

DOI: 10.5846/stxb201903250558

刘立斌,许海洋,郭银明,梁辉,芦晓明,张慧,梁尔源,倪健.基于树木年轮定量重建过去 50 年贵州典型森林优势树种的地上生物量与生产力变化.生态学报 2020 40(10): 3441-3451.

Liu L B, Xu H Y, Guo Y M, Liang H, Lu X M, Zhang H, Liang E Y, Ni J. Reconstruction of above-ground biomass and net primary productivity of dominant tree species in Guizhou forests over past five decades based on tree-ring data. Acta Ecologica Sinica 2020 40(10): 3441-3451.

基于树木年轮定量重建过去 50 年贵州典型森林优势树种的地上生物量与生产力变化

刘立斌^{1,2}, 许海洋^{2,3}, 郭银明^{2,3}, 梁辉⁴, 芦晓明⁵, 张慧⁵, 梁尔源⁵, 倪健^{1,2,3,*}

1 浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004

2 中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站, 安顺 561000

3 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550081

4 荔波县林业局, 荔波 558400

5 中国科学院青藏高原研究所, 北京 100101

摘要: 利用树木年轮宽度结合树木生物量方程, 重建了贵州 3 个地区典型森林(2 个常绿与落叶阔叶混交林和 1 个典型常绿阔叶林) 6 个优势树种(天龙山: 化香树 *Platycarya strobilacea*、安顺润楠 *Machilus cavaleriesi*; 茂兰: 化香树、马尾松 *Pinus massoniana*; 雷公山: 华山松 *Pinus armandii*、白栎树 *Pterostyrax psilophyllus*) 以树木个体为单元的地上生物量(AGB) 与地上净初级生产力(ANPP); 比较了喀斯特与非喀斯特地区树木 AGB 与 ANPP 的差异; 并研究了近 50 年气候变化对 ANPP 的影响。结果显示, 针叶树的平均年轮宽度大于阔叶树, 喀斯特地区针叶树和阔叶树的平均树木年轮宽度, 分别小于非喀斯特地区针叶树和阔叶树的平均树木年轮宽度。喀斯特地区树木的 AGB 及其变异幅度均小于非喀斯特地区树木。近 50 年来, 喀斯特地区阔叶树与针叶树的 ANPP 平均分别为 $(2.4 \pm 1.2) \text{ kg a}^{-1} \text{ 株}^{-1}$ 和 $(4.6 \pm 4.1) \text{ kg a}^{-1} \text{ 株}^{-1}$, 显著低于非喀斯特地区阔叶树与针叶树的 $(5.6 \pm 4.8) \text{ kg a}^{-1} \text{ 株}^{-1}$ 和 $(12.4 \pm 7.7) \text{ kg a}^{-1} \text{ 株}^{-1}$ 。喀斯特地区树木 ANPP 的增长趋势与年均温的相关性高于生长季降水, 非喀斯特地区树木 ANPP 与年均温和生长季降水均显著相关, 且不管是在喀斯特还是在非喀斯特地区, 针叶树 ANPP 对气候指标的变化比阔叶树更敏感。

关键词: 年轮宽度; 喀斯特常绿与落叶阔叶混交林; 亚热带常绿阔叶林; 地上生物量与生产力; 气候变化

Reconstruction of above-ground biomass and net primary productivity of dominant tree species in Guizhou forests over past five decades based on tree-ring data

LIU Libin^{1,2}, XU Haiyang^{2,3}, GUO Yinming^{2,3}, LIANG Hui⁴, LU Xiaoming⁵, ZHANG Hui⁵, LIANG Eryuan⁵, NI Jian^{1,2,3,*}

1 College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

2 Puding Karst Ecosystem Research Station, Chinese Academy of Sciences, Anshun 561000, China

3 State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550081, China

4 Libo Forestry Administration, Libo 558400, China

5 Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Tree-ring widths and allometric functions were used to reconstruct above-ground biomass (AGB) and net primary

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31870462); 国家重点研发计划项目(2018YFC0507203, 2016YFC0502101, 2016YFC0502304)

收稿日期: 2019-03-25; 网络出版日期: 2020-04-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nijian@zjnu.edu.cn

productivity (ANPP) of six dominant tree species (Tianlongshan Mt.: *Platycarya strobilacea*, *Machilus cavaleriesi*; Maolan: *Platycarya strobilacea*, *Pinus massoniana*; Leigongshan Mt.: *Pinus armandii*, *Pterostyrax psilophyllus*) in three typical forests of Guizhou Province (karst evergreen and deciduous broadleaved mixed forests in two sites and another site of typical evergreen broadleaved forest). Similarity and dissimilarity of AGB and ANPP of different tree species, as well as the effects of climate change in the past five decades on ANPP were compared between karst and non-karst regions. The results showed that coniferous trees presented wider mean tree-ring widths than broadleaved trees. The mean ring-widths of coniferous trees and broadleaved trees in karst regions were narrower than those in non-karst region. The trees in karst regions indicated higher AGB and larger variation ranges than those in non-karst region. The ANPP of broadleaved trees and coniferous trees in karst regions were $2.4 \pm 1.2 \text{ kg a}^{-1} \text{ individual}^{-1}$ and $4.6 \pm 4.1 \text{ kg a}^{-1} \text{ individual}^{-1}$, respectively in the past five decades, which were significantly lower than those in non-karst region ($5.6 \pm 4.8 \text{ kg a}^{-1} \text{ individual}^{-1}$ and $12.4 \pm 7.7 \text{ kg a}^{-1} \text{ individual}^{-1}$, respectively). Tree ANPP increase in karst regions was more related to mean annual temperature than growing season precipitation, and tree ANPP increase in non-karst region showed significant relationships with both mean annual temperature and growing season precipitation. ANPP of coniferous trees was more sensitive to climate change than that of broadleaved trees in both karst and non-karst regions.

Key Words: tree-ring width; karst evergreen and deciduous broadleaved mixed forests; subtropical evergreen broadleaved forest; above-ground biomass and net primary productivity; climate change

生物量和生产力既是生态系统功能的测度,也是全球和区域碳循环研究的基础^[1-6]。其有多种测定与估算方法,包括直接收获法、生物量生长方程、森林清查资料、遥感信息反演、模型模拟和涡度相关碳通量估算等。这些方法均有其优势和缺陷,除了测定与估算精度之外,历史时期长时间序列连续生物量与生产力数据的获取,均是上述方法难以完全实现的;前三者只能获得某些时间断面的数据,基于遥感信息和涡度相关通量的估算只能获得 20—30 年的历史反演,模型模拟可获得长时间序列的数据,但模拟精度受模型机理、驱动数据与校验数据的诸多限制。

树木年代学是断定树木年轮形成年代,利用树木年轮宽度时间序列,追溯同一地区树木之间共有的环境变化信号的学科,是反推过去环境演变的有效方法^[7-11],在定量重建古气候变化方面已经发挥了极大作用^[12-18]。而树木年轮宽度变化与木材形成和碳积累密切相关^[19],其单独或与模型结合,亦可定量重建生态系统的生物量、净初级生产力和碳储量^[20-21],与传统方法相比具有时间序列长、精度高的特点。

