

DOI: 10.5846/stxb201406291339

刘玉佳, 朱良军, 苏金娟, 王晓春. 模拟降水减少对帽儿山地区兴安落叶松径向生长的影响. 生态学报, 2015, 35(13): 4527-4537.

Liu Y J, Zhu L J, Su J J, Wang X C. Impact of decreasing precipitation on *Larix gmelinii* radial growth in Maoershan, Xiaoxing'an Mountain, China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(13): 4527-4537.

模拟降水减少对帽儿山地区兴安落叶松径向生长的影响

刘玉佳, 朱良军, 苏金娟, 王晓春*

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘要:以 2004 年在小兴安岭帽儿山地区栽植的兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 为研究对象, 在 2012 年, 经过 100% 减雨、50% 减雨、冬季除雪和对照 4 种处理, 在控雨的前期 (6 月) 和后期 (8 月) 用微生长锥取样利用石蜡切片方法测量扩大细胞的径向长度和数量。在 10 月末用生长锥取样, 打磨后测量成熟管胞的径向长度和数量, 进而分析降水减少对兴安落叶松径向生长的影响。结果表明: 在帽儿山地区, 生长季温度与兴安落叶松径向生长显著正相关, 降水在生长季后期为负相关。大树芯成熟管胞测定表明, 3 块样地综合而言, 除雪组成熟管胞数量最多, 其次是对照组, 50% 减雨组和 100% 减雨组成熟管胞数量最少; 管胞径向长度在各个处理组之间差异不显著。但是, 在 3 块样地中, 成熟管胞数量和径向长度在相同处理间测定结果有差别, 样地 1 的 100% 减雨组、50% 减雨组、除雪组和对照组中成熟管胞数量随土壤湿度增加而增加, 径向管胞长度差异不明显; 样地 2 的除雪组中成熟管胞径向长度显著小于其他 3 个实验组, 而 50% 减雨组、100% 减雨组和对照组的成熟管胞径向长度和数量均差异不显著; 样地 3 中 4 个实验组的成熟管胞数量均差异不显著, 成熟管胞径向长度 100% 减雨组略小于其他 3 个实验组, 这与样地 3 遮阴较大、土壤湿度较高有关。石蜡切片的形成层扩大细胞分析表明: 在减雨处理的初期 (6 月份), 样地 3 在扩大细胞的数量上, 随着不同处理间土壤湿度的减小而减少。在减雨处理的后期 (8 月份), 样地 1 扩大细胞的数量随着不同处理间土壤湿度的减小而减少。研究结果表明降水减少会对兴安落叶松径向生长产生影响, 其影响程度取决于微环境条件的差异, 且不同时期降水减少的影响也有差异。

关键词:兴安落叶松; 年轮; 降水减少; 形成层; 切片

Impact of decreasing precipitation on *Larix gmelinii* radial growth in Maoershan, Xiaoxing'an Mountain, China

LIU Yujia, ZHU Liangjun, SU Jinjuan, WANG Xiaochun*

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: A *Larix gmelinii* forest planted in 2004 at Maoershan, Xiaoxing'an Mountain, China was taken as study materials. In 2012, the *Larix gmelinii* forest was divided into three plots and four removal precipitation treatments in each 25 m × 25 m plot: 100% rainfall removed, 50% rainfall removed, snow removal and control. To observe the effect of decreasing precipitation on radial growth of *Larix gmelinii* in cellular scale, the radial length and quantity of expansion cells were measured by using paraffin section method with micro increment borer in early June and late August. Tree-ring cores were extracted by increment borer in October, and the radial length and quantity of mature tracheids were measured to identify the impact of decreasing precipitation on *Larix gmelinii* radial growth. The results showed that the radial growth of

基金项目:国家“十二五”科技支撑项目 (2011BAD37B01); 教育部新世纪优秀人才支持计划 (NCET-12-0810); 长江学者和创新团队发展计划共同资助 (IRT1054)

收稿日期:2014-06-29; **网络出版日期:**2015-01-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangxc-cf@nefu.edu.cn

Larix gmelinii significantly positively correlated with monthly mean temperature at growing season, and negatively correlated with monthly total precipitation at the end of growing season. In terms of three plots taken together, the number of mature tracheids in snow removal treatment was the largest, followed by the control treatment, and then in 50% and 100% rainfall removal treatment. Radial length of mature tracheids, however, did not show significant difference among four treatments. Whereas the number and radial length of mature tracheids among three plots were significantly different. In plot 1, the number of mature tracheids in 100% and 50% rainfall removal treatment, snow removal treatment and control increased with the increasing of soil moisture, but the radial tracheid length did not show obviously difference. In plot 2, the radial length of mature tracheid in snow removal treatment was significantly smaller than those in other three treatments, while the radial length of mature tracheid in 50% and 100% rainfall removal treatments were not significantly different with that in control treatment. In plot 3, there was no significant difference in the radial length of mature tracheid among four treatments, except the radial length of mature tracheid in 100% rainfall removal treatment was slightly smaller than that in other three treatments. It could be caused by lots of shade and higher soil moisture in plot 3. The data of paraffin was to investigate the effects of decreasing precipitation on the number of cambium cell division and radial length from the cambium cells that expand in June and August. At the beginning of decreasing precipitation (in June), the number of expansion cells in plot 3 was decreased with the decrease of soil moisture among different treatments. At the end of decreasing precipitation (in August), the number of expansion cells in plot 1 was decreased with the decrease of soil moisture among four treatments. Our results indicated that the decrease of precipitation will produce a significant impact on radial growth of *Larix gmelinii* in Maershan, while the extent of the influence is determined by the microenvironment of tree growth. In addition, the effects of decreasing precipitation in different seasons on *Larix gmelinii* radial growth are significant differences.

