

DOI: 10.5846/stxb201811192506

张礼宏, 钟波元, 陈廷廷, 熊德成, 闫晓俊, 陈光水. 大气和土壤增温对杉木幼苗地上物候及生长的影响. 生态学报, 2020, 40(12): 4146-4156.
Zhang L H, Zhong B Y, Chen T T, Xiong D C, Yan X J, Chen G S. Effects of air and soil warming on aboveground phenology and growth of *Cunninghamia lanceolata* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12): 4146-4156.

大气和土壤增温对杉木幼苗地上物候及生长的影响

张礼宏^{1,2,3}, 钟波元^{1,2}, 陈廷廷^{1,2}, 熊德成^{1,2}, 闫晓俊^{1,2}, 陈光水^{1,2,*}

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 福建师范大学湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

3 福建省顺昌县气象局, 顺昌 353200

摘要:为了探讨全球变暖对杉木幼苗地上物候和生长的影响,在福建三明森林生态系统与全球变化研究站陈大观测点开展大气温度控制(ambient, open-top chamber)和土壤温度控制(ambient, ambient+4℃)双因子试验,设置对照、单独大气增温、单独土壤增温、大气和土壤同时增温 4 种处理,大气增温采用开顶箱被动式增温,土壤增温采用电缆增温。建立 48 个单株水平的根箱,每个根箱内种植 1 棵 1 年生 2 代半短侧枝杉木幼苗,于 2016 年开始对杉木幼苗地上物候和生长动态进行为期 1 年的研究。结果表明:(1)大气温度控制对杉木幼苗物候和生长具有显著影响;与无大气增温相比,大气增温使杉木幼苗顶芽膨胀、顶芽展开和顶芽新梢生长时间显著提前,树高生长季长度显著延长,杉木幼苗树高生长得到显著促进。(2)土壤温度控制对杉木幼苗的物候和生长均没有显著影响。(3)大气温度控制和土壤温度控制的交互作用对杉木幼苗生长具有显著影响,大气和土壤同时增温处理的杉木幼苗树高和侧枝生长显著大于单独大气增温处理。表明全球气候变暖可能对杉木生产力具有一定的促进作用。

关键词:大气增温;土壤增温;杉木;物候;生长

Effects of air and soil warming on aboveground phenology and growth of *Cunninghamia lanceolata* seedlings

ZHANG Lihong^{1,2,3}, ZHONG Boyuan^{1,2}, CHEN Tingting^{1,2}, XIONG Decheng^{1,2}, YAN Xiaojun^{1,2}, CHEN Guangshui^{1,2,*}

1 School of Geographical Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 State Key Laboratory for Subtropical Mountain Ecology of the Ministry of Science and Technology and Fujian Province, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 Meteorological Bureau of Shunchang county in Fujian Province, Shunchang 353200, China

Abstract: A probe into the influence of global warming on the phenology and growth of *Cunninghamia lanceolata* seedlings was conducted in order to understand how *C. lanceolata* plantations may respond and adapt to the future climate in a humid subtropic area. In Fujian Normal University's Forest Ecosystem and Global Change Research Station in Chenda, Sanming, Fujian Province, a factorial air temperature manipulation (AT; ambient, open-top chamber) × soil temperature manipulation (ST; ambient, ambient + 4℃) which included four treatments, i.e., control, air warming, soil warming, air and soil warming, was carried out. Air temperature manipulations were implemented by the open-top chamber method and soil temperature manipulations were implemented by soil cable heating. In 2016, 48 root boxes were built and each planted with one 1-year-old *C. lanceolata* seedling, to examine phenology and growth dynamics. The results showed that air temperature

基金项目:国家自然科学基金项目(31830014)

收稿日期:2018-11-19; 网络出版日期:2020-04-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gshuichen@163.com

manipulations had significant effects on both shoot phenology and growth of the seedlings. Air warming significantly advanced the timing of apical bud swelling, apical bud break and apical bud new shoot growth, as well as significantly prolonged growing season length and promoted tree height growth. Soil temperature manipulation had no significant effect on either shoot phenology or growth of the seedlings. There were significant interactive effects of air and soil temperature manipulation on growth. Simultaneous air and soil warming promoted tree height and lateral branch growth more than individual warming treatments. We concluded that climate warming would benefit the growth of *C. lanceolata* plantations to some extent.

Key Words: air warming; soil warming; *Cunninghamia lanceolata*; phenology; growth

由于温室气体的高排放,预计在本世纪末全球地表平均温度将升高 0.3—4.8 °C^[1]。虽然热带亚热带增温幅度可能小于高纬度地区,但越来越多证据表明,热带亚热带森林对全球变暖的响应十分敏感^[2]。然而,全球变暖如何影响亚热带地区林木生长、森林生态系统结构和功能仍缺乏深入研究。

物候变化是植物对气候变暖高度敏感和强烈反馈的指示^[3-4],研究物候与气候之间的关系有助于认识植被对气候变化的响应机制。全球气候变暖增加了人们对植物物候和生长季长度的关注^[5],因为气候变暖引起的物候模式的改变将对全球碳循环和植被生产力产生重大影响^[6]。一些研究表明,大气增温导致植物物候期发生变化,植物生长季延长,这是由于春季物候期提前,秋季物候期推迟所致^[7-9];这些现象在北半球高纬度、高海拔地区^[10-11]尤为明显。植物展叶提前和叶衰老的延迟使得光合作用有效时间增加^[12]。土壤增温对植物物候的影响存在一定差异,有研究表明土壤增温对红枫树幼苗物候影响显著^[13],但对矮灌木物种和黑云杉影响不显著^[14-15]。

植物生长作为森林生态系统固碳过程的重要组成部分之一,影响着生态系统功能、碳吸收及气候反馈^[16-18]。但植物地上生长对全球变暖响应的结论尚不统一。大气增温对植物地上生长的影响结果不一,有研究表明增温显著增加了以灌木为主植被和欧洲越桔的生长^[19-20],对青藏高原灌木生长没有影响,甚至降低青藏高原草地的质量^[21]。而土壤增温对植物地上生长影响的研究结果也存在着差异,对欧洲越桔和岩高兰的生长影响显著增加^[14],对黑云杉生长影响不显著^[15]。但通过 Meta 分析表明,增温有利于植物地上部分生产力的增加,特别是在寒冷生态系统^[19,22]。增温下植物光合速率提高,生长季延长,且凋落物分解和氮矿化速率提高,进而引起土壤养分有效性增加,从而促进植物的生长以及生产力的增加。而这有益于更多的 C 存储在植物生物量中,增加叶、根系向土壤的碳输入,一定程度上抵消增温导致的土壤 C 排放的增加^[19]。目前关于植物对增温响应的研究主要分布在中高纬度地区^[23],有关热带亚热带增温对林木物候和生长的研究鲜有报道,且考虑对整个植物系统地上和地下同时增温的更是少有研究^[15],而地上和地下同时增温可以更好地模拟未来变暖的环境。

