

张慧, 付培立, 林友兴, 等. 滇西北白马雪山长苞冷杉和大果红杉年内径向生长动态及其对环境因子的响应. 应用生态学报, 2022, 33(11): 2881–2888

Zhang H, Fu P-L, Lin Y-X, et al. Intra-annual radial growth of *Abies georgei* and *Larix potaninii* and its responses to environmental factors in the Baima Snow Mountain, Northwest Yunnan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(11): 2881–2888

滇西北白马雪山长苞冷杉和大果红杉年内径向生长动态及其对环境因子的响应

张 慧^{1,2} 付培立¹ 林友兴¹ 格 桑³ 杨建强⁴ 格茸取扎⁴ 范泽鑫^{1*}

(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, 云南勐腊 666303; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³云南白马雪山国家级自然保护区管护局, 云南香格里拉 674400; ⁴云南白马雪山国家级自然保护区管护局德钦分局曲宗贡管理所, 云南德钦 674500)

摘 要 以滇西北白马雪山亚高山寒温性针叶林的常绿树种长苞冷杉和落叶树种大果红杉为对象, 采用高精度生长仪监测了 2 个树种的年内径向生长动态, 分析其径向生长的季节动态特征及其对环境因子的响应。结果表明: 大果红杉和长苞冷杉的径向生长主要发生在 4—8 月, 6 月是生长最快的时期。与长苞冷杉相比, 大果红杉径向生长的开始时间较早, 停止生长时间稍晚, 其生长季持续时间明显长于长苞冷杉。大果红杉最大生长速率和年生长量均略高于长苞冷杉。长苞冷杉日生长量与降水量呈显著正相关, 与饱和水汽压亏缺、空气温度呈显著负相关; 而大果红杉的日径向生长量与降水量呈显著正相关, 与土壤体积含水量和饱和水汽压亏缺呈显著负相关。长苞冷杉和大果红杉的径向生长均受到水分的限制, 大果红杉对水分条件更敏感。在全球变暖的背景下, 植物蒸腾作用和土壤蒸发散的增加, 可能进一步加剧土壤水分丧失和植物可利用水分下降, 进而导致长苞冷杉和大果红杉更易受到干旱胁迫。

关键词 径向生长; 树干水分亏缺; 生长-气候响应; 亚高山针叶林

Intra-annual radial growth of *Abies georgei* and *Larix potaninii* and its responses to environmental factors in the Baima Snow Mountain, Northwest Yunnan, China. ZHANG Hui^{1,2}, FU Pei-li¹, LIN You-xing¹, GE Sang³, YANG Jian-qiang⁴, GE-RONG Qu-zha⁴, FAN Ze-xin^{1*} (¹CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Baima Snow Mountain National Nature Reserve Authority in Yunnan, Shangrila 674400, Yunnan, China; ⁴Quzonggong Management Office, Deqin Branch of Baima Snow Mountain National Nature Reserve Authority in Yunnan, Deqin 674500, Yunnan, China).

Abstract: Using high-resolution dendrometers, we monitored the intra-annual stem radial variations of *Abies georgei* and *Larix potaninii* in the subalpine coniferous forest in Baima Snow Mountain, Northwest Yunnan Province. The seasonal dynamics of stem radial growth of both species and their responses to environmental factors were analyzed. The results showed that the stem radial growth of *A. georgei* and *L. potaninii* mainly occurred during April to August, with the maximum growth rate in June. Compared with *A. georgei*, *L. potaninii* showed an earlier start but later cessation of stem radial growth, resulting in longer growth duration. Annual radial growth and maximum radial growth rates of *L. potaninii* were slightly higher than those of *A. georgei*. Daily growth rate of *A. georgei* was positively correlated with precipitation, but negatively correlated with vapor pressure deficit and air temperature. Daily growth rate of *L. potaninii* was positively correlated with precipitation, but negatively correlated with soil volume water content and vapor pressure deficit. Radial growth of *A. georgei* and *L. potaninii* was limited by water availability, with *L. potaninii* being more sensitive to moisture. Under the background of global warming, the increase of plant transpiration and soil evaporation might further aggravate soil water loss and reduce water availability for plants, which would make *A. georgei* and *L. potaninii* more vulnerable to drought stress.

Key words: radial growth; tree water deficit; growth-climate response; subalpine coniferous forest.

本文由国家自然科学基金项目(31770533)、国家自然科学基金国际(地区)合作项目(31861133007)和云南省高层次人才支持计划“青年拔尖人才”专项(YNWR-QNBJ-2019-190)资助。

2022-05-10 收稿, 2022-06-07 接受。

* 通讯作者 E-mail: fanzixin@xtbg.org.cn

工业革命以来,大气 CO₂ 浓度由 280 ppm 上升至 2020 年的 410 ppm (<http://scrippsco2.ucsd.edu/>)。根据 IPCC 第六次评估报告,全球平均温度自 1850—1900 年以来升高 0.99 °C (0.9~1.2 °C),气候模型预测全球升温可能会在 2030—2052 年达到 1.5 °C。森林生态系统对气候变化的响应,直接影响到全球碳循环乃至未来气候变化的速率^[1]。在气候迅速变化的情景下,研究树木生长对环境条件的响应对于了解未来森林动态至关重要^[2-3]。研究表明,树木生长对气候变化十分敏感^[4]。近几十年来,全球许多地区极端干旱事件发生的频率和强度在增加,某些区域的树木干旱胁迫加剧,导致树木生长速率减慢^[5],甚至出现树木大面积的死亡^[6],从而对森林生产力和生态系统功能产生威胁^[7]。在高纬度和高海拔地区,树木径向生长主要受到温度的限制^[8]。在主要受温度限制的寒冷湿润区域,气候变暖有利于树木生长季的延长^[9]。研究表明,气候变暖和 CO₂ 浓度升高会促进北半球高纬度和高海拔地区针叶林树木的生长和森林生产力的提高^[10],使森林向高纬度或高海拔区域扩展或迁移。