Key Words: *Larix gmelinii*; tree rings; decreasing precipitation; cambium; slicing technology

近几十年来,全球气候变化已经成为国际社会关注的焦点。中国也受到气候变化的严重影响,其中之一是较为突出的北方地区干旱化^[1]。北方干旱化最主要的表现是降水(雪)减少、湖泊萎缩、河网干枯等,这些问题已经成为国民经济发展的重要障碍。2011年冬季哈尔滨、长春等地遭受了25年来最为严重的“贫雪”,据有关预测,未来几年北方地区干旱化将逐年加重^[2-3]。兴安落叶松(*Larix gmelinii*)是北方森林最为重要的树种之一,其分布面积占整个大兴安岭地区的70%以上^[4],碳储量占全国森林总碳储量的8.5%^[5],可见其在我国林业建设、全球变化和区域碳平衡中具有重要作用。兴安落叶松树干因其较大的贮量和长期存留是森林生态系统碳汇的重要组成部分,作为全球碳动态的一个因素,它可能有很大的潜力。树干生长分析已经引起越来越多的关注^[6],这其中径向生长对干旱的响应是理解全球变暖对森林碳贮量影响的一个重要内容,而树轮宽度变化和树干径向解剖特征分析是进行径向生长研究的主要手段。因此,开展极端干旱条件下兴安落叶松树干径向解剖特征变化研究,对探讨全球变化下兴安落叶松的响应、东北森林树干的碳源汇变化以及极端干旱情况下兴安落叶松的死亡机理或适应机制具有重要的意义。

干旱对树木生长的影响不是一个新的研究方向,研究方法也随着研究的深入变得多样且细化,树轮-气候关系分析以及树干生长解剖分析一直是其研究的重要手段。确定树轮生长与气候关系是用来重建气象要素的主要手段,这不仅可以得到之前的气候数据,还可以分析极端天气(如干旱)的影响并预测未来的极端天气^[7]。Duchesne 和 Houle^[8]指出温度和降了解释了树干径向生长84%的变异,并从树干生长变化中捕获了极端干旱年份。干旱对树木造成的生长影响,Hartmann 认为^[9]主要是干旱阻碍了木质部对碳水化合物的运输,以至树木碳饥渴造成伤害,严重干旱可能会导致死亡。Frankenstein 等^[10]从树木形成层的生理角度进行研究,认为温度是诱导形成层活动的主要因子,进而影响树干生长。也有学者指出,在生长季中降水则直接影响了形成层细胞分化的数量^[11]及径向长度^[12],其原因主要是节约生长本身所需要消耗的能量^[13],也可以通过提前结束径向生长来达到相同的目的^[14]。干旱对树干生长影响研究多采用温室内种植的树木幼苗进行,经

过不同程度的水分灌溉,研究树干不同时期中切片细胞的变化,来具体分析干旱对树木径向生长的影响^[15]。

在本研究中,以野外自然生长的 10 年生兴安落叶松为实验对象,尽可能在不影响其正常生长的条件下,通过人工模拟减少降水,从年轮宽度、树干成熟管胞和形成层扩大细胞的数量和径向长度等探讨:(1)不同程度的降水减少对兴安落叶松径向生长影响是否有差别?(2)冬季和夏季的降水减少如何影响兴安落叶松径向生长?(3)生长季不同时期的降水减少其作用是否有差别?

1 研究区域概况与研究方法

1.1 研究地区概况

本研究位于黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站(北纬 45°24',东经 127°28')。该地区属于长白山系支脉、张广才岭西北部的余脉,平均海拔 300 m。气候具有明显的温带大陆性季风特征,冬季寒冷干燥,夏季暖热多雨,气温的日温差和年温差较大。年降水量 629 mm,雨量集中在 7、8 月份,年蒸发量 884.4 mm;年平均气温 2.8℃,最高温度可达 32℃,最低温度为-31℃^[16]。帽儿山地区的地带性植被是阔叶红松林,目前是遭到破坏后的天然次生林。

2012 年,在 2004 年栽植的兴安落叶松林内分别设置 3 块 25 m × 25 m 的样地。每个样地内再分成 4 个 10 m × 10 m 的处理组,即:100%减雨组(E)、50%减雨组(D)、冬季除雪组(S)和对照组(C),每个处理组之间间隔 5 m,并向下挖 80 cm 用 PVC 材料隔开。100%减雨组在树冠上直接将所有降雨排在样地外,50%减雨组用有机玻璃板凹槽将 50%的降雨导出到样地外,冬季除雪组是在冬季降雪后将积雪清理到样地外(夏季与对照相同),而对照组不做任何处理(图 1)。

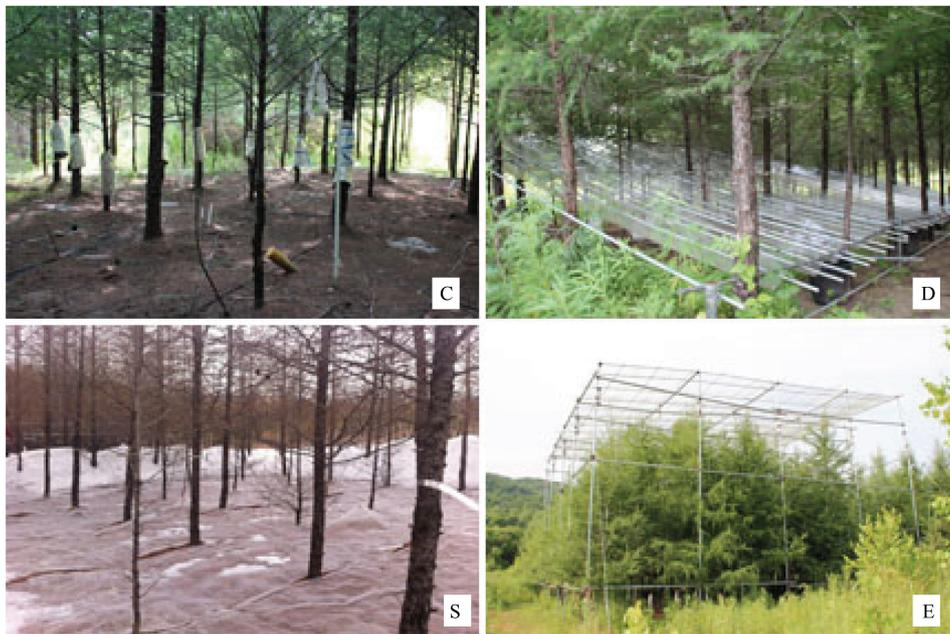


图 1 研究样地各处理组照片

Fig.1 Different treatment photos

C: 对照组,没有任何降水处理;D: 50%减雨组,从树冠下方将 50%降雨移除样地;S: 除雪组,将冬季所有降雪移出样地,夏季无任何处理;E: 100%减雨组,从树冠上方将所有降雨移除样地

