



鼎湖山锥栗木质部形成及其对气候的响应

王婕, 余碧云, 黄建国

引用本文:

王婕, 余碧云, 黄建国. 鼎湖山锥栗木质部形成及其对气候的响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(5): 445–454.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4204>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

树木木质部生长动态及其调节机制研究进展

Research Progresses on Xylem Formation Dynamics and Its Regulation Mechanism

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 541–547 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4101>

樟科幼树水分生理特征的种间差异和相关性分析

Interspecific Comparisons and Correlation Analysis of Water Physiological Characteristics of Tree Saplings of Lauraceae

热带亚热带植物学报. 2018, 26(5): 457–464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3850>

中国东南部不同海拔亚热带森林中马尾松径向生长对气候的响应

Elevational Heterogeneity in Radial Growth–climate Association of *Pinus massoniana* in Southeastern China

热带亚热带植物学报. 2019, 27(6): 633–641 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4038>

巨桉SuSy基因家族的生物信息学分析

Bioinformatics Analysis of SuSy Gene Family in *Eucalyptus grandis*

热带亚热带植物学报. 2018, 26(6): 580–588 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3929>

荔枝、龙眼与其属间杂种的茎、叶解剖结构比较

Comparisons of Anatomical Structures of Stem and Leaf among Litchi, *Dimocarpus* and Genus Hybrids

热带亚热带植物学报. 2016, 24(5): 515–523 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2016.05.007>

鼎湖山锥栗木质部形成及其对气候的响应

王婕^{1,2,3}, 余碧云^{1,2,3}, 黄建国^{1,2*}

(1. 中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院核心植物园植物生态学科, 广州 510650; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了解鼎湖山锥栗(*Castanea henryi*)木质部的年内生长动态及其对气候因子的响应, 利用微树芯采样技术对锥栗木质部进行连续监测, 采用广义可加模型拟合生长过程, 并利用混合效应模型分析木质部形成与气候因子的关系。结果表明, 鼎湖山锥栗木质部在 2015 年几乎保持全年生长, 呈现显著的季节性差异。在 doy200 (200 days of year)之前木质部快速生长(生长季前期), doy300 之后(生长季后期)生长速率出现下降趋势。生长季前期的木质部生长速率与温度、光合有效辐射存在显著正相关关系, 生长季后期木质部生长速率与气候因子之间的相关关系并不显著。这说明中国南亚热带阔叶树种锥栗木质部形成及其调节机制具有季节性差异, 反映了木质部形成对环境的适应性。

关键词: 亚热带; 锥栗; 木质部形成; 气候; 相关关系

doi: 10.11926/jtsb.4204

Xylem Formation and Response to Climate of *Castanea henryi* in Dinghushan Mountain

WANG Jie^{1,2,3}, YU Bi-yun^{1,2,3}, HUANG Jian-guo^{1,2*}

(1. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems; Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany; South China Botanical Garden; Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Center for Plant Ecology, Core Botanical Garden; Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Xylem growth of trees plays an important role in slowing global warming. In order to understand the intra-annual xylem growth dynamics of subtropical *Castanea henryi* and its response to climate in Dinghushan mountain in south China, the xylem of *C. henryi* was continuously monitored by microcore sampling technology, the xylem growth in 2015 was fitted by generalized additives models, and the relationship between the xylem growth rate and climate factors was analyzed by using mixed-effect models. The results showed that xylem growth of *C. henryi* in Dinghushan Mountain kept almost whole year of 2015, and showed significant seasonal differences. The xylem grew rapidly before 200 days of 2015 (early growing season), and showed a down trend in growth rate after 300 days of 2015 (late growing season). The xylem growth rate during early growing season was positively correlated with temperature and photosynthetically active radiation, but that between xylem growth rate and climate factors during late growing season was not significant. So, it was reflected that there were seasonal differences in xylem formation and its regulating mechanism of south subtropical broad-leaved tree *C. henryi* of China, showing the adaptability of xylem formation to the environment. These could provide data support for deeply understanding and predicting of trees growth in subtropical forest ecosystem under the background of climate change.

收稿日期: 2020-02-13 接受日期: 2020-04-22

基金项目: 科技基础条件建设领域基金项目(2019B121202007); 国家自然科学基金项目(31570584)资助

This work was supported by the Projects for the field of Construction of Basic Scientific and Technological Conditions (Grant No. 2019B121202007); and the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31570584).

作者简介: 王婕, 硕士研究生, 主要从事森林生态学研究。E-mail: wangjie@scbg.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: huangjg@scbg.ac.cn

Key words: Subtropical zone; *Castanea henryi*; Xylem formation; Climate; Correlation

森林生态系统在全球碳循环中起着关键作用,被认为是有助于缓解气候变化的重要碳汇^[1]。近年来温度的持续上升和干旱的加剧,导致了森林的大面积死亡^[2]。因此,弄清气候变暖对森林生态系统的影响,对预测气候变暖背景下森林生态系统可能发生的变化具有重要意义。树木作为森林生态系统的重要组成部分,其生长过程是一个重要的固碳过程,能直接影响森林群落组成和演替变化,进而影响森林生态系统的发展和变化^[3]。木质部形成是树木长期碳汇的重要过程且易受到环境因素的影响^[4]。通过对西伯利亚北部针叶树的年际木质部形成及其与气候因子关系的研究,表明春季早期升温与年际木质部形成呈正相关^[5]。而另一研究表明,在季节性干旱的热带森林中,水分是木质部形成的主要驱动因素^[6]。因此,在不断变化的环境条件下,木质部的形成与气候间的相互作用对评估气候变化下森林的生产力和碳储量具有重要意义。

