

DOI: 10.20103/j.stxb.202211143280

彭新华, 杨绕琼, 尹云丽, Shankar Panthi, 徐同良, 付培立, 格桑, 范泽鑫. 滇西北白马雪山高山松 (*Pinus densata*) 径向生长对气候因子的响应. 生态学报, 2023, 43(21): 8884-8893.

Peng X H, Yang R Q, Yin Y L, Shankar Panthi, Xu T L, Fu P L, Ge S, Fan Z X. Radial growth response of *Pinus densata* to climate factors in the Baima Snow Mountain, Northwest Yunnan. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(21): 8884-8893.

滇西北白马雪山高山松 (*Pinus densata*) 径向生长对气候因子的响应

彭新华^{1,2}, 杨绕琼¹, 尹云丽^{1,3}, Shankar Panthi¹, 徐同良^{1,2}, 付培立^{1,4}, 格桑⁵, 范泽鑫^{1,4,*}

1 中国科学院西双版纳热带植物园, 热带森林生态学重点实验室, 勐腊 666303

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 云南大学生态与环境学院, 昆明 650091

4 云南哀牢山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 景东 676209

5 云南白马雪山国家级自然保护区管护局, 香格里拉 674400

摘要: 滇西北是我国西南地区气候变化最为显著的地区之一, 过去几十年来气候呈现快速变暖趋势。高山松 (*Pinus densata*) 是该地区主要的针叶树种, 研究高山松径向生长对气候因子的响应, 有助于深入认识该地区亚高山针叶林对气候变化的适应能力。在滇西北白马雪山 1 hm² 永久样地内采集了 161 棵高山松树木样芯 (322 个), 运用传统树木年轮学原理及方法, 建立高山松年轮宽度差值年表, 分析年表与样地附近气象站 1957—2020 年气候因子的相关性。结果表明: 1) 高山松的径向生长与冬季及春季 (前一年 11 月至当年 4 月) 温度呈正相关关系, 与当年 5 月份最高温度和平均温度呈负相关; 2) 高山松径向生长与当年 4—6 月降水量显著正相关, 与 5 月相对湿度呈正相关, 与 5—8 月标准化降水蒸散指数 (SPEI6) 呈正相关; 3) 滑动相关分析表明, 白马雪山高山松径向生长-气候关系不稳定, 冬季温度对高山松生长的限制作用在减弱, 说明冬季低温限制在一定程度上解除; 而夏秋季温度对高山松径向生长的相关性由弱的负相关转为近年来的显著正相关; 对夏季相对湿度和标准化降水蒸散指数的敏感性降低。研究结果可为探讨气候变化下高山松自然林的生长动态提供参考。

关键词: 树木年轮; 生长-气候响应; 白马雪山; 高山松

Radial growth response of *Pinus densata* to climate factors in the Baima Snow Mountain, Northwest Yunnan

PENG Xinhua^{1,2}, YANG Raoqiong¹, YIN Yunli^{1,3}, Shankar Panthi¹, XU Tongliang^{1,2}, FU Peili^{1,4}, GE Sang⁵, FAN Zexin^{1,4,*}

1 Chinese Academy of Sciences Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 School of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650091, China

4 Ailaoshan Station of Subtropical Forest Ecosystem Studies, Jingdong 676209, China

5 Baima Snow Mountain National Nature Reserve Authority in Yunnan, Shangri-la 674400, China

Abstract: Northwest Yunnan is one of regions undergoing significant climate change in southwestern China and has

基金项目: 国家自然科学基金国际 (地区) 合作项目 (31861133007); 云南省“万人计划”项目 (YNWR-QNBJ-2019-190)

收稿日期: 2022-11-14; **网络出版日期:** 2023-06-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fanzexin@xtbg.org.cn

experienced fast warming in the past decades. *Pinus densata* is a coniferous species that mainly dominates the south-facing slopes in this region. Studying the response of radial growth of *P. densata* to climate factors is of importance for understanding the adaptation of subalpine coniferous forests to climate change. A total number of 322 cores from 161 trees were collected in one hectare permanent forest plot in the Baima Snow Mountain. Tree ring-width residual chronology was developed by using standard dendrochronology techniques. To determine the key climate factors limiting the radial growth of *P. densata*, correlation coefficients between ring-width chronology and monthly climate data were calculated during 1957—2020. The results showed that radial growth of *P. densata* was positively correlated with temperature in winter and spring from November of the previous year to April of the current year. Meanwhile, ring-width index also negatively correlated with the maximum and average temperature in May of the current year. The radial growth of *P. densata* was positively correlated with precipitation April-May, relative humidity in May, and standardized precipitation- evapotranspiration index (SPEI6) during May-August. Moving correlation analysis revealed an unstable responses of *P. densata* radial growth to climatic factors. The influences of winter temperature on the growth of *P. densata* were weakened during the past decades, which implied that to some extent *P. densata* growth might benefit from regional winter warming. The influence of summer and autumn temperatures on radial growth of *P. densata* shifted from weakly negative to significantly positive in recent years. Moreover, the sensitivity of the radial growth of *P. densata* to relative humidity and SPEI6 during summer months were diminished during recent decades. These results can provide a reference for studying the growth dynamics of subalpine pine natural forests under climate change.

