

CO₂ 浓度升高对红桦幼苗树皮和去皮树干特征的影响

乔匀周¹, 王开运^{1,2}, 张远彬¹

(1. 中国科学院 成都生物研究所, 四川 成都 610041; 2. 华东师范大学 上海市城市化过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

摘要:研究了高(HD)、低(LD)两个种植密度下红桦幼苗的树皮和去皮树干特征对 CO₂ 升高的响应。结果表明, 不论是否达到显著水平, 树皮厚度、树皮基部横截面积和树皮体积均受到 CO₂ 升高的促进作用, 但是受到种植密度升高的负作用。低密度处理中, CO₂ 升高对去皮树干的大部分特征没有显著影响, 高密度处理中, CO₂ 升高对去皮树干特征产生了显著影响。在两个 CO₂ 处理下, 所有的去皮树干的特征参数都受种植密度增加的影响而降低。此外, 研究结果还发现树皮和树干对 CO₂ 升高和/或种植密度的反应程度不同, 但反应方向一致。由于本实验是在控制环境生长室中对幼苗进行的, 因而实验结果不宜外推到自然界生长的成年树木上。

关键词: CO₂ 浓度升高; 红桦; 树皮; 去皮树干; 密度

中图分类号: S718.512.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-7461(2007)01-0001-04

Growth and Wood/Bark Properties of Birch (*Betula albo-sinensis*) Seedlings Exposed to Elevated CO₂

QIAO Yun-zhou¹, WANG Kai-yun^{1,2}, ZHANG Yuan-bin¹

万方数据

(1. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu, Sichuan 610041, China;

2. Shanghai Key Laboratory of Urbanization Processes and Ecological Restoration, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

Abstract: The response of wood/bark properties of red birch seedlings to elevated CO₂ (EC) under low (LD) and high density (HD) were investigated in closed top fumigation chambers (CTC). The results showed that most traits of stem bark were benefited from elevated CO₂ and reduced with the increase of plant density, whether statistically significant or not. Elevated CO₂ didn't affect stem wood significantly under low plant density but significantly under high density, while, the elevation of plant density significantly reduced traits of stem wood under both CO₂. The results also showed that the response magnitude of stem bark and stem wood to elevated CO₂ and/or different plant densities were not the same but the response directions were alike. Otherwise, the results of this experiment cannot be extrapolated to mature trees in natural forest because the experiment was conducted in controlled environmental chambers on immature birch seedlings.

Key words: elevated CO₂; birch (*Betula albo-sinensis*); stem bark; stem wood; plant density

当前全球变化的一个主要特征是大气中 CO₂ 浓度的升高, 已经从工业革命初期的 280 μmol · mol⁻¹ 上升到目前的 365 μmol · mol⁻¹, 而且还将以 1.8 μmol · mol⁻¹ · a⁻¹ 的速度继续升高^[1]。因而在过去几十年中, CO₂ 升高的问题一直是生态学和环境科学研究的热点问题^[5,6]。然而, 目前的研究又大多集中在生长^[15]、光合作用^[1]、呼吸作用^[1,14] 和养分吸收等方面^[3]。尽管已经有部分研究涉及到

植物结构对 CO₂ 升高的响应, 如根冠比^[6]、木材密度^[5] 和树冠结构^[8], 但是 CO₂ 升高对去皮树干和树皮特征影响的研究却很少有报道。

木本植物的地上部分去皮以后被分成树皮和去皮树干两个部分。树皮(stem bark)通常泛指形成层以外的部分, 包括皮层、韧皮部和形成层^[4,10]。树皮具有保护和有机物质运输的等多种功能。余下的部分, 包括木质部和木髓, 被称作去皮树干(stem

收稿日期: 2006-04-10 修回日期: 2006-05-24

基金项目: 国家自然科学基金“重大研究计划”项目(No. 90511008, No. 90202010); 中芬国际合作项目(30211130504); 中国科学院“百人计划”项目(01200108C)

作者简介: 乔匀周(1978-)男, 山东泗水人, 博士, 主要研究方向: 植物生态学, 全球变化生态学。

wood), 其功能主要是通过导管运输有机、无机物质和支撑功能, 也是森林木材产量的主要组成部分。如果 CO_2 升高和密度影响到树皮和木材的特征, 最终必将影响到植物的生存、竞争、养分吸收和转运、碳水化合物的转运和木材产量。因此本文在前人研究的基础上, 主要研究了去皮树干、树皮特征, 以及木材产量和去皮树干的密度在不同种植密度条件下对 CO_2 升高的响应。本文假定, 不同种植密度条件下树皮和木材对 CO_2 升高具有相同的反应。