我国西南地区森林具有极高的碳储量,占全国森林碳储量的 27%^[11]。西南地区被认为是我国陆地生态系统最大的碳汇区域,贡献了全国 22% 的陆地碳汇^[12],提供了重要的生态系统服务功能。横断山脉中部是亚热带和温带气候的过渡地区^[13],也是气候变化的敏感区域^[14]。目前,横断山区已经开展了一些树木径向生长与气候因子关系的研究,例如 Panthi 等^[15]发现,高海拔的长苞冷杉(*Abies georgei*)径向生长主要受夏季温度的限制。张菊梅等^[16]研究表明,长苞冷杉的年轮宽度与上一年冬季和当年夏季的温度呈正相关,而大果红杉(*Larix potaninii*)的年轮宽度与生长季早期温度呈正相关,与降水量和相对湿度呈负相关;杨绕琼等^[17]发现,春末夏初的水分条件是丽江玉龙雪山云南松(*Pinus yunnanensis*)径向生长的主要限制因子。然而,这些研究都是在年际尺度上进行的,缺乏对树木年内生长动态规律及其影响因素的分析。

高精度生长仪可以在高时间分辨率(分钟-小时尺度)和高空间分辨率(微米)下连续记录树木径向变化,是非破坏性地监测树木径向生长的重要方法^[18]。近年来,利用高精度生长仪监测树木径向生长过程的研究日益增多。Tumajer 等^[19]发现,欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)、夏栎(*Quercus robur*)和欧亚槭(*Acer pseudoplatanus*)的树木年内生长主要由饱

和水汽压差决定,而温度的限制作用较小。在山西省芦芽山的研究发现,华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)和白杆(*Picea meyeri*)的径向生长与土壤水分含量呈显著正相关,与空气温度、饱和水汽压差呈显著负相关,并且温度对树木径向生长的影响弱于饱和水汽压差和土壤水分含量^[20]。同样,云南西双版纳地区热带树种的径向日生长量与降水量、相对湿度、土壤含水量呈显著正相关,而与饱和水汽压亏缺和日最高温呈显著负相关^[21]。因此,研究不同区域和树种径向生长的年内波动及其对环境因子的响应特征,有助于正确评估气候变化对森林生产力和碳汇能力的影响和调控机制。

本研究在滇西北白马雪山高山林线附近,利用高精度生长仪监测长苞冷杉和大果红杉径向生长季节动态,结合环境因子的同步监测和响应分析,研究 2 个不同物候类型的树种年内径向生长的季节动态差异,明确其径向生长的主导限制气候因子,为该地区森林的年内监测研究提供基础数据,进而为亚高山针叶林的保护和管理提供了科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于云南省迪庆藏族自治州白马雪山国家级自然保护区(28°21'11" N, 99°02'00" E, 海拔 4100 m),属于高山(寒温带)季风气候,主要受西南季风控制^[22]。研究区雨热同期,最热月为 7 月,平均气温 12.7 °C,最冷月为 1 月,平均气温 -2.2 °C,年平均气温 5.6 °C,年降水量 634 mm,降雨集中在 7—8 月(1957—2020 年,德钦气象站)。白马雪山主要的植被类型为硬叶栎类常绿阔叶林、寒温性针叶林、寒温性灌丛和高寒草甸。

1.2 树木径向生长动态监测

本研究样地选在寒温性针叶林,土壤为暗棕壤,地表覆盖苔藓^[23],其中,长苞冷杉和大果红杉是该针叶林的优势种。长苞冷杉样木的平均胸径为(24.34±2.75) cm,大果红杉样木的平均胸径为(32.52±9.32) cm。选择生长状况良好、无病虫害且树干无明显创伤的长苞冷杉和大果红杉,每个树种选择 4 株样木,在胸高(1.3 m)处安装带式高精度生长仪(精度:2 μm, DRL26C, EMSBrno, 捷克)连续监测树干径向变化。在安装高精度生长仪前,在不伤及形成层的情况下去掉树干外部枯死的树皮,以减少树皮吸水膨胀和失水收缩过程的影响。数据采集器每 10 min 自动记录并保存一次数据。选取

2020 年 6 月—2021 年 11 月高精度生长仪连续的数据进行分析。

1.3 环境因子监测

在监测样木附近空旷地 (<50 m), 安装微型气象站 (Hobo U30, Onset, 美国), 监测以下环境因子: 空气温度、降水量、相对湿度、光合有效辐射以及土壤不同深度 (10、20、50 cm) 的体积含水量等。采用 Hobo 数据采集器, 每 10 min 记录一次数据。根据 Duursma^[24] 的方法, 运用 “plantecophys” 程序包, 根据空气温度和相对湿度计算饱和水汽压亏缺。

1.4 数据处理

高精度生长仪记录的树干径向变化信息, 即由树木水分亏缺导致的树干收缩, 以及木质部细胞分裂扩大导致的不可逆生长。利用零生长模型 (zero-growth model)^[25] 提取树干径向净生长量 (growth-induced irreversible stem expansion, GRO) 和树干水分亏缺 (tree water deficit, TWD)。该模型假设树木茎干一旦开始收缩, 生长即停止。GRO 被定义为高精度生长仪记录的当前树干半径 (stem radius, SR) 值 $SR(t)$ 和先前最高的 SR 值 ($\max[SR(<t)]$) 之间的差值。树木水分亏缺为先前最高的 SR 值 ($\max[SR(<t)]$) 和当前 $SR(t)$ 之间的差值; 差值越大, 表示树干水分亏缺越严重。零生长模型表达式如下:

$$TWD(t) = \begin{cases} \max[SR(<t)] - SR(t), & SR(t) < \max[SR(<t)] \\ 0, & SR(t) \geq \max[SR(<t)] \end{cases}$$

$$GRO(t) = \begin{cases} SR(t) - \max[SR(<t)], & SR(t) \geq \max[SR(<t)] \\ 0, & SR(t) < \max[SR(<t)] \end{cases}$$

