

DOI: 10.20103/j.stxb.202308081699

张琦, 苑丹阳, 王晓春. 大小龄红松木质部解剖特征的年龄效应及其对气候变化的响应差异. 生态学报, 2024, 44(11): 4876-4888.

Zhang Q, Yuan D Y, Wang X C. Age effect of xylem anatomical characteristics of young and old Korean pine and its response to climate change. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(11): 4876-4888.

大小龄红松木质部解剖特征的年龄效应及其对气候变化的响应差异

张 琦, 苑丹阳, 王晓春*

东北林业大学生态研究中心, 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

摘要: 树龄是影响树木生长的最重要因素之一。在气候变暖背景下, 利用树干木质部解剖特征, 分析不同树龄生长-气候关系, 对准确评估树木对气候变化的响应和适应策略、预测气候变化下的森林动态至关重要。利用木材解剖学方法, 比较了小兴安岭溪水地区针阔混交林内大、小龄红松(*Pinus koraiensis*) 木质部解剖特征及其对气候变化的响应异同。结果表明: 大龄红松主要管胞特征值随年龄增加而呈上升趋势, 但小龄红松的变化趋势并不明显, 两者均在 1840—1890 年和 1980—2010 年间出现剧烈的波动。大、小龄红松部分管胞特征与气候因子的关系具有一致性, 管胞数量和理论导水率分别与月最高温度负相关和正相关; 总管胞面积(负相关)、理论导水率(正相关)、平均水力直径(正相关)与月最低温度的关系一致; 理论导水率与月总降水正相关; 管胞占比、平均管胞面积、理论导水率、平均水力直径均与平均相对湿度正相关, 且大龄红松相关性更强。大、小龄红松管胞特征与气候因子的关系的不一致表现在, 大龄红松管胞占比、平均管胞面积、总管胞面积和平均水力直径与月最高温度正相关, 而这些关系在小龄红松则表现为负相关。大龄红松管胞数量与 7—9 月最低温度正相关, 而在小龄红松表现为显著负相关; 大、小龄红松除理论导水率外其他管胞特征与降水关系基本相反, 其中管胞数量的相关性更强; 大龄红松与 7 月、9 月、年总降水量显著正相关, 而小龄红松与 6 月和年总降水显著负相关; 与月平均相对湿度的相关关系大龄红松表现为正相关或不显著, 而小龄红松呈负相关关系。温度是限制大、小龄红松管胞特征生长的主要气候因子, 降水的影响相对较弱, 平均相对湿度对大小龄红松的影响差异不大。近几十年, 小兴安岭地区气候暖干化趋势逐渐增强, 这种暖干化会造成大、小龄红松生长的响应差异。若气候持续变暖或加剧, 小龄红松会出现严重生长衰退。

关键词: 红松; 管胞; 理论导水率; 早材; 气候变化; 木质部

Age effect of xylem anatomical characteristics of young and old Korean pine and its response to climate change

ZHANG Qi, YUAN Danyang, WANG Xiaochun*

Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management, Ministry of Education, Center for Ecological Research, College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Tree age is one of the most important factors affecting tree growth. In the context of climate warming, it is crucial to accurately evaluate the response and adaptation strategies of tree growth to climate change, and predict forest dynamics under climate change by utilizing the anatomical characteristics of tree trunk xylem and analyzing the growth-climate relationship of different tree ages. Wood anatomical methods were used to compare the anatomical characteristics of the xylem of younger and older Korean pine (*Pinus koraiensis*) and their responses to climate change in the mixed coniferous and broad-leaved forests in the Xishui of Xiaoxing'an Mountains, the northeastern China. The results showed that the main characteristics of tracheids in older *P. koraiensis* showed an overall upward trend with age, but the trend of changes in

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD2200401); 国家自然科学基金项目(41877426, 42177421)

收稿日期: 2023-08-08; 网络出版日期: 2024-03-18

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

younger *P. koraiensis* was not significant. Both younger and older *P. koraiensis* showed significant fluctuations between 1840—1890 and 1980—2010. The relationship between the characteristics of some tracheids in younger and older *P. koraiensis* and climatic factors was consistent. The number of tracheids and theoretical hydraulic conductivity were negatively and positively correlated with the monthly maximum temperature, respectively. The relationship between total tracheid area (negative correlation), theoretical hydraulic conductivity (positive correlation), average hydraulic diameter (positive correlation) and monthly minimum temperature was consistent. The theoretical hydraulic conductivity was positively correlated with monthly total precipitation. The proportion of tracheids, average tracheid area, theoretical hydraulic conductivity, and average hydraulic diameter were positively correlated with averagely relative humidity, and the correlation was stronger in older *P. koraiensis*. The inconsistency of the relationship between the tracheid characteristics in younger and older *P. koraiensis* and climate factors was reflected in the positive correlation between the proportion of tracheids, average tracheid area, total tracheid area and average hydraulic diameter with monthly maximum temperature in older *P. koraiensis*, while the negative correlation was observed in younger *P. koraiensis*. The number of tracheids in older *P. koraiensis* was positively correlated with the minimum temperature from July to September, while younger *P. koraiensis* showed a significantly negative correlation. Except for the theoretical hydraulic conductivity, the relationship between other tracheid characteristics and precipitation was basically opposite for older and younger *P. koraiensis*, with a stronger correlation between the number of tracheids. Older *P. koraiensis* was significantly positively correlated with total precipitation in July, September, and whole year, while younger *P. koraiensis* was significantly negatively correlated with total precipitation in June and whole year. The correlation between the characteristics of tracheids in older *P. koraiensis* and monthly average relative humidity was either positive or not significant, while younger *P. koraiensis* was negative. Temperature was the main climatic factor limiting the growth characteristics of tracheid of younger and older *P. koraiensis*. The influence of precipitation was relatively weak, and the impact of average relative humidity on the growth of younger and older *P. koraiensis* was not significant. With climate warming, the trend of climate warming and drying in Xiaoxing'an Mountains region was increasing, and there were differences in the impact on the growth of older and younger *P. koraiensis*. If the climate continues to warm or intensify, younger *P. koraiensis* will experience growth decline.

Key Words: *Pinus koraiensis*; tracheid; theoretical hydraulic conductivity; earlywood; climate change; xylem

目前,地球正处于过去千年以来最温暖的时期^[1]。自工业革命以来,全球温度持续上升,导致极端气候事件的发生频率和强度持续增加^[2]。20 世纪 80 年代以来,每十年都比前一个十年更暖。近一百年来,全球平均气温大约上升(0.85 ± 0.15) °C,降水量增加了 21 mm^[3]。气候变化会影响树木个体的生长和发育,进而改变森林生态系统的结构和物种组成^[1,3-5]。有研究表明温度尤其是生长季温度对中高纬度地区以及高海拔森林生长影响最为明显^[6]。中国东北地区是近年来气候变化最为显著的区域之一^[7]。阔叶红松林是东北长白山、完达山及小兴安岭地区的地带性顶极植被,其结构复杂、物种多样性高,在我国北方地区的生态安全和经济发展中发挥着重要作用^[8]。红松(*Pinus koraiensis*)是阔叶红松林中最重要树种之一^[9-10],Wang 等^[11]发现气候变暖会导致红松生长衰退,尤其是低龄红松衰退更为严重,但是不同年龄红松生长对气候变暖的响应机理还不清楚。