我国人工林面积占世界 1/3,湿润亚热带则是我国最重要的人工林基地。杉木(*Cunninghamia lanceolata*)作为我国南方亚热带地区重要的造林树种,已占世界人工林面积的 6.5%,在我国林业生产和森林碳汇中发挥着重要作用^[24]。在全球气候变化背景下,探究大气增温和土壤增温对杉木幼苗地上物候及生长的影响,可为揭示杉木对全球气候变暖的响应与适应提供基础科学数据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验样地位于福建三明森林生态系统与全球变化研究站陈大观测点(26°19'N, 117°36'E)。该地区为中亚热带季风气候,年均温 19.1 °C,年降雨量 1749 mm,多集中在 3—8 月,年均蒸发量 1585 mm,相对湿度 81%。土壤以花岗岩发育的红壤和黄壤为主,并分布着中国面积最大的常绿阔叶林,区内物种多样性丰富。

1.2 试验设计

本试验为双因子试验,两个因素分别为大气温度控制(AT,两水平,不增温和大气增温)与土壤温度控制(ST,两水平,不增温和土壤增温),共设置4个处理,分别为对照(CT),单独大气增温处理(AW),单独土壤增温处理(SW)及大气和土壤同时增温处理(AW+SW),每个处理12个重复。其中土壤增温为电缆增温,增温幅度为+4℃;大气增温为利用开顶箱(Open-top chamber,OTC)被动式增温。共建立48个单株水平的根箱,每个根箱大小为50 cm×50 cm×60 cm,四面为钢化玻璃,为了防止玻璃与土壤表面接触部分的根系生长受到外界光照和温度的影响,四周安上隔热板。根箱底部敞开置于地面土壤上,以利根系向箱下土壤扩展,避免受生长空间限制。根箱内土壤取自附近杉木林,取土时按0—20、20—40、40—60 cm 分层,在去除杂物后充分搅拌均匀,以消除土壤异质性,然后分层回填,并采用压实法调整土壤容重与取土杉木林基本相同。在每个根箱内种植1棵1年生2代半短侧枝杉木幼苗,不同处理的苗高和地径相近。杉木苗的培育是2014年1月开始培育,2015年1月移栽至根箱。大气增温采用建立2个OTC进行被动式增温,高度为4.8 m。OTC内外温度和湿度采用温湿度探头连续自动观测,每个OTC内建立3个不同高度的温湿度探头。由于单独土壤增温处理(SW)与对照的大气温度差别不大,从而仅测定对照的大气温度(图1)。土壤增温方式为在根箱土壤10 cm处安装加热电缆主动持续增温,增温电缆埋设间隔20 cm,并在最外围环绕一圈电缆,以保证增温的均匀性。同时每个根箱布设5个温度传感器(德国JUMO)和2个水分传感器(美国Decagon),温度和水分传感器均布设在两条电缆线中间位置。其中3个温度传感器埋在10 cm处,另外2个温度传感器分别埋在5 cm和20 cm土壤。土壤增温控制是通过采集无土壤增温处理(CT、AW)根箱和有土壤增温处理(SW、AW+SW)根箱的土壤温度进行对比(图1)。水分传感器测定土壤10 cm处含水量(图1)。

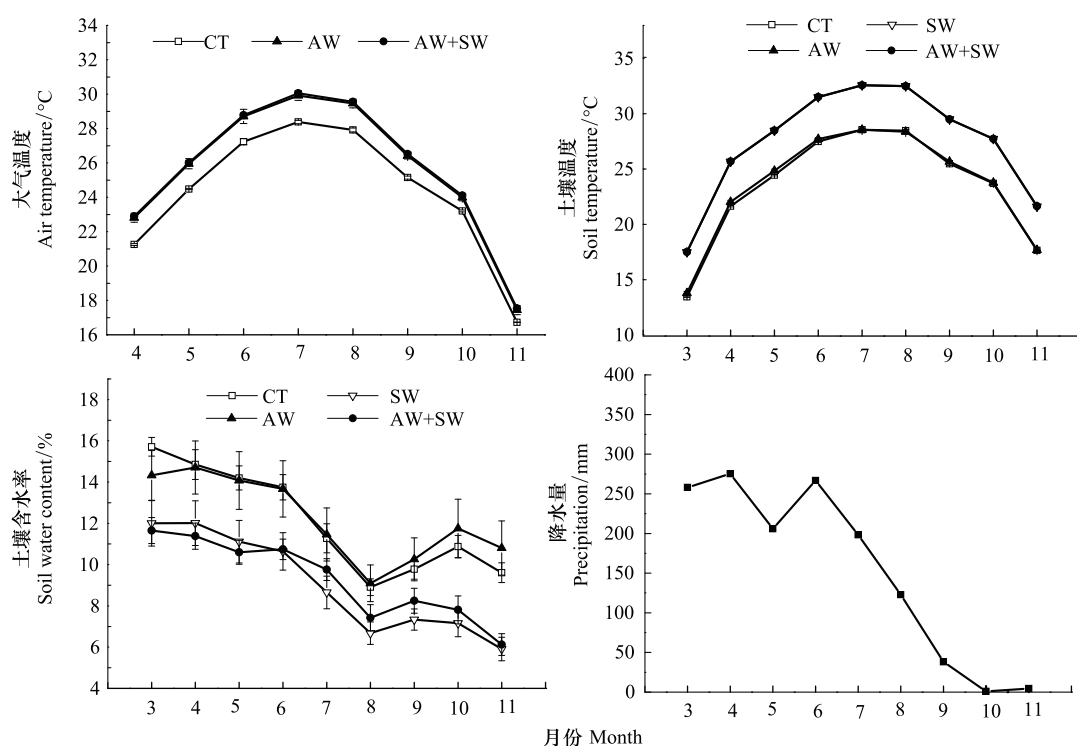


图1 不同处理大气温度、土壤温度、土壤含水率、降水量

Fig.1 Monthly air temperature, soil temperature, water content and precipitation under different treatments

