

DOI: 10.5846/stxb202108272412

薛盼盼, 缪宁, 王东, 张远东. 川西亚高山林线岷江冷杉和红杉对气候变化的响应. 生态学报, 2022, 42(23): 9701-9711.

Xue P P, Miao N, Wang D, Zhang Y D. Responses of *Abies fargesii* var. *faxoniana* and *Larix potaninii* to climate change in the subalpine timberline of western Sichuan, China. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(23): 9701-9711.

川西亚高山林线岷江冷杉和红杉对气候变化的响应

薛盼盼¹, 缪宁^{1,*}, 王东¹, 张远东²

1 四川大学生命科学学院, 教育部生物资源和生态环境重点实验室, 成都 610065

2 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

摘要:为揭示川西亚高山林线优势树种岷江冷杉(*Abies fargesii* var. *faxoniana*)和红杉(*Larix potaninii*)径向生长对气候变化的响应差异。通过树木年轮生态学的方法,研究了岷江冷杉和红杉径向生长与年均温的分异现象、生长衰退以及应对严重干旱事件的抵抗力和恢复力稳定性,并结合限制岷江冷杉和红杉径向生长的主要气候因素进行了分析。结果表明:(1)温度是限制林线岷江冷杉径向生长的主要气候因素,而限制红杉径向生长的主要气候因素是降水;(2)岷江冷杉的径向生长与年平均温度的变化趋势一致,红杉在 20 世纪 90 年代后径向生长呈现出下降的趋势,与年均温的升高出现分异;(3)1800—2019 年间,岷江冷杉出现生长衰退 2 次,红杉出现生长衰退 5 次,相同的时间内,红杉的衰退频率高于岷江冷杉;(4)岷江冷杉对严重干旱事件的恢复力相比升温前有所增强,抵抗力相比升温前下降明显,红杉对严重干旱事件的抵抗力和恢复力相比升温前均呈现出下降的趋势。可为川西亚高山林线的植被动态变化预测和历史区域气候重建提供参考。

关键词:岷江冷杉;红杉;林线;分异现象;生长衰退;抵抗力;恢复力

Responses of *Abies fargesii* var. *faxoniana* and *Larix potaninii* to climate change in the subalpine timberline of western Sichuan, China

XUE Panpan¹, MIAO Ning^{1,*}, WANG Dong¹, ZHANG Yuandong²

1 Key Laboratory of Bio-resource and Eco-environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065, China

2 Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, National Forestry and Grassland Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Nature Conservation, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: This research aimed to reveal the differences in radial growth responses of the dominant tree species *Abies fargesii* var. *faxoniana* and *Larix potaninii* to climate change in the subalpine timberline of western Sichuan, China. Based on dendrology methods, the main climate factors limiting the radial growth of these two species were used to analyze the divergence between radial growth and annual average temperature, growth decline, resistance and recovery against severe drought. The results showed that (1) temperature was the main climate factor limiting the radial growth of *A. fargesii* var. *faxoniana* in the timberline, while precipitation was the main climate factor limiting the radial growth of *L. potaninii*. (2) The change trend of radial growth of *A. fargesii* var. *faxoniana* was consistent with the average annual temperature, while the radial growth of *L. potaninii* showed a decreasing trend since the 1990s, which was divergent with the increase of averagely annual temperature. (3) From 1800 to 2019, two periods of growth decline occurred for *A. fargesii* var. *faxoniana*, while five periods of growth decline occurred for *L. potaninii*, indicating that the frequency of *L. potaninii* was higher than that of *A. fargesii* var. *faxoniana* during this time. (4) For *A. fargesii* var. *faxoniana*, the resilience against severe drought increased, while the recovery ability decreased after warming; for *L. potaninii*, the resistance and recovery ability against

基金项目:国家自然科学基金(31971460,31770490)

收稿日期:2021-08-27; 网络出版日期:2022-07-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: miaoning@scu.edu.cn

severe drought showed a decreasing trend compare to before warming. This study can be helpful for predicting vegetation dynamics and reconstructing the historical climate in the subalpine timberline in western Sichuan, China.

Key Words: *Abies fargesii* var. *faxoniana*; *Larix potaninii*; timberline; divergence phenomenon; growth decline; resilience; recovery

以气候变暖为主要特征的全球变化影响着森林的结构、功能和稳定性^[1-2]。树木作为森林生态系统的基本结构单元,水热条件的改变将影响树木径向生长对气候因子的响应。由于气候变化的复杂性以及树木径向生长与环境因子之间耦合关联的关系,树木径向生长对气候因子的敏感性变化极其复杂^[3],这使得气候变化对树木生长的影响以及树木的响应方面仍然存在很多不确定性。因此,只有综合评估树木径向生长对气候变化的响应,了解树木径向生长对气候变化响应的现状和规律,才能更好的应对气候变化给森林可持续经营所带来的挑战。

在林线区域,树木径向生长对气候变化尤为敏感。一般认为,海拔上限树木的生长主要受温度的限制。1995 年, Jacoby 和 D'Arrigo^[4] 在阿拉斯加林线区域发现,随着温度的升高,白云杉(*Picea glauca*) 年轮宽度和密度对温度的敏感性趋于下降,径向生长表现出放缓甚至停滞,他们由此提出了树木径向生长与温度变化的“分异现象”^[5]。分异现象动摇了树木年轮学基本的假设前提-均一性原理,对基于树木年轮重建历史气候方法体系提出了质疑^[6-7]。温度阈值效应^[5, 8]、大气 CO₂ 浓度的变化^[9]、立地微环境的改变^[10] 和去生长趋势导致的尾端效应^[11] 等均有可能造成分异现象。然而,气候暖干化导致的干旱胁迫^[4, 12-16] 被认为是造成该现象的主要原因。

全球变暖导致极端干旱事件发生的频率和强度急剧增加^[17],森林衰退事件频现,树木出现生长下降、停滞甚至死亡^[18]。树木年轮可以记录树木径向生长滞缓或下降的过程,是研究干旱事件对树木径向生长影响的理想资料。判定树木生长衰退一般是通过计算干扰事件前后若干年的年轮指数平均值的比率,生长变化率持续处于负值表明树木的径向生长受到抑制,而长时间的抑制则会引发衰退事件^[19]。Williams 等^[20] 利用覆盖美国西南部 335 个采样点的数据建立了区域树木年轮干旱胁迫指数序列,发现该指数序列不仅很好的记录了发生在 2000—2012 年、1945—1964 年和 1899—1904 年有文献记载的森林衰退事件,而且揭示了过去 1000 年无文字记录的森林衰退事件。此外,树木即使能够在极端干旱事件中存活,对干旱事件的敏感性也会发生变化^[21]。Gao 等^[22] 发现,树木生长对不同频度的干旱存在响应差异,干旱频率的增加和持续时间的延长,会导致树木抵抗干旱的能力下降。