Key Words: tree ring; growth-climate response; Baima Snow Mountain; *Pinus densata*

自工业革命以来,气候变化已经对人类和自然系统产生了广泛的影响。IPCC 第六次评估报告指出,1970 年以来,陆地生物圈的变化与全球变暖一致,包括气候带的移动及生长季的延长^[1]。近几十年来,全球范围极端气候事件频发,如极端干旱、热浪、降雪、冻害等^[2-3]。森林作为陆地生态系统的主体,是一个巨大的陆地碳汇^[4],具有很高的生产力和物种多样性,在维持全球碳水循环以及减缓气候变化方面起到重大作用^[5]。然而,在全球变暖背景下,气候变化对森林生态系统产生了深刻的影响,如生物多样性的丧失、物种分布区以及生态系统结构和功能的改变等^[6]。因此,研究陆地生态系统对全球气候变化的响应和适应策略,尤其是研究森林生态系统树木生长对气候变化的响应,有助于预测森林的动态变化,为妥善应对和减缓气候变化提供科学依据^[7,8]。

树木年轮具有分布范围广、分辨率高、定年准确、复本易得等诸多特点^[9],且树木年轮的宽窄能够真实地记录下每年有利或不利的的气候因素^[10],因此树木年轮资料记录了气候与环境的变化信息,被广泛应用于古气候和古环境的重建,成为气候环境变化的重要代用资料之一^[10]。同时树轮记录了树木历年的生长动态及其对气候变化的响应,可用于研究和预测未来气候变化及其对生态系统的影响。树木的生长与立地环境密切相关并受多种气候因子的综合影响。树木年轮的宽窄与温度、降水、太阳辐射、CO₂浓度等气候因子有着复杂的相关关系^[11]。树木生长在不同的环境梯度上对当地气候变化和长期气候趋势有不同的响应,在较高海拔和高纬度地区,树木生长通常受到低温的限制^[12],气温升高将促进树木生长和森林生产力^[13-14]。

横断山区针叶树种极其丰富,是重要的高海拔林区,也是生物多样性热点地区^[15-16],具有巨大的树轮气候研究潜力^[17]。近年来,在我国西部高海拔森林开展了树木生长和气候响应的研究,包括整个青藏高原^[18]及其南部^[19]、东南部^[20]、西藏东北部^[21]和四川西部^[22]。大量研究表明,横断山区树木径向生长对气候变化敏感,对气候因子的响应也存在一定的差异。在受温度限制的横断山脉高海拔森林生态系统中,树木径向生长受益于气温升高^[17,23],而低海拔地区树木的径向生长受到春季水分有效性的限制^[23]。在尼泊尔喜马拉雅山脉中部的研究发现,高海拔喜马拉雅云杉(*Picea smithiana*)的径向生长强烈地受到春季水分可用性的限制^[24],而气候变暖引起的干旱胁迫并没有限制青藏高原东南湿润地区森林的生长^[25]。此外,普达措国家

公园四种针叶树种(大果红杉 *Larix potaninii* var. *macrocarpa*、长苞冷杉 *Abies georgei*、麦吊云杉 *Picea brachytyla*、高山松 *Pinus densata*) 的径向生长对气候因子的响应存在物种特异性^[26], 丽江玉龙雪山云南松 (*Pinus yunnanensis*) 和丽江云杉 (*Picea likiangensis*) 的径向生长受不同气候因子的控制^[27–28]。Yang 等研究表明, 横断山脉南缘苍山冷杉 (*Abies delavayi*) 的径向生长受水分限制, 且区域暖干化导致了其长期生长速率下降^[29]。此外, Panthi 等人研究了横断山中部地区白马雪山和石卡雪山不同海拔梯度长苞冷杉 (*Abies georgei*) 径向生长与气候响应关系, 结果表明在寒冷而湿润的高海拔地区, 长苞冷杉的径向生长主要受夏季温度限制, 随海拔增高长苞冷杉径向生长对夏季温度的敏感性增强, 区域气候变暖对高海拔地区长苞冷杉的径向生长有促进作用^[30]。在石卡雪山海拔分布上限的高山松主要受前一年生长季后期、当季生长季前期温度的影响^[31]; 川西高原高山松的年轮宽度主要受 5 月份的降水影响, 树轮晚材最大密度与夏季温度有关^[32]。哈巴雪山不同海拔高山松对气候因子的响应存在差异, 且高山松径向生长与气候因子关系较为稳定^[33]。

白马雪山地处云南省西北端, 青藏高原南缘, 属于气候敏感区, 在过去几十年经历了显著的变暖趋势^[34–35]。由于地形复杂, 海拔高差大, 这一地区拥有丰富的植被类型。高山松 (*Pinus densata*) 林是该区域亚高山针叶林的重要组成部分。为评估高山松径向生长对气候变化的响应特征, 本研究在白马雪山国家级自然保护区采集高山松树轮样本, 建立树木年轮差值年表并分析了径向生长与气候因子的关系, 拟揭示: 1) 滇西北白马雪山高山松径向生长的主要限制因子; 2) 高山松生长-气候响应的动态变化。该研究有助于深入认识白马雪山高山松林对气候变化的适应能力, 为评估亚高山针叶林的健康状况及生长动态提供基础数据, 为亚高山地区自然森林应对气候变化措施提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

白马雪山国家级自然保护区 (27°25′—28°36′N, 98°47′—99°21′E) 位于横断山脉中部的迪庆藏族自治州德钦县和维西县境内, 是我国生物多样性保护且具有全球意义的关键区域之一。保护区地处“三江并流”区域, 具有独特的地形地貌和气候特征。白马雪山国家级自然保护区主峰扎拉雀尼海拔 5429 m, 最低海拔 2024 m, 相对高差高达 3389 m, 平均海拔 4000 m 以上, 处于低纬度高海拔地带, 属于寒温带山地季风气候, “立体”和季风两大气候特征显著, 气候随海拔的升高而变化^[36], 形成包括森林、草甸、荒漠、高原湿地等丰富多样的生态系统类型, 因此拥有极为丰富的生物资源^[37]。采样点位于白马雪山国家级自然保护区叶日村附近 (28°22′N, 99°08′E), 海拔 3455 m。德钦气象站的气象数据 (1957—2020 年) 显示, 白马雪山地区雨热同期, 年平均气温为 5.6 °C, 最热月份 7 月平均温度为 12.7 °C, 最冷月份 1 月的平均气温为 -2.2 °C, 温度显著升高, 年平均降水量为 639.7 mm, 夏季降水量较大, 年平均日照时长 1965.4 h, 年平均相对湿度为 70.4%, 1957—2020 年相对湿度有所降低, 降水量及标准化降水蒸散指数 (SPEI6) 无明显的变化趋势 (图 1、图 2)。

