin SB (1981). Carbon metabolism in terrestrial ecosystems. In: Reichle DE ed. *Dynamic Properties of Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, London, 499 - 536.
- Edwards NT, Tschaplinski TJ, Norby RJ (2002). Stem respiration increases in CO₂-enriched sweetgum trees. *New Phytologist*, 155, 239 - 248.
- Fang JY (方精云) (1999). An approach to estimating respiration of forest community and its application. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, 41, 88 - 94. (in Chinese with English abstract)
- Fang JY (方精云), Wang XK (王效科), Liu GH (刘国华), Kang DM (康德梦) (1995). Measurement on respiration amount of *Quercus liaotungensis* in Beijing. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 15, 235 - 244. (in Chinese with English abstract)
- Gansert D, Backes K, Tomoaki O, Yoshitaka K (2002). Seasonal variation of branch respiration of a treeline forming (*Betula ermanii* Cham.) and a montane (*Fagus cremata* Blume) deciduous broad-leaved tree species on Mt. Fuji, Japan. *Flora*, 197, 186 - 202.
- Janouš D, Pokorný R, Brossaud J, Marek MV (2000). Long-term effects of elevated CO₂ on woody tissues respiration of Norway spruce studied in open-top chambers. *Biologia Plantarum*, 43, 41 - 46.
- Jiang LF, Shi FC, Zu YG, Wang WJ, Koike T (2003). Study on stem respiration of *Larix gmelinii* of different ages and its relationship to environmental factors. *Bulletin of Botanical Research*, 23, 296 - 301.
- Kawaguchi H, Yoda K (1986). Carbon-cycling changes during regeneration of a deciduous broadleaf forest after clear-cutting. I. Changes in organic matter and carbon storage. *Ecology*, 35, 551 - 563.
- Kim MH, Nakane K (2005). Effects of flow rate and chamber position on measurement of stem respiration rate with an open flow system in a Japanese red pine. *Forest Ecology and Management*, 210, 469 - 476.
- Koizumi H (1991). Effect of carbon dioxide concentration on microbial respiration in soil. *Ecological Research*, 6, 227 - 232.
- Lavigne MB, Franklin SE, Hunt ER Jr (1996). Estimating stem maintenance respiration rates of dissimilar balsam fir stands. *Tree Physiology*, 16, 687 - 695.
- Lavigne MB, Ryan MG (1997). Growth and maintenance respiration rates of aspen, black spruce and jack pine stems at northern and southern BOREAS sites. *Tree Physiology*, 17, 543 - 551.
- Law BE, Ryan MG, Anthoni PM (1999). Season and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. *Global Change Biology*, 5, 169 - 182.
- Li YD (李意德), Wu ZM (吴仲民), Zeng QB (曾庆波), Zhou GY (周光益), Chen BF (陈步峰), Fang JY (方精云) (1997). Measurement for respiration of tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Forest Research (林业科学研究)*, 10, 348 - 355. (in Chinese with English abstract)
- Maier CA (2001). Stem growth and respiration in loblolly pine plantations differing in soil resource availability. *Tree Physiology*, 21, 1183 - 1193.
- Maier CA, Albaugh TJ, Allen HL, Dougherty PM (2004). Respiratory carbon use and carbon storage in mid-rotation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantation: the effect of site resources on the stand carbon balance. *Global Change Biology*, 10, 1335 - 1350.
- Matyssek R, Günthardt-Goerg MS, Maurer S, Christ R (2002). Tissue structure and respiration of stems of *Betula pendula* under contrasting ozone exposure and nutrition. *Trees*, 16, 375 - 385.
- 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.

- Ming X, Terry AD, Ye Q (2000). A simple technique to measure stem respiration using a horizontally oriented soil chamber. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 1555 – 1560.
- Ming X, Terry AD, Ye Q, Allen G, Zhigang L (2001). Ecosystem respiration in a young ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains, California. *Tree Physiology*, 21, 309 – 318.
- Penning de Vries FWT (1975). The cost of maintenance process in plant cells. *Botany*, 39, 77 – 92.
- Pruyn ML, Gartner BL, Harmon ME (2002). Within-stem variation of respiration in *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees. *New Phytologist*, 154, 359 – 372.
