

## 新生毛竹茎秆呼吸 CO<sub>2</sub> 的分配

叶崇宇 方东明 梅婷婷 周国模

**摘要:**【目的】树干呼吸 ( $R_s$ ) 在生态系统碳循环中起着至关重要的作用。然而在实际野外实验中所测得的树干表面气体交换通量 ( $E_s$ ) 通常并不等同于原位呼吸, 而只是其中的一部分。有研究提出质量平衡框架 (MBF) 试图探索  $R_s$  的多种分配途径, 包括溶解了 CO<sub>2</sub> 的树干液流运输和内部储存, 以及  $E_s$ 。本研究提出树干光合可作为 MBF 的额外分配途径。【方法】相应地, 设计了一种双室装置, 并将其应用于毛竹 (*Phyllostachys edulis*) 新生竹展叶前后的相应研究。并同步监测了相对空气湿度、气温、林下光照及茎秆液流。【结果】本文研究发现新竹展叶前 ( $7.41 \pm 2.66 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 的  $R_s$  是展叶后 ( $3.47 \pm 2.43 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 的两倍。 $E_s$  约占  $R_s$  的 80%, 而在展叶前后, 液流可能带走约 2% 的  $R_s$ 。新竹茎秆光合分别占  $R_s$  的 ~9% 和 13%。在展叶前, 新竹茎秆光合的固碳约占地上生物量的 2%。在展叶前毛竹新竹有更强的茎秆光合作用, 有更少的茎秆液流量低, 而在展叶后却恰恰相反。【结论】本研究将为竹林内部碳循环模型构建提供理论基础。

**关键词:** 毛竹; 茎秆呼吸; 液流密度; 碳流; 表皮光合

树干呼吸 ( $R_s$ ) 是一种复杂的生理过程, 涉及酶催化反应, 认为其主要受温度影响 (Amthor, 2000; Atkin et al, 2005)。我们从 66 篇发表的论文中综合并分析了 191 个木本植物物种测量的树干表面 CO<sub>2</sub> 释放数据 ( $E_s$ ), 结果确认了温度对  $E_s$  的显著正效应 ( $P < 0.01$ ; 图 S1)。然而, 我们发现温度仅能解释 20-42% 的  $R_s$ , 这与其他研究中温度对树干呼吸方差的解释能力不同 (17-75%) (Zhu et al, 2012)。此外, 一些研究观察到了呼吸和温度之间的解耦现象, 包括呼吸和温度之间的时间滞后 (Saveyn et al, 2008), 以及树干的“正午抑制” (Saveyn et al, 2008)。其中一个解释这种解耦现象的假说是, 测量的  $E_s$  并非原位, 而是表面逸出的  $R_s$  (Ceschia et al, 2002; McGuire and Teskey, 2002; McGuire and Teskey, 2004), 即  $E_s$  只是  $R_s$  的一部分。 $R_s$  和  $E_s$  之间的差距可能表明传统方法忽略了某些被忽略的流出 ( $E_{\text{miss}}$ )。因此, McGuire 和 Teskey (2004) 在前人思想和观察的基础上提出了  $R_s$  的质量平衡框架 (mass balance framework, MBF) (McGuire and Teskey, 2002)。

根据 MBF, 在毛竹茎秆的给定位置,  $R_s$  产生的 CO<sub>2</sub> 被分配到 3 个途径: 1) 从茎秆表面释放 CO<sub>2</sub>, 即  $E_s$ , 2) 在液流中运输的 CO<sub>2</sub> ( $E_T$ ), 3) 内部储存的 CO<sub>2</sub> ( $E_I$ )。因此,  $E_{\text{miss}}$  包括  $E_T$  和  $E_I$ 。与茎秆外测量的  $E_s$  相比, 其他两个部分的检测和量化更具挑战性。基于 MBF, 木质组织中呼吸细胞释放的 CO<sub>2</sub> 可以溶解在木质部汁液中, 并由液流向上输送, 而不是直接扩散到大气中 (McGuire 和 Teskey, 2004; Teskey et al, 2007; Aubrey 和 Teskey, 2009)。同位素示踪法 (<sup>14</sup>C 或 <sup>13</sup>C) 证明了某些树木上存在  $E_T$  (Bloemen et al, 2013; Salomón et al, 2019; Salomón et al, 2020)。此外, 高达 17% 的向上输送的  $E_T$  可以通过叶片光合作用重新固定 (Bloemen et al, 2013)。相比之下,  $E_I$  受液流中 CO<sub>2</sub> 饱和度的限制, 这种平衡反应与 PH 有关, 更难原位测量 (Teskey et al, 2007)。

此外, 在一些树干具有大量绿叶体的物种中, 提出了第四个分配途径, 即茎秆光合作用重新利用 CO<sub>2</sub> ( $E_p$ ) (Pfanzen et al, 2002; Wittmann et al, 2006; Berveiller et al, 2007; Teskey et al, 2007; Cernusak 和 Cheesman, 2015; Wittmann 和 Pfanzen, 2018)。通过对 6 个针叶树和 2 个阔叶树种的叶绿素荧光测量 (Berveiller et al, 2007) 以及对几个 C3 和 CAM 树种的同位素示踪方法 (Kocurek et al, 2015) 确认了  $E_p$  存在。此外, 在北方松树 (*Pinus sylvestris* L.) 上, 通过比较由温度和  $E_s$  导出的理论  $R_s$ , 连续估计了  $E_p$  (Tarvainen et al, 2018)。但是, 这种计算  $E_p$  的方法在忽略  $E_T$  和  $E_I$  的情况下, 仍然可能高估  $E_p$ 。为了解决这个问题, 在本研究中, 我们设计了一种实验装置, 包括一对同时监测室 (一个透明, 一个遮光; 图 1)。通过在同一毛竹上应用一对气室并比较二者之间  $R_s$  和  $E_s$  的差异, 我们可以推导出  $E_p$  (详见方法部分 2.3)。通过这种方法, 我们可以避免在原位测量

$E_T$  和  $E_I$ , 因为目前的技术受限, 很难准确测量。

为了验证设计的方法, 我们选择毛竹(*Phyllostachys edulis* (Carriere) J. Houzeau)作为实验对象。与树干不同, 竹子的茎秆有光滑的圆形表面, 每个节间都有一个中空的腔。这些特性使得监测流出通路变得更加容易和可行。首先, 测量  $E_s$  的气室 (Zhu et al, 2012; Darenova et al, 2018; Katayama et al, 2019; Helm et al, 2021) 可以很容易地安装在光滑的茎秆表面, 并具有更好的密封性。其次, 由于竹腔占茎秆节间的大部分体积, 毛竹茎秆壁很薄(胸高直径为 10 cm 的节间壁厚约为 1 cm), 可能为  $E_I$  提供了有限的空间, 这将会减少估算其他分配(如  $E_T$  和  $E_p$ )的干扰。最后, 在茎秆中观测到的大量叶绿素(Wang et al, 2013)暗示了  $E_p$  的存在, 从而可能对 MBF 的四种途径进行了考察, 这表明毛竹可能是探索 MBF 的理想模式植物。