树木木质部生长的监测对于了解森林生产力和气候变化的关系具有十分重要的作用^[7]。近年来,相比于其他采样方法,微树芯采样技术对树木破坏性小、可连续采样,并能观察到高质清晰的样品,因此已被广泛应用于树木木质部生长监测的研究。Rossi 等^[8]利用微树芯采样技术建立了能预测全球变暖背景下木质部活动开始、结束的时间以及持续变化时间的模型;Huang 等^[9]利用微树芯采样技术首次建立了定量树木初级生长与次级生长关系的混合效应模型,为更准确预测森林生态系统生产力和碳平衡提供科学与理论依据。可见,微树芯采样技术是研究树木木质部形成及其影响因素的有效方法。

北半球中高纬度地区的森林是一个巨大的碳汇,有助于延缓全球变暖的进程。因此,前人的研究多集中于北半球的中高纬度高海拔地区,亚热带地区树木生长的研究较少涉及。温带和北寒带地区的气候具有明显的季节性差异,树木生长也表现出明显的生长季和非生长季。Gricar 等^[10]加热挪威云杉(*Picea excels*)的木质部,结果表明温度只在生长季开始时对树木生长有促进作用,而在生长季后期则无显著作用,说明树木生长在生长季前期和生长季后期存在一定差异。中国南部亚热带地区森林生态系统的平均净生产力(NEP)占全球的 8%,面积占全球的近 6%^[11],是全球重要的碳汇^[12]。目前,中国南部亚热带地区的

森林树木的木质部形成及其对气候变化的响应尚不明确,解决这一问题对预测未来气候变化背景下该地区森林生态系统的动态过程具有重要意义。

阔叶林尤其是常绿阔叶林是亚热带地区的地带性植被,常绿阔叶树种在亚热带森林演替后期基本占主导地位^[13]。阔叶树地下根系复杂,更能充分吸收水分,涵养水源。常绿阔叶林树种丰富,生态系统的复杂和多样性孕育着丰富的物种多样性和基因多样性,因此,无论是在蓄水固土、物种保存还是环境保护方面阔叶树都比针叶树更有优势^[14]。锥栗(*Castanea henryi*)是壳斗科(Fagaceae)栗属植物,鼎湖山针阔叶混交林的主要建群种和优势树种之一,也是我国特有的果材两用树种,其本身具有十分重要的生态和经济价值^[15]。亚热带由于气候温和,树木(尤其是阔叶树)连续生长导致年轮界限不清晰,传统的树木年轮学方法难以对其进行准确的定年,本研究利用微树芯采样技术,从微观角度尝试模拟阔叶树锥栗木质部在 2015 年的年内生长动态,并分析其对气候的响应,为该地区森林的长期监测提供基础资料,也为自然保护区森林的保护与管理提供理论依据。

1 研究区概况

研究区位于广东省鼎湖山国家级自然保护区(112°30'39"~112°33'41" E, 23°09'21"~23°11'30" N),受南亚热带季风湿润气候影响,年平均气温为 20.9℃,其中,最冷月 1 月平均气温为 12.0℃,最热月 7 月平均气温为 28.0℃,全年总降水量达 1 956 mm 并有明显的干湿季,湿季主要集中在 4-9 月,干季主要集中在 10 月到次年 3 月,年均相对湿度为 80.8%,年均蒸发量为 1 115 mm^[16]。鼎湖山主要植被类型为季风常绿阔叶树、针阔叶混交林和马尾松林。本研究样地设置在针阔叶混交林中,研究对象为锥栗,土壤类型为强酸性土,土壤有机质含量与土壤养分含量都较高^[17]。

2 材料和方法

2.1 野外采样和气象数据获取

在鼎湖山针阔叶混交林选择 3 个采样点(图 1),

海拔分别为 58 (样点 1)、214 (样点 2) 和 333 m (样点 3)。每个采样点选择 3~5 棵生长状况良好且无病虫害的锥栗为研究对象, 从 2015 年年初开始, 每 2 周用微采样技术进行 1 次树木微样芯采集, 方法是利用微型生长锥(trephor)在树干离地 1~1.3 m 的高度沿螺旋上升进行采集^[18], 2015 年野

外总共采集到 325 个锥栗微树芯样本。同时, 通过鼎湖山的气象观测站(112°30'39"~112°33'41" E, 23°09'21"~23°11'30" N)获取 2015 年样地的日最高温(°C)、日最低温(°C)、日均相对湿度(%)、日降雨量(mm)以及光合有效辐射[$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]等气象数据。



图1 试验样地地理位置示意图

Fig. 1 Location of experimental sites

2.2 微树芯样本处理

将野外采集的样本先放入软化剂(体积比为甘油:无水乙醇:蒸馏水=1:2:3)中软化, 然后逐一放入 90%乙醇(1.5 h)、90%乙醇(1.5 h)、95%乙醇(1 h)、无水乙醇(1 h)、无水乙醇(1 h)中脱水; 再放入纯柠檬烯溶液中透明处理 3 次, 每次处理 2 h。将透明样品放入纯石蜡溶液 2 h, 共 3 次, 使石蜡完全取代样本中的透明剂, 最后经过包埋、冷冻, 在轮转切片机上切割并制成 8~10 μm 厚的切片。将干燥后的切片依次放入纯柠檬烯(共 2 次)和无水乙醇(共 2 次)中脱蜡, 每次 20 min; 然后切片用焦油