式中: t 为当前记录; $<t$ 为历史记录; $SR(t)$ 为某一时刻的树干半径; $\max[SR(<t)]$ 为某一时刻之前的最大树干半径。树干半径和树干径向净生长量的单位均为 μm 。采用 “treenetproc” 程序包进行零生长模型的模拟和计算。

所有数据的准备、统计分析和可视化均在 R 软件中实现。根据零生长模型提取的生长曲线 (GRO) 确定径向生长量和生长物候。采用年积日 (day of year, DOY) 表示一年中的第几天。全年最大的 GRO 值即为年生长量, 生长季最大的日生长量为最大生长速率 (maximum growth rate)。当生长量达到年生长量的 5% 和 95% 时, 年积日分别为生长开始时间和结束时间, 生长期即为生长开始至结束的天数。在生长季中, 当日生长量大于 0, 记为有生长发生, 当生长量等于 0, 记为无生长发生, 全年中有生长发生天数的总和为生长天数。由于生长监测从 2020 年 6 月中旬开始, 没有记录到生长季前期的

数据, 因此仅利用 2021 年的数据进行生长物候特征分析。

树木径向生长与气象因子的相关分析采用 2020 年 6 月—2021 年 11 月的数据。利用线性混合模型对 2020 年 6 月—2021 年 11 月长苞冷杉和大果红杉的日生长量进行回归, 响应因子为日生长量, 气候因子为固定因子, 包括 10 cm 深度的土壤体积含水量、降水量、风速、水汽压亏缺、空气温度、光合有效辐射, 树木个体为随机因子。首先对气候因子进行标准化, 通过标准化回归系数比较不同气候因子对长苞冷杉和大果红杉径向生长的相对影响。通过比较赤池信息准则 (AIC) 进行模型选择, 选取 AIC 值最小的模型为最终拟合模型。利用 “nlme” 程序包进行线性混合模型构建。运用 “ggplot2” 程序包作图。

2 结果与分析

2.1 环境因子的变化

由图 1 可以看出, 研究样地 2021 年平均为气温 $2.2\text{ }^{\circ}\text{C}$, 其中最冷月 (2 月) 平均气温为 $-4.96\text{ }^{\circ}\text{C}$, 最热月 (8 月) 平均气温为 $9.34\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。年降水量为 872 mm 相对湿度在 1—4 月和 10—12 月较低。光合有效辐射波动与气温变化趋势相似。温度在 3 月开始上升, 不同土壤深度 (10、20、50 cm) 的土壤体积含水量骤然上升, 是冰雪融化和冻土解冻造成的。

2.2 树干径向生长的季节动态

由图 2 可以看出, 白马雪山长苞冷杉和大果红杉的径向生长集中在 4—8 月, 但存在不同的季节动态变化。2020 年, 长苞冷杉日生长速率在 7 月后开始下降, 2021 年其年内日生长量呈单峰曲线, 峰值出现在 5 月底 6 月初。大果红杉日生长量在 7 月开始下降, 其径向生长在 2021 年呈双峰曲线, 4 月出现第一次峰值, 在 6 月底达到最大日生长量。长苞冷杉和大果红杉在生长季前期和生长季末期均表现出一定程度的树干水分亏缺, 但大果红杉受水分亏缺驱动的树干收缩更为严重。

由图 3 可以看出, 2021 年长苞冷杉的生长开始时间 (DOY 102) 显著晚于大果红杉 (DOY 74), 而其生长结束时间 (DOY 226) 略早于大果红杉 (DOY 230), 导致长苞冷杉的生长期 (124 d) 显著短于大果红杉 (156 d)。长苞冷杉和大果红杉在 2021 年总的生长天数 (日生长速率大于 0 的天数) 分别为 120 和 118 d, 差异不显著。2 个树种生长速率最高的时间集中在 6 月, 大果红杉和长苞冷杉的最大生长速

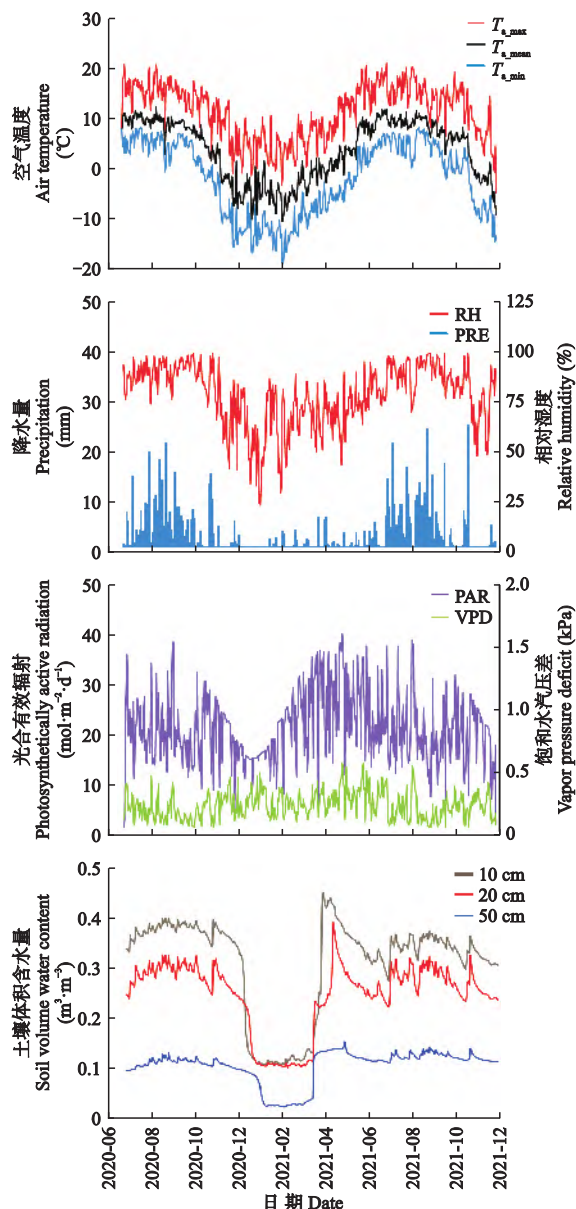


图1 2020—2021年研究样地的气候变化

Fig.1 Climate variation of sampling sites in 2020–2021.

