

小五台山青杨雌雄植株树轮生长特性及其对气候变化的响应差异

黄科朝^{1,2} 胥 晓^{2*} 李霄峰³ 贺俊东^{1,2} 杨延霞^{1,2} 郇慧慧^{1,2}

¹西华师范大学生命科学学院, 四川南充 637009; ²西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川南充 637009; ³张家口市农业环境与农产品质量管理站, 河北张家口 075000

摘 要 近年来逆境导致植物雌雄幼苗的生长出现差异被许多控制实验所证实, 而有关气候变化对雌雄异株植物成树生长的潜在影响尚未引起人们广泛的关注。为进一步揭示气候变化对雌雄植株树木径向和密度生长的不同影响, 该文通过树轮生态学的研究方法, 选择小五台山天然青杨(*Populus cathayana*)种群为研究对象, 对青杨雌雄植株近30年(1982–2011)的树轮生长特性及其与气候的相关性进行了分析。结果显示: 1)在近30年当地气温不断升高的气候条件下, 雌株的年轮最大密度和晚材平均密度均高于雄株($p < 0.05$), 但雌雄植株的径向生长无显著差异; 2)雌雄植株年轮最大密度和宽度差值年表的变化趋势具有一致性, 但在年轮最大密度差值年表的变化上雄株波动幅度大于雌株; 3)青杨雌雄植株年轮密度差值年表对温度响应的月份明显不同。雌株年轮最大密度与当年8月的月平均最高气温显著正相关, 而雄株年轮最大密度与当年1月和4月的气温负相关; 4)生长季前的气候变化对青杨雌雄植株的径向生长均有明显的限制作用。此外, 当年6月的高温对于早材生长的限制作用特别明显。上述结果表明, 雌雄异株植物在树木年轮生长方面对全球气候变暖可能具有不同的响应机制, 雌株比雄株更侧重于密度生长。

关键词 气候变化, 树轮生态学, 雌雄差异, 青杨, 年轮密度

Gender-specific characteristics of tree-ring growth and differential responses to climate change in the dioecious tree *Populus cathayana* in Xiaowutai Mountains, China

HUANG Ke-Chao^{1,2}, XU Xiao^{2*}, LI Xiao-Feng³, HE Jun-Dong^{1,2}, YANG Yan-Xia^{1,2}, and HUAN Hui-Hui^{1,2}

¹College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China; ²Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, Ministry of Education, Nanchong, Sichuan 637009, China; and ³Agricultural Environment and Agri-Product Quality Management Section, Zhangjia-kou, Hebei 075000, China

Abstract

Aims While the phenomena that environmental stresses induce growth differentiations between male and female seedlings are confirmed by many controlled experiments in recent years, the potential impacts on adult trees of dioecious plants caused by climate change have not yet attracted much attention. In order to further reveal the differential effects of climate warming on the dendrological characteristics of female and male trees, a typical dioecious plant, *Populus cathayana*, was selected as a test material in the study.

Methods Wood samples were taken from 40 adult trees of *P. cathayana* (including 20 female and 20 male individuals, respectively). We employed the dendroclimatological approach to analyze the gender-specific differences in seven tree-ring variables (i.e. maximum ring density, latewood mean density, earlywood mean density, minimum ring density, annual ring width, earlywood width, and latewood width), and their differential responses to climate factors (monthly mean, minimum and maximum air temperature and precipitation) in Xiaowutai Mountains of China.

Important findings Firstly, with an increase in the local air temperature during the past 30 years (1982–2011), the male and female *P. cathayana* trees exhibited the similar trend in radial growth but with apparent differences in the pattern of density growth. Compared with the males, the female trees displayed significantly ($p < 0.05$) higher maximum ring density and latewood mean density. Secondly, there was a similar pattern of variations in the residual chronologies between the male and female trees, but the male trees showed much higher magnitude of variations than the female trees. Thirdly, based on the residual chronologies, it was found that the response months are quite different between the two sexes. For the female trees, maximum ring density had a significant positive

收稿日期Received: 2013-10-12 接受日期Accepted: 2013-12-27

* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: xuxiao_cwnu@163.com)

correlation with the maximum air temperature in current August. However, the maximum ring density was significantly and negatively correlated with the air temperature in current January and April for the male trees. Fourthly, for trees of both sexes, climate change prior to growing season limited the radial growth while maximum air temperature in current June obviously restricted the growth of earlywood. These results indicate that there are different tree-ring growth strategies between trees of different sexes in response to global warming in dioecious plants, and that the female trees invest more in density growth than the male trees.

Key words climate change, dendroecology, gender-specific, *Populus cathayana*, ring density

近年来随着全球环境变化的加剧,雌雄异株植物对气候变化的响应与适应机制逐步引起人们的广泛关注(Dawson & Bliss, 1989; Li *et al.*, 2005; 胥晓, 2008)。从现有的文献来看,相关的研究主要集中在环境变化对雌雄植株个体生理生态过程的影响(Grant & Mitton, 1979; Dawson & Bliss, 1989; Dawson & Ehleringer, 1993; Gehring & Monson, 1994; Jones *et al.*, 1999; Wang & Curtis, 2001; Li *et al.*, 2004)。譬如, Dawson和Ehleringer (1993)发现 *Acer negundo*雌株在当前的大气CO₂浓度下比雄株具有更高的光合作用能力; Gehring和Monson (1994)以及 Wang和Curtis (2001)发现 *Silene latifolia*和 *Populus tremuloides*的雄株比雌株具有更高的光合作用能力。与上述研究相比,借助年轮生态学分析手段开展的相关研究较少,主要见于Delph (1990)、Obeso等(1998)、Rovere等(2003)、Montesinos等(2006)、Zhang等(2009)、张春雨等(2009)、Gao等(2010)、Cedro和Iszkuło (2011)以及 Iszkuło和Boratynski (2011)的研究工作,如张春雨等(2009)发现在自然环境条件下东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)雄株树轮在径向生长速率以及邻体竞争中资源的利用率上显著高于雌株。Rozas等(2009)发现 *Juniperus thurifera*雌株幼树对环境中的水分条件更为敏感,夏季干旱环境导致雌株幼树对水分的利用效率降低,进而降低了雌株径向生长的速率。虽然这些研究阐明了气候变化下一些雌雄异株植物树轮的径向生长将出现显著差异,但从树轮密度角度开展的研究尚未见报道。鉴于树轮密度生长对气候变化具有一定的敏感性(Wilson & Luckman, 2003; Grudd, 2008),我们推测未来气候变化对雌雄植株树轮的密度生长可能会产生不同的影响。

青杨(*Populus cathayana*)属于杨柳科杨属青杨组(Sect. *tacamahaca*)植物,是我国特有的一种雌雄异株木本植物。由于其具有适应强、易繁殖和生长