1 材料与方 法

1.1 实验地、树种与种植条件

实验于 2004 年在中国科学院成都生物研究所茂县生态站 ($31^{\circ}41'07''\text{N}$, $103^{\circ}53'58''\text{E}$, 1 800 m) 的 6 个控制环境生长室中进行。地处青藏高原横断山系北段高山峡谷地带的长江支流岷江上游中部, 是对全球变化敏感地区之一^[17]。年均温 8.6°C , 年均降水量 919.5 mm, 年均蒸发量 795.8 mm, 年均日照时数 1 139.8 h, 无霜期 200 d 左右。实验期间, 环境的平均 CO_2 浓度是 $360 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

实验以红桦 (*Betula albo-sinensis*) 幼苗为研究对象, 它是川西亚高山暗针叶林主要的建群种之一, 也是暗针叶林的先锋树种。对于森林功能、生产力和采伐迹地的恢复具有重要意义。实验所用的 1 a 龄红桦幼苗由四川农业大学苗圃中心提供, 选择健康、大小一致的个体, 于 2003 年 3 月 20 日移植到生长室的栽培箱 ($60 \text{ cm} \times 70 \text{ cm} \times 40 \text{ cm}$) 中。栽培箱填充土壤取自 30 年生的天然桦木林中, 粉碎、过筛后用于红桦幼苗的栽培实验。栽培箱延生长室内侧排列。升高 CO_2 浓度的处理全生育期维持比周围环境高 $350 \pm 25 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 现行 CO_2 浓度的处理则维持与周围环境一致。生长室在维持环境条件的性能见其他研究 (Zhang et al. 2006, 待发表)。

1.2 实验设计

实验设两个 CO_2 浓度, 即将现有生长室分为两种, 一种采用现行 CO_2 浓度 (ambient CO_2 concentration, AC), 另一种采用升高的 CO_2 浓度 (elevated CO_2 concentration, AC + $350 \pm 25 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, EC)。不同的 CO_2 浓度水平下又分别设两个种植密度, 即 $84 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2}$ (高密度, high density, HD) 和 $28 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2}$ (低密度, low density, LD), 每个栽培箱重复两次 (表 1)。

1.3 测量项目、计算方法和统计分析

实验于 2004 年 9 月 11 日测量了树高、树干基径、去皮树干基径, 并进行破坏性取样, 测量了总干重 (DW_i)、树皮干重 (DW_{bark}) 和去皮树干干重

表 1 实验设计与处理代号

Table 1 Experimental design and symbols for treatments

| 处理代号 | CO_2 浓度 | 种植密度 |
|--------------|-----------------------|--|
| ACLD ACHD | 现行 CO_2 (AC) | 28 株 $\cdot \text{m}^{-2}$ (LD) 84 株 $\cdot \text{m}^{-2}$ (HD) |
| ECLD ECHD | 升高 CO_2 (EC) | 28 株 $\cdot \text{m}^{-2}$ (LD) 84 株 $\cdot \text{m}^{-2}$ (HD) |

(DW_{wood})。计算与树皮和去皮树干相关的特征参数:

$$CSA_i = \frac{1}{4} \pi \cdot D_i^2 \quad (1)$$

$$CSA_{\text{bark}} = CSA_{\text{stem}} - CSA_{\text{wood}} \quad (2)$$

$$V_i = \frac{1}{3} CSA_i \times TH \quad (3)$$

$$V_{\text{bark}} = V_{\text{stem}} - V_{\text{wood}} \quad (4)$$

$$RD = \frac{D_{\text{bark}}}{D_{\text{wood}}} \quad (5)$$

$$RCSA = \frac{CSA_{\text{bark}}}{CSA_{\text{wood}}} \quad (6)$$

$$DEN = \frac{DW_{\text{wood}}}{V_{\text{wood}}} \quad (7)$$

其中, CSA 为横截面积 (cross sectional area), D 为直径, RD 为直径比, $RCSA$ 为横截面积比, V 为体积, TH 为树高, DEN_{wood} 为去皮树干的密度, i 为树干 (stem) 或去皮树干 (wood)。各处理对树干直径、去皮树干直径、树皮厚度、各部位面积和面积比的影响采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 进行比较。当处理间存在显著差异时, 使用 LSD 法进行处理间的多重比较。

