

DOI: 10.5846/stxb201803300686

郭滨德, 王晓春, 张远东. 阈值温度和积温对川西高原林线岷江冷杉径向生长的影响. 生态学报, 2019, 39(3): - .

Guo B D, Wang X C, Zhang Y D. Effects of accumulated and threshold temperatures on the radial growth of *Abies faxoniana* in the alpine timberline, Western Sichuan Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(3): - .

阈值温度和积温对川西高原林线岷江冷杉径向生长的影响

郭滨德^{1,2}, 王晓春^{1,*}, 张远东³

1 东北林业大学林学院生态研究中心, 哈尔滨 150040

2 国家林业局大兴安岭林业调查规划设计院, 加格达奇 165000

3 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

摘要:高山林线的形成机理一直是高山生态学讨论的一个焦点问题, 其中林线树木生长的阈值温度一直是研究热点。利用川西高原九寨沟弓杠岭林线岷江冷杉(*Abies faxoniana*) 树木径向生长数据, 通过树轮宽度-气候因子关系分析, 探讨阈值温度和积温对林线岷江冷杉径向生长的影响。结果表明: 林线岷江冷杉径向生长主要受到温度限制, 其中林线岷江冷杉径向生长与当年生长季(7、8 和 9 月)、冬季(12、1 和 2) 及上一年 9、10 月温度显著正相关($P < 0.05$), 但与降水的相关性较弱。林线岷江冷杉径向生长与不同起始温度的初日负相关, 与不同起始温度的终日正相关, 且与 9.5℃ 阈值温度的初日负相关最强($P < 0.05$), 与 6.5℃ 阈值温度的终日正相关最强($P < 0.05$)。林线岷江冷杉径向生长还与 7—9.5℃ 的积温及 9.5℃ 持续天数显著正相关($P < 0.05$), 说明 7—9.5℃ 可能是形成层活动的阈值温度, 尤其 7℃ 可能是林线岷江冷杉生长的起始温度。林线岷江冷杉生长期从 4 月中旬开始到 10 月初结束, 随着 1980 年后温度的显著升高, 生长期活动积温开始增加, 生长期初日提前(4.6 d/10a, $r^2 = 0.19$, $P = 0.01$), 生长期终日延后(1.8 d/10a), 使得生长期延长(6.4 d/10a), 进而对林线岷江冷杉径向生长有显著的促进作用。未来气候变暖可能会使川西林线树木生长增加, 林线可能会上移。

关键词:高山林线; 径向生长; 积温; 树轮; 气候变暖; 岷江冷杉

Effects of accumulated and threshold temperatures on the radial growth of *Abies faxoniana* in the alpine timberline, Western Sichuan Plateau

GUO Binde^{1,2}, WANG Xiaochun^{1,*}, ZHANG Yuandong³

1 Center for Ecological Research, School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Daxing'an Mountains Forest Survey and Design Institute, State Forestry Bureau, Jagedaqi 165000, China

3 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, State Forestry Administration, Beijing 100091, China

Abstract: The formation of alpine timberline has always been in focus in alpine mountain forest ecology, and the threshold temperature of tree growth at timberline has always been a hot spot of research. We used the radial growth data of Minjiang fir (*Abies faxoniana*) at the timberline of Gonggang Mountain, Jiuzhaigou, Western Sichuan Plateau to test the effects of threshold and accumulated temperatures on Minjiang fir growth through the response function analysis. The results showed that the radial growth of Minjiang fir is mainly limited by temperature. Furthermore, the radial growth positively correlated with temperatures during the growing season (July—September), during winter (previous December—February), and in

基金项目:国家重点研发计划“全球变化重点专项”(2016YFA0600800)、国家自然科学基金项目(31770490)及中央高校基本科研业务费项目(2572017DG02)

收稿日期: 2018-03-30; 网络出版日期: 2018-00-00

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

September and October of the previous year ($P < 0.05$). However, the effect of precipitation on Minjiang fir growth was weak. The fir radial growth negatively and positively correlated with the first and last days of growth at different threshold temperatures, respectively. The strongest correlations between fir growth and the first and last days of growth at different threshold temperatures occurred at 9.5 and 6.5 °C, respectively. The fir radial growth at timberline also positively correlated with the accumulated temperatures (starting at 7, 7.5, 8, 8.5, 9, and 9.5 °C) and the duration at 9.5 °C ($P < 0.05$), which indicates that 7 - 9.5 °C might be the threshold temperature of cambium activity, especially the temperature of 7 °C might be the initial temperature of photosynthesis and growth of Minjiang fir at the timberline. The growth period of Minjiang fir at timberline is from the mid-April to the beginning of October. With a significant increase in temperature after 1980, the accumulated temperature during the growing season began to increase, the first day of growth has shifted to an earlier date (4.6 d/10a, $r^2 = 0.19$, $P = 0.01$), the last day of growth has been postponed (1.8 d/10 a, $r^2 = 0.04$, $P = 0.25$), the growing season has become longer (6.4 d/10 a, $r^2 = 0.19$, $P = 0.01$), thus, significantly promoting the radial growth of Minjiang fir at the timberline. The results suggest that future climate warming might increase tree growth at the timberline in the West Sichuan Plateau, and the timberline might move upward.

Key Words: alpine timberline; radial growth; accumulated temperature; tree ring; climate warming; *Abies faxoniana*

生态交错带是相邻生态系统之间相互作用的复合体,具有明显的过渡性、脆弱性、敏感性、尺度性和动态性等特征,被认为是对气候变化反应最敏感的地区^[1-3]。高山林线作为一种广泛分布的生态交错带,因其分布在高山森林生态系统的上限被认为是气候变化的“监视器”^[4]。高山林线的乔木处于高寒、严酷气候胁迫的临界状态^[5],受人为因素的干扰少,限制性因子微弱的改变会影响到树木的生长。林线是分析气候变暖对树木生长的影响以及用树轮重建过去气候变化的最佳地点,目前高山林线已经成为全球气候变化研究的热点区域之一^[6-8]。