大多数树木个体发育中都存在明显的年龄阶段,每个年龄阶段在形态、结构、生长习性、生理生化和遗传特性等方面都具有明显不同的特征^[12-13]。树龄是影响树木生长的最重要因素之一,在气候变暖背景下,探讨不同树龄树木生长对变暖的响应异同,对深入理解气候变化下的森林动态具有重要意义^[14]。目前,已有研究指出不同树龄树木生长会对气候变暖产生不同的响应。欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)平均树轮宽度与树龄的相关性更高。在平均树龄最高的地点,幼龄阶段的生长速率较低^[15]。Wang 等^[12]发现东北多数地区红松生长随温度升高而下降,并且越是低龄红松生长下降越明显,温度升高导致的生长下降与树龄明显相关。幼龄和老龄白桦(*Betula platyphylla*)生长对升温的响应明显相反^[16]。一些研究发现,老龄树木生长对气候变化更为敏感^[17-19]。在东北阔叶红松林内,已经有很多学者开展针叶树木生长对气候变化响应的研究,大多集中在树木的生长衰退、生长-气候关系及其对气候变暖响应机理等方面^[20-22],针对不同年龄红松生长对气候变化

响应研究较少,尤其是从木质部解剖角度开展管胞尺度的研究更少。

小兴安岭伊春地区是阔叶红松林在中国分布最为集中且保存完好的核心地区^[23-24],也是气候变暖最为显著的地区之一^[25-27]。红松作为阔叶红松林主要优势树种,在生态学和经济学上都具有至关重要的价值。本文在伊春溪水地区采集不同年龄红松树芯样品,利用木材解剖学和树轮生态学方法,试图阐明以下科学问题:小兴安岭伊春地区不同年龄红松主要木质部解剖特征随时间变化是否一致?它们是如何响应气候变化的?解决以上问题对于从木质部解剖结构解释红松生长对气候变化的响应机制具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究地点位于黑龙江省伊春市溪水国家森林公园,该区域地处小兴安岭中段,汤旺河流域,属北温带大陆性湿润季风气候。春季多风少雨,易干旱;夏季温和多雨;秋季气温下降迅速,9月中旬左右出现早霜;冬季受西伯利亚和蒙古高压影响和控制,寒冷而干燥^[28]。根据附近气象站监测数据表明,该区域自1956年以来年平均气温1.2℃左右,其中11月至4月平均气温都在0℃以下,5—9月平均气温均高于10℃;多年来年总降水量为650 mm左右,雨季(6—9月)占全年降水量的60%以上(图1)。

研究区地带性土壤主要是在花岗岩上发育起来的暗棕壤,在其他位置常常分布有一定面积的草甸土及沼泽土,例如山间谷地和河谷阶地等位置。研究区以中低山为主要地形。研究区主要植被类型为阔叶红树林,优势树种以红松为主,伴生有鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)和白桦(*Betula platyphylla*)等乔木。

红松是松科松属的常绿乔木,喜光性强,对土壤水分的要求较高,不宜过干、过湿的土壤及严寒气候。浅根性,常生于排水良好的湿润山坡上,对大气湿度较敏感。

1.2 样品采集

2020年7月,在溪水国家森林公园内选择人为干扰较小的天然林进行树木年轮样品采集(经度129°01'E,纬度47°54'N,海拔428 m)。挑选生长良好且胸径差异明显的红松作为取样目标,利用生长锥(5.15 mm)于胸高处(1.5 m)钻取树木年轮样芯。共采集红松50棵树,包括大龄25棵(≥161年,平均年龄237年),小龄25棵(121—160年,平均年龄147年)^[29],每棵树从南北两个方向采集2个样芯,将所取样芯放入塑料管内,并对样芯进行编号,同时记录每棵树的生境。

将采集的样品带回实验室,根据树木年轮学传统方法,完成红松树轮样芯的固定、风干、打磨等预处理,打磨时按砂纸目数由低到高的次序逐渐打磨,直到在体式解剖镜下能够清晰看到细胞并分辨年轮界限为止。采用骨架图法在解剖镜下对每个样品进行目视交叉定年^[30],待定年完成后利用Velmex年轮宽度测量仪(Velmex Tree-Ring System, Velmex, Inc.)逐年量测样芯上每一年的宽度,测量精度为0.001 mm。运用COFECHA程序对交叉定年及测量质量进行检验^[31],将与主序列相关性差或难以交叉定年的样芯剔除,树轮年表建立由ARSTAN程序完成^[32],采用指数函数、多项式拟合函数的方法进行去趋势,剔除树龄及其他非气

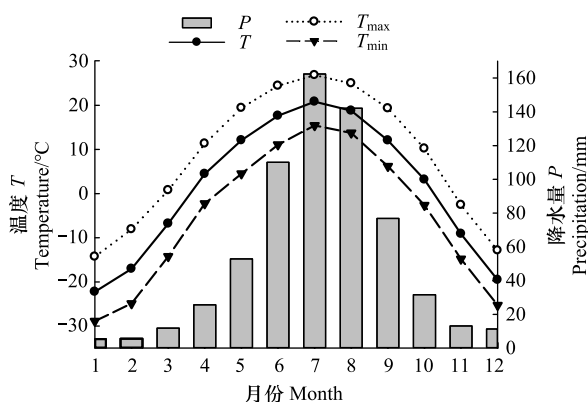


图1 中国小兴安岭溪水地区1956—2020年月平均气温和降水量变化

Fig.1 Variations of monthly mean temperature and total precipitation in Xishui of Xiaoxing'an Mountains of China from 1956 to 2020

P: 月总降水 Monthly total precipitation; T: 月平均温度 Monthly mean temperature; T_{max} : 月平均最高温度 Monthly mean maximum temperature; T_{min} : 月平均最低温度 Monthly mean minimum temperature

候因素导致的生长趋势。对去除生长趋势的序列进行双权重平均法合成红松的标准年表。

对需要解剖的样芯软化,使用滑走切片机进行切片、展片与粘片、染色和封藏,制成显微装片在显微镜下拍照以获得图像数据(样芯过长时,分段拍照后利用 Adobe photoshop 软件进行图像拼接)(图 2)。获得的图像利用 ROXAS^[33] 自动或半自动化读取并测量木质部解剖特征,该软件基于 Image-Pro Plus 完成对年轮和细胞边界的自动识别,高效计算出大批量数据参数,包括树轮宽度(MRW)、管胞数量(TN)、管胞占比(RCTA)、平均管胞面积(MTA)、总管胞面积(TTA)、理论水力导水率(Kh)、平均水力直径(Dh)等。结合人工辅助检查纠错,可高效且相对准确地完成测量。获得的解剖特征参数经标准化处理以后建立细胞年表。大龄红松平均 237 年,小龄红松平均 147 年;大、小龄红松主要解剖参数的数值在表 1 中详细展示。为进一步分析大、小龄红松解剖特征间的差异,研究比较了大、小龄红松早晚材之间解剖特征的差异。由红松幼龄材与成熟材的解剖性质得知,天然红松林的晚材率在 18.12%^[34]。

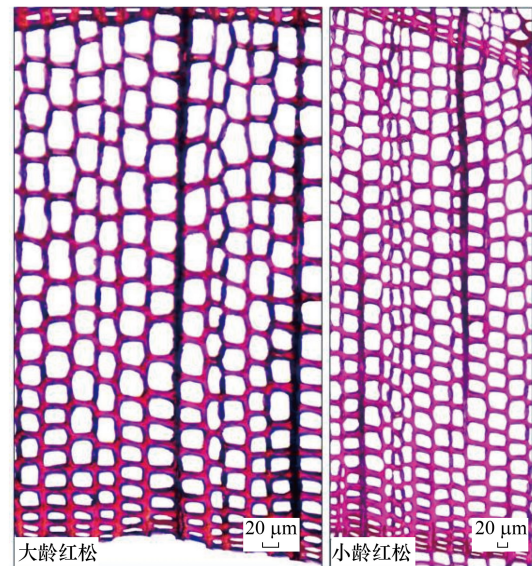


图 2 伊春美溪地区大、小龄红松切片图

Fig.2 Slide slice diagram of younger and older age *Pinus koraiensis* in Yichun, China

表 1 大、小龄红松主要解剖参数值比较

Table 1 Comparison of main anatomical parameter values of younger and older *Pinus koraiensis*