2 结果与分析

2.1 浓度升高对树皮特征的影响

由表 2 看出, 树皮厚度、树皮基部横截面积和树皮体积均受到 CO_2 升高的促进作用, 受到种植密度升高为负作用。在低密度下, 树皮厚度 (D_{bark}) 受到 CO_2 升高的促进作用从 $0.064 \pm 0.006 \text{ cm}$ 增加到 $0.103 \pm 0.005 \text{ cm}$, 但在高密度下没有显著影响。低密度下, CSA_{bark} 和 V_{bark} 从约 0.169 cm^2 和 5.90 cm^3 , 增加至 0.181 cm^2 和 10.51 cm^3 , 高密度处理则从 0.044 cm^2 和 1.70 cm^3 升高到 0.100 cm^2 和 5.22 cm^3 。 CO_2 升高在两个密度下对树皮干重 (DW_{bark}) 均未产生显著影响。Yazaki 在充足供氮的条件下发现, Japanese Larch 的树皮厚度在升高 CO_2 时比现行 CO_2 下的厚^[16]。只有 Murthy 和 Dougherty^[12] 对树皮密度进行过研究, 他们认为 CO_2 升高对树皮密度没有显著影响。本研究中, 树皮密度会被升高了的

CO₂ 降低,原因是 CO₂ 升高以后 V_{bark} 显著增加,而 DW_{bark} 没有显著变化(表 2)。种植密度增加对树皮特征的影响可以由 ACLD - ACHD (现行 CO₂) 和 ECLD - ECHD (升高 CO₂) 进行评价。树皮的大部分特征被升高了种植密度所降低,但是现行 CO₂ 处

理的 D_{bark} 除外。树皮部分是有机物质运输的主要通道,因而 CO₂ 升高对树皮厚度、密度的影响将会导致植物生长、生物量分配、养分和碳水化合物的运输与分配。要进一步了解植物生长和分配对的响应,需要对树皮特征进行更深入的研究。

表 2 CO₂ 升高对不同种植密度红桦幼苗的树皮特征的影响。

Table 2 Parameters of stem bark after one growth season exposure to elevated CO₂

| 处理 | D_{bark}/cm | CSA_{bark}/cm^2 | V_{bark}/cm^3 | $DW_{bark}/\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$ |
|------|----------------------|--------------------------|------------------------|--|
| ACLD | 0.064 ± 0.006a | 0.106 ± 0.009a | 5.90 ± 1.20a | 10.91 ± 1.45a |
| ECLD | 0.103 ± 0.005b | 0.181 ± 0.019b | 10.51 ± 0.94b | 11.61 ± 0.04a |
| ACHD | 0.054 ± 0.008a | 0.044 ± 0.009c | 1.70 ± 0.98c | 4.88 ± 0.45b |
| ECHD | 0.071 ± 0.011a | 0.100 ± 0.016a | 5.22 ± 1.31a | 4.58 ± 0.80b |

2.2 CO₂ 升高对去皮树干特征的影响

CO₂ 升高对去皮树干特征的影响因密度不同而有所差异。低密度处理中,CO₂ 升高对大部分特征没有显著影响,只有 V_{wood} 受 CO₂ 升高的影响而升高约 6.39 cm³(表 3), D_{wood} 和 CSA_{wood} 也比现行 CO₂ 处理高,但差异没有达到显著水平。高密度处理中, D_{wood} 和 CSA_{wood} 受 CO₂ 升高的影响从 0.478 cm 和 0.183 cm²(ACHD)增加到 0.861 cm 和 0.582 cm²(ECHD),使 V_{wood} 增加约 23.74 cm³,去皮树干的干重(干重数据)增加了约 5.425 g · 株⁻¹。尽管 Hättenschwiler^[9] 研究了 *Picea abies* 的去皮树干对 CO₂ 升高的响应,并且发现 CO₂ 的升高对去皮树干的体积和年轮宽度没有影响,但是有关 CO₂ 升高对去皮树干的影响在过去的研究所受关注远远不够。即便如此,从解剖特征和树木年轮的数据仍然可以得到与本实验相同的结论。Atkinson 和 Taylor

研究发现,在 CO₂ 升高条件下,由于导管数目和横截面积的增加,*Quercus robur* 树干导管的总横截面积增加了约 140%^[2],该结果暗示,CO₂ 升高导致的导管数目和横截面积的增加可能会导致去皮树干直径和横截面积的增加。Yazaki^[12] 和 Ceulemans^[5] 也指出 CO₂ 升高引起平均年轮宽度的增加。这些结果既是对去皮树干生长增加的解释,也是其间接证据。去皮树干的密度(去皮树干的密度等于去皮树干的干重与体积的商)是木材生产和造纸业生产的重要质量指标之一^[7],因此,去皮树干密度的变化会导致木材质量的改变。尽管 CO₂ 升高后 V_{wood} 显著升高,去皮树干的密度并没有显著降低,可能是由于 DW_{wood} 的增加造成的(尽管没有达到显著水平)。曾有研究指出 DEN_{wood} 在 CO₂ 升高时会增加^[13] 或无变化^[12],本研究结果与后者一致。