## 方法

### 研究区概况

本研究实验区位于浙江省杭州市临安区浙江农林大学平山实验林场的毛竹林内, 该实验林场位于中国东南部, 属于典型的亚热带季风气候区。该地区四季分明, 平均气温为  $17.6 \pm 0.4^\circ\text{C}$ , 年均降雨量为  $1579.7 \pm 263.5$  毫米(2008 年到 2017 年的平均值; 数据来自中国气象数据网 <http://data.cma.cn>)。土壤类型为典型亚热带气候区发育的黄壤。

实验毛竹林为花年毛竹林, 即毛竹林的新竹生长无大小年现象, 每年均有新竹萌发。毛竹林部分老竹有过钩梢处理, 2015 年之后生长的毛竹无钩梢处理。监测时间从观察到毛竹胸高处笋壳脱落开始至完成叶子生长, 即 4 - 8 月。在 5 月 31 日观察到样地大部分新竹开始展叶(Mei et al., 2020)。所选 5 棵实验样竹为 2018 年春季新生毛竹, 无明显病虫害。样竹外形饱满粗壮, 笋尖色泽嫩绿、清晨有吐水现象, 笋箨交接处箨毛鲜艳, 无明显退笋迹象。每株样竹连续监测 3 - 5 个晴天。

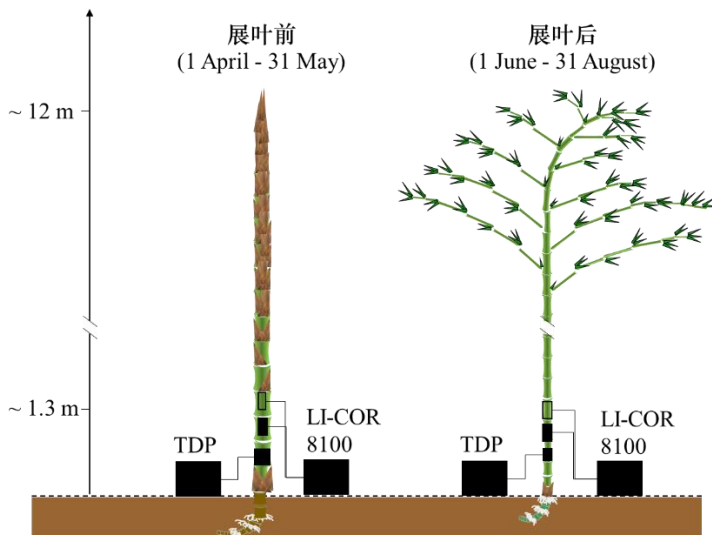


图 1 毛竹物候期和实验设计。本研究使用基于 Granier 型 (TDP) 的自制热耗散探针监测了毛竹茎秆液流。此外, 通过使用透明与遮光气室, 利用 LI-COR 8100 (美国 Li-cor 公司) 测量了野外二氧化碳排放量。

Figure 1 Bamboo phenology and experimental design. This study monitored sap flow with a self-built thermal dissipation probe based on the classical Granier type (TDP). In addition, CO<sub>2</sub> efflux in the field was measured with LI-COR 8100 (Li-cor Inc., USA) using transparent and light-proof chambers.

### CO<sub>2</sub> 释放通量测量

毛竹茎秆  $E_s$  ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )采用如下设计的密封气室进行测量(Zhu et al, 2012)。其中包含一个用 5\*10 厘米透明 PVC 板覆盖的气室, 并被 8 毫米厚的硅树脂泡沫包围, 以密封气室与茎秆表面之间的间隙。在气室的左右两侧分别放置了两根带孔的塑料管。每个管的两端连接到一个 T 型接头, 该接头从气室中沉降出

来, 允许气流进出。在实际应用中, 将筒体固定在茎秆表面, 并用两条皮带紧紧固定在茎秆上(图 2)。

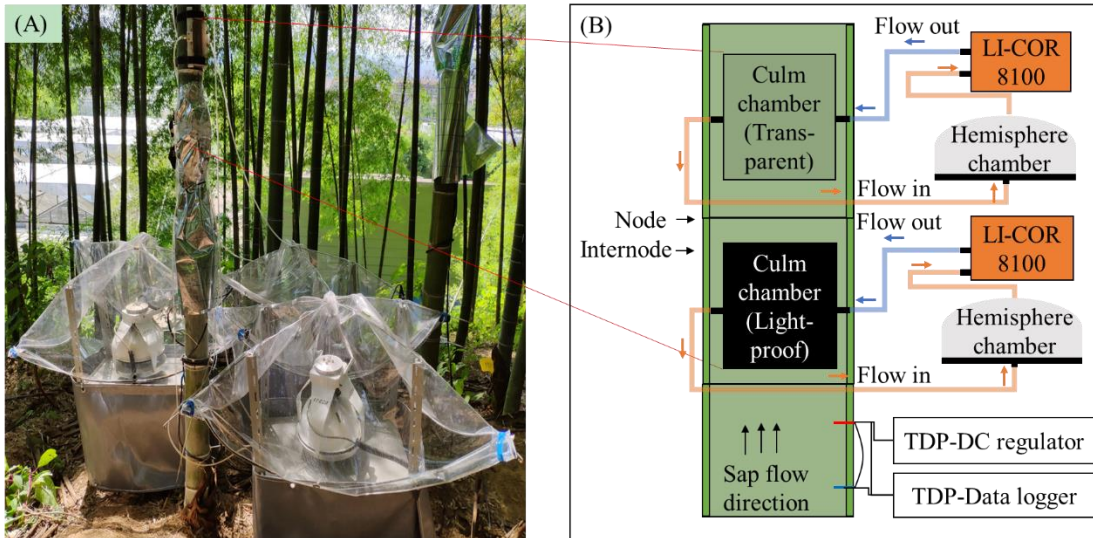


图 2 (A) 野外安装和 (B) CO<sub>2</sub> 放监测设备的示意图。茎秆上的黑色和灰色区域是遮光和透明的气室(双室法)。每个气室连接到一个 LI-Cor 8100 和一个密封的半球形室。一对 TDP 探针放置在遮光气室下方的一节节间。白天液流方向几乎向上。Figure 2 (A) Field installation and (B) schematic presentation of the equipment for monitoring CO<sub>2</sub> efflux ( $E_s$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) in the field. The black and grey areas on the culm refer to light-proof and transparent culm chambers (double-chamber method). Each culm chamber was connected to an LI-Cor 8100 and a sealed hemisphere chamber. A pair of TDP was placed on an internode below the light-proof culm chamber. The sap flow direction was almost upward in the daytime.