1.2 样本采集与处理

2011 年 10 月完成实验样地布设,同时开始除雪实验,2012 年 5—10 月进行降雨减少实验。2012 年 10 月末,在样地的 5 m 隔离带上随机选取 10 棵兴安落叶松,每棵树用生长锥在南北方向钻取 2 个样芯,带回实验室后进行固定、打磨、交叉定年和宽度测量,以此来分析帽儿山地区兴安落叶松径向生长的主要限制因子。同

时,在样地内每个处理组中分别选定 2 棵样树,用生长锥在每个样树上钻取南北方向样芯,带回实验室后固定打磨后用光学显微镜测定 2012 年年轮中成熟管胞的大小及数量(精度为 $0.01 \mu\text{m}$,图 2),最后分析其与温度和降水之间的关系。



图 2 打磨后测量成熟管胞数量和径向长度

Fig.2 Radial length and quantity of mature tracheids after polishing treatment on *Larix gmelinii* cores

在 2012 年 6 月和 8 月(控雨的前期和后期),在样地内每个处理组中选取 2 棵样树,用微生长锥在每个样树上取 3 个样芯,将样芯放入 FAA 固定液中固定,带回实验室后用乙醇梯度(70%、80%、85%、90%、95%和 100%)溶液脱水包埋,随后进行石蜡切片,切片后主要用染色剂来区分木质化和非木质化部分,木质化部分被番红染成红色,非木质化部分被固绿染成蓝绿色(图 3)。将封好的片子在光学显微镜下测量细胞形成层分化及细胞扩展的数量和大小,再结合样地气候数据进行分析。在观察木质部形成的季节动态变化中,有形成层、分化的管胞细胞和成熟的管胞细胞(图 3)。

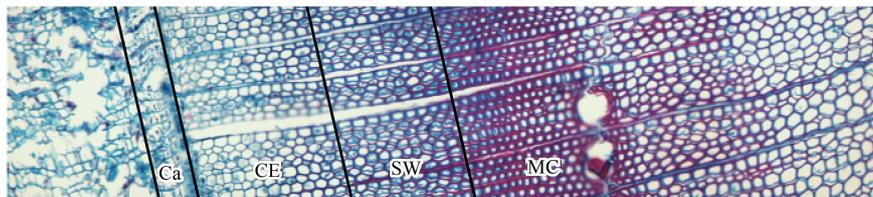


图 3 2012 年 8 月份石蜡切片图像,树木生长结构完整,其中包括形成层区(Ca)、细胞扩大区(CE)、细胞壁增厚区(SW)和成熟细胞(MC)

Fig.3 Paraffin slice image on August, 2012. Tree growth structure is complete, including the cambium (Ca), cell enlargement (CE), secondary wall formation (SW) and mature cells (MC)

1.3 统计分析

本实验所用气候资料来自位于样地所在的黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站,选用月平均气温(T)、月平均最高气温(T_{\max})、月平均最低气温(T_{\min})和月总降水量(P)资料,时间长度为 2005—2012 年。土壤湿度为地下 10 cm 的土层湿度,测定时间为 2011 年 11 月至 2012 年 11 月,为期 1a。

采用相关和响应函数^[17]对兴安落叶松年轮宽度与气候数据进行分析,主要统计了 2005—2012 年月平均温度、最高温度、最低温度和月总降水量与年轮宽度的相关性。用 2012 年各处理组之间细胞数量、径向管胞长度,用多重比较来分析每个样地不同实验组之间的差异。

2 结果与分析

2.1 径向生长的主要影响因素

从年轮宽度和气候因子的相关分析中可以看出(图 4),3 个样地年轮宽度与冬半年的最高温度、平均温度和最低温度呈正相关。其中样地 1 的年轮宽度与 2、3、4 月和 12 月的最高温度、平均温度和最低温度呈显著正相关,而与降水在 7 月和 8 月呈显著负相关。3 个样地年轮宽度与气候因子的响应存在细微差别,尤其是对降水的响应:样地 1 树轮与 2 月和 4 月降水为正相关,而样地 2 和样地 3 则均为负相关;在 12 月,样地 2 为正相关,样地 1 和样地 3 为负相关。综上所述,3 块样地中的兴安落叶松年轮宽度主要与冬季(12—3 月)和