林线树木生长对气候响应的敏感性问题比较复杂。在青海阿尼玛卿山,7月低温和多雨是高山林线树木生长的主要限制因子,同时7月温度对林线分布也有影响^[9]。在中国东北,温度(尤其积温)是林线树木生长的主要限制因子,降水对林线树木生长的影响不如温度强烈^[10]。但也有研究认为,1月平均温度和积温是限制林线树木生存的主要气候因子,温度升高会导致林线上升^[11]。在贺兰山地区,干旱是限制东坡高山林线青海云杉(*Picea crassifolia*)径向生长的主要因子^[12]。也有研究认为在高山林线内小生境的差异性较大,这可能降低树木对温度变化的敏感性^[13]。上述研究主要集中在青藏高原地区、长白山地区及贺兰山等地区,然而在川西高原高海拔地区针对岷江冷杉(*Abies faxoniana*)开展树木径向生长与气候因子关系研究则相对较少,尤其缺乏林线附近极端条件下树木生长与气候关系的研究。

岷江冷杉是青藏高原东缘形成林线的主要树种之一,岷江冷杉在海拔 3000m 以上区域常以纯林形式存在,是岷江上游地区阴坡林线的主要建群树种^[14-15]。林线岷江冷杉径向生长对气候变化十分敏感,是研究高山树木生长对气候变化响应的理想树种。目前,国内有关高山林线对气候响应研究主要侧重于林线内部植被格局变化、林线位置波动和种群密度变化等方面^[5,16-24],而运用树木年轮对高山林线的研究则主要集中在生长与气候关系上^[9,13,25-27]。为了进一步挖掘树木年轮中的气候信息,依据温度连续变化过程,探索温度对林线岷江冷杉径向生长的影响,找出影响林线岷江冷杉径向生长的敏感温度,解释温度累积变化对树木生长的影响非常关键。本研究利用松潘气象站日值温度资料与弓杠岭林线岷江冷杉树轮资料,分析不同温度的起始时间和持续时间的周年变化与年轮特征的关系,尝试从多年日均温度变化中提取对林线岷江冷杉径向生长影响较大的阈值温度(阈值温度主要指生长开始、结束日期的平均温度以及生长季的积温),这对于深入了解影响川西高原高山林线树木生长的关键温度及预测未来全球变暖对高山林线动态变化的影响具有重要参考价值。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究采样点位于青藏高原东南缘岷山山脉东段弓杠岭林线(33°3'N,103°47'E),海拔 3620 m。该区域受西风南支急流、东南季风以及西南季风等综合影响,形成了冬寒夏凉、降水适中的山地气候^[28]。年平均气温 5.9℃,其中 1 月份平均气温最低(-3.9℃),7 月份最高(14.7℃)(图 1),≥10℃的年积温 1419.8℃,无绝对无霜期;年平均降水量 718 mm,雨季(5 月中旬至 10 月上旬)占全年降水量的 82%^[28]。研究地点在青藏高原东缘林线亚高山地段,紫外辐射强,气温变化快,昼夜温差大。林线植被是以岷江冷杉为主的高山针叶林。土壤主要是山地暗棕壤,土层较厚,地表凋落物较少^[28, 29]。

1.2 样品采集

2014 年 7 月在川西高原九寨沟县弓杠岭林线附近,选择生长良好、年龄较老且受人为影响较小的区域进行岷江冷杉树木年轮的取样工作。取样时用内径为 5.15 mm 的生长锥在胸高处(1.3 m)钻取树芯,尽量取到髓心。每株树采集 2 个年轮样芯,最终共获得 40 根样芯^[28]。将取到的样芯装入塑料管内,并进行编号(表 1)。

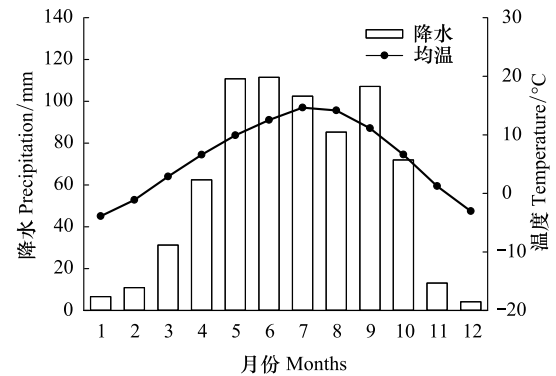


图 1 松潘气象站月平均温度和总降水变化(1951—2013 年)

Fig. 1 Variations of monthly mean temperature and total precipitation in Songpan meteorological station (1951—2013)

表 1 林线岷江冷杉树轮年表采样点信息

Table 1 Sampled site information of treeline *Abies faxoniana*

样点 Site	树种 Tree species	坡向 Aspect	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	海拔 Elevation /m	样芯数量 Core numbers
弓杠岭林线 Gonggangling timberline	岷江冷杉 (<i>Abies faxoniana</i>)	北坡	33°02'46.8"	103°43'06.7"	3620	40

1.3 数据处理

将年轮样芯带回实验室后,按照 Stokes 和 Smiley^[30] 阐述的方法进行预处理,经晾干、固定、打磨后,在双筒显微镜下用骨架图法进行目视交叉定年。然后用 Velmex 年轮测量仪测量年轮宽度,精度可达到 0.001 mm。测量后的树轮样本序列用 COFECHA 程序对定年和测量结果进行检验^[31],并消除定年和宽度测量过程中出现的误差,确保年轮的日历年代准确。经过交叉定年的年轮序列,利用 ARSTAN 程序^[32]中的负指数或线性函数进行去趋势和标准化,目的是消除树木生长过程中与年龄增长相关联的生长趋势,以保留更多的气候信号。采用双权重平均法对年轮曲线进行标准化,并最终建立弓杠岭林线岷江冷杉年表。从年表统计特征可知,标准年表具有较高的质量,因此本研究利用标准年表进行相关分析^[28]。

1.4 气象资料与统计分析

由于九寨沟县缺乏长期气候数据,本文根据采样点的位置和海拔高度,选择距离取样点较近的松潘气象站(32°39'N,103°34'E,海拔 2851 m)1951—2013 年的气候数据用于分析。研究中所用气候资料为日平均气温、月平均气温和总降水量。生长季前(Before growing season, BG)定义为当年的 3—4 月,当前生长季(Current growing season, CG)定义为当年 5—9 月。由于树木生长不仅与当年的气候因子有关,还与上一年气候因子有关,因此选择上一年 9 月到当年 9 月共 13 个月的气温和降水量与岷江冷杉年表进行相关分析,同时分析岷江冷杉与生长期其他参数(初日、终日、持续时间和活动积温)的相关性。年表与气候要素之间的相关