紫染液进行染色(体积比为 0.6%焦油紫染液:蒸馏水=1:1), 置于显微镜下观察, 利用 LAS V 4.6 软件测量木质部的径向生长长度, 观测的指标为木质部年内形成总长度, 包含增大期、增厚期和成熟期 3 个时期细胞的总径向生长长度。每个样片沿木质部形成的径向方向随机重复测量 3 次并取平均值, 减小因测量产生的误差^[19]。

2.3 数据处理

传统的 Gompertz 函数能较好地拟合木质部的“S”型生长动态, 对非“S”型的木质部生长动态拟合

程度较低,而广义可加模型(GAMs)是数据驱动的模式,可以更好地对原始数据进行拟合^[9]。因此本研究选用 GAMs 来拟合木质部的形成动态。GAMs 方程为: $y=f(w)$, 式中, y 为响应变量(新形成的木质部每两周的生长长度), w 为木质部宽度即生长量, f 为平滑函数。

为进一步了解锥栗年内生长状况,计算锥栗的生长速率,即每棵树每 2 周木质部的生长速率: $R_i=W_i-W_{i-2}$, 式中, R 为第 i 周木质部生长速率; W_i 和 W_{i-2} 分别为当周和其前两周木质部的生长量。本研究根据生长速率的峰值,将生长季分为生长季前期和生长季后期两个时间段。生长季前期为生长开始到最大生长率的日期,生长季后期定义为最大生长速率日期到生长季结束。

首先,用混合模型分析树木生长动态是否在不同样点间存在显著差异, $Y_{ije}=\alpha+\beta_1S_{ij}+\varepsilon_{ij}$, 其中, Y_{ij} 是样点 e 第 i 棵树在第 j 周的木质部生长速率, α 是截距, S 为固定因子样点, ε_{ij} 是误差项。然后,计算采样前两周对应的平均温度、累计降雨量、相对湿度、累计有效辐射,并采用混合模型探索木质部生长速率与对应时间段气候因子的关系。考虑到环境因子间的共线性,本研究建立了 4 个模型,分别探索全年尺度上平均温度、累计降雨量、相对湿度和累计光合有效辐射对木质部生长的影响, $Y_{ij}=\alpha+\beta_1X_{ij}+\varepsilon_{ij}$, 其中, Y_{ij} 是第 i 棵树在第 j 周的木质部生长速率, α 是截距, X_{ij} 代表第 i 棵树在第 j 周的气候因子, ε_{ij} 是误差项。同时,用同样的方法探索在生长季前期和后期,木质部生长与气候之间的关系。

用 R 3.5.0 进行数据处理并采用 sigmaplot 13.0 软件画图。

3 结果和分析

3.1 木质部年内生长动态

通过镜下观察切片,锥栗木质部生长的起始时间早于观测的时间,即在 2015 年 doy70 (70 days of year) (3 月初)木质部已经开始生长。3 个样点监测的目标树木木质部的年内生长动态均显示,锥栗木质部均持续缓慢生长(图 2),其中样点 1 的木质部生长开始时间最早,约为 2015 年的 doy70 (3 月初),样点 2 的稍晚于样点 1,约在 2015 年 doy90 (3 月底),样点 3 的最晚,约在 doy100 (4 月初)。

混合模型分析表明,样点作为固定因子不显

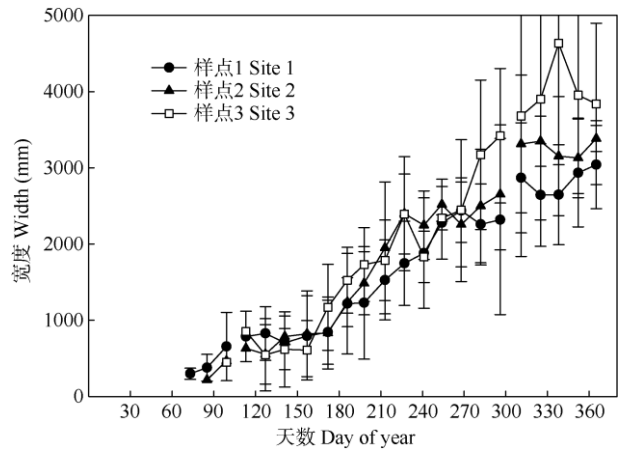


图 2 2015 年 3 个样点锥栗木质部的累积生长动态

Fig. 2 Dynamic changes in annual cumulative growth of *Castanea henryi* xylem at three sites in 2015

著,说明树木生长状况在不同的海拔没有显著差异。通过 GAMs 拟合树木的木质部生长动态,拟合精度高达 95%。鼎湖山锥栗木质部在 doy70 左右开始迅速生长,在 doy100~doy150 的生长速率趋于平缓,doy150 后锥栗再次迅速生长,直至 2015 年 12 月底依旧缓慢生长(图 3)。