1.2 树轮样品采集及年表建立

2021 年 9 月, 在白马雪山国家级自然保护区叶日村附近已建立的 1 hm² 永久性样地内 (28°38′N, 98°13′E) 进行树芯采集, 选择样地内年龄较大、健康的高山松, 使用内径为 5.15 mm 的生长锥在胸高 (约 1.3 m) 处进行采样, 每棵树钻取 2 根样芯, 放置在塑料管内进行编号并封存。

本研究遵循标准的树木年代学技术进行样品制备、年表制作及交叉定年^[38]。将野外采集的样芯带回实验室进行固定自然风干, 随后将样芯固定在木质样品槽内, 依次使用 220、600、1000、1200、1500、2000 目的砂纸进行打磨, 部分年轮宽度太窄的样芯继续使用 2500 和 3000 目的砂纸进行打磨, 直至年轮在显微镜下清晰可见。在连接了树木年轮测量仪 LITABTM6 (Rinntech, 精度 0.001 mm) 的体视显微镜 (Leica M50) 下测量年轮宽度, 通过视觉曲线匹配和统计检验 (符号检验和 t 检验), 使用 TSAP-Win 软件 (Rinn, 2003) 进行交叉定年, 舍弃采样时严重破碎、腐芯以及与主序列相关性差的树芯进行进一步分析, 共完成了 161 棵 (322 芯) 年轮宽度序列的交叉定年。在 R 语言软件 *dplR* 包中采用“双重去趋势”法 (负指数函数及样条函数) 去趋势, 并将

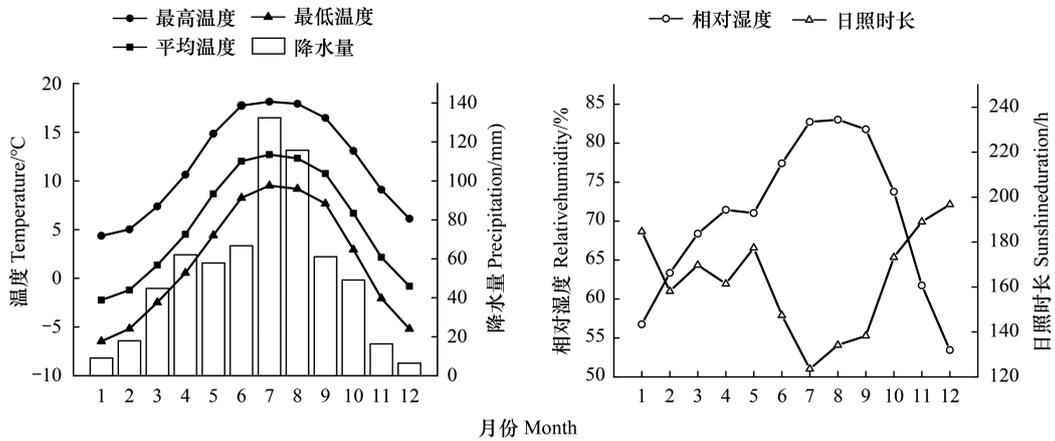


图 1 德钦气象站 1957—2020 年月气象因子的变化

Fig.1 Monthly variation of climate factors at the Deqin meteorological station during 1957—2020

T_{max} :最高温度 Maximum temperature; T_{mean} :平均温度 Mean temperature; T_{min} :最低温度 Minimum temperature; Pre:降水量 Precipitation; RH:相对湿度 Relative humidity; SSD:日照时长 Sunshine duration