20 世纪 90 年代以来,青藏高原温度显著升高,而降水的变化则并不明显^[23],气候趋于暖干化。气候暖干化通常被认为是导致干旱和半干旱地区树木生长下降的主要原因,因为这些地区的森林特别容易受到干旱胁迫的影响,但气候暖干化对半湿润地区森林生长的影响研究较为鲜见^[24]。青藏高原东缘的川西地区,地形起伏大,地貌复杂,相对高差悬殊^[25],其丰富的高山森林资源使得该地区成为国内年轮生态研究的热点地区。然而,川西地区以往研究侧重探索不同树种、不同海拔树木径向生长对气候变化的响应差异^[15, 26-29],以及树木径向生长与增温的分异现象^[30-32]。例如,张萌等^[29] 发现温度升高会促进川西道孚林线鳞皮冷杉(*Abies squamata*)、红杉(*Larix potaninii*) 和川西云杉(*Picea likiangensis* var. *rubescens*) 的径向生长,但方枝柏(*Juniperus saltuaria*) 的径向生长受到的影响相对较小。彭钟通等^[33] 通过比较川西道孚林线川西云杉和鳞皮冷杉径向生长在升温前后对气候因子的响应差异发现,升温突变后林线川西云杉径向生长依然受夏季温度控制,而鳞皮冷杉径向生长则受到春季干旱胁迫的影响。然而,在川西地区,对林线处生物学特性差异明显的树种,综合分异现象、衰退问题和生态弹性的评价研究仍然较少。

本研究选取川西林线优势树种岷江冷杉(*Abies fargesii* var. *faxoniana*) 和红杉为研究对象。岷江冷杉耐阴性强,喜冷湿,红杉则耐干寒,喜光照。在区域暖干化加剧背景下,生长环境相对于干旱瘠薄的红杉是否面临更

加严峻的生长问题。为了验证这一猜想,本文拟通过回答以下 4 个科学问题:(1)限制林线岷江冷杉和红杉的径向生长的主要气候因子是什么?(2)岷江冷杉和红杉与年均温的升高之间是否存在分异现象?(3)岷江冷杉和红杉是否存在较为明显的生长衰退,两树种有何差异?(4)岷江冷杉和红杉应对严重干旱事件的抵抗力和恢复力在时间尺度上有何变化?以期预测该区域森林生态系统对气候变化的响应及适应提供依据,为林线树木对气候变化的响应和历史气候重建提供理论参考。

1 研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝羌族藏族自治州,属青藏高原东缘褶皱带外缘部分,地形以石质山地为主,地貌为典型的高山峡谷。该区域植被垂直地带性特征明显,海拔 3000 m 以上主要为亚高山暗针叶林^[34]。岷江冷杉是川西亚高山暗针叶林主要建群树种之一,在高海拔区域常形成大面积的天然纯林^[35]。红杉常在云、冷杉林上部边缘形成不连续的淡绿色落叶针叶林带,海拔分布在纬度上自南向北呈递减趋势,最高分布上限达 4300 m,个体分布在康定大炮山有 4800 m 的分布记录^[36]。

1.2 气象数据

从中国气象数据网(<http://data.cma.cn>)获取距离岷江冷杉采样点 25 km 的国家标准气象站-马尔康气象站(31°54'N,102°14'E,海拔 2664 m)的气候数据,使用该站 1954—2019 年的年平均温度(T_y)、月平均温度(T_m)、月最低温度(T_{min})、月最高温度(T_{max})和月总降水量(P_m)等 5 项气候数据与岷江冷杉和红杉标准年表年轮指数进行分析。帕尔默干旱指数(Palmer drought severity index)采用世界气象组织网站(World Meteorological Organization, <https://climexp.knmi.nl/>)的区域平均自校准数据(区域范围为 102°—103°E, 31.5°—32°N),数据时段为 1901—2019 年。帕尔默干旱指数(PDSI)用于衡量大气水分供应和土壤水分条件的累积效应,是考虑了温度、降水和蒸发的综合水分条件指标。帕尔默干旱指数的评定标准: $-0.5 < \text{PDSI} \leq 0.5$ 表示正常; $-1 < \text{PDSI} \leq -0.5$ 表示初旱; $-2 < \text{PDSI} \leq -1$ 表示轻旱; $-3 < \text{PDSI} \leq -2$ 表示中旱; $-4 < \text{PDSI} \leq -3$ 表示重旱; $\text{PDSI} \leq -4$ 表示极旱, PDSI 值越小,气候越干旱。其中,1928—1932 年、1939—1943 年、1959 年、1987 年和 2003 年等年份的月平均帕尔默干旱指数(PDSI) ≤ -3 (图 1)。

青藏高原在 20 世纪 80 年代呈现出变暖的趋势,1995 年左右发生增温突变^[23],郭明明等^[30]在研究升温对马尔康地区树木的影响时,综合分析后认为 1995 年为该地区增温的突变年份,因此本研究将 1995 年作为增温突变年。

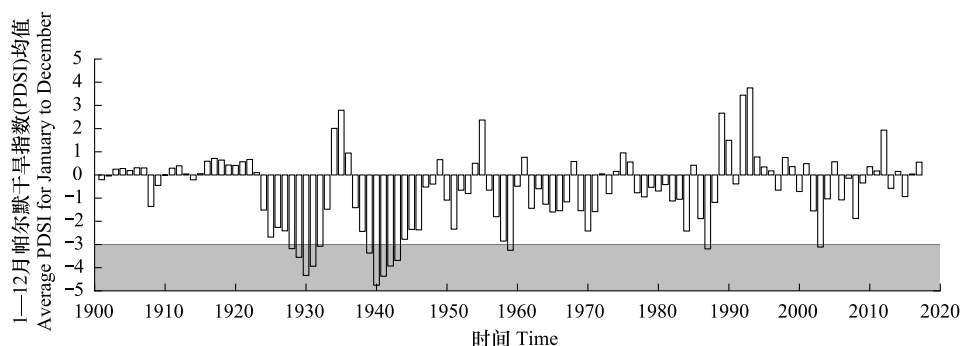


图 1 月平均帕尔默干旱指数所指示的严重干旱年份

Fig.1 Severe dry years as indicated by the monthly mean Palmer Drought Index

1.3 树芯采集与定年

2020 年 7 月采集了岷江冷杉和红杉年轮树芯。采样时,选取生境相似且生长状况良好的大径级树木($\text{DBH} \geq 25 \text{ cm}$),垂直于胸径(约 1.3 m)处沿等高线方向用生长锥钻取树芯(个别生长位置特殊的树木,限于

