

目 录

序 言

第一章 生物学基础..... (1)

第一节 树木的生长与结构..... (1)

第二节 树木的基本生理过程..... (25)

第三节 气候对树木生长的影响..... (44)

第四节 树木年轮学基本原理..... (65)

参考文献..... (75)

第二章 标本的采集与年表的建立..... (77)

第一节 野外取样..... (77)

第二节 标本的预处理..... (92)

第三节 交叉定年技术..... (96)

第四节 年轮宽度量测..... (107)

第五节 生长量订正和标准化..... (125)

第六节 年轮年表的建立与延伸..... (145)

参考文献..... (157)

第三章 年轮序列的检验..... (161)

第一节 检验的基本程序..... (162)

第二节 生物学模式的选择..... (170)

第三节 统计模式的选择..... (176)

第四节 响应函数..... (187)

第五节 若干统计变量..... (218)

参考文献..... (234)

第四章 过去气候的重建..... (238)

第一节 气候序列的延伸..... (239)

第二节 长期变化与周期分析..... (264)

第三节 气候要素场的重建..... (278)

第四节 不同类型资料的使用..... (292)

参考文献..... (311)

第五章 树木年轮气候学研究进展..... (316)

第一节 年轮密度分析..... (316)

第二节 年轮同位素含量分析..... (328)

第三节 新技术的应用..... (335)

第四节 其它分支学科..... (344)

第五节 年轮气候学的前景..... (362)

参考文献..... (365)

第一章 生物学基础

众所周知,树木生长既受树木本身各种遗传因子的控制,也受周围环境的制约,它们还相互联系,相互作用。不但在不同的气候带中有不同的树木,而且随海拔、地形的差异,树木的生长亦有差异,这是因为树木的生理过程在气候因子影响下有所变化的结果,因此,在探讨树木生长与气候变化的确切关系之前,有必要对树木生长的基本规律,即生物学基础有所了解。

本章仅就与气候变化有关的树木结构,树木的基本生理过程,包括树木生长中的代谢作用,养料的合成,细胞同化等予以介绍,并论述土壤特性和其它环境因子,尤其是若干气候因子对树木生长的影响。此外,还将提及树木年轮学的几个重要原理,为以后各章节的进一步分析提供基础。

第一节 树木的生长与结构

在开展树木年轮与气候变化关系的研究之前,首先应该具备一定的树木生态、树木生理学方面的知识,因为不了解树木在一个生长季中以及在整个生命过程中是怎样生活,气候和其它环境因子又是如何影响到树木的各种生理过程,那就难以理解气候状况的变化是怎样影响年轮的宽窄变化。同时,只有了解一棵树木在生长过程中的内在联系,才能有把握判断伪年轮、失踪年轮等。因此在讨论用树木年轮变异推测气候变化的方法之前,先介绍一些树木结构与树木生长

方面的有关知识。

一、树木的一般结构

树木按照叶子的特点，分为两类——针叶树和阔叶树。一棵树从地下部分到地上部分共有六个器官：根、茎、叶、花、果实和种子。其中根、茎和叶是营养器官，花、果实和种子是生殖器官。

树木在营养生长阶段可分根系和枝系，根系包括主根和侧根，主要功能是固着与吸收；枝系以茎为主干，从主干陆续产生叶和分枝。茎以支持和输导为主要功能；叶是进行光合作用和蒸腾作用的专门器官。它们在结构上相互连接，在生理功能上是统一的整体。树木的根从外界吸取水和溶于水的无机盐，通过叶子利用光能进行光合作用合成有机物，光合产物经转运分配到树木体的各部分，同时把能量储存起来。又经树木体内一系列复杂的分解作用，最后把有机物转变为简单的有机物或无机物，并释放能量，作为各种生命活动中所需要的能量供应。

树木生长到一定阶段就会开花结果。开花结果是繁殖树木个体的重要途径。这种发育过程是相当复杂的生命现象，不论是分枝也好，开花结实也好，都是在生长的基础上发生的，具有良好发育的营养器官可促进树木迅速发展，生殖器官的完善能较高效率保障新个体发育良好，并有相当数量，这是进化物种的重要趋势。