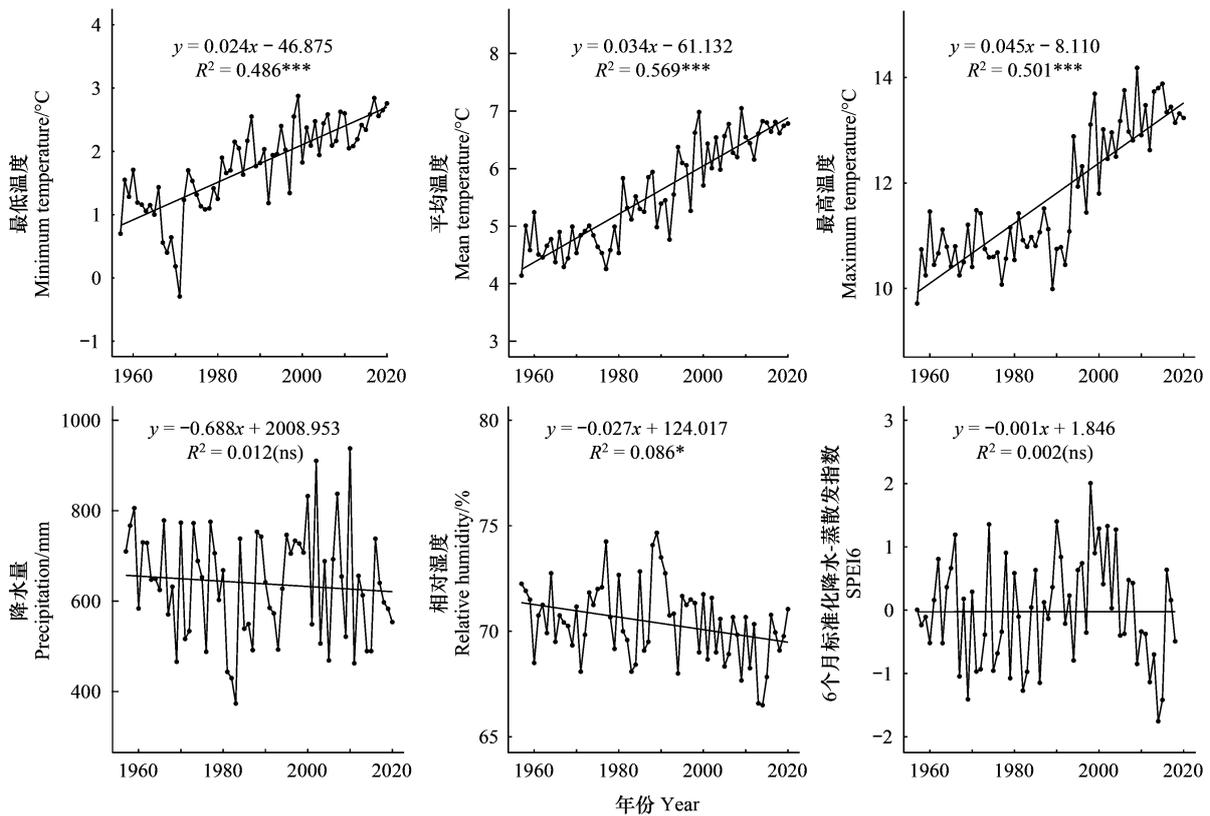


图 2 1957—2020 年德钦气象站年平均气温、降水量、相对湿度和标准化降水蒸散指数的长期变化

Fig.2 Long-term trends of annual mean temperature, precipitation, relative humidity and standardized precipitation-evapotranspiration index (SPEI6) at the Deqin meteorological station during 1957—2020

*** : $P < 0.001$; * : $P < 0.05$; ns:不显著 No significant.

原始的年轮宽度标准化为无量纲的轮宽指数(RWI)时间序列,去除树木年龄、自身遗传因素以及竞争等非气候因子对年轮宽度变化的影响。为消除自相关效应和前一年生长对树木生长信号的影响,最终建立了树木年轮宽度差值年表。

1.3 气候数据采集

部分气象数据来源于中国气象科学数据共享数据网 (<http://data.cma.cn/site/index.html>)。气象数据选择离白马雪山国家级自然保护区最近的德钦气象站 (28°29'N, 98°55'E, 海拔 3319 m, 1957—2020 年), 包括平均气温、最高气温、最低气温、降水量、相对湿度。平均标准化降水蒸散指数 (6-month standardized precipitation-evapotranspiration index, SPEI6) 数据下载自世界气候组织数据库 (<https://climexp.knmi.nl>), 经纬度 0.5°分辨率, 选取了距离研究样地最近的格点 (28.0—28.5 °N, 99.0—99.5 °E)。

1.4 数据处理

利用 bootstrap 方法计算高山松树木年轮差值年表与气候因子之间的皮尔逊相关系数, 气象数据选取 1957—2020 年时间段。考虑到树木生长对气候因子响应的滞后效应, 我们选取了上一年 8 月至当年 10 月 (15 个月) 的月尺度气象数据进行分析。用 R 语言软件 *treeclim* 包中的“*dec*”函数完成月气候响应分析和滑动相关分析。

2 结果与分析

2.1 年表统计特征分析

高山松年轮宽度标准年表的主要统计特征表明: 高山松年表长度为 114 a (1908—2021 年), 平均生长速率为 1.315 mm/a, 一阶自相关系数 (AR1) 为 0.388, 说明高山松当年生长受前一年的影响较小。年表标准差 (SD) 为 0.25, 平均敏感度为 0.224, 表明年表包含的信息较为丰富。树间、树芯间及序列间相关系数分别为 0.390、0.639、0.391, 而树轮宽度指数的样本总体代表性 (EPS) 达 0.993 (大于推荐阈值 0.85), 信噪比 (SNR) 为 146.279, 说明不同树木之间生长年际变化一致性较好, 年表的质量较高, 可以代表该研究区域高山松生长的总体特征, 且包含了较多的气候信息 (表 1)。

表 1 滇西北高山松年轮宽度标准年表的主要统计特征

Table 1 Statistics of tree-ring width standard chronologies of *Pinus densata* in the Baima Snow Mountain, Northwest Yunnan

统计特征 Statistical characteristics		统计特征 Statistical characteristics	
起止时间 Chronology span	1908—2021	序列间相关系数 Inter-series correlation	0.391
平均生长速率 Average growth rate (mm/a)	1.315	样芯间相关系数 Inter-core correlation	0.639
标准差 Standard deviation (SD)	0.250	树间相关系数 Inter-tree correlation	0.390
平均敏感度 Mean sensitivity (MS)	0.224	信噪比 Signal-to-noise ratio (SNR)	146.279
一阶自相关系数 First-order autocorrelation (AR1)	0.388	样本总体代表性 Expressed population signal (EPS)	0.993

2.2 径向生长对气候因子的响应

高山松树轮差值年表与气候因子的响应分析表明 (图 3), 高山松径向生长与冬春季 (前一年 12 月至当年 3 月) 最低温度、最高温度及平均温度正相关, 其中与 2 月份的平均温度和最低温度达到显著性水平, 同时与当年 7—8 月份最低温度和平均温度呈正相关关系。高山松径向生长与当年 4—5 月降水量呈正相关关系, 与 5 月相对湿度正相关, 与当年 1 月、5—8 月的标准化降水蒸散指数 (SPEI6) 呈显著正相关关系。

2.3 高山松径向生长-气候响应的稳定性

高山松径向生长与上一年 8 月至当年 12 月气候因子 30 年滑动相关结果 (图 5) 表明, 高山松径向生长对冬春季 (前一年 11 月至当年 4 月) 温度的响应由显著