采样条件,钻取高度和方向有所差别)。每株树木采集 1 个树芯,共采集 95 个树芯,其中,岷江冷杉 45 个,红杉 50 个(表 1)。

表 1 树芯采样信息
Table 1 Tree-ring core sampling information

树种 Tree species	经度/E Longitude	纬度/N Latitude	海拔范围 Altitude range/m	样本量 Sample sizes
岷江冷杉 <i>A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i>	102.301°	31.708°	3950—4050	45
红杉 <i>L. potaninii</i>	102.724°	31.858°	3956—4000	50

将采集的树芯样品带回实验室,待其自然风干后固定于 U 型木槽,先后采用 300 目、800 目和 1200 目砂纸进行打磨和抛光,直至年轮清晰可见。在显微镜(型号 OLYMPUS SZ51)下初步标记伪年轮,使用万深 LA-S 植物图像分析仪测量年轮宽度(精度 0.001 mm),利用 COFECHA 程序对交叉定年的结果进行检验。鉴于林线区域树木稀疏,树木之间的相互作用微弱,主要受气候因素的影响,因此通过 ARSTAN 程序中的负指数函数消除树木生长趋势,以保留更多的气候信号,建立岷江冷杉和红杉的标准年表(STD)。

1.4 数据分析方法

分析岷江冷杉和红杉标准年表序列与温度变化趋势的一致性^[31,37]。分别将年平均温度及标准年表序列进行曲线拟合,判断拟合曲线在 1995 年后变化趋势。此外,以 1995 年为温度变暖的分界点,使用配对样本 *t* 检验的方法,分别检验岷江冷杉和红杉 1970—1994 年与 1995—2019 年岷江冷杉和红杉年轮指数的差异显著性。

采用树木径向生长变化百分率(Growth change, *GC*(%))分析树木生长衰退,即树木发生生长衰退前后若干年树木年轮指数的变化率^[38]。为了降低个别特殊年份年轮指数对计算对果的影响,采用 5 年滑动平均计算岷江冷杉和红杉树木径向生长变化率。树木径向生长变化率的计算公式为:

$$GC = (M_{i-5} - M_{i+5}) / M_{i+5} \times 100\%$$

式中, M_{i-5} 和 M_{i+5} 分别为第*i*年的前 5 年(包括第*i*年)和后 5 年的年轮指数的平均值。若 *GC* 为负值,说明树木径向生长受到抑制,若 *GC* 小于-25%,则判定树木生长发生衰退。

依据 Lloret 等^[39]提出的抵抗力和恢复力公式公式计算岷江冷杉和红杉应对严重干旱事件的抵抗力(Resistance)和恢复力(Recovery)指标:

$$Rt = \ln Gr / \text{PreGr}$$

$$Rc = \text{PostGr} / \ln Gr$$

式中,*Rt* 和 *Rc* 分别表示树木的抵抗力和恢复力。*lnGr* 指发生严重干旱事件当年的树木年轮指数值,PreGr 和 PostGr 分别表示干旱事件前后 4 年的平均年轮指数值。若 *Rt*>0.75,则表明对严重干旱事件具有高抵抗力,若 *Rc*>1.25,则表明在严重干旱事件之后具有高恢复力。

考虑到树木径向生长对气候变化的反馈存在滞后效应,本研究选取前一年 9 月到当年 9 月的气候数据与岷江冷杉和红杉标准年表序列进行皮尔逊(Pearson)相关分析。以上统计分析均采用 SPSS 25.0 软件进行,显著性水平 $\alpha=0.05$,制图使用 Origin 2018 软件完成。

2 结果与分析

2.1 标准年表统计特征

由岷江冷杉和红杉的标准年表可以看出,20 世纪以来,岷江冷杉的年轮指数在 1900 年后上升,50 年代末趋于下降,70 年代中期达到最低,1980 年后持续增长。然而,红杉的年轮指数变化比较稳定,仅在 1995 后呈现出下降的趋势(图 2)

岷江冷杉和红杉的样本总体代表性分别为 0.92 和 0.90,大于树木年轮气候分析 0.85 的阈值要求。第一

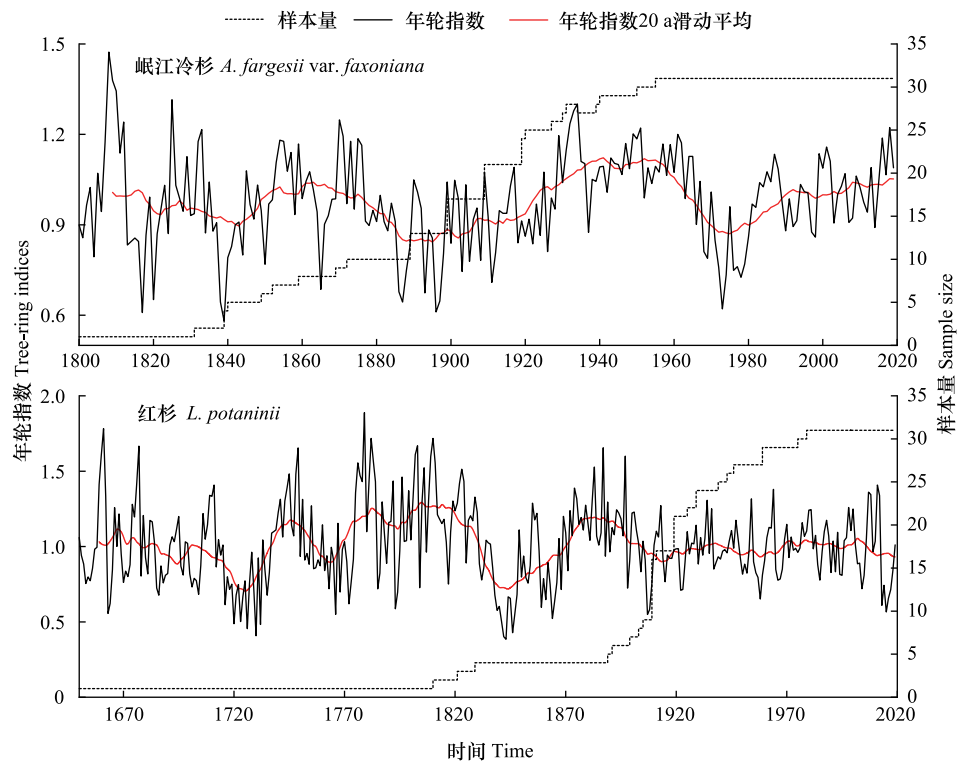


图 2 岷江冷杉和红杉的标准年表

Fig.2 Standard chronology of *A. fargesii* var. *faxoniana* and *L. potaninii*

特征方差解释量达到 36.06% 以上,信噪比分别为 11.96 和 9.30,平均敏感度分别为 0.13 和 0.20(表 2),这说明岷江冷杉和红杉标准年表包含了大量的气候信息,符合年轮气候学的分析要求。