T_{a_max} : 日最高气温 Daily maximum air temperature; T_{a_mean} : 日平均气温 Daily mean air temperature; T_{a_min} : 日最低气温 Daily minimum air temperature; RH: 相对湿度 Relative humidity; PRE: 降水量 Precipitation; PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation; VPD: 饱和水汽压差 Vapor pressure deficit. 下同 The same below.

率分别为 $(0.07 \pm 0.02) \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$ 和 $(0.09 \pm 0.03) \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$, 差异不显著。长苞冷杉和大果红杉的年生长量差异不显著, 分别为 $(1.89 \pm 0.45) \text{ mm}$ 和 $(2.02 \pm 0.40) \text{ mm}$ 。

2.3 树干径向生长对气候因子的响应

由图4可以看出, 长苞冷杉和大果红杉在 $4 \sim 10^\circ\text{C}$ 温度范围的生长量占年生长量的60%以上, 其中环境温度在 $6 \sim 8^\circ\text{C}$ 时的生长量约占年生长量的1/3。在大气饱和水汽压差低于 0.2 kPa 时, 长苞冷

杉和大果红杉的生长量较高, 占全年生长量超过82.5%, 当饱和水汽压差大于 0.8 kPa 时, 长苞冷杉几乎停止生长, 而大果红杉在饱和水汽压差 $0.2 \sim 1.8 \text{ kPa}$ 时均有少量生长。长苞冷杉和大果红杉在相对湿度大于95%环境条件下的生长量约占2020年6月—2021年11月总生长量的75%。长苞冷杉和大果红杉的径向生长集中发生在土壤体积含水量 $0.30 \sim 0.45 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ 范围内。

将2020年6月—2021年11月生长季期间长苞冷杉和大果红杉的径向生长日生长量与降水量和饱和水汽压差做相关分析, 发现2个树种的日生长量均与日降水量呈显著正相关, 大果红杉的日生长量与饱和水汽压差呈显著负相关(图5)。与长苞冷杉相比, 大果红杉日生长量对水分条件的变化更敏感。利用线性混合效应模型分析各个环境因子对长苞冷杉和大果红杉径向日生长的相对贡献, 通过模型筛选出长苞冷杉和大果红杉径向生长的主要限制气候因子(图6), 发现长苞冷杉和大果红杉的日净增长量都与降水量呈显著正相关。长苞冷杉的径向日生长量与风速、饱和水汽压差、空气温度呈负相关; 而大果红杉的日净增长量与土壤体积含水量、饱和水汽压差、温度和光合有效辐射呈负相关。两物种的径向生长都与降水量呈显著正相关, 表明在滇西北白马雪山针叶林的长苞冷杉和大果红杉的径向生长主要受到水分的限制。

3 讨论

本研究表明, 滇西北白马雪山寒温性针叶林的常绿树种长苞冷杉径向生长主要发生在4—8月, 而落叶树种大果红杉的径向生长主要发生在3—8月(图2), 大果红杉的生长期比长苞冷杉长约1个月(图3)。落叶树种大果红杉径向生长的开始时间比长苞冷杉早, 原因可能是在生长季开始时, 大果红杉形成层活动的早期更多地利用上年积累的非结构性碳水化合物。Tixier等^[26]利用杏树(*Prunus dulcis*)、核桃(*Juglans regia*)和开心果(*Pistacia vera*)3种落叶树研究非结构性碳水化合物和径向生长速率之间的关系, 发现春季开始生长时3种植物的非结构性碳水化合物(NSCs)含量下降, 而生长率上升, 表明落叶树开始生长时, 利用了上一年积累的碳。长苞冷杉的树皮较薄, 形成层对霜冻破坏更敏感^[27], 在冻伤风险较高的时期形成层中的NSCs提供了额外的保护^[28], 这可能是长苞冷杉生长开始时间较晚的原因。Schiestl-Aalto等^[29]发现, 形成层生长对产生