气室连接到一个改进的 CO<sub>2</sub> 监测仪(LI8100, Li-cor 股份有限公司, 美国), 以连续测量 CO<sub>2</sub> 通量。LI8100 包含一个红外 CO<sub>2</sub> 分析仪和一个半球形腔室。在这项研究中, 半球室用一根管子连接到气室。气体从气室流入半球室, 最终混合, 并通过 LI-8100 的内置泵吸入红外 CO<sub>2</sub> 分析仪。在分析仪中进行测量后, 将气体泵送回气室(图 2)。当测量运行时, 半球室关闭, 测量的气体路径成为闭环路径。在测量过程中, 将整个系统暂时关闭 5 分钟, 并使用 Li-cor 8100 的泵使腔室中的空气循环。CO<sub>2</sub> 分析仪测量其中的 CO<sub>2</sub> 浓度(ppm)及其温度(°C)。对于每次测量, CO<sub>2</sub> 浓度从环境值开始逐渐以一分钟为间隔升高到最大积累浓度, 每次上涨前有 30 秒的限制时间。这段时间内的数据将被排除。使用线性模型可以计算得出 CO<sub>2</sub> 流量( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 并由分析仪记录。每次测量后, 半球室上升, 两个室中的空气与大气再交换 5 分钟。

测量于 2018 年和 2019 年 4 月初至 8 月底进行。对于所有研究的毛竹茎秆, 在相邻的节间上分别安装一个透明和遮光气室(双室法)(图 2)。将两台 LI8100 装备到两个气室, 在一株毛竹上同时测量三到五个晴天的  $E_s$ , 然后转移到另一株上。由于新生竹茎秆生长迅速, 每个物候期的天数有限, 2018 年和 2019 年每年都测量四个植株。

### 茎秆光合速率

原位呼吸 CO<sub>2</sub> ( $R_s$ ) 通过四种途径释放(eq.1), 分别是茎秆表面释放( $E_s$ )、内部储存( $E_l$ )、液流溶解( $E_T$ )和茎秆光合作用( $E_p$ )。

$$R_s = E_s + E_l + E_T + E_p \quad (\text{eq.1})$$

呼吸是一种酶驱动的代谢, 受温度的强烈影响。因此, 理论  $R_s$  ( $R_{s\_theory}$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 可以用以下模型推导:

$$R_{s\_theory} = a \times e^{bT} \quad (\text{eq.2})$$

式中  $T$  为茎秆温度(°C);  $a$  和  $b$  是由夜间  $E_s$  和  $T$  得出的参数, 由于夜间液流和光子通量密度(PPFD)有限, 假设  $E_l$  和  $E_T$  为零。在夜间的平衡条件下,  $E_l$  也应该为零。因此,  $R_{s\_theory} = E_s$ , 参数  $a$  和  $b$  可以从夜间

观测(即  $E_s$  和  $T$ )中得到。

由于呼吸  $\text{CO}_2$  的多重分配途径,  $E_s$  总是不等于原位呼吸。 $R_{s\_theory}$  中未通过茎秆表面而通过其他途径释放的碳损失量, 本研究将其命名为“ $E_{miss}$ ”。从  $R_{s\_theory} - E_s$  可以得到一天中每个观测步骤的  $E_{miss}$ 。

为了计算茎秆光合速率, 在相邻的节间分别安装一个透明和遮光气室(图 2)。推导了透明室和不透光室的漏出率。对于透明室和不透光室, 由式 1 可分别导出两个方程:

$$E_{mod-tp} = E_{s-tp} + E_{l-tp} + E_{T-tp} + E_{p-tp} \quad (\text{eq.3})$$

$$E_{mod-lp} = E_{s-lp} + E_{l-lp} + E_{T-lp} \quad (\text{eq.4})$$

由于两个腔室安装在相邻的茎秆上, 我们假设液流相似,  $\text{CO}_2$  交换到中空部分的储存几乎相同。因此,  $E_{T-tp}$  等于  $E_{T-lp}$ ,  $E_{l-tp}$  等于  $E_{l-lp}$ 。因此, 茎秆光合作用可以由式 3 和式 4 推导出来。

$$E_p = (E_{mod-tp} - E_{s-tp}) - (E_{mod-lp} - E_{s-lp}) = E_{miss-tp} - E_{miss-lp} \quad (\text{eq.5})$$

### 毛竹茎秆液流监测

在样竹胸径处南北方向位置分别安装自制 10 mm 长热消散探针(Mei et al., 2020, 2016)。在每棵样竹的南北方向上分别安装一对热消散探针监测液流。每对热消散探针包含一个加热针和一个温度参考针, 二者间温差被用于计算茎秆液流密度。探针外套一直径 2.5mm 的铝管以更好的和树干接触并达到更好的导热效果。野外安装时, 在毛竹节间的竹壁上垂直打两个直径 2.5mm 深 11mm 的孔, 并将探针插入孔中。加热针与参考针上下距离 10cm, 加热探针在温度参考探针的下游处(Mei et al., 2016)。对加热针持续提供 0.1w 的能量, 参考探针不加热, 上下探针之间的温差值随液流而变, 并以热电偶电势差的形式输出 (mV)。数据采集仪 (CR1000 and AM16/32, Campbell Inc., USA) 每 30 秒扫描一次热电偶的电势差, 每十分钟记录一个平均值。新竹展叶前后的液流密度公式参考 Fang 等的校正结果 (Tong et al., 2021):

$$J_s = \mu \times 119 \times \left( \frac{V_{max}}{v} - 1 \right)^{1.231} \quad (\text{eq.6})$$

其中  $J_s$  是新生竹的液流密度;  $v$  是数采仪记录的输出电压, 代表加热针与参考针之间的温差;  $v_{max}$  是每天的最大输出电压;  $\mu$  是不同物候期液流计算参数, 分别为 13.12 (展叶前) 和 6.50 (展叶后)。

### 统计分析

该研究绘制了透明气室和遮光气室中茎秆每小时  $E_s$  和  $E_{miss}$  的日变化图, 以及新生毛竹茎秆展叶前后透明室中每小时  $E_p$  的变化图表。如果数据分别为正态分布和非正态分布, 则分别用 Student's t 检验(参数法)和 Signed Rank 方法(非参数法)检验透明和遮光气室之间的茎秆表面温度、实测流出量和理论呼吸流出量的差异。进行了每日累积的  $E_{miss}$  和  $E_p$  的检查, 以确定它们是否与每日累积的液流和环境变量 (林下光照、空气温度、空气湿度、土壤湿度) 呈线性关系。并绘制了显著的回归图。此外, 通过逐步线性多元回归模型预测环境因子的  $E_s$ 、 $E_{miss}$  和  $E_p$ , 探讨不同因素的比较意义。只有模型中输入的变量被保留以供分析。

计算了透明室和遮光室中茎秆的日  $E_s$ 、 $E_{miss}$  对  $R_{s\_theory}$  的百分比。此外, 还计算了透明室茎秆的日  $E_p$  与  $R_{s\_theory}$  比值。如上所述,  $E_{miss}$  和液流具有显著的正相关关系。因此我们假设它们之间的回归  $R^2$  可以作为  $E_T$  到  $E_{miss}$  的代理, 再乘以  $E_{miss}$  到  $R_{s\_theory}$  的百分比, 即可得到  $E_T$  到  $R_{s\_theory}$  的百分比。

除图 1,2 外, 所有其他图和分析均使用 SAS 9.4 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) 进行。

## 结果

### 新生竹的 $\text{CO}_2$ 外流 ( $E_s$ )

在两个物候期(展叶前后)新生毛竹茎秆上,  $E_s$  的日变化规律相似, 白天较高, 夜间较低(图 3)。 $E_s$  在早晨 6:00 左右快速上升, 14:00 - 15:00 达到最大值, 之后逐渐下降。

展叶前透明气室与遮光气室  $E_s$  差异不显著 ( $P < 0.05$ ), 而展叶后透明气室  $E_s$  显著高于遮光气室 ( $P < 0.05$ );

表 1)。相比之下，在两种类型的室内，展叶前的  $E_s$  显著高于展叶后 ( $P < 0.05$ )。展叶前  $E_s$  最大值为  $8.5 \pm 0.9 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，展叶后  $E_s$  最大值为  $3.6 \pm 1.5 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。展叶前  $E_s$  均值为  $4.7 \pm 1.1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，展叶后  $E_s$  均值为  $2.3 \pm 0.9 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (图 3)。

表 1 透明与遮光气室的茎秆表面  $\text{CO}_2$  释放差异 (dif\_  $E_s$ )、茎秆温度差异 (dif\_ temperature) 和理论呼吸值差异 (dif\_  $R_{s\_theory}$ )。双星号表示显著性检验的 P 值小于 0.05。

Table 1 The difference in measured efflux (dif\_  $E_s$ , stem surface temperature (dif\_ temperature), and theoretical respired efflux (dif\_  $R_{s\_theory}$ ) between transparent and light-proof chambers. Double asterisks indicate that P-values for the significance test is < 0.05.