表 2 标准年表的主要统计特征

Table 2 Main statistical characteristics of the standard chronology

统计特征 Statistical characteristic	岷江冷杉 <i>A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i>	红杉 <i>L. potaninii</i>	统计特征 Statistical characteristic	岷江冷杉 <i>A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i>	红杉 <i>L. potaninii</i>
处理后样本量 Sample size after treatment	31	31	平均相关系数 Mean correlation coefficient	0.60	0.31
时间跨度 Time span	1800—2019	1630—2019	信噪比 Signal to noise ratio	11.96	9.30
平均敏感度 Mean sensitivity	0.13	0.20	样本总体代表性 Expressed population signal	0.92	0.90
标准差 Standard deviation	0.16	0.30	第一特征根方差解释量 Variance in first eigenvector	39.33%	36.06%

2.2 年轮指数与温度变化的分异

20 世纪 90 年代中期,岷江冷杉年轮指数变化趋势相对稳定,呈不断增长的趋势;红杉年轮指数呈现下降的趋势,与年平均温度的增长趋势表现出分异现象(图 3)。

岷江冷杉 1995—2019 年的年轮指数极显著大于 1970—1994 年间的年轮指数($P < 0.01$),而红杉 1995—2019 年间的年轮指数与其 1970—1994 年间的年轮指数之间无显著差异(表 3)。

2.3 岷江冷杉和红杉的生长衰退

树木径向生长变化百分率小于 25%,则表明这些年份及之后 5 年内树木生长发生了衰退。即,岷江冷杉在 1811—1818 年间和 1835—1841 年间,红杉在 1661—1668 年间、1711—1720 年间、1749—1754 年间、1783—1789 年间、1812—1818 年间、1836—1845 年间、1857—1865 年间、1903—1910 年间和 2011—2019 年间发生了

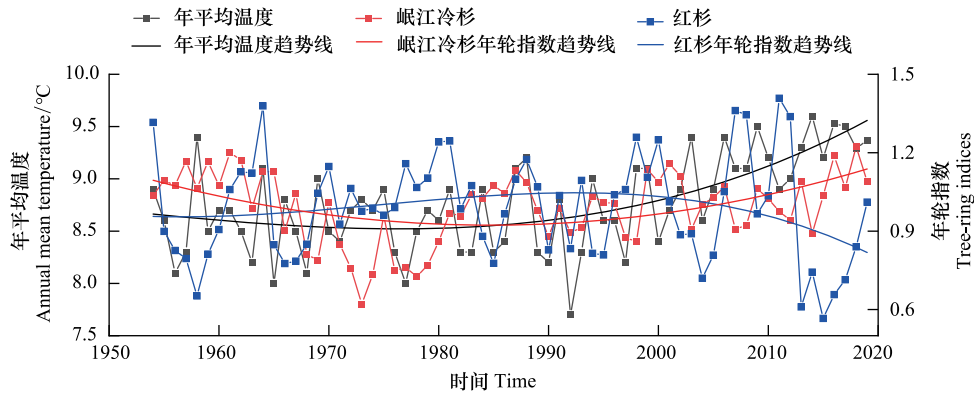


图3 1954—2019 年平均温度和岷江冷杉与红杉的年轮指数之间的变化趋势

Fig.3 Trends of annual mean temperature and tree-ring index of *A. fargesii* var. *faxoniana* and *L. potaninii* from 1954 to 2019

生长衰退(图4)。90年代温度升高以来,岷江冷杉的生长状况良好,未出现生长衰退。红杉在2011—2019年间出现了连续9年的生长衰退。在1800—2019年间,岷江冷杉出现生长衰退2次,红杉出现生长衰退5次,相同时间内,红杉发生衰退的频率高于岷江冷杉。

表3 岷江冷杉和红杉年轮在升温前后的对比

Table 3 Comparison of *A. fargesii* var. *faxoniana* and *L. potaninii* tree-ring indices before and after warming

树种 Tree species	年轮指数均值 Average tree-ring index		P
	1995—2019	1970—1995	
岷江冷杉 <i>A. fargesii</i> var. <i>faxoniana</i>	1.0266	0.9126	0.002 **
红杉 <i>L. potaninii</i>	0.9793	1.0198	0.493

** 表示极显著性差异 ($P < 0.01$)

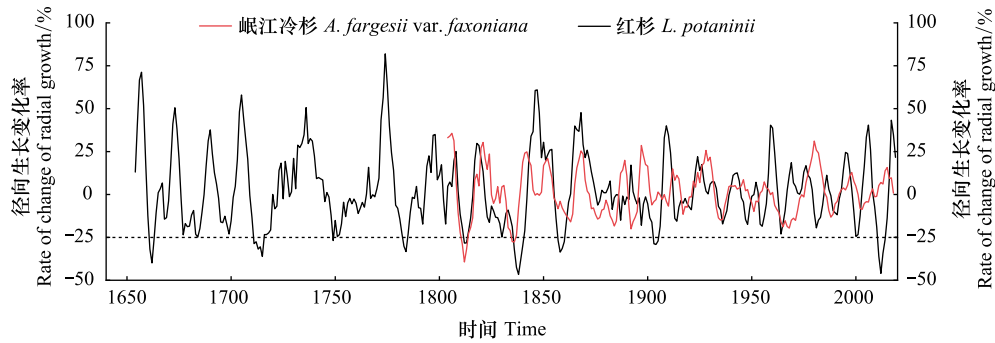


图4 岷江冷杉和红杉径向生长变化百分率

Fig.4 Percentage of radial growth change of *A. fargesii* var. *faxoniana* and *L. potaninii*

