

刘士玲, 杨保国, 姚建峰, 等. 广西红椎树干径向生长研究 [J]. 华南农业大学学报, 2020, 41(5): 82-90.
LIU Shiling, YANG Baoguo, YAO Jianfeng, et al. Study on stem radial growth of *Castanopsis hystrix* in Guangxi[J]. Journal of South China Agricultural University, 2020, 41(5): 82-90.

广西红椎树干径向生长研究

刘士玲^{1,2}, 杨保国¹, 姚建峰³, 郑路^{1,2}, 张培¹, 庞圣江¹, 廖树寿¹, 邹位锡¹

(1 中国林业科学研究院 热带林业实验中心, 广西 凭祥 532600; 2 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 广西 凭祥 532600; 3 中国林业科学研究院 资源信息研究所, 北京 100091)

摘要:【目的】评估红椎 *Castanopsis hystrix* 树干径向生长日变化和季节变化特征, 探讨其径向生长的影响因子及作用机制, 丰富南亚热带树木径向生长动态的观测数据, 提高全球气候变化下红椎生长的可预测性。【方法】利用树干径向变化记录仪, 连续记录不同分化等级红椎树干径向生长变化过程, 同步监测气象环境因子, 分析树干径向生长与各因子之间的相关关系。【结果】年尺度上的红椎树干径向生长月均日变化循环模式均为夏季模式, 优势木的径向变化峰值、谷值和振幅明显大于一般木和被压木。红椎树干径向累积生长表现为“S”型曲线。树干径向累积生长量表现为优势木最大 (7 138 μm), 一般木次之 (2 466 μm), 被压木最小 (267 μm)。径向最大生长速度及其出现时间在不同样树间均存在较大差异, 优势木、一般木和被压木树干径向生长的最大速度分别为 46.14、12.21 和 1.70 $\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$, 分别出现在一年中的第 146、163 和 190 天。优势木主要生长时期为一年中的第 59~331 天, 一般木为第 73~317 天, 被压木不存在主要生长时期。Pearson 相关系数、主成分分析和偏相关分析表明, 影响优势木树干径向生长的气象环境因子主要有日均相对空气湿度 (RH)、日降雨量 (P) 和深度为 20 cm 土壤的日均含水率 (φ_{s20}); 影响一般木树干径向生长的气象环境因子主要有日均相对空气湿度、日降雨量、深度为 20 cm 土壤的日均含水率和日均辐射 (SR); 得出优势木和一般木的树干径向日生长量 (SRI) 模型分别为 $\text{SRI}=0.955\text{RH}+1.909\text{P}-418.406\varphi_{s20}$ 和 $\text{SRI}=-0.002\text{SR}+1.101\text{RH}+1.139\text{P}-579.751\varphi_{s20}$, R^2 分别为 0.525 和 0.342。【结论】不同分化等级红椎树干径向生长月均日变化循环模式一致, 但径向累积生长量、径向最大生长速度及其出现时间、对气象环境因子的响应在不同样树间均存在较大差异。

关键词: 红椎; 气象环境因子; 径向生长; 林木分化; 相关分析; 优势木; 一般木
中图分类号: S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-411X(2020)05-0082-09

Study on stem radial growth of *Castanopsis hystrix* in Guangxi

LIU Shiling^{1,2}, YANG Baoguo¹, YAO Jianfeng³, ZHENG Lu^{1,2}, ZHANG Pei¹,
PANG Shengjiang¹, LIAO Shushou¹, ZOU Weixi¹

(1 Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Pingxiang 532600, China; 2 Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang 532600, China; 3 Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: 【Objective】To evaluate the diurnal and seasonal variation characteristics of the stem radial growth of *Castanopsis hystrix*, explore the influencing factors of the radial growth and their action mechanisms, enrich the observational data on the stem radial growth dynamics in the south subtropical region of China, and improve

收稿日期: 2020-02-07 网络首发时间: 2020-06-16 10:51:11
网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20200615.1717.006.html>
作者简介: 刘士玲 (1987—), 女, 工程师, 硕士, E-mail: liushiling725@163.com; 通信作者: 杨保国 (1986—), 男, 工程师, 硕士, E-mail: ybgbyg2006@163.com
基金项目: 广西自然科学基金 (2019GXNSFBA245067); 中国林业科学研究院热带林业实验中心科学基金 (RL-2017-04); 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站运行补助 (2018-LYPT-DW-075)

the predictability of the stem radial growth of *C. hystrix* under global climate changes. 【Method】 The stem radial growth variation of *C. hystrix* in different differentiation classes were studied using dendrometers, and the meteorological environmental factors were measured simultaneously. The relationships between stem radial growth and meteorological environmental factors were analyzed. 【Result】 The monthly mean diurnal variation cycles of the stem radial growth over a full year were all summer patterns, and the stem radial variation peak, valley and amplitude of dominant tree were significantly greater than those of intermediate tree and suppressed tree. The stem radial culmulative growth of *C. hystrix* showed an S-shaped curve. The stem radial culmulative growth of the dominant tree (7 138 μm) was the largest, followed by intermediate tree (2 466 μm), and the smallest was that of the suppressed tree (267 μm). The maximum stem radial growth rate and occurrence time were significantly different among different trees. The maximum stem radial growth rates of dominant tree, intermediate tree and suppressed tree were 46.14, 12.21, 1.70 $\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$ respectively, appearing on the 146th, 163th and 190th days in a year, respectively. The main growth period of the dominant tree was the 59th to the 331th day in a year, while that of the intermediate tree was the 73th to the 317th day. The suppressed tree did not have main growth period. The results of Pearson correlation coefficient, principle component analysis and partial correlation analysis indicated that the meteorological environmental factors affecting the stem radial growth of dominant tree over the main growing period mainly included daily average relative air humidity (RH), daily precipitation (P) and 20 cm-depth daily average soil moisture content (φ_{s20}), while the meteorological environmental factors affecting the stem radial growth of intermediate tree mainly included daily relative air humidity , daily precipitation , 20 cm-depth daily soil moisture content , and daily average radiation(SR). The models of daily stem radial increment (SRI) for dominant tree and intermediate tree were expressed as: $\text{SRI} = 0.955\text{RH} + 1.909P - 418.406\varphi_{s20}$, ($R^2 = 0.525$); $\text{SRI} = -0.002\text{SR} + 1.101\text{RH} + 1.139P - 579.751\varphi_{s20}$, ($R^2 = 0.342$), respectively. 【Conclusion】 The monthly mean diurnal variation cycles of the stem radial growth of dominant tree, intermediate tree and suppressed tree are the same. The stem radial culmulative growth, the maximum stem radial growth rate and occurrence time, and the responses to the meteorological environmental factors are significantly different among different sample trees.

