

DOI: 10.5846/stxb201908261764

张辉,张芸,胡亚楠,颜耀,吴鹏飞,曾爱聪,马祥庆. 气候变暖背景下杉木年轮密度对气候因子的响应. 生态学报, 2021, 41(4): 1551-1563.

Zhang H, Zhang Y, Hu Y N, Yan Y, Wu P F, Zeng A C, Ma X Q. Response of tree ring density to climatic factors of *Cunninghamia lanceolata* under climate warming. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(4): 1551-1563.

气候变暖背景下杉木年轮密度对气候因子的响应

张 辉^{1,2}, 张 芸^{1,2}, 胡亚楠^{1,2}, 颜 耀^{1,2}, 吴鹏飞^{1,2}, 曾爱聪^{1,2}, 马祥庆^{1,2,*}

1 福建农林大学林学院, 福州 350007

2 国家林业局杉木工程技术研究中心, 福州 350007

摘要:为探讨杉木年轮密度与气候因子的响应关系,采用树木年轮学方法,以 60 年生杉木种源林为研究对象,测定杉木整轮密度、早材密度、晚材密度、晚材最大密度和早材最小密度,分析在气候变暖条件下主要气候因子(温度、降水、相对湿度)对杉木年轮密度及其生长的影响。结果表明:杉木不同年轮密度指标均受到温度、降水和相对湿度的显著影响。早材密度与当年夏季最高温度、当年 5 月降水量,最大密度与当年 10 月、当年秋季降水量,最小密度与前一年秋季降水量、最小相对湿度呈显著负相关。滑动相关分析表明气候因子在短时间尺度上对杉木生长影响的稳定性有显著影响,其中杉木年轮最大密度与当年 10 月、秋季的平均相对湿度和最小相对湿度,最小密度与当年 2、3 月的平均相对湿度和前一年秋季的平均相对湿度、最小相对湿度、降水量的负相关关系最为稳定。杉木年轮最小密度对前一年气候要素的响应存在滞后效应,且晚材密度对当年春季的气候要素响应也存在滞后效应。研究结果对开展亚热带针叶树种年轮生态学和年轮气候学研究具有重要参考价值,建议选择武夷山的天然林获取更长年表用于重建古气候。

关键词:杉木;年轮密度;气候要素;响应关系

Response of tree ring density to climatic factors of *Cunninghamia lanceolata* under climate warming

ZHANG Hui^{1,2}, ZHANG Yun^{1,2}, HU Ya'nan^{1,2}, YAN Yao^{1,2}, WU Pengfei^{1,2}, ZENG Aicong^{1,2}, MA Xiangqing^{1,2,*}

1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350007, China

2 State Forestry Administration Engineering Research Center of Chinese fir, Fuzhou 350007, China

Abstract: The objective of this study was to investigate the relationship between tree ring density and climatic factors of Chinese fir. The tree ring chronology methods were used to study 60 years old Chinese fir provenance forest in Sanming. The whole round density, earlywood density, latewood density, latewood maximum density and earlywood minimum density of Chinese fir were measured, and the effects of main climatic factors (temperature, precipitation and relative humidity) on the tree ring density and growth of Chinese fir were analyzed. The results showed that the tree ring density of Chinese fir was significantly influenced by temperature, precipitation and relative humidity. The earlywood density was negatively correlated with the highest temperature in summer and precipitation in May; the latewood maximum density was negatively correlated with precipitation in October and autumn; and earlywood the minimum density was negatively correlated with precipitation and minimum relative humidity in autumn. The sliding correlation analysis also showed that climate factors had a significant effect on the stability of Chinese fir growth in short time, in which the maximum density was related to the average relative humidity and the minimum relative humidity in autumn of the current year, while the negative correlation between the minimum density and the mean relative humidity in February and March of the current year as well as the mean relative humidity, the minimum relative humidity and the precipitation in autumn of the previous year. The response of earlywood

基金项目:国家重点研发计划(2016YFD0600301);福建省科技重大专项(2018NZ0001-1);福建农林大学科技创新专项基金项目(CXZX2018136)

收稿日期:2019-08-26; **网络出版日期:**2020-12-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lxymxq@126.com

minimum density of Chinese fir to climatic factors in previous year had lag effect, and the response of latewood density to climatic factors in spring of the current year also had lag effect. The results of this study have important reference value for the study of tree ring ecology and climatology of subtropical coniferous tree species. It is suggested that natural forests in Wuyi Mountain should be selected to obtain a longer chronology for paleoclimate reconstruction.

Key Words: *Cunninghamia lanceolata*; tree-ring density; climate factors; response

杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.] 是我国人工林种植面积最大的速生树种^[1], 其树干通直, 生长快, 产量高, 材质好, 寿命长, 是我国最重要的商品材树种之一。近年来随着气候变化加剧, 出现了许多杉木人工林受极端气候影响的报道, Zhang 等研究发现杉木较高的高径比导致它更容易遭受极端气候的损害^[2], 使得人们对大面积杉木人工林的气候适应性和稳定性更加关注^[3-5], 因此, 在全球变暖背景下研究杉木人工林对气候变化的响应显得十分必要。

大量研究表明, 树木的年轮记录着树木生长过程的长期变化, 是自然界长期碳汇的主要载体^[6-7], 研究树木年轮密度对气候因子的响应, 对评估气候变暖背景下森林碳吸收和储存能力具有重要意义^[8-9]。因此近年来通过年轮生态学来探讨不同树种年轮生长对气候变化的响应成为研究热点^[10-12], 但目前的研究利用树木年轮的径向生长指标较多, 而利用年轮密度指标的响应研究相对较少。由于在树木径向生长过程中细胞的产生和膨胀及细胞壁的形成受到气候因子限制^[13], 径向生长主要反映细胞个数和细胞大小^[14], 但树木的年轮密度则能反映出细胞壁物质的积累, 补充了年轮径向生长无法记录的气候信息^[15], 分区域而言, 针叶树种的年轮密度比年轮宽度具有更强的气候信号^[16-18], 因此树木年轮宽度和年轮密度变化从不同角度反应了气候变化的信号, 更有助于了解树木径向生长过程中受气候因子的影响。近年来虽然有一些杉木径向生长对气候因子响应方面的研究^[3-5], 但通过杉木年轮密度对气候因子响应的相关研究较少, 未能找出影响杉木生长过程中关键的气候因子, 难以揭示杉木生长对气候变化的响应机制。

有鉴于此, 本研究以全国杉木中心产区福建三明莘口林场 60 年生杉木种源试验林为研究对象, 在掌握杉木径向生长与气候因子关系基础上^[19], 通过测定杉木年轮整轮密度、最大密度、最小密度、早材密度、晚材密度等指标, 建立杉木年轮密度年表, 分析杉木年轮密度生长对环境温度、湿度和降水等气候因子的响应, 旨在揭示在全球变暖背景下杉木年轮密度对气候变化的响应机制, 为杉木人工林持续经营和年轮生态学研究提供科学依据。