生长季(7、8月)温度正相关,与生长季降水负相关。虽然整体气候条件一致,但是年轮宽度与气候关系在3块样地上还是存在细微差别的,说明土壤环境对年轮生长有重要影响。

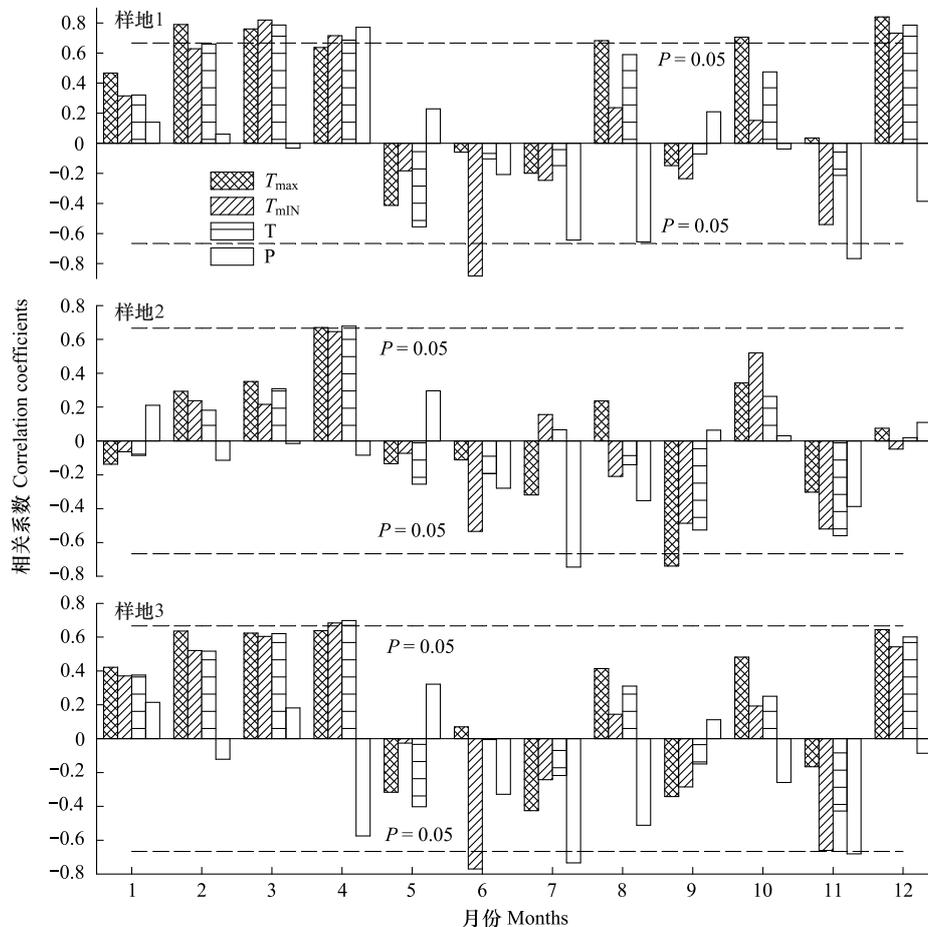


图4 3块样地兴安落叶松年轮宽度与月平均最高温度(T_{max})、月平均最低温度(T_{min})、月平均温度(T)和月总降水(P)的相关系数

Fig.4 Correlation coefficients between *Larix gmelinii* tree-ring index and monthly maximum temperature (T_{max}), minimum temperature (T_{min}), mean temperature (T) and total precipitation (P) in three plots

超过虚线部分为显著相关($P < 0.05$)

2.2 降水减少对成熟管胞数量与径向长度的影响

经过1a的降水减少实验后,分别在3块样地中取样测量,在以晚材管胞对齐中,样地1和样地2的早材最大值都是在C组,除雪组其次,D组和E组略小(图5)。从时间上看,D组和E组出现峰值较早,而C组和S组峰值出现较晚。样地3中早材最大值则出现在S组,其他3组差别不明显,同样从时间上看出出现峰值最早的是C组,其次是D组,E组和S组则是最后出现峰值的。以早材管胞对齐,主要差异体现在晚材成熟管胞的径向长度上,样地1和样地2中C组和S组的曲线整体略高于D组和E组,样地3中则是S组和E组略高于C和D组(图5)。

在平均成熟管胞大小及数量方面(表1),样地1和样地2管胞数量C组和S组都显著高于D组和E组,而在样地3中的管胞数量差异不明显(表1)。样地1和样地2的S组中管胞径向长度的平均值明显小于D组、E组和C组。表明在实验样地1和2中,冬季除雪使兴安落叶松成熟管胞径向长度变短,成熟管胞在数量上影响不显著。夏季降水减少不但使成熟管胞径向长度变短,而且减少了成熟管胞数量。样地3中只有E组在成熟管胞的径向长度上略小于其他3个实验组(表1)。纵向观察,E组与C组对比,在3个样地中成熟管胞数量分别减少了38%、11%和1%,表明当土壤湿度较大时,兴安落叶松形成的成熟管胞数量受到水分变化