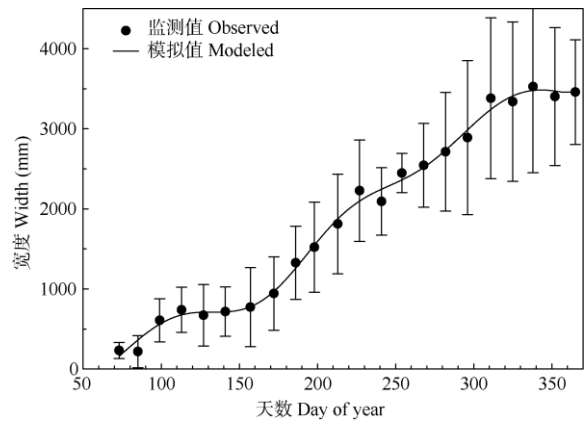


图 3 GAMs 拟合的锥栗木质部 2015 年内的累积生长

Fig. 3 Annual cumulative growth of *Castanea henryi* xylem in 2015 with GAMs fit

用 GAMs 模型拟合锥栗生长速率,拟合度较低,仅为 50%,这可能是由于树木之间的生长速率差异较大导致的。尽管如此,仍然可以看到锥栗木质部生长速率呈现明显的季节性差异。在 doy70~doy200 期间,木质部迅速生长,在 200 d 左右生长速度达到最大值,而后逐渐趋于平缓,300 d 之后下降,但仍以较缓慢的速度生长(图 4)。因此本研究

中将 doy200 作为一个分界点, 将 doy200 之前界定为锥栗木质部生长季前期, doy200 之后界定为锥栗木质部生长季后期。

3.2 气候因子

2015 年的样地气象数据表明(图 5), 温度和

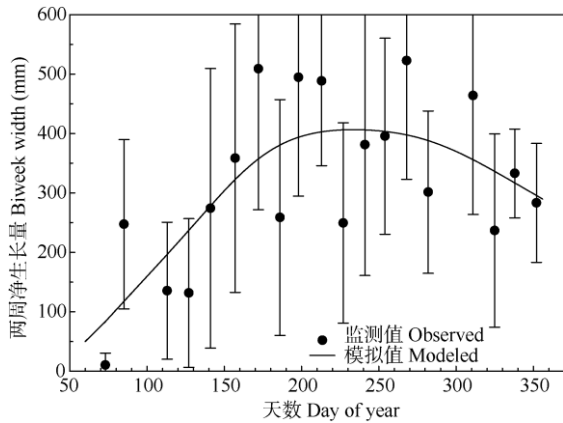


图 4 GAMs 拟合的锥栗木质部 2015 年内生长速率

Fig. 4 Annual growth rate of *Castanea henryi* xylem in 2015 with GAMs fit

光合有效辐射呈现明显的先升后降的变化趋势。doy150 之后的温度、降水都增加。2015 年夏季最高温在 7 月 1 日(doy182), 达 38.3℃; 全年降雨量有明显的干湿季之分, 湿季集中在 4-9 月, 10 月 4 日的降雨量最大, 为 120.4 mm; 年平均相对湿度为 78.8%; 6 月 20 日的光合有效辐射最高, 为 50.902 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

3.3 木质部径向生长对气候因子的响应

通过混合模型分析锥栗木质部生长速率在整年尺度和生长季早期和晚期对气候的响应关系。结果表明(表 1), 在整年尺度上, 木质部生长速率与日照时长存在极显著的相关关系($P < 0.001$), 与平均温度存在显著的相关关系。从表 2 可见, 生长季前期锥栗木质部生长速率与平均温度、光合有效辐射均存在极显著的相关关系($P < 0.001$); 而生长季后期的木质部生长速率与平均温度、总降水量、年均相对湿度和有效光合辐射均不存在显著的相关关系(表 3)。