快等特点,在我国华北和西北地区被广泛用作经济用材、防风固沙、城市绿化树种,在解决木材短缺和生态环境治理方面起着重要作用。长期以来,有关青杨的研究主要集中在病虫害防治、基因资源、遗传结构、杂交育种等方面,但随着近年来人们对环境变化和雌雄异株植物的关注,青杨植株对不同环境响应的性别差异逐渐成为研究热点。如Xu等(2010b)、Chen等(2010)和李俊钰等(2012)分别研究了紫外辐射、盐胁迫、铝胁迫等不利环境对青杨雌雄植株的不同影响,并发现胁迫环境下雄株幼苗的气孔导度、酶活性、生物量等多项生理指标高于雌株。此外,一些研究还表明,青杨雄株幼苗在温度升高、水分供给异常导致的干旱或是水淹等条件下的抗逆性要好于雌株(Xu *et al.*, 2008a, 2010a; 杨鹏和胥晓, 2012)。

然而,上述相关研究均属于以青杨幼苗为研究对象的控制实验,而对成树植株的研究甚少,尤其是气候变化对青杨种群中雌雄植株的树轮生长的影响仍属空白。鉴于青杨是常见的雌雄异株植物,又是速生树种,其树轮的生长特性更能反映出雌雄异株植物对气候变化的适应规律。此外,通过资料查阅和实地调查获悉,河北小五台山自然保护区的金河沟内具有成片的天然青杨纯林分布,且受人为活动干扰较少,适宜开展野外验证实验。因此,我们以小五台山天然青杨种群为研究对象进行了树轮生态学方面的研究,以探明“气候变化是否会对雌雄植株的树轮生长产生不同的影响”这一科学问题。研究结果对揭示雌雄植物树轮生长特性对气候变化的不同响应特点,预测该类植物对气候变化的敏感性和未来种群的发展趋势具有重要意义。

1 研究区域概况

青杨树轮样本采集于河北省蔚县境内小五台山国家级自然保护区, 114°47'–115°30' E, 39°47'–

40°07' N。该区位于我国海拔梯度范围的第二级阶梯和第三级阶梯的交汇处,地处恒山余脉。最低海拔1190 m (西金河口),最高海拔2882 m (主峰东台)。根据位于小五台山脚下的蔚县气象站的记录资料,该地区多年平均气温为7.06℃,月平均最低气温(-18.20℃)出现在1月,月平均最高气温(28.76℃)出现在7月,年降水量为408.48 mm。整个区域属温带季风气候,从低海拔到高海拔植被类型依次为灌丛、落叶阔叶林、常绿针叶林、落叶针叶林和亚高山草甸等(刘增力等, 2004)。采样点选择海拔在1570–1650 m之间、生长茂盛的青杨纯林种群内,郁闭度在0.8–0.9之间,土壤类型为山地棕壤,土层发育良好,有机质含量丰富。

2 材料和方法

2.1 样本采集和处理方法

样本采集于2012年5月(青杨种群处于盛花期)。所采集的青杨植株胸径为(150 ± 20) cm,样本立地坡度均在(3 ± 1)°范围内,雌雄植株通过花形态差异予以辨识。采样时利用内径10 mm的生长锥(CO500, Haglof, Langsele, Sweden)在植株胸径(距地面1.3 m)处与坡向平行方向钻取树芯,直至髓芯处。每株树钻取1根样芯,雌雄各取20株树,共40根完整的树轮样本。

在中国科学院植物研究所树轮实验室完成树轮密度样本的处理。参照标准的树轮实验室处理程序(Cook & Kairiukstis, 1990),在样本进行密度分析前先进行预处理。使用80℃的蒸馏水经48 h水浴去除样芯中所含杂质及树液等影响密度的成分,随后将样芯固定在样槽上自然风干以防变形,然后用白乳胶粘合固定在合适的样槽上待自然风干后用Dendrocot (Dendrocot twin-bladed saw, Walesch Electronic GmbH, Illnau-Effretikon, Switzerland)双片轮锯根据树木纤维倾斜的角度进行切片,并将切片按照标记放到样本框中待测。

分析时将样本框放入ScanMaker 1000XL扫描仪(Microtek, 上海)进行光学图片扫描,然后把样本框放入Itrax Multiscanner多用途X光扫描分析仪(Cox Analytical Systems, Molndal, Sweden),根据扫描好的光学图片建立X光扫描路径,利用X光荧光特性和X光照相技术获得高精度X光扫描灰度图。利用WinDENDRO™年轮分析仪(WinDENDRO 2009c,

Regent, Quebec, Canada)对X光扫描图片进行分析并建立路径,得到年轮最大密度(MXD)、晚材平均密度(LWD)、早材平均密度(EWD)、年轮最小密度(MID)、树轮宽度(ARW)、早材宽度(EWW)和晚材宽度(LWW)共7种指标。

2.2 交叉定年

鉴于青杨系落叶阔叶树种,生长速度快,生命周期较短(不同于生长长达上百年的杉柏类树种),其树轮生长易受微环境和自身生长特性的影响,可能导致COFECHA程序(Holmes, 1983)在输出的交叉定年检验结果中序列与主序列的相关系数值偏低,可信度下降。因此,参考Cook和Kairiukstis (1990)、马利民等(2003)以及邵雪梅等(2003)的方法,主要以对比不同样芯中的实际年轮记录并把握特征年的方式进行定年,适当借助COFECHA程序的交叉定年检验结果,对提示有错误的样芯进行重新检查和测量,消除测量中的主观错误和误差,得到所测量样芯每一年的准确宽度值。然后参照树轮宽度的定年结果,对应相同年份的密度数据进行交叉定年,对于密度值异常偏高的年份,检查所建路径上是否含有杂质,经过多次检查校正并确认无误后,最终准确获取每根样芯每一年的MXD、LWD、EWD、MID、ARW、EWW和LWW共7种树轮指标。

2.3 气象资料

气象数据来自中国气象局国家气象信息中心,采用距离采样点最近的河北省蔚县气象站(距采样点西北部约30 km,海拔909.5 m, 114°34' E, 39°50' N) 1982–2011年的观测数据,通过线性回归方法判断近30年年平均气温和年降水量的变化趋势。考虑到前一年的气候变化会对当年的树木生长造成影响(Fritts, 1976),我们选用前一年8月到当年9月的月平均气温、月平均最高气温、月平均最低气温和月降水量等4种气象数据,分析它们与青杨树轮生长特性的相关性。

2.4 数据分析

年表建立通过ARSTAN (Cook & Holmes, 1986; Cook & Kairiukstis, 1990)程序来完成,雌雄植株年表公共区间分析选取1982–2011年(表1)。通过不同方法去趋势的比较,发现选用样本长度50%步长的样条函数去趋势处理能够较好地拟合树轮的生长趋势,更适用于进一步的分析研究。考虑到雌雄样本