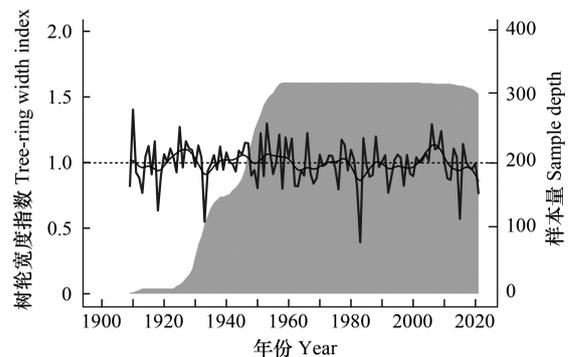


图 3 滇西北白马雪山高山松树轮宽度差值年表和样本量
Fig.3 Tree ring-width residual chronology and sample depths of *Pinus densata* in the Baima Snow Mountain, NW Yunnan

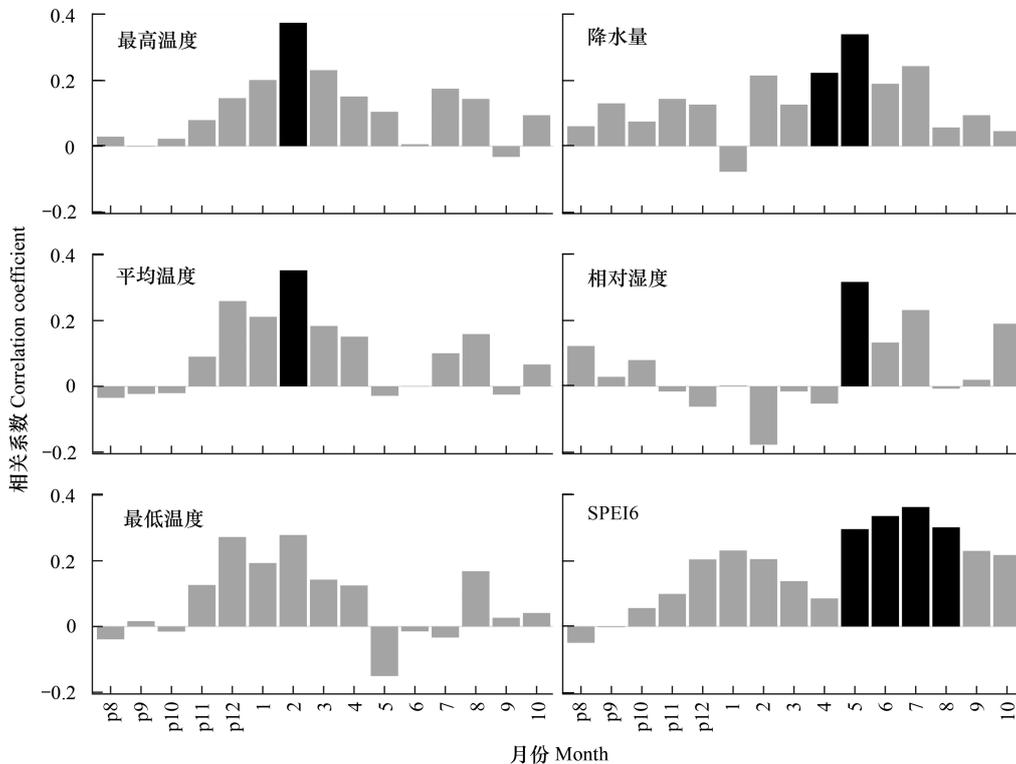


图4 白马雪山高山松树轮差值年表与气候因子的相关系数

Fig.4 Correlation coefficients between tree ring-width residual chronology of *Pinus densata* and climatic factors in the Baima Snow Mountains

P:上一年 Previous year;黑色 Black: $P < 0.05$

正相关转为不显著,而与夏季及秋季温度由负相关转为正相关。高山松与当年2—7月份降水量保持正相关,其中5月份保持显著性水平,与当年1月、8月的降水量由正相关转为显著负相关。夏秋季相对湿度由显著正相关转为不显著正相关甚至负相关。高山松径向生长对标准化降水蒸散指数(SPEI6)的响应与相对湿度相似,6—7月份转为显著正相关。

3 讨论

3.1 气候变化对高山松径向生长的影响

温度可以通过影响光合作用的时间来影响树木生理活性(如酶活性等),还可以通过调节其他环境因素间接影响树木的生长^[39]。研究表明,高山松径向生长主要受上一年冬季和生长季早期低温的限制,与2月份最高温度及平均温度达到显著性水平(图4)。该结果与普达措国家公园高山松气候响应一致^[26],在中国西南高海拔地区不同物种中也发现了相似的生长-气候响应,如冷杉^[40](*Abies georgei*)、云杉^[17](*Picea brachytyla*)、云南松^[25](*Pinus yunnanensis*)等。一方面,生长季节较高的温度有助于提高树木生长速率,另一方面冬季低温胁迫也会限制高海拔树木的生长^[41],霜冻损害和积雪覆盖程度也可以通过改变植物激素调节,延长低温休眠^[42],降低植物冬季生产力。此外,温度可以通过影响植物物候、生长季^[18]及生理过程^[43]影响树木的生长。高海拔生态系统树木的生长季一般较短^[41],生长在积雪覆盖以上的植物在冬季暴露在低温胁迫下,受到低温的限制。冬季变暖有利于高海拔针叶树种形成层活动所需热量的积累,有利于树木光合作用和有机物积累,从而增加当年的生物量^[30],而生长季的温度升高同样促进光合作用,有利于高山松的生长。此外,在高海拔的白马雪山,冬春季温度低,树木处于休眠状态,云雾会导致阳光透射量的减少及植物光合作