该方法利用树木年轮宽度计算树木逐年胸径变化,结合对应树高数据推算生物量的原理,可实现全球不同区域、各种生态系统历史时期生物量与生产力的定量重建,这在国内外均开展了大量长期研究,近期国外则更多关注基于树木年轮的森林碳平衡工作。大量文献集成表明,利用树木年轮记录可探讨树木生长物候、森林生产力趋势与变异、CO₂施肥与水分利用效率、森林干扰以及森林生产力的观测与模拟比较^[19]。而且,树轮数据可与涡度相关监测、遥感观测、森林清查资料甚至植被模型整合在一起,促进我们对森林碳循环的深入了解和长期研究^[19]。比如,基于树木年轮数据可定量重建加拿大北方针叶林的生产力^[22]及欧洲地区森林生物量与碳固持^[23],两者均与涡度相关碳通量估算结果相似。国内相关研究也表明,利用树木年轮可重建东北地区长白山落叶松的生物量^[24],秦岭油松和华山松林乔木层净生产力^[25],川西岷江冷杉林净初级生产力^[26],以及北亚热带马尾松的生物量与生产力^[27],年均温、生长季温度与生物量与生产力的增长密切相关,降雨虽然也有一定影响,但地区间差异较大。

由于取样的困难性以及阔叶树年轮生长不清晰及易腐性,国内外大多数研究都以针叶树作为对象,对阔叶树种的年轮研究涉猎较少。我国的树木年轮工作也主要集中在北方和西部高山与高原地区的针叶树种,对南方广大亚热带地区的阔叶树研究较少。而且,上述研究在常态地貌区开展较多,在非常态地貌区,如我国南方喀斯特地区的工作却非常缺乏。主要发育于石灰岩和白云岩之上的喀斯特特殊地貌类型,全球范围面积大

约为 2200 万 km², 占全球陆地面积的 14.8%, 而中国南方的喀斯特面积约为 51 万 km² 在贵州省、云南省和广西壮族自治区集中、连续分布, 占中国陆地面积的 5.8%^[28]。由于喀斯特地区的碳酸盐岩岩溶碳汇, 是全球迷失碳汇的重要组成部分^[29-30], 因此, 研究喀斯特地区的碳循环对全球碳排放与碳减排意义重大, 精确监测喀斯特地区生态系统的生物量与生产力为其中的重要研究内容之一。然而, 山地陡峭、岩石多裸露、土壤水分漏失及地上和地下二元三维岩-土景观结构的存在, 限制了生物量与生产力的短期与长期实地观测、遥感和模型估算及其精度, 该地区森林生物量和生产力资料匮乏、精度存疑^[31-33]。因此, 尝试利用树木年代学方法定量重建喀斯特森林较长时间序列的生物量与生产力, 讨论气候变化的影响机制, 将对喀斯特地区碳循环研究产生积极影响。同时, 传统的树木年代学研究在喀斯特地区也非常缺乏, 该工作亦可填补喀斯特地区树木年轮研究的空白。

本研究以贵州省典型喀斯特与非喀斯特森林为研究对象, 通过 6 个优势树种的树木年轮宽度, 定量重建过去 50 年来其地上生物量(AGB)与净初级生产力(ANPP)变化特征, 比较喀斯特与非喀斯特森林优势树种树木年轮宽度、AGB 和 ANPP 的差异, 探究 ANPP 的气候限制因子, 由此反映贵州地区喀斯特与非喀斯特森林优势树种的长势与生产能力, 为非常态地貌的碳循环研究奠定生态学基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与树木年轮采样

研究选择在黔中普定县后寨河流域的高原型喀斯特地貌区、黔南荔波县茂兰喀斯特森林国家级自然保护区的峰丛洼地喀斯特地貌区、黔东南雷公山国家级自然保护区的典型非喀斯特山地地貌区。所有采样点均处于亚热带季风区, 纬度相近, 降水充沛, 人为干扰较少(表 1)。在天龙山选取化香树(*Platycarya strobilacea*)、安顺润楠(*Machilus cavaleriei*)、滇鼠刺(*Itea yunnanensis*)、窄叶石栎(*Lithocarpus confinis*)和云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)。在茂兰翁昂选取马尾松(*Pinus massoniana*)、化香树、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、云贵鹅耳枥和枫香(*Liquidambar formosana*)。在雷公山选取白栎(*Pterostyrax psilophyllus*)、华山松(*Pinus armandii*)、中华槭(*Acer sinense*)和杉木, 共 14 个优势树种, 每个树种选择 20—30 株。利用瑞典产 Hagluf 生长锥沿两个交叉方位钻取树木胸径(*D*)位置(1.3 m)的两个树芯, 尽量取到髓心, 测量和记录每个采样点的信息(表 1)。将采集到的树芯带回室内风干, 用白乳胶将树芯胶粘、固定于木质凹槽内, 通过 240 目、600 目和 800 目的砂纸逐级打磨, 直至呈现清晰可辨的年轮界线^[34]。剔除年轮不清以及木质腐烂的树芯样品, 最终整理出适合定年的 6 个树种进行进一步的处理和分析(表 1)。

表 1 贵州典型森林树木年轮采样信息

Table 1 Information of tree-ring sampling sites in typical forests of Guizhou Province

	天龙山 Tianlongshan Mt.	茂兰 Maolan	雷公山 Leigongshan Mt.
地貌类型 Landform type	喀斯特高原	喀斯特峰丛洼地	非喀斯特高原山地
土壤类型 Soil type	棕色石灰土(偏碱性)	黑色石灰土(偏碱性)	黄壤、黄棕壤(中性或弱酸性)
基岩裸露率 Rock coverage	50%—60%	70%—80%以上	较低
森林类型 Forest type	次生常绿与落叶阔叶混交林	原生常绿与落叶阔叶混交林	常绿阔叶林
海拔范围 Elevation range	1100—1400 m	430—1078.6 m	1000—2179 m
水热条件 Hydrothermal condition	年均温 15.1 °C, 年降水 1390 mm	年均温 18.3 °C, 年降水 1269 mm	年均温 9.7 °C, 年降水 1375 mm
采样位置 Sampling location	26°14' N, 105°45' E	25°13' N, 107°51' E	25°18' N, 107°58' E, 26°22' N, 108°11' E
海拔高度 Elevation/m	1427	1409	783, 697, 1782, 1603
坡度 Slope	0—25°	20°—65°	30°—50°, 5°—10°, 30°—70°, 10°—30°
树种 Tree species	化香树	安顺润楠	化香树, 马尾松, 白栎, 华山松
芯(树) Cores (Trees)	47(26)	41(21)	35(18), 37(20), 42(23), 39(25)