表1 青杨雌雄植株树轮样本的描述性统计

Table 1 Descriptive statistics for tree ring samples of female and male *Populus cathayana* trees

性别 Gender	年表长度 Chronology duration	时间长度(年) Time span (a)	采样植株数 No. of sample trees	样本量 Sample size	共同区间 Common interval time span	共同区间样本数 No. of samples in common interval time span
雌株 Female tree	A.D. 1961–2011	51	20	20	A.D. 1982–2011	20
雄株 Male tree	A.D. 1954–2011	58	20	20	A.D. 1982–2011	20

量的因素, 我们选取雌雄植株样本量都达到20株的时段(1982–2011年)进行分析。利用单因素方差分析(one-way ANOVA)分析树轮在30年(1982–2011年)密度和宽度生长量上的差异。通过DendroClim 2002软件(Biondi & Waikul, 2004)分析气象数据与青杨雌雄植株树轮各项指标的相关性。采用1 000次bootstrap抽样过程计算数据的相关系数, 在0.05水平下检验数据之间的相关显著性(Biondi & Waikul, 2004)。

3 结果和分析

3.1 采样区域近30年的年平均气温和年降水量的变化趋势

对蔚县地区年平均气温和年降水量变化趋势的分析结果表明, 在过去30年(1982–2011年)该地区年平均气温有逐渐升高的趋势($R^2 = 0.545, p < 0.000 1$), 而年降水量有趋于减少的迹象, 但不明显($R^2 = 0.023, p = 0.205$)(图1)。这个结果与近年来全球

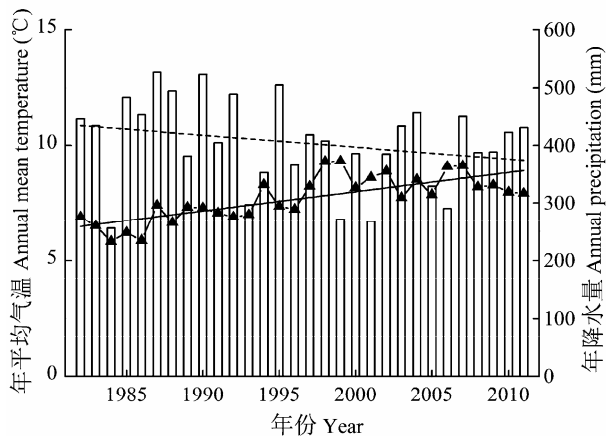


图1 蔚县气象站1982–2011年年降水量(柱条)、年平均气温(三角折线)的逐年变化和年降水量趋势线(虚线)、年平均气温趋势线(实线)。

Fig. 1 Distribution of mean annual precipitation (bar) and air temperature (line with triangles), trend line of annual precipitation (dotted line), and trend line of annual air temperature (solid line) during the period 1982–2011 at the Yuxian Meteorological Station, China.

气候变暖的趋势(IPCC, 2007)比较吻合。

3.2 青杨雌雄植株树轮的生长特性比较

在过去30年(1982–2011年)的生长过程中, 青杨雌雄植株在年轮宽度(径向生长)上无显著差异(图2)。但在年轮密度方面, 雌株的晚材平均密度和年轮最大密度均大于雄株($p < 0.05$), 青杨雌雄植株在早材平均密度上差异不显著。晚材平均密度和年轮最大密度主要出现在生长季末期, 这说明青杨雌雄植株间的年轮密度变化在生长季末期差异显著。

3.3 青杨雌雄植株年轮最大密度和树轮宽度差值年表

从图3可见, 雌雄植株差值年表在特征年中的高频波动变化具有较好的一致性, 雌雄年表之间含

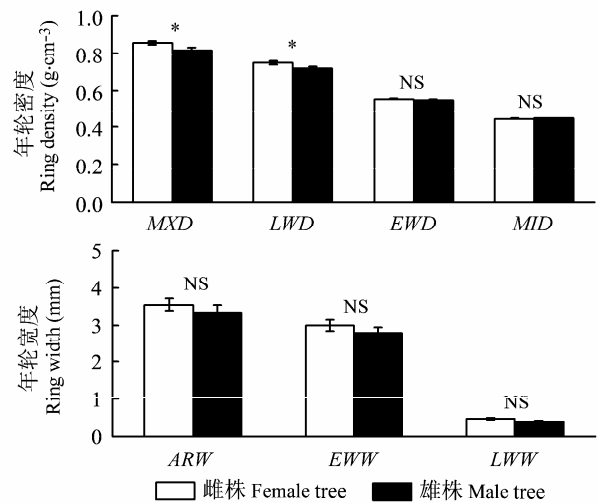


图2 青杨雌株和雄株在1982–2011年间年轮最大密度(MXD)、晚材平均密度(LWD)、早材平均密度(EWD)、年轮最小密度(MID)、树轮宽度(ARW)、早材宽度(EWW)、晚材宽度(LWW)的差异(平均值±标准误差)。NS, 差异不显著; *, $p < 0.05$ 。

Fig. 2 Differences in maximum ring density (MXD), latewood mean density (LWD), earlywood mean density (EWD), minimum ring density (MID), annual ring width (ARW), earlywood width (EWW), and latewood width (LWW) of female and male *Populus cathayana* trees during 1982–2011 (mean ± SE). NS, no significance; *, $p < 0.05$.

doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00024

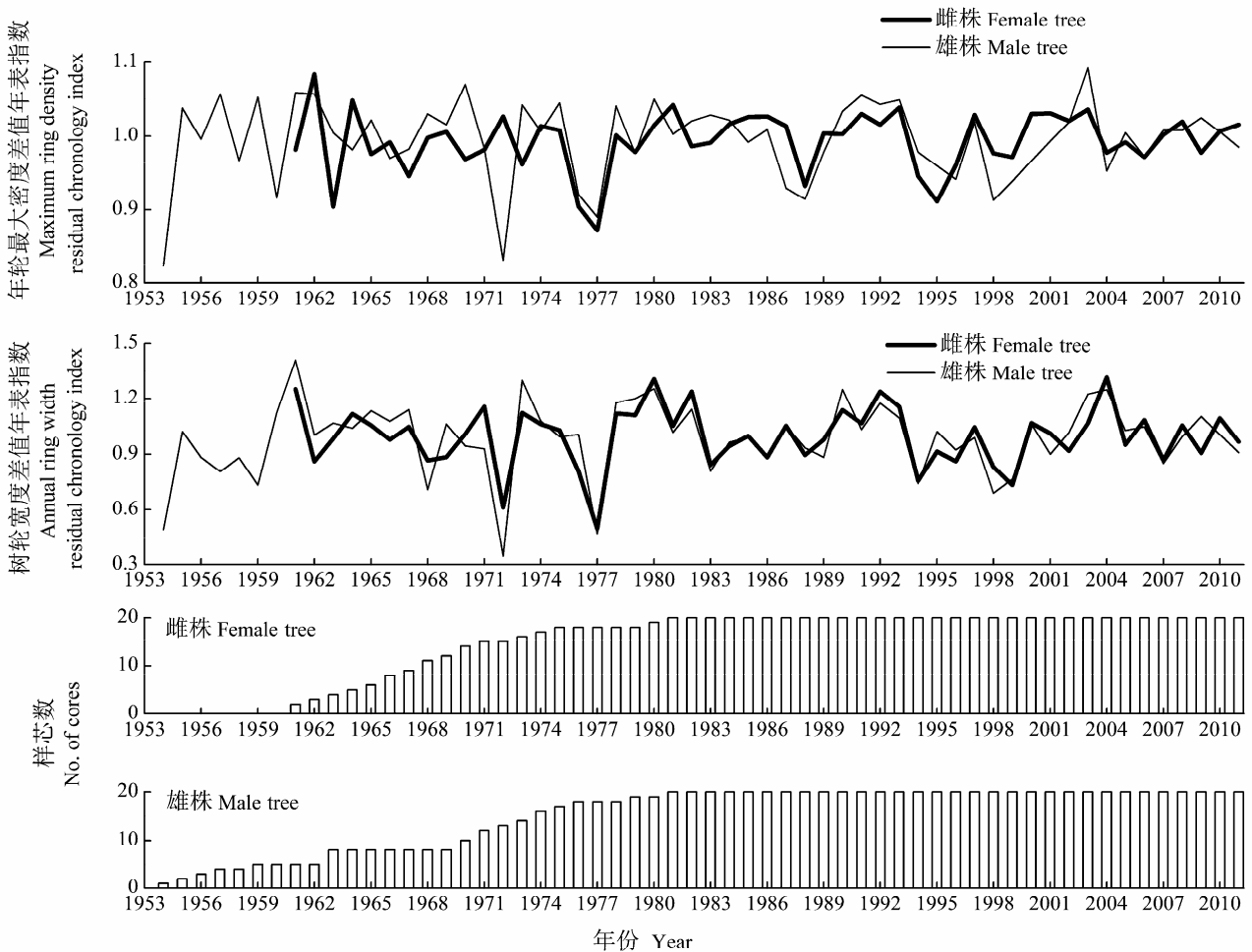


图3 青杨雌雄植株年轮最大密度和树轮宽度差值年表的比较。
 Fig. 3 Comparisons of maximum ring density and annual ring width residual chronology between female and male *Populus cathayana* trees.

有较多共同波动信号，特别是在1980年之后，雌雄宽度年表在特征年的波动变化基本一致。但是雌雄植株年表的变化趋势也存在一定的差异，特别是青杨雄株年轮最大密度差值年表在特征年的波动幅度明显大于雌株，这反映出在年轮最大密度上雄株对于外界环境变暖的反应比雌株更为敏感。

3.4 青杨雌雄植株树轮差值年表统计分析

平均敏感度反映年轮密度或宽度逐年变化的情况，主要代表气候的短周期变化或高频变化，其值越高表明年表序列中所含的环境信号越多。一阶自相关系数反映了上一年气候状况对当年树轮生长的影响。样芯间平均相关系数可用于衡量各样本树轮密度或宽度数据的同步性和相似性。信噪比反映气候信号与非气候因素之间的噪音之比。群体表达信号的高低反映了所建年表能够代表整个群体的程度。第一主成分解释方差量主要反映了各样本中共

同的波动信号量。

从表2看出，青杨雄株密度年表和宽度差值年表的平均敏感度、信噪比和样本代表性均高于雌株，说明青杨雄株对气候变暖的敏感度高于雌株。雄株年轮最大密度差值年表的标准偏差、平均敏感度、共同区间分析中的信噪比、群体表达信号和第一主成分解释方差量在所有密度年表中都达到了最大值，这说明雄株年轮最大密度对于气候变暖最具敏感性。雄株树轮宽度和早材宽度的样芯间平均相关系数、信噪比和样本总代表性都比较高，特别是树轮宽度年表基本统计值在所有年表中都最高，反映出雄株宽度差值年表比其他几个指标的差值年表更具有代表性。

3.5 青杨雌雄植株树轮各变量差值年表与气候因子的关系

从0.05的显著水平上的最高相关系数来看，雌

表2 青杨雌雄植株树轮差值年表的统计值

Table 2 Statistics of tree ring residual chronologies for female and male *Populus cathayana* trees

数据类型 Data type	性别 Gender	标准偏差 SD	平均敏感度 MS	一阶自相关 ORI	共同区间分析 Common interval analysis			
					样芯间平均 相关系数 <i>r</i>	信噪比 SNR	群体表达 信号 EPS	第一主成分 解释方差量 PCI (%)
年轮最大密度 MXD	雌株 Female tree	0.041	0.047	-0.118	0.068	1.381	0.580	31.0
	雄株 Male tree	0.055	0.057	-0.053	0.114	2.443	0.710	34.8
晚材平均密度 LWD	雌株 Female tree	0.037	0.040	0.005	0.031	0.378	0.607	22.1
	雄株 Male tree	0.048	0.053	-0.121	0.062	1.246	0.555	16.5
早材平均密度 EWD	雌株 Female tree	0.027	0.027	-0.006	0.062	1.266	0.559	29.2
	雄株 Male tree	0.040	0.043	-0.095	0.081	1.680	0.627	34.3
年轮最小密度 MID	雌株 Female tree	0.025	0.028	-0.129	0.015	0.296	0.229	41.6
	雄株 Male tree	0.038	0.042	-0.146	0.080	1.648	0.622	32.2
树轮宽度 ARW	雌株 Female tree	0.166	0.214	-0.138	0.248	6.270	0.862	33.3
	雄株 Male tree	0.200	0.031	-0.013	0.325	10.861	0.916	54.7
早材宽度 EWW	雌株 Female tree	0.182	0.219	-0.059	0.132	2.877	0.742	25.2
	雄株 Male tree	0.235	0.254	-0.008	0.187	4.364	0.814	25.4
晚材宽度 LWW	雌株 Female tree	0.211	0.264	-0.152	0.198	4.706	0.825	48.4
	雄株 Male tree	0.244	0.275	-0.031	0.244	6.144	0.860	53.3

ARW, EWD, EWW, LWD, LWW, MID, MXD see Fig. 2.