VarName	time	stage	mean_std	Significance	Test method	P Value
dif_ $E_s$	nighttime	leafless	0.52( 4.39)	-	Signed Rank	0.90
		leaved	2.69( 2.35)	**	Student's t	<.01
	whole_day	leafless	2.52( 9.27)	-	Signed Rank	0.63
		leaved	6.51( 5.31)	**	Student's t	<.01
dif_ temperature	nighttime	leafless	0.05( 0.22)	-	Signed Rank	0.39
		leaved	0.09( 0.22)	**	Student's t	0.03
	whole_day	leafless	0.11( 0.21)	-	Student's t	0.08
		leaved	0.11( 0.18)	**	Student's t	<.01
dif_ $R_{s\_theory}$	nighttime	leafless	0.55( 4.38)	-	Signed Rank	1.00
		leaved	2.71( 2.37)	**	Student's t	<.01
	whole_day	leafless	6.53(12.15)	-	Student's t	0.07
		leaved	10.12( 6.98)	**	Signed Rank	<.01

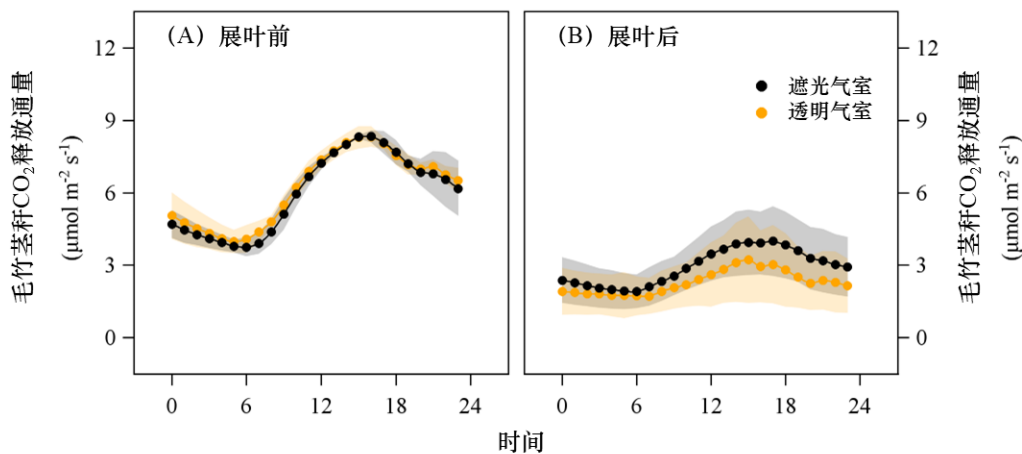


图 3 毛竹茎秆在展叶前 (A) 和展叶后 (B) 遮光和透明的气室内  $\text{CO}_2$  释放通量 ( $E_s$ )。(平均值±标准差, n=8)

Figure 3  $\text{CO}_2$  efflux of bamboo culm ( $E_s$ ) in the transparent and light-proof chambers in leafless (A) and leaved (B) stages. (mean ± std, n = 8)

$E_s$  的影响因子

本研究采用逐步多元回归方法探讨了不同环境因素对透明气室  $E_s$  的综合影响(表 2)。在展叶前后, 均有 3 个变量(液流密度、林下光照和温度)进入模型( $P < 0.01, R^2 = 0.7$ )。然而, 两个阶段的主要影响因子存在差异, 即展叶前的液流 (模型变异解释= 67.6%)和展叶后的林下光照(模型变异解释= 78.6%)。在两个阶段, 液流密度和林下光照对  $E_s$  分别有显著的正向和负向影响。而林下温度对  $E_s$  的影响则随着新竹在展叶前后而由正变为负。为了进一步研究液流密度与  $E_s$  之间的关系, 在展叶前后分别计算对数变换  $E_s$  模型与气温的残差, 以消除温度的影响。然后, 液流密度对  $E_s$  产生显著的负面影响 (图 4)。

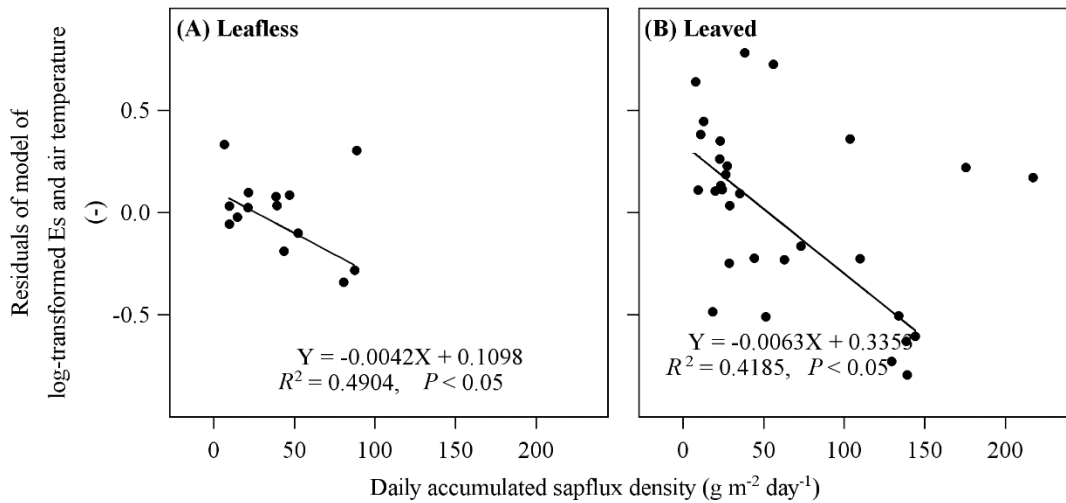


图 4 新生竹的生长阶段分为展叶前 (A) 和展叶后 (B) 两个阶段。在这两个阶段中, 我们研究了日累积液流密度与对数转换的茎秆表面  $CO_2$  释放模型的残差以及与空气温度之间的关系。

Figure 4 Relationship between daily accumulated sap flux density and residuals of the log-transformed stem-surface  $CO_2$  efflux ( $E_s$  model and air temperature in the leafless (A) and leaved (B) stages of the newly sprouted culms.