这六个器官表现了一棵树的外观以及树木的生长、发育和衰老死亡过程，然而这个过程是由组成每个器官的组织各自分工，合作的综合体现。更具体地说，这些组织又是用基本结构单位细胞构成的，细胞的生理生化作用使细胞分裂和

延长。这是树木生长、发育的根本原因。

虽然不同功能的细胞有很大差异，但它们的结构基本是相似的，均由细胞壁及原生质体构成。图1.1是通过显微镜看到的植物细胞的各部分^[1]。细胞壁是包围在原生质体外面的一个外壳，它不起生理边界的作用，主要功能是机械作用——支持细胞和树木体；原生质体由细胞核、细胞质和液泡组成，它包括了细胞中所有有生命的部分。在细胞中，细胞核是最大且最重要的结构内含物，这种结构含有大部分细胞遗传物质。细胞核的生理功能主要是调节整个细胞代谢，控制生物有机体的遗传，细胞质中有许多细胞器，如：叶绿体、线粒体、核糖体等，它们有着各自不同的生理功能。叶绿体是树木进行光合作用的场所。它含有光合色素，主要是叶绿素。叶绿素是绿色组织，是叶内细胞中最明显的细胞器。它的作用是将吸收的光和物质转变成有机物，以便合成其它营养物质和细胞的呼吸作用。线粒体主要是由蛋白质和磷脂组成，普遍存在于生命活动旺盛的细胞内。它是细胞呼吸代谢的中心，通过呼吸氧化，将有机的呼吸基质（糖、脂肪等）分解，并释放出能量，以维持生命活动的需要。核糖体（亦称核蛋白体）由核糖核酸和蛋白质组成，是合成蛋白质的专门机构。液泡在生理上对细胞有着重要的作用，液泡被膜包围，它的主要成分是水，其中含有许多溶解的物质，如糖、盐、色素及其它多种物质，液泡具有很高的渗透性，能吸水膨胀，保持细胞的膨胀状态。液泡就象一个仓库，储存暂时不需要或不再需要的物质，并且利用它所含的多种酶类分解进入的废物，以供细胞再利用。

生活细胞在其遗传基因及外界环境作用下，不断地分

裂，例如叶的发育过程中，叶原基上的表皮层细胞发生不等分裂产生大小不同的两个细胞，其中较小的一个细胞再进行一次分裂产生两个子细胞，称其为保卫细胞，而后构成气孔器，这些是个体或器官发生中出现的细胞分化现象。细胞的分化使细胞形态构造、化学成分和生理功能发生变化。根据分化程度，形态构造和生理机能，树木器官的基本组织从图1.2中可以看到，主要有以下几种类型^[2]。