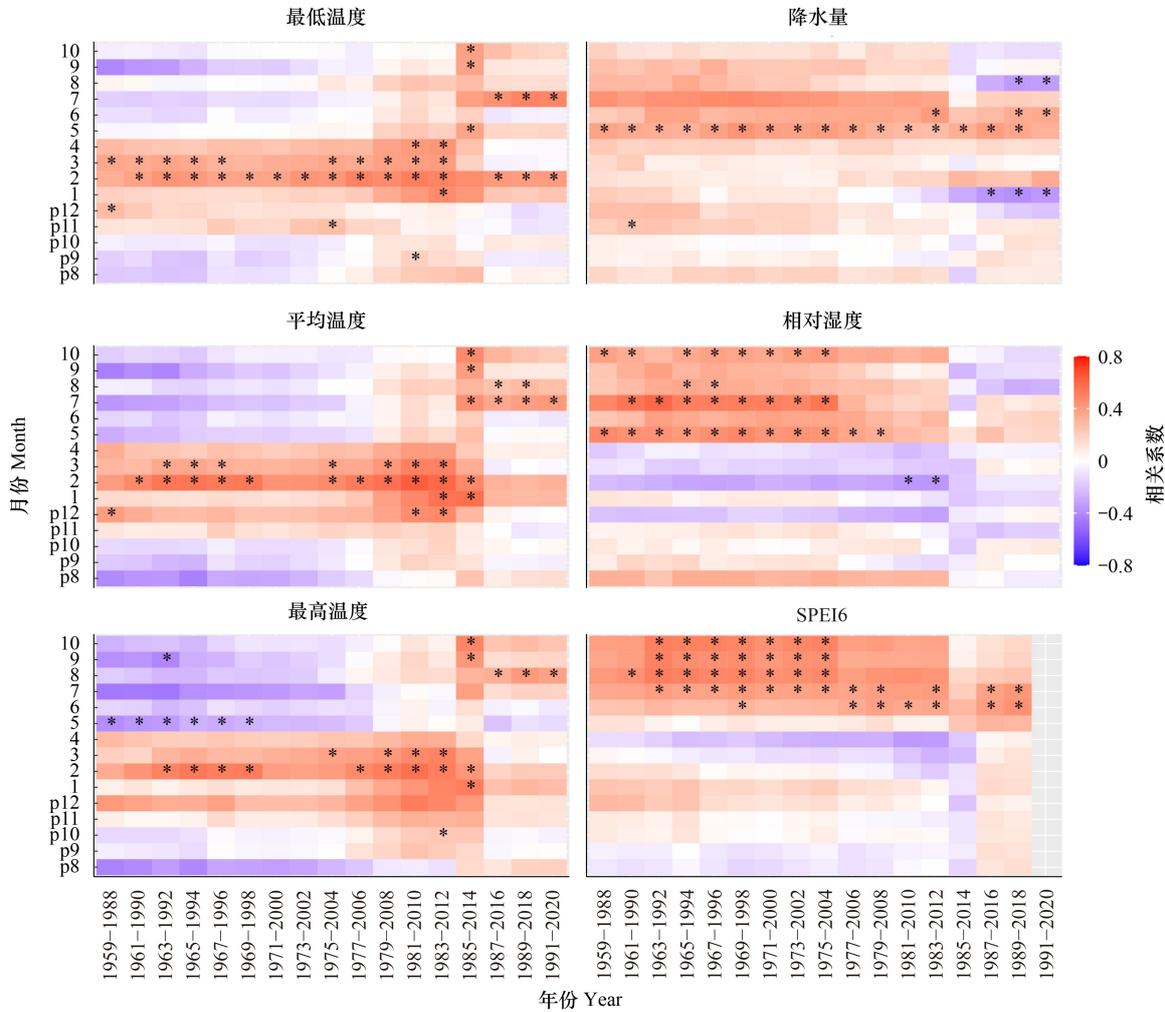


图5 白马雪山高山松年轮宽度差值年表与气候因子的滑动相关分析

Fig.5 Moving correlations between *Pinus densata* tree-ring residual chronology and climatic factors in the Baima Snow Mountains

* : $P < 0.05$

用能力的减弱,高山松的径向生长受到抑制。

本研究显示,高山松径向生长与降水及 SPEI6 正相关,对生长季前期水分有效性(降水、相对湿度)较敏感(图4)。该结果与之前在中国西南地区^[44]、横断山区^[17]、喜马拉雅地区^[24,37]的研究一致。可能原因是高山松为喜光耐旱的树种,主要分布于土壤排水良好的阳坡、半阳坡环境内,辐射和地表蒸发较大,生境较为干旱,土壤较为贫瘠浅薄。研究表明喜马拉雅高海拔喜马拉雅桦树(*Betula utilis*)的木质部生长起始时间和最大增长速率持续时间也受水分有效性控制^[45]。气候变暖的背景下,在干旱环境中,经过较长的旱季,由蒸散引起的春季水分不足,升温加剧和湿度减少可能会导致严重的水分亏缺,且树木水分状况也可以诱导形成层活动并调节生长季的长短,阻碍树木在春季的生长^[46]。此外,有研究表明冬季降水(降雪)量会影响树木的生长^[47]。尽管有研究表明夏季降水会造成土壤含水过饱和而影响根呼吸^[27],本研究显示夏季较多的降水量促进了高山松的生长,这可能是因为采样地为阳坡且坡度较大,土壤水分蒸发量较大,减小了土壤含水量饱和对其生长的抑制作用。

3.2 高山松生长-气候关系的时间动态变化

自 20 世纪 80 年代以来,横断山区冬季升温比夏季升温更快^[48]。研究表明,高山松年表与冬春季温度相关性由显著正相关转为不显著,与 Zheng 等人的研究结果一致^[47],说明冬季低温限制一定程度上解除。而夏