表 2 逐步线性多元回归模型预测  $E_s$  与环境因素的关系。

Table 2 Stepwise linear multiple regression model predicting  $E_s$  with environmental factors

<i>stage</i>	<i>Prob F</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>Variable Entered</i>	<i>Parameter Estimate</i>	<i>Partial R-Square</i>	<i>var_explained</i>
leafless	<.01	0.72	Sap flux density	-0.19	0.48	67.6%
			Below-canopy radiation	1.61	0.15	21.0%
			Below-canopy temperature	1.07	0.08	11.4%
			Intercept	14.36	.	.
leaved	<.01	0.71	Below-canopy radiation	2.81	0.56	78.7%
			Below-canopy temperature	1.38	0.11	15.9%
			Sap flux density	-0.05	0.04	5.4%
			Intercept	50.39	.	.

茎秆光合

在透明气室内， $E_p$  呈现典型的单峰模式，中午前后最大，夜间最低(图 5)。展叶前后的日累积  $E_p$  分别为  $81.74 \pm 42.40 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$  和  $39.05 \pm 6.65 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ ，分别为  $R_s$  的~9.0%(最大值为 33.4%)和 13%(最大值为 40.4%)。 $E_p$  贡献了林下光照日累积量的一半(表 3)。此外，日累积  $E_p$  在两个阶段均与林下光照日累积量显著相关( $P < 0.05$ )(图 6)。

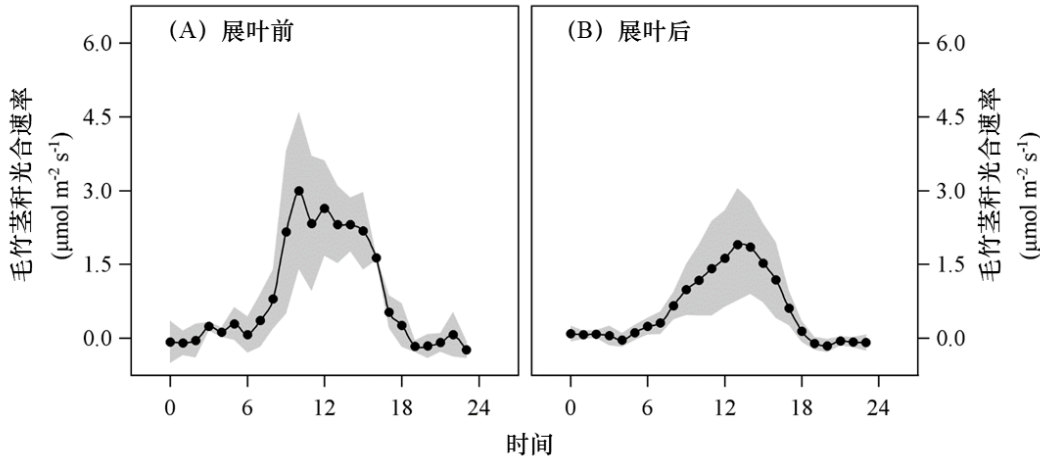


图 5 新生竹的茎秆在展叶前(A)和展叶后(B)的光合速率 ( $E_p$ )。  
Figure 5 Culm photosynthetic rate ( $E_p$ ) in the leafless (A) and leaved (B) stages of the newly sprouted culms.

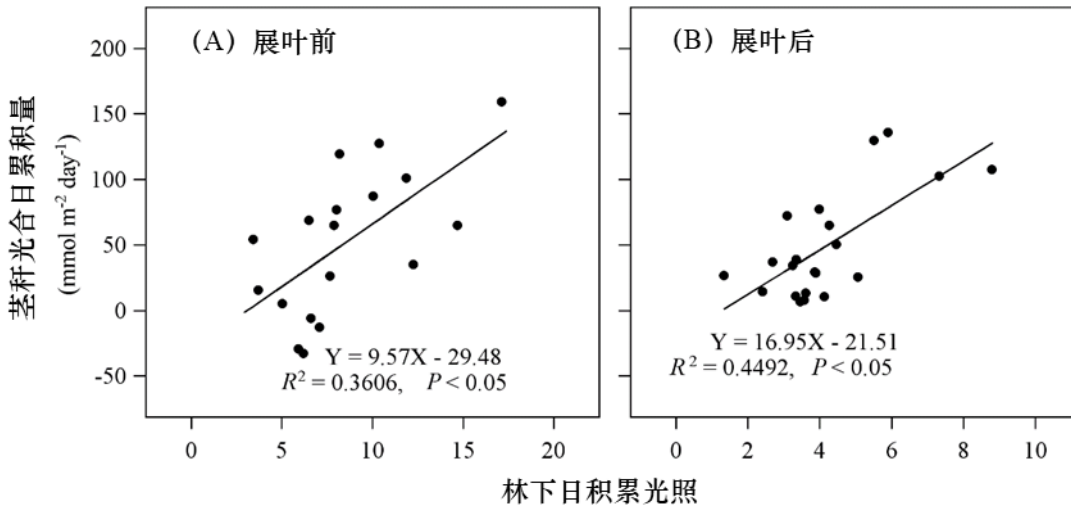


图 6 展叶前 (A) 和展叶后 (B) 新生竹茎秆光合日累积 ( $E_p$ ) 与林下日积累光照 (PPFD) 之间的关系。  
Figure 6 Relationship between daily accumulated culm photosynthesis ( $E_p$ ) and daily accumulated radiation (PPFD) below the canopy in leafless (A) and leaved (B) stages the newly sprouted culms.

表 3 将茎秆呼吸产生的  $\text{CO}_2$  分配到四个途径，即表面通量 ( $E_s$ )、光合作用 ( $E_p$ )、液流运输 ( $E_T$ ) 和内部储存 ( $E_I$ )。  
Table 3 Partitioning percentages of culm-respired  $\text{CO}_2$  efflux flowing to the four pathways, i.e., surface ( $E_s$ ), photosynthesis ( $E_p$ ), sap flow ( $E_T$ ), and internal storage ( $E_I$ ).

Chamber type	Stage	Percenta	Percenta	Percenta	Percenta
		ge of $E_s$ to $R_s$ (%)	ge of $E_{\text{missing}}$ to $R_s$ (%)	ge of $E_p$ to $R_s$ (%)	ge of $E_T$ to $R_s$ (%)
Transpar ent	leafle ss	$82 \pm 9$	$18 \pm 09$	$9 \pm 11$	

	leaf	80 ±12	20±12	13±15		
d						
Light-	leafle	91±14	9±14		2 (-)	7 (-)
proof	ss					
	leaf	89±13	11±13		2 (-)	9 (-)
d						

原位呼吸 CO<sub>2</sub> 缺失外流及其影响因素

在白天，透明气室和遮光气室在展叶前后均观察到明显的  $E_{miss}$  (图 7, 8)。每种类型的气室中，展叶前后的日累积  $E_{miss}$  之间没有显著差异 ( $P > 0.05$ )。相反，透明气室和遮光气室在两个阶段中都存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。在透明气室和遮光气室中，无论是在哪个阶段，日累积  $E_{miss}$  分别占  $R_s$  的约 10% 和 20% (见表 3)。在展叶前后，日累积  $E_{miss}$  与日累积液流量存在显著的负相关关系 ( $R^2 = 0.27$ ) 和正相关关系 ( $R^2 = 0.16$ )，这可能间接表明蒸散对  $E_{miss}$  的贡献大致相同 (约为 27% 和 16%) ( $P < 0.05$ ; 见图 9)。在这种情况下，结果可能进一步意味着蒸散只能解释  $R_s$  的约 2%。由于  $E_{miss}$  包括  $E_T$  和  $E_l$ ，通过从  $E_{miss}$  中减去  $E_T$ ，可以得出  $E_l$  对  $R_s$  的贡献大约为 7-9% (见表 3)。