2.4 岷江冷杉和红杉的应对严重干旱事件抵抗力和恢复力差异

岷江冷杉的恢复力弹性均小于1.25,红杉的恢复力弹性在不同年份的差异较大,在1939—1943年间和1959年大于1.25,在1928—1931年、1987年和2003年则小于1.25;岷江冷杉和红杉的抵抗力均大于0.75,呈现出高抵抗力(图5)。总体来讲,红杉的恢复力高于岷江冷杉,岷江冷杉在1928—1931年间、1939—1943年间和1959年的抵抗力高于红杉,在1987年和2003年的抵抗力低于红杉(图5)。以90年代快速升温为界限的时间尺度来看,岷江冷杉的恢复力有所增强,而抵抗力相比升温前下降明显;红杉抵抗力和恢复力相比升温前均有所减弱(图5)。

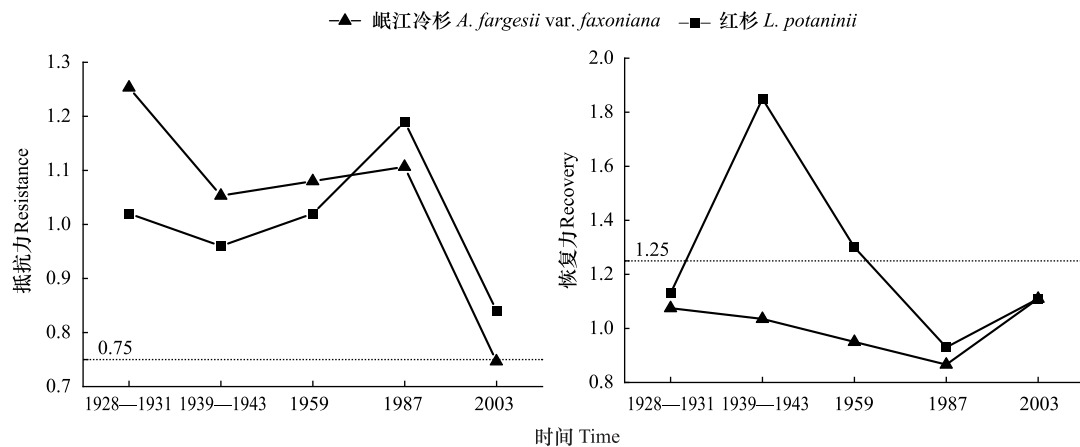


图5 岷江冷杉和红杉的在严重干旱年份的抵抗力和恢复力

Fig.5 Resistance and recovery of *A. fargesii* var. *faxoniana* and *L. potaninii* in severe drought years

2.5 年轮指数与气候因子的相关关系

岷江冷杉年轮指数与前一年10月和11月、当年7月平均温度呈显著正相关($P < 0.05$),与当年6月平均温度呈极显著正相关($P < 0.01$),与当年7月和9月最低温度呈显著正相关($P < 0.05$),与前一年9—11月,当年3月、4月、6月和9月帕尔默干旱指数呈显著负相关($P < 0.05$),与前一年12月、1月、2月和5月帕尔默干旱指数呈极显著负相关($P < 0.01$)(图6)。红杉与当年1月和7月最高温度呈显著负相关($P < 0.05$),与当年1月和7月的降水量呈显著正相关($P < 0.05$),与当年7月的帕尔默干旱指数呈显著正相关($P < 0.05$)(图6)。岷江冷杉的径向生长与温度表现出更多的正相关,在前一年冬季和生长季相关性均达到了显著;红杉则与生长季前和生长季的高温呈显著负相关,生长季前和生长季降水呈显著正相关。这表明温度是限制林线岷江冷杉径向生长的主要气候因素,而限制红杉径向生长的主要气候因素是降水。

3 讨论

3.1 影响林线岷江冷杉和红杉径向生长的主要气候因子

岷江冷杉年轮指数与前一年10月和11月的月平均气温呈显著正相关($P < 0.05$)(图6),该研究结果进一步证实了温度是限制林线树木径向生长的主要因素。前一年生长季末适宜的温度有利于光合产物积累,为下一年树木生长创造出充足的物质条件^[26]。温暖的冬季则有利于树木完成正常的生理代谢活动,避免活性组织遭受冻伤(形成层的初始细胞、叶组织等),保证来年树木生长的潜力^[40—41]。当冬季温度偏低时,植物叶细胞组织可能会脱水,土壤长时间冻结可能会导致植物根系部分组织死亡,造成来年树木光合作用减弱和生长季缩短^[42]。岷江冷杉的径向生长与当年7月平均温度和7月最低温度呈显著正相关($P < 0.05$),与当年6月平均温度呈极显著正相关($P < 0.01$)(图6)。岷江冷杉径向生长与生长季温度呈显著正相关的结果与李宗善等^[43]在川西卧龙,郭滨德等^[44]在川西九寨沟,以及赵志江等^[31]在王朗自然保护区的研究结论一致。在川西林线区域,6月和7月是岷江冷杉的主要生长季,温度的升高可以促进树木的光合作用,进而可以为树木提供充足的养分,从而有利于其生长^[45]。岷江冷杉的径向生长与9月最低温度呈显著正相关($P < 0.05$)(图6),9月末已接近其生长季末期,生长季末最低温度的升高会改变植物物候,延长生长季的时间^[46]。

与温度升高促进岷江冷杉径向生长不同的是,红杉的径向生长则受到增温的抑制作用。树木的径向生长与温度的显著负相关,月降水量的正相关,则认为树木径向生长受干旱胁迫的影响^[47—48]。本研究中红杉的径向生长受1月和7月干旱胁迫的不利影响,说明其径向生长受春季和生长季降水的限制。7月光照辐射强烈,温度的升高会加剧林线环境下土壤水分蒸发和植被的蒸腾作用,造成树木的水分供应不足,进而会抑制树