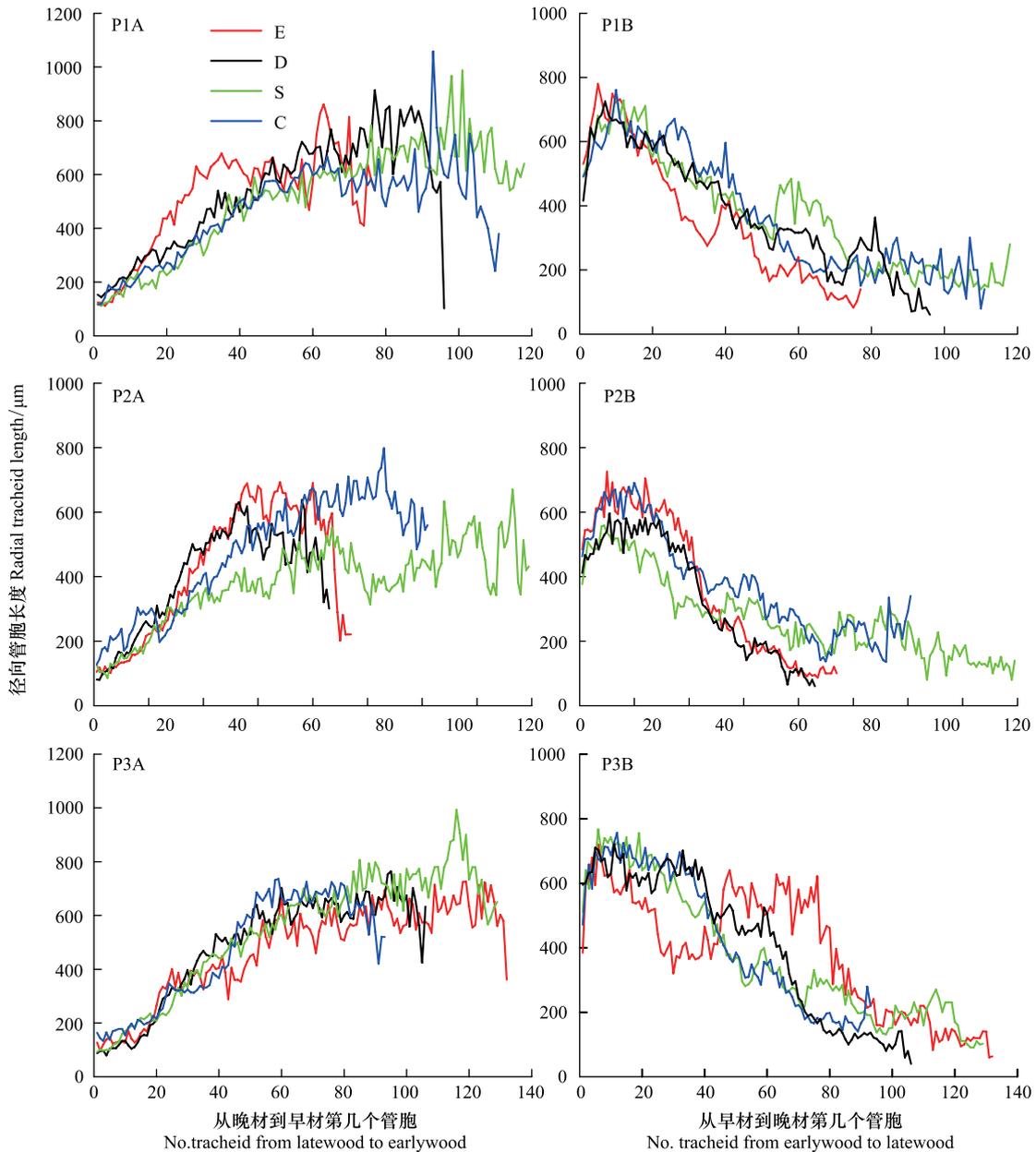


图5 以早材和晚材管胞对其4种处理降水减少处理的成熟管胞大小及数量变化

Fig.5 Variation of tracheid radial length from the beginning of the first earlywood or latewood cell in four removal precipitation treatments

影响不大。整体来看,降水减少还是对兴安落叶松径向生长产生一定的影响。

2.3 降水减少对形成层扩大细胞的影响

3块兴安落叶松样地通过不同程度的降水减少处理,观察从形成层扩大细胞的变化(图6)。样地1中6月份S组扩大细胞的大小明显高于其他实验组,而在数量上C组和S组明显多于D组和E组。8月份显示D组和S组的扩大细胞大小显著高于C组和E组,而在数量上E组显著低于其他处理组,C组显著高于其他处理组,D组和S组差异不大。在6月和8月的变化趋势上看,扩大细胞的平均大小除了D组基本没有变化,其他3个实验组均呈下降趋势;而在数量上,E组基本没有变化,S组略微下降,而D组和C组则呈上升趋势(图6)。

表 1 不同降水减少处理下兴安落叶松成熟管胞数量和径向长度比较

Table 1 Comparisons of mature tracheid number and length among different removal precipitation treatment

样方 No. plot	处理 Treatment	数量(均值±标准误) Cell number (mean±SE)	径向长度 Radial tracheid length/ μm		
			最大 Maximum	最小 Minimum	均值±标准误 Mean ± SE
样地 1 Plot1	E	50.0±4.7 a	860.2	111.1	458.9±9.1 b
	D	66.8±5.9 ab	913.7	102.0	456.6±7.2 b
	S	78.3±8.1 b	986.9	110.0	424.3±13.2 a
	C	80.8±4.7 b	1058.2	116.8	437.2±9.8 ab
样地 2 Plot2	E	80.2±2.1 a	779.4	82.5	416.7±6.6 b
	D	72.9±2.4 a	749.2	134.2	387.2±15.2 b
	S	110.0±10.0 b	761.3	80.0	326.6±11.1 a
	C	90.4±7.7 a	724.4	60.0	416.2±11.8 b
样地 3 Plot3	E	85.3±13.6 a	725.5	86.7	402.3±11.7 a
	D	92.4±2.5 a	558.4	80.0	457.2±5.3 b
	S	88.2±8.6 a	690.6	135.7	447.3±11.8 b
	C	86.4±1.6 a	596.1	60.0	456.2±13.1 b

表中 a、b、c、d 表示 LSD 检验显著性差异组别($\alpha = 0.05$); C: 对照组, 没有任何降水处理; D: 50%减雨组, 从树冠下方将 50%降雨移除样地; S: 除雪组, 将冬季所有降雪移出样地, 夏季无任何处理; E: 100%减雨组, 从树冠上方将所有降雨移除样地

样地 2 中 6 月份 D 组的扩大细胞大小明显高于其他处理组, 而 C 组和 S 组也明显高于 E 组。数量上则是 C 组明显少于其他处理组。到 8 月份 4 个实验组的扩大细胞大小差异不显著, 但在数量上 C 组明显高于其他处理组。在 6 月到 8 月的变化趋势上, 扩大细胞大小在 E 组几乎没有变化, 而其他 3 组均有下降趋势, 其中 D 组下降幅度最大。而数量上 S 组有下降的趋势, D 组基本不变, 而 E 组和 C 组均呈现上升趋势, 其中 C 组上升幅度最大(图 6)。

样地 3 中 6 月份 S 组细胞大小明显低于其他处理组, C 组明显高于 D 组和 E 组, 而在数量上按照 E 组、D 组、S 组和 C 组的顺序依次递增。8 月份无论在扩大细胞大小上还是在数量上 4 个处理组间差异都不显著, C 组和 D 组在数量上略高。在 6 月到 8 月的变化趋势上, 4 个处理组扩大细胞大小和数量上都呈现下降趋势, 其中 S 组有不显著的上升趋势(图 6)。