季与秋季的水分条件(降水、相对湿度)的相关性降低,温度由负相关转为正相关(图 5),1980 年以后的快速升温,可能对树木径向生长产生积极影响(图 2)。在青藏高原南部进行的研究也发现树木径向生长与夏季温度之间较高的相关性^[21,49-50]。在高海拔地区,温度升高打破植物休眠,延长生长季节,促进植物的光合作用,有利于植物生长^[51],在受温度限制的横断山脉高海拔森林生态系统中,树木径向生长可能受益于气温上升^[17,23]。高山松年表对冬春季水分敏感性不变,而夏秋季的水分敏感性降低,由正相关变为负相关(图 5)。从气象数据我们可以看出(图 2),1995—2010 年期间,存在升温速率变缓现象,即气候变暖速度趋于缓和,可能一定程度上缓解了夏季降水限制,夏秋季水分相关性减弱也解释该时段生长对夏秋季水分敏感性降低。从 1980 年后,日照时数开始降低,可能会影响树木的光合作用等,进而抑制树木的生长。6 月是日照总时数突然减少、降水和相对湿度增加的过渡月份(图 1)。5 月底或 6 月初夏季风开始后,夏季降水可以满足研究区域树木生长的需要(图 1)。研究表明,云量和云层厚度会影响太阳辐射,影响光合作用^[27],夏季风增加了高、中海拔地区局地低层云量和多雾天气的频率,云雾则通过减少日照总时来减少太阳辐射输入和光合有效辐射(图 1),与位于云雾凝结层以下的低海拔带相比,这可能对树木生长产生不利影响。

4 结论

高山松径向生长主要受上一年冬季和生长季早期低温的限制,可能是因为低温胁迫如霜冻损害和积雪覆盖程度等影响植物物候、生长季及光合生理过程从而限制高山松的生长,而生长季较高的温度有助于提高树木生长速率。高山松径向生长与降水及 SPEI6 正相关,对生长季前期水分有效性(降水、相对湿度)较敏感,主要可能由高山松生境较为干旱所致。高山松年表与冬春季温度相关性由显著正相关转为不显著,说明冬季低温限制一定程度上解除;而夏季与秋季的温度由负相关转为正相关,且相关性增强,支持了树木径向生长受益于生长季温度升高的假设。

参考文献(References):

- [1] IPCC. Summary for Policymakers. In: Masson-Delmotte, V., Zhai P, Pirani A, Connors S L, Péan C, Berger S, Caud N, Chen Y, Goldfarb L, Gomis M I, Huang M, Leitzell K, Lonnoy E, Matthews J B R, Maycock T K, Waterfield T, Yelekçi O, Yu R, Zhou B eds. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2021. 3-32.
- [2] Hansen J, Sato M, Ruedy R. Perception of climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(37): E2415-E2423.
- [3] Kitudom N, Fauset S, Zhou Y Y, Fan Z X, Li M R, He M J, Zhang S B, Xu K, Lin H. Thermal safety margins of plant leaves across biomes under a heatwave. Science of the Total Environment, 2022, 806: 150416.
- [4] 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, David McGuire A, 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.
- [5] Bonan G B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. Science, 2008, 320(5882): 1444-1449.
- [6] Corlett R T. Impacts of warming on tropical lowland rainforests. Trends in Ecology & Evolution, 2011, 26(11): 606-613.
- [7] Peters R L. Effects of global warming on forests. Forest Ecology and Management, 1990, 35(1/2): 13-33.
- [8] Saxe H, Cannell M G R, Johnsen Ø, Ryan M G, Vourlitis G. Tree and forest functioning in response to global warming. The New Phytologist, 2001, 149(3): 369-399.
- [9] 于大炮,周莉,代力民,王庆礼,刘明国. 树木年轮分析在全球变化研究中的应用. 生态学杂志, 2003, 22(6): 91-96.
- [10] Fritts, H. C.: Tree rings and climate. Academic Press London, 1976.
- [11] 王婷,于丹,李江凤,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.
- [12] Christian, Körner,. The cold range limit of trees. Trends in Ecology & Evolution, 2021, 36(11): 979-989.
- [13] Qi Z H, Liu H Y, Wu X C, Hao Q. Climate-driven speedup of alpine treeline forest growth in the Tianshan Mountains, Northwestern China. Global Change Biology, 2015, 21(2): 816-826.
- [14] Schurman J S, Babst F, Björklund J, Rydval M, Bače R, Čada V, Janda P, Mikolas M, Saulnier M, Trotsiuk V, Svoboda M. The climatic drivers of primary *Picea* forest growth along the Carpathian arc are changing under rising temperatures. Global Change Biology, 2019, 25(9):