1. 分生组织

组成分生组织的细胞具有持续进行细胞分裂产生新细胞的能力。这种新细胞通过生长，并分化为活化的细胞而形成其他组织，使树木体细胞数目增多，体积增大。

分生组织由于在树木体内所处位置不同可分为两种（如图1.3所示），一是顶端分生组织，位于根或茎的顶端又分别

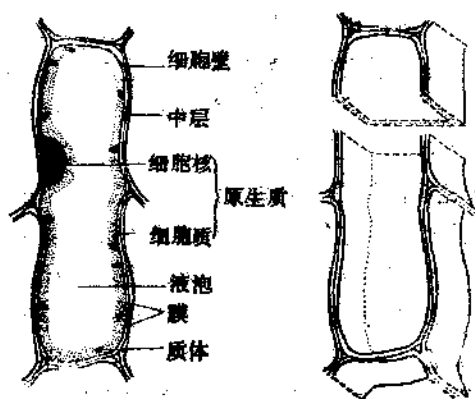


图1.1 植物细胞的全貌
右图是细胞壁的三维透视图

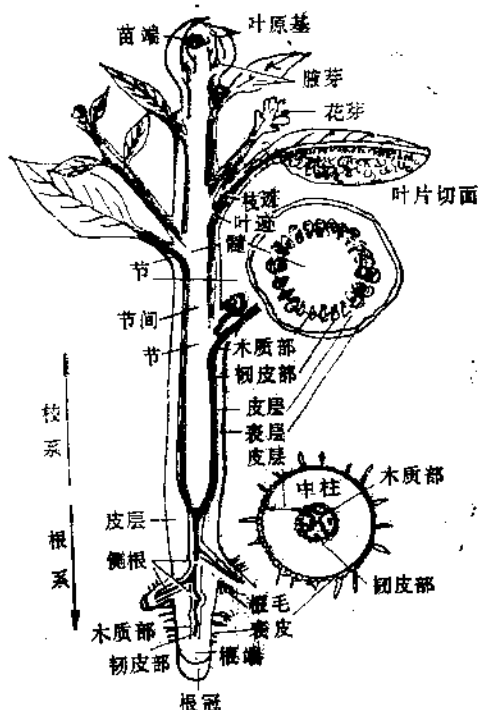


图1.2 器官在纵剖面上的联系及其解剖图解

叫做根端或苗端。由于在根、茎顶端不断产生新细胞，分别分化根和茎的各种组织，使根和茎一生中都在进行生长，而且茎的顶端有叶和花的发生。二是侧生分生组织，位于根、茎的侧方，排列成一圆筒状结构，这种分生组织在它的内外方增生细胞，使根、茎不断加粗生长。

分生组织根据起源不同又分为三种：(1)原生分生组织：它是从胚胎发育早期开始出现而一直保持着分裂能力的原始

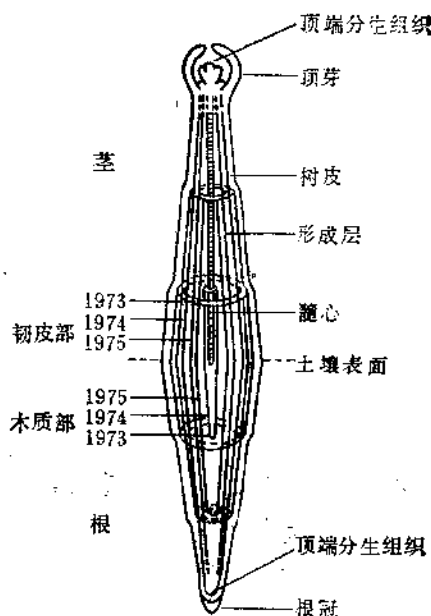


图1.3 树龄为三年的幼树结构示意图

细胞，它们位于根端和苗端的顶部，所有器官的细胞发端于此。(2) 初生分生组织：由原生分生组织所衍生的细胞中初步有分化的表现而仍保持一定分裂能力的细胞群。如根端和苗端的原表皮层，基本分生组织和原形成层，进一步由它们分化树木体中的皮系统，基本组织和维管系统等初生组织。在原形成层分化维管组织的过程中，仍保留一部分能继续进行细胞分裂的维管形成层于木质部和韧皮部之间。(3) 次生分

生组织：它是由已成熟又有生命的细胞，一般是薄壁细胞，经分化过程恢复分裂机能转变而来的细胞群，例如木栓形成层和维管形成层是它衍生的组织。树木的加粗生长正是由形成层组织的细胞分裂来完成的。

植物的大部分正规的生长，是调节植物内各种分生组织的有关活动来完成的。正是这种调节作用与各种分生组织一起决定着组织的种类，从而也就决定植物的发展方式。因此必须重视分生组织的生化和生理活动以及对其它机制的控制作用。

2. 保护组织

覆盖在整个树木表面，防止树木体内水分的过度丧失、机械力的损伤和其它生物的侵害的组织称为保护组织。它大体可分为两种：（1）表皮。包围在初生的根和茎及叶、花、果实、种子等外面的一层细胞。由于细胞排列紧密（除气孔外），没有空隙，这种特殊结构有利于保护作用。（2）周皮。树木的根、茎由于不断增粗，表皮细胞脱落，其内部的一层薄壁细胞分化而转变为木栓形成层；木栓形成层向外衍生的细胞，其细胞壁木栓化形成木栓层；向内衍生的细胞分化为薄壁细胞构成栓内层。这三种组织全称周皮。