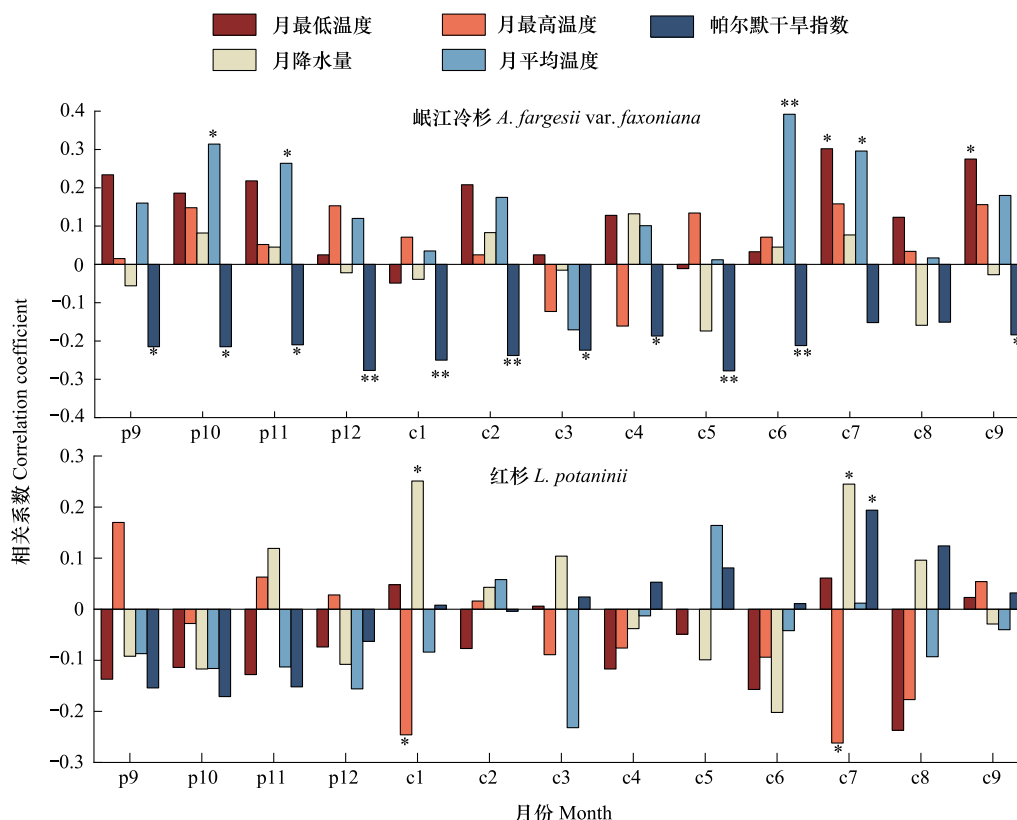


图6 年轮指数与月气候因子的相关性

Fig.6 Correlations between tree-ring indices and monthly climate factors

* 表示显著相关 ($P < 0.05$); ** 表示极显著相关 ($P < 0.01$); p 表示前一年; c 表示当年

木的径向生长^[49]。

3.2 岷江冷杉和红杉的生长分异现象

干旱胁迫造成树木径向生长与增温发生分异这一现象,广泛的分布于北半球的高纬度、高海拔区域,以气候寒冷,区域气候暖干化趋势明显的区域最为突出^[6]。例如,Lloyd 等^[50]对阿拉斯加地区的 8 个林线样点研究发现,除湿润地区外,其余样点的树木径向生长在 1950 年均出现了下降,从而推断升温引起的干旱胁迫是导致树木生长分异的主要原因。在本研究中,年平均温度与岷江冷杉和红杉的年轮指数间共变趋势的分析表明:岷江冷杉年轮指数在 20 世纪 90 年代中期之后随年平均温度的逐渐升高呈增长趋势,但红杉年轮指数与年平均温度之间未表现出共变趋势,其径向生长与增温表现出相反趋势(图 2)。此外,岷江冷杉 1995—2019 年与 1954—1994 年标准年表年轮指数的比较中,岷江冷杉的径向生长显著增大(表 3)。高海拔树木径向生长随温度的升高而加快的结论在青藏高原的一些区域上也得到了印证^[24,51—53]。结合红杉年轮指数与月气候因子的相关性分析结果,红杉与年均温的分异现象可能是由于干旱胁迫抑制了其径向生长。干旱胁迫会通过降低细胞分裂速率从而限制树木生长,通过减少光合作用和可用于次生生长的可溶性糖而间接限制树木生长^[54]。随着水分有效性减少,缺水引起的干旱胁迫会导致树木径向生长提前停止,细胞大小和管腔直径减小,细胞产量降低^[55],从而导致窄轮的出现。

3.3 岷江冷杉和红杉的生长衰退

岷江冷杉和红杉的衰退事件可以从径向生长的历史变化中判定。岷江冷杉在 1811—1818 年间和 1835—1841 年间,红杉在 1812—1818 年间和 1836—1845 年间的发生 2 次生长衰退(图 3)。喻树龙等^[56]重建了川西马尔康 7 月平均气温,在 1787—1850 年间,马尔康地区的 7 月平均气温明显偏低。李宗善等^[25]

利用川西林线区域高山柏(*Sabina squamata*)年轮资料重建过去 200 年的夏季温度,表明 1810—1850 年之间为该区的极寒冷时期。青藏高原东部普若岗日冰芯亦表明了 1810—1850 年间为极寒冷时期^[57]。本研究中,两个树种的衰退发生时期与以往气候重建的寒冷时期是一致的,其生长衰退应都归因于该寒冷时期的低温。除了共同的衰退年份时期,红杉在 1661—1668、1711—1720、1749—1754、1783—1789、1857—1865、1903—1910 和 2011—2019 等年份间亦发生了生长衰退(图 3)。马尔康地区 7 月份气候重建研究结果发现在 1624—1675、1705—1757、1773—1786、1851—1868、1893—1919 和 2011—2014 等年份间,气候明显偏暖^[56],该重建结果的偏暖时间与本研究中红杉发生生长衰退的时间基本吻合。结合气候因子与红杉年轮指数相关性分析的结果,林线区域发生的干旱胁迫可能是红杉生长衰退发生的主要原因。

3.4 岷江冷杉和红杉应对干旱的抵抗力和恢复力差异

川西马尔康地区的严重干旱年份为 1928—1932、1939—1943、1959、1987 和 2003 年,这些年份中岷江冷杉和红杉的年轮指数均保持相对稳定,且两个树种的抵抗力均大于 0.75(图 5),这表明其径向生长并未受到严重干旱事件干扰。随着 20 世纪 90 年代的持续增温,岷江冷杉的恢复力有所增强,而抵抗力相比升温前下降明显;红杉的抵抗力和恢复力相比升温前均呈下降的趋势(图 5)。升温促进林线了岷江冷杉径向生长,但加速生长引起的过度消耗可能是导致岷江冷杉抵抗力下降的主要原因,而升温带来的适宜的生境可能使得岷江冷杉恢复力趋于增强。

红杉的抵抗力和恢复力相比升温前均呈下降趋势,这可能是由于升温使得位于冷杉林线之上红杉的生境愈加干燥,其抵抗严重干旱事件及在严重干旱事件后的恢复力趋于下降。Longo 等^[58]研究发现,较干燥地区的森林对极端干旱的抵抗力较低。红杉在 1928—1932、1939—1943 和 1959 等年份的抵抗力均低于岷江冷杉的结果与 Longo 等的结论一致,但不同的观点则认为长期生长在干旱环境中的树木具备维持树木生理生长的适应能力,相对比湿润地区的树木,其抗旱能力更强^[59]。在 1987 年和 2003 年,岷江冷杉的抵抗力低于同时期红杉的抵抗力。可能有两方面原因,一方面,岷江冷杉快速生长可能会带来生理消耗;另一方面,红杉喜光、耐严寒的生物学特性可能使其抗逆性更强,这也可能是红杉的恢复力在严重干旱事件中均优于岷江冷杉的原因。