CT: 对照处理 Control; SW: 土壤增温处理 Soil warming treatment; AW: 大气增温处理 Air warming treatment; AW+SW: 大气和土壤同时增温处理 Air and soil warming treatment

1.3 生长及物候观测

于 2016 年 3 月开始观测杉木幼苗生长及物候,到 2016 年 11 月结束。用游标卡尺(± 0.02 mm)和钢卷尺,每月测定每株苗木的树高、地径。地径的测定是在位于地面以上 0.1 m 处按南北和东西两个方向。每个根箱选择主枝(观测顶梢)和生长良好的 2 条中上部南向侧枝(每条侧枝各观测 1 个侧枝顶梢和 1 个侧枝侧梢)进行物候相观测。同时测定标定枝条长,并通过相邻测定时间的枝长变化量,计算该测定间隔内的枝长生长量。

对选取的枝条进行物候相观测。主要观测的物候相为叶芽膨胀、展叶、新梢生长、顶芽形成。物候观察间隔期为物候相未出现前每 5 天观测 1 次,当有苗木物候相出现后 1—2 天观测一次。具体观测方法:1. 芽膨胀(bud swelling)(图 2):越冬芽膨胀,苞鳞微裂,以能见到裂开后露出的黄绿色或嫩绿色为准;2. 芽展开(bud break)(图 2):顶芽为呈长圆锥形,芽鳞散开,小侧梢顶芽张开如喇叭口;3. 新梢生长(new shoot growth)(图 2):顶芽或侧梢顶芽完全展开,鳞片长度超过 1 cm 以上为新梢生长;4. 顶芽形成(apical bud formation)(图 2):芽鳞紧包成圆锥形或扁球形,即树高生长停止。当同种处理观测个体数中在出现某一物候的数量 $\geq 50\%$ 时,则作为这一物候相的出现日期。

树高、地径及侧枝绝对生长速率=前后两次测定的差值除以两次测定的间隔天数,单位为 mm/d。同时计算树高、侧枝生长季长度。树高生长季长度采用芽膨胀到顶芽形成的间隔天数表示;侧枝生长季长度采用新梢生长到生长达到总生长 95%的间隔天数来表示;侧枝生长到总生长 95%的确切时间采用线性拟合的方法计算。

1.4 数据处理

采用双因素方差分析检验大气温度控制(AT)与土壤温度控制(ST)对各物候时间的影响;采用双因素方差分析检验 AT 与 ST 对树高、侧枝顶梢、侧枝侧梢生长季长度,以及树高、地径、侧枝顶梢、侧枝侧梢总生长量的影响。当存在交互作用时,进一步采用 LSD 多重比较检验不同处理之间的差异;不存在交互作用时则仅考虑因子的主效应。采用混合线性模型检验 AT、ST 和日期(D)对树高生长速率、地径生长速率、侧枝顶梢生长速率、侧枝侧梢生长速率的影响,以 AT、ST 和 D 及其交互作用为固定效应,根箱为随机效应。所有统计分析均在 SPSS 20.0 软件上进行,显著性水平设定为 $P=0.05$ 。采用 Origin 9.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 增温对杉木幼苗物候的影响

大气温度控制(AT)对春季物候,包括顶芽膨胀时间、顶芽展开时间以及顶芽新梢生长时间具有显著影响($P<0.05$),其中有大气增温比无大气增温顶芽膨胀时间平均提前 9.0 d,顶芽展开时间平均提前 7.0 d,顶芽新梢生长时间平均提前 6.0 d。由于本研究中大气平均增温 1.5 $^{\circ}\text{C}$,所以平均增温 1 $^{\circ}\text{C}$,顶芽膨胀时间、顶芽展开时间、顶芽新梢生长时间以及顶芽春季物候分别提前 6.0 d、4.7 d、4.0 d 和 4.9 d。但 AT 对侧枝芽膨胀时间、侧枝芽展开时间以及侧枝芽新梢生长时间影响均不显著(图 3)。同时 AT 对以顶芽形成时间为标志的秋季物候(图 3d)的影响亦不显著。土壤温度控制(ST)以及 ST 与 AT 的交互作用则对各物候时间影响均不显著。

AT 对树高、侧枝顶梢、侧枝侧梢生长季长度有显著影响($P<0.05$),ST 及 ST 与 AT 的交互作用对树高、侧枝顶梢、侧枝侧梢生长季长度影响均不显著。有大气增温条件下树高生长季长度、侧枝顶梢生长季长度和侧



