

芦芽山林线白杆生长季径向生长动态

董满宇^{1,2,3} 江源^{1,2*} 杨浩春² 王明昌² 张文涛² 郭媛媛²

¹北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875; ²北京师范大学资源学院, 北京 100875; ³北京师范大学生命科学学院, 北京 100875

摘要 高山林线作为树木分布的高度上限, 是全球范围最重要的植被过渡带之一, 其树木生长显著受到外界极端环境条件的影响。利用点状树木径向变化记录仪于2009年5–9月, 对山西省芦芽山林线组成树种白杆(*Picea meyeri*)生长季内树木径向生长进行了持续的动态监测。结果表明: 白杆茎干日变化主要受到树木蒸腾作用日变化的影响, 茎干呈现出白天脱水收缩与夜间吸水膨胀的循环变化; 生长季白杆径向生长可划分为3个不同的生长时段: 1) 茎干水分恢复时段, 2) 茎干快速生长时段, 3) 茎干脱水收缩时段。在茎干水分恢复时段, 白杆茎干径向累积变化主要受到土壤含水量变化的影响。土壤温度是茎干快速生长时段影响茎干径向生长的主导环境因子, 同时它也影响着白杆茎干径向生长的开始。在茎干脱水收缩时段, 土壤温度、土壤含水量是影响茎干径向累积变化的主要环境因子。白杆径向生长最大速度出现在6月末, 其主要受到光周期(即白昼长短)影响, 是对林线处极端环境的一种适应。

关键词 树木径向变化记录仪, 生长季, 白杆, 径向生长, 林线

Dynamics of stem radial growth of *Picea meyeri* during the growing season at the treeline of Luya Mountain, China

DONG Man-Yu^{1,2,3}, JIANG Yuan^{1,2*}, YANG Hao-Chun², WANG Ming-Chang², ZHANG Wen-Tao², and GUO Yuan-Yuan²

¹State Key Laboratory of Earth Surface Process and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; ²College of Resources Science and Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; and ³College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract

Aims As an important ecological boundary, treeline ecotone is sensitive and vulnerable to external environmental changes, and tree growth at treeline is strongly constrained by the harsh environment. Our objectives were to analyze the characteristics of the stem radial growth of *Picea meyeri* during the growing season at the treeline of Luya Mountain, Shanxi, China and investigate the main environmental factors affecting radial growth.

Methods From May to September 2009, an automatic point dendrometer was used to continuously monitor stem radial growth of *P. meyeri*. Environmental factors were measured by instruments synchronously.

Important findings The daily variation pattern, i.e., reversible stem shrinking (day) and swelling (night), was controlled by the daily course of tree transpiration. The cumulative radial variation of *P. meyeri* during the growing season could be divided into three distinct periods: 1) stem rehydration, 2) stem rapid growth, and 3) stem dehydration contraction. During different growth periods, the major environmental factors controlling the stem radial growth were different. Soil water content, soil temperature, soil temperature and water content were the main environmental factors corresponding to the above mentioned three growth periods, respectively. Soil temperature determined the initiation of stem radial growth of *P. meyeri*. Photoperiod could act as the constricting factor for the growth rate of *P. meyeri* at the treeline. The maximum growth rate of *P. meyeri* occurred in late June, around the time of maximum day length (summer solstice), which may be a survival strategy to avoid frost damage during cold winter conditions at treeline.

Key words dendrometer, growing season, *Picea meyeri*, stem radial growth, treeline

高山林线作为郁闭森林和高山植被之间的生态过渡带, 是极端的环境条件下树木生存的界限 (Körner & Paulsen, 2004; 李明财等, 2008)。林线过

渡带植被生长在其生态适应的极限附近, 对环境变化十分敏感, 其树木径向生长显著受到外部极端环境的影响, 如低温(Körner, 1998; Rossi *et al.*, 2007)、

强风(van Gardingen *et al.*, 1991)、积雪(Vaganov *et al.*, 1999)等。许多学者研究发现,在不同的时间尺度上,影响林线树木径向变化的主导环境因子有所不同。Deslauriers等(2007)在意大利东部阿尔卑斯山高山林线研究时发现,*Picea abies*和*Larix decidua*茎干的日波动变化与树木蒸腾作用强度日变化密切相关。在季节水平上,Biondi和Hartsough (2010)在墨西哥热带高山林线处,利用点状树木径向变化记录仪(DR, Agricultural Electronics Corp., Arizona, USA)监测林线树种*Pinus hartwegii*径向生长时发现,在生长季中期(6-7月),树木径向生长主要受到土壤水分的影响。Turcotte等(2009)基于树木组织解剖学和点状树木径向变化记录仪的研究表明,生长季初期*Picea mariana*茎干径向生长主要受到土壤温度的影响。