1 试验地概况

试验地 (如图 1) 位于福建省三明市福建农林大学莘口教学林场 (26°11'—26°13'N, 117°30'—117°33'E), 为亚热带季风气候, 年均气温 19.29 °C, 年降水量 1600—1800 mm。试验林 (如图 2) 为 1958 年春营造的杉木种源试验林, 营造了来自安徽休宁、贵州剑河、四川庐山、四川彭县、浙江金华、湖北竹溪、湖南会同、福建南平、广东郁南九个种源地的杉木, 初植密度 2000 株/hm², 1980 年补栽部分被盗砍的种源杉木, 试验地海拔 250—300 m^[20]。造林后前 3 年进行幼林抚育, 无其他经营措施。2017 年调查杉木林平均胸径 19.68 cm, 平均树高 18.08 m, 林分现存密度为 1109 株/hm²。土壤为砂质页岩发育的红壤, 土层厚度超过 1 m, 土壤 pH=4.08, 有机质含量较高, 土壤容重为 1.09 g/cm³, 总孔隙度为 54.42%, 最大持水率 44.71%^[19], 林下植被有千金藤 (*Stephania japonica*)、毛竹 (*Phyllostachys edulis*)、粗齿桫欏 (*Alsophila denticulate* Baker)、芭蕉 (*Musa basjoo*)、芒萁 (*Dicranopteris Pedata*)、狗骨柴 (*Diplospora dubia*) 等。

2 研究方法

2.1 样本采集及处理

2017 年 12 月通过设置 20 m×20 m 样地对杉木林进行全面调查, 调查每株杉木的胸径和树高。优势木可

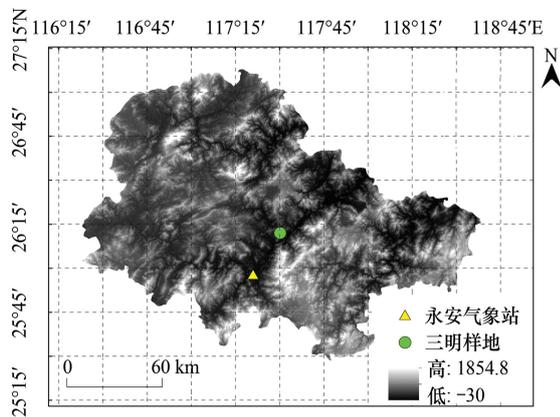


图1 三明试验地及其与永安气象站点地理分布图

Fig. 1 Geographical distribution map of experimental field (Sanming) and its relationship with the meteorological station (Yongan)



图2 研究区样地

Fig. 2 Study area plot

以指示林分的立地条件,标准木可以指示整个林分的生长状况,因此根据调查结果,选取了18棵优势木和9棵标准木,结合采伐伐倒优势木和标准木,以2 m区分段截取圆盘,进行树干解析,带回实验室晾干,并用扎带绑紧防止裂缝。本研究样品采集依据国际树木年代学研究的标准方法^[21],选择每棵树1.3 m处的圆盘采集树芯,在每个圆盘无裂缝处均匀切割3—6根树芯,树芯宽约2 cm,共采集27棵杉木的104根树芯,按照标准方法进行样品打磨等预处理。

利用Lintab-6树木年轮分析仪测量宽度,使用量角显微镜对杉木木材纤维丝走向进行测量。当角度差大于2°时,在中间合适位置再量取角度,以便多次切割保证胶片清晰度,随后使用Dendrocut 2003切片机按照角度切割,切割为 (1.0 ± 0.02) mm的样片。使用精度为0.001 mm的电子千分尺进行厚度测量,后放入装有酒精的索式提取器中提取48 h,以去除油脂等杂质。将样片摆放整齐压平干燥后,放入密度测量样本盒中,在恒温恒湿房间存放24 h,使其适应12%的水分含量,加入校准楔,在暗室内使用Dendro Xray-2进行X光片拍摄,冲洗X光胶片。

使用Dendro 2003 X射线年轮密度数据采集工作站获取每个树芯年轮的整轮密度(整轮平均密度)、早材密度(早材平均密度)、晚材密度(晚材平均密度)、最大密度(晚材最大密度)、最小密度(早材最小密度)。使用COFECHA程序对树木年轮宽度数据进行交叉定年检验,挑选出23棵杉木的53根树芯,与主序列平均相关系数达0.487,平均敏感度0.336,通过交叉定年检验后,使用Arstan程序对年轮密度数据进行生长趋势拟合,最终建立符合国际年轮库标准的年轮密度标准化年表(STD)、差值年表(RES)和自回归年表(ARS)。通过比较不同年表的统计特征值,标准年表的统计值多数高于其他年表,因此本研究选择标准年表与气候因子进行相关分析。

2.2 气象资料收集与统计分析

从国家气象科学数据共享服务平台(<http://data.cma.cn>)下载气象因子数据,。本研究的气象资料选自距离试验地最近的永安气象观测站(25°58'N, 117°21'E)资料,该气象站海拔206 m,属亚热带季风气候。从永安气象站记录的多年气候平均状况来看(图3),该区域存在明显的干湿季节变化,秋冬季低温少雨,5—6月降雨达到峰值,7—9月受海洋偏南气流影响进入高温少雨的伏旱期,平均气温19.6℃,1月平均气温9.6℃,7月平均气温28.4℃,极端最高气温40.1℃,极端最低气温-6.4℃,年均降水量1554.6 mm,年平均相对湿度78.6%,全年无霜期为300 d。本研究选取的主要气候因子有月平均温度、月平均最高温、月平均最低温、月平均相对湿度、月平均最小相对湿度、月平均降水量,研究时段为1962—2016年。通过对永安气象站1962—2016年均温度和年降水量的变化趋势分析发现,研究区的年平均气温呈显著上升趋势($P < 0.001$),以

$0.27^{\circ}\text{C} \cdot (10 \text{ a})^{-1}$ 的速率递增, 年均降水量变化趋势则不显著 ($P=0.577$), 年均相对湿度呈显著下降趋势 ($P<0.001$), 以 $0.714\% \cdot 10 \text{ a}^{-1}$ 的速率递减。

由于树木年轮生长对气候因子的响应存在“滞后效应”^[22], 一般亚热带地区 11 月下旬杉木侧枝顶芽形成, 针叶变为褐色, 树液停止流动, 高生长停止^[23-24]。因此选取上一年生长季后期 9 月至当年生长季后期 11 月, 以及上一年秋季(上一年 9—11 月, PG)和当年春季(当年 3—5 月, EG)、当年夏季(当年 6—8 月, G)及当年秋季(当年 9—11 月, LG)的气候因子与杉木年轮密度年表进行相关分析。

为确定杉木年轮密度与气候因子的关系, 采用 DendroClim 2002 软件中 Response 模块进行响应函数分析, 以及 Evolutionary and Moving Response and Correlation 模块的 Moving forward 方式(窗口年限为 24 年)进行滑动相关分析, 检测气候变暖背景下杉木径向生长与气候因子关系的稳定性。揭示年轮指标间气候代表性的差异, 使用 SPSS 25.0 中 Spearman 方法进行相关分析。利用 CANOCO 5.0 软件中的冗余分析(RDA)方法, 检验量化密度指数与气候因子的相关关系。

使用 ArcMap10.2、Origin 2018、Photoshop CS5 作图。

3 结果与分析

3.1 杉木年轮密度年表的统计特征

由表 1 可知, 5 个杉木不同密度指标的标准年表平均敏感度介于 0.101—0.293 之间, 均大于 0.1 可信度水平, 平均敏感度反应了年表对气候信息的敏感程度, 表明三明地区杉木的年轮密度变化包含较多气候信息, 其信噪比和样本总体代表性均达到较高水平, 说明年轮密度年表的可靠性。