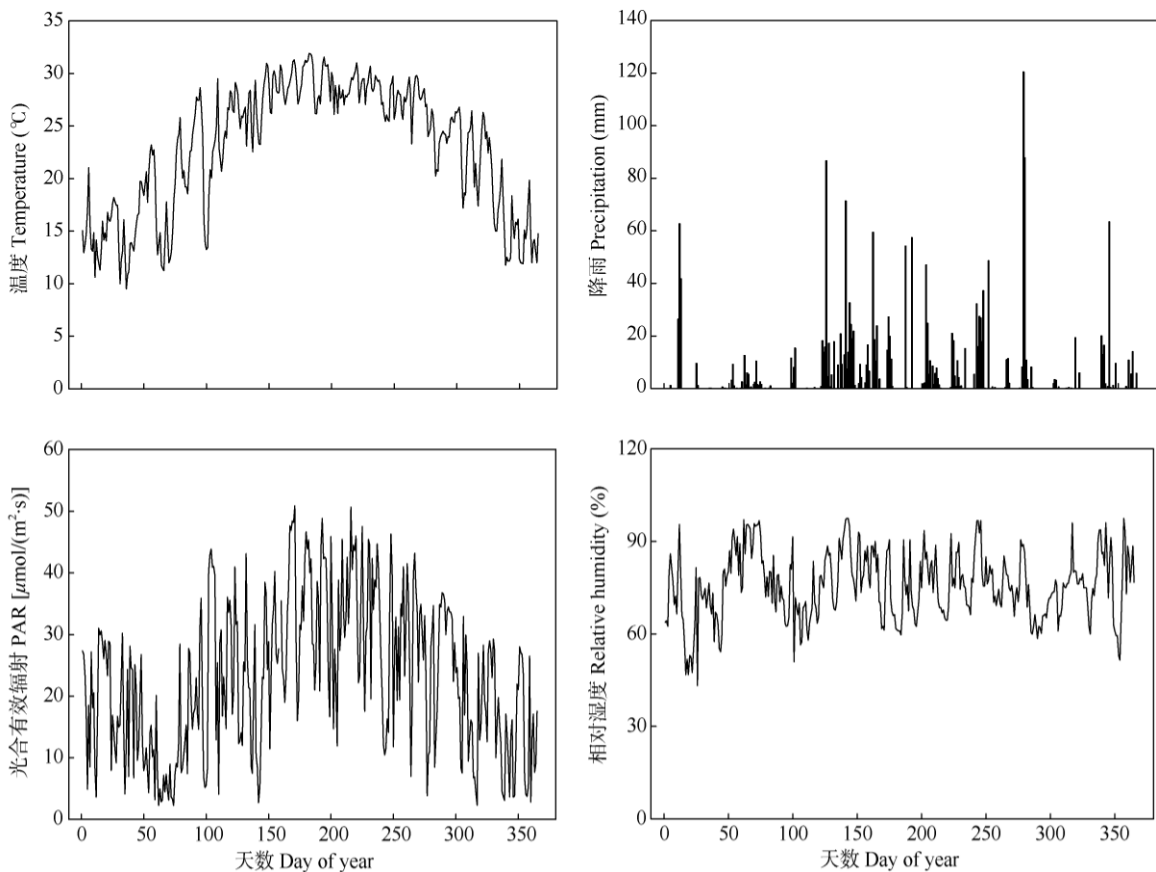


图 5 2015 年鼎湖山样地气候信息

Fig. 5 Climate information of Dinghu Mountain in 2015

表 1 利用混合模型分析锥栗木质部年内生长速率与气候因子的关系

Table 1 Relationship between annual xylem growth rate of *Castanea henryi* and climate factors by using mixed-effect models

	模型 1 Model 1	模型 2 Model 2	模型 3 Model 3	模型 4 Model 4
固定效果 Fixed effect				
截距 Intercept	114.97(69.25)	22.85(141.91)	342.61(44.51)	611.47(266.28)
光合有效辐射 Photosynthetically available radiation	1.11(0.31)**			
温度 Temperature		11.67(5.31)*		
降雨 Precipitation			-0.08(0.16)	
相对湿度 Relative humidity				-3.74(3.47)
随机效应 Random effect				
截距 Intercept	46.55	41.47	30.97	31.26
残差 Residual	149.51	161.15	170.24	168.48
模型拟合 Model fit				
边际 R^2 Marginal R^2	0.20	0.09	0.005	0.02
条件 R^2 Conditional R^2	0.27	0.14	0.037	0.05
赤池信息准则 AIC	591.46	592.16	603.46	596.46
贝叶斯信息准则 BIC	598.60	299.30	610.59	603.60

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.001$ 。模型 1: 光合有效辐射; 模型 2: 温度; 模型 3: 降雨量; 模型 4: 相对湿度。下表同。

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.001$. Model 1: Photosynthetically available radiation; Model 2: Temperature; Model 3: Precipitation; Model 4: Relative humidity. The same is following Tables.

表 2 利用混合模型分析锥栗木质部生长季前期生长速率与气候因子的关系

Table 2 Relationship between xylem growth rate of *Castanea henryi* in early growth season and climate factors by using mixed-effect models

	模型 1 Model 1	模型 2 Model 2	模型 3 Model 3	模型 4 Model 4
固定效果 Fixed effect				
截距 Intercept	3.66(92.48)	-450.19(235.60)	318.69(62.45)	637.41(329.30)
光合有效辐射 Photosynthetically available radiation	1.42(0.40)**			
温度 Temperature		27.25(8.52)**		
降雨 Precipitation			-0.14(0.24)	
相对湿度 Relative humidity				-4.62(4.35)
随机效应 Random effect				
截距 Intercept	49.49	51.87	0.02	0.02
残差 Residual	154.05	159.02	197.10	193.57
模型拟合 Model fit				
边际 R^2 Marginal R^2	0.34	0.30	0.01	0.05
条件 R^2 Conditional R^2	0.40	0.37	0.01	0.05
赤池信息准则 AIC	282.33	277.61	292.60	286.06
贝叶斯信息准则 BIC	286.31	281.59	296.58	290.04

4 结论和讨论

4.1 木质部年内生长动态

树木木质部的生长量由生长季长度和生长速率共同决定,即使是有着相同的生长量,也可能有不同的生长机制,较短的生长季和较快的生长速率或较长的生长季和较慢的生长速率可以产生相同的生长量。大量研究表明,在温带和北寒带地区,树木木质部生长季一般为 4-9 月,木质部年内形成动

态呈“S”型生长曲线^[7,20]。相比于温带和寒带,我国亚热带全年温度较高且降雨充沛,因此树木生长季长度更长。本研究中,锥栗的径向生长开始时间早于 3 月,12 月底仍保持一定速率的生长,呈现出一种几乎全年生长的模式。这和当地的针叶树马尾松 (*Pinus massoniana*) 相似,验证了中国亚热带地区树木均具有较长的生长季的结论。生长季的延长对木质部的生长量有促进作用^[21],从而可以进一步促进森林的固碳作用。

表3 利用混合模型分析锥栗木质部生长季后期生长速率与气候因子的关系

Table 3 Relationship between xylem growth rate of *Castanea henryi* in late growth season and climate factors by using mixed-effect models

	模型 1 Model 1	模型 2 Model 2	模型 3 Model 3	模型 4 Model 4
固定效果 Fixed effect				
截距 Intercept	215.09(95.04)	222.75(159.39)	360.17(54.18)	747.86(618.06)
光合有效辐射 Photosynthetically available radiation	0.81(0.50)			
温度 Temperature		5.55(6.29)		
降雨 Precipitation			0.004(0.22)	
相对湿度 Relative humidity				-5.00(7.98)
随机效应 Random effect				
截距 Intercept	23.35	8.06	0.01	0.01
残差 Residual	136.30	142.54	145.17	143.89
模型拟合 Model fit				
边际 R^2 Marginal R^2	0.09	0.03	1.64	0.01
条件 R^2 Conditional R^2	0.12	0.03	1.64	0.01
赤池信息准则 AIC	301.47	298.12	305.53	298.03
贝叶斯信息准则 BIC	305.83	302.48	309.90	302.39