分析用 SPSS 19.0 软件计算, 作图用 SigmaPlot 12.5 软件完成。

1.5 日值温度资料处理

采用 5 日滑动平均法确定 1951—2013 年稳定通过某一温度界限值的初日和终日, 并确定初日和终日在一年中的位序, 计算稳定通过某一温度的活动积温和持续天数^[33]。树木径向生长光合作用的下限温度为 5℃, 因此计算活动积温的限制温度从 5℃ 开始, 每隔 0.5℃ 计算 1 次, 一直到 15℃。这样就得到生长期活动积温、持续天数、初日和终日序列^[28]。

为了较准确地确定 5℃ 至 15℃ 温度范围内对林线岷江冷杉生长更为重要的阈值温度, 我们对 5—15℃ 不同阈值温度初日、终日日期与岷江冷杉径向生长的相关系数进行了 Mann-Kendall 检验, 通过突变点和趋势分析来判断更为重要的阈值温度。Mann-Kendall 检验用 Matlab 编写的小程序完成(需要者可从通讯作者处获得)。

2 结果与分析

2.1 林线岷江冷杉年表统计特征

林线岷江冷杉年表长度为 204 年; 一阶自相关系数相对较高, 说明前一年的气候对当年的树木生长也有影响, 高海拔林线岷江冷杉年轮序列中含有较高的低频变化信息^[34]; 样本代表性较高(表 2), 说明所采样本可以代表采样点树木变化的总体特征。以上年表统计特征表明该研究地区的岷江冷杉树轮资料适合用于树轮气候学研究。

表 2 林线岷江冷杉标准年表的主要统计特征

Table 2 Major statistic characteristics for standard chronologies of treeline *Abies faxoniana*

项目 Items	参数值 Value	项目 Items	参数值 Value
时间跨度 Time span (SSS>0.85)	1809—2013	信噪比 Signal-to-noise ratio	8.70
平均敏感度 Mean sensitivity	0.12	一阶自相关 Autocorrelation order1	0.80
标准差 Standard deviation	0.23	样本代表性 Expressed population signal	0.90
树内相关 Correlation within trees	0.70	第一特征根解释量 Variance in firsteigenvector /%	44.72
树间相关 Correlation between trees	0.34		

Note: SSS—子样本信号强度, subsample signal strength

由图 2 可以看出, 林线岷江冷杉年表的整体变化趋势在 1980 年前后发生明显改变, 1980 年前林线岷江冷杉生长保持稳定, 而 1980 年后林线岷江冷杉生长明显加速($0.03 \cdot a^{-1}$, $r^2 = 0.71$)。

2.2 林线岷江冷杉生长-气候关系

由林线岷江冷杉生长-气候关系可以看出(图 3), 温度是林线岷江冷杉的主要限制因子。其中林线岷江冷杉径向生长与生长季(5—9 月)、冬季(12、1 和 2 月)及上一年生长季末期(9、10 月)温度显著正相关($P < 0.05$)。林线岷江冷杉与降水的相关性明显弱于温度, 仅表现在与 6 月降水显著负相关($P < 0.05$)。

2.3 林线岷江冷杉与生长期其他参数的相关分析

林线岷江冷杉径向生长与不同起始温度的初日时间呈负相关, 说明在 5—15℃ 的范围内, 初日时间越早对林线岷江冷杉径向生长的促进作用越大。其中, 9.5℃ 的初日时间对林线岷江冷杉的负相关性最强($P < 0.05$); 林线岷江冷杉径向生长与不同起始温度的终日时间则表现为正相关, 说明终日时间延迟会对林线岷江冷杉有促进作用(图 4)。其中, 6.5℃ 的终日时间与林线岷江冷杉的正相关性最强($P < 0.05$)。

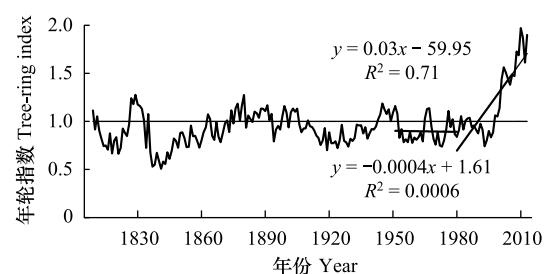


图 2 林线岷江冷杉标准年表的变化趋势

Fig. 2 Variations of the tree-ring standard chronologies of treeline *Abies faxoniana*

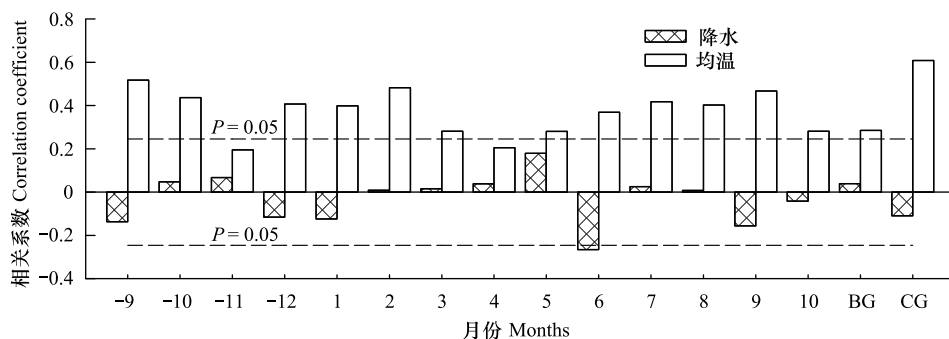


图3 林线岷江冷杉年轮指数与气候因子的相关分析 (虚线表示 95%置信水平)

Fig.3 Correlation coefficients between tree-ring standard chronologies of treeline *Abies faxoniana* and monthly climatic factors