EPS, express population signal; MS, mean sensitivity; ORI, autocorrelation order 1; PCI, explained variance in first eigenvector; *r*, mean inter-series correlation coefficient; SD, standard deviation; SNR, signal-to-noise ratio.

株的年轮最大密度与8月的月平均最高气温呈正相关, 雄株则与4月的月平均最高气温呈负相关; 雌株的晚材平均密度与当年3月降水量呈正相关, 而雄株与4月的月平均最高气温呈显著负相关; 雌株的早材平均密度与气候因子关系不大, 而雄株与前一年12月的降水量呈显著正相关; 此外, 从0.05的显著水平上的最高相关系数来看, 雌株的树轮宽度与前一年10月的月平均气温呈显著负相关, 而雄株则与前一年10月的月平均最高气温呈显著负相关; 雌株的晚材宽度与当年2月的月平均最低气温呈显著正相关, 而雄株与当年6月的月平均最高气温呈显著负相关; 雌雄植株的早材宽度均与前一年10月的月平均最高气温呈显著负相关(表3)。

由此可以看出, 影响青杨雌雄植株的年轮密度和宽度生长的主要气候因子及其作用的时间季节和效果并不一致。4月的月平均最高气温对雄株的年轮最大密度和晚材平均密度的影响最大, 而8月的月平均最高气温和3月的降水量分别是影响雌株年轮最大密度和晚材平均密度的最大因子; 雄株的树轮宽度主要取决于冬季的月平均最高气温, 而雌株的年轮宽度取决于冬季的月平均气温。因此, 青杨雌雄植株的树轮生长对气候变化的响应并不一致。

4 讨论

4.1 青杨雌雄植株树轮径向生长差异

目前关于雌雄异株植物径向生长的研究并不多见, 从张春雨等(2009)关于东北红豆杉以及Cedro和Iszkuło (2011)关于欧洲紫杉(*Taxus baccata*)的研究结果来看, 雄株径向生长普遍高于雌株。然而, 我们的研究却发现青杨雌雄植株在径向生长上的变化基本一致, 二者间不存在显著差异, 这与前人的结论并不吻合, 这种差异一方面可能与研究的不同物种有关, 另一方面也可能与植株所处的生长环境相关。根据Fritts (1976)和吴祥定(1990)的观点, 植株在树轮生长(径向或密度)方面的差异取决于所处的生长环境和植株对环境的适应能力。在本实验中, 所取实验材料青杨属于水滨植物, 在保护区内主要沿溪流沟谷分布, 土壤水分充分, 年降水量的小幅变化还不足以对其径向生长起到限制作用。与此同时, 已有的研究发现水分充足且温度较高的环境更有利于青杨雌株的生长(Xu *et al.*, 2008b)。考虑到该地区近30年的年平均气温呈逐渐变暖的趋势(图1), 这种温暖湿润的环境可能促进了雌株的生长(胥晓, 2008), 并减少了与雄株间在径向生长上的差异, 从

表3 青杨雌雄植株树轮宽度与密度的差值年表与气候因子的相关关系

Table 3 Correlations of tree-ring width and density residual chronology with climate variables in female and male *Populus cathayana* trees

性别 Gender	气象要素 Meteorological variables	月份 Month	年轮最大密度 <i>MXD</i>	晚材平均密度 <i>LWD</i>	早材平均密度 <i>EWD</i>	年轮最小密度 <i>MID</i>	树轮宽度 <i>ARW</i>	早材宽度 <i>EWW</i>	晚材宽度 <i>LWW</i>
雌株 Female tree	月平均气温 Monthly mean air temperature	P-Oct.	-0.145	-0.043	0.012	0.143	-0.499*	-0.491*	-0.014
		P-Nov.	-0.170	-0.074	-0.122	-0.054	-0.382*	-0.413*	-0.069
		Jan.	-0.261	-0.198	-0.214	-0.028	-0.308	-0.336*	0.075
		Feb.	-0.002	0.082	-0.131	-0.223	0.074	0.028	0.324*
		June	-0.012	-0.064	-0.051	0.181	-0.426*	-0.400*	0.074
		P-Oct.	-0.143	-0.099	0.091	0.236	-0.488*	-0.496*	-0.055
	月平均最高气温 Mean monthly maximum air temperature	P-Nov.	-0.111	-0.227	-0.091	-0.042	-0.378	-0.417*	-0.021
		Jan.	-0.340*	-0.137	-0.155	0.127	-0.422*	-0.449*	-0.305
		June	-0.051	0.117	0.015	0.227	-0.374*	-0.353*	-0.089
		Aug.	0.348*	0.073	0.045	0.005	-0.269	0.374*	-0.292
		P-Oct.	-0.053	0.012	-0.054	0.009	-0.349*	-0.307	0.083
		Feb.	0.009	0.076	-0.125	-0.185	0.065	0.032	0.374*
	月平均最低气温 Mean monthly minimum air temperature	Mar.	0.115	0.190	0.033	-0.074	0.166	0.146	0.297*
		P-Dec.	0.325*	0.240	0.202	0.121	0.184	0.096	0.036
		Jan.	0.163	0.241	0.268	0.026	0.350*	0.324	0.266
	月降水量 Monthly precipitation	Feb.	-0.063	-0.134	0.010	0.288*	0.151	0.150	0.240
		Mar.	0.280*	0.276*	0.082	-0.090	0.065	0.006	0.141
		P-Oct.	-0.103	-0.112	-0.147	-0.176	-0.408*	-0.400*	-0.125
P-Nov.		-0.143	-0.204	-0.162	-0.293	-0.189	-0.255	0.093	
Jan.		-0.323*	-0.341*	-0.298	-0.020	-0.248	-0.239	-0.087	
Apr.		-0.350*	-0.369*	-0.197	0.042	-0.253	-0.237	-0.112	
月平均最高气温 Mean monthly maximum air temperature	June	-0.176	-0.174	-0.260	-0.116	-0.431*	-0.340*	-0.374*	
	P-Oct.	-0.116	-0.132	-0.176	-0.248	-0.461*	-0.458*	-0.145	
	Jan.	-0.235	-0.253	-0.161	0.099	-0.310*	-0.290	-0.189	
	Apr.	-0.429*	-0.447*	-0.222	0.062	-0.260	-0.233	-0.138	
	June	-0.193	-0.184	-0.249	-0.117	-0.431*	-0.339*	-0.396*	
	Aug.	0.266	0.170	0.062	0.003	-0.235	-0.295	0.076	
月平均最低气温 Mean monthly minimum air temperature	P-Oct.	-0.024	-0.009	-0.062	-0.008	-0.212	-0.201	-0.090	
	Jan.	-0.293*	-0.217	-0.285*	-0.049	-0.179	-0.176	-0.036	
	Mar.	0.122	0.223	0.105	-0.010	0.200	0.141	0.332*	
	P-Dec.	0.251	0.166	0.405*	0.289	0.342*	0.323*	0.216	
	Jan.	0.244	0.255	0.336*	-0.028	0.328*	0.278	0.313	
	Feb.	-0.209	-0.157	-0.134	0.088	0.052	0.118	0.000	
月降水量 Monthly precipitation	Mar.	0.194	0.172	0.029	-0.323*	0.078	0.015	0.287*	

P-, 前一年的月份; *, $p < 0.05$ 。

P-, month of previous year; *, $p < 0.05$. *ARW*, *EWD*, *EWW*, *LWD*, *LWW*, *MID*, *MXD* see Fig. 2.