1.2 树木年轮宽度测量与估算

采用精度为 0.01 mm 的 LINTAB 5 树木年轮仪(德国 Frank Rinn 公司),结合 TSAP 软件进行树轮测量。所有的树芯均使用 COFECHA 程序进行严格的交叉定年检验^[35],剔除相关性较低的样本,达到整体较高的相关性水平(表 2),确保定年的准确无误。

表 2 树轮年表的主要特征参数

Table 2 Main characteristic parameters of tree-ring chronologies

采样点 Sampling sites 树种 Tree species	天龙山 Tianlongshan Mt.		茂兰 Maolan		雷公山 Leigongshan Mt.	
	化香树	安顺润楠	化香树	马尾松	白栎树	华山松
年表时间跨度 Time span	1966—2015	1961—2015	1915—2015	1975—2015	1874—2015	1973—2015
平均轮宽 Mean ring width/mm	1.81	1.39	1.48	4.07	2.25	4.98
树芯间相关系数 Mean inter-series coefficient	0.684	0.532	0.584	0.577	0.537	0.592
标准差 Standard deviation	0.583	0.549	0.497	0.618	0.539	0.574
一阶自相关 Autocorrelation order 1	0.226	0.113	0.332	0.094	0.181	0.224
群体表达信号 Express population signal	0.970	0.956	0.956	0.955	0.958	0.958
信噪比 Signal-to-noise ratio	32.148	21.812	21.608	21.349	22.554	23.088

对于未钻取到髓心的缺失轮树芯,测量树芯最内侧圆弧的弦长和弦高,利用几何估算方法计算最内弧到髓心的距离 r ,再利用最靠近中心的 5 轮平均值,作为缺失轮的平均宽度 x ^[36],将 r/x 进行取整后加 1 作为缺失轮的轮数。利用 ARSTAN 程序^[37]计算未去趋势的平均树轮宽度,参照树轮宽度平均值变化规律,按照年与年间宽度变化比例,估算缺失轮的宽度变化。

1.3 生物量与生产力重建

利用前人获得的 3 个地区的树种生物量生长方程,计算树木地上生物量(表 3)。生物量方程有以胸径为变量的一元方程,和以胸径与树高为变量的二元方程。树木逐年胸径由年轮宽度逐年累加获得,而二元方程所需的不同年份的树高数据是缺乏的,因此,我们利用现代野外样地树木实测的树高与胸径之间的回归方程(表 3),通过逐年胸径推算对应树高。地上净初级生产力则为当年与上一年地上生物量的差值。

1.4 气象数据

由于采样点与当地气象站距离较远,且二者海拔高度不同,气象台站的数据用于分析树轮与生产力变化的关系并不可靠。因此,利用中国气象数据网和贵州气象局的全省 88 个气象台站在 1951—2014 年间的记录(逐月气温、降水和日照百分率),通过薄板光顺样条曲面拟合方法^[42],基于 1 km 的 SRTM 数字高程模型^[43],插值获得全省气象指标的空间分布,抽取采样点的栅格点插值数据,统计年均温(MAT)、年降水(MAP)和生长季降水(GSP),并利用生物气候模型^[44]计算年湿润指数(MI=年降水量/年潜在蒸散量)。

1.5 统计分析

利用 Z-score 标准化方法,将树轮宽度平均值、AGB 和 ANPP 作归一化处理,并对所有树种的 ANPP 变化趋势进行显著性统计(SPSS 19.0)。选择合适的曲线模拟自然条件下的树木 AGB 增长曲线。由于大部分树芯起始年在 1961 年以后,因此,截取 1961—2015 年的 AGB 与 ANPP 逐年均值作比较。气象数据记录为 1951—2014 年,对所有树芯重建的相同年份的 ANPP 取平均值,用于 3 个采样点的 ANPP 与气候变化回归分析。

2 结果与分析

2.1 树木年轮特征

贵州典型森林优势树种树龄各异。除茂兰喀斯特地区的化香树为 100 年之外,其他喀斯特地区树种在

表 3 三个地区树种的树高-胸径/基径方程及其生物量生长方程
Table 3 Height-diameter regressions and biomass allometric functions of tree species in three different sites

树种 Tree species	树高 (H) - 胸径 (D) / 基径 (d) 回归方程 H-D/d regressions	R ²	生物量方程 Allometric functions				地上生物量 (W _{AG}) Above-ground biomass (W _{AG})	参考文献 References
			干生物量 (W _T) Stem biomass (W _T)	枝生物量 (W _B) Branch biomass (W _B)	叶生物量 (W _L) Leaf biomass (W _L)	地上生物量 (W _{AG}) Above-ground biomass (W _{AG})		
天龙山 Tianlongshan Mt.								
安顺润楠 <i>M. cavaleriei</i> (D ≥ 1cm)	$H = 213.061D^{0.585}$	0.735	—	—	—	$W_{AG} = 2.6211(D^2H)^{0.8565}$	[38]	
安顺润楠 <i>M. cavaleriei</i> (D < 1cm)	$H = 7.587d^{1.715}$	0.856	—	—	—	$W_{AG} = 0.5418(d^2H) + 17.287$		
化香树 <i>P. strobilacea</i> (D ≥ 1cm)	$H = e^{6.862-2.152/D}$	0.729	—	—	—	$W_{AG} = 1.9611(D^2H)^{0.8921}$		
化香树 <i>P. strobilacea</i> (D < 1cm)	$H = 7.302d^{1.467}$	0.820	—	—	—	$W_{AG} = 0.5418(d^2H) + 17.287$		
茂兰 Maolan								
化香树 <i>P. strobilacea</i>	$H = -0.0175D^2 + 1.0254D + 0.4183$	0.963	$W_T = 0.0414(D^2H)^{0.9354}$	$W_B = 0.0320D^{2.3399}$	$W_L = 0.1377(D^2H)^{0.7256}$	$W_{AG} = 0.0755(D^2H)^{0.8941}$	[39]	
马尾松 <i>P. massoniana</i>	$H = 3.0372D^{0.4525}$	0.723	—	—	—	—		
雷公山 Leigongshan Mt.								
白栎树 <i>P. psilophyllus</i>	—	—	$W_T = 0.093D^{2.320}$	$W_B = 0.007D^{2.849}$	—	$W_L = 0.004D^{2.467}$	[40]	
华山松 <i>P. armandii</i>	$H = 3.2221e^{-0.031D}$	0.888	$W_T = 0.01308(D^2H)^{1.0038}$	$W_B = 0.0055(D^2H)^{1.0439}$	$W_L = 0.00011(D^2H)^{1.1256}$	—	[41]	

胸径/基径单位为 cm; 天龙山树高单位为 m, 茂兰和雷公山树高单位为 m, 天龙山的生物量单位为 g, 茂兰和雷公山生物量单位为 kg.