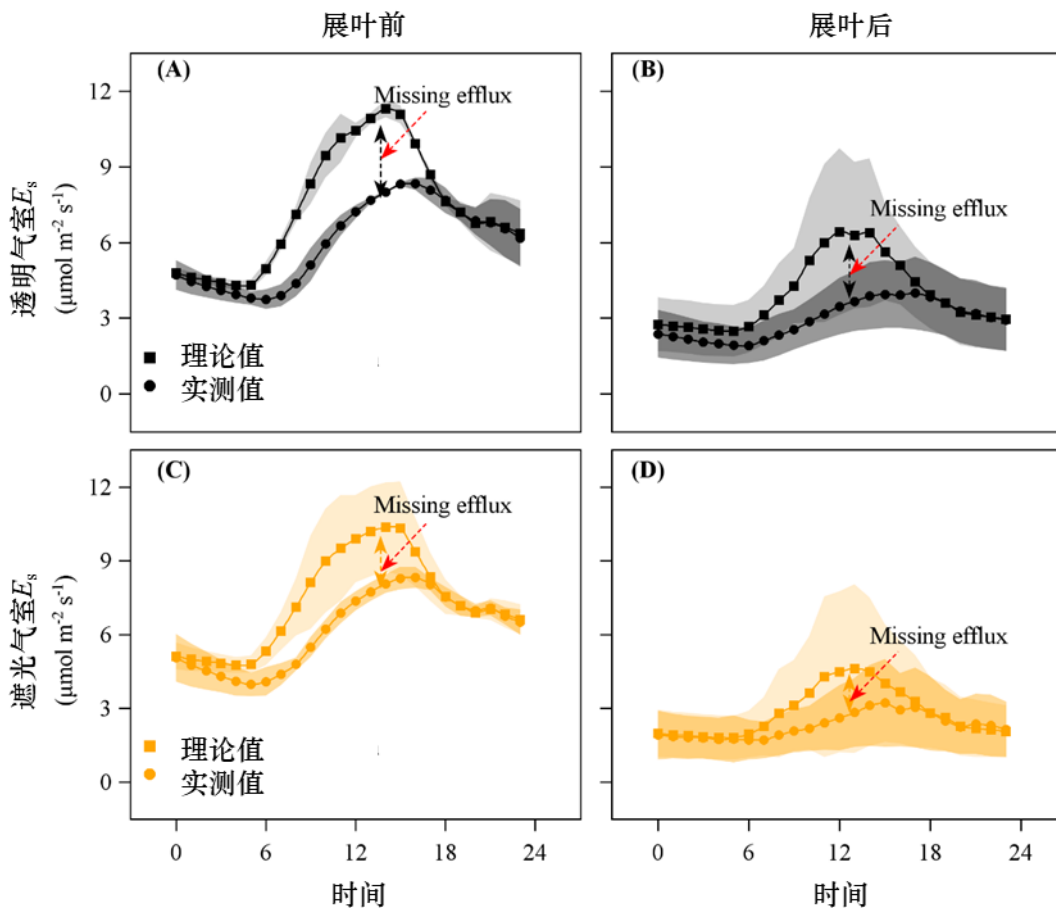


图 7 展叶前 (A) (C) 和展叶后 (B) (D) 中，透明 (黑色) 和遮光 (橙色) 气室内的理论呼吸 (方块) 与实测值 (圆点) 的比较。

Figure 7 Comparison of theoretical respiration (squares) and measured efflux (dots) with transparent (black) and light-proof chambers (orange) in leafless (A), (C) and leaved (B), (D) stages.



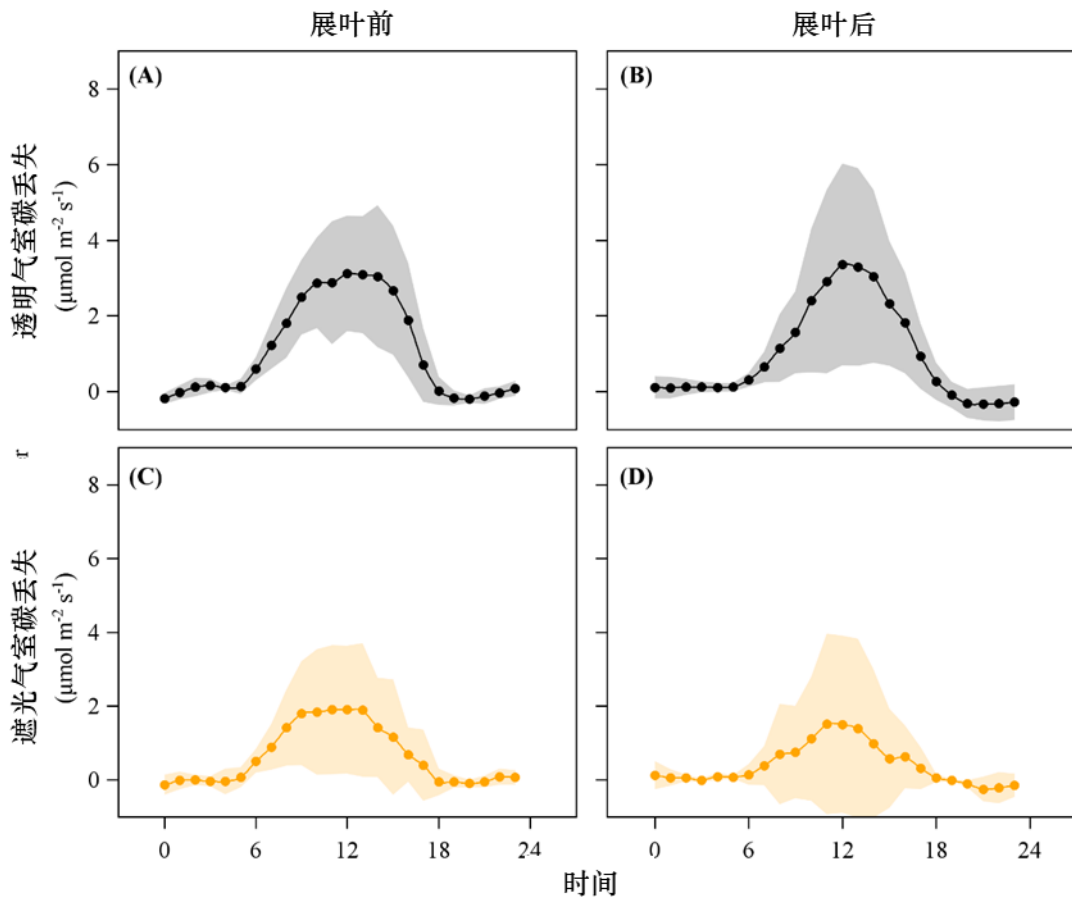


图 8 在展叶前 (A) (C) 和展叶后 (B) (D) 透明与遮光气室茎秆呼吸 CO<sub>2</sub> 的碳丢失。碳丢失是指理论茎秆呼吸和表面释放速率之间的差值。

Figure 8. Missing efflux of culm respired CO<sub>2</sub> in leafless (A), (C) and leaved (B), (D) stages for transparent and light-proof chambers. Note that missing efflux is the difference between the theoretical culm respiration and the surface-released CO<sub>2</sub> efflux.