表 1 杉木年轮密度的标准年表统计特征

Table 1 Statistical characteristics of the tree ring density standard chronologies

统计量 Statistic	整轮密度 Tree-ring density	早材密度 Earlywood density	晚材密度 Latewood density	最大密度 Maximum density	最小密度 Minimum density
样本量/棵 Sample size/trees	53/23	53/23	53/23	53/23	53/23
年表长度/a Length of chronologies	1962—2016/55	1962—2016/55	1962—2016/55	1962—2016/55	1962—2016/55
平均敏感度 Mean sensitivity	0.101	0.102	0.193	0.188	0.105
标准差 Standard deviations	0.276	0.213	0.253	0.268	0.256
一阶自相关系数 First-order autocorrelation coefficients	-0.053	-0.062	-0.299	-0.067	-0.118
信噪比 Signal-to-noise ratios	14.63	12.72	13.41	14.20	13.57
树间平均相关系数 Average correlation coefficient between trees	0.569	0.492	0.221	0.584	0.201
样本总体代表性 Expressed population signal	0.90	0.93	0.97	0.95	0.92

杉木年轮密度、宽度 STD 年表相关分析结果(表 2)表明: 杉木晚材密度、最大密度、最小密度与径向生长呈极显著负相关, 早材密度与径向生长呈正相关。其中年轮最大密度与晚材密度呈极显著正相关, 相关系数达 0.940, 表明两者之间的高度相关性。杉木整轮密度与早材密度呈极显著正相关, 而与晚材密度的相关性未达显著水平, 说明杉木早材密度在整轮密度中所占比重更大。

杉木 5 个年轮密度标准年表的序列变化曲线图(图 4), 可以看出年轮密度指标的标准年表变化趋势具有一定的差异性。

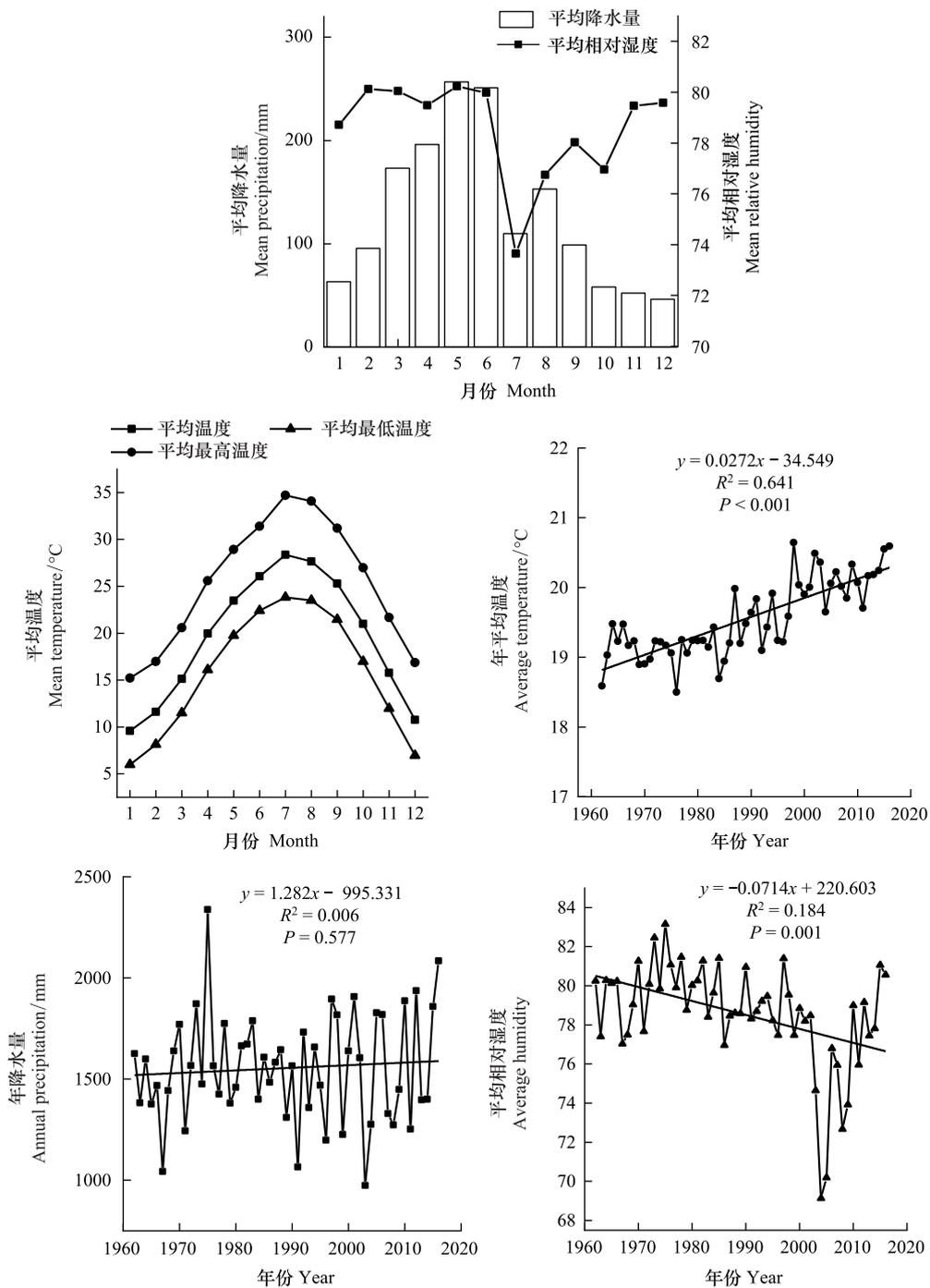


图3 永安气象站(1962—2016年)气候特征

Fig.2 The climatic characteristics of Yong'an Meteorological Station (1962—2016)

3.2 杉木年轮密度与气候因子的响应分析

杉木年轮密度标准年表与气候因子的响应分析结果(表3—5)表明,杉木年轮密度指标均受到温度、降水和湿度的影响,但不同年轮密度指标与气候因子的响应存在一定差异。其中,整轮密度和早材密度与当年8月、夏季最高温度以及前一年11月、当年5月、当年11月的平均降水量、平均相对湿度呈显著负相关。且早材宽度与当年8月平均相对湿度呈显著负相关。杉木年轮最小密度与当年3月平均温度呈显著正相关,与当

年 11 月平均相对湿度以及前一年秋季的平均降水量、最小相对湿度呈显著负相关。早材密度和整轮密度对气候因子的响应存在相似性,杉木最小密度对气候因子的响应存在明显的滞后效应。