表 3 CO₂ 升高对不同种植密度红桦幼苗的去皮树干特征的影响

Table 3 Parameters of stem wood after one growth season exposure to elevated CO₂

| 处理 | D_{wood}/cm | CSA_{wood}/cm^2 | V_{wood}/cm^3 | $DW_{wood}/\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$ | $DEN_{wood}/\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ |
|------|----------------------|--------------------------|------------------------|--|--|
| ACLD | 1.026 ± 0.016a | 0.827 ± 0.026a | 45.93 ± 0.042a | 17.483 ± 2.808a | 0.38 ± 0.02a |
| ECLD | 1.070 ± 0.065a | 0.902 ± 0.108a | 52.32 ± 6.16b | 18.852 ± 0.069a | 0.36 ± 0.01a |
| ACHD | 0.478 ± 0.039b | 0.183 ± 0.031b | 7.01 ± 2.25c | 4.799 ± 0.896b | 0.67 ± 0.04b |
| ECHD | 0.861 ± 0.004c | 0.582 ± 0.005c | 30.75 ± 2.77d | 10.224 ± 1.542b | 0.33 ± 0.02a |

2.3 CO₂ 升高对树皮/去皮树干比的影响

表 4 CO₂ 升高对红桦幼苗的树皮/去皮树干的直径比和横截面积比的影响

Table 4 Bark/wood ratios in diameter (RD) and cross sectional area (RCSA) affected by elevated CO₂

| 处理 | CO ₂ 浓度 | 密度 | 皮与去皮树干直径比 RD | 皮与去皮树干横截面积面积比 RCSA |
|------|--------------------|----|----------------|--------------------|
| ACLD | AC | LD | 0.062 ± 0.007a | 0.128 ± 0.015a |
| ACHD | AC | HD | 0.096 ± 0.002b | 0.201 ± 0.003b |
| ECLD | EC | LD | 0.110 ± 0.014b | 0.239 ± 0.031b |
| ECHD | EC | HD | 0.082 ± 0.014b | 0.172 ± 0.030b |

两种树皮/去皮树干比(RD and RCSA)均受 CO₂ 和种植密度升高的影响而变大(表 4)。树皮/

去皮树干比值的升高表明,当红桦幼苗对 CO₂ 升高和/或种植密度升高作出响应时,树皮与去皮树干之间是有差异的。本文开始曾假设,在不同种植密度下树皮和去皮树干对 CO₂ 升高表现相同的响应,但由表 4 可见,树皮厚度/去皮树干直径比和树皮/去皮树干横截面积比在 CO₂ 升高、种植密度升高和二者均升高的处理中,都高于现行 CO₂ 和低密度处理。该现象说明,树皮对 CO₂ 升高的响应与去皮树干在反应程度上不同,但反应方向是一致的。比如,处理 ECLD 分别使树皮厚度和横截面积增加了 60.94% 和 70.75%,但仅仅使去皮树干增加了 4.29% (ns, 表 3) 和 9.07% (ns, 表 3)。ACHD 分

别使树皮厚度和横截面积减少了 15.63% (ns , 表 2) 和 58.49%, 却使去皮树干减少了 53.41% 和 77.87%。这些结果表明, 树皮对 CO_2 升高的反应程度大于去皮树干的反应程度, 相反, 增加种植密度对树皮的负效应小于对去皮树干的负效应。

3 结论和讨论

CO_2 升高对树皮和去皮树干的影响, 必将影响到它们各自功能的发挥和植物生产的许多方面。从本研究结果来看, 树皮厚度和树皮体积均受到 CO_2 升高的促进作用, 去皮树干的直径和体积在高密度水平下也受到 CO_2 升高的促进作用。说明 CO_2 升高促进了红桦幼苗树皮和树干的生长, 这些生长的增加有利于树皮保护功能和有机物质的运输能力的增强, 有利于去皮树干的导管运输有机、无机物质和支撑功能的增强, 同时也会促进森林植物生物量和生产力的提高, 而 CO_2 升高导致的去皮树干密度的降低, 又必然会影响植物生产的质量。