Key words: *Castanopsis hystrix*; meteorological environmental factor; stem radial growth; differentiation of stand individuals; correlation analysis; dominant tree; intermediate tree

森林生态系统是陆地生物圈的最大组成部分,在调节土壤-植物-大气连续体的碳和水交换方面发挥着关键作用^[1]。树木作为森林生态系统的基本单元,对其径向生长与气候变化的关系研究有助于了解森林生态系统对气候变化的响应机制^[2]。树干径向变化记录仪可以提供长期和连续的高时间分辨率的径向变化测量,已被广泛应用于树木径向生长监测^[3-6]。树木气候学研究表明,中国南方亚热带树木生长对气候变化的反应不一,如暖春树木生长增加,但夏季由于干旱而树木生长下降^[7-10]。这些对比鲜明的树木生长反应清楚地表明,亚热带森林存在复杂的气候-生长关系。因此,迫切需要有关生长-气候关系的信息,以提高我们对亚热带森林应对未来气候变化的认识。然而,以往对环境因素影响树木生长的研究主要是基于优势木^[11],且缺少精细分辨率生长-气候数据;另外,一般木和被压木在林分中占很

大比例,在木材生产中有重要的贡献。许多功能过程与树的大小密切相关,因此随着树的年龄和大小的增加而发生变化^[12-13]。在一个林分中,不同大小和生态位的树木竞争光、水和其他资源,因此可能会对环 境压力有不同的反应^[14-15]。在气候变化背景下,理解气候-生长关系尤为重要。但国内基于精细径向生长观测的气候-生长关系研究并不多见。

红椎 *Castanopsis hystrix* 是我国亚热带地区重要的乡土阔叶珍贵用材和高效多用途树种,具有生长快、材质优、适应广、效益高等优良特性^[16]。本研究以南亚热带 19 年生红椎人工林为对象,依托广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站,通过对气象环境因子和树干径向生长的连续观测,试图探究以下问题:1) 评估不同分化等级红椎树干径向生长的日变化和季节变化;2) 确定红椎各分级木的主要生长时期;3) 探讨径向生长的影响因子及作用

机制,找到主导因子并确定数量关系。这对于丰富
南亚热带红椎树干径向生长动态的观测研究,了解
全球气候变化对红椎生长的影响,应对气候变化的
适应性森林经营等都有一定的理论和实践意义。

1 研究区域概况

本研究在广西友谊关森林生态系统国家定位观
测研究站实验区范围内 (21°57′~22°16′ N, 106°41′~
106°59′E) 的红椎人工林内进行。区域内日照充足,雨、
热充沛,有明显的干湿季。属南亚热带半湿润-湿润季
风气候,年均气温 20.5~21.7 °C,极端高温 40.3 °C,极
端低温-1.5 °C。年均降雨量 1 200~1 600 mm, 78%
降雨量发生在 5—10 月 (1965—2015 年),年均蒸发量
1 261~1 388 mm。土壤是花岗岩风化形成的红壤,质
地为砂质壤土。红椎为 2001 年种植,林下天然更新红

椎幼苗较多,灌木主要有九节 *Psychotria rubra*、粗叶
榕 *Ficus hirta*、鲫鱼胆 *Maesa perlarious* 等,草本主要
有扇叶铁线蕨 *Adiantum flabellulatum*、弓果黍
Cyrtococcum patens 等。

2 研究方法

2.1 径向生长数据采集

2018 年 1 月选择生长良好的红椎人工林,建
立 20 m×20 m 的试验样地,在对林分进行全面调查
的基础上,采取定性和定量相结合的方法,在林分
内选取优势木、一般木和被压木共 3 株^[17-18](表 1),
在树干 1.3 m 高处刮去部分翘裂及干枯树皮,安装
树干径向变化记录仪 (DC₃, Ecomatik, 德国),连续
记录径向生长变化过程。数据采集器型号为 DL₁₈
(Ecomatik, 德国),采集时间间隔为 15 min。

表 1 红椎样树的基本特征
Table 1 Characters of *Castanopsis hystrix* sample trees

样树	胸径/cm	树高/m	枝下高/m	冠幅/m	林龄/年
Sample tree	Diameter at breast height	Tree height	The lowest branch height	Crown diameter	Forest age
优势木	25.4	18.4	7.6	4.5	19
Dominant tree					
一般木	15.1	15.3	6.5	3.1	19
Intermediate tree					
被压木	9.7	12.0	3.0	1.3	19
Suppressed tree					