4 结论

林线岷江冷杉的径向生长主要受温度条件限制,红杉径向生长的主要限制因素是降水。近几十年的升温明显的促进了岷江冷杉的径向生长,使得岷江冷杉应对严重干旱事件的恢复力有所增强,而抵抗力相比升温前下降明显。与之相反,红杉的径向生长则呈现出下降的趋势,与年均温的升高表现出明显的分异,对严重干旱事件的抵抗力和恢复力相比升温前均呈现出下降的趋势。从长时间尺度来看,1800—2019 年间岷江冷杉出现生长衰退 2 次,红杉出现生长衰退 5 次,相同的时间内,红杉的生长衰退频率高于岷江冷杉。综上所述,在未来气候变化的背景下,温度适度的升高可能会促进林线处岷江冷杉的径向生长,但会给红杉的径向生长带来更多的不利因素。本研究从气候对树木径向生长影响的角度推断了未来增温可能会对林线岷江冷杉和红杉带来的影响,但未考虑到气候变化的复杂性及树木的适应机制等因素可能带来的影响,因此,大范围和多角度的探索其背后的响应机制有待深入研究。

参考文献(References):

- [1] 朱建华, 侯振宏, 张治军, 罗云建, 张小全. 气候变化与森林生态系统: 影响、脆弱性与适应性. 林业科学, 2007, 43(11): 138-145.
- [2] 刘国华, 傅伯杰. 全球气候变化对森林生态系统的影响. 自然资源学报, 2001, 16(1): 71-78.
- [3] Wilson R, D'Arrigo R, Buckley B, Buntgen U, Esper J, Frank D, Luckman B, Payette S, Vose R, Youngblut D. A matter of divergence: tracking recent warming at hemispheric scales using tree ring data. Journal of Geophysical Research, 2007, 112(D17): D17103.
- [4] Jacoby G C, D'Arrigo R D. Tree ring width and density evidence of climatic and potential forest change in Alaska. Global Biogeochemical Cycles, 1995, 9(2): 227-234.

- [5] D'Arrigo R D, Kaufmann R K, Davi N, Jacoby G C, Laskowski C, Myneni R B, Cherubini P. Thresholds for warming-induced growth decline at elevational tree line in the Yukon Territory, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18(3): GB3021.
- [6] 盖学瑞, 于大炮, 王守乐, 贾翔, 吴健, 周旺明, 周莉, 代力民. 树轮-气候“分异问题”形成机制的研究进展. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3273-3280.
- [7] 高琳琳, 勾晓华, 邓洋, 张芬, 方克艳. 树轮气候学中分异现象的研究进展. *冰川冻土*, 2011, 33(2): 453-460.
- [8] Hart S J, Laroque C P. Searching for thresholds in climate-radial growth relationships of Engelmann spruce and subalpine fir, Jasper National Park, Alberta, Canada. *Dendrochronologia*, 2013, 31(1): 9-15.
- [9] Lamarche Jr V C, Graybill D A, Fritts H C, Rose M R. Increasing atmospheric carbon dioxide: tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science*, 1984, 225(4666): 1019-1021.
- [10] 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.
- [11] Esper J, Frank D. Divergence pitfalls in tree-ring research. *Climatic Change*, 2009, 94(3/4): 261-266.
- [12] 张先亮, 何兴元, 陈振举, 崔明星, 黎娜. 大兴安岭山地樟子松径向生长对气候变暖的响应——以满归地区为例. *应用生态学报*, 2011, 22(12): 3101-3108.
- [13] 于健, 陈佳佳, 孟盛旺, 周华, 周光, 高露双, 王永平, 刘琪璟. 长白山群落交错带长白松和鱼鳞云杉径向生长对气候变暖的响应. *应用生态学报*, 2021, 32(1): 46-56.
- [14] 石仁娜·加汗, 张同文, 喻树龙, 姜盛夏, 许仲林. 天山不同海拔雪岭云杉径向生长对气候变化的响应. *干旱区研究*, 2021, 38(2): 327-338.
- [15] 郭明明, 张远东, 王晓春, 刘世荣. 川西米亚罗林区主要树木生长对气候响应的差异. *应用生态学报*, 2015, 26(8): 2237-2243.
- [16] Zhang T W, Zhang R B, Jiang S X, Bagila M, Ainur U, Yu S L. On the ‘divergence problem’ in the Alatau Mountains, Central Asia: A study of the responses of schrenk spruce tree-ring width to climate under the recent warming and wetting trend. *Atmosphere*, 2019, 10(8): 473.
- [17] Dai A G. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 2013, 3(1): 52-58.
- [18] 朱教君, 李凤芹. 森林退化/衰退的研究与实践. *应用生态学报*, 2007, 18(7): 1601-1609.
- [19] Amoroso M M, Daniels L D, Larson B C. Temporal patterns of radial growth in declining *Austrocedrus chilensis* forests in Northern Patagonia: the use of tree-rings as an indicator of forest decline. *Forest Ecology and Management*, 2012, 265: 62-70.
- [20] Williams A P, Allen C D, Macalady A K, Griffin D, Woodhouse C A, Meko D M, Swetnam T W, Rauscher S A, Seager R, Grissino-Mayer H D, Dean J S, Cook E R, Gangodagamage C, Cai M, McDowell N G. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, 2013, 3: 292-297.
- [21] Huang M T, Wang X H, Keenan T F, Piao S L. Drought timing influences the legacy of tree growth recovery. *Global Change Biology*, 2018, 24(8): 3546-3559.
- [22] Gao S, Liu R S, Zhou T, Fang W, Yi C X, Lu R J, Zhao X, Luo H. Dynamic responses of tree-ring growth to multiple dimensions of drought. *Global Change Biology*, 2018, 24(11): 5380-5390.
- [23] 丁一汇, 张莉. 青藏高原与中国其他地区气候突变时间的比较. *大气科学*, 2008, 32(4): 794-805.
- [24] Li Z S, Keyimu M, Fan Z X, Wang X C. Climate sensitivity of conifer growth doesn't reveal distinct low-high dipole along the elevation gradient in the Wolong National Natural Reserve, SW China. *Dendrochronologia*, 2020, 61: 125702.
- [25] 李宗善, 刘国华, 傅伯杰, 张齐兵, 胡婵娟, 罗淑政. 利用树木年轮宽度资料重建川西米亚罗地区过去 200 年夏季温度的变化. *第四纪研究*, 2011, 31(3): 522-534.
- [26] 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.
- [27] 靳翔, 徐庆, 刘世荣, 姜春前. 川西亚高山岷江冷杉和铁杉年轮对气候因子的响应. *林业科学*, 2013, 49(1): 21-26.
- [28] 郭滨德, 张远东, 王晓春. 川西高原不同坡向云、冷杉树轮对快速升温的响应差异. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 354-364.
- [29] 张萌, 石松林, 石春明, 白海, 李宗善, 彭培好. 川西高原 4 种典型针叶树径向生长对气候因子的响应. *生态学杂志*, 2021, 40(7): 1947-1957.
- [30] 郭明明, 张远东, 王晓春, 黄泉, 杨素香, 刘世荣. 升温突变对川西马尔康树木生长的影响. *生态学报*, 2015, 35(22): 7464-7474.
- [31] 赵志江, 郭文霞, 康东伟, 崔莉, 赵联军, 李俊清. 川西亚高山岷江冷杉和紫果云杉径向生长对气候因子的响应. *林业科学*, 2019, 55(7): 1-16.
- [32] Zhang Y D, Guo M M, Wang X C, Gu F X, Liu S R. Divergent tree growth response to recent climate warming of *Abies faxoniana* at alpine treelines in east edge of Tibetan Plateau. *Ecological Research*, 2018, 33(2): 303-311.
- [33] 彭钟通, 郭明明, 张远东, 顾峰雪, 邵辉, 刘世荣. 升温突变对川西道孚林线川西云杉和鳞皮冷杉生长的影响. *生态学报*, 2021, 41(20): 8202-8211.