40—54 年之间。非喀斯特地区华山松树龄亦较短,但白桦树树龄较长,可达到 141 年(图 1)。平均轮宽在阔叶树种与针叶树种内均较接近,但后者平均轮宽显著($P < 0.01$) 大于前者。另外,喀斯特地区树种平均轮宽均小于非喀斯特地区树种(针叶树种和阔叶树种分别比较)(表 2 和图 1)。

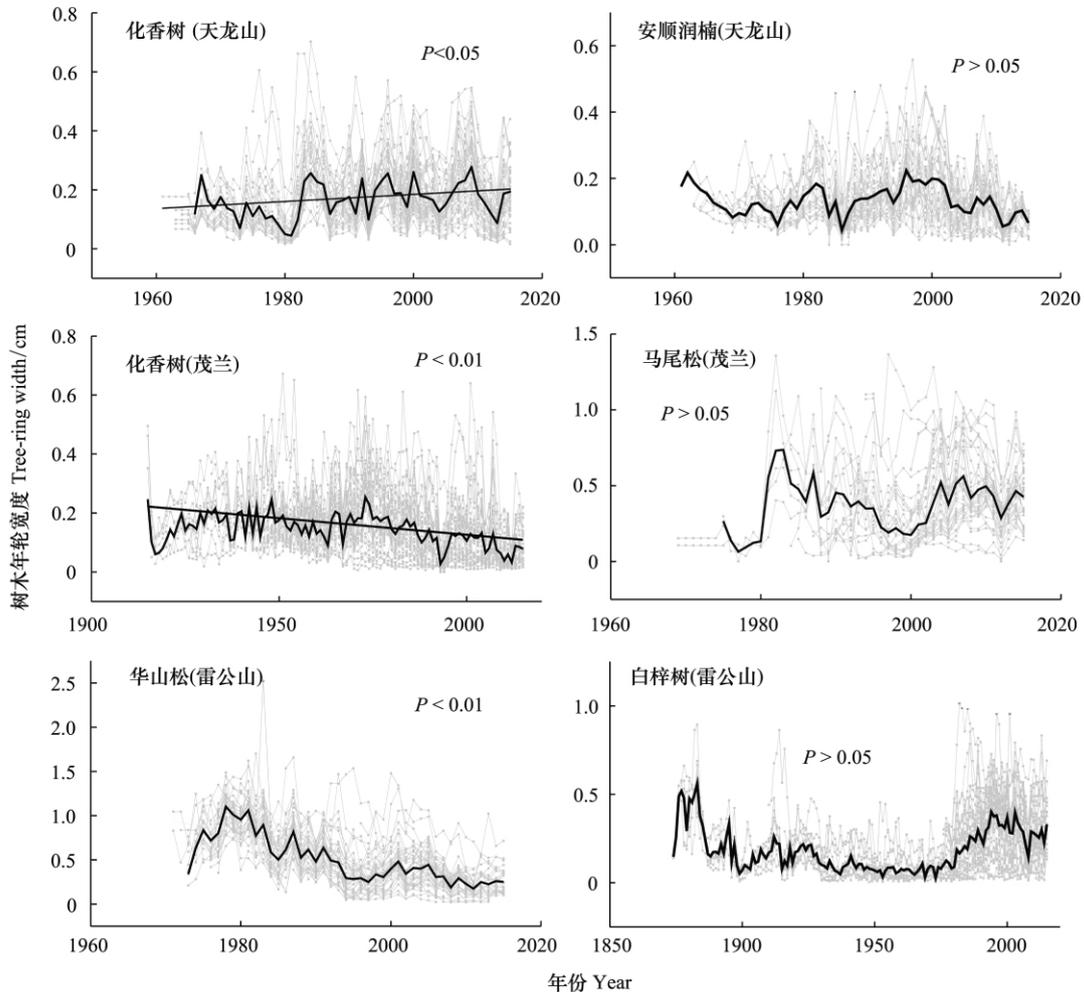


图 1 同一树种不同树芯样品的树轮宽度(灰色线条)及其平均值(黑色线条)

Fig. 1 Changes of tree-ring widths (gray lines) and their averaged values (black lines) for multiple core samplings of the same tree species

同一树种不同植株的树芯年轮宽度变化规律相似,但不同植株间的年龄及个体生长差异叠加各种环境影响信号,导致树轮宽度呈锯齿状波动(图 1)。树轮较宽的 2 种针叶树的树轮宽度的变动幅度明显大于树轮较窄的 4 种阔叶树。在树木的整体生长过程中,天龙山的化香树树轮宽度呈缓慢增长趋势;但茂兰的化香树却呈缓慢下降趋势,尤其在 1980 年后下降明显($P < 0.01$);天龙山安顺润楠呈先增后降趋势,大致以 1995 年为界;茂兰马尾松和雷公山白桦树呈先降后增趋势;而雷公山华山松呈整体下降趋势($P < 0.01$)(图 1)。

2.2 地上生物量与净初级生产力

6 个树种的 AGB 整体逐年增长,虽然个体之间有差异,但总体来看初期缓慢增长,中期快速增长,到后期增长放缓,尤其是茂兰地区的化香树,在末期生长趋于平稳(图 2)。喀斯特地区树种的 AGB 变幅小于非喀斯特地区树种(针叶树种和阔叶树种分别比较)(图 2)。天龙山高原型喀斯特 2 树种逐年 AGB 显著($P < 0.05$) 小于茂兰峰丛洼地型喀斯特 2 树种,而这 2 种类型喀斯特地区树种逐年 AGB 均显著($P < 0.01$) 低于非喀斯特地区树种(大约 2 倍)。从 ANPP 来看(图 2),6 个树种均呈上升趋势,但雷公山华山松和茂兰马尾松整体树龄最短,上升趋势显著($P < 0.01$),尤其是后期;而其他树种增长趋势不显著。喀斯特树种 ANPP 远小于($P <$