项目 Items	大龄 Older	小龄 Younger
经度 Longitude		47°54'N
纬度 Latitude		129°01'E
海拔 Altitude/m		428
年龄 Age/a	237±10	147±35
树轮宽度 Mean ring width(MRW)/μm	816±251	1058±310
平均管胞数量 Tracheid number(TN)/个	801±302	755±244
管胞面积百分比 Percentage of conductive area(RCTA)/%	45.4±2.8	47.8±2.6
平均管胞面积 Mean tracheid area(MTA)/μm ²	460±96	514±72
总管胞面积 Total tracheid area(TTA)/(×10 ⁴ μm ²)	35.7±100	55.8±14.5
理论水力传导率 Theoretical hydraulic conductivity(kh)/(10 ⁻⁸ kg m MPa ⁻¹ s ⁻¹)	0.37±0.18	0.77±0.29
平均水力直径 Hydraulic diameter(Dh)/μm	30.4±3.3	34.4±1.8

1.3 气候资料与统计分析

气象数据由中国气象科学数据共享服务网(<http://cdc.cma.gov.cn>)提供。本文选取距离采样点最近的伊春气象站(47°44'N, 128°55'E, 海拔 241 m)的气象资料用于生长-气候分析。气象要素包含 1956—2020 年逐月的平均气温、平均最低气温、平均最高气温及总降水量。

使用单因素方差分析探究大、小龄木质部解剖参数之间的差异性。利用皮尔逊相关分析评估月气候对红松径向生长的影响,找出树木生长的主要限制因子。考虑气候对当年树木在径向生长的影响,选择每年 1 月到当年 12 月(总计 12 个月)作为相关分析窗口。为快速评估生长对温度、降水变化的响应,本研究比较了 1956 年以后主要气候因子与大龄红松、小龄红松径向生长的差异。在此基础上,进一步分析大、小龄由各参数得到的两个主成分与代表性时间段气候因子影响下表现的差异性。利用 SPSS 软件完成统计分析, SigmaPlot 和 Excel 等软件进行图表制作。

2 结果与分析

2.1 大、小龄红松管胞主要特征年际变化和均值比较

从大、小龄红松管胞特征的年际变化可以看出,大、小龄红松管胞特征存在明显不同的年际变化趋势(图3)。大龄红松平均管胞面积(图3蓝色MTA)、理论水力传导率(图3蓝色Kh)、平均水力直径(图3蓝色

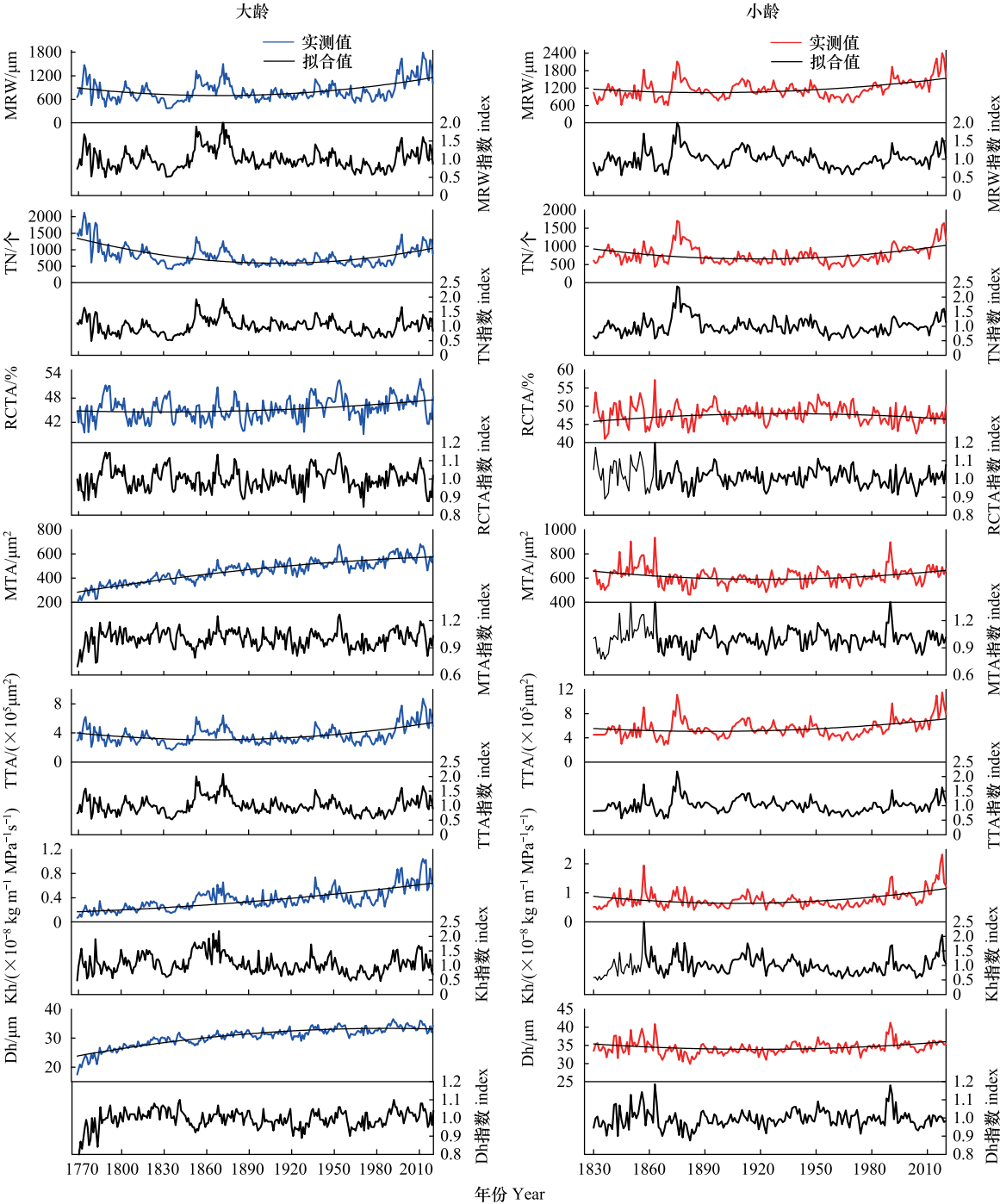


图3 大(蓝色)、小(红色)龄红松主要管胞特征及其指数的年际变化

Fig.3 Inter-annual variation of main tracheid characteristics and its index of older (blue) and younger (red) *Pinus koraiensis*
MRW: 平均年轮宽度 Mean ring width; TN: 平均管胞数量 Tracheid number; RCTA: 管胞面积占比 Percentage of conductive area; MTA: 平均管胞面积 Mean tracheid area; TTA: 总管胞面积 Total tracheid area; Kh: 理论导水率 Tree-ring theoretical hydraulic conductivity; Dh: 水力直径 Mean hydraulic diameter per ring

Dh)随年龄增加呈现出明显的上升趋势,但是小龄红松这种趋势不明显,尤其是平均管胞面积(图3红色MTA)和理论导水率(图3红色Dh)。大、小龄红松管胞占比的年际变化趋势不明显(图3RCTA)。大、小龄红松的平均轮宽(图3MRW)、平均管胞数量(图3TN)、总管胞面积(图3TTA)随年龄增加均存在先下降后上升的趋势,但是大龄红松的这种趋势更明显,小龄红松的其他管胞参数也存在这种变化趋势。

从红松管胞参数的年际变化还可以看出(图3),一些红松管胞特征存在明显的周期变化特征,比如管胞占比(图3, RCTA)。还有一些管胞特征存在一些异常变化,比如大龄红松的平均轮宽(图3, 左侧MRW)、管胞数量(图3, 左侧TN)、总管胞面积(图3, 左侧TTA)在1840—1870年和1990—2010年存在大幅度的剧烈变化,小龄红松的平均轮宽(图3, 右侧MRW)、管胞数量(图3, 右侧TN)、总管胞面积(图3, 右侧TTA)在1870和1990年左右也存在剧烈的变化。