- 3136-3150.
- [15] Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, da Fonseca G A B, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 2000, 403 (6772): 853-858.
- [16] Xing Y W, Ree R H. Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(17): E3444-E3451.
- [17] Fan Z X, Bräuning A, Cao K F. Annual temperature reconstruction in the central Hengduan Mountains, China, as deduced from tree rings. *Dendrochronologia*, 2008, 26(2): 97-107.
- [18] Yang B, He M H, Shishov V, Tychkov I, Vaganov E, Rossi S, Ljungqvist F C, Bräuning A, Griebinger J. New perspective on spring vegetation phenology and global climate change based on Tibetan Plateau tree-ring data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(27): 6966-6971.
- [19] Liu J J, Qin C, Kang S Y. Growth response of *Sabina tibetica* to climate factors along an elevation gradient in south Tibet. *Dendrochronologia*, 2013, 31(4): 255-265.
- [20] Lyu L X, Deng X, Zhang Q B. Elevation pattern in growth coherency on the southeastern Tibetan Plateau. *PLoS One*, 2016, 11(9): e0163201.
- [21] Liang E Y, Shao X M, Xu Y. Tree-ring evidence of recent abnormal warming on the southeast Tibetan Plateau. *Theoretical and Applied Climatology*, 2009, 98(1/2): 9-18.
- [22] Li Z S, Liu G H, Fu B J, Hu C J, Luo S Z, Liu X L, He F. Anomalous temperature-growth response of *Abies faxoniana* to sustained freezing stress along elevational gradients in China's Western Sichuan Province. *Trees*, 2012, 26(4): 1373-1388.
- [23] Fan Z X, Bräuning A, Cao K F, Zhu S D. Growth-climate responses of high-elevation conifers in the central Hengduan Mountains, southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(3): 306-313.
- [24] Panthi S, Bräuning A, Zhou Z K, Fan Z X. Tree rings reveal recent intensified spring drought in the central Himalaya, Nepal. *Global and Planetary Change*, 2017, 157: 26-34.
- [25] Shi S Y, Li J B, Shi J F, Zhao Y S, Huang G. Three centuries of winter temperature change on the southeastern Tibetan Plateau and its relationship with the Atlantic Multidecadal Oscillation. *Climate Dynamics*, 2017, 49(4): 1305-1319.
- [26] 张菊梅, 范泽鑫, 付培立, Shankar Panthi, 唐华. 普达措国家公园四种针叶树径向生长对气候因子的响应. *应用生态学报*, 2021, 32(10): 3548-3556.
- [27] 张贇, 尹定财, 田昆, 张卫国, 和荣华, 和文清, 孙江梅, 刘振亚. 玉龙雪山不同海拔丽江云杉径向生长对气候变异的响应. *植物生态学报*, 2018, 42(6): 629-639.
- [28] 杨绕琼, 范泽鑫, 李宗善, 温庆忠. 滇西北玉龙雪山不同海拔云南松(*Pinus yunnanensis*)径向生长对气候因子的响应. *生态学报*, 2018, 38(24): 8983-8991.
- [29] Yang R Q, Zhao F, Fan Z X, Panthi S, Fu P L, Bräuning A, Griebinger J, Li Z S. Long-term growth trends of *Abies delavayi* and its physiological responses to a warming climate in the Cangshan Mountains, southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 2022, 505: 119943.
- [30] 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.
- [31] Zhang Y, Yin D C, Sun M, Wang H, Tian K, Xiao D R, Zhang W G. Variations of climate-growth response of major conifers at upper distributional limits in shika snow mountain, Northwestern Yunnan Plateau, China. *Forests*, 2017, 8(10): 377.
- [32] 吴普, 王丽丽, 邵雪梅. 采用高山松最大密度重建川西高原近百年夏季气温. *地理学报*, 2005, 60(6): 120-128.
- [33] 王荷, 周军, 覃鑫浩, 张贇. 哈巴雪山高山松径向生长对气候变化的响应. *林业资源管理*, 2019(2): 67-72, 158.
- [34] Fan Z X, Bräuning A, Thomas A, Li J B, Cao K F. Spatial and temporal temperature trends on the Yunnan Plateau (Southwest China) during 1961-2004. *International Journal of Climatology*, 2011, 31(14): 2078-2090.
- [35] Fan Z X, Thomas A. Spatiotemporal variability of reference evapotranspiration and its contributing climatic factors in Yunnan Province, SW China, 1961-2004. *Climatic Change*, 2013, 116(2): 309-325.
- [36] 张桥英, 罗鹏, 张运春, 石福孙, 易绍良, 吴宁. 白马雪山阴坡林线长苞冷杉(*Abies georgei*)种群结构特征. *生态学报*, 2008, 28(1): 129-135.
- [37] 陈龙, 谢高地, 张昌顺, 盖力强, 裴厦, 徐增让. 白马雪山国家级自然保护区典型森林生态系统服务. *生态学杂志*, 2011, 30(8): 1781-1785.
- [38] Stokes M A, Smiley T L. *An Introduction to Tree-ring Dating*. Tucson: The University of Arizona Press, 1996
- [39] Huang J G, Guo X L, Rossi S, Zhai L H, Yu B Y, Zhang S K, Zhang M F. Intra-annual wood formation of subtropical Chinese red pine shows better growth in dry season than wet season. *Tree Physiology*, 2018, 38(8): 1225-1236.
- [40] 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.
- [41] Maher C T, Nelson C R, Larson A J. Winter damage is more important than summer temperature for maintaining the krummholz growth form above alpine treeline. *Journal of Ecology*, 2020, 108(3): 1074-1087.
- [42] Begum S, Nakaba S, Yamagishi Y, Oribe Y, Funada R. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions; understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiologia Plantarum*, 2013, 147(1): 46-54.
- [43] Eilmann B, Zweifel R, Buchmann N, Graf Pannatier E, Rigling A. Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2763-2771.
- [44] Yang R Q, Fu P L, Fan Z X, Panthi S, Gao J, Niu Y, Li Z S, Bräuning A. Growth-climate sensitivity of two pine species shows species-specific changes along temperature and moisture gradients in southwest China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 318: 108907.
- [45] Li, X X, Rossi S, Sigdel S R, Dawadi B, Liang E Y. Warming menaces high-altitude Himalayan birch forests; evidence from cambial phenology and wood anatomy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 308-309: 108577.
- [46] Ren P, Rossi S, Camarero J J, Ellison A M, Liang E Y, Peñuelas J. Critical temperature and precipitation thresholds for the onset of xylogenesis of *Juniperus przewalskii* in a semi-arid area of the north-eastern Tibetan Plateau. *Annals of Botany*, 2018, 121(4): 617-624.
- [47] Zheng L L, Gaire N P, Shi P L. High-altitude tree growth responses to climate change across the Hindu Kush Himalaya. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(5): 829-842.
- [48] Singh S, Singh R B. Drivers of climate change research pathways. *Simulating Climate Change and Livelihood Security*. Singapore: Springer Singapore, 2021: 21-43.
- [49] Bräuning A. Summer temperature and summer monsoon history on the Tibetan Plateau during the last 400 years recorded by tree rings. *Geophysical Research Letters*, 2004, 31(24): L24205.
- [50] Lyu L X, Suvanto S, Nöjd P, Henttonen H M, Mäkinen H, Zhang Q B. Tree growth and its climate signal along latitudinal and altitudinal gradients; comparison of tree rings between Finland and the Tibetan Plateau. *Biogeosciences*, 2017, 14(12): 3083-3095.
- [51] Chen F, Yuan Y J, Wei W S, Yu S L, Zhang T W. Reconstructed temperature for Yong'an, Fujian, Southeast China; Linkages to the Pacific Ocean climate variability. *Global and Planetary Change*, 2012, 86-87: 11-19.