之前的研究对生长季长度关注较多,然而最新研究表明,生长速率是最后生长的最终决定因素。通过敏感性分析探索青藏高原海拔梯度上祁连圆柏(*Juniperus przewalskii*)木质部的生长物候期,表明木质部生长和生长速率以及生长季长度相关,而生长速率起到决定作用^[22]。木质部的生长速率具有较强的弹性,可以通过调节使树木适应环境的变化。本研究中,木质部的生长速率呈现显著的季节性差异,并且对气候因子的响应也不同,说明亚热带树木木质部的生长动态具有较强的灵活性。

之前的研究表明,不同海拔梯度引发的温度差异,会引发树木木质部生长差异^[22]。然而,本研究中3个海拔的锥栗生长季长度和生长量均无显著差异,这可能是由于本研究的海拔差异较小,约为100 m,并不能引起树木木质部生长模式和生长量的改变。

4.2 木质部生长对气候的季节性响应差异

木质部的形成是一个很复杂的过程,既受内因的控制(遗传基因、个体的发育状况、碳水化合物、激素等)^[23],也受到外部环境的影响,如温度,降雨,光合有效辐射等^[5]。同时,这些因子对树木的生长具有滞后效应,木质部生长及其形成过程都取决于当年及生长季前期的许多气候因子(如温度、降水、光照时长和CO₂浓度等)的影响,且这种影响对木质部的形成及树木生长是十分重要的^[24]。这种滞后效应大多数是通过影响可溶性碳水化合物的

积累,从而影响树木生长,说明碳水化合物对树木生长具有重要的调节作用^[25]。由于气候因子和树木内在因子处于波动状态,树木的生长动态也表现出不同的季节性差异。大量的研究表明,生长季开始时期主要受到外在因子的影响,而生长季结束时期更多受到内在因子的影响。Luo等^[26]通过同步监测急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)和方枝柏(*Juniperus saltuaria*)的径向生长和植物氮循环动态,认为在夏至日左右,植物通过调节叶片营养的周转,从而使得氮利用效率和光合效率达到最大值;同时,在生长季前期,树木的径向生长受到温度的限制作用;而在生长季后期,这种限制作用减弱甚至消失。这表明树木可以通过生物钟的作用,使植物内部的资源循环和外界环境相匹配,而达到最优化生长。地中海地区夏季干旱时,植物通过落叶来降低水分消耗,并且形成层停止分裂;当水分条件满足时,形成层开始二次分裂,这种“双峰型”的木质部形成动态也展现了明显的季节差异,显示了树木生长对环境的适应^[27]。因此,我们应更加深入研究树木生长的季节性差异,从而全面了解树木的生长机制以及对环境的适应。

4.3 生长季前期生长机制

在温带和北方森林,普遍认为温度是控制春季树木径向生长的重要因素^[19],然而温度对树木生长的促进作用是非线性的,当温度超过一定阈值,树木的呼吸作用也会增强,从而导致累积的光合产物

下降,进而抑制树木生长。在树木生长季早期,温度对树木径向开始生长有着积极的促进作用^[28]。兴安落叶松(*Larix gmelinii*)与气候因子的响应研究表明,5月气温升高有利于树木的发芽,使落叶松叶片快速生长,进而促进木质部的生长,易形成宽轮^[29]。本研究结果验证了温度对树木生长的促进作用,说明即使在亚热带,全年温度较高,但在生长季早期,温度仍然是限制因子,适宜温度的提高能显著促进树木生长。

较长的日照时间意味着较长的光合作用时间,能显著促进光合产物的积累,从而促进树木生长。大量研究表明,光照对木质部细胞的生成量有着重要的影响。欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)的光合速率在光照时长最长的6月达到最大值,从而显著促进了木质部细胞的生长^[30]。Huang等^[31]对中国南亚热带马尾松木质部的形成进行了连续监测,树木在干季(9-11月)的生长明显比湿季更旺盛,表明在水热充足的亚热带,马尾松的生长更多是受净光合能量的影响。本研究结果与其一致,说明在亚热带,温度和光周期决定的光合产物积累为木质部生长提供了重要的能量,进一步决定了木质部生长。

水分可以通过维持细胞膨压来参与植物的生理活动,从而调节树木的生长。Deslauriers等^[32]报道水分是调节黑云杉(*Picea mariana*)幼苗树干形成层活动的主要限制因子。然而,本研究结果表明锥栗年内木材的生长速率与降雨量或相对湿度之间没有显著的相关关系,这表明降水不是鼎湖山锥栗生长的限制因素,这可能是由于亚热带的湿季降雨充足,充裕的降水渗透到土壤底层,即使到了干季,也可以被树木根系利用;另外,亚热带的树木已经充分适应了当地环境,在干季可以通过调节蒸腾作用等来控制水分的输出,从而保证树木生长所需水分。