表 2 杉木年轮指标间相关系数

Table 2 Correlation coefficients among tree ring indices

统计量 Statistic	整轮密度 Tree-ring density	早材密度 Earlywood density	晚材密度 Latewood density	最大密度 Maximum density	最小密度 Minimum density	整轮宽度 Tree-ring width	早材宽度 Earlywood width	晚材宽度 Latewood width
整轮密度 Tree-ring density	1	0.759 **	0.260	0.329 *	0.392 **	-0.118	-0.168	0.254
早材密度 Earlywood density		1	0.180	0.305 *	0.577 **	0.125	0.164	0.182
晚材密度 Latewood density			1	0.940 **	0.529 **	-0.626 **	-0.527 **	-0.586 **
最大密度 Maximum density				1	0.463 **	-0.467 **	-0.375 **	-0.466 **
最小密度 Minimum density					1	-0.352 **	-0.235	-0.317 *
整轮宽度 Tree-ring width						1	0.953 **	0.752 **
早材宽度 Earlywood width							1	0.610 **
晚材宽度 Latewood width								1

*、** 表示在 0.05、0.01 显著水平

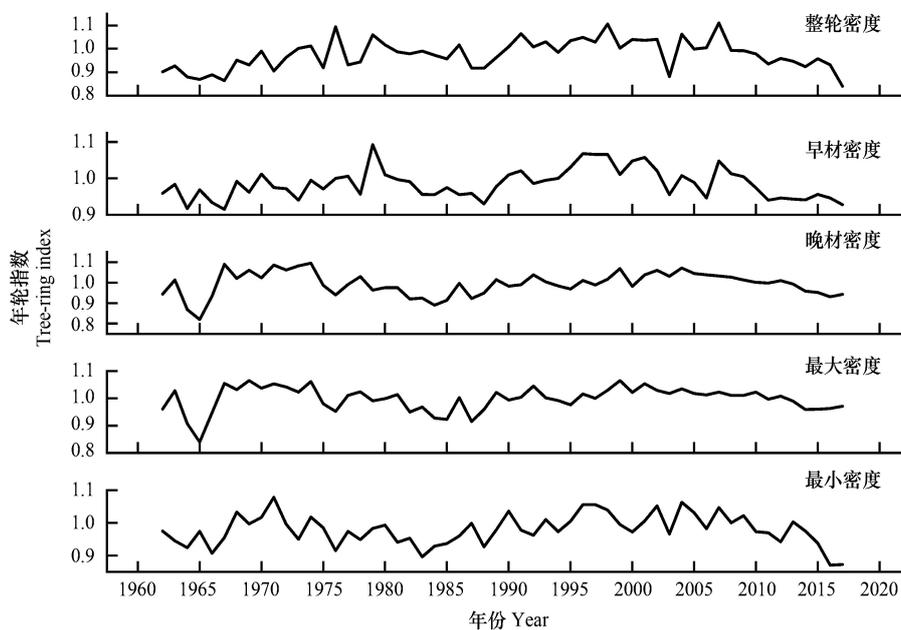


图 4 杉木年轮密度年表

Fig. 4 Standard chronology of *Cunninghamia Lanceolata* wood density

杉木晚材密度和最大密度与当年 10 月、当年秋季的平均相对湿度、最小相对湿度呈显著负相关,且晚材密度与当年 3 月最高温度呈显著正相关,最大密度与当年 10 月、当年秋季平均降水量呈显著负相关。晚材密度和最大密度对气候因子的响应存在一致性。

表 3 杉木年轮密度与月均温度、月均降水量的响应系数

Table 3 Response coefficient of tree ring density to monthly mean temperature and monthly mean precipitation of Chinese fir

时间 Time	月平均温度 Monthly mean temperature					月平均降水量 Monthly mean precipitation				
	整轮密度 Tree-ring density	早材密度 Earlywood density	晚材密度 Latewood density	最大密度 Maximum density	最小密度 Minimum density	整轮密度 Tree-ring density	早材密度 Earlywood density	晚材密度 Latewood density	最大密度 Maximum density	最小密度 Minimum density
	PG	0.041	0.000	-0.090	-0.074	-0.046	-0.087	-0.142	-0.062	-0.060
EG	-0.011	-0.037	0.083	0.064	0.032	0.086	-0.067	0.021	-0.011	-0.087
G	0.073	-0.065	0.195	0.199	0.112	-0.014	0.122	-0.131	-0.062	-0.004
LG	-0.107	-0.058	-0.030	-0.027	-0.013	-0.156	-0.115	-0.207	-0.282 *	-0.162
P9	0.010	0.024	-0.110	-0.088	0.101	0.101	-0.054	-0.072	-0.054	-0.124
P10	0.044	0.064	-0.029	-0.005	-0.017	-0.277 *	-0.057	0.010	0.025	-0.204
P11	0.022	-0.065	-0.051	-0.055	-0.128	-0.043	-0.183	-0.035	-0.072	0.019
P12	-0.071	0.122	0.155	0.191	0.112	-0.102	-0.165	0.201	0.109	-0.001
C1	0.093	0.061	-0.106	-0.085	-0.054	-0.051	-0.022	0.108	0.192	-0.077
C2	0.100	0.073	-0.009	-0.101	0.112	0.129	-0.006	-0.015	-0.001	-0.015
C3	0.100	0.124	0.206	0.207	0.202 *	0.100	0.019	-0.163	-0.112	-0.177
C4	-0.102	-0.145	0.011	-0.022	-0.153	0.205	0.028	-0.014	0.025	-0.136
C5	0.023	0.007	0.059	0.060	-0.051	-0.113	-0.243 *	0.157	0.076	-0.070
C6	0.109	0.040	0.206	0.167	0.164	-0.086	-0.014	-0.136	-0.085	-0.066
C7	0.011	-0.011	0.039	0.072	0.040	0.017	0.003	0.057	0.063	-0.083
C8	-0.110	-0.140	0.012	0.015	-0.047	0.121	0.180	-0.042	-0.027	0.165
C9	0.040	0.085	0.166	0.227	0.099	-0.141	-0.007	-0.198	-0.210	-0.127
C10	-0.014	-0.078	-0.204	-0.194	-0.235 *	-0.026	-0.024	-0.175	-0.227 *	-0.025
C11	-0.125	-0.082	-0.042	-0.085	0.097	-0.091	-0.191	-0.044	-0.080	-0.180

* ,表示 95% 置信区间 show confidence interval at 95% ; PG: 上一年秋季, Last fall; EG: 当年春季, Spring; G: 当年夏季, Summer; LG: 当年秋季, Autumn; P9—P12: 前一年 9—12 月, September—december of the previous year; C1—C11: 当年 1—11 月, January—november of that year

表 4 杉木年轮密度与月均最高温度、月均最低温度的响应系数

Table 4 Response coefficient of tree ring density to monthly mean maximum temperature and monthly mean minimum temperature of Chinese fir