把大、小龄红松所有管胞参数进行去趋势变成指数后,除管胞占比外,大、小龄间其他管胞参数指数差异均不显著,这表明红松大、小龄管胞参数值的差异明显受年龄影响(图4)。

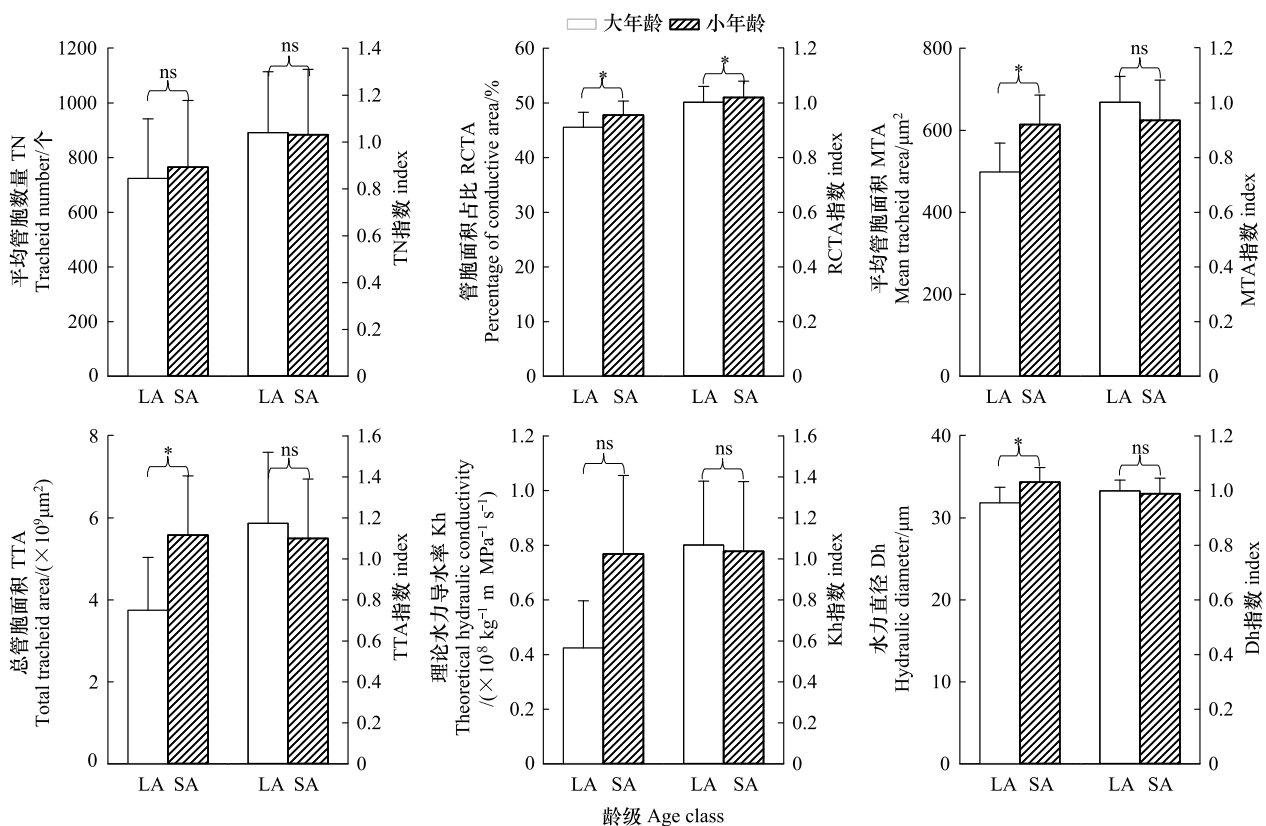


图4 大、小龄红松木质部主要解剖参数及其指数比较

Fig.4 Comparison of main anatomical parameters and their indexes of the xylem between older and younger *Pinus koraiensis*

LA: 大龄红松; SA: 小龄红松; 星号“*”代表大、小龄红松解剖参数间差异显著($P < 0.05$); ns 代表大、小龄红松解剖参数间差异不显著($P > 0.05$)

为检验不同年龄红松木质部解剖特征差异,比较了大、小龄红松木质部主要管胞参数(图4)。发现大龄红松管胞占比、平均管胞面积、总管胞面积、平均水力直径均显著小于小龄红松。但是,大、小龄红松木质部管胞数量和理论导水率差异不显著。

进一步分析大、小龄红松早、晚材主要解剖参数发现:大、小龄红松早材管胞数量和理论导水率与整轮的差异不显著,但大龄红松的这两个参数显著小于小龄红松。管胞占比和总管胞面积由整轮的大龄红松显著小于小龄红松,变成差异不显著。这表明大、小龄红松早晚解剖特征可能与整轮的解剖特征不完全一致,尤其

是早材中的管胞占比,整轮中大龄红松显著小于小龄,但在早材中,大龄高于小龄(但不显著)。平均管胞面积和平均水力直径与整轮的结果基本一致,也就是大龄红松显著小于小龄红松。

红松晚材主要特征管胞的大、小龄对比关系基本早材的大、小龄对比关系一致。大龄红松晚材管胞数量、平均管胞面积、理论导水率、平均水力直径显著小于小龄红松。大龄红松晚材管胞占比高于小龄红松,但差异不显著。大龄红松晚材总导管面积小于小龄红松,但差异不显著。

2.2 大、小龄红松主要管胞特征与主要气候关系比较

大、小龄红松管胞参数与生长季(4—10月)和年均最高温的相关分析表明(图5):大、小龄红松管胞数量、理论导水率与4—10月月最高温关系基本一致,并且管胞数量与最高温负相关(图5, TN),与年均理论导水率显著正相关(图5, Kh)。大、小龄红松管胞面积占比(图5, RCTA)、平均管胞面积(图5, MTA)、总导管面积(图5, TTA)和水力直径(图5, Dh)与月最高温呈反向关系,尤其是在6—9月份更为明显,高温对小龄红松管胞占比、管胞面积和水力直径起抑制作用,但对大龄红松而言基本上是促进作用。

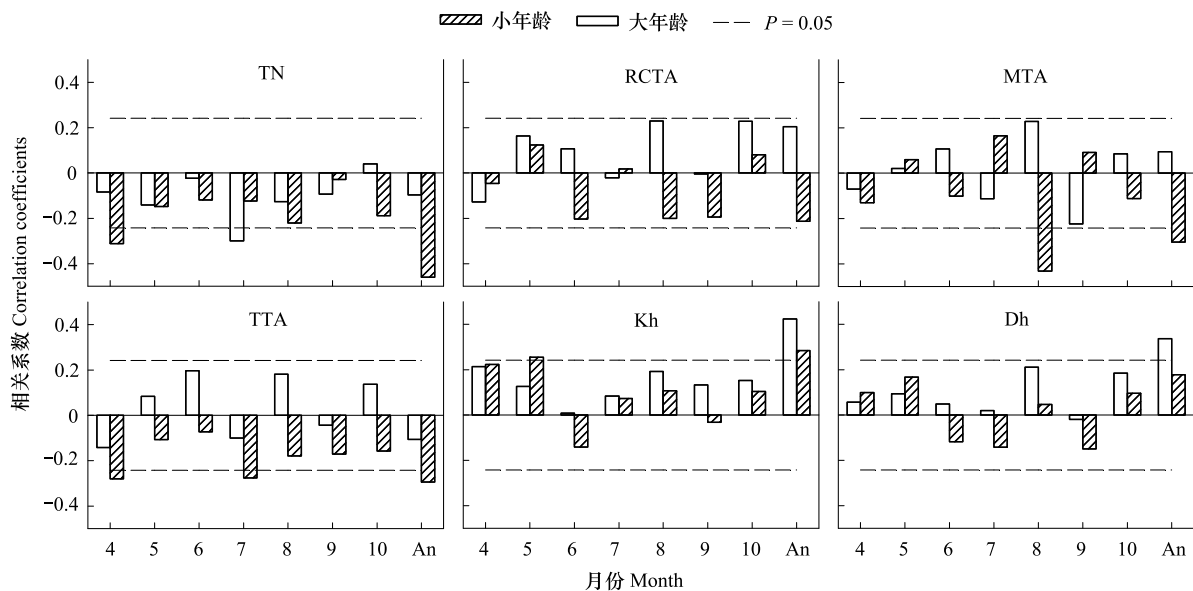


图5 大、小龄红松主要管胞特征与生长季(4—10月)和年最高温相关关系

Fig.5 Correlation coefficients between the major tracheid parameters of younger and older *P. koraiensis* and monthly mean maximum temperature during growing season (April to October) and annual mean maximum temperature