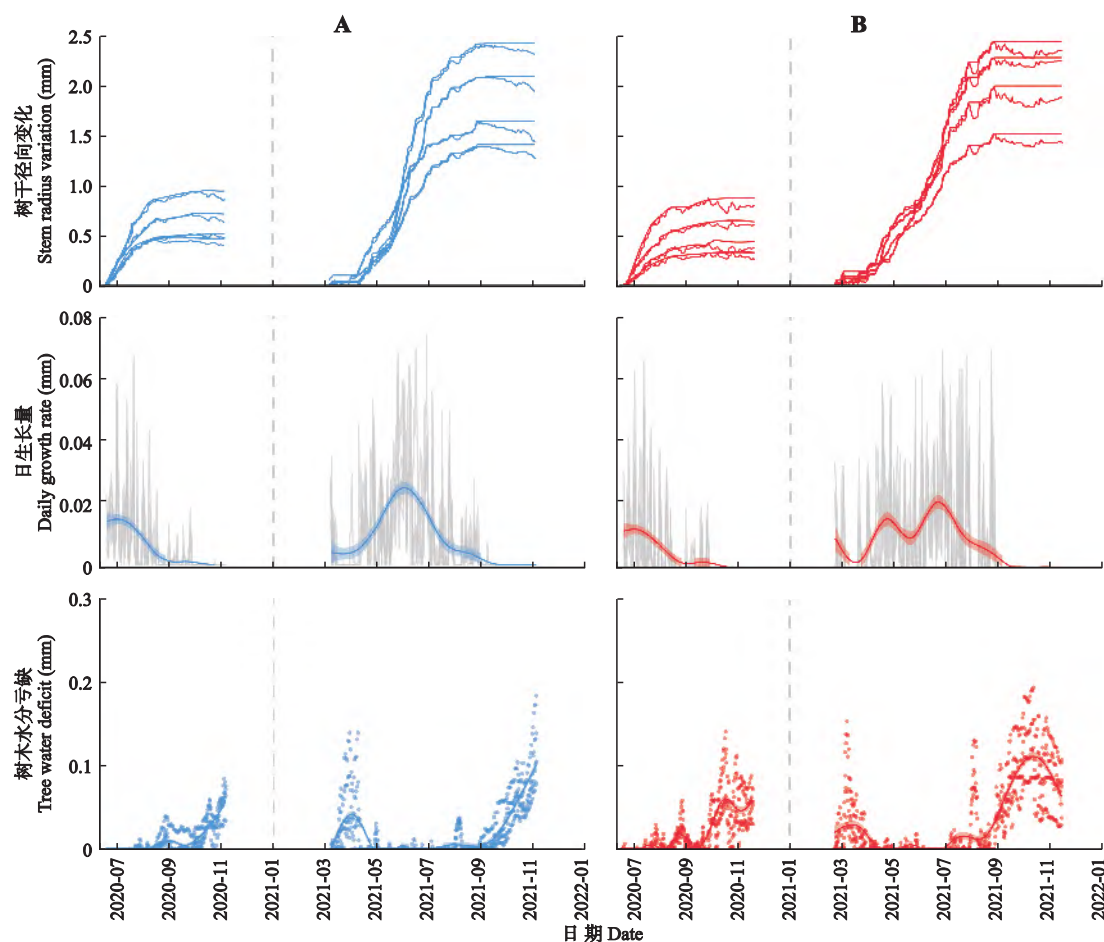


图 2 长苞冷杉和大果红杉 2020—2021 年树干径向动态变化

Fig.2 Stem variation of *Abies georgei* and *Larix potaninii* during 2020–2021.

A: 长苞冷杉 *Abies georgei*; B: 大果红杉 *Larix potaninii*. 下同 The same below.

的碳含量很敏感,形成层内己糖含量高与形成层分裂能力高相一致^[30]。长苞冷杉和大果红杉快速生长期主要集中在5—7月,其中大果红杉在5月日生长速率开始下降,6月生长速率开始升高且达到最大日生长速率。生长季早期,空气温度开始升高,冰雪融化为树木生长提供了丰富水源,保证了大果红杉的正常生长;而在5月降水量较低时出现生长速率减缓的现象,在6月之后丰沛的降水使得大果红杉的日生长速率再次提高,在7月达到最大值。这表明了大果红杉对未来更温暖和更干燥的气候条件更敏感,而长苞冷杉具有较保守的生长策略。

本研究发现,长苞冷杉和大果红杉的径向生长都与降水量呈显著正相关,与温度和饱和水汽压差呈负相关,这表明了在滇西北白马雪山亚高山针叶林优势种的径向生长主要受到水分的限制。生长季前期,2个研究树种的茎干水分亏缺值持续大于0,可能是由于低温导致树木体内细胞质浓度提高,从而出现较为强烈的收缩^[31]。而在生长季后期由于

降水量减少,相对湿度和土壤含水量下降,直接或间接地影响树木的水分供应,从而影响着树木的膨压和径向生长速率。

本研究中,即使在海拔地区生长的长苞冷杉和大果红杉,其日生长量均与降水量呈正相关,而与温度和饱和水汽压差呈负相关,表明水分条件对2个树种的径向生长起到主导的作用。对树木年轮宽度的研究发现,横断山高海拔的长苞冷杉径向生长主要受冬季和夏季温度限制^[8,15]。本研究显示,在年内尺度上,降水量变化是影响2个树种日生长量的关键因素,与树轮宽度的结果不一致,这可能与树轮宽度在年际尺度上捕捉到更多的低频温度变化信号有关。在喜马拉雅高海拔树线附近的糙皮桦(*Betula utilis*)的木质部生产力同时受温度和降水量的限制^[32]。Zhang等^[33]发现,温度对木质部发生的开始起着决定性的作用,水的可利用性影响树木径向生长速度,初夏降水是青藏高原东北部木材生产的一个关键因素。在格林兰岛东海岸和青藏高原的