BG: 生长季前(3—4月) Before growing season (March-April); CG: 当年生长季(5—9月) Current growing season (May-September). 虚线表示 95%置信水平, 负号代表前一年 Dotted line represented 95% confidence level, and minus before the figures in the x-axis represented the previous year

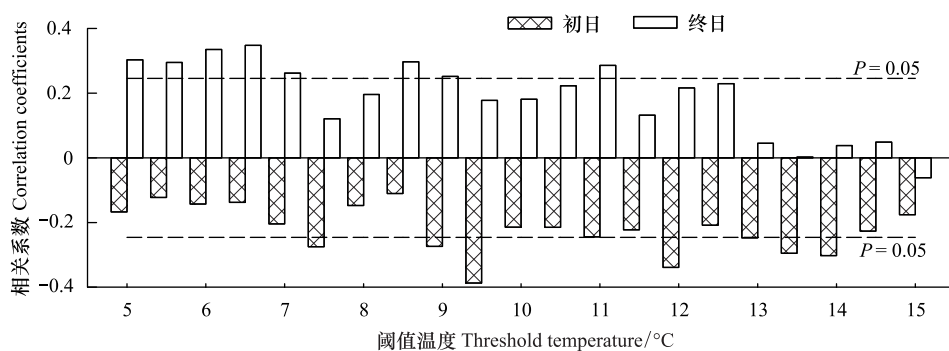


图4 林线岷江冷杉标准年表与生长期初日和终日的相关性

Fig.4 Correlation coefficients between tree-ring standard chronologies of treeline *Abies faxoniana* and the first and last dates of the growing season at various temperature thresholds

活动积温表示一定温度期限内的热量积累, 是表示某地热量条件的指标^[35]。由图 5 可以发现, 在 5—15℃ 范围内, 林线岷江冷杉径向生长与不同起始温度的生长期活动积温和持续时间呈正相关, 其中林线岷江冷杉径向生长与 6.5—9.5℃ 之间的生长期活动积温及 9.5℃ 持续时间正相关性最高。说明林线岷江冷杉径向生长的下限温度在 6.5—9.5℃ 左右 (图 4、图 5)。

生长季初日、终日日期与林线岷江冷杉径向生长相关系数的 Mann-Kendall 检验表明, 生长季初日的阈值温度突变点在 7—8.5℃ (图 6); 而生长季终日在 11.5℃ 是显著的突变点, 在 9.5℃ 时几乎显著相交 (图 6)。Mann-Kendall 检验可能表明林线岷江冷杉在生长季初期开始活动的阈值温度和生长季末期停止生长的阈值温度可能存在差异, 但这是否仅是突变检验的结果, 还是生理上就存在这样的差异, 还需要生理实验进行验证。结合图 4、图 5 的相关分析认为, 弓杠岭林线岷江冷杉生长的初日温度在 7℃, 而生长停止的阈值温度在 9.5℃ (图 6)。

弓杠岭地区多年日平均气温从生长季开始时的 7℃ 到生长季结束时的 9.5℃, 持续天数从第 108 天到第 274 天, 表明弓杠岭林线岷江冷杉生长期为 4 月中下旬到 10 月初 (图 7), 在林线岷江冷杉年表与月气候因子相关分析中也发现, 5 月到 9 月温度对林线岷江冷杉径向生长有显著的促进作用。

由图 8 可以看出, 1980 年前生长季温度和积温变化趋势不明显, 但 1980 年后生长季温度以 0.42℃/10a 的速率快速升高, 而积温以 118.8℃/10a 的速率快速升高, 随着温度升高 (1980 年后) 林线岷江冷杉径向生长显著增加 (图 2)。林线岷江冷杉生长期初日显著提前, 每 10 年变化幅度为 4.6d/10a ($r^2=0.19$, $P=0.01$), 生

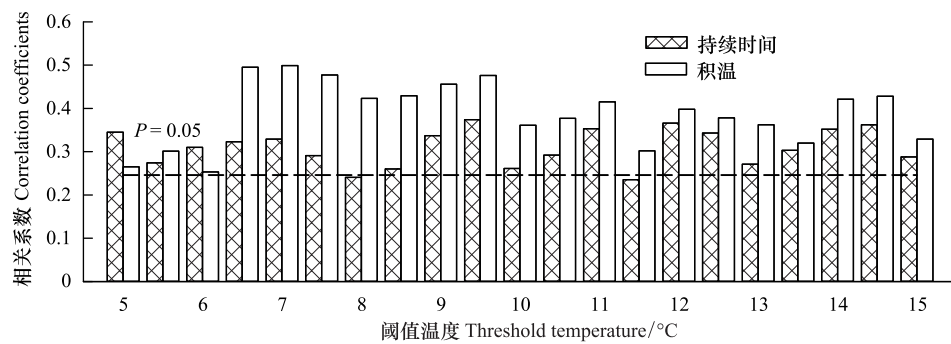


图5 林线岷江冷杉标准年表与生长期活动积温的相关性

Fig.5 Correlation coefficients between tree-ring standard chronologies of treeline *Abies faxoniana* and the cumulative temperature and continuous days of growth season at various temperature thresholds

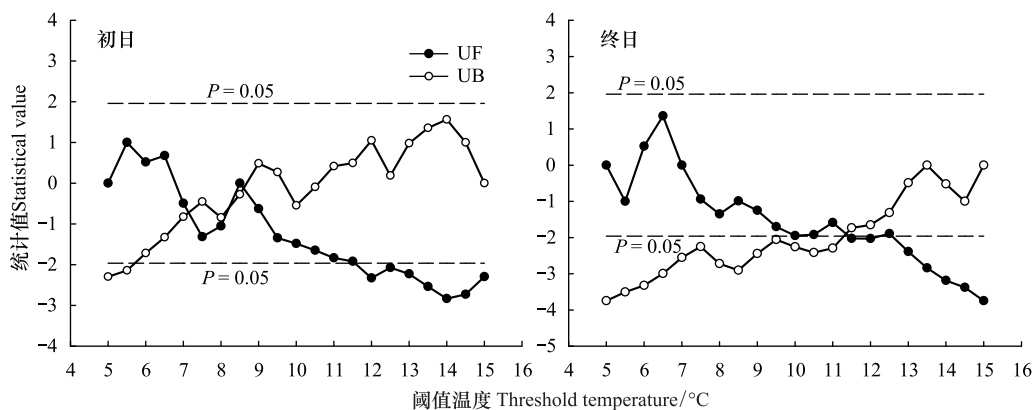


图6 林线岷江冷杉生长期初日(A)、终日(B)日期与年轮指数相关系数的MK检验。

Fig.6 Mann-Kendall test of the correlation coefficients between the tree-ring index of *Abies faxoniana* at treeline and the initial (A) and final (B) date of the growing season at various threshold temperature