An: 年度值 Annual

大、小龄红松管胞参数与生长季(4—10月)和年均最低温的相关分析表明(图6):大、小龄红松管胞数量与7—9月最低温关系相反,并且更重要的是小龄红松对最低温更敏感,并且各个月份都显著负相关(图6, TN)。大、小龄红松管胞占比、平均管胞面积与最低温的关系相反,并且小龄红松基本上是负相关(图6, RCTA 和 MTA)。大、小龄红松总导管面积、理论导水率和水力直径与生长季和年均最低温的关系基本一致,而且总导管面积与最低温负相关(图6, TTA),而理论导水率和水力直径与温度显著正相关(图6, Kh 和 Dh)。

大、小龄红松管胞参数与生长季(4—10月)和年总降水的相关分析表明(图7):除少数管胞数量和年均理论导水率外(图7, TN 和 Kh),水分对大、小红松管胞特征影响相对较弱。大、小龄红松管胞参数对水分变化的响应总体上相反,尤其是管胞数量,但理论导水率与降水的关系保持一致(图7, Kh)。

大、小龄红松管胞参数与生长季(4—10月)和年均相对湿度的相关分析表明(图8):大、小龄红松管胞参数与相对湿度的关系与降水正好相反。除管胞数量外(图8, TN),大、小龄红松管胞参数与相对湿度的关系基本一致,小龄红松管胞数量与生长季相对湿度负相关,大龄红松管胞数量与相对湿度正相关或不显著。大、

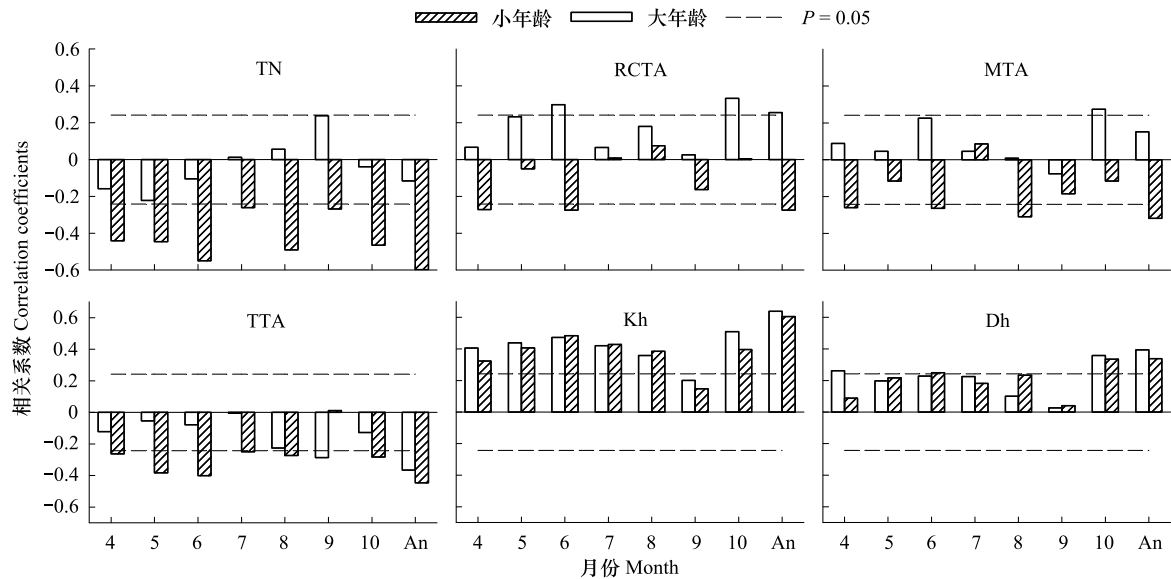


图 6 大、小龄红松管主要胞特征与 4—10 月、年最低温相关关系

Fig.6 Correlation coefficients between the major tracheid parameters of younger and older *P. koraiensis* and monthly mean minimum temperature from April to October and annual mean minimum temperature

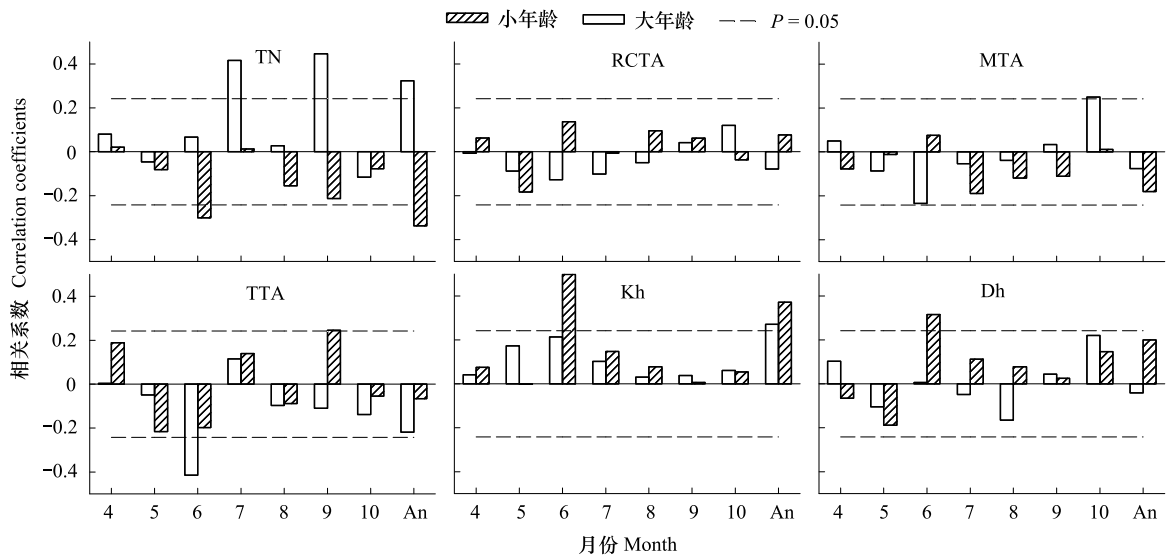


图 7 大、小龄红松管主要胞特征与 4—10 月、年降水相关关系

Fig.7 Correlation coefficients between the major tracheid parameters of younger and older *P. koraiensis* and monthly total precipitation from April to October and annual total precipitation

小龄红松管胞占比、平均管胞面积、理论导水率和水力直径基本与生长季相对湿度正相关,总体而言大龄红松对相对湿度更敏感(图 8, RCTA、MTA、Kh、Dh)。大、小龄红松总管胞面积与生长季相对湿度负相关,但与年均相对湿度正相关(图 8, TTA)。

为进一步分析大、小龄红松对气候变化的响应差异,对大、小龄红松早材和晚材管胞参数提取主成分。大、小龄红松早材第一主成分主要由 RCTA、MTA、Kh、Dh 构成,代表导水效率;第二主成分主要由 TTA 和 TN 构成,代表木质部管胞的数量等宏观特征。大、小龄红松晚材第一、第二主成分与早材一致。大、小龄红松早材、晚材管胞参数与生长季(4—10 月)气候因子的相关性分析表明:大龄红松早材导水效率受最高温和相