图 2 物候相观测

Fig. 2 Photos for the phenology phases of *Cunninghamia lanceolata* seedlings

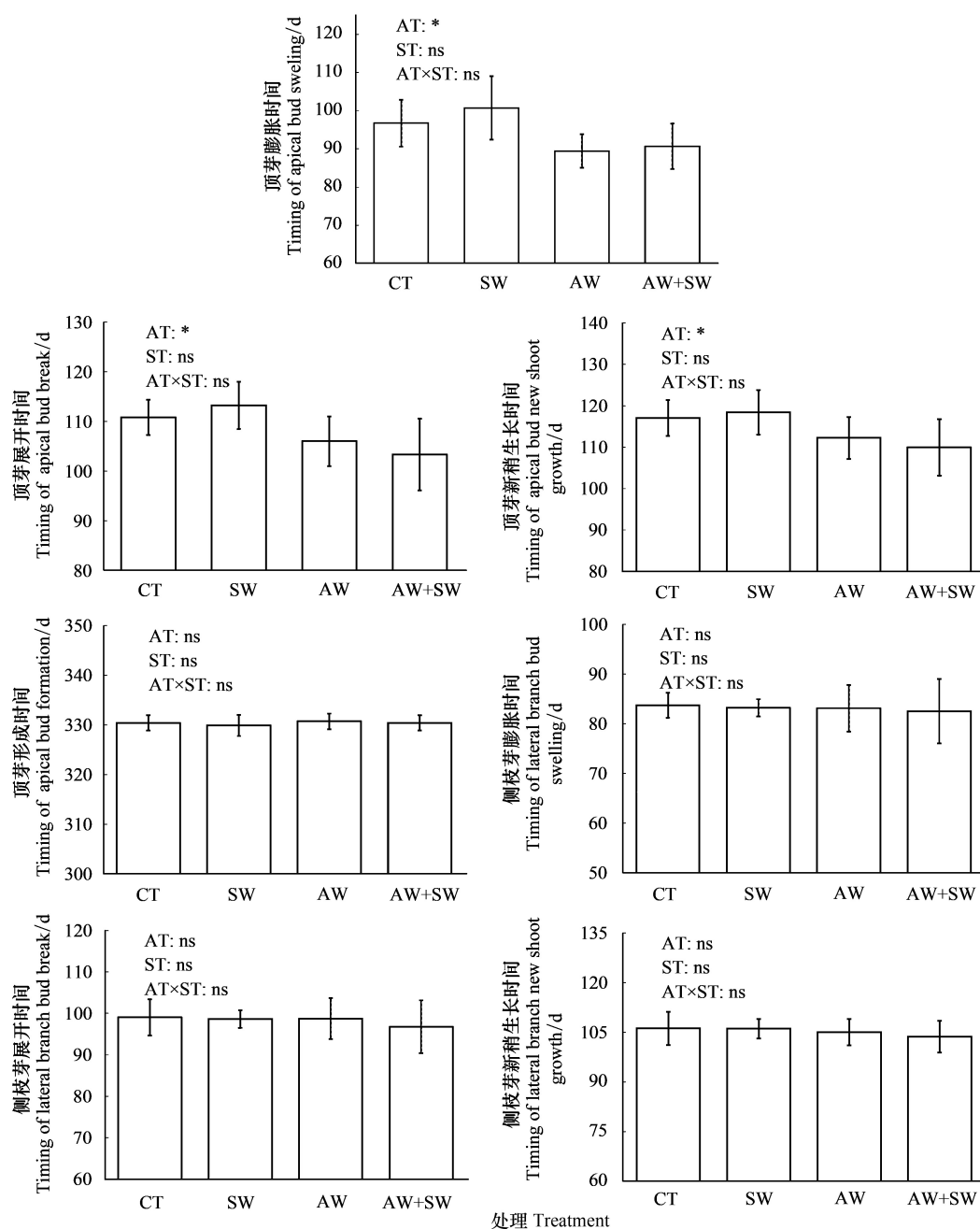


图3 模拟增温对杉木幼苗顶芽膨胀、顶芽展开、顶芽新梢生长、顶芽形成、侧枝芽膨胀、侧枝芽展开和侧枝芽新梢生长时间的影响

Fig.3 Effects of simulated warming on timing of apical bud swelling, apical bud break, apical new shoot growth, apical bud formation, lateral branch bud swelling, lateral branch bud break and lateral branch new shoot growth of *C. lanceolata* seedlings

* 表示显著性 ($P < 0.05$); ns 表示不显著

枝侧稍生长季长度得到显著延长,树高生长季长度平均延长 9.2 d,侧枝顶梢生长季长度平均延长24.0 d,侧枝侧稍生长季长度平均延长 25.1 d(图4)。

2.2 增温对杉木幼苗生长的影响

AT、D、ST 与 AT 的交互作用以及 AT 与 D 的交互作用对树高生长速率具有显著影响 ($P < 0.05$); D、AT 与 D 的交互作用对地径生长速率具有显著影响 ($P < 0.05$); D 以及 ST 与 AT 的交互作用对侧枝顶梢生长速率具有显著影响 ($P < 0.05$); D 以及 ST 与 AT 的交互作用对侧枝侧稍生长速率具有显著影响 ($P < 0.05$) (图5)。

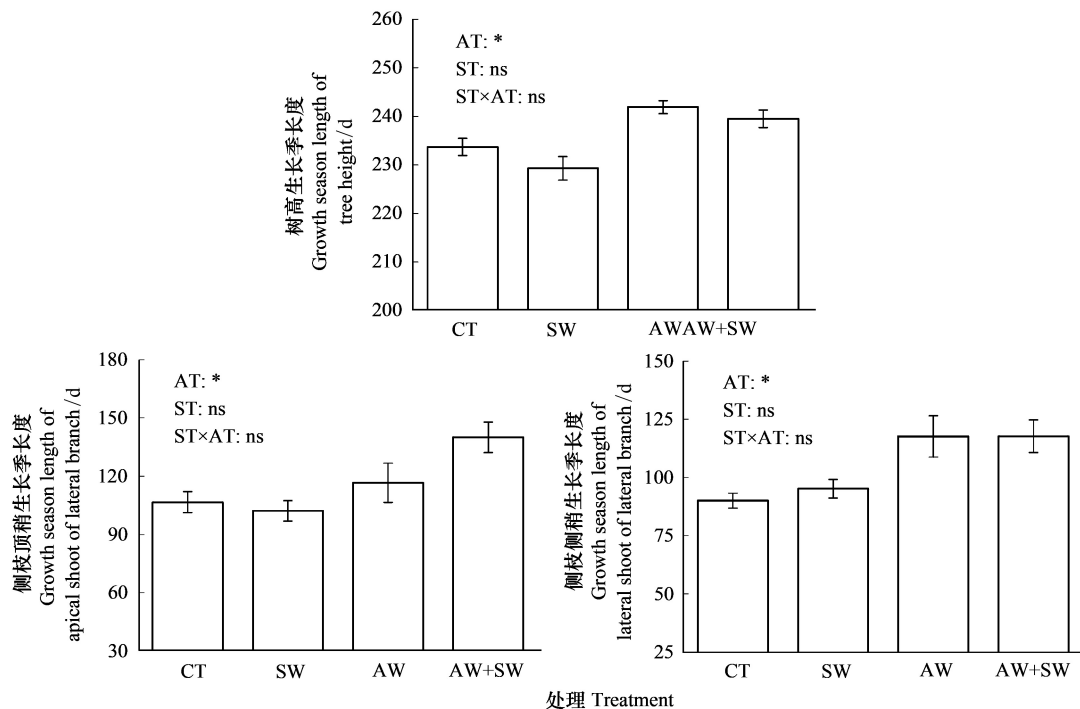


图 4 模拟增温对杉木幼苗树高、侧枝顶梢、侧枝侧梢生长季长度的影响

Fig.4 Effects of simulated warming on growth season length of tree height, apical shoot of lateral branch and lateral shoot of lateral branch growth of *C. lanceolata* seedlings