时间 Time	月平均最高温度 Monthly mean maximum temperature					月平均最低温度 Monthly mean minimum temperature				
	整轮密度 Tree-ring density	早材密度 Earlywood density	晚材密度 Latewood density	最大密度 Maximum density	最小密度 Minimum density	整轮密度 Tree-ring density	早材密度 Earlywood density	晚材密度 Latewood density	最大密度 Maximum density	最小密度 Minimum density
	PG	0.007	-0.035	-0.083	-0.090	0.025	0.000	-0.035	-0.090	-0.083
EG	-0.079	-0.048	0.089	0.070	0.042	0.017	-0.048	0.035	0.021	-0.029
G	-0.195	-0.259 *	0.050	0.045	-0.045	0.077	-0.259	0.165	0.160	0.151
LG	-0.170	-0.031	0.048	0.052	0.021	-0.067	-0.031	0.003	0.004	0.028
P9	-0.147	-0.089	-0.156	-0.161	0.001	0.111	-0.089	-0.091	-0.072	0.072
P10	0.072	-0.009	-0.034	-0.013	0.013	0.023	-0.009	-0.062	-0.041	-0.051
P11	0.081	0.043	0.028	0.009	0.033	-0.097	0.043	-0.040	-0.056	-0.162
P12	0.038	0.231	0.171	0.213	0.254	-0.113	0.231	0.217	0.221	0.107
C1	-0.084	0.000	-0.155	-0.179	0.007	0.148	0.000	-0.036	0.004	-0.054
C2	0.019	0.062	0.080	-0.010	0.173	0.014	0.062	-0.126	-0.213	0.019
C3	-0.077	0.006	0.220 *	0.191	0.194	0.159	0.006	0.055	0.058	0.109
C4	-0.055	-0.070	0.110	0.060	0.009	-0.128	-0.070	-0.024	-0.047	-0.215
C5	0.066	0.096	-0.012	0.020	0.002	-0.111	0.096	0.138	0.094	-0.105
C6	0.036	-0.010	0.177	0.143	0.096	0.103	-0.010	0.070	0.072	0.093

续表

时间 Time	月平均最高温度 Monthly mean maximum temperature					月平均最低温度 Monthly mean minimum temperature				
	整轮密度 Tree-ring density	早材密度 Earlywood density	晚材密度 Latewood density	最大密度 Maximum density	最小密度 Minimum density	整轮密度 Tree-ring density	早材密度 Earlywood density	晚材密度 Latewood density	最大密度 Maximum density	最小密度 Minimum density
	C7	-0.140	-0.104	-0.016	-0.007	0.012	0.070	-0.104	0.068	0.066
C8	-0.269 *	-0.294 *	-0.055	-0.064	-0.141	0.067	-0.294	0.104	0.129	0.091
C9	-0.165	-0.140	0.145	0.146	-0.016	0.057	-0.140	0.098	0.179	0.084
C10	-0.025	0.001	-0.130	-0.112	-0.175	-0.064	0.001	-0.208	-0.208	-0.201
C11	-0.135	-0.027	0.005	-0.018	0.168	-0.165	-0.027	-0.078	-0.150	0.044

表 5 杉木年轮密度与月均相对湿度、月均最小相对湿度的响应系数

Table 5 Response coefficient of tree ring density to monthly mean relative humidity and monthly mean minimum relative humidity of Chinese fir

时间 Time	月平均相对湿度 Monthly mean relative humidity					月平均最小相对湿度 Monthly mean minimum humidity				
	整轮密度 Tree-ring density	早材密度 Earlywood density	晚材密度 Latewood density	最大密度 Maximum density	最小密度 Minimum density	整轮密度 Tree-ring density	早材密度 Earlywood density	晚材密度 Latewood density	最大密度 Maximum density	最小密度 Minimum density
	PG	-0.070	-0.060	-0.049	-0.043	-0.152	-0.073	-0.079	-0.064	-0.068
EG	0.063	0.017	-0.076	-0.053	-0.072	0.008	0.025	-0.059	-0.056	-0.045
G	-0.061	0.065	-0.069	-0.067	0.038	0.039	0.086	-0.063	-0.017	-0.066
LG	-0.189	-0.103	-0.214 *	-0.239 *	-0.045	-0.149	-0.093	-0.288 *	-0.331 *	-0.064
P9	0.208	0.130	-0.019	0.003	0.034	0.205	0.155	-0.049	-0.008	-0.016
P10	-0.071	0.040	0.019	0.025	-0.120	-0.102	-0.146	-0.080	-0.077	-0.216 *
P11	-0.291 *	-0.325 *	-0.124	-0.142	-0.281	-0.177	-0.105	0.000	-0.038	-0.039
P12	-0.134	-0.073	0.204	0.173	0.104	-0.075	0.027	0.030	0.049	0.101
C1	0.064	0.029	0.157	0.177	-0.002	0.002	0.021	0.100	0.092	0.076
C2	0.016	-0.080	-0.217	-0.161	-0.202	-0.026	-0.138	-0.198	-0.166	-0.203
C3	0.140	0.064	-0.174	-0.124	-0.163	0.062	0.061	-0.066	-0.051	-0.058
C4	0.014	0.012	-0.108	-0.059	-0.155	0.017	0.094	-0.157	-0.155	-0.001
C5	-0.251 *	-0.309 *	0.115	0.049	-0.071	-0.074	-0.104	0.147	0.114	-0.028
C6	-0.064	-0.075	-0.139	-0.099	-0.121	-0.026	-0.036	-0.058	-0.020	-0.063
C7	0.009	0.042	0.017	0.003	0.001	-0.031	-0.093	0.015	-0.004	-0.083
C8	0.189	0.323 *	0.011	0.054	0.115	0.056	0.202	-0.130	-0.055	-0.063
C9	-0.058	0.060	-0.037	-0.052	0.105	-0.052	0.006	-0.074	-0.131	0.085
C10	-0.089	-0.018	-0.226	-0.232	-0.048	-0.126	-0.007	-0.327 *	-0.333 *	-0.092
C11	-0.244 *	-0.327 *	-0.193	-0.230	-0.231 *	0.015	-0.068	0.006	0.001	-0.019

3.3 杉木年轮密度与气候因子的动态关系

滑动相关分析结果(图 5)表明:杉木年轮最大密度与当年 9 月平均温度及整轮密度与当年 4 月平均降水量、当年夏季最小温度均呈显著正相关,且稳定性较大,在大部分时间区间内达到显著水平。

杉木早材密度、最大密度与当年 10 月、秋季的平均相对湿度和最小相对湿度;最小密度与当年 2、3 月的平均相对湿度和前一年 10 月、秋季的平均相对湿度、最小相对湿度,以及前一年秋季平均降水量均呈显著负相关,且稳定性好,在全部时间区间内达到显著水平。

3.4 杉木年轮密度与气候因子的冗余分析

冗余分析选择滑动相关分析中稳定性和显著水平较好的 16 个气候变量,杉木年轮密度标准年表与主要气候变量的冗余分析结果(图 6)表明:在冗余分析中对杉木年轮密度的影响均达到显著水平。湿度与杉木年轮密度呈显著负相关关系,而最小温度与杉木年轮密度呈显著正相关;其中,当年 10 月平均相对湿度、最小相对湿度对杉木年轮密度的增加有抑制作用,以及当年 8 月、夏季最小温度对年轮密度的增加有促进作用。