UF 和 UB 分别代表初日、终日日期与年指数相关系数进行 MK 检验的正向和逆向变化曲线

长期终日年际变化趋势较弱,每 10 年变化幅度为 1.8d/10a ($r^2 = 0.04$, $P = 0.25$),生长期持续天数整体上呈显著上升趋势,每 10 年变化幅度为 6.4d/10a ($r^2 = 0.19$, $P = 0.01$) (图 8)。

3 讨论

3.1 林线岷江冷杉对月气候条件的响应

在林区,一般随海拔升高降水增加,但温度则明显下降。在川西弓杠岭林线区域,温度是林线岷江冷杉径向生长的主要限制因子,这与 Gou 等^[36]在祁连山研究结果一致。弓杠岭林线岷江冷杉径向生长与生长季温度显著正相关,这与川西高原地区^[37-38]、青藏高原地区^[39]及长白山地区^[40-41]等的研究结果相类似。树木径向生长与温度关系是树木生理特征与环境条件长期适应的结果^[42]。森林上限温度较低,生长季相对较短,树木年轮一般会在生长季 7—8 月热量条件较好的 50 天内形成^[4]。5—9 月生长季是林线岷江冷杉生长最旺盛的时期,此时较高的温度有利于增加光合作用,提供充

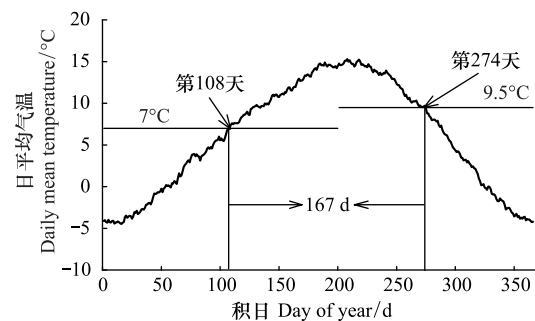


图7 松潘气象站多年日平均气温变化

Fig.7 Variation of the daily mean temperature at Songpan (1951—2013)

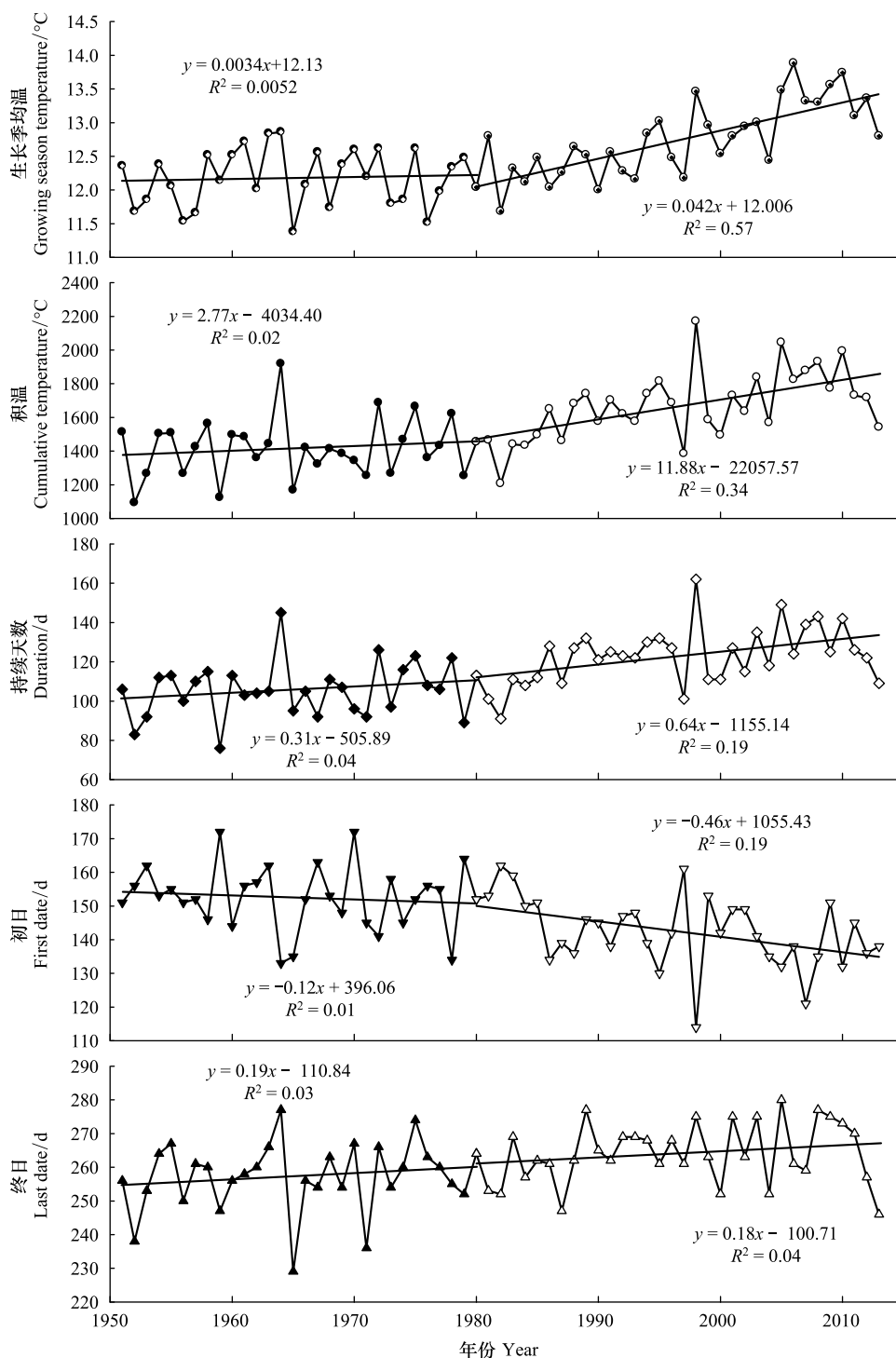


图 8 1980 年升温前后林线岷江冷杉生长期气候参数变化比较

Fig.8 Variation of the climatic parameters during the growing season at Songpan before and after 1980