0.01) 非喀斯特树种,且年际变异亦较小(针叶树种和阔叶树种分别比较)(图 2)。

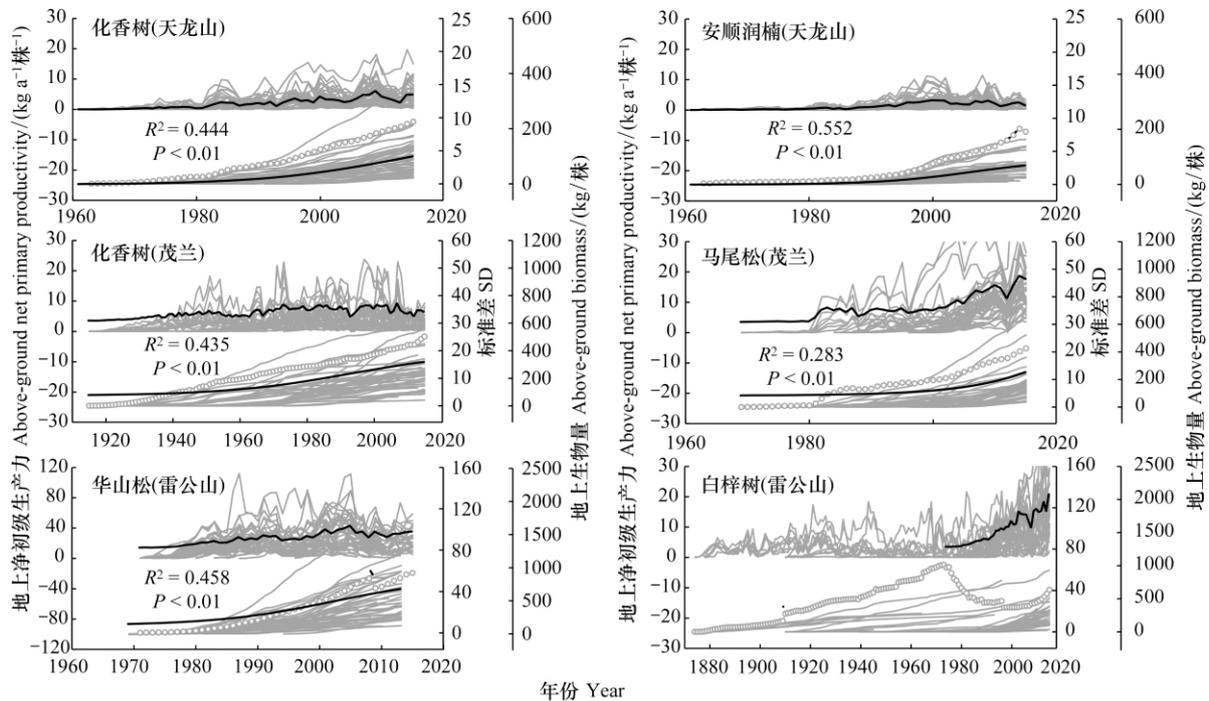


图 2 6 个树种地上生物量和生产力重建值

Fig.2 Reconstructed above-ground biomass and NPP of six tree species

每个小图上半部分为地上净初级生产力重建值(灰色实线)与平均值(黑色实线),下半部分为地上生物量重建值(灰色实线)、标准差(SD, 黑色空心圆与实线连接)及 Logistic 拟合曲线(黑色实线)

AGB 是逐年积累的过程,为连续曲线,逐年连续递增至平缓(图 3)。重建的树木 ANPP 均值,具有与树轮宽度一致的锯齿状变化,起始生长阶段 ANPP 平均值较小,年际变化幅度比树轮宽度小,到树轮宽度减小的后期阶段,ANPP 下降趋势比树轮宽度减小趋势缓慢(图 3),去除了树木年轮宽度随年龄增长逐渐减小的趋势,ANPP 保留了与气候变化相关的信号。

从近 50 年 AGB 与 ANPP 的变化来看(图 3),在 1961—1980 年间,喀斯特与非喀斯特树种平均 AGB 普遍较低,基本在 10 kg/株以下。在 1980 年以后,非喀斯特地区雷公山华山松 AGB 快速增长,喀斯特地区茂兰化香树 AGB 也相对较快增长(图 3)。而其他树种 AGB 在 2000 年左右才呈现较快增长的趋势。总体来看,针叶树 AGB 增幅大于阔叶树(图 3)。同样,在 1980 年前,非喀斯特地区的华山松和白栎树平均 ANPP 均低于 5 kg a⁻¹株⁻¹,1980 年之后显著增加,华山松增至 10—30 kg a⁻¹株⁻¹之间,但在 2005 年后出现了明显的下降趋势;而白栎树在 2000 年才高于 5 kg a⁻¹株⁻¹。喀斯特地区树种 ANPP 增长相对缓慢,无急剧变化,除茂兰的马尾松 ANPP 相对较高,在 2005 年前后增长到 15 kg a⁻¹株⁻¹之外,其他 3 个喀斯特地区树种相对较低,均处于 5 kg a⁻¹株⁻¹之下,甚至在末期有下降的趋势(图 3)。总体来看,近 50 年来喀斯特地区阔叶树的 ANPP 平均为(2.4 ± 1.2) kg a⁻¹株⁻¹,针叶树平均为(4.6 ± 4.1) kg a⁻¹株⁻¹,非喀斯特地区阔叶树与针叶树的 ANPP 平均分别为(5.6 ± 4.8) kg a⁻¹株⁻¹和(12.4 ± 7.7) kg a⁻¹株⁻¹。而在 2000—2015 年间,喀斯特地区阔叶树和针叶树平均分别为(3.5 ± 0.7) kg a⁻¹株⁻¹和(9.0 ± 3.5) kg a⁻¹株⁻¹,非喀斯特地区阔叶树和针叶树平均分别为(10.8 ± 2.8) kg a⁻¹株⁻¹和(20.4 ± 4.0) kg a⁻¹株⁻¹。ANPP 表现为喀斯特地区树种低于非喀斯特地区树种。

2.3 地上净初级生产力与气候变化的关系

在 1951—2014 年间,采样地的年均温和生长季降水逐渐增加(显著性分别为 $P < 0.05$, $P > 0.05$),而年降水

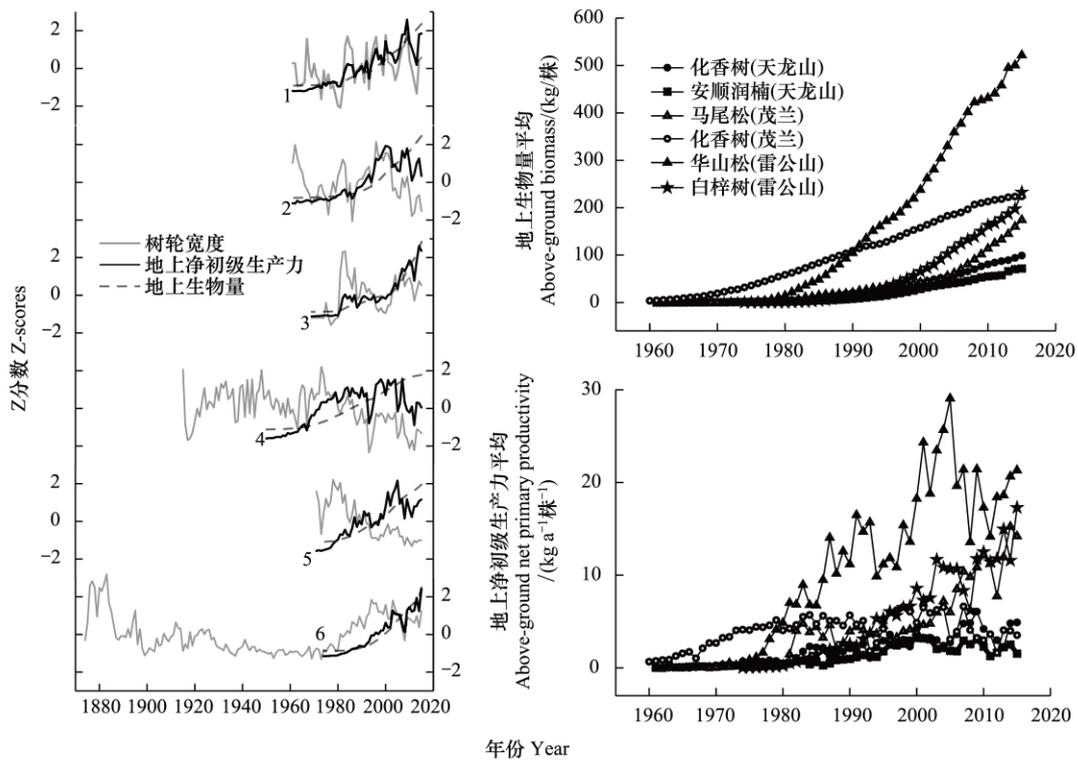


图3 6个树种平均树轮宽度(TRW)、地上生物量(AGB)与生产力(ANPP)标准化值及 1961—2015 年间 AGB 与 ANPP 平均值比较

Fig.3 Changes of tree-ring widths (TRW), above-ground biomass (AGB) and net primary production (ANPP) of six tree species and comparison of averaged AGB and ANPP during 1961—2015