- 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, Gower ST, Hubbard RM, Waring RH, Gholz HL, Cropper WP Jr, Running SW (1995). Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. *Oecologia*, 101, 133 – 140.
- Ryan MG, Hubbard RM, Clark DA, Sandford RL Jr (1994a). Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minquartia guianensis*, two tropical wet forest tree with different growth habits. *Oecologia*, 100, 213 – 220.
- Ryan MG, Linder S, Vose JM, Hubbard RM (1994b). Dark respiration of pines. *Ecology Bulletin*, 43, 50 – 63.
- Ryan MG, Waring RH (1992). Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. *Ecology*, 73, 2100 – 2108.
- Sprugel DG, Benecke U (1991). Measuring woody-tissue respiration and photosynthesis. In: James PL, Thomas MH eds. *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*. CRC Press, Boca Raton, FL, 329 – 355.
- Stockfors J, Linder S (1998). Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and maintenance respiration in stems of Norway spruce trees. *Tree Physiology*, 18, 155 – 166.
- Sun F (孙锋) (2003). Scientific strategy of flood control in the middle and lower reaches of the Yangtze River from the 2002 European Danube flood. *Haihe Water Resources* (海河水利), 2, 31 – 32. (in Chinese)
- Teskey RO, McGuire MA (2002). Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and branches of trees. *Plant, Cell and Environment*, 25, 1571 – 1577.
- Teskey RO, McGuire MA (2005). CO₂ transported in xylem sap effects CO₂ efflux from *Liquidambar styraciflua* and *Platanus occidentalis* stems, and contributes to observed wound respiration phenomena. *Trees*, 19, 357 – 362.
- Wang M (王森), Ji LZ (姬兰柱), Li QR (季秋荣), Xiao DM (肖冬梅), Liu HL (刘海良) (2005). Stem respiration of *Pinus koraiensis* in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 7 – 13. (in Chinese with English abstract)
- Wang WJ (王文杰), Wang HM (王慧梅), Zu YG (祖元刚), Li XY (李雪莹), Koike T (2005). Characteristics of root, stem, and soil respiration Q_{10} temperature coefficients in forest ecosystems. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 680 – 691. (in Chinese with English abstract)
- 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* (植物学报), 45, 1387 – 1397.
- Waring RH, Running SW (1998). *Forest Ecosystems Analysis at Multiple Scales*. Academic Press, San Diego, 1 – 10.
- Wieser G, Bahn M (2004). Seasonal and spatial variation of woody tissue respiration in a *Pinus cembra* tree at the alpine timberline in the central Austrian Alps. *Trees*, 18, 576 – 580.
- Wullschlegel SD, Nobry RJ, Hanson PJ (1995). Growth and maintenance respiration in stems of *Quercus alba* after 4 years CO₂ enrichment. *Physiologia Plantarum*, 93, 47 – 54.
- Xiao FM (肖复明), Wang SL (汪思龙), Du TZ (杜天真), Chen LC (陈龙池), Yu XJ (于小军) (2005). Respiration of Chinese fir in plantations in Huitong, Hunan Province. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 2514 – 2519. (in Chinese with English abstract)
- Yang QP (杨清培), Li MG (李鸣光), Wang BS (王伯荪), Li RW (李仁伟) (2001). Studies on respiration of *Pinus massoniana* in Heishiding Nature Reserve. *Guihaia* (广西植物), 21 (1), 9 – 13. (in Chinese with English abstract)
- Yoda K (1978). Estimation of community respiration. In: Kira T, Ono Y, Hosokawa T eds. *Biological Production in a Warm-Temperate Evergreen Oak Forest of Japan*. *JIBP Synthesis* 18. University of Tokyo Press, Tokyo, 258 – 273.
- Zha T, Kellomäki S, Wang KY, Ryyppö A, Niinistö S (2004). Season and annual stem respiration of Scots pine trees under boreal conditions. *Annals of Botany*, 94, 889 – 896.
- Zeng SP (曾少平), Peng SL (彭少麟), Zhao P (赵平) (2000). Measurement of respiration amount in artificial *Acacia mangium* forest in a low subtropical hill forest region of Guangdong. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 420 – 424. (in Chinese with English abstract)