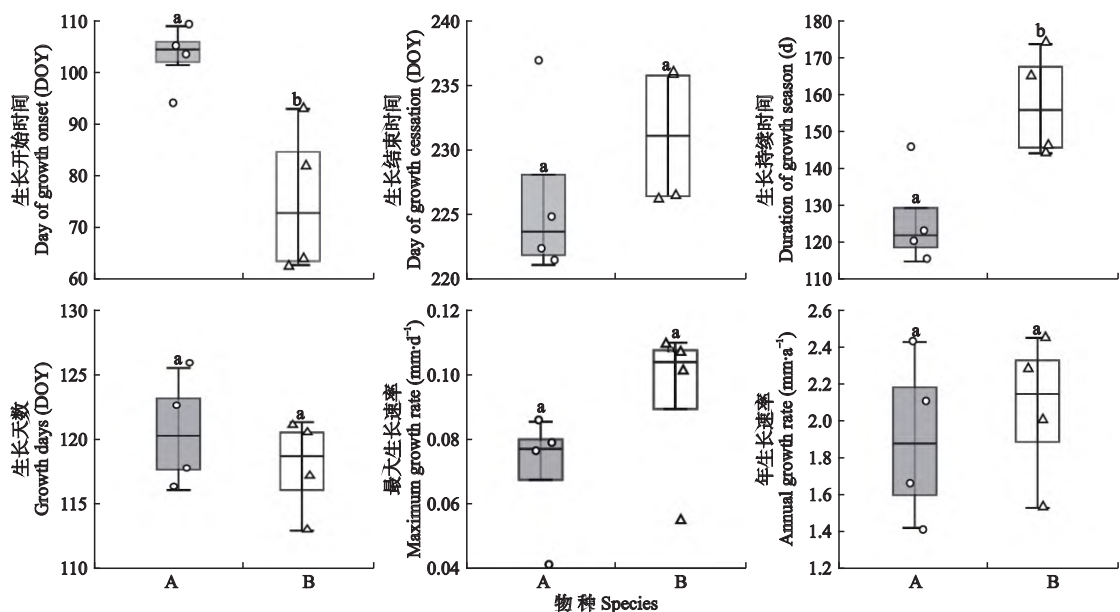


图3 长苞冷杉和大果红杉 2021 年的径向生长物候参数
Fig.3 Stem growth phenology of *Abies georgei* and *Larix potaninii* in 2021.
不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$) Different lowercase letters indicated significant difference at 0.05 level.

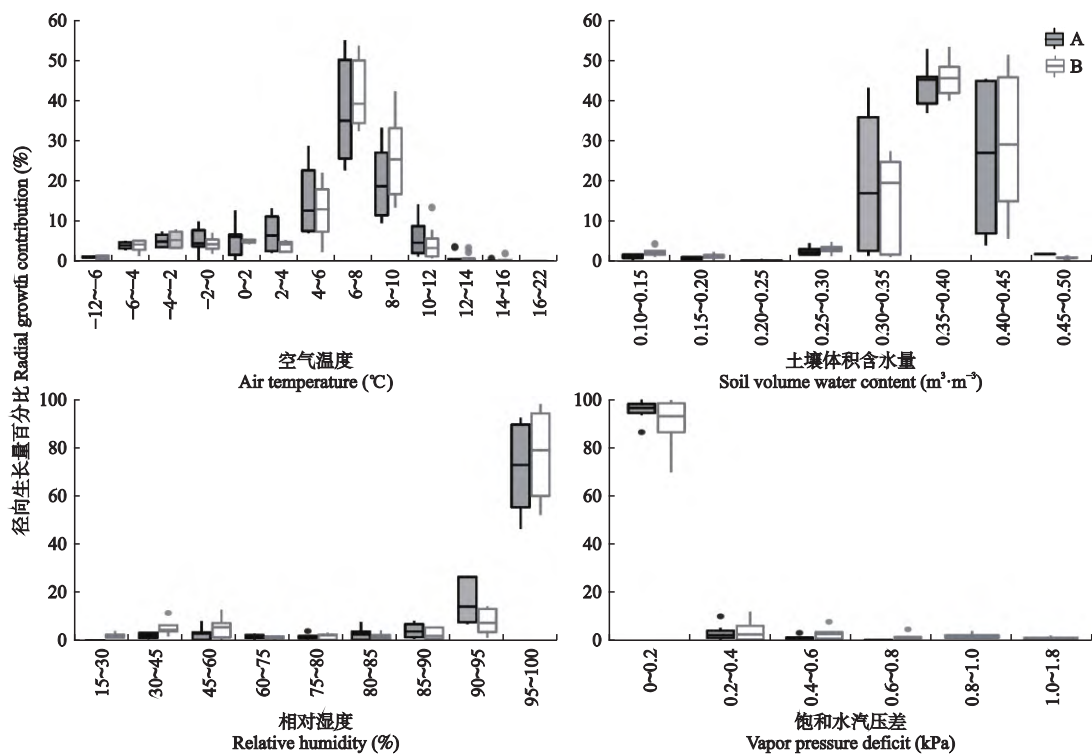


图4 2020—2021 年长苞冷杉和大果红杉在不同环境因子特定区间的径向生长量百分比
Fig.4 Relative contribution percentages of cumulative radial growth under specific intervals of different environmental factors to the annual growth of *Abies georgei* and *Larix potaninii* during 2020–2021.

研究发现,由于气候变暖和土壤水分亏缺的加剧,极地和高山灌木线的迁移速率开始下降^[34]。Ren 等^[35]研究发现,青藏高原东北部祁连圆柏(*Juniperus przewalskii*)的木质部生长对降水量呈显著的正响应,而对温度的响应则不显著。在江西省中部对

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)的径向变化动态过程的监测表明,无论在湿季还是旱季,径向增长量与降水量、相对湿度呈显著正相关,与饱和水汽压差呈显著负相关^[36]。对西双版纳喀斯特森林两种常绿树木藤春(*Alphonsea monogyna*)和菲律宾朴树