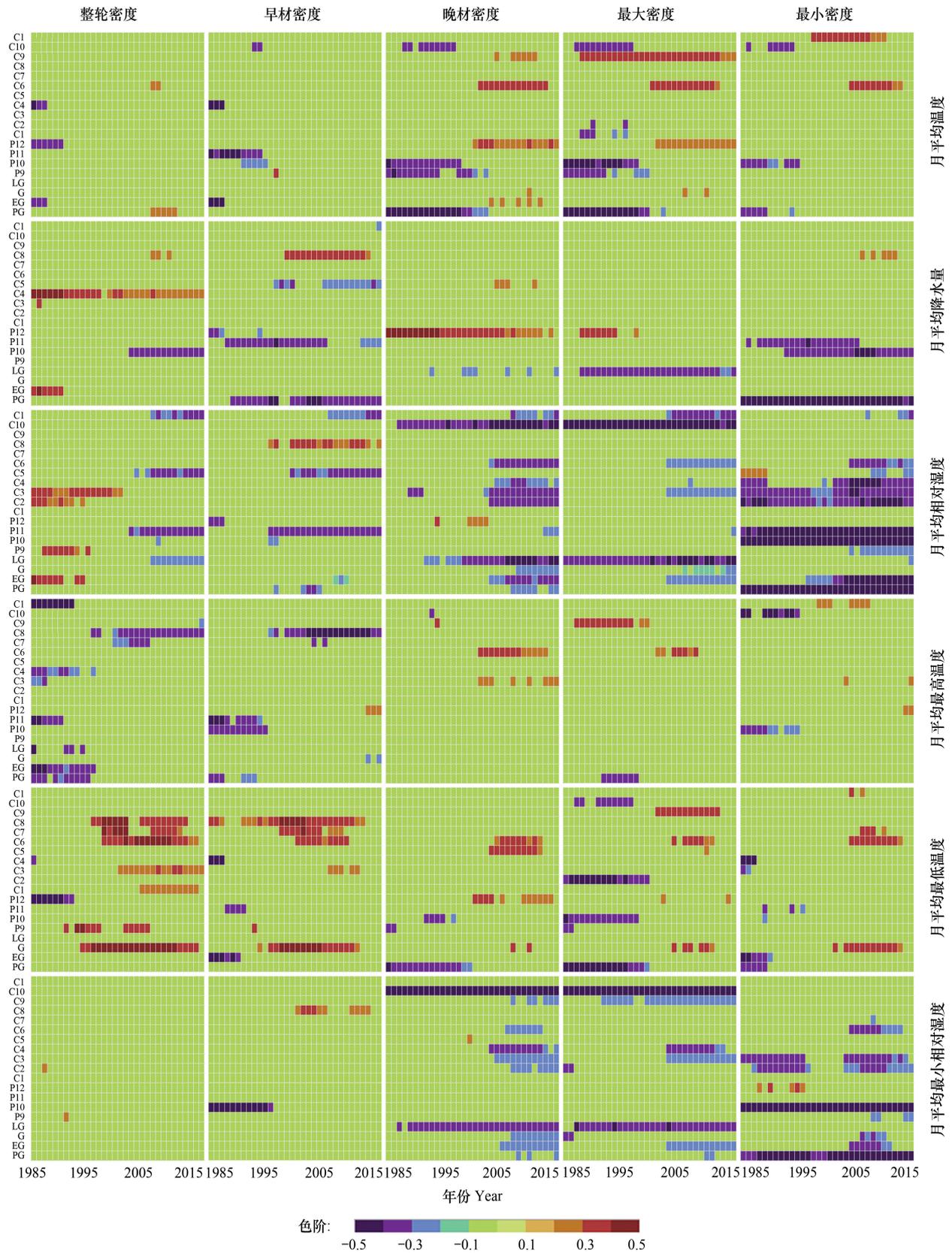


图 5 杉木密度标准年表与气候因子的滑动相关分析

Fig. 5 Moving correlation analysis of standard chronology with climatic factors

PG: 上一年秋季; EG: 当年春季; G: 当年夏季; LG: 当年秋季; P9—P12: 前一年 9—12 月; C1—C11: 当年 1—11 月

4 讨论

4.1 树木年轮密度对气候因子的响应

大量研究表明,树木年轮密度依赖其形成层细胞成熟过程中细胞壁沉积物质的多少和细胞体积的大小,细胞体积越大,细胞壁物质越少,木材密度就越小^[25],反之亦反。树木形成层细胞的养分合成和运输主要受温度和水分的影响^[26-28],因此树木光合作用和呼吸作用的旺盛强度对年轮密度十分重要。本研究发现,年轮密度主要受相对湿度的限制,降水对杉木年轮密度影响较小,这可能与南方杉木产区降水充足有关,降低了杉木对降水的敏感性。杉木年轮的晚材密度、最大密度、最小密度与年轮宽度呈极显著负相关;表明杉木生长越快杉木年轮密度越小,这与前人对其他针叶树种的研究相一致^[29],因管胞扩大越快越不利于树木光合产物的沉积,细胞壁增厚减弱。杉木早材宽度与整轮宽度、早材密度与整轮密度呈极显著正相关,而晚材密度与整轮密度呈正相关,未达显著水平。这可能与杉木在生长前期早材细胞较为活跃,分裂强烈,细胞扩大持续时间长,细胞壁增厚时间相对较短,产生大量的大而薄的早材细胞有关;到生长后期因气温较高,不利于杉木光合作用,细胞分裂减慢,而细胞扩大持续时间缩短,细胞增厚持续时间延长,产生了较少窄而厚的晚材细胞^[30]。

本研究通过杉木年轮密度年表与气候因子相关关系和冗余分析发现:杉木早材密度与前一年 11 月平均相对湿度及当年 5 月平均降水量呈显著负相关,年轮最小密度与前一年秋季的平均降水量、最小相对湿度以及当年 11 月平均相对湿度呈显著负相关。由于水分和有机物对年轮细胞的共同作用,树木形成层细胞的分裂和延长是不可逆的生物过程,管胞的收缩和膨胀是可逆的生物过程^[31-32]。因此这可能是由于降水提高了土壤水分,相对湿度指示空气中的水分含量的相对增加,即当土壤和空气中含水量较充足时,充足的水分供应有利于杉木细胞的分裂与延长,细胞个体增大,细胞壁变薄,使早材密度和最小密度变小^[33]。而最小密度不仅与当年春季相对湿度呈负相关,还与上一年秋季的相对湿度呈显著负相关。这可能是早材细胞形成不仅使用了前一年的养分储存,还与当年春季产生的激素、养分有关,较高的相对湿度有利于杉木体内激素和养分的运输,加快细胞增殖扩大,降低年轮最小密度^[34]。杉木最小密度对气候因子的响应存在显著的滞后效应,这与加拿大西北部黑云杉(*Picea mariana* (Mill.) BSP)研究一致^[35],这也说明当年杉木生长与上一年杉木的生长情况有一定的相关关系。

大量研究表明:每年 3—6 月是树木早材的形成期,也是树木生长最快的季节^[19],此时降水充足,土壤和空气中的水分含量较高,使得树木生长对水分的敏感度降低,温度成为影响树木早材密度的主要因子^[36]。本研究发现,杉木早材密度与当年夏季最高温度以及整轮密度与当年 8 月最高温度呈负相关。而整轮密度与当年 3 月、当年夏季最低温度呈正相关。这可能是由于温暖的春季条件触发芽和针叶生长,促进碳水化合物的合成,促进杉木整轮密度增大^[37-38],这可以解释为良好的水分状况和较高的蒸腾速率对树木光合作用有积极影响^[39],而夏季较高温度使参与代谢的酶活性降低,叶片气孔关闭,光合作用降低,影响有机化合物的合成与沉淀,使早材密度降低。