2.2 气象环境因子测定

采用广西友谊关森林生态系统国家定位观测研
究站的自动气象站的气象数据 (直线距离<1.5 km),
气象环境因子包括空气温度 ($\theta/^{\circ}\text{C}$)、降雨 (P/mm)、太
阳日均辐射 [$\text{SR}/(\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2})$]、空气相对湿度
(RH/%) 和深度为 20 和 40 cm 土壤的体积含水率
($\varphi_{s20}/\%$ 、 $\varphi_{s40}/\%$)、土壤温度 ($\theta_s/^{\circ}\text{C}$) 等因子。该气象站
采用的是 CR1000 数据采集器 (Campbell, 美国),各
要素数据采集步长均为 1 min,数据分析时所有气象
数据均换算为 15 min 的平均值,与径向生长数据一
一对应。饱和水汽压差 (VPD/kPa) 和大气水势 (P_a/Pa)
分别基于空气相对湿度、空气温度和大气绝对温
度 (T_a/K) 的数据计算得到^[19-20],计算公式如下:

$$\text{VPD} = 0.611 \left(1 - \frac{\text{RH}}{100} \right) \exp \left(\frac{17.502\theta}{\theta + 240.97} \right),$$

$$P_a = 4.619 \times 10^5 T_a \times \ln(\text{RH}).$$

2.3 数据处理及分析

本研究所用的是 2018 年观测的树干径向生长
数据和气象环境因子数据。

采用最大值法^[21] 获得径向生长信息,即提取每
日径向数据中的最大值,计算连续两日的最大值差
值,求得日变化 (ΔR)。树干径向累积变化量为逐日
 ΔR 的累加之和。

树干径向生长拟合采用 Gompertz 生长模型^[22],
对拟合函数求一阶导数得到树木生长的速度曲线。
生长速度大于测量仪测量精度 (4 $\mu\text{m}/\text{d}$) 的时期为
树木主要生长时期,并用于之后的生长环境相关分
析研究^[23]。Gompertz 生长模型表达公式如下:

$$y = ae^{-eb-cx},$$

其中: x 为天数, y 为树干径向累积变化量, a 为 y 的
上渐进值, e 是自然对数的底数, b 为与 y 初始值有
关的参数, c 为内禀生长率,方程的拐点为 b/c ,此
时 y 的变化速度最大。

利用 Excel2010 软件对数据进行汇总和初步分
析;利用 SPSS19.0 进行 Pearson 相关分析、偏相关
分析和主成分分析;利用 Origin9.0、Sigmaplot10.0
软件进行径向生长拟合和做图等。

3 结果与分析

3.1 树干径向生长日变化特征

国内外有关树干径向变化的研究都发现其具有日周期模式, 其中, 夏季模式与水分相关, 夜间温度较低, 根系吸水强于蒸腾耗水, 径向膨胀, 早晨温度上升后, 蒸腾耗水不断增强, 径向失水收缩, 直到下午温度降低后, 径向才再次吸水膨胀^[24], 日径向变化波动呈正弦曲线; 冬季模式 (即冰冻-解冻周期) 与温度密切相关, 夜间径向冷冻收缩, 白天温度上升后解冻膨胀, 表现出与夏季模式相反的变化动态^[25]。年尺度上的红椎树干径向生长月均日变化周期如图 1 所示, 观察到红椎树干径向生长的循环模

式只有 1 种类型, 即典型的夏季模式, 树干径向变化呈正弦曲线, 每天上午出现峰值, 下午出现谷值。12 个月的月平均日变化的振幅有所不同, 日平均气温的增加和日照的增加使日振幅增强, 1—2 月份径向变化的振幅较小, 3—10 月份振幅较大, 11—12 月份振幅又减小, 即温度较高时径向变化比较剧烈, 气温较低时径向变化较平缓。从不同分化等级样树的径向日变化周期来看, 优势木的径向变化峰值、谷值和振幅明显大于一般木和被压木, 优势木的径向变化峰值大多出现在 09:00 或 10:00, 谷值出现在 16:00 或 17:00, 一般木和被压木的径向变化峰值和谷值比优势木推后 1~2 h。