足的光合产物供树木生长,加之林线附近生长季昼夜温差大,降低了呼吸消耗,从而使得营养物质净积累增加,促进林线岷江冷杉径向生长^[34]。林线岷江冷杉与生长季前(3—4月)温度显著正相关,这主要是由于生长季前温度偏高有利于加速积雪融化,为形成层细胞分裂提供充足的营养物质,同时较高的温度可以相应地延长植物的生长期,促进树木生长^[43-45]。在高海拔地区,温暖的冬季可以避免叶组织冻结^[34],保证树木生长正常的生理代谢活动,使得树木在下一个生长季的径向生长加快^[44],因而冬季温度对林线岷江冷杉有显著的

促进作用,这与其他高山林线^[46-48]的研究结果相似。林线岷江冷杉径向生长还受上一个生长季末的温度影响,这可能是上一年生长季末温度适宜有利于光合产物积累,进而给下一年冷杉径向生长创造了良好的物质条件^[49-51]。

3.2 林线岷江冷杉径向生长的阈值温度

年轮是形成层周期性分裂形成木质部的结果^[52],木质部的形成具有一定的节律性^[53],春季形成层开始活动的时间主要受到温度的限制^[54],只有当春季外界温度或某一温度的积温超过一定阈值时形成层才结束休眠开始活动^[55-56],即形成层活动存在温度阈值。在欧洲和加拿大的寒冷气候区,尽管采样地点和树种不同,但针叶树形成层开始活动的平均温度在 8—9℃^[57]。而中国北亚热带地区,10.5℃是马尾松木质部形成层活动的敏感温度^[58]。与上述研究结果类似,林线岷江冷杉径向生长与 9.5℃活动积温及生长期持续时间显著正相关(图 5),这可能说明 9.5℃是林线岷江冷杉形成层活动的敏感温度,春季温度高于 7℃之后光合作用逐渐增强,形成层活动开始加速,形成层细胞不断分裂使形成层区细胞数量增加,当秋季温度低于 9.5℃之后形成层活动停止,此后已分化的细胞继续进行细胞伸展、次生细胞壁加厚和木质化,来完成细胞的生长^[59]。多年日平均温度春季高于 7℃至秋季低于 9.5℃的天数是第 108 天到第 274 天,从形成层开始恢复活动到最后一个新形成的细胞完成生长这个阶段被称为植物的生长期^[59],由此可以推断林线岷江冷杉的生长期是 4 月中下旬至 9 月末。林线岷江冷杉径向生长与 9.5℃的初日时间显著负相关,而与 9.5℃的终日时间相关不明显(图 4)。这主要是由于温度可以影响生长季前期形成层的活动,改变形成层活动的时间、细胞的分裂速率及活动周期,进而对木质部各阶段细胞分化的开始和持续时间产生影响,但是生长季后期木质部的形成(如次生细胞壁的加厚和木质化的完成)受温度的影响并不明显^[59, 60]。林线岷江冷杉径向生长与 5—7℃的终日时间显著正相关,这说明 5—7℃可能是光合作用的敏感温度,这与袁玉江等^[61]、封晓辉等^[58]的研究结果相似。一般认为 5℃是植物光合作用的最低温度,但光合作用的最低温度会随着不同的树种和地区而发生变化^[58]。岷江冷杉是高海拔常绿树种,春季温度超过一定温度后树液开始流动,随着温度进一步升高,光合速率增加,光合产物积累增多^[62],林线岷江冷杉进入径向生长旺盛期,9 月末林线岷江冷杉形成层活动减缓,生长变慢,当温度低于 7℃时,形成层活动逐渐停止,树木停止生长^[28]。

3.3 林线岷江冷杉径向生长的积温

工业革命以来,全球升温已经成为不争的事实,川西高原大部分地区与全球温度变化相一致,表现出温度显著升高趋势^[63]。温度升高会提前和延后树木生长的开始和结束时间^[64]。20 世纪中期显著升温以后,全球范围内多数植物出现春季物候期提前,秋季物候延后现象^[65-69],本研究也有类似发现。川西岷江冷杉生长季天数显著增加(6.4 d/10a, $r^2=0.19$, $P=0.01$),这可能是由于早春温度升高使冷杉春季物候提前导致的^[64]。植物不但需要在高于一定的温度后才能生长发育,而且需要累积一定的温度才可以完成其整个生长发育过程,岷江冷杉生长期长度与活动积温存在显著的相关性^[70]。1978 年后我国大部分地区生长期活动积温和持续天数均出现增加,初日和终日出现提前或者延后现象^[71]。我们的研究表明,随着温度升高,生长季延长会对林线岷江冷杉径向生长产生促进作用,这可能会使年轮宽度增加,幼苗更新增多,进而林线上移。

参考文献(References):

- [1] Neilson R P. Transient ecotone response to climatic change: some conceptual and modelling approaches. *Ecological Applications*, 1993, 3(3): 385-395.
- [2] 石培礼. 亚高山林线生态交错带的植被生态学研究[D]. 北京: 中国科学院(自然资源综合考察委员会), 1999.
- [3] 朱芬萌, 安树青, 关保华, 刘玉虹, 周长芳, 王中生. 生态交错带及其研究进展. *生态学报*, 2007, 27(7): 3032-3042.
- [4] Körner C, Riedl S. *Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits*. Basel: Springer, 2012.
- [5] 何吉成, 罗天祥, 徐雨晴. 藏东南色季拉山急尖苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)林线的生态气候特征. *生态学报*, 2009, 29(1): 37-46.
- [6] Smith W K, Germino M J, Johnson D M, Reinhardt K. The altitude of alpine treeline: a bellwether of climate change effects. *The Botanical Review*, 2009, 75(2): 163-190.
- [7] 李明财, 罗天祥, 朱教君, 孔高强. 高山林线形成机理及植物相关生理生态学特性研究进展. *生态学报*, 2008, 28(11): 5583-5591.