本研究发现杉木晚材密度与当年 4 月最小相对湿度、春季平均相对湿度呈负相关,与当年 3 月最高温度

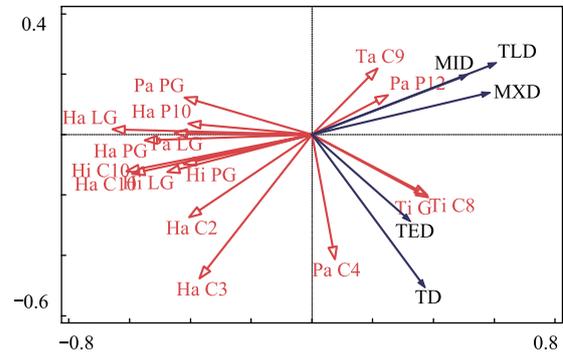


图 6 杉木密度标准年表与气候因子的冗余分析(1962—2016)

Fig. 6 Redundancy analysis between the standard chronology and climatic factors (1962—2016)

Pa PG: 上一年秋季平均降水量; Pa LG: 当年秋季平均降水量; Pa C1—C12: 当年 1—12 月平均降水量; Pa P12: 上一年 12 月平均降水量; Ha PG: 上一年秋季平均相对湿度; Ha LG: 当年秋季平均相对湿度; Ha C1—C12: 当年 1—12 月平均相对湿度; Ha P10: 上一年 10 月平均相对湿度; Hi PG: 上一年秋季最小相对湿度; Hi LG: 当年秋季最小相对湿度; Hi C1—C12: 当年 1—12 月平均最小相对湿度; Ta C1—C12: 当年 1—12 月平均温度; Ti G: 当年夏季最低温度; Ti C1—C12: 当年 1—12 月平均最低温度; TD: 整轮密度; TED: 早材密度; TLD: 晚材密度; MXD: 最大密度; MID: 最小密度

呈正相关。这可能是春季良好的水分条件有利于杉木体内生长素的合成与运输,促进了下一阶段杉木晚材细胞分化,降低了晚材密度^[34],而3月较高温度有利于杉木光合作用,积累更多的有机物用于晚材细胞壁的形成^[35,37-38]。表明杉木晚材密度存在明显的滞后效应。晚材密度、最大密度与当年10月、秋季平均降水量、平均相对湿度和最小相对湿度呈负相关。一方面,可能是7—10月降水减少,与处在相对干旱条件下杉木晚材次生细胞壁增厚有关^[40];当环境温度较低而树木水分利用效率较高时,资源分配将更多地转向细胞壁沉淀,而不是细胞增殖,从而导致此时期的细胞壁较厚,木材密度较大^[27]。另一方面,这也可能是由于水分含量增加导致管胞扩大所致^[41],而晚材密度和最大密度对当年夏季湿度和降水无显著相关性,可能是生长季早期降水较多,随着温度升高,相对湿度增大,土壤水分饱和,水分没有成为此时期杉木生长的限制因子有关。

4.2 树木年轮密度与气候因子关系的稳定性

本研究发现杉木5个年轮密度指标与气候因子关系的稳定性不同,说明杉木不同年轮密度指标不仅包含了不同的环境气候信息,而且对不同气候因子的响应也存在差异。近几十年来试验地所在的三明温度显著上升,使杉木年轮密度与气候因子的稳定性发生变化。其中,杉木年轮最大密度与当年9月平均温度以及整轮密度与当年4月平均降水量、夏季最小温度均呈显著正相关,且稳定性逐渐减弱,在大部分时间区间内达到显著性水平。这可能是因为9月是年轮最大密度的形成期,晚材细胞分裂和扩张减弱,较高温度有利于树木光合作用,促进细胞壁化合物的积累,导致年轮密度增大^[28,42-43]。但随着气候变暖,温度升高,延长晚材生长期,细胞壁化合物积累减少。这也可能是夏季适宜的温度和水分条件下,树木本身趋于适应外界环境^[19]。

相对湿度是温度和降水的耦合,反映了空气中的水汽含量,更能体现气候要素对树木年轮密度的影响作用。相对湿度对树木最小密度的影响存在显著滞后效应,具有很好的稳定性。杉木最小密度与前一年10月、秋季的平均相对湿度、最小相对湿度呈显著负相关,且稳定性很强,在全部时间区间内达到显著性水平。这可能与生长季的树木水分与相对湿度有关,树木水分状态决定了管胞尺寸大小^[44],在生长季较稳定。杉木最大密度与当年10月、秋季的平均相对湿度呈显著负相关,且稳定性逐渐增强,这可能是气候变暖背景下杉木蒸腾作用加大,提高了水分利用效率,促进细胞分裂有关^[42]。

5 结论

在气候变暖背景下,杉木的年轮密度对环境气候要素的变化非常敏感,受到温度、降水和相对湿度的显著影响。相对湿度是影响杉木年轮密度变化的主要气候因素,且稳定性较高。当夏季降水充足,温度则成为影响杉木年轮密度变化的主要气候要素。杉木木材密度对前一年气候要素的响应存在明显的滞后效应。年轮密度指标受气候要素影响的动态稳定性存在增强或减弱的趋势。

致谢:感谢中国科学院地球环境研究所刘禹、宋慧明和梅若晨老师的帮助。

参考文献 (References):

- [1] 刘彩霞. 杉木幼林土壤微生物对氮沉降的响应及固氮菌株的研究[D]. 北京:中国林业科学研究院, 2017.
- [2] Zhang X Q, Wang H C, Chhin S, Zhang J G. Effects of competition, age and climate on tree slenderness of Chinese fir plantations in southern China. *Forest Ecology and Management*, 2020, 458: 117815.
- [3] 李建, 张国文, 刘阳. 基于灰色系统分析的井冈山杉木年轮生长的气候因子研究. *安徽农业科学*, 2018, 46(22): 92-95.
- [4] 赵羿涵, 刘兰妹, 高露双, 孟京辉. 气候变化后杉木人工林单木径向生长规律研究. *西南林业大学学报*, 2013, 33(5): 9-16.
- [5] Girardin M P, Guo X J, Bernier P Y, Raulier F, Gauthier S. Changes in growth of pristine boreal North American forests from 1950 to 2005 driven by landscape demographics and species traits. *Biogeosciences*, 2012, 9(7): 2523-2536.
- [6] 方克艳, 勾晓华, 陈发虎, 彭剑峰, 刘普幸, 王茂, 朱有明. 树轮生态学研究进展. *冰川冻土*, 2008, 30(5): 825-834.
- [7] Bonan G B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 2008, 320(5882): 1444-1449.
- [8] Bouriaud O, Leban J M, Bert D, Deleuze C. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiology*, 2005, 25(6): 651-660.