目前,国内有关高山林线树木径向生长的研究主要是基于树木年轮学,在相对长时间尺度上研究树木径向生长的年际特征及其对气候变化的响应(戴君虎等, 2003; Yu *et al.*, 2005; 彭剑峰等, 2006; Wang *et al.*, 2006; Cai & Liu, 2007; Dang *et al.*, 2007; 常锦峰等, 2009; Fan *et al.*, 2009; 康永祥等, 2010; 张立杰和刘鹄, 2012; Zhang *et al.*, 2012)。在短时间尺度上,如日、季节水平上的林线树木径向生长的研究尚不多见(江源等, 2009; 杨艳刚等, 2009),江源等(2009)和杨艳刚等(2009)在芦芽山林线开展的研究因选取的时间较短且不连续,没有清楚地揭示整个生长季内林线树木径向生长的动态特征及其对环境因子的响应,并且对于树木径向生长的一些关键性阶段,如径向生长的开始及最大生长速度的出现也没有涉及,而这些研究对于深入了解树木径向生长对环境因子响应的内在生态学机理是很重要的(Deslauriers *et al.*, 2007; Pérez *et al.*, 2009)。在日、季节短时间尺度上的树木径向生长动态监测也可作为长时间尺度上茎干径向生长的研究给予一定的解释和补充。因此,本文采用具有高分辨率的点状树木径向变化记录仪(Drew & Downes, 2009)对芦芽山林线组成树种白杆(*Picea meyeri*)生长季内树木径向生长进行了持续的动态监测,目的在于了解: 1)白杆茎干径向日变化规律; 2)生长季内白杆茎干径向生长动态; 3)生长季内白杆茎干径向累积变化与环境因子之间的关系。

1 研究区概况

芦芽山是管涔山的主峰,位于山西省吕梁山脉北端(38°35′-38°45′ N, 111°50′-112°5′ E),最高峰荷叶坪海拔2 787 m,其余山峰均在2 000 m左右。气候属于大陆性季风气候,夏季凉爽多雨,冬季寒冷干燥,年平均气温4-7 °C,年降水量384-679 mm,无霜期130-170天。芦芽山海拔1 750-2 600 m地带为寒温性针叶林,土壤为棕色森林土;海拔2 450-2 772 m为亚高山灌丛草甸,土壤为亚高山草甸土(杨艳刚等, 2009)。

2 样点布设和研究方法

2.1 样点布设

研究地点位于芦芽山荷叶坪北坡林线的上限林缘(图1),白杆和华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)为林线建群种。样地地理坐标为38°43′47″ N, 111°50′16″ E,海拔2 737 m,平均坡度25°,坡向为北偏西45°。样地林内郁闭度为0.9,林下基本无灌层。

2.2 研究方法

2.2.1 样树茎干径向变化监测

2009年5-9月,在样地内选取生长良好、干形较直的白杆样树4株(表1),利用点状树木径向变化记

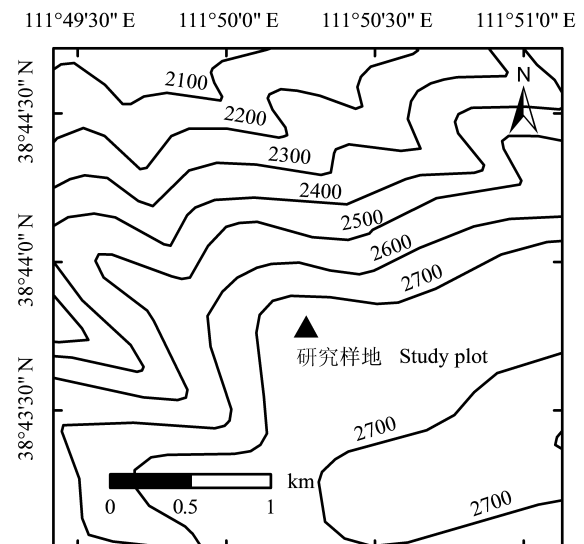


图1 研究区地理位置。

Fig. 1 Location of the study plot.

表1 4株白杆样树的基本特征

Table 1 Essential characteristics of four *Picea meyeri* sample trees

样树编号 Sample tree number	树高 Tree height (m)	胸径 Diameter at breast height (cm)	冠幅 Crown diameter (m)
1#	6.0	30	3.7
2#	4.5	14	1.5
3#	4.0	18	1.6
4#	6.0	25	3.7

录仪(DR, