



氮添加对华北落叶松树枝CO₂通量的影响

郝国宝 王利东 李岩 李帆 崔靖亭 贾忠奎

Effects of nitrogen addition on the branch CO₂ efflux of *Larix principis-rupprechtii*

Hao Guobao, Wang Lidong, Li Yan, Li Fan, Cui Jingting, Jia Zhongkui

引用本文:

郝国宝, 王利东, 李岩, 李帆, 崔靖亭, 贾忠奎. 氮添加对华北落叶松树枝CO₂通量的影响[J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(10):28–35. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220336

Hao Guobao, Wang Lidong, Li Yan, Li Fan, Cui Jingting, Jia Zhongkui. Effects of nitrogen addition on the branch CO₂ efflux of *Larix principis-rupprechtii*[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2023, 45(10):28–35. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220336

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220336>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同密度调控强度对华北落叶松人工林土壤质量的影响

Effects of different density regulation intensities on soil quality in *Larix principis-rupprechtii* plantation

北京林业大学学报, 2021, 43(6): 50–59. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200322>

间伐对华北落叶松林凋落物分解的影响

Effects of thinning on litter decomposition of *Larix principis-rupprechtii* plantation

北京林业大学学报, 2021, 43(12): 29–37. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210114>

不同处理方式对华北落叶松抚育剩余物分解的影响

Effects of different treatments on decomposition of *Larix principis-rupprechtii* tending residue

北京林业大学学报, 2021, 43(5): 15–23. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200345>

塞罕坝华北落叶松纯林和混交林土壤肥力质量评价

Soil fertility quality evaluation of pure and mixed *Larix principis-rupprechtii* forests in Saihanba, Hebei Province of northern China

北京林业大学学报, 2021, 43(8): 50–59. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210189>

山西华北落叶松群落物种多样性

Species diversity of *Larix principis-rupprechtii* communities in Shanxi Province of northern China

北京林业大学学报, 2017, 39(6): 45–50. <https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170067>

华北落叶松不同代际人工林土壤养分及细菌群落变化特征

Changes in soil nutrients and bacterial communities of *Larix principis-rupprechtii* plantations of different generations

北京林业大学学报, 2020, 42(3): 36–45. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190256>

DOI:10.12171/j.1000-1522.20220336

氮添加对华北落叶松树枝 CO₂ 通量的影响

郝国宝^{1,2} 王利东³ 李岩³ 李帆¹ 崔靖亭¹ 贾忠奎¹

(1. 林木资源高效生产全国重点实验室, 北京林业大学森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 2. 湖北省林业勘察设计院, 湖北 武汉 430075; 3. 河北省塞罕坝机械林场, 河北 围场 068466)

摘要:【目的】枝 CO₂ 通量是林分碳释放的重要组成部分之一, 研究模拟氮沉降下的华北落叶松枝 CO₂ 通量变化, 可以为氮沉降背景下的华北落叶松林分固碳增汇管理提供一定的理论依据。【方法】在 2021 年 6—10 月, 以华北落叶松 25 年生中龄人工林和 32 年生近熟人工林为研究对象, 设置对照(CK, 0 kg/(hm²·a))、低氮(N1, 75 kg/(hm²·a))、中氮(N2, 150 kg/(hm²·a))、高氮(N3, 225 kg/(hm²·a)) 4 个强度的氮添加处理, 并使用 LI-8100A 对枝 CO₂ 通量进行原位监测, 同时采集枝条样品以测定其氮含量。【结果】(1)华北落叶松枝 CO₂ 通量与空气温度基本呈现出“单峰型”月变化, 峰值出现在 6—8 月, 空气温度可以分别解释 2 个林龄枝 CO₂ 通量 37%~82%、40%~70% 的变化。(2)25 年和 32 年生华北落叶松 6—10 月平均枝 CO₂ 通量随氮添加处理强度增加都呈增大的趋势, 但只在 N3 处理下与 CK 差异显著($P < 0.05$)。CK、N1、N2 处理下, 25 年生枝 CO₂ 通量均显著高于 32 年生($P < 0.05$)。除 32 年生的 N1 处理外, 其余氮添加处理均降低了枝 CO₂ 通量的温度敏感性(Q_{10})。(3)氮添加处理显著增加了 25 年生枝氮含量($P < 0.05$), 32 年生枝氮含量没有显著变化($P > 0.05$)。2 个林龄的华北落叶松枝 CO₂ 通量与枝氮含量均存在显著的负向线性关系($P < 0.01$), 且氮含量分别可解释 25 和 32 年生华北落叶松 16% 和 32% 的枝 CO₂ 通量变化。【结论】枝 CO₂ 通量受空气温度、氮添加和林龄影响, 在构建华北落叶松林木碳释放模型时应考虑这 3 个因素。

关键词: 氮添加; 华北落叶松; 树枝 CO₂ 通量; 氮含量

中图分类号: S791.229 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2023)10-0028-08

引文格式: 郝国宝, 王利东, 李岩, 等. 氮添加对华北落叶松树枝 CO₂ 通量的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(10): 28-35. Hao Guobao, Wang Lidong, Li Yan, et al. Effects of nitrogen addition on the branch CO₂ efflux of *Larix principis-rupprechtii* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(10): 28-35.

Effects of nitrogen addition on the branch CO₂ efflux of *Larix principis-rupprechtii*

Hao Guobao^{1,2} Wang Lidong³ Li Yan³ Li Fan¹ Cui Jingting¹ Jia Zhongkui¹

(1. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. The Forestry Prospect and Design Institute of Hubei Province, Wuhan 430075, Hubei, China;
3. Saihanba Mechanized Forest Farm of Hebei Province, Weichang 068466, Hebei, China)

Abstract: [Objective] Branch CO₂ efflux is one of the important components of stand carbon release. Studying the change of branch CO₂ efflux of *Larix principis-rupprechtii* under simulated nitrogen deposition could provide a theoretical basis for the management of carbon sequestration and sink increase of *L. principis-rupprechtii* forest under the background of nitrogen deposition. [Method] 25-year-old and 32-year-old plantations of *L. principis-rupprechtii* were selected. Four nitrogen addition treatments, i.e. control (CK, 0 kg/(ha·year)), low nitrogen (N1, 75 kg/(ha·year)), medium nitrogen (N2, 150 kg/(ha·year)) and high nitrogen (N3, 225 kg/(ha·year)) were set. From June to October in 2021, the branch CO₂ efflux was

收稿日期: 2022-08-12 修回日期: 2022-09-13

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31870387)。

第一作者: 郝国宝。主要研究方向: 用材与能源林培育理论技术。Email: haogb@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。

责任作者: 贾忠奎, 教授。主要研究方向: 用材与能源林培育理论技术。Email: jiazk@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

monitored in situ using LI-8100A, and the branch samples were collected to determine the nitrogen content. [Result] (1) The CO₂ efflux and air temperature of *L. principis-rupprechtii* branches basically showed a “single-peak” monthly change, and the peak appeared from June to August. The air temperature could explain the changes of branch CO₂ efflux of two stands by 37%–82% and 40%–70%, respectively. (2) The average branch CO₂ efflux of *L. principis-rupprechtii* at 25-year-old and 32-year-old from June to October showed an increasing trend with the increase of N addition intensity, but only differed significantly under N3 treatment ($P < 0.05$). The CO₂ efflux of CK, N1 and N2 treatments at 25-year-old was significantly higher than that at 32-year-old ($P < 0.05$). The temperature sensitivity (Q_{10}) of branch CO₂ efflux was decreased by N addition except for 32-year-old plantations under N1 treatment. (3) Nitrogen addition significantly increased the 25-year-old branch nitrogen content; there was no significant change in shoot nitrogen content in 32-year-old branch nitrogen content ($P > 0.05$). There was a significantly negative linear relationship between the branch CO₂ efflux of *L. principis-rupprechtii* and the branch nitrogen content at both ages ($P < 0.01$). The nitrogen content can explain 16% (25-year-old) and 32% (32-year-old) variation of branch CO₂ efflux. [Conclusion] The branch CO₂ efflux is affected by air temperature, nitrogen addition and forest age. All three factors should be considered when constructing a tree carbon release model of *L. principis-rupprechtii*.

Key words: nitrogen addition; *Larix principis-rupprechtii*; branch CO₂ efflux; nitrogen content

实现“双碳”目标必须发挥好森林的碳汇作用。2001—2010 年,我国森林生态系统碳汇约为 163 Tg/a(以 C 计)^[1]。但碳汇并不是森林生态系统的固有属性,而是当植物光合作用的碳吸收量大于生态系统总碳释放量时的外在表现^[2]。森林生态系统的碳释放量来源可以大致分为土壤和林木个体(包括根系、树干、枝和叶片等),其中树枝 CO₂ 通量受到的关注较少,但其对林分碳释放的贡献不可忽视。欧洲黑松(*Pinus nigra*)树枝 CO₂ 通量可以占到树体地上部分 CO₂ 通量的 16%^[3]。在休眠季节红松(*P. densiflora*)枝 CO₂ 总释放量与树干 CO₂ 释放量几乎相等^[4]。因此,对枝的 CO₂ 通量进行测定,可以为构建林木碳释放模型补充基础数据,进而与基于大尺度估算的方法对比,达到准确计算森林碳汇的目的^[5]。枝 CO₂ 通量是指一段时间内林木树枝表面释放出的 CO₂ 总量,包括树枝韧皮部和形成层等部位的活细胞呼吸代谢产生的 CO₂ 以及根和树干产生的 CO₂ 随液流运输到枝释放的部分^[6]。多数研究发现,枝 CO₂ 通量与温度基本符合指数关系^[7–8]。因此可以根据拟合方程计算出温度敏感系数 Q_{10} ,并将不同温度下测定的 CO₂ 通量值转换到同一温度下进行比较^[9]。

外源氮进入森林生态系统后,会对林木产生多方面的影响,如改变林木氮含量^[10]、非结构性碳水化合物含量^[11]、叶片光合速率^[12],进而影响林木生长^[13]。而这些因素均会进一步影响林木 CO₂ 通量。对兴安落叶松(*Larix gmelinii*)研究发现,在氮添加处理下树干 CO₂ 通量增加了 7% ~ 28%^[14]。Gong

等^[15]研究发现:氮添加处理会增加水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)幼苗冠层月累积 CO₂ 释放量,使其在生长季末期由碳汇转变为碳源。在额外施氮的情况下,火炬松(*P. taeda*)树枝 0 °C 时的基础 CO₂ 通量增加了 38%^[16]。氮是植物所需的大量元素之一,缺乏氮会影响林木自身生长和代谢活动。有研究发现,在 287 个树种中氮含量与根、树干和叶片 CO₂ 通量都有正相关关系^[17]。但在瑞士五针松(*P. cembra*)中,枝 CO₂ 通量与氮含量没有表现出相关性^[18]。因此,氮含量与枝 CO₂ 通量的关系仍有待于研究。

华北落叶松(*L. principis-rupprechtii*)是我国华北山区主要造林树种,发挥着重要的固碳作用,每公顷华北落叶松人工林年固碳量约为 0.3 t^[19]。Zhao 等^[20–22]对华北落叶松树干 CO₂ 通量释放规律进行研究,发现空气温度、树干氮含量等因子对树干 CO₂ 通量有较大影响。但目前仍缺乏华北落叶松树枝 CO₂ 通量的具体数据和变化规律,特别是在外源氮素输入的环境中,林木树枝 CO₂ 通量会怎样变化仍然缺乏研究结论^[23]。目前华北地区平均氮沉降强度约达(54.5 ± 17.2) kg/(hm²·a)^[24]。塞罕坝地区虽然不位于氮沉降中心,但未来氮沉降量可能会继续增长。因此本研究在 25 年生和 32 年生 2 个林龄的华北人工林中进行不同强度的氮添加处理,借助仪器进行树枝 CO₂ 通量原位监测,并尝试回答以下科学问题:(1)氮添加处理对华北落叶松枝 CO₂ 通量的影响;(2)不同林龄的华北落叶松枝 CO₂ 通量对氮添加的响应是否有差异;(3)华北落叶松枝 CO₂ 通量与枝氮含量的联系。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

本研究在河北省塞罕坝机械林场阴河分场开展。该地区位于寒温带,属大陆性季风气候,冬季漫长寒冷,夏季短促。年平均气温 $-1.5\text{ }^{\circ}\text{C}$,有效积温 $1\,663.5\text{ }^{\circ}\text{C}$,积雪期约为 220 d ,年平均降水 433 mm ,主要集中在6—8月^[22]。试验地位于前曼甸营林区($42^{\circ}21'\text{N}$ 、 $117^{\circ}32'\text{E}$),海拔约 $1\,820\text{ m}$ 。

1.2 试验设计

2021年5月选择地势平整、林相良好的华北落叶松人工林分设置样地。样地基本信息见表1。在25和32年生林分中各设置4个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 的样地,塞罕坝地区2011—2015年氮沉降约为 $15\text{ kg}/(\text{hm}^2\cdot\text{a})$ ^[25],据此本研究设置了5、10、15倍的氮添加强度,即75、150、 $225\text{ kg}/(\text{hm}^2\cdot\text{a})$,分别为低氮(N1)、中氮(N2)、高氮(N3)。氮源为尿素(含氮量约46%),2021年6—10月每月初将尿素溶于水后使用电动喷雾器喷施在样地中,对照(CK)处理为等量的水。

1.3 枝 CO_2 通量测定

在每块样地中间位置选择1棵有代表性的样木进行 CO_2 通量测定,共8棵样木。样木选择标准为:(1)位于样地中间区域;(2)树干通直,无偏冠,生长状况良好;(3)样木周围空间足够搭建人工平台,能够进行后期原位观测。每棵样木在南、北2个方向

上共选择3个枝条。样木及测定枝条的基本信息见表2。将外径 20 cm 的PVC管切割成 10 cm 长的圆环,沿直径切开后用扎带和玻璃胶固定在树枝上,作为测定环。使用LI-8100A(LI-COR)土壤碳通量测定系统自带的气室连接呼吸环原位测定枝条 CO_2 通量。测定时环上部连接气室,下部安装自制的底座,并用橡皮筋和铁钩将三者固定在一起,避免漏气。在2021年6—10月,每月测定1次,每次测定时间为08:00—16:00,每2 h一轮,共5轮。一轮内3个枝条均重复测定3次。采用LI-8100A仪器线性拟合值作为枝 CO_2 通量测定值^[26]。气室内温度探头自动记录空气温度数据。使用游标卡尺和卷尺测量呼吸环内枝条两端直径及长度,分别利用公式(1)和(2)近似计算枝条表面积和体积。

$$S=\pi(R+r)\sqrt{(R-r)^2+h^2}\tag{1}$$

$$V=\frac{1}{3}\pi h(r^2+R^2+rR)\tag{2}$$

式中: S 为枝条表面积(cm^2), V 为枝条体积(cm^3), R 和 r 分别为枝条两端半径(cm), h 为枝条长度(cm)。

1.4 枝氮含量的测定

每月枝 CO_2 通量测定结束后采集测定环附近枝条,带回实验室后在微波炉杀青 90 s ,再放入 $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱烘干至质量恒定,粉碎后过65目筛,加入浓硫酸、过氧化氢,在 $320\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下消解完全后,使用

表 1 样地基本信息

Tab. 1 Basic information of the sample plots

处理 Treatment	25年生 25-year-old			32年生 32-year-old		
	林分密度/ $(\text{株}\cdot\text{hm}^{-2})$ Stand density/(tree·ha ⁻¹)	平均胸径 Mean DBH/cm	平均树高 Mean tree height/m	林分密度/ $(\text{株}\cdot\text{hm}^{-2})$ Stand density/(tree·ha ⁻¹)	平均胸径 Mean DBH/cm	平均树高 Mean tree height/m
CK	3 175	10.8	10.9	1 500	12.4	14.3
N1	3 625	10.1	11.8	1 325	14.9	13.7
N2	3 225	10.0	11.5	1 425	15.1	13.1
N3	3 200	10.1	11.4	1 450	13.6	13.3

注:CK处理为添加等量的水作为对照处理;N1、N2、N3处理分别为低氮、中氮、高氮处理,分别对应的氮添加强度为75、150、 $225\text{ kg}/(\text{hm}^2\cdot\text{a})$ 。下同。Notes: The CK treatment was the addition of equal amounts of water as a control treatment; the N1, N2, and N3 treatments were low, medium, and high nitrogen treatments, corresponding to nitrogen addition of 75, 150 and $225\text{ kg}/(\text{ha}\cdot\text{year})$ respectively. The same below.

表 2 测定样树基本信息表

Tab. 2 Basic information of the sampling trees

处理 Treatment	25年生 25-year-old				32年生 32-year-old			
	胸径 DBH/cm	树高 Tree-height/m	枝条平均高 Mean height of branch/m	枝条直径 Diameter of branch/cm	胸径 DBH/cm	树高 Tree height/m	枝条平均高 Mean height of branch/m	枝条直径 Diameter of branch/cm
CK	13.5	12.2	7.5	1.42~2.69	16.7	14.4	7.9	1.38~2.83
N1	15.2	12.8	7.6	1.36~2.03	17.8	15.4	8.8	1.87~2.81
N2	13.9	11.8	7.5	1.22~1.88	18.8	14.5	8.4	2.48~3.23
N3	12.8	11.7	7.3	1.44~1.52	20.0	14.8	8.2	2.50~3.20

Smartchem450(AMS Alliance)全自动间断分析仪测定其氮含量。

1.5 数据处理与分析

因 LI-8100 气室是为测定土壤碳通量设计, 参考树干呼吸相关文献^[14], 按公式(3)对仪器测定值进行计算, 得到 CO₂ 通量值。

$$E = E_{\text{raw}} \times \frac{S_{\text{set}}}{S_b} \times \frac{V_{\text{pipe}} + V_{\text{cham}} + V_{\text{irga}} - V_b}{V_{\text{set}}} \quad (3)$$

式中: E 为枝 CO₂ 通量值($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), E_{raw} 为仪器原始测定 CO₂ 值($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), S_{set} 为仪器设定表面积(cm^2), S_b 为各个环内枝条表面积(cm^2), V_{pipe} 为所用 PVC 管容积(cm^3), V_{cham} 为气室内体积($4\,823.9\,\text{cm}^3$), V_{irga} 为仪器传感器体积($19\,\text{cm}^3$), V_b 为环内枝条体积(cm^3), V_{set} 为仪器设定体积(cm^3)。

按公式(4)将自然对数转换后的枝 CO₂ 通量(E)与空气温度进行线性拟合。为方便进行不同温度的枝 CO₂ 通量之间的比较, 将枝 CO₂ 通量标准化到 15 °C 处理^[9]。标准化的 CO₂ 通量值(E_{15})通过公式(4)计算得到。通过公式(5)计算温度敏感系数(Q_{10})。

$$\ln E = a + bT \quad (4)$$

$$Q_{10} = e^{10b} \quad (5)$$

式中: T 为空气温度(°C), a 、 b 代表拟合参数。

同一林龄不同氮添加处理之间以及同一氮添加处理不同林龄之间的枝氮含量差异分别使用单因素方差分析和配对 t 检验。由于枝 CO₂ 通量数据不服从正态分布, 因此采用非参数的 Kruskal-Wallis 法和 Wilcoxon 法检验其差异。显著性标准都为 $P < 0.05$ 。数据分析在 R 4.1.0(R Core Team)中进行, 图片使

用 R 和 Origin 2021 制作。

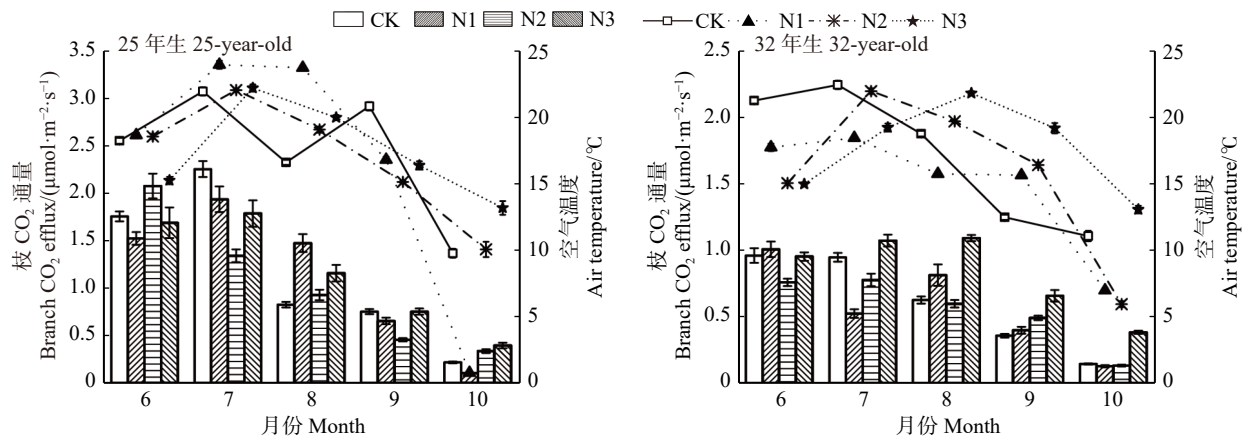
2 结果与分析

2.1 空气温度和华北落叶松枝 CO₂ 通量月变化

图 1 显示: 25 年生林分的空气温度最大值均出现在 7 月, 最小值出现在 10 月, 除 CK 外均为单峰型变化。32 年生林分中各处理空气温度变化趋势也为单峰型, 但峰值出现时间不同, CK、N1、N2 最大值出现在 7 月, N3 出现在 8 月。枝 CO₂ 通量月变化趋势与空气温度基本一致。25 年生林分的 N2 处理枝 CO₂ 通量在 6 月最大, 其余处理枝 CO₂ 通量最大值都出现 7 月。32 年生林分的 CK 和 N1 处理的枝 CO₂ 通量最大值出现在 6 月, N2 和 N3 处理的枝 CO₂ 通量最大值分别出现在 7 月和 8 月。25 年生林分在 6—8 月枝 CO₂ 通量最大的处理分别为 N2、CK、N1, 9—10 月均在 N3 处理下的枝 CO₂ 通量最大。32 年生林分在 6 月 N1 处理下枝 CO₂ 通量最大; 7—10 月, 均在 N3 处理下枝 CO₂ 通量最大。6—7 月, 25 年生林分各处理的枝 CO₂ 通量都高于 32 年生林分, 8—10 月 2 个林龄枝 CO₂ 通量基本相同。

2.2 不同氮添加处理下枝 CO₂ 通量与空气温度关系

从表 3 可以看出, 所有处理经过自然对数转换后的华北落叶松枝 CO₂ 通量与空气温度的线性拟合方程均达到显著水平($P < 0.01$)。对 25 年生华北落叶松的 CK 和 N1 处理, 空气温度分别可以解释 70.73% 和 82.37% 枝 CO₂ 通量的变化; 但在 25 年生华北落叶松的 N2、N3 处理中, 空气温度对枝 CO₂ 通量的解释程度降低(52.03%、37.62%)。空气温度对 32 年生的 CK 和 N2 处理下的枝 CO₂ 通量的解释程度分别为 70.30% 和 68.97%, 对 N1 和 N3 处理的枝 CO₂



柱形图表示的是枝 CO₂ 通量变化结果, 折线图表示的是空气温度变化结果。The bar chart shows the result of branch CO₂ efflux change, and the line chart shows the result of air temperature change.

图 1 枝 CO₂ 通量和空气温度月变化

Fig. 1 Monthly variation of branch CO₂ efflux and air temperature

表 3 枝 CO₂ 通量与空气温度回归方程
Tab. 3 Regression equation of branch CO₂ efflux and air temperature

林龄 Forest age	处理 Treatment	回归方程 Regression equation	<i>P</i>	<i>R</i> ²	样本量 Sample size	<i>Q</i> ₁₀
25年生 25-year-old	CK	$\ln E = 0.145T - 2.738$	< 0.01	0.707 3	66	4.26
	N1	$\ln E = 0.121T - 2.286$	< 0.01	0.823 7	75	3.35
	N2	$\ln E = 0.130T - 2.431$	< 0.01	0.520 3	75	3.68
	N3	$\ln E = 0.118T - 2.137$	< 0.01	0.376 2	75	3.26
32年生 32-year-old	CK	$\ln E = 0.129T - 2.956$	< 0.01	0.703 0	73	3.63
	N1	$\ln E = 0.154T - 3.143$	< 0.01	0.561 3	75	4.68
	N2	$\ln E = 0.110T - 2.512$	< 0.01	0.689 7	71	2.99
	N3	$\ln E = 0.090T - 1.896$	< 0.01	0.484 5	75	2.47

注: *E*为枝CO₂通量值, *T*为空气温度, *Q*₁₀为温度敏感系数。Notes: *E* is branch CO₂ efflux, *T* is air temperature, and *Q*₁₀ is the temperature sensitivity coefficient.

通量的解释程度略有降低,为 56.13% 和 48.45%。

氮添加处理也改变了枝 CO₂ 通量温度敏感系数(表 3)。随着氮添加强度增加,25 年生华北落叶松枝 CO₂ 通量 *Q*₁₀ 呈下降的趋势,N1、N2、N3 分别是 CK 的 78.63%、86.38%、76.53%。32 年生华北落叶松的 N1 处理枝 CO₂ 通量的 *Q*₁₀ 最高,比 CK 还要高出 28.92%; N2、N3 处理枝 CO₂ 通量的 *Q*₁₀ 比 CK 分别下降了 17.63% 和 31.96%。

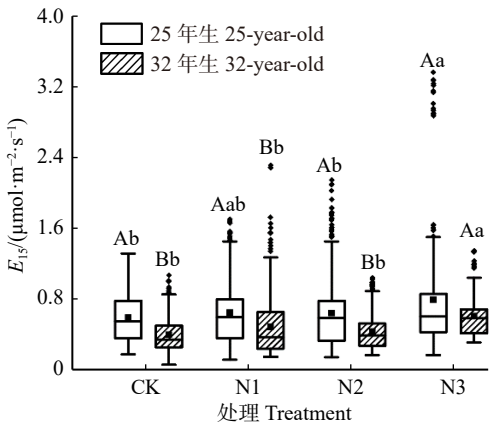
2.3 不同氮添加处理对枝温度标准化 CO₂ 通量的影响

从图 2 可以看出,氮添加处理下 25 年生和 32 年生华北落叶松枝 *E*₁₅ 均呈现升高的趋势。25 年生华北落叶松的 N1、N2 处理下的 *E*₁₅ 与 CK 没有显著差异(*P* > 0.05),N3 处理下的 *E*₁₅ 比 CK 显著增大

了 20.22%(*P* < 0.05)。32 年生华北落叶松的 N1、N2 处理的枝 *E*₁₅ 与 CK 没有显著差异(*P* > 0.05),N3 处理枝 *E*₁₅ 比 CK 显著升高了 68.93%(*P* < 0.05)。CK 和 N1、N2 处理下 25 年生华北落叶松的 *E*₁₅ 显著高于 32 年生(*P* < 0.05),在 N3 处理下的 2 个林龄的 *E*₁₅ 无显著差异(*P* > 0.05)。

2.4 不同氮添加处理下枝氮含量变化

图 3 显示:与 CK 相比,3 个强度的氮添加处理都使 25 年生华北落叶松枝氮含量增加,但只有 N1、N3 处理与 CK 差异显著(*P* < 0.05)。氮添加处理下 32 年生的枝氮含量与 CK 相比均无显著变化(*P* > 0.05)。CK 处理下,32 年生的枝氮含量要显著高于 25 年生华北落叶松(*P* < 0.05),而在 3 个强度的氮添加处理下 25 年生和 32 年生的枝氮含量都没有显著差异(*P* > 0.05)。



*E*₁₅ 为枝温度标准化(15 ℃)CO₂ 通量。不同大写字母表示相同氮添加处理不同林龄间差异显著(*P* < 0.05),不同小写字母代表相同林龄不同氮添加处理之间差异显著(*P* < 0.05)。下同。*E*₁₅ means branch CO₂ efflux at standard temperature (15 ℃). Different capital letters indicate significant differences between different stand ages under the same nitrogen addition treatment (*P* < 0.05), and different lowercase letters indicate significant differences between different nitrogen addition treatments in the same stand age (*P* < 0.05). The same below.

图 2 不同氮添加处理下温度标准化枝 CO₂ 通量的变化

Fig. 2 Changes in temperature-standardized branch CO₂ efflux under different nitrogen addition treatments

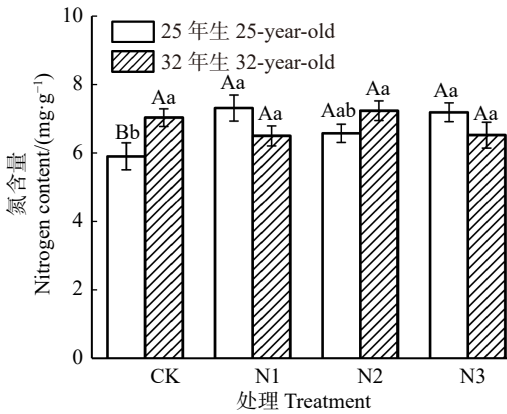
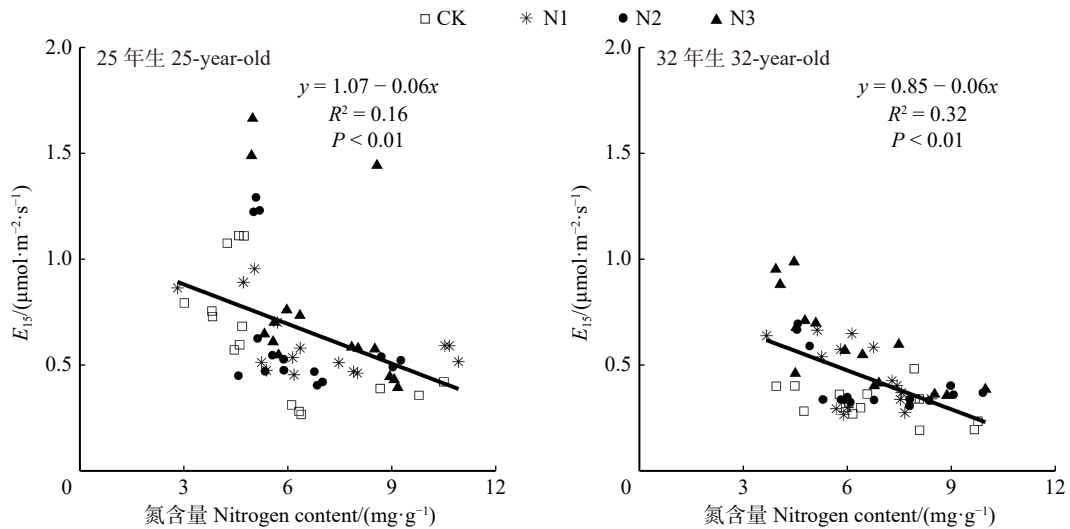


图 3 不同氮添加处理下枝氮含量的变化

Fig. 3 Changes in branch nitrogen content under different nitrogen addition treatments

2.5 枝氮含量与温度标准化枝 CO₂ 通量关系

从图 4 中可以看出,2 个林龄的华北落叶松枝的 *E*₁₅ 与氮含量都具有显著的线性关系(*P* < 0.01)。*E*₁₅ 与枝氮含量拟合方程斜率均为负值,说明随着枝氮含量增加 *E*₁₅ 逐渐减小。2 个林龄的 *E*₁₅ 与枝氮含量拟合方程的斜率相等。枝氮含量对 32 年生的华北

图 4 枝 CO₂ 通量与枝氮含量的关系Fig. 4 Relationship between branch CO₂ efflux and branch nitrogen content

落叶松枝 E_{15} 解释程度(32%)要高于对 25 年生枝 E_{15} (16%)的解释程度。

3 讨 论

3.1 华北落叶松枝 CO₂ 通量月变化分析

在本研究观测期内 2 个林龄的华北落叶松枝 CO₂ 通量表现出明显的月变化(图 1)。气温和枝 CO₂ 通量峰值出现在 6—8 月, 最小值出现在 10 月, 这与对华北落叶松树干 CO₂ 通量的研究结果类似^[20,27]。本研究中, 华北落叶松枝 CO₂ 通量都与空气温度有显著的指数关系(表 3), 因此温度是影响华北落叶松枝 CO₂ 通量月变化的主要因素。Maier 等^[16]也发现枝条形成层的温度可以解释 77% 的枝条 CO₂ 通量变化。温度升高会影响酶活性, 提高呼吸速率^[28]。以往研究发现, 树体 CO₂ 通量对木质部温度的响应有一定的滞后性^[29]。而树体 CO₂ 通量对空气温度响应的滞后程度可能更大, 因为木质部温度变化要落后于空气温度^[30], 这可能是本研究中部分枝 CO₂ 通量与气温拟合方程决定系数 R^2 较低的原因。此外, 枝 CO₂ 通量月变化还和树体本身的生长规律和代谢活动强度有关^[31]。本研究中 9 月气温和 6 月气温接近, 但 9 月枝 CO₂ 通量明显低于 6 月(图 1), 这可能是由于塞罕坝地区华北落叶松在 9 月逐渐进入休眠期^[20], 生长代谢活动减弱, 因此在温度相近的情况下枝 CO₂ 通量减小。本研究结果表明: 随着林龄增加, CO₂ 通量下降(图 2), 这与对柳叶桉(*Eucalyptus saligna*)的研究结果相同^[32]。54 年生的阿勒颇松(*P. halepensis*)每日枝 CO₂ 通量最大值只有 0.2 ~ 0.6 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ^[33], 低于本研究结果中 25 和 32 年生华北落叶松的枝 CO₂ 通量, 也支持了这一结论。CO₂ 通量随林龄变化的具体原因仍未有定论。一般

认为林龄更小的林木代谢活动往往更旺盛, 因此呼吸速率更大, 释放出的 CO₂ 也更多^[20]。另外, 林龄小的林木边材厚度较小, 树体内部 CO₂ 向外扩散时受到的阻力更小^[34], 因而枝 CO₂ 通量与林龄为负相关关系。

3.2 氮添加处理对枝氮含量和枝 CO₂ 通量的影响

结果表明, N1 和 N3 处理都显著增加了 25 年生华北落叶松枝的氮含量(图 3)。这与油松(*P. tabulaeformis*)新生枝^[35]和兴安落叶松树枝^[10]在氮添加处理下的表现相同, 说明一定浓度范围内的氮添加处理会增加华北落叶松枝氮含量。林木中的氮会优先分配给代谢活动更活跃的叶片, 而树干和枝具有储存库的功能^[10]。32 年生枝的氮含量在 N1 处理下显著降低, 而在 N2、N3 处理下与 CK 没有显著差异, 对苦竹(*Pleuroblastus amarus*)叶片的研究也得到了类似的结果^[36], 可能是较低的氮添加处理促进了枝、叶的生长, 因此枝氮含量相对降低。

氮添加处理下 25 和 32 年生华北落叶松枝 CO₂ 通量均升高, 但只在 N3 处理下与 CK 差异显著(图 2), 对兴安落叶松树干^[14]和水曲柳幼苗冠层^[15]的研究也得到了相同的结果。这可能与叶片光合对氮添加的响应以及同化产物的分配有关。有研究认为, 氮添加处理会提高叶片光合速率^[12], 因此会合成更多的同化物。随着氮添加处理强度的增加, 叶片同化物也会更多地向枝中分配^[37]。因此, 枝本身的呼吸速率提高, 枝 CO₂ 通量也升高。氮添加处理下 25 年生的枝 Q_{10} 均减小, 而 32 年生的华北落叶松在 N1 处理下的枝 Q_{10} 增大, 在 N2 和 N3 处理下 Q_{10} 减小(表 1)。说明 25 和 32 年生华北落叶松枝 CO₂ 通量对氮添加的响应机理不完全相同, 具体原因仍有待进一步研究。

氮含量对 25 和 32 年生华北落叶松枝 CO_2 通量解释程度分别为 16% 和 32%，低于氮含量对兴安落叶松 (38.3%)^[14] 和冷杉 (*Abies fabri*) 树干 CO_2 通量 (30.3% ~ 38.9%)^[28] 的解释程度。一般认为，植物氮含量可以影响呼吸速率，进而改变 CO_2 通量。但枝自身呼吸产生的 CO_2 只占枝 CO_2 通量的一部分，枝 CO_2 通量还包括随液流从树体下部转运而来的部分^[6]。而且树干和枝条光合作用会减小 CO_2 通量，尤其是额外的氮素会促进木质组织对 CO_2 的再固定利用^[38]。因此氮含量对枝 CO_2 通量的解释程度有限。华北落叶松枝氮含量与枝 CO_2 通量有显著的负向线性关系 (图 4)，这与 Sendall 等^[39] 研究结果相同。但一些研究发现，氮含量与树干 CO_2 通量为正相关关系^[14,28]。这可能是由于华北落叶松不同器官氮含量的月变化规律有差异^[40]，并且在氮添加处理下林木不同器官氮含量变化的程度不同^[10]。因此，氮含量与枝和树干 CO_2 通量的相关性不一致。

4 结 论

(1) 氮添加下的枝 CO_2 通量基本都为单峰型月变化。25 年生华北落叶松的 N2 处理和 32 年生华北落叶松的 CK、N1 处理的枝 CO_2 通量最大值均出现在 6 月，25 年生华北落叶松的 CK、N1、N3 处理和 32 年生华北落叶松的 N2 处理的枝 CO_2 通量最大值都出现在 7 月。32 年生华北落叶松的 N3 处理的枝 CO_2 通量最大值出现在 8 月。空气温度分别可以解释 25 和 32 年生华北落叶松的 37% ~ 82% 和 40% ~ 70% 的变化。

(2) 在 3 个氮添加处理下，25 年生华北落叶松的枝 Q_{10} 均减小。32 年生的华北落叶松在 N1 处理下的枝 Q_{10} 增大，在 N2 和 N3 处理下 Q_{10} 减小。

(3) CK、N1、N2 处理的 25 年生华北落叶松的 E_{15} 显著高于 32 年生对应处理的 E_{15} ，而在 N3 处理下 2 个林龄 E_{15} 无显著差异。在 N3 处理下 25 和 32 年生华北落叶松的 E_{15} 分别比 CK 增大了 20.22% 和 68.93%。

(4) 华北落叶松树枝氮含量与枝 CO_2 通量有显著的负向线性关系，氮含量可以分别解释其 16% (25 年生) 和 32% (32 年生) 的变化。

参 考 文 献

- [1] Fang J Y, Yu G Y, Liu L L, et al. Climate change, human impacts, and carbon sequestration in China[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(16): 4015–4020.
- [2] 朴世龙, 岳超, 丁金枝, 等. 试论陆地生态系统碳汇在“碳中和”目标中的作用[J]. *中国科学: 地球科学*, 2022, 52(7): 1419–1426.
- [3] Piao S L, Yue C, Ding J Z, et al. Perspectives on the role of terrestrial ecosystems in the ‘carbon neutrality’ strategy[J]. *Science China Earth Sciences*, 2022, 52(7): 1419–1426.
- [4] Martínez-García E, Dadi T, Rubio E, et al. Aboveground autotrophic respiration in a Spanish black pine forest: comparison of scaling methods to improve component partitioning[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 580: 1505–1517.
- [5] Kim M H, Nakane K, Lee J T, et al. Stem/branch maintenance respiration of Japanese red pine stand[J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243(2): 283–290.
- [6] Campioli M, Malhi Y, Vicca S, et al. Evaluating the convergence between eddy-covariance and biometric methods for assessing carbon budgets of forests[J]. *Nature Communications*, 2016, 7(1): 13717.
- [7] Bloemen J, McGuire M A, Aubrey D P, et al. Transport of root-respired CO_2 via the transpiration stream affects aboveground carbon assimilation and CO_2 efflux in trees[J]. *New Phytologist*, 2013, 197(2): 555–565.
- [8] 张茜茜, 杨庆朋, 刘亮, 等. 环剥对毛白杨树干表面 CO_2 通量及其温度敏感性的影响[J]. *林业科学*, 2019, 55(5): 1–10.
- [9] Zhang X X, Yang Q P, Liu L, et al. Effects of girdling on stem CO_2 efflux and its temperature sensitivity of *Populus tomentosa*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019, 55(5): 1–10.
- [10] 贺同鑫, 赵国华, 刘兰兰, 等. 遮光对杉木幼苗树干表面 CO_2 通量的影响[J]. *生态学报*, 2019, 39(6): 2131–2138.
- [11] He T X, Zhao G H, Liu L L, et al. Effects of shading on stem surface CO_2 effluxes of Chinese fir seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(6): 2131–2138.
- [12] 赵广, 刘刚才, 朱万泽. 贡嘎山峨眉冷杉树干呼吸空间特征及其对温度的响应[J]. *生态学报*, 2018, 38(8): 2732–2742.
- [13] Zhao G, Liu G C, Zhu W Z. Spatial variations in the stem CO_2 efflux rate of *Abies fabri* and the response to temperature in the Gongga Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(8): 2732–2742.
- [14] 赵琼, 刘兴宇, 胡亚林, 等. 氮添加对兴安落叶松养分分配和再吸收效率的影响[J]. *林业科学*, 2010, 46(5): 14–19.
- [15] Zhao Q, Liu X Y, Hu Y L, et al. Effects of nitrogen addition on nutrient allocation and nutrient resorption efficiency in *Larix gmelinii*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, 46(5): 14–19.
- [16] 唐月坤, 王嗣奇, 张彦东. 氮磷施肥对落叶松叶片非结构性碳浓度的影响[J]. *森林工程*, 2018, 34(4): 1–6.
- [17] Tang Y K, Wang S Q, Zhang Y D. Effect of nitrogen and phosphorus fertilizers on foliar non-structural carbohydrates concentration in *Larix olgensis*[J]. *Forest Engineering*, 2018, 34(4): 1–6.
- [18] 魏丽娜, 周冠军, 孙海龙, 等. 氮磷施肥对水曲柳叶片光合特征及体内非结构性碳的影响[J]. *森林工程*, 2021, 37(5): 20–27.
- [19] Wei L N, Zhou G J, Sun H L, et al. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the net photosynthetic rate and non-structural carbohydrate of *Fraxinus mandshurica*[J]. *Forest Engineering*, 2021, 37(5): 20–27.
- [20] 邹安龙, 李修平, 倪晓凤, 等. 模拟氮沉降对北京东灵山辽东栎林树木生长的影响[J]. *植物生态学报*, 2019, 43(9): 783–792.
- [21] Zou A L, Li X P, Ni X F, et al. Responses of tree growth to nitrogen addition in *Quercus wutaishanica* forests in Mount Dongling, Beijing, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(9): 783–792.
- [22] 孙涛, 刘瑞鹏, 李兴欢, 等. 模拟氮沉降对东北地区兴安落叶松

- 树干呼吸的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(11): 3684–3691.
- Sun T, Liu R P, Li X H, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on stem respiration of *Larix gmelinii* Rupr. in northeastern China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(11): 3684–3691.
- [15] Gong C J, Wang A Z, Yuan F H, et al. Effects of soil nitrogen addition on crown CO₂ exchange of *Fraxinus mandshurica* Rupr. saplings[J]. *Forests*, 2021, 12(9): 1170.
- [16] Maier C A, Zarnoch 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(1): 11–20.
- [17] Reich P B, Tjoelker M G, Pregitzer K S, et al. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(8): 793–801.
- [18] 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(5): 576–580.
- [19] 贾彦龙, 李倩茹, 许中旗, 等. 基于 CO₂FIX 模型的华北落叶松人工林碳循环过程[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(4): 405–415.
- Jia Y L, Li Q R, Xu Z Q, et al. Carbon cycle of larch plantation based on CO₂FIX model[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(4): 405–415.
- [20] Zhao K J, Dong B Q, Jia Z K, et al. Effect of climatic factors on the temporal variation of stem respiration in *Larix principis-rupprechtii* Mayr[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 248: 441–448.
- [21] Zhao K J, Zheng M X, Fahey T J, et al. Vertical gradients and seasonal variations in the stem CO₂ efflux of *Larix principis-rupprechtii* Mayr[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 262: 71–80.
- [22] Zhao K J, Fahey T J, Wang X Z, et al. Effect of thinning intensity on the stem CO₂ efflux of *Larix principis-rupprechtii* Mayr[J]. *Forest Ecosystems*, 2021, 8: 63.
- [23] 盛浩, 周萍. 树干/枝呼吸作用对环境变化的响应[J]. *生态学杂志*, 2011, 30(8): 1822–1829.
- Sheng H, Zhou P. Responses of stem/branch respiration to environmental change: a review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(8): 1822–1829.
- [24] Wang Z, Zhang X, Liu L, et al. Spatial and seasonal patterns of atmospheric nitrogen deposition in North China[J]. *Atmospheric and Oceanic Science Letters*, 2020, 13(3): 188–194.
- [25] Yu G R, Jia Y L, He N P, et al. Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade[J]. *Nature Geoscience*, 2019, 12(6): 424–429.
- [26] Guidolotti G, de Dato G, Liberati D, et al. Canopy chamber: a useful tool to monitor the CO₂ exchange dynamics of shrubland[J]. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 2017, 10(3): 597.
- [27] Yang Y, Zhao M, Xu X T, et al. Diurnal and seasonal change in stem respiration of *Larix principis-rupprechtii* trees, northern China[J]. *PLoS ONE*, 2014, 9(2): e89294.
- [28] Zhao G, Liu G C, Zhu W Z, et al. Stem CO₂ efflux of *Abies fabri* in subalpine forests in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2017, 10(6): 1001–1011.
- [29] 韩风森, 胡聃, 王晓琳, 等. 北京 2 种阔叶树不同高度枝干的呼吸速率及其对温度的敏感性[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 197–205.
- Han F S, Hu D, Wang X L, et al. Respiration rates of stems at different heights and their sensitivity to temperature in two broad-leaved trees in Beijing[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(2): 197–205.
- [30] 韩风森, 王晓琳, 胡聃. 北京典型树种木质组织碳释放速率温度敏感性的时间变化规律和铅锤分异特征[J]. *生态学报*, 2018, 38(2): 595–605.
- Han F S, Wang X L, Hu D. Temporal dynamics and vertical variations in the temperature sensitivity of woody-tissue CO₂ efflux for typical tree species in Beijing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(2): 595–605.
- [31] Darenova E, Horáček P, Krejza J, et al. Seasonally varying relationship between stem respiration, increment and carbon allocation of Norway spruce trees[J]. *Tree Physiology*, 2020, 40(7): 943–955.
- [32] Ryan M G, Cavaleri M A, Almeida A C, et al. Wood CO₂ efflux and foliar respiration for *Eucalyptus* in Hawaii and Brazil[J]. *Tree Physiology*, 2009, 29(10): 1213–1222.
- [33] Lintunen A, Preisler Y, Oz I, et al. Bark transpiration rates can reach needle transpiration rates under dry conditions in a semi-arid forest[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 790684.
- [34] Westerband A C, Wright I J, Eller A S D, et al. Nitrogen concentration and physical properties are key drivers of woody tissue respiration[J]. *Annals of Botany*, 2022, 129(6): 633–646.
- [35] 岳国强, 侯瑞丽, 闫鑫泽, 等. 土壤氮浓度对油松天然林新生枝叶碳氮磷含量的影响[J]. *森林与环境学报*, 2022, 42(1): 38–45.
- Yue G Q, Hou R L, Yan X Z, et al. Effect of soil nitrogen concentration on the contents of carbon, nitrogen and phosphorus of new branches and leaves of *Pinus tabulaeformis* natural forest stand[J]. *Journal of Forest and Environment*, 2022, 42(1): 38–45.
- [36] Li Z, Qiu X, Sun Y, et al. C: N: P stoichiometry responses to 10 years of nitrogen addition differ across soil components and plant organs in a subtropical *Pleuroblastus amarus* forest[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 796: 148925.
- [37] 洪琮浩, 洪震, 雷小华, 等. 氮添加对长序榆 C、N、P 养分含量及非结构性碳水化合物含量的影响[J]. *林业科学*, 2020, 56(6): 186–192.
- Hong C H, Hong Z, Lei X H, et al. Effects of nitrogen addition on contents of C, N and P nutrient and non-structural carbohydrate in *Ulmus elongata*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2020, 56(6): 186–192.
- [38] Berveiller D, Fresneau C, Damesin C. Effect of soil nitrogen supply on carbon assimilation by tree stems[J]. *Annals of Forest Science*, 2010, 67(6): 609.
- [39] Sendall K M, Reich P B. Variation in leaf and twig CO₂ flux as a function of plant size: a comparison of seedlings, saplings and trees[J]. *Tree Physiology*, 2013, 33(7): 713–729.
- [40] 赵亚芳, 徐福利, 王渭玲, 等. 华北落叶松根茎叶碳氮磷含量及其化学计量学特征的季节变化[J]. *植物学报*, 2014, 49(5): 560–568.
- Zhao Y F, Xu F L, Wang W L, et al. Seasonal variation in contents of C, N and P and stoichiometry characteristics in fine roots, stems and needles of *Larix principis-rupprechtii*[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2014, 49(5): 560–568.

(责任编辑 范娟 赵田芸
责任编辑 马履一)