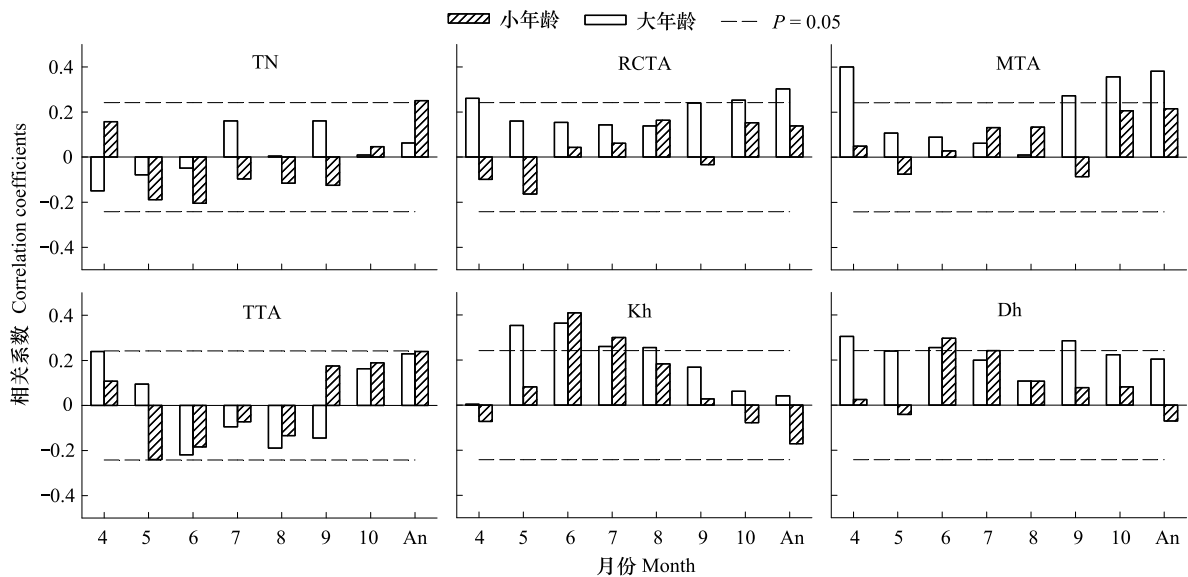


图8 大、小龄红松管主要胞特征与4—10月、年相对湿度相关关系

Fig.8 Correlation coefficients between the major tracheid parameters of younger and older *P. koraiensis* and monthly relative humidity from April to October and annual mean relative humidity

对湿度的影响更大,而降水对小龄早材的水力效率的作用更强。大龄红松晚材导水效率与最高温、最低温、相对湿度相关性更强,小龄红松晚材则与降水的相关性更强。大、小龄红松早材、晚材木质部管胞数量等宏观特征与气候因子的相关性一致。

3 讨论

3.1 大、小龄红松管胞主要特征年际变化的差异

大龄红松的主要管胞参数值随年龄增加呈现出明显的上升趋势,但小龄红松的趋势不明显,同时大龄红松各管胞参数均小于小龄,表明红松管胞特征存在明显年龄效应。在树木个体和森林群落两个水平上,管胞大小与树木径向生长的年际变化显著相关,即具有较大年际变化的森林均呈现木质部管胞平均尺寸较小的特征^[35]。木材结构的径向模式可能反映植物在生长过程中不断变化的水力和机械需求,对径向变化的关注是一个很好的起点,因为从中可获得的信息量很大^[36]。树龄是树木生长的最重要因素,在气温升高的情况下,树木的生长速度大大降低,导致与年龄相关的生长反应更加稳定。通过观察不同年龄树木的的径向生长动态,可以发现树木形成层活动或木材细胞形成的模式存在一些与年龄相关的变化;木质部生长周期的变化可能是对气候的年龄依赖性的原因,可能与尺寸效应有关,而不仅仅是年龄本身^[37]。有研究通过分析环境因子和树龄的交互作用如何影响树木生长发现,在高海拔和低海拔地区出现相同情况,成年树径向生长均早于老树;径向生长的结束主要与随海拔变化的水分可利用性有关,与树龄无关^[38]。幼树在气候变暖的情况下特别脆弱,幼龄树对相对生长速率的降低最为敏感,但老龄树的绝对生长在温度升高下受到强烈抑制^[15]。

大龄红松管胞占比、平均管胞面积、总管胞面积、平均水力直径均显著小于小龄红松,其他木质部管胞参数二者间差异不显著。去趋势后,除管胞占比外其他管胞特征指数差异均不显著,这说明红松大、小年龄间管胞特征的差异明显受年龄影响。研究的结果与其他针叶树管胞数量的研究结果一致^[39—41],即小龄树木的管胞数量高于大龄树,甚至长苞冷杉(*Abies georgei*)幼树管胞数量比老树多50%。小树的发育特点是木质部发生早,生长季节长,生长速度快,具有更长的细胞分化持续时间^[37],因此表现出比大龄树木更多的木质部细胞产量。老龄树对资源的分配更倾向于适应环境和防御侵害,这就是大龄树细胞产量低的原因^[42—43]。随着年龄的增长,环孔材不同树种具有的更长和更宽的导管,这使木质部变得更具传导性和抗气蚀性^[44]。杨建飞

等^[39]也发现黑壳楠(*Lindera megaphylla*)的导管随年龄的增加而增大,管孔密度则呈现“波动”下降趋势。这与红松相关实验得出的结论不一致,其原因在于不同材性树木木质部结构随年龄变化而变化的水力功能,大龄针叶树更加注重水力安全而非水力效率。

3.2 大、小龄红松主要管胞特征对气候变化响应的差异

研究发现温度对小龄红松主要管胞特征影响更明显,并且升温呈显著抑制作用。不同龄树木对气候的敏感性是不同的,部分研究发现大龄树可以包含更多的气候信息^[42],这与本研究结果不一致;也有大量研究结果与本实验相同,小龄树对温度、降水和湿度的变化更敏感^[37-38,40]。通过研究树木年龄依赖的干旱敏感性发现,在干旱期间,树冠上层的年轻树木有较大的生长减少;在潮湿的气候中,年龄依赖的敏感性更明显,并且,较年轻的冠层优势树种也更快地从干旱中恢复^[45]。随着树木年龄的增长,树高也越来越大,净光合速率会发生巨大变化^[46]。有研究表明净光合能力在最年轻和最小的树木中最高,从幼苗期到生长的前几十年急剧下降^[36]。扁柏(*Chamaecyparis obtusa*)实生林和扦插林的木材结构在径向生长方面没有太大不同,但在轴向的变异模式存在显著差异,且实生林的动态变化在树高方面比其他林分强^[47]。在不同材性树种中,针叶树可以更加敏感的感应到气候的变化^[48],红松是一种阳性树种,对土壤水分和温度的变化比其他树种更为敏感。在本研究中,温度是限制红松木质部管胞特征的主要气候因素。这可能是高温导致蒸发增加进而促进土壤有效水分流失的结果^[19]。大、小龄红松管胞占比、总管胞面积、平均管胞面积、平均水力直径与月最高温呈反向关系,在6—9月份反向关系更明显。随着温度升高,小龄树木在干旱逐渐加剧的情况下尤为脆弱,较高的温度会对小龄红松管胞占比、管胞面积和水力直径起抑制作用;大龄树木对长期干旱具有更强的恢复力,更能适应逐渐升高的温度带来的干旱胁迫^[18]。大龄红松管胞数量(7—9月)、管胞占比、平均管胞面积与最低温正相关表明,生长季较高的最低温有利于大龄红松形成层活动和树木生长^[18],而小龄红松明显不适应这种变化。大龄树更易受气候变化的影响,表现为随着树高和树皮的增厚,重力增加的水分运输阻力和运输复杂性的双重作用^[49]。同时,水分胁迫会限制气孔导度和气体交换,使气孔提前关闭,从而使径向生长对气候变率更加敏感^[50]。在对亚热带典型树种进行研究时,温度同样是限制研究区内不同树种径向生长的主要气候因素,各树种对于温度的响应比降水更加显著^[51]。