而导致雌雄植株的径向生长差异并不显著。

4.2 青杨雌雄植株树轮密度生长差异

目前关于雌雄异株植物树轮密度差异的相关研究还尚未见报道。我们在研究中发现青杨雌雄植株在树轮密度生长上存在显著差异。在反映夏季生

长状况的年轮最大密度和晚材平均密度上青杨雌株显著高于雄株(图2)。一些研究表明, 树轮密度值的高低往往与周围环境的温度变化有着密切的关系 (Grubb, 2008; Chen *et al.*, 2011), 考虑到小五台山区30年来年平均气温的明显升高(图1), 可能会诱发

树轮晚材生长的临界温度提前到来(Larcher, 1995), 使得青杨从早材生长转为晚材生长的物候期提前, 并且夏季高温而湿润的环境对雌株的生长更为有利(Xu *et al.*, 2008b)。由于雌株用于繁殖投入的资源明显高于雄株(Freeman *et al.*, 1976; Lovett & Lovett, 1988; Cipollini & Whigham, 1994), 因此我们推测, 高繁殖成本投入的雌株为了下一年繁殖活动的顺利进行, 在生长季末期会采取提前减缓径向生长、加厚细胞壁, 增大密度的生态策略来减少资源消耗。

4.3 青杨雌雄植株树轮密度与气候因子的相关分析

青杨雌雄植株年轮密度差值年表对气候响应的季节不同。青杨雄株的年轮最大密度和晚材平均密度与生长季前的冬季(1月)和初春(4月)的月平均气温显著负相关。前人的研究认为, 这可能是由于前一年冬季的气温通过树木的营养储备等间接影响到下一年的树木生长(Fritts, 1976; Kagawa *et al.*, 2006; Fang *et al.*, 2012)。并且, 通过我们野外观察发现, 青杨雌株在春季比雄株更早萌动。根据 Hänninen (1995)的观点, 冬季适合的低温有利于打破芽的休眠, 率先萌发的雌株可能在种群内的养分竞争中占据优势(Fukai, 1999), 而随后萌动的雄株在养分竞争中处于劣势, 使得生长季节后期的形成层活动减弱, 径向生长减缓, 密度增大。此外, Li等(2005)的研究也表明, 在低温胁迫环境下, 雄株对于过低温度的反应比雌株更为敏感, 低温会导致雄株体内脱落酸含量明显增多, 植物体内含有过多的脱落酸会造成雄株在来年的落叶期提前(谭志一等, 1985), 光合作用减弱, 导致雄株径向生长减缓, 细胞壁开始加厚, 晚材密度增大。另一方面, 我们还发现青杨雌株的年轮最大密度与当年8月的月平均最高气温显著正相关(表3), 该结果与部分北半球中纬度地区树轮密度对夏季温度的响应一致(Wang *et al.*, 2000; Wilson & Luckman, 2003; Buntgen *et al.*, 2006; Grudd, 2008; Duan *et al.*, 2010)。王丽丽等(2004)认为这是由于8月已经接近生长季末期, 细胞的分裂与伸长已经基本完成, 新叶已发育成熟, 进入光合产物累积的阶段, 树木的生长主要体现在晚材木质细胞壁的加厚上。并且已有的研究也表明了湿润且温暖的环境更有利于雌株的生长发育和光合能力的提高(Jones *et al.*, 1999; Xu *et al.*, 2010a), 考虑到8月份是全年气温较高的月份, 该区域温度有

不断升高的趋势(图1), 故8月的高温有力地促进了雌株细胞壁的不断加厚, 进而导致雌株的年轮最大密度与8月平均最高气温显著正相关。

4.4 青杨雌雄植株树轮宽度与气候因子的相关分析

温度或降水对树轮宽度生长的影响一般表现为与当年的树木生长相适应, 但也存在“滞后效应”(Mäkinen *et al.*, 2001)。我们的数据表明, 青杨的树轮宽度普遍与生长季前秋季(前一年10月)的月平均气温和月平均最高气温呈显著负相关关系。根据 Edmonds (1979)的观点, 秋季气温的迅速降低有利于植物尽快进入休眠状态为下一年的生长储备营养。小五台山地区10月气温迅速降低到8.7℃, 会促使青杨很快地进入休眠状态并为来年储备营养。同时, 秋季的低温可能有利于增加积雪, 为下一年春季青杨早材的生长提供充足的水分。本研究结果中, 青杨雌雄植株的树轮宽度与冬季(当年1月)的降水(雪)量呈正相关, 也间接地说明冬季低温固定降雪对于青杨生长的重要性(表3)。此外, Hänninen (1995)认为冬季合适的临界低温有利于植物春季打破芽的休眠, 促进春季物候正常发生, 国内学者对华北地区的物候研究也证明了冬季过高的温度不利于冬季芽的休眠(张福春, 1995; 陈效逯和张福春, 2001)。因此, 本研究发现的青杨树轮宽度与上年秋季平均气温的显著负相关具有明确的生理意义。

此外, Oberhuber等(1998)认为生长季的高温容易加快土壤蒸发失水, 从而限制树木的生理代谢活动, 不利于树木的径向生长。我们的研究结果也证实了青杨雌雄植株的树轮宽度与当年6月的月平均最高气温显著负相关, 特别是对于雌雄植株早材生长的限制作用尤为明显。其原因可能是6月份该区域青杨新叶已经完全展开, 此时植物正处于早材生长的高峰期(Fritts, 1976)。随着6月份气温的迅速上升, 过高的温度会导致植物的蒸腾速率加快, 气孔关闭, CO₂吸收减弱, 光合速率下降(潘瑞炽, 2008), 进而抑制了青杨树轮的径向生长。

5 结论

综上所述, 近30年的气候变暖对研究区域内青杨雌雄植株树轮的径向生长并未产生显著的影响, 但气温升高导致雌株的年轮最大密度和晚材平均密度显著高于雄株。本研究结果在一定程度上证实了雌雄异株植物在树轮生长方面对全球气候变暖可能