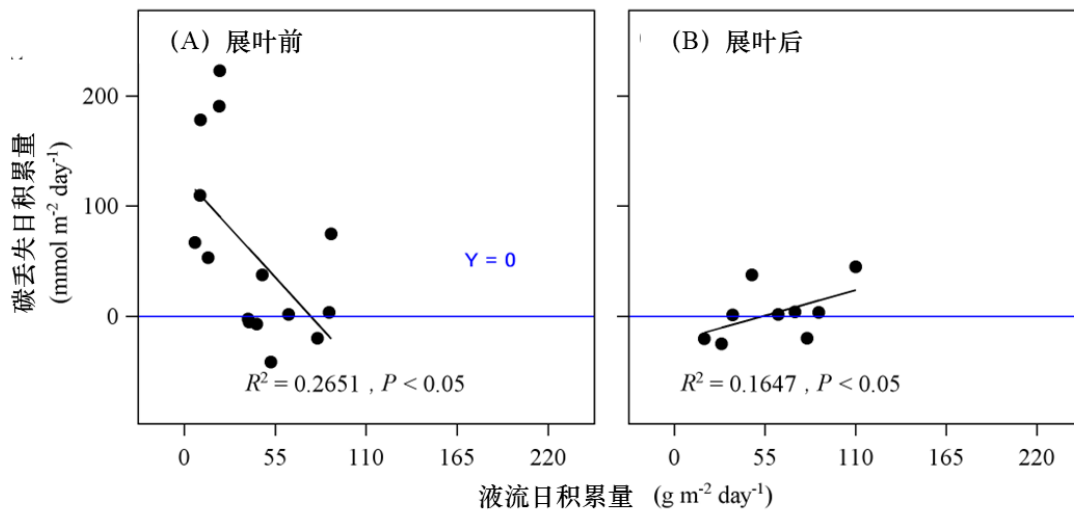


图 9 液流日积累量和遮光气室 (即排除茎秆光合作用) 碳丢失之间的关系在展叶前 (A) 和展叶后 (B) 阶段。

Figure 9. Relationships of daily accumulated sap flux and daily accumulated missing efflux of the light-proof chamber (i.e., exclude culm photosynthesis) in leafless (A) and leaved (B) stages.

在预测  $E_{miss}$  的逐步多元回归中, 两个变量进入了展叶前 ( $P < 0.01$ ;  $R^2 = 0.58$ ) 和展叶后 ( $P < 0.01$ ;  $R^2 =$

0.32) 的模型中 (见表 4)。在两个阶段中, 林下光照是最具影响力的变量, 分别解释了展叶前后模型变异的 61% 和 58%。相反, 第二个最重要的变量是不同的, 即展叶前是温度, 展叶后是液流量。

表 4 逐步线性多元回归模型预测  $E_{\text{miss}}$  与环境因素的关系。  
Table 4 Stepwise linear multiple regression model predicting  $E_{\text{miss}}$  with environmental factors

Stage	Prob		Variable Entered	Parameter Estimate	Partial R-Square	Variance Explained
	F	R <sup>2</sup>				
Leafless	<.01	0.58	Below-Canopy Radiation	1.27	0.35	60.8%
			Below-Canopy Temperature	1.09	0.23	39.2%
			Intercept	-24.6	.	.
Leaved	<.01	0.32	Below-Canopy Radiation	0.68	0.19	57.6%
			Sap flux density	0.04	0.14	42.4%
			Intercept	0.45	.	.

讨论

展叶前后的新生竹茎秆表面 CO<sub>2</sub> 释放

与我们综合数据池中所有研究的树木/竹类物种的平均  $E_s$  ( $2.04 \pm 2.03 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 相比, 新生的毛竹茎秆在展叶前后具有相似日格型的  $E_s$ 。此外, 与以前关于竹子的研究中的  $E_s$  相比 (见表 5), 本研究中展叶前的  $E_s$  值类似于中国 1-2 年生毛竹的报告值 ( $2.3 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; Xiao et al., 2010) 和日本 4 月生的毛竹 ( $1.9 \pm 0.46 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; Uchida et al., 2022), 但远低于 6 月生的龙头竹 ( $6.9 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; Zachariah et al., 2016) 的  $E_s$  值。野外实测的毛竹  $E_s$  值显示出随着年龄增长而呈下降趋势 (见表 5; Xiao et al., 2010; Uchida et al., 2022), 几乎与另一项先前研究基于采收的茎秆研究所得到的发现相吻合 (Isagi et al., 1997)。

表 5 本研究中茎秆表面 CO<sub>2</sub> 释放与以往研究中的竹子进行比较, 并探讨金阿甘光合作用对理论原位呼吸的贡献。

Table 5. Comparison of bamboo culm efflux of this study and bamboos in former studies, and contribution of culm photosynthesis to theoretical in situ respiration.

Bamboo species	Culm age	Daily mean $E_s$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Measurement time	Reference
<b>Moso bamboo</b>	1-2 months	4.7±1.1	Whole day	<b>This study</b>
	3-4 months	2.3±0.9		<b>This study</b>
	12-24 months	2.3 (-)		Xiao et al., 2010
	~4 months	1.9±0.5	Before dawn	Uchida et al., 2022
	>24 months	0.17±0.09		Uchida et al., 2022
<b>Bambusa vulgaris</b>	6 months	6.9 (-)		Zachariah et al., 2016
	12 months	1.8 (-)		Zachariah et al., 2016

$E_s$  随着年龄的增长而减少的趋势可能归因于细胞质中维持呼吸的潜在减少, 而细胞质中的维持呼吸可能会被薄壁组织 (Uchida et al., 2022) 和纤维 (Huang et al., 2015) 的增厚细胞壁挤压。在展叶前, 随着细胞长度和实质数量的增加以及木质素和纤维素含量的增加, 当年新生竹的茎秆延长了节间 (Chen et al., 2022), 这意味着活跃的生长呼吸消耗了大量碳水化合物, 如淀粉 (Uchida et al., 2022)。生长刺激了更高  $E_s$  的规律在几项研究中也得到了支持 (Ryan, 1990; Maier, 2001; Vose 和 Ryan, 2002; Lavigne et al., 2004)。在这项研究中, 新生竹茎秆在展叶前的  $E_s$  约为展叶后的两倍 (图 3)。如果展叶后  $E_s$  作为维持呼吸的参考, 展叶后生长呼吸占总呼吸的 50% 以上。因此, 生长对展叶前新生竹茎秆  $E_s$  的提高起主要作用。

对于展叶前后, 三个变量 (液流密度、林下光照和温度) 可用于预测  $E_s$  的模型 ( $P < 0.01$ ,  $R^2 = 0.7$ ; 表 2)。然而, 展叶前主要影响因素是液流, 展叶后主要影响因素是林下光照 (表 2)。在这两个阶段, 液流密度与  $E_s$  呈显著负相关, 这与以前的一些研究一致 (McGuire 和 Teskey, 2004; Bowman et al., 2005)。Bowman 等 (2005) 发现液流可以解释不同高度、方向和个体之间的  $E_s$  变化。对广叶、枫香和西洋桔梗液流中溶解  $\text{CO}_2$  浓度的直接监测显示, 13-71% 的呼吸  $\text{CO}_2$  可通过液流运输, 因此与液流呈正相关 (McGuire 和 Teskey, 2004)。在同一地点, 观察到毛竹林内新生竹液流量显著高于老竹 (Mei et al., 2020), 这可能会带走原位呼吸的  $\text{CO}_2$ , 并减少落叶后的  $E_s$ 。然而, 液流只能解释展叶后  $E_s$  变化的 5.4% (表 2)。这样的结果不符合我们的第一个假设, 即液流可能会带走更多的  $\text{CO}_2$ , 并对展叶后的  $E_s$  有更显著的负效果。