- [34] 缪宁, 刘世荣, 史作民, 喻泓, 刘兴良. 川西亚高山红桦-岷江冷杉林优势种群的空间格局分析. 应用生态学报, 2009, 20(6): 1263-1270.
- [35] 郭宁, 邢韶华, 姬文元, 崔国发, 汪明, 薛樵, 蒋先敏. 川西米亚罗林区冷杉林群落特征与生态因子的关系. 生态学杂志, 2010, 29(6): 1054-1060.
- [36] 管中天, 陈尧. 红杉(*Larix potaninii*)林生态学特性的初步研究. 林业科学, 1987, 23(zj1): 99-106.
- [37] 李广起, 白帆, 桑卫国. 长白山红松和鱼鳞云杉在分布上限的径向生长对气候变暖的不同响应. 植物生态学报, 2011, 35(5): 500-511.
- [38] Nowacki G J, Abrams M D. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. Ecological Monographs, 1997, 67(2): 225-249.
- [39] Lloret F, Keeling E G, Sala A. Components of tree resilience: Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. Oikos, 2011, 120(12): 1909-1920.
- [40] 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.
- [41] 姜庆彪, 赵秀海, 高露双, 王晓明, 王雨茜. 不同径级油松径向生长对气候的响应. 生态学报, 2012, 32(12): 3859-3865.
- [42] 袁玉江, 李江凤. 天山乌鲁木齐河源 450a 冬季温度序列的重建与分析. 冰川冻土, 1999, 21(1): 64-70.
- [43] 李宗善, 刘国华, 张齐兵, 胡婵娟, 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.
- [44] 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): 895-904.
- [45] 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, 19(1): 81-89.
- [46] 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, 20(2): 447-454.
- [47] Lyu L, Zhang Q B, Pellatt M G, Büntgen U, Li M H, Cherubini P. Drought limitation on tree growth at the Northern Hemisphere's highest tree line. Dendrochronologia, 2019, 53: 40-47.
- [48] 吴普, 王丽丽, 黄磊. 五个中国特有针叶树种树轮宽度对气候变化的敏感性. 地理研究, 2006 25(1): 43-52.
- [49] 黄小梅, 肖丁木, 秦宁生. 基于树轮宽度的澜沧江源区干旱重建. 干旱区研究, 2019, 36(2): 280-289.
- [50] Lloyd A H, Fastie C L. Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. Climatic Change, 2002, 52(4): 481-509.
- [51] Wang W Z, Jia M, Wang G X, Zhu W Z, McDowell N G. Rapid warming forces contrasting growth trends of subalpine fir (*Abies fabri*) at higher- and lower-elevations in the eastern Tibetan Plateau. Forest Ecology and Management, 2017, 402: 135-144.
- [52] Panthi S, Bräuning A, Zhou Z K, Fan Z X. Growth response of *Abies georgei* to climate increases with elevation in the central Hengduan Mountains, southwestern China. Dendrochronologia, 2018, 47: 1-9.
- [53] Liang H X, Huang J G, Ma Q Q, Li J Y, Wang Z, Guo X L, Zhu H X, Jiang S W, Zhou P, Yu B Y, Luo D W. Contributions of competition and climate on radial growth of *Pinus massoniana* in subtropics of China. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 274: 7-17.
- [54] He M H, Yang B, Wang Z Y, Bräuning A, Pourtahmasi K, Oladi R. Climatic forcing of xylem formation in Qilian juniper on the northeastern Tibetan Plateau. Trees, 2016, 30(3): 923-933.
- [55] Vieira J, Carvalho A, Campelo F. Tree growth under climate change: evidence from xylogenesis timings and kinetics. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 90.
- [56] 喻树龙, 袁玉江, 魏文寿, 张同文, 尚华明, 陈峰. 川西马尔康 7 月平均气温的重建及其气候周期信号检测. 高原气象, 2012, 31(1): 193-200.
- [57] 姚檀栋, 秦大河, 徐柏青, 杨梅学, 段克勤, 王宁练, 王有清, 侯书贵. 冰芯记录的过去 1000 a 青藏高原温度变化. 气候变化研究进展, 2006, 2(3): 99-103.
- [58] Longo M, Knox R G, Levine N M, Alves L F, Bonal D, Camargo P B, Fitzjarrald D R, Hayek M N, Restrepo-Coupe N, Saleska S R, da Silva R, Stark S C, Tapajos R P, Wiedemann K T, Zhang K, Wofsy S C, Moorcroft P R. Ecosystem heterogeneity and diversity mitigate Amazon forest resilience to frequent extreme droughts. New Phytologist, 2018, 219(3): 914-931.
- [59] Helman D, Lensky I M, Yakir D, Osem Y. Forests growing under dry conditions have higher hydrological resilience to drought than do more humid forests. Global Change Biology, 2017, 23(7): 2801-2817.