在 3 块兴安落叶松实验样地中, 对降水减少的处理是一样的, 但是由于微环境(土壤湿度)的差异处理结果还是略有差异。从表 2 可以看出, 样地 1 中 D 组的土壤湿度比 E 组略高, 而 C 组的湿度也仅是略高于

表 2 3 块样地不同处理间的土壤湿度

Table 2 Soil moisture of three different treatment plots (Mean±SE)

样地编号 Plot No.	处理 Treatment	土壤湿度 Soil moisture/%		
		6 月 June	8 月 August	年均 Annual mean
样地 1 Plot 1	E	12.07±1.37a	9.37±1.07a	8.21±1.96a
	D	21.02±3.02a	14.37±4.24b	10.15±5.29b
	S	—	—	20.82±4.88a
	C	28.13±4.78b	19.47±8.28c	22.86±4.88b
样地 2 Plot 2	E	16.60±4.36a	16.07±7.24a	5.06±2.55a
	D	24.60±4.07a	17.43±6.71a	9.85±5.21b
	S	—	—	14.21±5.56c
	C	29.87±2.16a	18.90±9.35a	24.88±6.33d
样地 3 Plot 3	E	28.13±3.58b	15.87±7.50a	17.35±8.95b
	D	24.47±4.98a	15.07±4.30a	16.91±6.47a
	S	—	—	25.15±4.21b
	C	29.47±1.61b	29.90±8.88b	26.30±5.77a

表中 a、b、c、d 表示 LSD 检验显著性差异组别($\alpha = 0.05$)

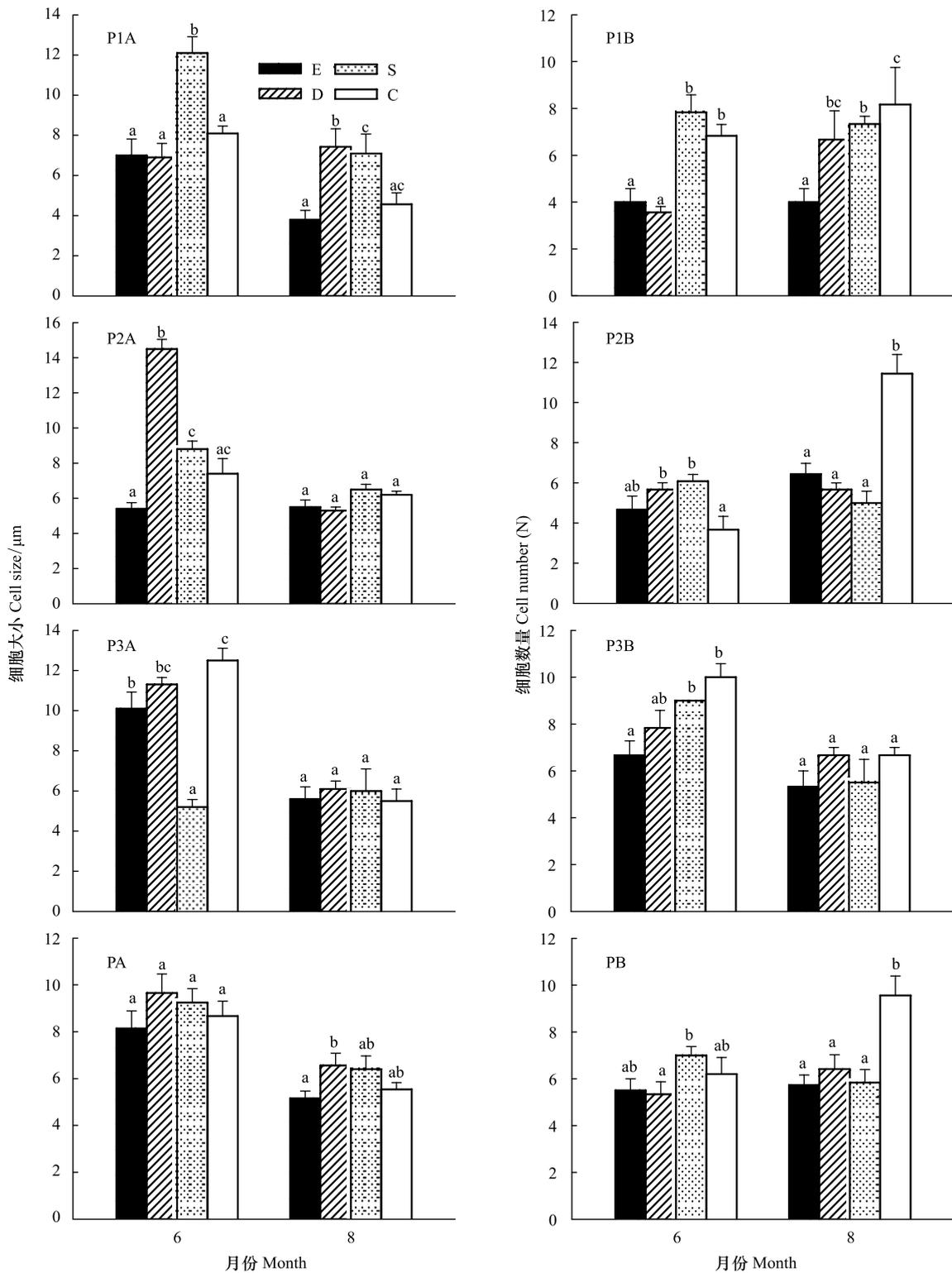


图 6 6 月和 8 月扩大细胞大小和数量在不同控水处理下的比较

Fig.6 Comparison of the size and quantity of enlarged cambium cells in June and August. The small letters represent significant level at 95%

P 后的数字代表样方号, A 代表细胞大小, B 代表细胞数量; 例如, P1A 表示样方 1 以晚材细胞对齐; 其中 PA, PB 分别代表 3 个样地不同处理下的细胞大小和细胞数量的均值