#### 茎秆光合作用对原位呼吸 $\text{CO}_2$ 碳分配的作用

在这项研究中, 假设茎秆光合作用等于透明和遮光气室之间的  $E_{\text{miss}}$  差值。与 Tarvainen 等研究的单气室设计相比 (Tarvainen et al., 2018), 双室设计避免计算通过其他途径 (如液流等) 分配  $\text{CO}_2$  而引入的茎秆光合作用的误差。单气室设计基于一个假设, 即通过液流进行的碳分配是可以忽略的 (Tarvainen et al., 2018)。然而, 以前的一些研究并不支持这一假设 (McGuire 和 Teskey, 2002; Saveyn et al., 2008)。因此, 本研究采用的双室设计有望提高茎秆光合作用的估算精度。

作为原位呼吸  $\text{CO}_2$  的分配途径之一, 茎秆光合作用被认为可以减少  $E_s$  (Pfanzen et al., 2002; Wittmann et al., 2006)。上述假设是通过在本研究中观察到具有树干光合作用的树种具有较小  $E_s$  来表明的 (表 S2)。由于光合作用对光照的高度依赖性, 以及展叶后在林下光照的减少, 茎秆光合作用被认为在展叶后减少。上述假设也在本研究中得到了证实, 即 6 月后树冠下的 PPFD 显著降低 (展叶前后分别为  $7.05 \pm 4.72$  和  $4.37 \pm 1.97 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ ), 同时展叶后的茎秆光合作用显著降低 (图 5、6)。展叶前较高的茎秆光合作用有助于回收因呼吸作用而导致的更多碳损失。然而,  $E_p$  对  $R_s$  在两个阶段的分配都有相对贡献 (~10%), 这不符合我们的假设, 即其影响可能展叶后由于液流量的增加而减少。为了探索本研究的  $E_s$  是否属于合理范围, 我们从 2020 年 2 月 13 日之前发表的文章中收集了不同气候带 195 种树木的  $E_s$  (图 S1)。结果是, 本研究中的毛竹  $E_s$  接近亚热带树种的呼吸温度回归线 (图 S1)。据预测, 具有茎秆光合作用的物种的  $E_s$  较低。毛竹茎秆被证明具有光合作用 (Liu et al., 2013; Wang et al., 2014), 因此具有较低的  $E_s$ 。根据收集的全球数据集 (图 S1), 几乎所有研究的竹类  $E_s$  都接近或低于呼吸温度回归线, 这与上述假设一致, 但在热带进行的一项关于龙头竹的研究除外。

在这项研究中, 日累积  $E_p$  与冠层下的日累积 PPFD 显著正相关 (图 6), 与之前的预期一致。作为呼吸  $\text{CO}_2$  的分配途径之一, 茎秆光合作用可以回收约 9-13% 的原位呼吸  $\text{CO}_2$  (表 3)。树干光合作用可能对原本位于世界高纬度地区的树木至关重要。通过综合 2020 年 2 月 13 日之前发表的文章中的  $E_s$  数据, 我们发现每个气候带的  $E_s$  与温度之间存在显著关系 (图 S1)。从数据集中, 我们观察到, 与具有树干光合作用的树种 (温带  $3.18 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 亚热带  $4.15 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 相比, 具有非茎秆光合作用 (温带  $2.64 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )

$s^{-1}$ ; 副热带  $2.24 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 的树种的  $E_s$  较低。作为一种光诱导的生理过程, 与多层树冠相比, 树干光合作用更有可能出现在树冠层数较少的森林中。随着纬度的增加, 森林的组成和结构趋于简单, 允许更多的光照穿透林分树冠。尽管毛竹林被认为是一种常绿物种, 但在早春每两年发生一次爆炸性生长时更新叶片 (Mei et al, 2020), 导致这一阶段林下光照更高 (图 6B)。春季落叶的物候期似乎有利于毛竹茎秆的光合作用和新生竹茎秆的生长 (Mei et al, 2020)。

#### $E_{\text{miss}}$ 和原位呼吸 $\text{CO}_2$ 的分配

在白天, 在透明和遮光气室的展叶前后都观察到明显的  $E_{\text{miss}}$  (图 7、8 和表 3)。 $E_p$  占  $E_{\text{miss}}$  的 50%, 相当于  $R_s$  的 10%。因此, 剩余约 10% 的  $R_s$  可能被分配到液流和内部储存的途径, 即  $E_T$  和  $E_I$ 。或者, 我们通过  $E_{\text{miss}}$  和液流密度之间的相关性粗略估计  $E_T$  可能仅占  $R_s$  的约 2% (图 9), 从而得出  $E_I$  的百分比约 8%。

在逐步多元回归预测  $E_{\text{miss}}$  中, 有两个变量进入了展叶前和展叶后的模型 (表 4)。林下光照是两个阶段影响最大的变量。考虑到林下光照与光合作用之间的正相关关系, 该结果间接证实了茎秆光合作用的存在。

对于一株胸径为 10.77 cm、高度为 13.41 m 的新生竹, 根据异速生长方程 (Aboveground Biomass =  $0.712 \times \text{DBH}^{1.477}$ , Zhang et al, 2016)。基于展叶前日累积  $E_p$  和生长率 ( $48.99 \text{ cm d}^{-1}$ ) (Chen et al, 2022), 我们发现展叶前竹子光合作用产生的固定碳总量占地上生物量的 2.40%。

与之前的一些研究一致 (McGuire and Teskey, 2004; Teskey et al, 2007; Aubrey 和 Teskey, 2009), 日累积液流被证明对  $E_{\text{miss}}$  有显著的负影响 (图 9)。上述相关性可以证实液流溶解原位呼吸  $\text{CO}_2$  的碳分配。此外, 本研究发现, 展叶后液流与  $E_{\text{miss}}$  之间存在显著的正相关关系 (图 9B), 这也暗示了原位呼吸  $\text{CO}_2$  可能通过液流进行碳分配。但如前文所述, 液流只能解释展叶后  $E_s$  变化的 5.4% (表 2)。

#### 结论

应用双室法对毛竹新生竹的茎秆光合作用进行估算, 为检验质量平衡框架 (MBF) 对树干呼吸 ( $R_s$ ) 的影响提供了有力的方法。通过测量和分析毛竹的光合作用、液流和林下光照, 发现毛竹 80% 的原位  $R_s$  是通过茎秆表面释放的。相比之下, 茎秆光合作用和液流的再分配约占原位  $R_s$  的 10% 和 2%。尽管茎秆在展叶前的光合作用较高, 在展叶后的汁液流量较高, 但 MBF 所指示的碳分配途径在两个物候阶段之间没有显著差异。考虑到原位分配成分的动态变化, 以及所建立的方法在毛竹茎秆上的可操作性, 我们认为竹子是探索 MBF 的一个很好的选择。