* 表示显著性 ($P < 0.05$); ns 表示不显著

不同处理树高生长速率 4 月中旬开始上升,并表现出不同的变化趋势。CT 处理树高生长速率在 5 月初达到峰值,而后生长速率开始下降。在整个生长季内,SW 处理树高生长速率均与 CT 接近。AW、AW+SW 处理夏季和秋季的树高生长速率均显著高于 SW 处理和 CT,并均在 7 月末达到峰值,且 AW+SW 处理生长速率最大。随着时间变化不同处理地径生长速率的波动比较大,但都在 8 月中达到峰值。在生长季内侧枝顶梢生长速率变化趋势大体一致。CT、SW、AW+SW 三个处理均在 4 月中生长速率达到峰值,且 AW+SW 处理侧枝顶梢生长速率最大,比 CT 高了 47.9%;而 AW 处理在 5 月初出现峰值,在生长季内 AW+SW 处理侧枝顶梢生长速率均要大于其他处理。四个处理杉木幼苗侧枝侧梢生长速率峰值均出现在 4 月中旬,其中 AW+SW 处理最大,比 CT 高了 41.2%。从总体上看 AW+SW 处理的平均树高生长速率和侧枝生长速率都最高。

2.3 增温对杉木幼苗总生长量的影响

AT 以及 AT 与 ST 交互作用对树高总生长量具有显著影响 ($P < 0.05$);不同处理间树高总生长量具有显著差异 ($P < 0.05$),其中 AW 和 AW+SW 处理显著高于 CT 和 SW 处理,且 AW+SW 处理显著高于 AW 处理。AT、ST 及其交互作用对地径总生长量的影响均不显著。ST 与 AT 交互作用对侧枝顶梢总生长量具有显著影响 ($P < 0.05$);不同处理间侧枝顶梢总生长量具有显著差异 ($P < 0.05$),其中 AW+SW 处理侧枝顶梢总生长量显著高于 AW、SW 和 CT 三个处理,而 AW、SW 和 CT 三个处理之间无显著差异。ST 与 AT 交互作用对侧枝侧梢总生长量亦具有显著影响 ($P < 0.05$);不同处理间侧枝侧梢总生长量具有显著差异 ($P < 0.05$),AW+SW 处理侧枝侧梢总生长量显著高于 AW、SW 和 CT 三个处理,而 AW、SW 和 CT 三个处理之间侧枝侧梢总生长量无显著差异(图 6)。由此可见,土壤和大气同时增温更有利于杉木幼苗树高和侧枝的生长。

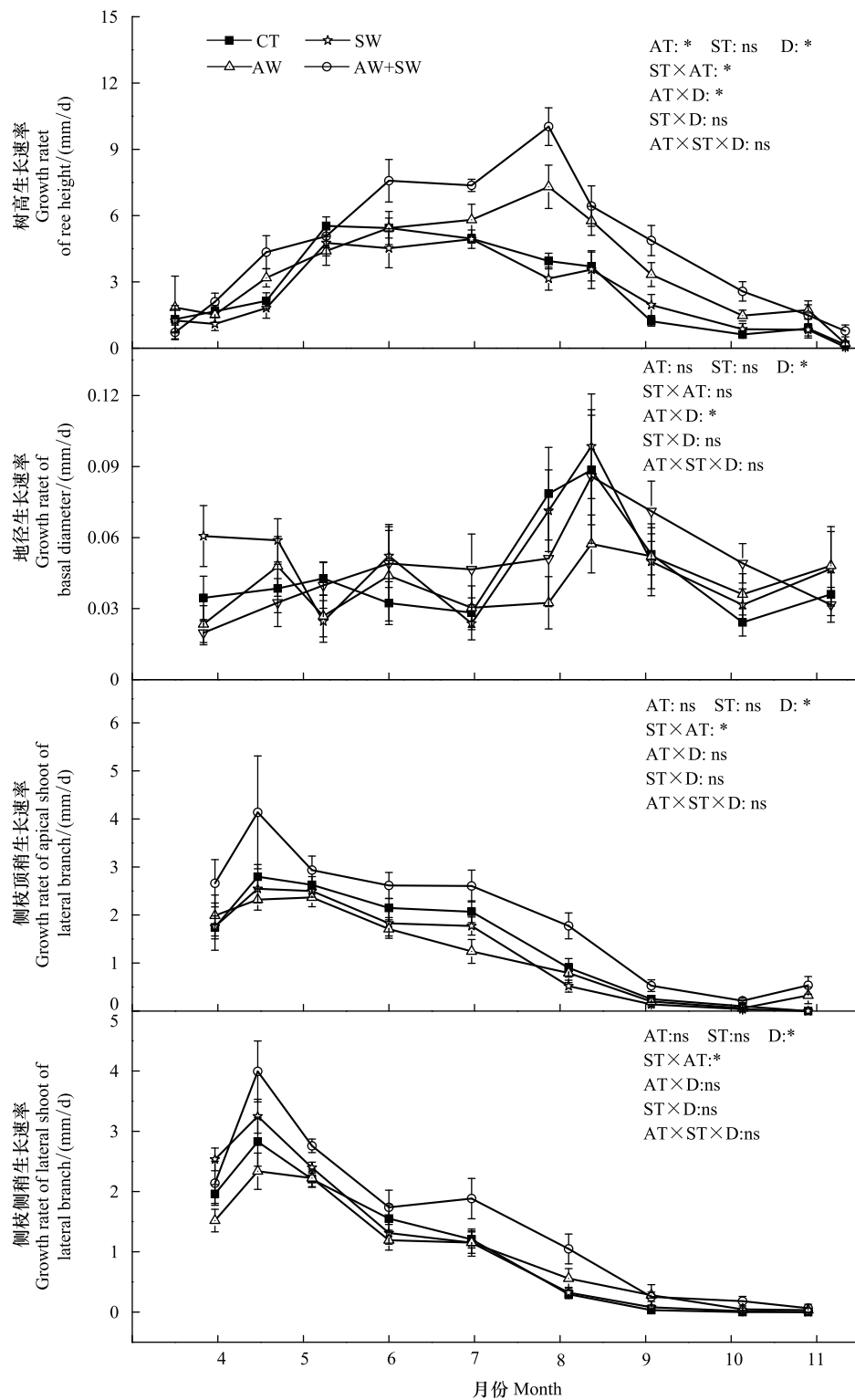


图5 增温对杉木幼苗生长速率的影响

Fig.5 Effects of warming on growth rate of *C. lanceolata* seedlings* 表示显著性 ($P < 0.05$); ns 表示不显著