S 组。样地 2 的土壤湿度差异与降水减少处理程度成正比,湿度梯度比较显著(表 2)。而样地 3 中 D 组和 E 组的效果不显著,E 组反而略高于 D 组,C 组略高于 S 组。从整体上看,样地 3 土壤湿度在 4 个处理上都显著高于其他 2 个样地。降水减少处理后的兴安落叶松管胞数量和径向长度上的变化与处理后样地内的湿度变化相吻合。

3 讨论

3.1 帽儿山地区兴安落叶松径向生长主要限制因子

树木的径向生长离不开环境因子,而树轮宽度可能因立地条件的不同而有所差异,但是最相关的环境因子一般为当地的降水和温度^[18]。冬季除雪对环境的影响是双重的,它既影响冬季土壤温度,还影响了生长季初期的土壤湿度。本研究表明生长季降水和冬季温度是帽儿山兴安落叶松径向生长的主要限制因子,这与郑广宇等^[19]研究结果相一致。冬季温度对年轮的宽度影响较为复杂,Sheppard 等^[20]发现冬季温度和年轮宽度正相关,而有些研究表明冬季温度和树轮宽度呈现负相关^[21],这些不同点可能是由于树木生长所在地的具体环境条件所决定的^[22]。帽儿山地区平均海拔 300 m,春季回暖较快,生长季开始早,生长季变长,从而有利于兴安落叶松径向生长^[23]。而相反,如果海拔相对较高,生长季回温较慢,容易缩短生长季和影响树木代谢,所以冬季温度与年轮宽度呈负相关^[23]。

降水对年轮宽度也有着重要的作用,在干旱或半干旱地区生长季降水量的多少将直接影响当年年轮的宽度^[24]。而帽儿山地区年轮宽度主要与当年的 7 月 8 月降水量呈显著负相关,可能由帽儿山的降水特点导致的。帽儿山地区的降水特点是春季降水较少,生长季降水较多,而 7、8 月份由于受低气压控制及暖湿空气影响,则是全年降水量最多的月份,约占全年总降水量的 54%^[25]。因此,春季降水增加有利于兴安落叶松生长,7、8 月降水增加导致温度降低而不利于生长。

3.2 降水减少对兴安落叶松成熟管胞大小和数量的影响

分别对 3 块兴安落叶松林进行同样程度的降水减少处理后,可以看出对树木生长的影响是存在细微差别的。冬季除雪后会降低土壤温度,使部分细根受害不利于来年生长,同时冬季除雪后来年春季水分不足也不利于生长。李雁等^[26]认为冬季温度和生长季末的降水将成为树木生长的限制性因子。积雪对于树木生长的作用主要体现在生长季前期的水分供给,有利于后期的生长;还可以增加土壤水分含量,在生长季后期水分不足时使树木正常生长^[27]。生长季降水会直接影响树木生长的情况,在干旱地区生长季降水与树木生长年轮宽度呈正相关^[28-29]。在组间对比分析中,对于不同的处理组中,从细胞大小上看,S 组都是低于其他 3 个组的,而在细胞数量上,E 组则是显著低于其他 3 个处理组。因此,我们也可以了解到降水减少对于年轮宽度的影响分为两个方面:一方面是通过减少分化细胞的数量,来减少当年年轮的径向生长量,另一方面则是减小分化细胞的大小,来减小当年年轮的宽度。本研究表明冬季降雪减少主要影响着管胞大小,而生长季降水则主要影响管胞形成的数量。

3.3 降水减少对形成扩大管胞细胞的影响

水分供应是影响树木细胞发育和解剖的一个重要因素,干旱发生的时间也影响着树木细胞形成的结构特点。细胞径向生长的直径取决于水分供给的能力,也就是土壤中的含水率^[30]。早材细胞主要承担着水分运输的工作,所以细胞壁越薄,水分通过率越高,但是相对也容易造成细胞壁压力过大产生破裂,从而中断水分运输^[31]。本实验样地 1 中的 S 组明显高于其他 3 个实验组,可能由于缺失了冬季的降雪,在生长季中为了不影响水分的正常供给,用扩大自身体积使细胞壁变薄,来达到更好的水分运输效果。缺少冬季降雪的也就是生长季初期处于干旱条件的树木通过扩大细胞自身径向长度来达到正常水分运输的目的,但是会增大细胞壁的膨压间接影响树木的正常生长,对于自身的生存埋藏了细胞破裂的隐患。样地 2 中的 D 组管胞径向长度高于其他组别可能也是这个原因。相反的降水减少最为严重的 E 组在控雨效果最好的样地 2 中,6 月与 8 月的形成层中管胞径向大小差距不大,可能是由于在干旱的情况下,早材细胞过早的停止了生长,在形成成熟细

胞时结构上形成了晚材细胞,来满足树木自身对环境适应的稳定性^[32]。在形成层开始活动分裂细胞时处于干旱条件,往往树木会在径向生长的细胞数量上有所减少,在径向生长长度上也有所减少,主要是为了节约树木生长所需要的能量。由于在生长季中为了达到抗旱效果,树木通过呼吸已经损失过多的能量,这会导致在生长季中吸收碳的时间缩短,降低了树木自身的固碳能力^[33],而树木的这种自身调节是为了保持树木体内的碳水平衡^[34]。

4 结论

本文通过冬季清除积雪、夏季 50%减少降水和 100%减少降水对兴安落叶松野外处理实验后,分析树干成熟细胞及形成层扩大细胞的大小和数量变化,得出降水减少对兴安落叶松树干径向生长的影响。主要结论如下:

水分是帽儿山地区兴安落叶松径向生长的一个主要限制因子,但在不同时间的限制作用有差别。降水减少会降低兴安落叶松树干的径向生长,主要通过影响管胞数量和管胞大小来影响径向生长。在降水处理或树木生长的早期和后期,降水减少对形成层扩大细胞的影响有差别,这种差别会随降水减少的季节和降水减少量的大小而有所不同。另外,降水减少对兴安落叶松树干生长的影响,在不同的土壤环境上其影响程度也会有所差异。