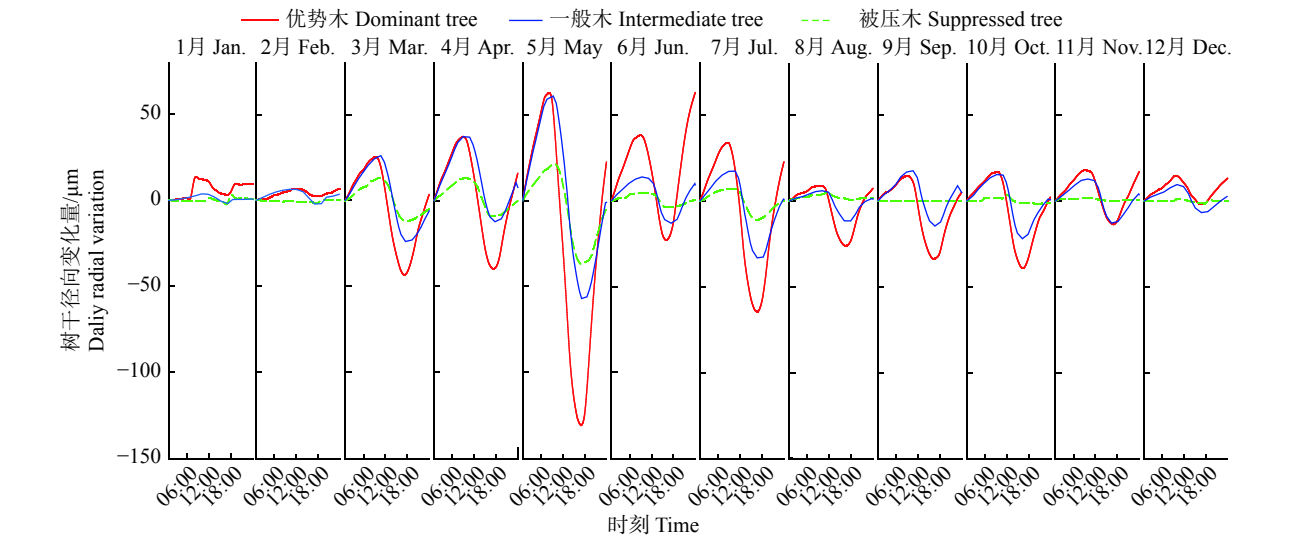


图 1 红椎树干径向生长的各月平均日变化
Fig. 1 Monthly mean diurnal changes of stem radial growth of *Castanopsis hystrix*

3.2 树干径向生长季节变化特征

利用 Gompertz 生长模型对红椎树干径向累积生长进行拟合 (图 2a), 该模型解释了 57%~99% 的红椎树干径向累积生长变化, 其径向累积生长表现为“S”型曲线, 树干径向累积生长量上限值表现为优势木最大 (7 138 μm), 一般木次之 (2 466 μm), 被压木最小 (267 μm)。从红椎树干径向累积生长的季节动态变化来看, 除被压木径向累积生长的动态变化不明显外, 样树树干径向累积生长的变化趋势基本一致, 季节性径向变化的特点是春季 (3 月至 5 月上旬) 径向逐渐生长, 随后进入平台期 (优势木) 或径向生长明显减小 (一般木和被压木), 春末和初夏 (5 月下旬至 7 月中旬) 径向快速生长, 随后再次进入平台期 (一般木和被压木) 或径向逐渐生长 (优势木), 秋季 (9 月至 11 月) 径向累积生长明显增大, 之后开始稳定, 除降雨引起了几次较大的波动, 未观察到径向收缩现象。

红椎树干径向生长速度拟合曲线呈单峰型曲线 (图 2b), 径向最大生长速度及其出现时间在不同样树间均明显不同, 优势木、一般木和被压木树干径向生长的最大速度分别为 46.14、12.21 和 1.70 $\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$, 分别出现在一年中的第 146、163 和 190 天。3 棵样树生长状况表明, 优势木主要生长时期为一年中的第 59—331 天, 一般木为第 73—317 天, 被压木没有主要生长时期, 即优势木的主要生长时期开始时间比一般木早 14 d, 结束时间比一般木晚 14 d。

3.3 树干径向生长变化对环境因子的响应

对红椎优势木和一般木主要生长时期的径向生长与气象环境因子的关系进行分析 (表 2), 从 Pearson 相关系数来看, 优势木树干径向生长与深度为 20 cm 土壤的日均温度、深度为 40 cm 土壤的日均温度、日降雨量、日均相对空气湿度和日均大气水势呈极显著正相关, 与日均辐射、深度为 20 cm 土壤的日均含水率和日均饱和水汽压差呈极显著

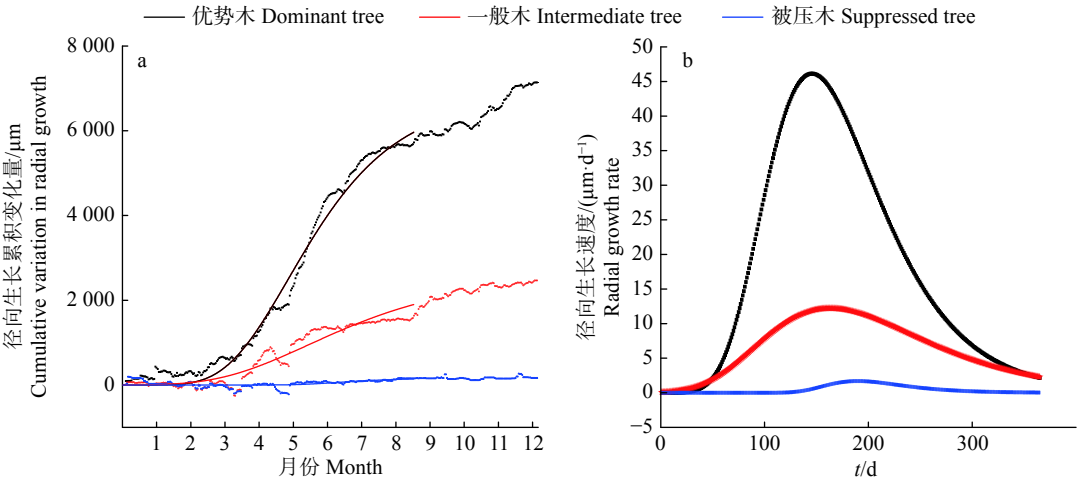


图 2 红椎树干径向生长的累积变化及生长速度拟合

Fig. 2 Curve fittings of cumulative variation in stem radial growth and radial growth rate for *Castanopsis hystrix*

表 2 红椎树干径向生长与环境因子的相关性分析¹⁾

Table 2 Correlation analyses of stem radial growth and environmental factors for *Castanopsis hystrix*