3. 薄壁组织

细胞较大，具有很薄的主要由纤维素构成的细胞壁即为薄壁组织，这种组织分布于树木体各部位，构成了其主体。它的生理机能与树木的营养生活有关，故又称之为基本组织、营养组织或同化组织。

4. 厚壁组织

由一些细长、两端尖锐、细胞壁全部加厚的细胞构成，

通常叫纤维，多分布于根、茎等器官内。

5. 输导组织

木质部和韧皮部是输导组织的重要组成部分，它们的机能是运输树木体内的物质。细胞的特点呈长管状，两端相接。在树木体内纵向分布，成为贯穿各器官的网络。木质部又是由管胞或导管与木薄壁组织、厚壁组织构成，主要运输水和矿质盐。而筛管或筛胞与韧皮纤维、薄壁细胞形成韧皮部，有机养料由它运输。

在茎的中心是由薄壁细胞组成的髓，它沟通内外营养物质的横运转，并兼有贮藏作用。

上述各种组织在一定的配置和组合下构成树木个体，由于各部分各有其特定的形态结构和生理功能，从而区分出不同的器官。树木个体在它生长、发育过程中生态环境对它生长的影响以及给它带来的灾害，它都记在树木年轮中。图1.4是一株针叶树主茎的横截面，我们可以看到，围绕着髓心有

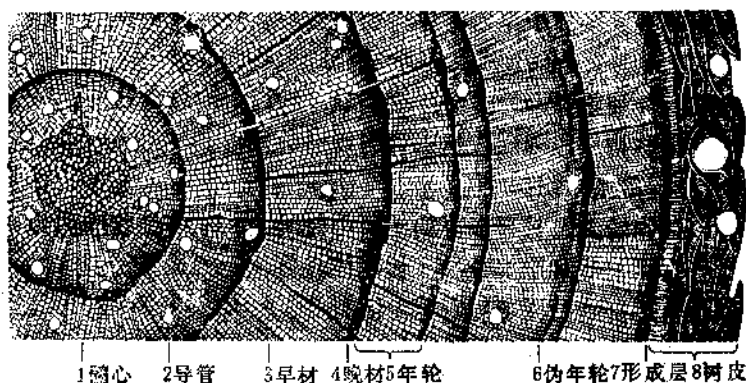


图1.4 一棵幼龄针叶树茎干横断面的结构图

一圈圈颜色深浅不同的同心圆（不一定是正圆），这就是次生木质部，即木材，木材颜色浅的部位，细胞大，细胞壁薄、密度小，通常称为早材，亦叫春材；颜色深的部位，细胞小，细胞壁厚，密度大，称之为晚材或秋材。早材和晚材的总和就是年轮宽度。应用年轮宽度变异来推测历史上气候情况，正是本书所要论述的主要内容。

二、树木的生长

树木主干的生长表现在增高（长高）和加粗（直径生长）两方面，也可称为轴向生长和径向生长，在这两个方向上的生长既互相联系又互相制约。树木从幼苗发育成为成年树木是依靠茎的顶端分生组织及其衍生细胞的分化来实现的，这一阶段的生长称为初生生长。树木的加粗生长主要是依靠树皮和次生木质部之间的形成层薄壁细胞的分化来实现。这种组织称为“侧生分生组织”或“侧生形成层”。树木侧生形成层的细胞向内侧分化产生次生木质部（木材），向外分化产生次生韧皮部和木栓形成层。这是次生生长阶段。由次生韧皮部和木栓形成层产生的周皮是形成树皮的主要组成部分。次生生长使树木发育成为个体大分枝多的植物体。树木的长高和加粗生长是互相联系的，生长速率受到外部环境因子和树的内部条件，如上部的枝条及叶片的数量，地下的根系发育情况带来的直接或间接的限制。一年四季的变化，顶端分生组织在维管形成层的活动也随即表现出冬季休眠，春季树芽膨大开放，树木开始生长，虽然茎干顶端的高生长和径向生长结束得早。根在这期间生长要比茎的生长晚一些，而它却能在全年各月持续生长。以下我们对树木生长这一不断变化的过程进行讨论。