大、小龄红松管胞参数对水分变化的响应总体上相反,尤其是管胞数量。有关岳桦(*Betula ermanii*)的研究却发现树龄间对降水量变化响应的差异不明显^[51],这种差异可能是由于树种、采样点生境和海拔不同造成的。相较于温度,降水对红松管胞特征的影响相对较弱,与大龄红松管胞数量正相关,小龄负相关;其中7月、9月和年均降水与大龄红松显著正相关,6月和年均降水与小龄显著负相关。降水增加时,阴雨天气的增多会造成植物光合作用减弱,减少营养物质的积累,影响树木生长,进而抑制小龄红松管胞数量的增多^[51]。降水虽通常伴随低温和低辐射出现,但温度是小龄红松生长的主要限制因素,因此短暂的低温无法促进小龄红松生长^[52]。大龄红松更大的胸径、冠幅和根系,更复杂的林冠层的竞争优势在一定程度上缓解了这些负面作用^[18]。

平均相对湿度与大、小龄红松管胞参数的关系与降水正好相反。除管胞数量外,大、小龄红松管胞参数与相对湿度的关系基本一致,小龄红松管胞数量与生长季相对湿度负相关,大龄红松管胞数量与相对湿度正相关或不显著,这表明平均相对湿度是大、小龄红松管胞数量的影响因素之一。相对湿度是温度和水分变化综合作用的结果,相对湿度下降致使没有充分的降水渗透到土壤底层,小龄红松不具备大龄树木发达的根系,抗旱性较弱,因此无法利用足够多的水分,从而无法产生更多的管胞细胞^[53]。此外,大、小龄红松与湿度的关系可能与不同年龄红松气孔特性有关。气孔对水蒸气的传导通常随树高和树龄而下降。许多研究表明,气孔导度随着树木大小的增加而减少,反映了叶面积与边材面积之比的增加^[54],以及随着树龄和大小的增加,茎叶水力传导率的降低^[46]。

综合所有管胞特征(主成分),小龄红松早材对气候变化更敏感,大龄红松晚材对气候变化更敏感。白天军等^[55]的研究表明早材的径向生长相较于晚材而言对气候因子的变化比较敏感。树木早材一般开始形成于

春季和夏初^[56],当生长环境条件适宜时,树木形成层就能进行各项生命活动,更早的积累碳同化产物,供树木形成早材^[57],小龄红松木质部发生更早,因此其早材对气候变化更敏感。生长季降水量增加时,树木根部可以通过根压吸收补充水分,促使组织细胞水分及时达到平衡^[58],而且细胞膨压的恢复是树木良好生长不可或缺的前提条件^[59—60],大龄树庞大、复杂的根系很好的利用这些优势,进而积累树木晚材生长所需养分。

4 结论

研究发现小兴安岭大龄红松主要管胞特征存在明显年龄趋势,但小龄红松部分管胞特征年龄趋势不明显。在 1840—1890 年和 1980—2010 年间,大、小龄红松生长出现剧烈的变化。大龄红松木质部主要管胞特征明显小于小龄红松。生长季温度(尤其是最低温)是大小龄红松主要管胞特征的主要气候限制因子。大小龄红松管胞数量特征与最低温呈反向关系,最低温升高会抑制(促进)小(大)龄红松的管胞数量、管胞占比、平均管胞面积和总管胞,但是最低温升高会促进大小龄红松的导水率(理论导水率和水力直径)。最高温升高会抑制大、小龄红松管胞数量增加,对其他管胞特征的影响大小龄红松反应相反,总体上抑制小龄红松,促进大龄红松。大、小龄红松管胞特征对降水变化反应相反,总体上降水增加有利于大龄红松,不利于小龄红松。综合所有管胞特征的主成分分析表明,小龄红松早材对气候变化(尤其是温度)更敏感,大龄红松晚材对气候变化更敏感。本研究仅考虑了不同龄红松木质部特征与当年气候变化的相关关系,事实上前一年、生长季前期的气候因子变化产生的“遗留效应”也会对结果产生影响,需要在后续的实验中进行进一步分析。

参考文献(References):

- [1] 刘国华,傅伯杰. 全球气候变化对森林生态系统的影响. 自然资源学报, 2001, 16(1): 71-78.
- [2] Kannenberg S A, Maxwell J T, Pederson N, D'Orangeville L, Ficklin D L, Phillips R P. Drought legacies are dependent on water table depth, wood anatomy and drought timing across the eastern US. Ecology Letters, 2019, 22(1): 119-127.
- [3] IPCC. Climate Change 2013-The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [4] 祁承经,赵运林,喻勋林,吴毅. 树木年轮学综论. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(3): 1-8, 16.
- [5] Greenwood M S. Rejuvenation of forest trees. Kossuth S V, Ross S D. Hormonal Control of Tree Growth. Dordrecht: Springer, 1987: 1-12.
- [6] Bon M C. J 16: an apex protein associated with juvenility of *Sequoiadendron giganteum*. Tree Physiology, 1988, 4(4): 381-387.
- [7] Bonga J M. Vegetative propagation in relation to juvenility, maturity, and rejuvenation. Bonga J M, Durzan D J, eds. Tissue Culture in Forestry. Dordrecht: Springer Netherlands, 1982: 387-412.
- [8] Poethig R S. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. Science, 1990, 250: 923-930.
- [9] Huang L C, Lius S, Huang B L, Murashige T, Mahdi E F M, Van Gundy R. Rejuvenation of *Sequoia sempervirens* by repeated grafting of shoot tips onto juvenile rootstocks *in vitro*. Plant Physiology, 1992, 98(1): 166-173.
- [10] Lavi U, Lahav E, Degani C, Gazit S. The genetics of the juvenile phase in avocado and its application for breeding. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1992, 117(6): 981-984.
- [11] Wang X C, Pederson N, Chen Z J, Lawton K, Zhu C, Han S J. Recent rising temperatures drive younger and southern Korean pine growth decline. Science of the Total Environment, 2019, 649: 1105-1116.
- [12] Roibu C C, Popa I, Kirchhefer A J, Palaghianu C. Growth responses to climate in a tree-ring network of European beech (*Fagus sylvatica* L.) from the eastern limit of its natural distribution area. Dendrochronologia, 2017, 42: 104-116.
- [13] Büntgen U, Krusic P J, Piermattei A, Coomes D A, Esper J, Myglan V S, Kirdyanov A V, Camarero J J, Crivellaro A, Körmér C. Limited capacity of tree growth to mitigate the global greenhouse effect under predicted warming. Nature Communications, 2019, 10: 2171.
- [14] Ruiz-Benito P, Madrigal-González J, Young S, Mercatoris P, Cavin L, Huang T J, Chen J C, Jump A S. Climatic stress during stand development alters the sign and magnitude of age-related growth responses in a subtropical mountain pine. PLoS One, 2015, 10(5): e0126581.
- [15] Zhang X Q, Wang Z, Chhin S, Wang H C, Duan A G, Zhang J G. Relative contributions of competition, stand structure, age, and climate factors to tree mortality of Chinese fir plantations: long-term spacing trials in Southern China. Forest Ecology and Management, 2020, 465: 118103.
- [16] Gradel A, Haensch C, Ganbaatar B, Dovdondemberel B, Nadaldorj O, Günther B. Response of white birch (*Betula platyphylla* Sukaczew) to temperature and precipitation in the mountain forest steppe and taiga of northern Mongolia. Dendrochronologia, 2017, 41: 24-33.