4.4 生长季后期生长机制

在生长季后期,气候因子对树木生长没有显著影响,说明木质部生长很可能受到内在因子(如光合作用产物、碳水化合物等)的调控。一般而言,树木的碳汇呈现出季节性动态,在生长季早期,树木通过光合作用固定的碳用于树木生长;而在生长季后期,光合作用固定的碳开始积累,用于树木下一年的生长,尤其对于环孔材,次年春季需要产生大导管,从而完成水分运输的功能。而大导管的产生需

要消耗大量能量,春季刚开始,叶片光和能力较弱,因此,树木的生长主要依赖于上一年积累的碳水化合物^[9,33]。因此对于树木而言,即使有充足的碳汇,碳的可利用性也受到树木的发育阶段和环境因子的限制^[34-35]。Huang等^[9]对加拿大魁北克北部针叶林对香脂冷杉(*Abies balsamea*)和黑云杉进行连续监测(2010-2013年),认为针叶发芽之前木质部形成的主要动力来源是上一年储存的能量和碳,而针叶发芽后新合成的光合作用产物才是木质部生长所需的能量来源。本研究中,生长季后期木质部生长速率与气候因子之间的相关关系并不显著,说明生长季后期光合作用合成的碳一部分用于树木木质部的生长,而另一部分用于储存,以供次年树木的生长。因此,这一机制导致与光合作用直接相关的气候因子对树木生长的影响不显著。碳水化合物作为树木生长的重要因子,其季节性动态对于树木发育有调节作用,应加强该方面的研究,从而更好地揭示树木生长的内在调节机制。

参考文献

- [1] BONAN G B. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests [J]. *Science*, 2008, 320(5882): 1444-1449. doi: 10.1126/science.1155121.
- [2] PIAO S L, NAN H J, HUNTINGFORD C, et al. Evidence for a weakening relationship between interannual temperature variability and northern vegetation activity [J]. *Nat Commun*, 2014, 5: 5018. doi: 10.1038/ncomms6018.
- [3] AITKEN S N, YEAMAN S, HOLLIDAY J A, et al. Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations [J]. *Evol Appl*, 2008, 1(1): 95-111. doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x.
- [4] ROSSI S, ANFODILLO T, ČUFAR K, et al. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the northern hemisphere [J]. *Glob Change Biol*, 2016, 22(11): 3804-3813. doi: 10.1111/gcb.13317.
- [5] VAGANOV E A, HUGHES M K, KIRDYANOV A V, et al. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia [J]. *Nature*, 1999, 400(6740): 149-151. doi: 10.1038/22087.
- [6] BORCHERT R. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees [J]. *IAWA J*, 1999, 20(3): 239-247. doi: 10.1163/22941932-90000687.
- [7] DESLAURIERS A, MORIN H, BEGIN Y. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada) [J]. *Can J For Res*, 2003, 33(2): 190-200. doi: 10.1139/x02-178.