与年湿润指数逐渐减少(显著性分别为 $P > 0.05$ $P < 0.05$) ,降水体现出季节性分配的不均匀 ,整体有增温干旱化的趋势。

回归分析表明 ,6 个树种的 ANPP 与年均温和生长季降水呈显著或不显著正相关 ,与年降水和年湿润指数呈显著或不显著负相关(图 4) 。树木 ANPP 总体呈增长趋势(图 3) ,源于年降水和湿润度逐年减小的年份 ,生长季的降水量及生长季湿润度有小幅提高。因此 ,年均温和生长季降水的增加是促进树木生长的主要因素。同一采样点不同树种的 ANPP 与 4 个气候指标的相关性有差异 ,不同采样点不同树种间 ANPP 与气候指标相关性也存在差异。总体来看 ,喀斯特地区树木生长更依赖于年均温 ,而非喀斯特地区树木生长对年均温和生长季降水都有较大需求;不管是喀斯特地区还是非喀斯特地区 ,针叶树 ANPP 比阔叶树 ANPP 对气象指标的变化更为敏感(图 4)。

3 讨论

我国南方地区的树木年轮学研究较少 ,以阔叶树种作为研究对象的则更少 ,尤其是针对喀斯特地区的工作尚未见报道。本文以贵州省喀斯特和非喀斯特地区的阔叶树和针叶树作为研究对象 ,基于树木年轮开展单株树木生物量与生产力的定量重建 ,在一定程度上填补了我国南方地区树木年轮学研究的空白。但阔叶树种年轮研究仍存在困难 ,主要是因为阔叶树树木年轮不清晰、易腐烂 ,对气候变化的敏感性不及针叶树。而且 ,已有的研究样品年代较短。因此 ,未来仍需要更多地关注阔叶树种的树木年轮学研究。

茂兰和天龙山两地森林地上与地下生物量的野外观测表明 ,喀斯特严酷的立地条件 ,贫瘠的水土生境和岩土景观的高度空间异质性是促使喀斯特树种生长缓慢的重要因素^[30, 33, 38-39, 45]。而利用树干解析法对茂兰森林树种胸径、树高特征的研究也表明 ,喀斯特树种具有生长缓慢、绝对生物量小但生物量稳定、树种与个体

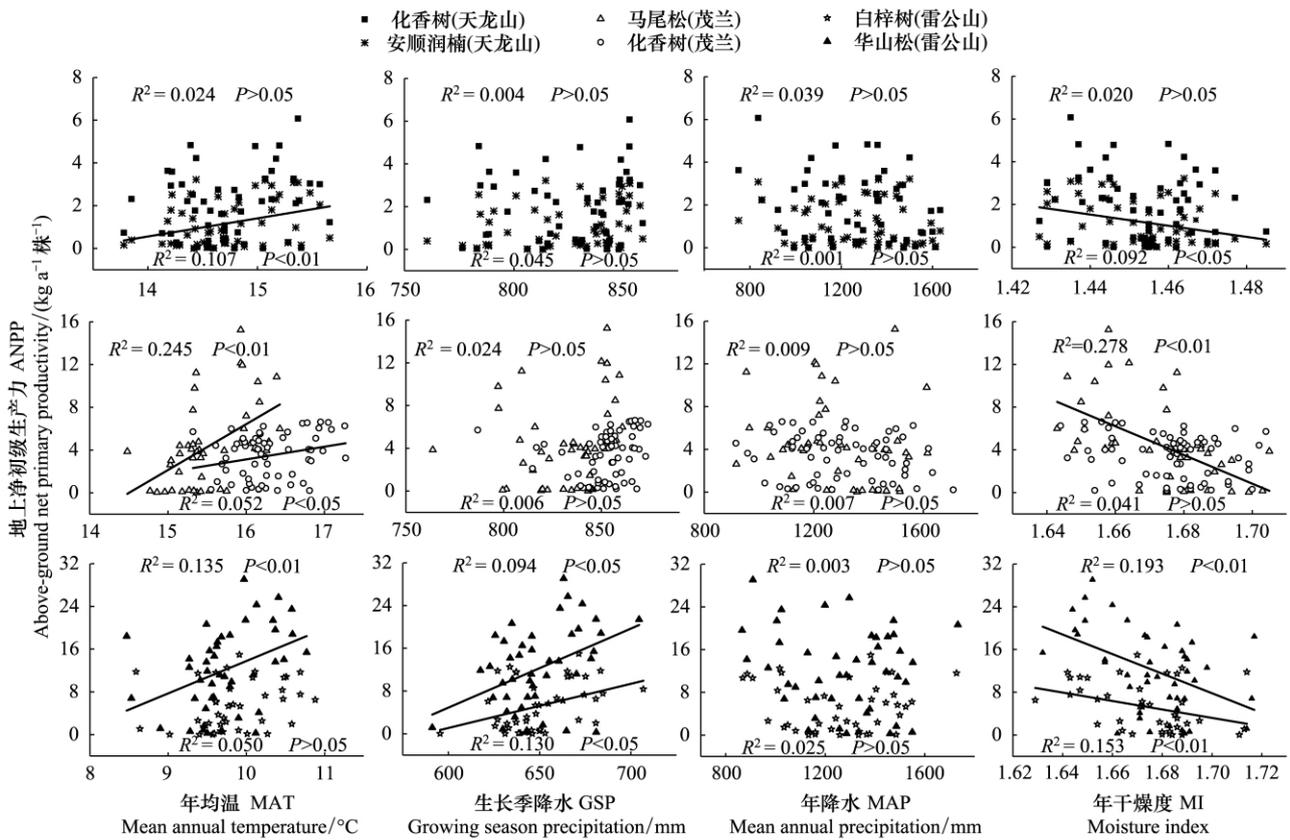


图 4 6 个树种地上逐年净初级生产力与气候指标的相关关系

Fig.4 Correlation between averaged annual above-ground net primary production (ANPP) and climatic factors