1. 生长的基本概念

生长包括三个基本过程，即细胞分裂，细胞延长和细胞分化。各个细胞和组织的生长潜力是无限的，理论上它们应该始终按指数式进行增长（图1.5中的曲线），然而，单个细胞或器官之间内部的交互作用限制了生长^[3]。经过一个阶段后，随着指数生长期的结束，增长速度开始下降，使整个生长曲线衰变为S状（图1.5中的B曲线）。这样一些参数，如体积、重量、表面积、高度、细胞数量，甚至蛋白质含量都显示出同样的模式。

树木整个生长过程也符合这样的形式，图1.6为西藏云杉

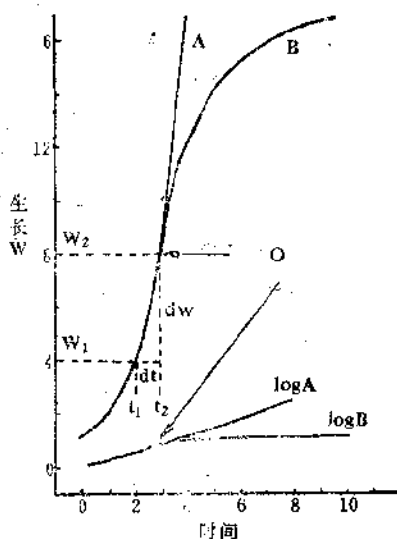


图1.5 植物生长曲线

O为曲线指数生长终止点。

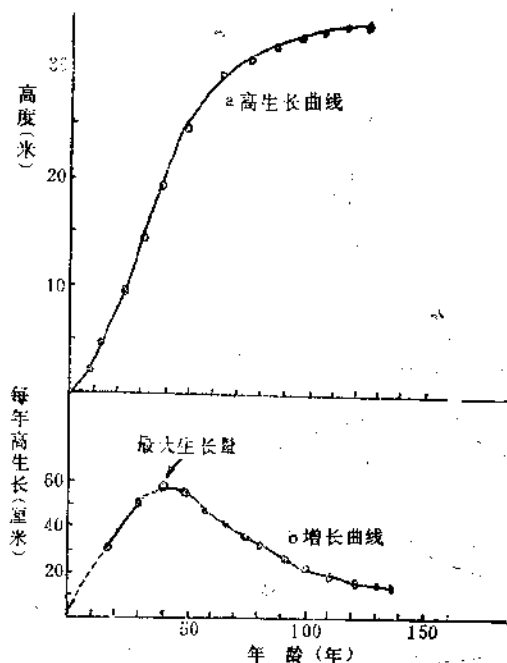


图1.6 西藏云杉的生长曲线

生长曲线，其中的上图是累计的高生长曲线，呈S形^[4]；下图为不同时期的年生长量变化曲线。虽然不同树种的生长速率有所不同，甚至同一种在不同生态环境条件下的生长速率也有所不同，但是生长曲线的总趋势是相似的。

在整个生长过程中，某一段时间内生长量的变化，可用下式表示：

$$\frac{dW}{dt} = rW$$

式中的W为重量，t为时间，r为生长常数。上式可变换

为 $\frac{dW}{W} = rdt$, 积分后得: $\ln W = rt + C$

设 $t = 0$, 这时植物的重量为 W_0 , 而 $rt = 0$, 则 $\ln W_0 = C$

所以, 时间从 $0 \rightarrow t$, 植物的重量变化为:

$$\ln W_t = \ln W_0 + rt$$

若计算 $t_1 \rightarrow t_2$ 时间内的植物干重的相对生长率 (RGR, 即上式的 r), 可将上式改写为:

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

式中 W_1 为 t_1 时的干重, W_2 为 t_2 时的干重, 如果是真正呈指数式生长, 则 RGR 为常数。

2. 树木的高生长

维管植物的气生部分具有一个轴——茎, 在其上生有侧生器官。茎一般是直立的。在营养阶段, 侧生器官有二种: 叶子、芽。在发育的生殖阶段, 茎上的侧生或顶端或在这二个地方着生有花或花序。这些花和花序, 或者由侧芽的分生组织所发育, 或者从顶端的芽本身发育。在这种场合, 轴的生长是有限的, 只有侧芽能够继续生长, 形成合轴的茎叶系统。