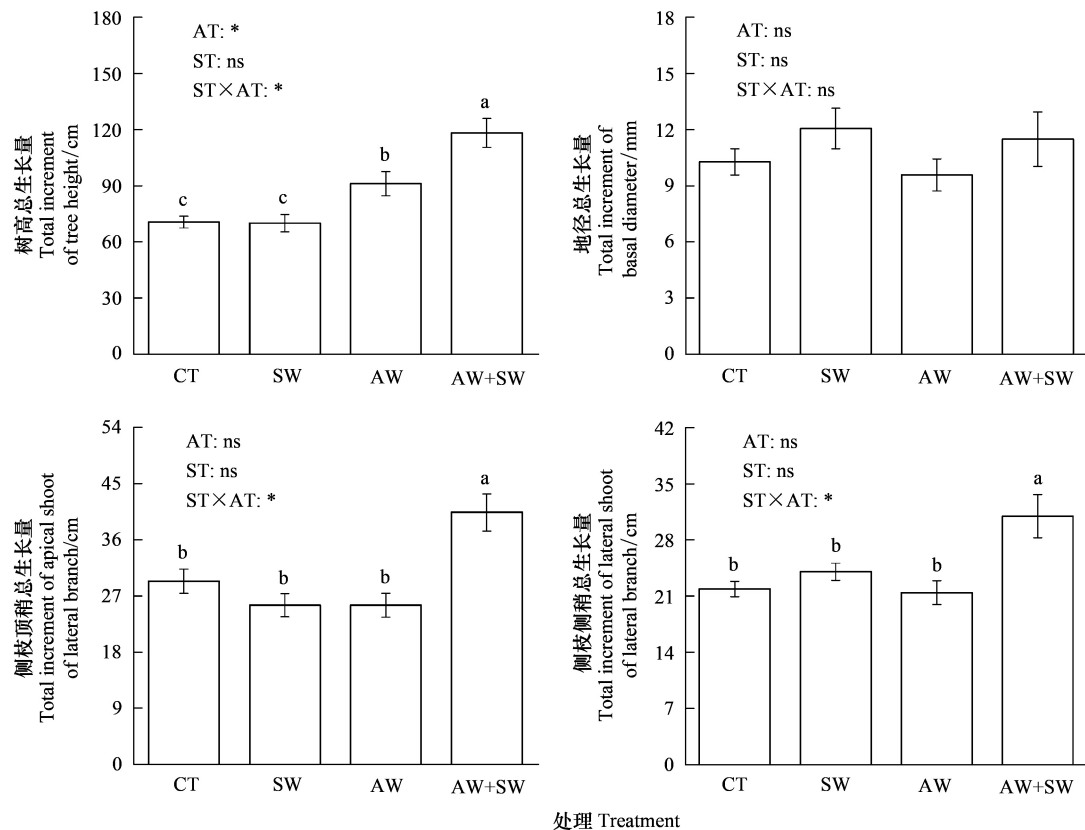


图6 模拟增温对杉木幼苗树高、地径、侧枝顶梢、侧枝侧梢总生长量的影响

Fig.6 Effects of simulated warming on absolute total increment of tree height, basal diameter, apical shoot of lateral branch and lateral shoot of lateral branch of *C. lanceolata* seedlings* 表示显著性 ($P < 0.05$); ns 表示不显著; 不同小写字母表示不同处理间的差异性 ($P < 0.05$)

3 讨论

3.1 大气和土壤增温对杉木幼苗物候的影响

本研究中大气增温显著提前了顶芽膨胀、顶芽展开和顶芽新梢生长时间,但土壤增温对物候均没有显著影响。与其他模拟增温实验的结果类似,Buizer 等^[25]研究发现大气增温 2 °C 下岩高兰 (*Empetrum nigrum*) 芽膨胀显著提前 5—8 d,平均增温 1 °C 物候提前 2.5—3.5 d。Xu 等^[26]对青藏高原地区研究发现大气增温 2.9 °C 下凹叶瑞香 (*Daphne retusa*)、蒙古绣线菊 (*Spiraea mongolica*) 和金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 芽展开分别显著提前 10.2 d、2.8 d 和 3.5 d,平均增温 1 °C 分别提前 3.5 d、1.0 d 和 1.2 d。而本研究中大气增温平均增温 1.5 °C 显著改变杉木幼苗顶芽物候,平均增温 1 °C,顶芽膨胀时间、顶芽展开时间、顶芽新梢生长时间及顶芽春季物候分别提前 6.0 d、4.7 d、4.0 d 和 4.9 d。相较于其他大气增温研究来说平均增温 1 °C 物候提前较多,这可能是本研究区亚热带地区纬度低,而其他研究多在中高纬度地区,低纬度地区植物春季物候对气候变化的敏感度要高于高纬度地区^[27]。对于植物春季物候的影响因素是复杂的,不仅有外部的环境因素,也有其内在的机理,目前对于控制植物物候的内在机制尚不清楚^[28]。本研究中大气增温显著提前了杉木春季物候,一方面可能是由于杉木春季物候对大气温度及大气增温所产生的环境因素变化比较敏感,另一方面可能是由于大气增温会促进杉木地上部分的生理代谢,进而提前解除杉木春季休眠时间,所以杉木春季物候提前^[29]。本研究中,大气增温对于杉木顶芽形成时间没有显著影响,说明大气增温对杉木秋季物候影响不显著,一方面可能是由于杉木秋季物候主要受其遗传因素或者其他比较固定的周期性环境因素(如日长)影响,温度对其物候影响

较小。另一方面可能是由于本研究中大气增温在秋季的增温幅度较小,所以导致大气增温对杉木地上部分的生理代谢的促进降低,不能显著延缓杉木秋季休眠^[29-30]。而本研究发现,土壤增温对杉木幼苗物候的影响不显著。AnadonRosell 等^[14]通过对阿尔卑斯山林线矮灌木物种的研究亦发现土壤增温对物候的影响不显著。同样 Bronson 等^[15]的研究也发现单独土壤增温对黑云杉(*Picea mariana*)芽膨胀影响不显著。一方面可能是土温升高对杉木幼苗地上部分的生理代谢影响不大,不会加快地上部分物候的进程;另一方面可能是由于土壤增温所产生的环境因素变化对杉木物候起到抑制作用从而使得土壤增温对杉木物候影响不显著,例如土壤增温会导致土壤含水量降低,而土壤水分减少对植物的物候具有抑制作用会延迟植物的物候期^[31-32]。

本研究中大气增温显著延长杉木幼苗树高生长季长度,表明杉木幼苗的生长季得到延长。虽然已有研究表明生长季的延长的主要原因包括春季物候提前和秋季物候推迟^[7,11],但本研究中,树高生长季的延长则主要是因为春季物候显著提前造成。另外,本研究中大气增温亦显著延长侧枝顶梢和侧枝侧梢的生长季长度,这主要是由于侧枝生长停止时间的推迟所导致。