间变异大的特点^[39]。本文基于优势树种的年轮宽度定量重建的 AGB 再次证实,喀斯特树木生长缓慢,其 AGB 明显低于非喀斯特树木。

植被生产力一直是喀斯特植被生态学研究关注的焦点,人们普遍认为喀斯特地区植被生产力低,但由于缺乏长期生物量监测数据,目前所获得的信息多是基于遥感数据的喀斯特植被生产力估算^[46]或模拟^[47],野外实测证明匮乏^[48]。本研究从树木年轮角度,首次重建了喀斯特森林优势阔叶和针叶树种的逐年 ANPP,发现过去 50 年喀斯特阔叶树和针叶树平均 ANPP 分别为 2.4 kg a⁻¹株⁻¹和 4.6 kg a⁻¹株⁻¹,显著低于非喀斯特地区的 5.6 kg a⁻¹株⁻¹和 12.4 kg a⁻¹株⁻¹。喀斯特地区树种和非喀斯特地区针叶树种树龄较短,而非喀斯特地区阔叶树种树龄较长,截取非喀斯特地区阔叶树起初 50 年(1874—1923 年) ANPP 数据进行分析,发现其值为 2.8 kg a⁻¹株⁻¹,同样高于喀斯特阔叶树的 2.4 kg a⁻¹株⁻¹。虽然尚不能完全代表整个喀斯特森林的 ANPP 水平,地下生产力亦缺乏监测数据,但至少开始了研究尝试。另外,与亚热带其他地区的树木年轮学研究比较同样表明,茂兰和普定的树木年轮宽度较小,生长缓慢,重建的 AGB 低,ANPP 也低;而雷公山的树木与其他亚热带树木相比,树轮宽度相似,有较高的 ANPP^[26-27]。

树种间生物量与生产力存在差异,个体之间也存在差异。从 ANPP 来看,喀斯特阔叶树种间接近,喀斯特针叶树与非喀斯特阔叶树接近,但均低于非喀斯特针叶树。总体上看,非喀斯特地区的树木 ANPP 变异大于喀斯特地区,且变异性大小为雷公山>茂兰>天龙山,体现出 ANPP 越低变异性越小的特点。个体间变异大小,反映了树木本身的生物学特性,及其生理生态学差异。与亚热带其他地区树种的研究比较,比如北亚热带的马尾松^[27],以样地总体生物量变化为研究对象,无法体现出树种个体的差异。

回归分析表明,本研究的 3 个地区树木 ANPP 主要受生长季降水和年均温控制。充足的生长季降水能提升水分利用效率,促进光合作用,加快光合产物积累^[49]。天龙山和茂兰采样点的年均温与生长季降水相似,

均大于雷公山; 茂兰与雷公山采样点年湿润指数相似, 均大于普定, 三地年降水相似。喀斯特采样点比非喀斯特采样点的生长季降水多 100—200 mm/a, 使得非喀斯特地区树种的生长季水分限制比喀斯特地区树种更大。非喀斯特地区的阔叶树与针叶树相比, 针叶树对年均温的变化表现出更显著的相关性。从单位气候因子变化对 ANPP 变化影响情况来看, 针叶树对气候变化的响应范围较窄, 较小的温度、降水变化均能对 ANPP 产生比阔叶树大的变化。

4 结论

本研究首次将树木年代学方法应用于喀斯特地区, 探究喀斯特与非喀斯特森林优势树种树木年轮宽度、AGB、ANPP 及 ANPP 气候限制因子的差异。相比于非喀斯特地区, 喀斯特地区树木 AGB 和 ANPP 均较低。喀斯特地区树木生长主要受年均温影响, 非喀斯特地区树木生长受年均温和生长季降水共同影响。针叶树 ANPP 对气候指标的变化更敏感。未来仍需采集更多树种的树木年轮有效样品, 开展更多的生产力重建, 并利用树轮与植被模型耦合, 定量重建喀斯特地区森林群落的生物量与生产力, 包括地下部分。

参考文献(References):

- [1] Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, Moore III B, Vorosmarty C J, Schloss A L. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 1993, 363(6426): 234–240.
- [2] Fang J Y, Chen A P, Peng C H, Zhao S Q, Ci L J. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 2001, 292(5525): 2320–2322.
- [3] Schimel D S, House J I, Hibbard K A, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Braswell B H, Apps M J, Baker D, Bondeau A, Canadell J, Churkina G, Cramer W, Denning A S, Field C B, Friedlingstein P, Goodale C, Heimann M, Houghton R A, Melillo J M, Moore III B, Murdiyarso D, Noble I, Pacala S W, Prentice I C, Raupach M R, Rayner P J, Scholes R J, Steffen W L, Wirth C. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 2001, 414(6860): 169–172.
- [4] Heimann M, Reichstein M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 2008, 451(7176): 289–292.
- [5] Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Pacala S W, McGuire A D, Piao S L, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 2011, 333(6045): 988–993.
- [6] Fang O Y, Wang Y, Shao X M. The effect of climate on the net primary productivity (NPP) of *Pinus koraiensis* in the Changbai Mountains over the past 50 years. *Trees*, 2016, 30(1): 281–294.
- [7] Douglass A E. Tree rings and climate. *The Scientific Monthly*, 1925, 21(1): 95–99.
- [8] Schweingruber F H. *Tree Rings—Basics and Applications of Dendrochronology*. Netherlands: Springer, 1988.
- [9] Babst F, Alexander M R, Szejner P, Bouriaud O, Klesse S, Roden J, Ciais P, Poulter B, Frank D, Moore D J P, Trouet V. A tree-ring perspective on the terrestrial carbon cycle. *Oecologia*, 2014, 176(2): 307–322.
- [10] 王婷, 于丹, 李江风, 马克平. 树木年轮宽度与气候变化关系研究进展. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 23–33.
- [11] 郑淑霞, 上官周平. 树木年轮与气候变化关系研究. *林业科学*, 2006, 42(6): 100–107.
- [12] Liang E Y, Shao X M, Qin N S. Tree-ring based summer temperature reconstruction for the source region of the Yangtze River on the Tibetan Plateau. *Global and Planetary Change*, 2008, 61(3/4): 313–320.
- [13] Zhang Z H. Tree-rings, a key ecological indicator of environment and climate change. *Ecological Indicators*, 2015, 51: 107–116.
- [14] Hughes M K, Swetnam T W, Diaz H F. *Dendroclimatology: Progress and Prospects*. Netherlands: Springer, 2011.
- [15] George S S. An overview of tree-ring width records across the Northern Hemisphere. *Quaternary Science Reviews*, 2014, 95: 132–150.
- [16] 许海洋, 刘立斌, 郭银明, 梁辉, 倪健. 我国西南地区喀斯特森林树木年轮对气候变化的响应. *地球与环境*, 2018, 46(1): 23–32.
- [17] 刘敏, 毛子军, 厉悦, 夏志宇. 不同径级红松径向生长对气候变化的响应. *应用生态学报*, 2018, 29(11): 3530–3540.
- [18] 石松林, 靳甜甜, 刘国华, 王东波, 王景升, 李魁. 气候变暖抑制西藏拉萨河大果圆柏树木生长. *生态学报*, 2018, 38(24): 8964–8972.
- [19] Babst F, Bouriaud O, Alexander R, Trouet V, Frank D. Toward consistent measurements of carbon accumulation: a multi-site assessment of biomass and basal area increment across Europe. *Dendrochronologia*, 2014, 32(2): 153–161.
- [20] 吴祥定, 邵雪梅. 采用树轮宽度资料分析气候变化对树木生长量影响的尝试. *地理学报*, 1996, 63(S1): 92–101.
- [21] 方欧娅, 汪洋, 邵雪梅. 基于树轮资料重建森林净初级生产力的研究进展. *地理科学进展*, 2014, 33(8): 1039–1046.