- [8] ROSSI S, MORIN H, DESLAURIERS A, et al. Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming [J]. *Glob Change Biol*, 2011, 17(1): 614–625. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02191.x.
- [9] HUANG J G, DESLAURIERS A, ROSSI S. Xylem formation can be modeled statistically as a function of primary growth and cambium activity [J]. *New Phytol*, 2014, 203(3): 831–841. doi: 10.1111/nph.12859.
- [10] GRIČAR J, ZUPANČIČ M, ČUFAR K, et al. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in the stem of Norway spruce (*Picea abies*) [J]. *Ann Bot*, 2006, 97(6): 943–951. doi: 10.1093/aob/mcl050.
- [11] KEENAN R J, REAMS G A, ACHARD F, et al. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015 [J]. *For Ecol Manage*, 2015, 352: 9–20. doi: 10.1016/j.foreco.2015.06.014.
- [12] LI Y Y, ZHOU G Y, HUANG W J, et al. Potential effects of warming on soil respiration and carbon sequestration in a subtropical forest [J]. *Plant Soil*, 2016, 409(1/2): 247–257. doi: 10.1007/s11104-016-2966-2.
- [13] HOU Y N, WU H L. Using nonlinear regression method to develop allometric equations for aboveground biomass estimate of three evergreen broadleaved tree species in subtropical China [J]. *J CS Univ For Technol*, 2016, 36(12): 98–101, 107. doi: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2016.12.017.
侯燕南, 吴惠俐. 非线性回归方法建立亚热带常绿阔叶树种地上生物量相对生长方程 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2016, 36(12): 98–101, 107. doi: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2016.12.017.
- [14] JIA H Y, NONG R H. Big tree transplant technology of *Manglietia glauca* [J]. *Guangxi For Sci*, 2006, 35(1): 34–35. doi: 10.3969/j.issn.1006-1126.2006.01.010.
贾宏炎, 农瑞红. 灰木莲大树移植技术 [J]. *广西林业科学*, 2006, 35(1): 34–35. doi: 10.3969/j.issn.1006-1126.2006.01.010.
- [15] LIU Y J, PENG X B, YAO L W, et al. Species diversity under agroforestry ecosystem of *Castanea henryi* stand and chinese herbal [J]. *J Zhejiang For Sci Technol*, 2018, 38(5): 81–86. doi: 10.3969/j.issn.1001-3776.2018.05.014.
刘跃钧, 彭小博, 姚理武, 等. 不同林药复合经营模式对锥栗林下物种多样性的影响 [J]. *浙江林业科技*, 2018, 38(5): 81–86. doi: 10.3969/j.issn.1001-3776.2018.05.014.
- [16] HUANG D W, ZHANG D Q, ZHOU G Y, et al. Characteristics of dominant tree species stem sap flow and their relationships with environmental factors in a mixed conifer-broadleaf forest in Dinghushan, Guangdong Province of south China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, 23(5): 1159–1166. doi: 10.13287/j.1001-9332.2012.0191.
黄德卫, 张德强, 周国逸, 等. 鼎湖山针阔叶混交林优势树种树干液流特征及其与环境因子的关系 [J]. *应用生态学报*, 2012, 23(5): 1159–1166. doi: 10.13287/j.1001-9332.2012.0191.
- [17] LIU Y, ZHOU G Y, CHU G W, et al. Seasonal dynamics of soil acidity and nutrient contents under coniferous and broad-leaved mixed forest at Dinghushan [J]. *Ecol Environ*, 2005, 14(1): 81–85. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2005.01.017.
刘艳, 周国逸, 褚国伟, 等. 鼎湖山针阔叶混交林土壤酸度与土壤养分的季节动态 [J]. *生态环境*, 2005, 14(1): 81–85. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2005.01.017.
- [18] ROSSI S, ANFODILLO T, MENARDI R. Trephor: A new tool for sampling microcores from tree stems [J]. *IAWA J*, 2006, 27(1): 89–97. doi: 10.1163/22941932-90000139.
- [19] ROSSI S, DESLAURIERS A, ANFODILLO T, et al. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers [J]. *New Phytol*, 2008, 177(1): 199–208. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02235.x.
- [20] WODZICKI T J. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. [J]. *J Exp Bot*, 1971, 22(72): 670–687. doi: 10.1093/jxb/22.3.670.
- [21] ROSSI S, GIRARD M J, MORIN H. Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production [J]. *Glob Change Biol*, 2014, 20(7): 2261–2271. doi: 10.1111/gcb.12470.
- [22] ZHANG J Z, GOU X H, PEDERSON N, et al. Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region [J]. *Tree Physiol*, 2018, 38(6): 840–852. doi: 10.1093/treephys/tpx160.
- [23] PLOMION C, LEPROVOST G, STOKES A. Wood formation in trees [J]. *Plant Physiol*, 2001, 127(4): 1513–1523. doi: 10.1104/pp.010816.
- [24] GUO X L, YU B Y, ZHANG S K, et al. Research progresses on xylem formation dynamics and its regulation mechanism [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2019, 27(5): 541–547. doi: 10.11926/jtsb.4101.
郭霞丽, 余碧云, 张邵康, 等. 树木木质部生长动态及其调节机制研究进展 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(5): 541–547. doi: 10.11926/jtsb.4101.
- [25] CHENG R M, LIU Z B, FENG X H, et al. Advances in research on the effect of climatic change on xylem growth of trees [J]. *Sci Silv Sin*, 2015, 51(6): 147–154. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150618.
程瑞梅, 刘泽彬, 封晓辉, 等. 气候变化对树木木质部生长影响的研究进展 [J]. *林业科学*, 2015, 51(6): 147–154. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150618.
- [26] LUO T X, LIU X S, ZHANG L, et al. Summer solstice marks a seasonal shift in temperature sensitivity of stem growth and nitrogen-use efficiency in cold-limited forests [J]. *Agric For Meteorol*, 2018, 248: 469–478. doi: 10.1016/j.agrformet.2017.10.029.
- [27] VIEIRA J, CAMPELO F, ROSSI S, et al. Adjustment capacity of

- maritime pine cambial activity in drought-prone environments [J]. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0126223. doi: 10.1371/journal.pone.0126223.
- [28] GRIČAR J, ZUPANČIČ M, ČUFAR K, et al. Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce [J]. *Wood Sci Technol*, 2007, 41(6): 463–475. doi: 10.1007/s00226-006-0109-2.
- [29] WANG L L, SHAO X M, HUANG L, et al. Tree-ring characteristics of *Larix gmelinii* and *Pinus sylvestris* var. *mongolica* and their response to climate in Mohe, China [J]. *Acta Phytocol Sin*, 2005, 29(3): 380–385. doi: 10.17521/cjpe.2005.0050.
- 王丽丽, 邵雪梅, 黄磊, 等. 黑龙江漠河兴安落叶松与樟子松树轮生长特性及其对气候的响应 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 380–385. doi: 10.17521/cjpe.2005.0050.
- [30] MICHELOT A, SIMARD S, RATHGEBER C, et al. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics [J]. *Tree Physiol*, 2012, 32(8): 1033–1045. doi: 10.1093/treephys/tps052.
- [31] HUANG J G, GUO X L, ROSSI S, et al. Intra-annual wood formation of subtropical Chinese red pine shows better growth in dry season than wet season [J]. *Tree Physiol*, 2018, 38(8): 1225–1236. doi: 10.1093/treephys/tpy046.
- [32] DESLAURIERS A, HUANG J G, BALDUCCI L, et al. The contribution of carbon and water in modulating wood formation in black spruce saplings [J]. *Plant Physiol*, 2016, 170(4): 2072–2084. doi: 10.1104/pp.15.01525.
- [33] BARBAROUX C, BRÉDA N. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees [J]. *Tree Physiol*, 2002, 22(17): 1201–1210. doi: 10.1093/treephys/22.17.1201.
- [34] KÖRNER C. Plant CO₂ responses: An issue of definition, time and resource supply [J]. *New Phytol*, 2006, 172(3): 393–411. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01886.x.
- [35] HYVÖNEN R, ÅGREN G I, LINDER S, et al. The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: A literature review [J]. *New Phytol*, 2007, 173(3): 463–480. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.01967.x.