- [8] Camarero J J, Gutiérrez E. Pace and pattern of recent treeline dynamics; response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change*, 2004, 63(1/2): 181-200.
- [9] 彭剑峰, 勾晓华, 陈发虎, 刘普幸, 张永, 方克艳. 阿尼玛卿山中部高山林线树轮宽度对气候变化的响应. *北京林业大学学报*, 2006, 28(S2): 57-63.
- [10] 王晓春. 中国东北亚高山林线对全球气候变化的响应[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2004: 113-115.
- [11] Zhang Y J, Dai L M, Pan J. The trend of tree line on the northern slope of Changbai Mountain. *Journal of Forestry Research*, 2001, 12(2): 97-100.
- [12] 赵守栋, 何新, 张冰琦, 刘琦, 王辉, 江源. 贺兰山东坡高山林线青海云杉(*Picea crassifolia*)径向生长对气候因子的响应. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 2013, 49(5): 501-505.
- [13] 刘娟, 邓徐, 吕利新. 西藏八宿川西云杉树线过渡区树木生长与气候关系的一致性. *植物生态学报*, 2015, 39(5): 442-452.
- [14] 程伟, 罗鹏, 吴宁. 岷江上游林线附近岷江冷杉种群(*Abies faxoniana* Rehd. et Wild)的生态学特点. *应用与环境生物学报*, 2005, 11(3): 300-303.
- [15] 程伟, 吴宁, 罗鹏. 岷江上游林线附近岷江冷杉种群的生存分析. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 349-353.
- [16] 王晓春, 韩士杰, 邹春静, 周晓峰. 长白山岳桦种群格局的地统计学分析. *应用生态学报*, 2002, 13(7): 781-784.
- [17] 王琴香, 沈海龙, 和春庭, Tuan N T. 红松人工林和相邻次生林林下红松天然更新种群格局分析. *森林工程*, 2018, 34(2): 16-20.
- [18] 石培礼, 李文华. 长白山林线交错带形状与木本植物向苔原展和林线动态的关系. *生态学报*, 2000, 20(4): 573-580.
- [19] 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 伍杰. 贡嘎山海螺沟林线附近峨眉冷杉种群的结构与动态. *植物学报*, 2001, 43(12): 1288-1293.
- [20] 王文波, 赵鹏武, 姜喜麟, 邹全程. 兴安落叶松林分结构及其生物量碳分配格局. *森林工程*, 2017, 33(1): 16-21.
- [21] 许林军, 彭鸿, 陈存根, 唐红亮, 杨亚娟. 秦岭太白红杉林分布及太白山高山林线特征的定量分析. *西北植物学报*, 2005, 25(5): 968-972.
- [22] 王晓雨, 于大炮, 周莉, 周旺明, 吴志军, 郭焱, 包也, 孟莹莹, 代力民. 长白山北坡林线岳桦种群空间分布格局. *生态学报*, 2015, 35(1): 116-124.
- [23] 张凌宇, 刘兆刚. 大兴安岭盘古林场 2 种优势树种空间分布格局研究. *森林工程*, 2017, 33(2): 11-16, 21-21.
- [24] 冉飞, 梁一鸣, 杨燕, 杨阳, 王根绪. 贡嘎山雅家埂峨眉冷杉林线种群的时空动态. *生态学报*, 2014, 34(23): 6872-6878.
- [25] 张立杰, 刘鹤. 祁连山林线区域青海云杉种群对气候变化的响应. *林业科学*, 2012, 48(1): 18-21.
- [26] 任斐鹏, 杨艳刚, 董满宇, 张文涛, 任斐鹏. 芦芽山林线白杆与华北落叶松径向生长特征比较. *应用生态学报*, 2009, 20(6): 1271-1277.
- [27] 曾令兵, 王襄平, 常锦峰, 林鑫, 吴玉莲, 尹伟伦. 祁连山中段青海云杉高山林线交错区树轮宽度与气候变化的关系. *北京林业大学学报*, 2012, 34(5): 50-56.
- [28] 郭滨德. 川西高原不同坡向和海拔云冷杉树轮对气候变化的响应差异[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016: 23-31.
- [29] 陈文年, 吴宁, 罗鹏, 晏兆莉. 岷江上游林草交错带祁连山圆柏群落的物种多样性及乔木种群的分布格局. *应用与环境生物学报*, 2003, 9(3): 221-225.
- [30] Stokes M A, Smiley T L. *An Introduction to Tree Ring Dating*. Chicago: University of Chicago Press, 1968.
- [31] Holmes R L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring Bulletin*, 1983, 43: 69-78.
- [32] Cook E R, Holmes R L. *Users Manual for ARSTAN: Laboratory of Tree-ring Research*. Tucson: University of Arizona, 1986: 50-60.
- [33] 王树廷. 关于日平均气温稳定通过各级界限温度初终日期的统计方法. *气象*, 1982, (6): 29-30.
- [34] 邵雪梅, 范金梅. 树轮宽资料所指示的川西过去气候变化. *第四纪研究*, 1999, (1): 81-89.
- [35] 封晓辉, 程瑞梅, 肖文发, 王瑞丽, 王晓荣, 刘泽彬. 基于日均温度的华山松径向生长敏感温度研究. *生态学报*, 2012, 32(5): 1450-1457.
- [36] Gou 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.
- [37] 李宗善, 刘国华, 张齐兵, 胡娟娟, 罗淑政, 刘兴良, 何飞. 利用树木年轮宽度资料重建川西卧龙地区过去 159 年夏季温度的变化. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 628-641.
- [38] 段建平, 王丽丽, 徐岩, 孙毓, 陈津. 贡嘎山东坡不同海拔高度树轮宽度对气候变化的响应. *地理研究*, 2010, 29(11): 1940-1949.
- [39] 彭剑峰, 勾晓华, 陈发虎, 方克艳, 张芬. 坡向对海拔梯度上祁连山圆柏树木生长的影响. *植物生态学报*, 2010, 34(5): 517-525.
- [40] 王晓春, 周晓峰, 李淑娟, 孙龙, 牟长城. 气候变暖对老秃顶子林线结构特征的影响. *生态学报*, 2004, 24(11): 2412-2421.
- [41] 王晓明, 赵秀海, 高露双, 姜庆彪. 长白山北坡林线处岳桦年年轮表及其与气候的关系. *应用与环境生物学报*, 2012, 18(1): 9-16.
- [42] 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, (S1): 92-101.
- [43] 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.
- [44] 王晓春, 张小全, 朱建华, 侯振宏, 柴正礼. 树木年轮与全球变暖的关系研究进展. *世界林业研究*, 2009, 22(6): 38-42.