尽管树皮和去皮树干是树干的两个组成部分, 过去十几年的研究中很少有关树干特征对 CO_2 升高的响应的研究^[5,6,7,12,13], 而仅有的几个涉及树干特征的研究又始终都没有把二者区分开来进行研究。这类研究都忽略了一个事实是: 树皮与去皮树干对 CO_2 升高的响应方向和/或程度有可能是不同的。本文将树皮与去皮树干分开来研究, 结果认为, 红桦幼苗的树皮对 CO_2 升高的反应程度大于去皮树干的反应程度, 但是它们的反应方向是相同的, 即都受到 CO_2 升高的促进作用。这些结果对于将来全球变化条件下, 对森林植物生产力的模型预测、森林迹地生态系统的恢复与演替和森林管理具有重要参考价值。

综上所述, 树皮特征受到 CO_2 升高的促进作用, 但去皮树干特征只在高密度处理中受到 CO_2 升高的促进作用, 低密度处理中 CO_2 升高对去皮树干的大部分特征没有显著影响。在两个 CO_2 处理下, 所有的去皮树干的特征参数都受种植密度增加的影响而降低。此外, 树皮和树干对 CO_2 升高和/或种植密度的反应程度不同, 但反应方向一致。再者, 由于本实验是在控制环境生长室中对幼苗进行的, 因而实验结果不宜外推到自然界生长的成年树木上。

参考文献:

- [1] Amthor JS, Koch GW, Bloom AJ. CO_2 inhibits respiration in leaves of *Rumex crispus* L. [J]. Plant Physiology, 1992, 98: 757-760.
- [2] Atkinson CJ, Taylor JM. Effects of elevated CO_2 on stem growth, vessel area and hydraulic conductivity of oak and cherry seedlings [J]. New Phytologist, 1996, 133: 617-626.
- [3] Bernston CM, Rajakaruna N, BAZZAZ FA. Growth and nitrogen uptake in an experimental community of annuals exposed to elevated atmospheric CO_2 [J]. Global Change Biology, 1998, (4): 607-626.
- [4] Burrows GE. Epicormic strand structure in *Angophora Eucalyptus* and *Lophostemon* (Myrtaceae) - implications for fire resistance and recovery [J]. New Phytologist, 2002, 153: 111-131.
- [5] Ceulemans R, Jach ME, Van de Velde R, et al. Elevated atmospheric CO_2 alters wood production, wood quality and wood strength of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) after three years of enrichment [J]. Global change biology, 2002, (8): 153-162.
- [6] Ceulemans R, Mousseau M. Effects of elevated atmospheric CO_2 on woody plants [J]. New Phytologist, 1994, 127: 425-446.
- [7] Conroy J P, Milham P J, Mazur M, et al. Growth, dry weight partitioning and wood properties of *Pinus radiata* D. Don after 2 years of CO_2 enrichment [J]. Plant, Cell and Environment, 1990, 13: 329-337.
- [8] Gielen B, Calfapietra C, Claus A, et al. Crown architecture of *Populus* spp. is differentially modified by free-air CO_2 enrichment (POPFACE) [J]. New Phytologist, 2002, 153: 91-99.
- [9] Hättenschwiler S, Schweingruber FH, Körner C, et al. Tree ring responses to elevated CO_2 and increased N deposition in *Picea abies* [J]. Plant, cell and environment, 1996, 19: 1369-1378.
- [10] Hegde V, Chandran, MDS, Gadgil M. Variation in bark thickness in a tropical forest community of Western Ghats in India [J]. Functional Ecology, 1998, 12: 313-318.
- [11] Mendelsohn R, Rosenberg N J. Framework for integrated assessments of global warming impacts [J]. Climatic Change, 1994, 28: 15-44.
- [12] Murthy R, Dougherty PM. Effect of carbon dioxide, fertilization and irrigation on loblolly pine branch morphology [J]. Trees, 1997, 11: 485-493.
- [13] Rogers H H, Thomas J F, Bingham G E. Response of agronomic and forest species to elevated atmospheric carbon dioxide [J]. Science, 1983, 220: 428-429.
- [14] Thomas R B, Griffin K L. Direct and indirect effects of atmospheric carbon dioxide enrichment on leaf respiration of *Glycine max* (L.) Merr [J]. Plant Physiology, 1994, 104: 355-361.
- [15] Ward J K, Tissue D T, Thomas R B, et al. Comparative responses of model C3 and C4 plants to drought in low and elevated CO_2 [J]. Global Change Biology Volume, 1999, (5): 857-867.
- [16] Yazaki K, Ishida S, Kawgishii T, et al. Effects of elevated CO_2 concentration on growth, annual ring structure and photosynthesis in *Larix kaempferi* seedlings [J]. Tree Physiology, 2004, 24: 951-959.
- [17] 肖玲, 王开运, 杨万琴. 升高 CO_2 浓度和温度对针叶林的影响以及在川西亚高山针叶林研究中的展望 [J]. 世界科技研究与进展, 2004, 26(2): 55-63.