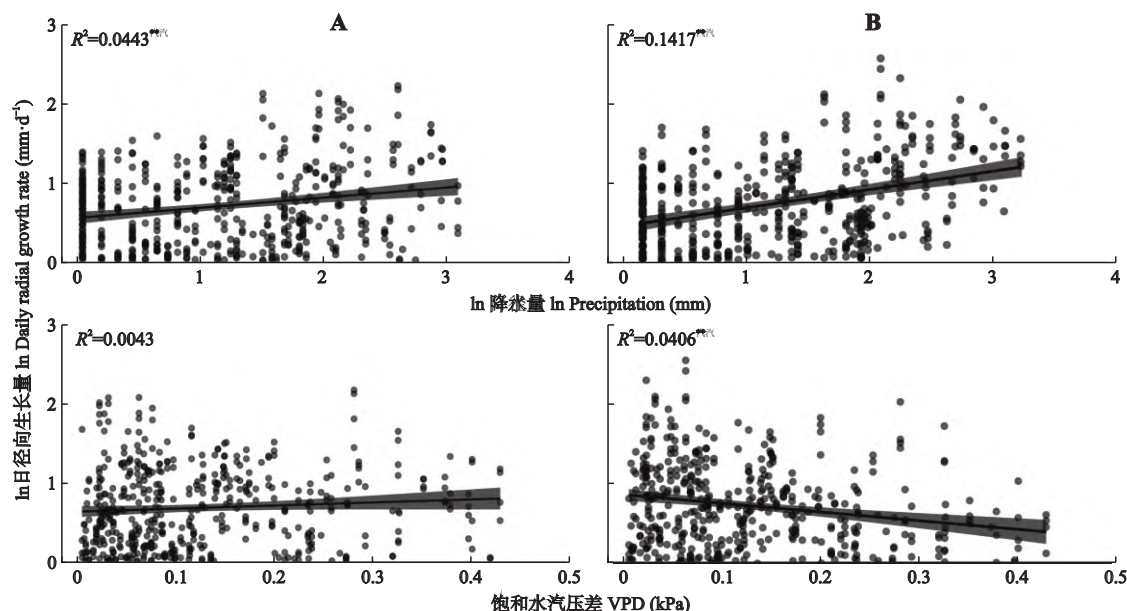


图 5 2020—2021 年长苞冷杉和大果红杉日径向生长量与降水量和饱和水汽压差的关系

Fig.5 Relationships of daily radial growth rates of *Abies georgei* and *Larix potaninii* with precipitation and vapor pressure deficit during 2020–2021.

* $P<0.05$; ** $P<0.01$. 阴影表示 95% 的置信区间 Shaded area represented 95% confident intervals.

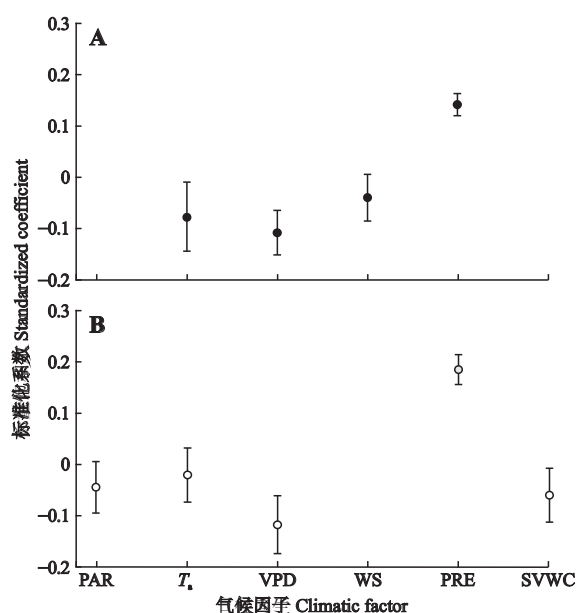


图 6 2020—2021 年长苞冷杉和大果红杉日径向生长量与气候因子的混合效应模型的标准化系数

Fig.6 Standardized coefficients of the linear mixed-effects models for *Abies georgei* and *Larix potaninii* during 2020–2021.

T_a : 空气温度 Air temperature; PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation; WS: 风速 Wind speed; SVWC: 土壤体积含水量 Soil volumetric water content.

(*Celtis philippensis*) 和落叶树毛紫薇 (*Lagerstroemia villosa*)、多花白头树 (*Garuga floribunda*) 以及苦楝 (*Melia azedarach*) 的研究发现这 5 种树木的径向生长主要受水分限制^[37]。孟盛旺等^[36]研究发现,温

度升高时会加剧杉木水分亏缺状况。当日均温大于 10 °C 时, 贺兰山低海拔油松 (*Pinus tabulaeformis*) 的日径向生长量随日均温的升高而降低^[38]。尽管温度升高有利于树木形成层的活动,促使树木生长的起始时间提前以及树木生长季的延长^[9],但由于高温及饱和水汽压差升高导致的蒸腾增加和土壤干旱,树木生长受到的膨压限制增强,导致形成层活动减慢和细胞生产力降低^[39]。Cuny 等^[40]在研究欧洲冷杉 (*Abies alba*)、欧洲云杉 (*Picea abies*) 和欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 时发现,形成层细胞分裂速率主要受到细胞膨压的影响。形成层细胞分裂的频率取决于树木径向生长的速率和细胞壁的松弛程度,后者又受膨压的影响^[19]。

参考文献

- [1] Schimel D, Stephens BB, Fisher JB. Effect of increasing CO₂ on the terrestrial carbon cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, **112**: 436–441
- [2] Bastos A, Ciais P, Friedlingstein P, et al. Direct and seasonal legacy effects of the 2018 heat wave and drought on European ecosystem productivity. *Science Advances*, 2020, **6**: eaba2724
- [3] McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira K, et al. Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, 2020, **368**: aaz9463
- [4] McDowell N, Pockman WT, Allen CD, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 2008, **178**: 719–739