- [22] Metsaranta J M, Kurz W A. Inter-annual variability of ecosystem production in boreal jack pine forests (1975–2004) estimated from tree-ring data using CBM-CFS3. *Ecological Modelling*, 2012, 224(1): 111–123.
- [23] Babst F, Bouriaud O, Papale D, Gielen B, Janssens I A, Nikinmaa E, Ibrom A, Wu J, Bernhofer C, Köstner B, Grünwald T, Seufert G, Ciais P, Frank D. Above-ground woody carbon sequestration measured from tree rings is coherent with net ecosystem productivity at five eddy-covariance sites. *New Phytologist*, 2014, 201(4): 1289–1303.
- [24] Lin B, Xu Q Q, Liu W H, Zhang G C, Xu Q Y, Liu Q J. Dendrochronology-based stand growth estimation of *Larix olgensis* forest in relation with climate on the eastern slope of Changbai Mountain, NE China. *Frontiers of Earth Science*, 2013, 7(4): 429–438.
- [25] 杨凤萍, 胡兆永, 侯琳, 蔡靖, 崔翠, 张硕新. 秦岭火地塘林区油松和华山松林乔木层净生产力与气候因子的关系. *生态学报*, 2014, 34(22): 6489–6500.
- [26] 李宗善, 刘国华, 伍星, 宫立, 王萌, 彭俊杰. 川西米亚罗地区岷江冷杉林过去 223 年森林净初级生产力重建. *第四纪研究*, 2014, 34(4): 830–847.
- [27] 程瑞梅, 封晓辉, 肖文发, 王瑞丽, 王晓荣, 杜化堂. 北亚热带马尾松净生产力对气候变化的响应. *生态学报*, 2011, 31(8): 2086–2095.
- [28] Jiang Z C, Lian Y Q, Qin X Q. Rocky desertification in Southwest China: impacts, causes, and restoration. *Earth-Science Reviews*, 2014, 132: 1–12.
- [29] Battin T J, Luysaert S, Kaplan L A, Aufdenkampe A K, Richter A, Tranvik L J. The boundless carbon cycle. *Nature Geoscience*, 2009, 2(9): 598–600.
- [30] Liu Z H, Dreybrodt W, Wang H J. A new direction in effective accounting for the atmospheric CO₂ budget: considering the combined action of carbonate dissolution, the global water cycle and photosynthetic uptake of DIC by aquatic organisms. *Earth-Science Reviews*, 2010, 99(3/4): 162–172.
- [31] 于维莲, 董丹, 倪健. 中国西南山地喀斯特与非喀斯特森林的生物量与生产力比较. *亚热带资源与环境学报*, 2010, 5(2): 25–30.
- [32] Ni J, Luo D H, Xia J, Zhang Z H, Hu G. Vegetation in karst terrain of southwestern China allocates more biomass to roots. *Solid Earth*, 2015, 6(3): 799–810.
- [33] Liu L B, Wu Y Y, Hu G, Zhang Z H, Cheng A Y, Ni J. Biomass of karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in central Guizhou province, southwestern China: a comprehensive inventory of a 2 ha plot. *Silva Fennica*, 2016, 50(3): 1492.
- [34] Cook E R, Kairiukstis L A. *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Netherlands: Springer, 1990.
- [35] Holmes R L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 1983, 43: 69–78.
- [36] Rozas V. Tree age estimates in *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: testing previous and improved methods. *Plant Ecology*, 2003, 167(2): 193–212.
- [37] Cook E R. *A Time Series Analysis Approach to Tree-ring Standardization [D]*. Tucson: University of Arizona, 1985.
- [38] 刘长成, 魏雅芬, 刘玉国, 郭柯. 贵州普定喀斯特次生林乔灌层地上生物量. *植物生态学报*, 2009, 33(4): 698–705.
- [39] 朱守谦, 魏鲁明, 陈正仁, 张从贵. 茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究. *植物生态学报*, 1995, 19(4): 358–367.
- [40] 丁访军, 潘忠松, 吴鹏, 崔迎春, 周凤娇. 贵州东部常绿阔叶混交林碳素积累及其分配特征. *生态学报*, 2015, 35(6): 1761–1768.
- [41] 陈存根. 秦岭华山松林生产力的研究 华山松林乔木层的生物产量(1). *西北林学院学报*, 1984, 1(1): 1–18.
- [42] Hancock P A, Hutchinson M F. Spatial interpolation of large climate data sets using bivariate thin plate smoothing splines. *Environmental Modelling & Software*, 2006, 21(12): 1684–1694.
- [43] Farr T G, Rosen P A, Caro E, Crippen R, Duren R, Hensley S, Kobrick M, Paller M, Rodriguez E, Roth L, Seal D, Shaffer S, Shimada J, Umland J, Werner M, Oskin M, Burbank D, Alsdorf D. The shuttle radar topography mission. *Reviews of Geophysics*, 2007, 45(2): 1–33.
- [44] Gallego-Sala A V, Clark J M, House J I, Orr H G, Prentice I C, Smith P, Farewell T, Chapman S J. Bioclimatic envelope model of climate change impacts on blanket peatland distribution in Great Britain. *Climate Research*, 2010, 45: 151–162.
- [45] 罗东辉, 夏婧, 袁婧薇, 张忠华, 祝介东, 倪健. 我国西南山地喀斯特植被的根系生物量初探. *植物生态学报*, 2010, 34(5): 611–618.
- [46] 王冰, 杨胜天, 王玉娟. 贵州省喀斯特地区植被净第一性生产力的估算. *中国岩溶*, 2007, 26(2): 98–104.
- [47] 董丹, 倪健. 利用 CASA 模型模拟西南喀斯特植被净第一性生产力. *生态学报*, 2011, 31(7): 1855–1866.
- [48] Liu L B, Ni J, Zhong Q L, Hu G, Zhang Z H. High mortality and low net change in live woody biomass of karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Southwestern China. *Forests*, 2018, 9(5): 263.
- [49] Muraoka H, Tang Y H, Koizumi H, Washitani I. Combined effects of light and water availability on photosynthesis and growth of *Arisaema heterophyllum* in the forest understory and an open site. *Oecologia*, 1997, 112(1): 26–34.