- [17] 赵晓娟. 大兴安岭南段山杨径向生长对于旱事件的响应[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021.
- [18] Jiao L, Jiang Y, Wang M C, Zhang W T, Zhang Y P. Age-effect radial growth responses of *Picea schrenkiana* to climate change in the eastern Tianshan Mountains, Northwest China. *Forests*, 2017, 8(9): 294.
- [19] Peng J F, Peng K Y, Li J B. Climate-growth response of Chinese white pine (*Pinus armandii*) at different age groups in the Baiyunshan National Nature Reserve, central China. *Dendrochronologia*, 2018, 49: 102-109.
- [20] 朱良军, 杨婧雯, 朱辰, 王晓春. 林隙干扰和升温对小兴安岭红松和臭冷杉径向生长的影响. *生态学杂志*, 2015, 34(8): 2085-2095.
- [21] Zhu L J, Cooper D J, Yang J W, Zhang X, Wang X C. Rapid warming induces the contrasting growth of Yezo spruce (*Picea jezoensis* var. *microperma*) at two elevation gradient sites of Northeast China. *Dendrochronologia*, 2018, 50: 52-63.
- [22] 姚启超, 王晓春, 肖兴威. 小兴安岭红皮云杉年轮-气候关系及其衰退原因. *应用生态学报*, 2015, 26(7): 1935-1944.
- [23] Lévesque M, Rigling A, Bugmann H, Weber P, Brang P. Growth response of five co-occurring conifers to drought across a wide climatic gradient in Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 197: 1-12.
- [24] Rita A, Gentilesca T, Ripullone F, Todaro L, Borghetti M. Differential climate-growth relationships in *Abies alba* Mill. and *Fagus sylvatica* L. in Mediterranean Mountain forests. *Dendrochronologia*, 2014, 32(3): 220-229.
- [25] Scharnweber T, Manthey M, Criegee C, Bauwe A, Schröder C, Wilmking M. Drought matters-Declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(6): 947-961.
- [26] Latte N, Lebourgeois F, Claessens H. Increased tree-growth synchronization of beech (*Fagus sylvatica* L.) in response to climate change in northwestern Europe. *Dendrochronologia*, 2015, 33: 69-77.
- [27] Lyu S N, Wang X C, Zhang Y D, Li Z S. Different responses of Korean pine (*Pinus koraiensis*) and Mongolia oak (*Quercus mongolica*) growth to recent climate warming in Northeast China. *Dendrochronologia*, 2017, 45: 113-122.
- [28] Li J Q, Li J W. Regeneration and restoration of broad-leaved Korean pine forests in Lesser Xing'an Mountains of Northeast China. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(7): 1268-1277.
- [29] 国家林业局. 主要树种龄级与龄组划分. 中华人民共和国林业行业标准[S]. LY/T 2908-2017.
- [30] Stokes M A, Smiley T L. An introduction to tree-ring dating. Tucson: University of Arizona Press, 1996.
- [31] Holmes R. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 1983, 43: 69-75.
- [32] Briffa K R, Melvin T M. A closer look at regional curve standardization of tree-ring records: justification of the need, a warning of some pitfalls, and suggested improvements in its application. Hughes M, Swetnam T, Diaz H. *Dendroclimatology*. Dordrecht: Springer, 2011: 113-145.
- [33] von Arx G, Carrer M. ROXAS: A new tool to build centuries-long tracheid-lumen chronologies in conifers. *Dendrochronologia*, 2014, 32(3): 290-293.
- [34] 王宏伟, 刘迎涛, 朱成. 人工林和天然林红松幼龄材与成熟材的界定及解剖、物理性质的比较. *东北林业大学学报*, 2005, 33(3): 42-43.
- [35] 薛佳鑫, 刘鸿雁, 许重阳, Oleg A. Anenkhonov, Denis V. Sandanov, Andrey Yu. Korolyuk, 蒋子涵, 柳絮, Larisa D. Balsanova, Bulat B. Naidanov. 树木管胞大小对于西伯利亚南部林草交错带森林生长及环境适应性的指示意义. *北京大学学报: 自然科学版*, 2020, 56(3): 531-538.
- [36] Meinzer F, Lachenbruch B, Dawson T. Size- and age-related changes in tree structure and function. New York: Springer, 2011.
- [37] Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Carrer M. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist*, 2008, 177(1): 199-208.
- [38] Zhang J Z, Gou X H, Rademacher T, Wang L J, Li Y L, Sun Q P, Wang F, Cao Z Y. Interaction of age and elevation on xylogenesis in *Juniperus przewalskii* in a cold and arid region. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 337: 109480.
- [39] 杨建飞, 宁莉萍, 杨了, 王天石, 陈甜甜, 钱钰滢. 黑壳楠生长量及木材解剖特征的径向变异. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2018, 42(1): 181-187.
- [40] Zeng Q, Rossi S, Yang B. Effects of age and size on xylem phenology in two conifers of northwestern China. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 8: 2264.
- [41] Li X X, Liang E Y, Gričar J, Prislan P, Rossi S, Čufar K. Age dependence of xylogenesis and its climatic sensitivity in Smith fir on the south-eastern Tibetan Plateau. *Tree Physiology*, 2013, 33(1): 48-56.
- [42] Herms D A, Mattson W J. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 1992, 67(3): 283-335.
- [43] Johnson S E, Abrams M D. Age class, longevity and growth rate relationships: protracted growth increases in old trees in the eastern United States. *Tree Physiology*, 2009, 29(11): 1317-1328.
- [44] 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.
- [45] Au T F, Maxwell J T, Robeson S M, Li J B, Siani S M O, Novick K A, Dannenberg M P, Phillips R P, Li T, Chen Z J, Lenoir J. Younger trees in the upper canopy are more sensitive but also more resilient to drought. *Nature Climate Change*, 2022, 12: 1168-1174.
- [46] Greenwood M S, Ward M H, Day M E, Adams S L, Bond B J. Age-related trends in red spruce foliar plasticity in relation to declining productivity.

- Tree Physiology, 2008, 28(2): 225-232.
- [47] Tsushima S, Fujioka Y, Oda K, Matsumura J, Shiraishi S. Variations of wood properties in forests of seedlings and cutting cultivars of hinoki (*Chamaecyparis obtusa*). Mokuzaï Gakkaishi, 2006, 52(5): 277-284.
- [48] 张蓉. 亚热带典型树种径向生长与木质部特征对气候变化的响应[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2022.
- [49] Ryan M G, Yoder B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. BioScience, 1997, 47(4): 235-242.
- [50] Kolb T E, Stone J E. Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. Tree Physiology, 2000, 20(1): 1-12.
- [51] 符少卿. 气候和竞争对长白山西坡岳桦径向生长的影响研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2022.
- [52] 李思其. 长白山不同坡向和海拔岳桦径向生长差异及其气候敏感性研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2019.
- [53] 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. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(5): 445-454.
- [54] Köstner B, Falge E, Tenhunen J D. Age-related effects on leaf area/sapwood area relationships, canopy transpiration and carbon gain of Norway spruce stands (*Picea abies*) in the Fichtelgebirge, Germany. Tree Physiology, 2002, 22(8): 567-574.
- [55] 白天军, 刘苑秋, 温林生, 潘俊, 曹雯, 郑希玲, 邹芹, 邓文平. 庐山日本柳杉早材与晚材年轮宽度对气候变化的响应. 北京林业大学学报, 2020, 42(9): 61-69.
- [56] 郭明辉, 赵西平. 木材气候学导论. 北京: 科学出版社, 2009.
- [57] Guo X H, Chen F H, Jacoby G, Cook E, Yang M X, Peng J F, Zhang Y. Rapid tree growth with respect to the last 400 years in response to climate warming, northeastern Tibetan Plateau. International Journal of Climatology, 2007, 27(11): 1497-1503.
- [58] 董满宇, 江源, 王明昌, 张文涛, 杨浩春. 芦芽山林线华北落叶松径向变化季节特征. 生态学报, 2012, 32(23): 7430-7439.
- [59] Kozłowski T T, Pallardy S G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. Botanical Review, 2002, 68(2): 270-334.
- [60] Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery D M. Intra-annual radial growth and water relations of trees: Implications towards a growth mechanism. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(6): 1445-1459.