具有不同的响应机制——雌株比雄株更侧重于密度生长。树轮的密度既是次生木质部细胞直径和细胞壁厚度的综合反映,也是形成层活动的结果。密度越大说明木质部细胞壁越厚,植株的生长受到的环境影响越大。因此,未来气候变化对种群中雌株生长的影响将大于雄株,从而会间接地影响到种群中雌雄植株数量及其性别比例。

基金项目 国家自然科学基金(31170389)。

致谢 感谢中国科学院植物研究所张齐兵老师对实验方案的指导,以及邱红岩老师、段建平博士、邢佩博士、吕利新博士、梁寒雪硕士对样本处理和分析;感谢河北省小五台山国家级自然保护区管理局李吉利、赵焕生、杨贵生和杨照等同志对实验工作的帮助和支持。

参考文献

- Biondi F, Waikul K (2004). DendroClim2002: a C⁺⁺ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences*, 30, 303–311.
- Büntgen U, Frank DC, Nievergelt D, Esper J (2006). Summer temperature variations in the European Alps, AD 755–2004. *Journal of Climatology*, 19, 5606–5623.
- Cedro A, Iszkuło G (2011). Do females differ from males of European Yew (*Taxus baccata* L.) in dendrochronological analysis? *Tree-Ring Research*, 67, 3–11.
- Chen F, Yuan YJ, Wei WS, Wang LL, Yu SL, Zhang RB, Fan ZA, Shang HM, Zhang TW, Li Y (2011). Tree ring density-based summer temperature reconstruction for Zajsan Lake area, East Kazakhstan. *International Journal of Climatology*, 32, 1089–1097.
- Chen FG, Chen LH, Zhao HX, Korpelainen H, Li CY (2010). Sex-specific responses and tolerances of *Populus cathayana* to salinity. *Physiologia Plantarum*, 140, 63–71.
- Chen FG, Zhang FC (2001). Spring phenological change in Beijing in the last 50 years and its response to the climate changes. *Agricultural Meteorology*, 22, 1–5. (in Chinese with English abstract) [陈效速, 张福春 (2001). 近50年北京春季物候的变化及其对气候变化的响应. *中国农业气象*, 22, 1–5.]
- Cipollini ML, Whigham DF (1994). Sexual dimorphism and cost of reproduction in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Journal of Botany*, 81, 636–645.
- Cook ER, Holmes RL (1986). Users manual for program ARSTAN. In: Holmes RL ed. *Laboratory of Tree-Ring Research*. University of Arizona, Tucson.
- Cook ER, Kairiukstis LA (1990). *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Springer, New York. 55–63.
- Dawson TE, Bliss LC (1989). Patterns of water use and the tissue water relations in the dioecious shrub, *Salix arctica*: the physiological basis for habitat partitioning between the sexes. *Oecologia*, 79, 332–343.
- Dawson TE, Ehleringer JR (1993). Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo*. *Ecology*, 74, 798–815.
- Delph LF (1990). Sex-differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe subalpina*. *Ecology*, 71, 1342–1351.
- Duan JP, Wang LL, Li L, Chen KL (2010). Temperature variability since AD 1837 inferred from tree-ring maximum density of *Abies fabri* on Gongga Mountain, China. *Chinese Science Bulletin*, 26, 3015–3022.
- Edmonds RL (1979). *Aerobiology: The Ecological Systems Approach*. Van Nostrand Reinhold, New York. 41–45.
- Fang KY, Gou XH, Chen FH, Li YJ, Zhang F, Kazmer M (2012). Tree growth and its association with climate between individual tree-ring series at three mountain ranges in north central China. *Dendrochronologia*, 30, 143–150.
- Fritts HC, Klinkoff LG, Harper KT (1976). Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science*, 193, 597–599.
- Fritts HC (1976). *Tree Ring and Climate*. Academic Press, New York.
- Fukai S (1999). Phenology in rainfed lowland rice. *Field Crops Research*, 64, 51–60.
- Gao LS, Zhang CY, Zhao XH, Gadow KV (2010). Gender-related climate response of radial growth in dioecious *Fraxinus mandshurica* trees. *Tree-Ring Research*, 66, 105–112.
- Gehring JL, Monson RK (1994). Sexual differences in gas exchange and response to environmental stress in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 81, 166–174.
- Grant MC, Mitton JB (1979). Elevational gradients in adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of *Populus tremuloides* Michx. *Evolution*, 33, 914–918.
- Grudd H (2008). Torneträsk tree-ring width and density AD 500–2004: a test of climatic sensitivity and a new 1500-year reconstruction of north Fennoscandian summers. *Climate Dynamics*, 31, 843–857.
- Hänninen H (1995). Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions: an ecophysiological approach to modelling of bud burst phenology. *Canadian Journal of Botany*, 73, 183–199.
- Holmes RL (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43, 69–75.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007). Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the IPCC intergovernmental panel on climate change. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL eds. *Climate*