环境因子 Environmental factor	Pearson相关系数 Pearson correlation coefficient		偏相关系数 Partial correlation coefficient	
	优势木 Dominant tree	一般木 Intermediate tree	优势木 Dominant tree	一般木 Intermediate tree
v_w	-0.094	-0.032	0.026	0.066
$\theta_{\max}$	-0.034	-0.231**	0.093	-0.147*
$\theta_{\min}$	0.013	-0.194**	-0.010	-0.076
θ_{mean}	-0.019	-0.222**	-0.026	0.026
θ_{s20}	0.129**	-0.090	0.038	0.028
θ_{s40}	0.146**	-0.064	-0.066	0.005
RH	0.287**	0.275**	0.201**	0.227**
SR	-0.266**	-0.255**	-0.083	-0.184**
P	0.431**	0.316**	0.337**	0.197**
φ_{s20}	-0.178**	-0.194**	-0.156*	-0.217**
φ_{s40}	-0.084	-0.195**	0.072	-0.015
VPD	-0.235**	-0.277**	0.106	0.165*
P_a	0.265**	0.191**	-0.024	-0.042

1) v_w 为日均风速, $\theta_{\max}$ 、 θ_{mean} 和 $\theta_{\min}$ 分别为日最高气温、日均气温和日最低气温, θ_{s20} 和 θ_{s40} 分别为深度20和40 cm土壤的日均温度,RH为日均相对空气湿度,SR为日均辐射, P 为日降雨量, φ_{s20} 和 φ_{s40} 分别为深度20和40 cm土壤的日均含水率,VPD为日均饱和水汽压差, P_a 为日均大气水势;优势木和一般木的自由度分别为272和244;“*”和“**”分别表示在0.05和0.01水平上显著相关(Pearson法)

1) v_w is the daily average wind speed; $\theta_{\max}$, θ_{mean} and $\theta_{\min}$ are the daily maximum temperature, daily average temperature and daily minimum temperature, respectively; θ_{s20} and θ_{s40} are the daily average soil temperatures at the depth of 20 and 40 cm, respectively; RH is the daily average relative air humidity; SR is the daily average radiation; P is the daily rainfall; φ_{s20} and φ_{s40} are the daily average soil water contents at the depths of 20 and 40 cm; VPD is the daily average saturated water vapor pressure deficit; P_a is the daily average atmospheric water potential. The freedom degrees of dominant tree and intermediate tree are 272 and 244, respectively. “*” and “**” indicate significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively (Pearson method)

负相关,与日最高气温、日均气温、日最低气温、日均风速和深度为40 cm土壤的日均含水率呈正相关或负相关关系,但相关性不显著;一般木树干径向生长与日降雨量、日均相对空气湿度和日均大气水势呈极显著正相关,与日最高气温、日均气温、日最低气温、日均辐射、深度为20和40 cm土壤的日均

含水率以及日均饱和水汽压差呈显著负相关; 与日均风速、深度为 20 和 40 cm 土壤的日均温度呈负相关关系, 但相关性不显著。

红椎优势木和一般木主要生长时期的气象环境因子的主成分分析结果(表 3)显示, 有 3 个特征值大于 1 的主成分, 其累计贡献率分别为 78.045%、77.991%, 这 3 个主成分能够反映出其树干径向生长对气象环境因子的响应。从表 3 主成分分析中可以看出: 第 1 主成分中, 日空气温度、日均土壤温度

的载荷较大, 其次是日均辐射和日均饱和水汽压差, 它们反映了该地区的热量条件, 与树木光合物质的形成、积累和代谢等生理过程相关, 是影响树干径向生长的直接因子; 第 2 主成分中载荷较大的是日均大气水势、空气相对湿度和饱和水汽压差; 第 3 主成分中载荷较大的是日均土壤含水率和日降雨量, 它们反映了该地区的水分条件, 与树干形成层细胞的水分利用过程相关, 是影响树干径向生长的关键因子。

表 3 红椎主要径向生长时期的气象环境因子的主成分载荷及特征值和贡献率¹⁾

Table 3 Load eigenvalue and contribution rate for environmental factor during the major growth period of *Castanopsis hystrix*

环境因子 Environmental factor	优势木主成分载荷 Principle component load of dominant tree			一般木主成分载荷 Principle component load of intermediate tree		
	1	2	3	1	2	3
v_w	0.132	-0.329	-0.113	0.195	-0.286	-0.048
$\theta_{\max}$	0.934	-0.052	-0.106	0.932	0.061	-0.119
$\theta_{\min}$	0.927	0.248	-0.009	0.895	0.341	0.008
θ_{mean}	0.974	0.076	-0.063	0.961	0.170	-0.060
θ_{s20}	0.931	0.247	-0.078	0.893	0.353	-0.117
θ_{s40}	0.874	0.307	-0.009	0.828	0.412	-0.050
RH	-0.182	0.952	-0.113	-0.368	0.898	-0.107
SR	0.552	-0.529	0.285	0.584	-0.459	0.297
P	-0.047	0.267	-0.464	-0.120	0.245	-0.475
φ_{s20}	-0.058	0.343	0.851	-0.096	0.356	0.853
φ_{s40}	0.128	0.310	0.844	0.106	0.340	0.834
VPD	0.509	-0.818	0.061	0.624	-0.739	0.057
P_a	0.176	0.943	-0.144	-0.039	0.960	-0.140
特征值 Eigenvalue	4.978	3.362	1.805	5.018	3.313	1.807
贡献率/% Contribution rate	38.293	25.861	13.881	38.601	25.486	13.904
累积贡献率/% Cumulative contribution rate	38.293	64.155	78.045	38.601	64.087	77.991