- [9] Camarero J J, Gutiérrez E. Wood density of silver fir reflects drought and cold stress across climatic and biogeographic gradients. *Dendrochronologia*, 2017, 45: 101-112.
- [10] 王守乐, 王晓雨, 盖学瑞, 代力民, 周旺明, 周莉, 于大炮. 长白山落叶松与鱼鳞云杉生长-气候关系的种间差异. *应用生态学报*, 2019, 30(5): 1529-1535.
- [11] 温晓示, 陈彬杭, 张树斌, 徐凯, 叶新宇, 倪伟杰, 王襄平. 不同林龄、树种落叶松人工林径向生长与气候变化的关系. *植物生态学报*, 2019, 43(1): 27-36.
- [12] 朱良军. 4个温带硬阔导管特征与径向生长对气候变化的响应[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.
- [13] Cuny H E, Rathgeber C B K, Frank D, Fonti P, Mäkinen H, Prislan P, Rossi S, Del C E M, Campelo P, Vavrčik H, Camarero J J, Bryukhanova M V, Jyske T, Gričar J, Gryc V, De L M, Vieira J, Čufar K, Kirilyanov A V, Oberhuber W, Trembl V, Huang J G, Li X X, Swidrak I, Deslauriers A, Liang E, Nöjd P, Gruber A, Nabais C, Morin H, Krause C, King G, Fournier M. Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests. *Nature Plants*, 2015, 1(1): 15160.
- [14] Gindl W, Grabner M, Wimmer R. The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width. *Trees*, 2000, 14(7): 409-414.
- [15] Wimmer R, Grabner M. A comparison of tree-ring features in *Picea abies* as correlated with climate. *IAWA Journal*, 2000, 21(4): 403-416.
- [16] Nagavciuc V, Roibu C C, Ionita M, Mursa A, Cotos M G, Popa I. Different climate response of three tree ring proxies of *Pinus sylvestris* from the Eastern Carpathians, Romania. *Dendrochronologia*, 2019, 54: 56-63.
- [17] Rydval M, Larsson L Å, Mcglynn L, Gunnarson B E, Loader N J, Young G H, Wilson R. Blue intensity for dendroclimatology: should we have the blues? Experiments from Scotland. *Dendrochronologia*, 2014, 32(3): 191-204.
- [18] Yin H, Liu H B, Linderholm H W, Sun Y. Tree ring density-based warm-season temperature reconstruction since A. D. 1610 in the eastern Tibetan Plateau. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2015, 426: 112-120.
- [19] 张辉, 颜耀, 胡亚楠, 黄智军, 吴鹏飞, 马祥庆. 基于树轮气候相关分析法的杉木径向生长与气候因子关系. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2020, 49(1): 59-66.
- [20] 俞新妥, 陈承德, 何智英, 叶再春, 程水兴. 杉木种源试验林(23年)的生长和材性研究. *福建林学院学报*, 1984, (1): 1-8.
- [21] 刘蕊, 张同文, 陈峰, 尚华明, 喻树龙, 张瑞波, 王勇辉. 中亚区域树木年轮气候学研究进展. *气象科技进展*, 2019, 9(2): 11-16, 23-23.
- [22] Fan Z X, Bräuning A, Cao K F, Zhu S D. Growth-climate responses of high-elevation conifers in the central Hengduan Mountains, southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(3): 306-313.
- [23] 俞新妥. 杉木. 福州: 福建科学技术出版社, 1982.
- [24] 吴中伦. 杉木. 北京: 中国林业出版社, 1984.
- [25] 徐金梅, 吕建雄, 鲍甫成, 黄荣凤, 刘贤德, Evans R, 赵有科. 祁连山青海云杉木材密度对气候变化的响应. *北京林业大学学报*, 2011, 33(5): 115-121.
- [26] 张晓, 潘磊磊, Kwon S, 刘艳书, 杨晓晖, 时忠杰. 沙地天然樟子松径向生长对干旱的响应. *北京林业大学学报*, 2018, 40(7): 27-35.
- [27] 闫伯前, 林万众, 刘琪璟, 于健. 秦岭鳌山太白红杉径向生长对气候因子的响应. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2018, 42(6): 61-67.
- [28] Balzano A, Battipaglia G, De Micco V. Wood-trait analysis to understand climatic factors triggering intra-annual density-fluctuations in co-occurring Mediterranean trees. *IAWA Journal*, 2019, 40(2): 241-258.
- [29] Rathgeber C B K. Conifer tree-ring density inter-annual variability-anatomical, physiological and environmental determinants. *New Phytologist*, 2017, 216(3): 621-625.
- [30] Cuny H E, Rathgeber C B K, Frank D, Fonti P, Fournier M. Kinetics of tracheid development explain conifer tree - ring structure. *New Phytologist*, 2014, 203(4): 1231-1241.
- [31] Camarero J J, Bigler C, Linares J C, Gil-Pelegrín E. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(5): 759-769.
- [32] 王艺涵, 赵从举, 周雯雯, 牛颖权, 徐文娟, 李军. 桉树树干径向生长日变化及其对环境因子的响应. *天津师范大学学报: 自然科学版*, 2017, 37(6): 31-36.
- [33] Chen F, Yuan Y J, Wei W. Climatic response of *Picea crassifolia* tree-ring parameters and precipitation reconstruction in the western Qilian Mountains, China. *Journal of Arid Environment*, 2011, 75(11): 1121-1128.
- [34] Aloni R. Phytohormonal mechanisms that control wood quality formation in young and mature trees // Entwistle K, Harris P, Walker J, eds. *The Wood Technology Research Centre. New Zealand: University of Canterbury*, 2007: 1-22.
- [35] Xiang W, Hasegawa M, Franceschini T, Leitch M, Achim A. Characterizing wood density - climate relationships along the stem in black spruce

- (*Piceamariana* (Mill.) B. S. P.) using a combination of boosted regression trees and mixed-effects models. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 2019, 92(3): 357-374.
- [36] 杨银科, 黄强, 刘禹, 王义民, 白涛, 王文科. 云杉树轮生长密度对气候要素的响应分析. *西安理工大学学报*, 2012, 28(4): 432-438.
- [37] Rossi S, Morin H, Deslauriers A, Plourde P Y. Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming. *Global Change Biology*, 2011, 17(1): 614-625.
- [38] Hoerber S, Leuschner C, Köhler L, Arias-Aguilar D, Schuldt B. The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. *Forest Ecology and Management*, 2014, 330:126-136.
- [39] Jyske T, Hölttä T, Mäkinen H, Nöjd P, Lumme I, Spiecker H. The effect of artificially induced drought on radial increment and wood properties of Norway spruce. *Tree Physiology*, 2009, 30(1): 103-115.
- [40] KhusekM, Melvin T M, GrabnerM. Multi-century long density chronology of living and sub-fossil trees from Lake Schwarzensee, Austria. *Dendrochronologia*, 2015, 33:42-53.
- [41] Ferner E, Rennenberg H, Kreuzwieser J. Effect of flooding on C metabolism of flood-tolerant (*Quercusrobur*) and non-tolerant (*Fagussylvatica*) tree species. *Tree Physiology*, 2012, 32(2):135-145.
- [42] Cerrato R, Salvatore M C, Gunnarson B E, Linderholm H W, Carturan L, Brunetti M, De Blasi F, Baroni C. A *Pinuscembra* L. tree-ring record for late spring to late summer temperature in the Rhaetian Alps, Italy. *Dendrochronologia*, 2019, 53:22-31.
- [43] Saulnier M, Edouard J L, Corona C, Guibal F. Climate/growth relationships in a *Pinuscembra* high-elevation network in the Southern French Alps. *Annals of Forest Science*, 2011, 68(1):189-200.
- [44] Pamerleau-Couture É, Rossi S, Pothier D, Krause C. Wood properties of black spruce (*Piceamariana* (Mill.) BSP) in relation to ring width and tree height in even-and uneven-aged boreal stands. *Annals of Forest Science*, 2019, 76(2): 43.