3.2 大气和土壤增温对杉木幼苗生长的影响

本研究中与没有大气增温相比,有大气增温显著增加了树高生长率和树高总生长量,但对侧枝和地径的影响不显著。Kudo 和 Suzuki^[33]通过大气增温研究发现,增温使得杜香树(*Ledum palustre*)高生长速率显著增加 2.3—7.5 倍,树高和枝条生长显著增加。徐振锋等^[34]对川西亚高山林线交错带糙皮桦(*Betula utilis*)和岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗模拟增温的研究发现,大气增温促进了这两树种枝条的生长量和生长速率,因其研究地位于高山地区,温度低和较短的生长季是其植物生长的重要限制因子,而大气增温有利于生长季的延长和高海拔地区林木的营养生长,因此增温表现出一个正影响。Buizer 等^[25]研究发现大气增温下岩高兰树高、枝条总生长量和生长速率显著增加,认为是生长季延长引起的直接生态效应。这说明生长季的延长是影响植物生长的一个重要因素,大气增温主要通过延长植物生长季来影响植物生长。本研究中大气增温显著延长树高和侧枝的生长季,但大气增温只显著增加了树高生长率和树高总生长量,对侧枝和地径的影响不显著。表明大气增温在本研究中对杉木营养生长的影响在增温初期更多的是体现在树高生长增加,侧枝和地径响应不敏感;这可能是本研究中大气增温对土壤氮矿化促进作用较弱,养分供应生长上存在权衡的现象,选择优先分配给树高生长以提高对光的获取能力;因为有研究表明在大气增温下植物高生长能力的增加,更有利于对光的竞争^[19];而 Kudo 等^[35]的研究也表明增温下寒温带林下植被为了竞争光,可能会选择更高的地上生长能力来获取光。

本研究中土壤温度控制对杉木幼苗生长影响不显著。Wheeler 等^[13]研究发现土壤增温对红枫树(*Acer palmatum*)幼苗地上生长有显著影响,树高生长增加,其驱动机制是增温后物候发生改变生长季延长。AnadonRosell 等^[14]通过 6 年土壤增温实验研究发现,欧洲越桔(*Vaccinium myrtillus*)和岩高兰的地上部分生长量显著增加,认为潜在的机制可能是增温导致光合速率增加和组织形成加快;也可能的机制是增温加速了土壤有机质的分解和矿化,植物可吸收利用的土壤养分有效性增加,通过促进养分循环在生长对增温的响应上扮演重要作用。而 Rogiers 等^[36]研究发现土壤增温对金合欢树(*Acacia saligna*)和枫树(*Acer negundo*)的树高及其生长速率均没有显著影响,但对糖桉树(*Eucalyptus cladocalyx*)和杨树(*Populus deltoides*)生长却显著增加。Štraus 等^[37]研究认为土壤增温会促进地下部分的生长,而对地上部分生长影响较小。Bronson 等^[15]的研究同样发现 3 年土壤增温对黑云杉生长没有显著影响,在增温前 2 年甚至要低于对照。表明不同树种和生活型对土壤增温的响应模式存在差异。本研究土壤增温对杉木的生长并无显著影响,一方面是由于土壤增温对杉木的物候影响不显著不能显著延长杉木的生长季长度。另一方面可能是本实验土壤增温时间较短,地上生长对土壤增温的响应还不敏感;也可能是地上地下资源竞争的权衡,土壤增温会促进细根的周转,从而消耗掉较多的光合产物^[38]。

本研究中大气温度控制和土壤温度控制具有显著的交互作用;与单独大气增温处理相比,大气和土壤同时增温处理的树高生长率得到显著促进,树高、侧枝侧梢以及侧枝顶梢总生长量得到显著增加。这与 Bronson

等^[15]得出的地上地下同时增温使物候提前,植物生长最大的结论相似。土壤增温会促进土壤有机质的分解和提高氮矿化速率,进而引起土壤养分有效性增加;而大气增温会改变杉木幼苗的物候,延长杉木幼苗的生长季。所以大气和土壤同时增温对杉木幼苗的营养生长促进更大,更有利于其组织形成和养分吸收。

4 结论

大气温度控制对杉木幼苗的物候和生长具有显著影响,与没有大气增温相比,大气增温使杉木幼苗顶芽膨胀、顶芽展开及顶芽新梢生长时间显著提前,生长季得到延长;同时,杉木幼苗树高生长得到促进,加速了杉木的营养生长。而土壤温度控制则对杉木幼苗的物候和生长均没有显著影响。大气温度控制和土壤温度控制的交互作用对杉木营养生长具有显著影响,大气和土壤同时增温处理的杉木幼苗树高、枝条生长量显著大于单独大气增温处理。研究表明全球气候变暖可能对杉木生产力具有一定的促进作用。

参考文献(References):