- Change in 2007: the Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Iszkulo G, Boratyński A (2011). Initial period of sexual maturity determines the greater growth rate of male over female in the dioecious tree *Juniperus communis* subsp. *communis*. *Acta Oecologica*, 37, 99–102.
- Jones MH, Macdonald SE, Henry GHR (1999). Sex- and habitat-specific responses of a high arctic willow, *Salix arctica*, to experimental climate change. *Oikos*, 87, 129–138.
- Kagawa A, Sugimoto A, Maximov TC (2006). Seasonal course of translocation, storage and remobilization of ^{13}C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings. *New Phytologist*, 171, 793–804.
- Larcher W (1995). *Physiological Plant Ecology*. 3rd edn. Springer, New York. 414.
- Li CY, Ren J, Luo JX, Lu RS (2004). Sex-specific physiological and growth responses to water stress in *Hippophae rhamnoides* L. populations. *Acta Physiologiae Plantarum*, 26, 123–129.
- Li CY, Yang YQ, Junttila O, Palva ET (2005). Sexual differences in cold acclimation and freezing tolerance development in sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) ecotypes. *Plant Science*, 168, 1365–1370.
- Li JY, Xu X, Yang P, Wang BX, Wang ZF, Li XF (2012). Effects of aluminum stress on ecophysiological characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 45–50. (in Chinese with English abstract) [李俊钰, 胥晓, 杨鹏, 王碧霞, 王志峰, 李霄峰 (2012). 铝胁迫对青杨雌雄幼苗生理生态特征的影响. *应用生态学报*, 23, 45–50.]
- Liu ZL, Zheng CY, Fang JY (2004). Relationship between the vegetation type and topography in Mt. Xiao Wutai, Hebei Province: a remote sensing analysis. *Biodiversity Science*, 12, 146–154. (in Chinese with English abstract) [刘增力, 郑成洋, 方精云 (2004). 河北小五台山主要植被类型的分布与地形的关系: 基于遥感信息的分析. *生物多样性*, 12, 146–154.]
- Lovett DJ, Lovett DL (1988). Modules of production and reproduction in a dioecious clonal shrub, *Rhus typhina*. *Ecology*, 69, 741–750.
- Ma LM, Liu Y, Zhao JF (2003). Cross-dating and its application in high resolving chronological research. *Earth Science Frontiers*, 10, 351–355. (in Chinese with English abstract) [马利民, 刘禹, 赵建夫 (2003). 交叉定年技术及其在高分辨率年代学中的应用. *地学前缘*, 10, 351–355.]
- Mäkinen H, Nöjd P, Mielikäinen K (2001). Climatic signal in annual growth variation in damaged and healthy stands of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in southern Finland. *Trees*, 15, 177–185.
- Montesinos D, Deluis M, Verdu M, Raventós J, Garcia FP (2006). When, how and how much: gender-specific resource-use strategies in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *Annals of Botany*, 98, 885–889.
- Oberhuber W, Stumboeck M, Kofler W (1998). Climate-tree-growth relationships of Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) exposed to soil dryness. *Trees*, 13, 19–27.
- Obeso JR, Santullano MS, Retuerto R (1998). Sex ratios, size distributions, and sexual dimorphism in the dioecious tree *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae). *American Journal of Botany*, 85, 1602–1608.
- Pan RZ (2008). *Plant Physiology*. Higher Education Press, Beijing. 18–24. (in Chinese) [潘瑞炽 (2008). *植物生理学*. 高等教育出版社, 北京. 18–24.]
- Rovere AE, Aizen MA, Kitzberger T (2003). Growth and climatic response of male and female trees of *Austrocedrus chilensis*, a dioecious conifer from the temperate forests of southern South America. *Ecoscience*, 10, 305–310.
- Rozaño O, Soto LD, Olano JM (2009). Sex-specific, age-dependent sensitivity of tree-ring growth to climate in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *New Phytologist*, 182, 687–697.
- Shao XM, Fang XQ, Liu HB, Huang L (2003). Dating the 1000-year-old Qilian Juniper in Mountains along the Eastern Margin of the Qaidam Basin. *Acta Geographica Sinica*, 58, 90–100. (in Chinese with English abstract) [邵雪梅, 方修琦, 刘洪滨, 黄磊 (2003). 柴达木东缘山地千年祁连圆柏年轮定年分析. *地理学报*, 58, 90–100.]
- Tan ZY, Dong YM, Gao XY, Fang YR (1985). Changes of abscisic acid and gibberellin contents during the release of dormancy in winter, buds of *Populus tomentosa* Carr. *Acta Botanica Sinica*, 27, 381–386. (in Chinese with English abstract) [谭志一, 董毅敏, 高秀英, 房耀仁 (1985). 毛白杨冬芽休眠解除过程中脱落酸及赤霉素含量的变化. *植物学报*, 27, 381–386.]
- Wang LL, Payette S, Begin Y (2000). A quantitative definition of light-rings in black spruce (*Picea mariana*) at the arctic treeline in northern Québec. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32, 324–330.
- Wang LL, Shao XM, Huang L, Liang EY (2004). Tree-ring characteristics of *Larix gmelinii* and *Pinus sylvestris* var. *mongolica* and their response to climate in Mohe, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 380–385. (in Chinese with English abstract) [王丽丽, 邵雪梅, 黄磊, 梁尔源 (2004). 黑龙江漠河兴安落叶松与樟子松树轮生长特性及其对气候的响应. *植物生态学报*, 29, 380–385.]
- Wang XZ, Curtis PS (2001). Gender-specific responses of *Populus tremuloides* to atmospheric CO_2 enrichment. *New Phytologist*, 150, 675–684.
- Wilson RJS, Luckman BH (2003). Dendroclimatic reconstruction of maximum summer temperatures from upper treeline sites in Interior British Columbia, Canada. *The Holocene*, 13, 851–861.
- Wu XD (1990). *Tree-Rings and Climate Change*. China

- Meteorological Press, Beijing. (in Chinese) [吴祥定 (1990). 树木年轮与气候变化. 气象出版社, 北京.]
- Xu X (2008). *Different Ecophysiological Responses Between Males and Females of Populus cathayana Rehd. to Drought Stress*. PhD dissertation, Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Chengdu. 25–70. (in Chinese with English abstract) [胥晓 (2008). 青杨(*Populus cathayana* Rehd.)雌雄植株对干旱胁迫的生理生态响应差异. 博士学位论文, 中国科学院成都生物所, 成都. 25–70.]
- Xu X, Peng GQ, Wu CC, Han QM (2010a). Global warming induces female cuttings of *Populus cathayana* to allocate more biomass, C and N to aboveground organs than do male cuttings. *Australian Journal of Botany*, 58, 519–526.
- Xu X, Peng GQ, Wu CH, Korpelainen H, Li CY (2008a). Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology*, 28, 1751–1759.
- Xu X, Yang F, Xiao XW, Zhang S, Korpelainen H, Li CY (2008b). Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures. *Plant, Cell & Environment*, 31, 850–860.
- Xu X, Zhao HX, Zhang XL, Hänninen H, Korpelainen H, Li CY (2010b). Different growth sensitivity to enhanced UV-B radiation between male and female *Populus cathayana*. *Tree Physiology*, 30, 1489–1498.
- Yang P, Xu X (2012). Effects of water logging stress on the growth and physiological characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 81–87. (in Chinese with English abstract) [杨鹏, 胥晓 (2012). 淹水胁迫对青杨雌雄幼苗生理特性和生长的影响. 植物生态学报, 36, 81–87.]
- Zhang CY, Gao LS, Zhao YZ, Jia YZ, Li JX, Zhao XH (2009). Response of radial growth to neighboring competition and climate factors in *Taxus cuspidata*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 1177–1183. (in Chinese with English abstract) [张春雨, 高露双, 赵亚洲, 贾玉珍, 李金鑫, 赵秀海 (2009). 东北红豆杉雌雄植株径向生长对邻体竞争和气候因子的响应. 植物生态学报, 33, 1177–1183.]
- Zhang CY, Zhao XH, Gao LS, Gadow KV (2009). Gender, neighboring competition and habitat effects on the stem growth in dioecious *Fraxinus mandshurica* trees in a northern temperate forest. *Annals of Forest Science*, 66, 812.
- Zhang FC (1995). Effects of global warming on plant phenological events in China. *Acta Geographica Sinica*, 50, 402–410. (in Chinese with English abstract) [张福春 (1995). 气候变化对中国木本植物物候的可能影响. 地理学报, 50, 402–410.]

责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 王 葳