树木的茎尖始终保持着分裂的能力。顶端分生组织是由“原始细胞”组成的分生细胞群, 一般被视为最幼小原叶基上面的茎叶端区域。能迅速进行分裂和延长, 使茎发生长度的生长; 同时在不同方向上进行分裂, 使茎在延长的同时保持圆柱形。茎尖细胞的细胞壁薄而柔软, 细胞几乎是等直径的, 具有高度可塑性。这时的细胞核, 虽然比成熟的细胞核要小一些, 但是在细胞中占有较大的体积。茎尖前端是进行细胞分裂的部位, 由于代谢旺盛, 呼吸作用很强, 对于水分,

各种矿质元素以及碳水化合物和含氮化合物需要量很大。

当细胞进行一系列分裂以后，随之而来的是细胞延长，此时细胞体积可以迅速增大好几倍。同时，细胞壁的体积和厚度增加，原生质也大量合成，蛋白质和核酸继续积累，细胞核也继续增大。因此需要更多的碳水化合物和含氮化合物。

在细胞的分裂、延长和分化过程中植物激素和生长调节物质有很重要的作用。

在初生生长阶段，茎的生长是由若干分生组织引起的，这些分生组织中最重要的是茎的顶端分生组织（顶端的生长区）。在这当中，细胞形态发生较大变化，各种不同的组织开始分化，逐步衍生出初生组织——表皮、髓、中柱鞘、皮层、初生木质部和初生韧皮部。以及能够继续分化的次生分生组织。变化最突出的是木质部，通常是细胞壁继续加厚并木质化，随即原生质逐步消失，形成导管（管胞）和纤维细胞，茎的顶端分生组织与根的顶端分生组织不同，它能产生侧生器官，形成叶原基，在大多数场合，也产生侧芽的原基。

树木的生长在一个季节甚至在一日之间都是有节律的。存在着不同的生长周期。在温带地区，季节变化对树木生长带来明显的影响。在我国除华南及西南少数亚热带地区外，大多属北温带。虽然南方和北方的气候差异较大，但都有明显的季节变化。以华北地区为例，树木的生长一般是从3月开始，有的则要到4月中才开始。油松和栓皮栎的高生长在4月下旬和5月初达到高峰，而侧柏要到6月初才能达到高峰。油松和栓皮栎的第一次生长在5月底左右停止，雨季到来以后，有些栓皮栎在6、7月间还能出现第二次较小的生长，有些油松在

7,8月间也可以出现少量生长。侧柏总生长量较小,但在整个生长季中以不同的速度进行着连续的生长。此外,在华北很多阔叶树由于夏季生长停滞,均产生两次生长。雨季生长的原因,可能与土壤干旱有一定的关系。

在一年中的高生长变化趋势也是呈S形曲线,生长率被表示为树龄的函数。生长率增大的主要时期发生在幼苗阶段。高生长率时期在幼树阶段,而生长率减小发生在树木成年和接近老年的时期。对于长寿的树种,S曲线向前延伸较长时间,特别是一次生长的树种如红松、落叶松、红皮杉更为明显(见图1.7),二次生长的树种总趋势也是如此,只是呈现阶梯形。

树木在一年中,从树液流动开始到落叶为止的日数称为生长期,不同树种的生长期长短不一样,一般南方树种的生长期比北方的长,特别是在湿润的热带地区,树木全年都在生长。在生长季中,各树木的生长期变化很大,大多数落叶树在初霜结束生长,而在终霜后恢复生长,它们的生长期短于生长季,也有一些树种如柳属,发芽早而落叶晚,生长活动超出生长季之外,常绿树种,特别是针叶树在霜期内温度较高的日子里,仍有不同程度的生长现象。

3. 树木的径向生长

树木的直径生长是构成木材的主要生长过程。树木的年轮是树木形成层周期性生长的结果。由于分生组织的分化和生长造成了树木的长高和加粗生长,这些生长又明显受外界环境的影响,其中直径加粗生长对环境条件的反映较轴向生长更为敏感,因此,采用树木年轮宽度(直径生长的一个指标)的变化作为反映气候变化的指标是比较合适的。