- [1] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [2] Clark D A, Piper S C, Keeling C D, Clark D B. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(10): 5852-5857.
- [3] Sherry R A, Zhou X H, Gu S L, Arnone III J A, Schimel D S, Verburg P S, Wallace L L, Lou Y Q. Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(1): 198-202.
- [4] Richardson A D, Keenan T F, Migliavacca M, Ryu Y, Sonnentag O, Toomey M. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 169: 156-173.
- [5] Peñuelas J, Filella I. Responses to a warming world. *Science*, 2001, 294(5543): 793-795.
- [6] Hänninen H, Tanino K. Tree seasonality in a warming climate. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(8): 412-416.
- [7] Cleland E E, Chuine I, Menzel A, Menzel A, Mooney H A, Schwartz M D. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(7): 357-365.
- [8] Keenan T F, Gray J, Friedl M A, Toomey M, Bohrer G, Hollinger D Y, Munger J W, O'Keefe J, Schmid H P, Sue Wing I, Yang B, Richardson A D. Net carbon uptake has increased through warming-induced changes in temperate forest phenology. *Nature Climate Change*, 2014, 4(7): 598-604.
- [9] Ge Q S, Dai J H, Cui H J, Wang H J. Spatiotemporal variability in start and end of growing season in china related to climate variability. *Remote Sensing*, 2016, 8(5): 433.
- [10] Gonsamo A, Chen J M. Circumpolar vegetation dynamics product for global change study. *Remote Sensing of Environment*, 2016, 182: 13-26.
- [11] Zhao J J, Zhang H Y, Zhang Z X, Guo X Y, Li X D, Chen C. Spatial and temporal changes in vegetation phenology at middle and high latitudes of the northern hemisphere over the past three decades. *Remote Sensing*, 2015, 7(8): 10973-10995.
- [12] Vitasse Y, François C, Delpierre N, Dufrêne E, Kremer A, Chuine I, Delzon S. Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(7): 969-980.
- [13] Wheeler J A, Gonzalez N M, Stinson K A. Red hot maples: *Acer rubrum* first-year phenology and growth responses to soil warming. *Canadian Journal of Forest Research*, 2017, 47(2): 159-165.
- [14] Anadon-Rosell A, Rixen C, Cherubini P, Wipf S, Hagedorn F, Dawes M A. Growth and phenology of three dwarf shrub species in a six-year soil warming experiment at the alpine treeline. *PLoS One*, 2014, 9(6): e100577.
- [15] Bronson D R, Gower S T, Tanner M, Van Herk I. Effect of ecosystem warming on boreal black spruce bud burst and shoot growth. *Global Change Biology*, 2009, 15(6): 1534-1543.
- [16] Burges A, Epelde L, Blanco F, Becerril J M, Garbisu C. Ecosystem services and plant physiological status during endophyte-assisted phytoremediation of metal contaminated soil. *Science of the Total Environment*, 2017, 584-585: 329-338.
- [17] Chamagne J, Tanadini M, Frank D, Matula R, Paine C E T, Philipson C D, Svátek M, Turnbull L A, Volařík D, Hector A. Forest diversity promotes individual tree growth in central European forest stands. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(1): 71-79.
- [18] Kaarlejärvi E, Hoset K S, Olofsson J. Mammalian herbivores confer resilience of Arctic shrub-dominated ecosystems to changing climate. *Global Change Biology*, 2015, 21(9): 3379-3388.
- [19] Wada N, Shimono M, Miyamoto M, Satoru K. Warming effects on shoot developmental growth and biomass production in sympatric evergreen alpine

- dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Loiseleuria procumbens*. *Ecological Research*, 2002, 17(1): 125-132.
- [20] Anadon-Rosell A, Ninot J M, Palacio S, Grau O, Nogués S, Navarro E, Sancho M C, Carrillo E. Four years of experimental warming do not modify the interaction between subalpine shrub species. *Oecologia*, 2017, 183(4): 1167-1181.
- [21] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 2007, 17(2): 541-557.
- [22] Lu M, Zhou X H, Yang Q, Li H, Luo Y Q, Fang C M, Chen J K, Yang X, Li B. Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis. *Ecology*, 2013, 94(3): 726-738.
- [23] Wolkovich E M, Cook B I, Allen J M, Crimmins T M, Betancourt J L, Travers S E, Pau S, Regetz J, Davies T J, Kraft N J B, Ault T R, Bolmgren K, Mazer S J, McCabe G J, McGill B J, Parmesan C, Salamin N, Schwartz M D, Cleland E E. Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, 2012, 485(7399): 494-497.
- [24] Chen G S, Yang Y S, Robinson D. Allocation of gross primary production in forest ecosystems: allometric constraints and environmental responses. *New Phytologist*, 2013, 200(4): 1176-1186.
- [25] Buizer B, Weijers S, van Bodegom P M, Alsos I G, Eidesen P B, van Breda J, De Korte M, van Rijkvorsel J, Rozema J. Range shifts and global warming: ecological responses of *Empetrum nigrum* L. to experimental warming at its northern (high Arctic) and southern (Atlantic) geographical range margin. *Environmental Research Letters*, 2012, 7(2): 25501.
- [26] Xu Z F, Hu T X, Wang K Y, Zhang Y B, Xian J R. Short-term responses of phenology, shoot growth and leaf traits of four alpine shrubs in a timberline ecotone to simulated global warming, Eastern Tibetan Plateau, China. *Plant Species Biology*, 2009, 24(1): 27-34.
- [27] Wang H J, Ge Q S, Dai J H, Tao Z X. Geographical pattern in first bloom variability and its relation to temperature sensitivity in the USA and China. *International Journal of Biometeorology*, 2015, 59(8): 961-969.
- [28] Bahuguna R N, Jagadish K S V. Temperature regulation of plant phenological development. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 111: 83-90.
- [29] Parent B, Turc O, Gibon Y, Stitt M, Tardieu F. Modelling temperature-compensated physiological rates, based on the co-ordination of responses to temperature of developmental processes. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(8): 2057-2069.
- [30] Li L P, Li Z K, Cadotte M, Jia P, Chen G G, Jin L S, Du G Z. Phylogenetic conservatism and climate factors shape flowering phenology in alpine meadows. *Oecologia*, 2016, 182(2): 419-428.
- [31] Peñuelas J, Filella I, Zhang X Y, Llorens L, Ogaya R, Lloret F, Comas P, Estiarte M, Terradas J. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *The New Phytologist*, 2004, 161(3): 837-846.
- [32] Prieto P, Peñuelas J, Ogaya R, Estiarte M. Precipitation-dependent flowering of *Globularia alypum* and *Erica multiflora* in Mediterranean shrubland under experimental drought and warming, and its inter-annual variability. *Annals of Botany*, 2008, 102(2): 275-285.
- [33] Kudo G, Suzuki S. Warming effects on growth, production, and vegetation structure of alpine shrubs: a five-year experiment in northern Japan. *Oecologia*, 2003, 135(2): 280-287.
- [34] 徐振锋, 胡庭兴, 张远彬, 鲜俊仁, 王开运. 川西亚高山林线交错带糙皮桦和岷江冷杉幼苗物候与生长对模拟增温的响应. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1061-1071.
- [35] Kudo G, Nordenhäll U, Molau U. Effects of snowmelt timing on leaf traits, leaf production, and shoot growth of alpine plants: comparisons along a snowmelt gradient in northern Sweden. *Ecoscience*, 1999, 6(3): 439-450.
- [36] Rogers S Y, Smith J P, Holzapfel B P, Nielsen G L. Shifts in biomass and nitrogen allocation of tree seedlings in response to root-zone temperature. *Australian Journal of Botany*, 2014, 62(3): 205-216.
- [37] Štraus I, Mrak T, Ferlan M, Železnik P, Kraigher H. Influence of soil temperature on growth traits of European beech seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 2015, 45(3): 246-251.
- [38] Pregitzer K S, King J S, Burton A J, Brown S E. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 105-115.