1) v_w 为日均风速, $\theta_{\max}$ 、 θ_{mean} 和 $\theta_{\min}$ 分别为日最高气温、日均气温和日最低气温, θ_{s20} 和 θ_{s40} 分别为深度20和40 cm土壤的日均温度, RH为日均相对空气湿度, SR为日均辐射, P 为日降雨量, φ_{s20} 和 φ_{s40} 分别为深度20和40 cm土壤的日均含水率, VPD为日均饱和水汽压差, P_a 为日均大气水势; 优势木和一般木的自由度分别为272和244

1) v_w is the daily average wind speed, $\theta_{\max}$, θ_{mean} and $\theta_{\min}$ are the daily maximum temperature, daily average temperature and daily minimum temperature, respectively. θ_{s20} and θ_{s40} are the daily average soil temperatures at the depths of 20 and 40 cm, respectively. RH is the daily average relative air humidity, SR is the daily average radiation, P is the daily rainfall, φ_{s20} and φ_{s40} are the daily average soil water contents at the depths of 20 and 40 cm, VPD is the daily average saturated water vapor pressure deficit, P_a is the daily average atmospheric water potential. The freedom degrees of dominant tree and intermediate tree are 272 and 244, respectively

为进一步量化树干径向生长对各气象环境因子的响应关系, 进行了偏相关分析(表 2), 从径向生长与环境因子的偏相关系数可知, 影响不同分化等级样树树干径向生长变化的主导因子不同。优势木树干径向生长与日降雨量、日均空气相对湿度呈极

显著正相关, 与深度为 20 cm 土壤的日均含水率呈显著负相关, 而一般木除与日降雨量、日均空气相对湿度、深度为 20 cm 土壤的日均含水率和日均辐射呈极显著正或负相关外, 还与日最高气温、日均饱和水汽压差呈显著正或负相关。

综合考虑 Pearson 相关系数、主成分分析和偏相关分析结果,影响优势木树干径向生长的主要气象环境因子选择日均空气湿度、日均降雨量和深度为 20 cm 土壤的日均含水率 3 个因子,影响一般木树干径向生长的主要气象环境因子选择日均空气湿度、日均降雨量、日均辐射和深度为 20 cm 土壤的日均含水率 4 个因子,采用多元线性回归分析建立了影响红椎树干径向生长的主要气象环境因子模型,所有因子均与树干径向日生长量 (SRI, μm) 显著相关。优势木的树干径向生长模型表示为:

$$\text{SRI} = 0.955\text{RH} + 1.909\text{P} - 418.406\varphi_{\text{s}20}, \\ R^2 = 0.525,$$

一般木的树干径向生长模型表示为:

$$\text{SRI} = -0.002\text{SR} + 1.101\text{RH} + 1.139\text{P} - 579.751\varphi_{\text{s}20}, \\ R^2 = 0.342.$$

4 讨论与结论

4.1 树干径向生长日变化特征

蒸腾作用、土壤水分状况、空气温度随时间的变化而变化,树干径向生长日变化的振幅和相位整合了对环境变化的生理反应的信号。本研究中,红椎树干径向生长月均日变化只有 1 种夏季模式,这与以往研究的落叶松 *Larix decidua*^[26]、云杉 *Picea crassifolia*^[27]、青杆 *Picea wilsonii* 和圆柏 *Sabina chinensis*^[23] 的树干径向生长日周期模式有夏季和冬季 2 种模式的研究结果不同,其原因主要与研究区域有关,以往研究区域的年均气温为 0.6~7.4 $^{\circ}\text{C}$ 、年均降雨量为 419.0~825.0 mm,远低于本研究区域的年均气温 (20.5~21.7 $^{\circ}\text{C}$) 和降雨量 (1 200~1 600 mm)。一般来说,夏季模式受水分条件控制,反映了水分在土壤、根系及茎干吸水和光合及蒸腾失水这一水分运输过程中的平衡状态^[28],而冬季模式与空气温度密切相关。由此可见,水分是影响本研究区域红椎树干径向生长日周期变化的主要因素。

4.2 树干径向生长季节变化特征

在亚热带气候条件下,树干径向生长受暖冬和酷暑双重气候胁迫的制约^[29-30]。红椎树干径向生长在过渡季节 (春季~初夏和夏末~秋季) 出现了 2 次生长高峰,在夏季生长速度下降。在高温环境条件下,叶片气孔导度较差,呼吸速率较高,降低了树干径向生长所需的碳水化合物供应,导致径向生长速度降低,夏季生长抑制是树木应对夏季高温及干旱等恶劣环境的一种生存策略^[19]。秋季降雨可能会激活形成层细胞的生理活动,从而出现了秋季树干径向增加的第 2 个高峰^[31-32]。

4.3 不同分化等级树木的生长反应

在相同的气候条件下,同一树种、同一年龄、生长在同一林分中的树木,主要生长时期因分化等级的不同而不同。本研究中,优势木的主要生长时期开始早于一般木,结束晚于一般木,被压木没有主要生长时期。Rathgeber 等^[33]对法国东北部不同径级冷杉 *Abies alba* 树干形成层细胞生长的研究表明,优势木细胞开始生长的时间比一般木早 8 d,比被压木早 21 d;优势木细胞停止生长的时间比一般木晚 11 d,比被压木晚 49 d,支持了本研究的结果。优势木主要生长时期开始较早的原因可能在于,春季较高树的树冠顶部在早晨较早和下午较晚被阳光直射而变暖,从而在本季节早些时候达到触发快速生长的临界温度水平。树冠较大的树木受益于更多的资源和更强的光合作用能力,使韧皮部含有较高浓度的同化物质,并向形成层输送更多的碳水化合物,使其达到较高的径向生长水平,红椎树干径向累积生长量表现为优势木最大,一般木次之,被压木最小。Kozlowski 等^[34]对美国威斯康辛州中部的红松 *Pinus koraiensis* 形成层生长的研究表明,优势木、一般木和被压木形成层生长的季节速率不同,优势木生长最快,被压木生长缓慢,这与本研究中的优势木树干径向生长最大速度可达 46.14 $\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$,一般木为 12.21 $\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$,而被压木仅为 1.70 $\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$ 的结果不谋而合。此外,本研究表明,优势木、一般木和被压木树干径向生长最大速度分别出现在 5 月末、6 月中旬和 7 月上旬。一些学者在研究中也发现了类似的发现^[35-36],这主要是因为光周期对树木生长和植物的生理过程的影响^[37-38],为抵御冬季低温,树木会在光周期相对较长的生长季前期快速生长以产生大量的生长激素^[39],促进形成层完成大部分细胞的分裂和伸长生长,从而在生长季后期有足够的时间完成新生细胞的细胞壁木质化。