- [5] Zhang J , Gou X , Pederson N , et al. Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region. *Tree Physiology* , 2018 , **38**: 840–852
- [6] Allen CD , Macalady AK , Chenchouni H , et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* , 2010 , **259**: 660–684
- [7] Choat B , Brodribb TJ , Brodersen CR , et al. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* , 2018 , **558**: 531–539
- [8] Fan ZX , Brauning A , Cao KF. Annual temperature reconstruction in the central Hengduan Mountains , China , as deduced from tree rings. *Dendrochronologia* , 2008 , **26**: 97–107
- [9] Rossi S , Anfodillo T , Cufar K , et al. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. *Global Change Biology* , 2016 , **22**: 3804–3813
- [10] Nemani RR , Keeling CD , Hashimoto H , et al. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* , 2003 , **300**: 1560–1563
- [11] Zhu J , Hu H , Tao S , et al. Carbon stocks and changes of dead organic matter in China's forests. *Nature* , 2017 , **8**: 151
- [12] Piao S , Fang J , Ciais P , et al. The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature* , 2009 , **458**: 1009–1013
- [13] Böhner J. General climatic controls and topoclimatic variations in Central and High Asia. *Boreas* , 2006 , **35**: 279–295
- [14] Fan ZX , Brauning A , Thomas A , et al. Spatial and temporal temperature trends on the Yunnan Plateau (South-west China) during 1961–2004. *International Journal of Climatol* , 2011 , **31**: 2078–2090
- [15] Panthi S , Brauning A , Zhou ZK , et al. Growth response of *Abies georgei* to climate increases with elevation in the central Hengduan Mountains , southwestern China. *Dendrochronologia* , 2018 , **47**: 1–9
- [16] 张菊梅 , 范泽鑫 , 付培立 , 等. 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) : 3548–3456
- [17] 杨绕琼 , 范泽鑫 , 李宗善 , 等. 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
- [18] Duchesne L , Houle D. Modelling day-to-day stem diameter variation and annual growth of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) from daily climate. *Forest Ecology and Management* , 2011 , **262**: 863–872
- [19] Tumajer J , Scharnweber T , Smiljanic M , et al. Limitation by vapour pressure deficit shapes different intra-annual growth patterns of diffuse- and ring-porous temperate broadleaves. *New Phytologist* , 2022 , **233**: 2429–2441
- [20] Xue F , Jiang Y , Dong M , et al. Different drought responses of stem water relations and radial increments in *Larix principis-rupprechtii* and *Picea meyeri* in a montane mixed forest. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2022 , **315**: 108817
- [21] 韦小练 , 范泽鑫 , Kaewmano A , 等. 热带季节雨林多花白头树年内径向生长动态及其对环境因子的响应. 应用生态学报 , 2021 , **32**(10) : 3567–3575
- [22] 李宏伟 , 赵元藩. 白马雪山国家级自然保护区植物多样性. 广西植物 , 2007 , **27**(1) : 71–76
- [23] 杨沛芳 , 旺丁. 白马雪山自然保护区北部曲宗贡金妞河流域植被类型调查研究. 林业调查规划 , 2013 , **38**(4) : 101–106
- [24] Duursma RA. Plantecophys: An R package for analysing and modelling leaf gas exchange data. *PLoS One* , 2015 , **10**(11) : e0143346
- [25] Zweifel R , Haeni M , Buchmann N , et al. Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? *New Phytologist* , 2016 , **211**: 839–849
- [26] Tixier A , Guzman-Delgado P , Sperling O , et al. Comparison of phenological traits , growth patterns , and seasonal dynamics of non-structural carbohydrate in Mediterranean tree crop species. *Scientific Reports* , 2020 , **10**: 347
- [27] Gurskaya MA , Shiyatov SG. Distribution of frost injuries in the wood of conifers. *Russian Journal of Ecology* , 2006 , **37**: 7–12
- [28] Simard S , Giovannelli A , Treydte K , et al. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands. *Tree Physiology* , 2013 , **33**: 913–923
- [29] Schiestl-Aalto P , Kulmala L , Mäkinen H , et al. CAS-SIA: A dynamic model for predicting intra-annual sink demand and interannual growth variation in Scots pine. *New Phytologist* , 2015 , **206**: 647–659
- [30] Simard S , Giovannelli A , Treydte K , et al. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands. *Tree Physiology* , 2013 , **33**: 913–923
- [31] 季倩雯 , 郑成洋 , 张磊 , 等. 河北塞罕坝樟子松径向生长动态变化及其与气象因子的关系. 植物生态学报 , 2020 , **44**(3) : 257–265
- [32] Li X , Rossi S , Sigdel S , et al. Warming menaces high-altitude Himalayan birch forests: Evidence from cambial phenology and wood anatomy. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2021 , **308–309**: 108577
- [33] Zhang J , Gou X , Alexander MR , et al. Drought limits wood production of *Juniperus przewalskii* even as growing seasons lengthens in a cold and arid environment. *Catena* , 2021 , **196**: 104936
- [34] Lu X , Liang E , Babst F , et al. Warming-induced tipping points of Arctic and alpine shrub recruitment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* , 2022 , **119**: e2118120119
- [35] Ren P , Rossi S , Grice J , et al. Is precipitation a trigger for the onset of xylogenesis in *Juniperus przewalskii* on the north-eastern Tibetan Plateau? *Annals of Botany* , 2015 , **115**: 629–639
- [36] 孟盛旺 , 杨风亭 , 戴晓琴 , 等. 杉木径向生长动态及其对季节性干旱的响应. 应用生态学报 , 2021 , **32**(10) : 3521–3530
- [37] Hu LF , Fan ZX. Stem radial growth in response to microclimate in an Asian tropical dry karst forest. *Acta Ecologica Sinica* , 2016 , **36**: 401–409
- [38] 高佳妮 , 杨保 , 秦春. 树木年内径向生长对干旱事件的响应——以贺兰山油松为例. 应用生态学报 , 2021 , **32**(10) : 3505–3511
- [39] Peters RL , Steppe K , Cuny HE , et al. Turgor: A limiting factor for radial growth in mature conifers along an elevational gradient. *New Phytologist* , 2021 , **229**: 213–229
- [40] Cuny HE , Rathgeber CB , Frank D , et al. Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests. *Nature Plants* , 2015 , **1**: 15160

作者简介 张 慧 , 女 , 1995 年生 , 硕士研究生。主要从事树木生理生态学研究。E-mail: zhanghui@xtbg.ac.cn

责任编辑 郝广友

责任编辑 孙 菊