致谢: 感谢黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站提供野外实验的所有支持。

参考文献 (References):

- [1] 符淙斌, 安芷生. 我国北方干旱化研究——面向国家需求的全球变化科学问题. 地学前缘, 2002, 9(2): 271-275.
- [2] IPCC. Climate Change 2007: The physical science basis//Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L, eds. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007.
- [3] Schär C, Vidale P L, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger M A, Appenzeller C. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. Nature, 2004, 427(6972): 332-336.
- [4] 徐化成. 中国大兴安岭森林. 北京: 科学出版社, 1998.
- [5] 周玉荣, 于振良, 赵士洞. 我国主要森林生态系统碳贮量和碳平衡. 植物生态学报, 2000, 24(5): 518-522.
- [6] Yasue K, Kujansuu J, Kajimoto T, Nakai Y, Koike T, Abaimov A P, Matsuura Y. Seasonal changes in stem radial growth of *Larix gmelinii* in central Siberia in relation to its climatic responses // Osawa A, Zyryanova O A, Matsuura Y, Kajimoto T, Wein R W, eds. Permafrost Ecosystems. Ecological Studies. Netherlands: Springer, 2010, 209: 331-345.
- [7] Bréda N, Badeau V. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: towards a selection according to hazard tolerance?. Comptes Rendus Geoscience, 2008, 340(9/10): 651-662.
- [8] Duchesne L, Houle D. Modelling day-to-day stem diameter variation and annual growth of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) from daily climate. Forest Ecology and Management, 2011, 262(5): 863-872.
- [9] Hartmann H. Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? - How trees may cope with more frequent climate change-type drought events. Global Change Biology, 2011, 17(1): 642-655.
- [10] Frankenstein C, Eckstein D, Schmitt U. The onset of cambium activity-A matter of agreement?. Dendrochronologia, 2005, 23(1): 57-62.
- [11] Gruber A, Strobl S, Veit B, Oberhuber W. Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris*. Tree Physiology, 2010, 30(4): 490-501.
- [12] Hejari J, Nerg A M, Holopainen J K, Kainulaine P. Wood borer performance and wood characteristics of drought-stressed Scots pine seedlings. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2010, 137(2): 105-110.
- [13] Eilmann B, Zweifel R, Buchmann N, Fonti P, Rigling A. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak. Tree Physiology, 2009, 29(8): 1011-1020.
- [14] Pichler P, Oberhuber W. Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. Forest Ecology and Management, 2007, 242(2): 688-699.

- [15] Rossi S, Simard S, Rathgeber C B K, Deslauriers A, De Zan C. Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in *Abies balsamea* seedlings. *Trees*, 2009, 23(1): 85-93.
- [16] 杨金艳, 王传宽. 东北东部森林生态系统土壤碳贮量和碳通量. *生态学报*, 2005, 25(11): 2875-2882.
- [17] Blasing T J, Solomon A M, Duvick D N. Response functions revisited. *Tree-Ring Bulletin*, 1984, 44: 1-15.
- [18] 王婷, 于丹, 李江风, 马克平. 树木年轮宽度与气候变化关系研究进展. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 23-33.
- [19] 郑广宇, 王文杰, 王晓春, 于景华, 刘丹, 邱岭, 祖元刚. 帽儿山地区兴安落叶松人工林树木年轮气候学研究. *植物研究*, 2012, 32(2): 191-197.
- [20] Sheppard P R, Graumlich L J, Conkey L E. Reflected-light image analysis of conifer tree rings for reconstructing climate. *The Holocene*, 1996, 6(1): 62-68.
- [21] 吴祥定, 邵雪梅. 采用树轮宽度资料分析气候变化对树木生长量影响的尝试. *地理学报*, 1996, 51(增刊): 92-101.
- [22] 邵雪梅. 树轮年代学的若干进展. *第四纪研究*, 1997, 8(3): 265-271.
- [23] 范玮熠, 王孝安. 树木年轮宽度与气候因子的关系研究进展. *西北植物学报*, 2004, 24(2): 345-351.
- [24] de Luis M, Novak K, Raventós J, Gričar J, Prislan P, Čufar K. Cambial activity, wood formation and sapling survival of *Pinus halepensis* exposed to different irrigation regimes. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(8): 1630-1638.
- [25] 潘建峰, 国庆喜, 王化儒. 山地小气候模型在帽儿山地区气候模拟中的应用. *东北林业大学学报*, 2007, 35(5): 51-54.
- [26] 李雁, 梁尔源, 邵雪梅. 柴达木盆地东缘青海云杉树轮细胞结构变化特征及其对气候的指示. *应用生态学报*, 2008, 19(3): 524-532.
- [27] 李江风, 袁玉江. 雪在年轮生长中的作用. *新疆大学学报: 自然科学版*, 1984, (2): 85-92.
- [28] 勾晓华, 邵雪梅, 王亚军, 陈发虎. 祁连山东部地区树木年轮年表的建立. *中国沙漠*, 1999, 19(4): 364-367.
- [29] 勾晓华, 陈发虎, 李金豹, 杨梅学. 祁连山东部地区高分辨率气候记录研究. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2002, 38(1): 105-110.
- [30] Tyree M T, Zimmermann M H. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Berlin; Springer, 2002.
- [31] Eilmann B, Zweifel R, Buchmann N, Pannatier E G, Rigling A. Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2763-2771.
- [32] Dünisch O, Bauch J. Influence of soil substrate and drought on wood formation of spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) under controlled conditions. *Holzforschung*, 1994, 48(6): 447-457.
- [33] Piao S, Ciais P, Friedlingstein P, Peylin P, Reichstein M, Luysaert S, Margolis H, Fang J Y, Barr A, Chen A P, Grelle A, Hollinger D Y, Laurily T, Lindroth A, Richardson A D, Vesala T. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. *Nature*, 2008, 451(7174): 49-52.
- [34] Martínez-Vilalta J, Lloret F, Breshears D D. Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. *Biology Letters*, 2012, 8(5): 689-691.