- [45] 刘洪滨, 邵雪梅. 采用秦岭冷杉年轮宽度重建陕西镇安 1755 年以来的初春温度. 气象学报, 2000, 58(2): 223-233.
- [46] Liang E Y, Shao X, Xu Y. Tree-ring evidence of recent abnormal warming on the southeast Tibetan Plateau. Theoretical and Applied Climatology, 2009, 98(1/2): 9-18.
- [47] Liang E Y, Shao X M, Eckstein D, Huang L, Liu X H. Topography-and species-dependent growth responses of *Sabina przewalskii* and *Picea crassifolia* to climate on the northeast Tibetan Plateau. Forest Ecology and Management, 2006, 236(2/3): 268-277.
- [48] Fang K Y, Gou X H, Chen F H, Peng J F, D'Arrigo R, Wright W, Li M H. Response of regional tree-line forests to climate change: evidence from the northeastern Tibetan Plateau. Trees, 2009, 23(6): 1321-1329.
- [49] Wang T, Zhang Q B, Ma K P. Treeline dynamics in relation to climatic variability in the central Tianshan Mountains, northwestern China. Global Ecology and Biogeography, 2006, 15(4): 406-415.
- [50] Takahashi K, Azuma H, Yasue K. Effects of climate on the radial growth of tree species in the upper and lower distribution limits of an altitudinal ecotone on Mount Norikura, central Japan. Ecological Research, 2003, 18(5): 549-558.
- [51] 徐宁, 王晓春, 张远东, 刘世荣. 川西米亚罗林区不同海拔岷江冷杉生长对气候变化的响应. 生态学报, 2013, 33(12): 3742-3751.
- [52] Smith K T. An organismal view of dendrochronology. Dendrochronologia, 2008, 26(3): 185-193.
- [53] Deslauriers A, Giovannelli A, Rossi S, Castro G, Fragnelli G, Traversi L. Intra-annual cambial activity and carbon availability in stem of poplar. Tree Physiology, 2009, 29(10): 1223-1235.
- [54] Turcotte A, Morin H, Krause C, Deslauriers A, Thibeault-Martel M. The timing of spring rehydration and its relation with the onset of wood formation in black spruce. Agricultural and Forest Meteorology, 2009, 149(9): 1403-1409.
- [55] Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T, Saracino A. Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. Tree Physiology, 2008, 28(6): 863-871.
- [56] Begum S, Nakaba S, Oribe Y, Kubo T, Funada R. Cambial sensitivity to rising temperatures by natural condition and artificial heating from late winter to early spring in the evergreen conifer *Cryptomeria japonica*. Trees, 2010, 24(1): 43-52.
- [57] Rossi S, Deslauriers A, Gričar J, Seo J W, Rathgeber C BK, Anfodillo T, Morin H, Levanic T, Jalkanen R. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. Global Ecology and Biogeography, 2008, 17(6): 696-707.
- [58] 封晓辉, 程瑞梅, 肖文发, 王瑞丽, 王晓荣, 高宝庆. 北亚热带生长期温度对马尾松径向生长的影响. 生态学杂志, 2011, 30(4): 650-655.
- [59] 程瑞梅, 刘泽彬, 封晓辉, 肖文发. 气候变化对树木木质部生长影响的研究进展. 林业科学, 2015, 44(6): 147-154.
- [60] 侯鑫源, 史江峰, 李玲玲, 鹿化煜. 湖北神农架巴山冷杉径向生长对气候的响应. 应用生态学报, 2015, 26(3): 689-696.
- [61] 袁玉江, 邵雪梅, 魏文寿, 何清, 喻树龙. 乌鲁木齐河山区树木年轮-积温关系及 $\geq 5.7^{\circ}\text{C}$ 积温的重建. 生态学报, 2005, 25(4): 756-762.
- [62] 尹红, 刘洪滨, 郭品文, Linderholm H. 小兴安岭低山区红松生长的气候响应机制. 生态学报, 2009, 29(12): 6333-6341.
- [63] 李川, 陈静, 朱燕君. 川西高原近五十年气候变化的初步研究. 高原气象, 2003, 22(S1): 138-144.
- [64] 王连喜, 陈怀亮, 李琪, 余卫东. 植物物候与气候研究进展. 生态学报, 2010, 30(2): 447-454.
- [65] Chen X Q, Hu B, Yu R. Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change impacts in temperate eastern China. Global Change Biology, 2005, 11(7): 1118-1130.
- [66] 丁明军, 张懿铨, 孙晓敏, 刘林山, 王兆锋. 近 10 年青藏高原高寒草地物候时空变化特征分析. 科学通报, 2012, 57(33): 3185-3194.
- [67] Jeong S J, Ho C H, Gim H J, Brown M E. Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982-2008. Global Change Biology, 2011, 17(7): 2385-2399.
- [68] Roetzer T, Wittenzeller M, Haeckel H, Nekovar J. Phenology in central Europe - differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. International Journal of Biometeorology, 2000, 44(2): 60-66.
- [69] White M A, Running S W, Thornton P E. The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. International Journal of Biometeorology, 1999, 42(3): 139-145.
- [70] Zhang X B, Ren J R, Zhang D E. Phenological observations on *Larix principis-rupprechtii* Mayr. in primary seed orchard. Journal of Forestry Research, 2001, 12(3): 201-204.
- [71] 柏秦凤, 霍治国, 李世奎, 杜海江, 贺楠, 姜燕. 1978 年前、后中国 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 年积温对比. 应用生态学报, 2008, 19(8): 1810-1816.