4.4 树干径向生长变化对主要环境因子的响应

以往研究结果表明,树干径向生长量主要与日均降雨量、日均相对空气湿度显著正相关,与日均土壤含水率、日均辐射显著负相关^[27,40-41],这与本文研究结果基本一致。降雨导致叶片水势降低,水通过渗透作用进入形成层细胞促进细胞伸长生长^[42],且降雨提高了土壤含水量,利于根系吸水使形成层细胞水分含量增加^[36]。空气相对湿度、辐射通过影响树木蒸腾作用影响径向生长变化^[43]。空气湿度大,蒸腾作用减弱,降低了水运系统的负压,促进形成层细胞膨胀;辐射越大,蒸腾作用越强,从而抑制形成层细胞膨胀^[42]。此外,后者可导致气孔关闭,影响

光合作用, 进而抑制径向生长^[44]。

在生长-气象模型中包含日常数据可能有助于提高潜在的树木生长对气候的反应的预测, 为此许多学者进行了研究^[3,19,27,41]。然而, 不同分化等级树木的主要生长时期差异会导致树木在生命、功能和生长发育能力等许多方面产生差异, 可能会有不同的气候-生长关系, 现有研究中, 鲜有建立不同分化等级林木生长-气象生长模型。本研究通过对 13 个环境因子进行主成分分析和偏相关分析, 分别建立了影响优势木、一般木径向日生长量的多元线性回归模型, 这是探索径向生长与气象因子之间关系的新尝试。

致谢: 感谢中国林业科学研究院资源信息所雷相东研究员对论文修改过程的指导!

参考文献:

[1] PRENTICE I C, HEIMANN M, SITCH S. The carbon balance of the terrestrial biosphere: Ecosystem models and atmospheric observations[J]. *Ecol Appl*, 2000, 10(6): 1553-1573.

[2] 李腾, 何兴元, 陈振举. 东北南部蒙古栎径向生长对气候变化的响应: 以千山为例[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(7): 1841-1848.

[3] DUCHESNE L, HOULE D. Modelling day-to-day stem diameter variation and annual growth of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) from daily climate[J]. *For Ecol Manag*, 2011, 262(5): 863-872.

[4] WANG Z Y, YANG B, DESLAURIERS A, et al. Intra-annual stem radial increment response of Qilian juniper to temperature and precipitation along an altitudinal gradient in Northwestern China[J]. *Trees*, 2015, 29(1): 25-34.

[5] HU L F, FAN Z X. Stem radial growth in response to microclimate in an Asian tropical dry karst forest[J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(5): 401-409.

[6] 周子建, 江源, 董满宇, 等. 长白山北坡不同海拔红松径向生长-气候因子关系对气候变化的响应[J]. *生态学报*, 2018, 38(13): 1-8.

[7] SHI J, COOK E R, LU H, et al. Tree-ring based winter temperature reconstruction for the lower reaches of the Yangtze River in Southeast China[J]. *Clim Res*, 2010, 41(2): 169-175.

[8] CHEN F, YUAN Y J, WEI W S, et al. Reconstructed temperature for Yong'an, Fujian, Southeast China: Linkages to the Pacific Ocean climate variability[J]. *Glob Planet Chang*, 2012, 86-87: 11-19.

[9] DUAN J P, ZHANG Q B, LV L X. Increased variability in cold-season temperature since the 1930s in subtropical China[J]. *J Climate*, 2013, 26(13): 4749-4757.

[10] LUO D W, HUANG J G, JIANG X Y, et al. Effects of climate and competition on radial growth of *Pinus mas-*

soniana and *Schima superba* in China's subtropical monsoon mixed forest[J]. *Dendrochronologia*, 2017, 46: 24-34.

[11] SCHWEINGRUBER F H. Tree rings and environment: Dendroecology[M]. Berne: Haupt, 1996.

[12] MARTÍNEZ-VILALTA J, VANDERKLEIN D, MENCUCCINI M. Tree height and age-related decline in growth in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)[J]. *Oecologia*, 2007, 150(4): 529-544.

[13] VANDERKLEIN D, MARTINEZ-VILALTA J, LEE S, et al. Plant size, not age, regulates growth and gas exchange in grafted Scots pine trees[J]. *Tree Physiol*, 2007, 27(1): 71-79.

[14] LINARES J C, CAMARERO J J, CARREIRA J A. Plastic responses of *Abies pinsapo* xylogenesis to drought and competition[J]. *Tree Physiol*, 2009, 29(12): 1525-1536.

[15] MÉRIAN P, LEBOURGEOIS F. Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis[J]. *For Ecol Manag*, 2011, 261(8): 1382-1391.

[16] 徐佳玉. 不同年龄红椎人工纯林生物多样性及土壤理化性质的比较研究[D]. 南宁: 广西大学, 2014.

[17] 玉宝, 乌吉斯古楞, 王百田, 等. 兴安落叶松天然林树冠生长特性分析[J]. *林业科学*, 2010, 46(5): 41-48.

[18] 杨保国, 刘士玲, 庞圣江, 等. 大青山米老排树干径向生长变化及其对环境因子的响应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(2): 29-35.

[19] LIU X S, NIE Y Q, WEN F. Seasonal dynamics of stem radial increment of *Pinus taiwanensis* Hayata and its response to environmental factors in the Lushan Mountains, Southeastern China[J]. *Forests*, 2018, 9(7): 387-404.

[20] 管伟, 熊伟, 王彦辉, 等. 六盘山北侧华北落叶松树干直径生长变化及其对环境因子的响应[J]. *林业科学*, 2007, 43(9): 1-6.

[21] BOURIAUD O, LEBAN J M, BERT D, et al. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce[J]. *Tree Physiol*, 2005, 25(6): 651-660.

[22] MÄKINEN H, SEO J W, NÖJD P, et al. Seasonal dynamics of wood formation: A comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements[J]. *Eur J Forest Res*, 2008, 127(3): 235-245.

[23] 路明. 祁连山东部不同针叶树种径向生长监测研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2016.

[24] ZWEIFEL R, ITEM H, HÄSLER R. Link between diurnal stem radius changes and tree water relations[J]. *Tree Physiol*, 2001, 21(12/13): 869-877.

[25] ZWEIFEL R, HÄSLER R. Frost-induced reversible shrinkage of bark of mature subalpine conifers[J]. *Agric Forest Meteorol*, 2000, 102(4): 213-222.

[26] KING G, FONTI P, NIEVERGELT D, et al. Climatic drivers of hourly to yearly tree radius variations along a 6 °C natural warming gradient[J]. *Agr Forest Meteorol*, 2013, 168: 36-46.

- [27] WANG W B, ZHANG F, YUAN L M, et al. Environmental factors effect on stem radial variations of *Picea crassifolia* in Qilian Mountains, Northwestern China[J]. *Forests*, 2016, 7(12): 210-228.
- [28] DREW D M, DOWNES G M, GRZESKOWIAK V, et al. Differences in daily stem size variation and growth in two hybrid eucalypt clones[J]. *Trees*, 2009, 23(3): 585-595.
- [29] KREPKOWSKI J, BRÄUNING A, GEBREKIRSTOS A, et al. Cambial growth dynamics and climatic control of different tree life forms in tropical mountain forest in Ethiopia[J]. *Trees*, 2011, 25(1): 59-70.
- [30] DESLAURIERS A, FONTI P, ROSSI S, et al. Eco-physiology and plasticity of wood and phloem formation[J]. *Ecol Studies*, 2017, 231: 13-33.
- [31] LUIS D M, GRIČAR J, ČUFARV K, et al. Seasonal dynamics of wood formation in *Pinus halepensis* from dry and semi-arid ecosystems in Spain[J]. *IAWA J*, 2007, 28(4): 389-404.
- [32] VIEIRA J, CAMPELO F, ROSSI S, et al. Adjustment capacity of maritime pine cambial activity in drought-prone environments[J/OL]. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0126223. [2020-02-01]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126223>.
- [33] RATHGEBER C B K, ROSSI S, BONTEMPS J D. Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation[J]. *Ann Bot*, 2011, 108(3): 429-438.
- [34] KOZLOWSKI T T, PETERSON T A. Seasonal growth of dominant, intermediate, and suppressed red pine trees[J]. *Bot Gazette*, 1962, 124(2): 146-154.
- [35] ROSSI S, DESLAURIERS A, ANFODILLO T, et al. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length[J]. *New Phytol*, 2006, 170(2): 301-310.
- [36] 董满宇, 江源, 杨浩春, 等. 芦芽山林线白杆生长季径向生长动态[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(9): 956-964.
- [37] PARTANEN J, BEUKER E. Effects of photoperiod and thermal time on the growth rhythm of *Pinus sylvestris* seedlings[J]. *Scand J Forest Res*, 1999, 14(6): 487-497.
- [38] LI C Y, JUNTILA O, ERNSTSEN A, et al. Photoperiodic control of growth, cold acclimation and dormancy development in silver birch (*Betula pendula*) ecotypes[J]. *Physiol Plant*, 2003, 117(2): 206-212.
- [39] LJUNG K, BHALERAO R P, SANDBERG G. Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth[J]. *Plant J*, 2001, 28(4): 465-474.
- [40] LIANG E Y, SHAO X M, ECKSTEIN D, et al. Topography- and species-dependent growth responses of *Sabina przewalskii* and *Picea crassifolia* to climate on the Northeast Tibetan Plateau[J]. *For Ecol Manag*, 2006, 236(2/3): 268-277.
- [41] 熊伟, 王彦辉, 徐德应. 宁南山区华北落叶松人工林蒸腾耗水规律及其对环境因子的响应[J]. *林业科学*, 2003, 39(2): 1-7.
- [42] ZWEIFEL R, ZIMMERMANN L, ZEUGIN F, et al. Intra-annual radial growth and water relations of trees: Implications towards a growth mechanism[J]. *J Exp Bot*, 2006, 57(6): 1445-1459.
- [43] KÖCHER P, HORNA V, LEUSCHNER C. Environmental control of daily stem growth patterns in five temperate broad-leaved tree species[J]. *Tree Physiol*, 2012, 32(8): 1021-1032.
- [44] 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.

【责任编辑 李晓卉】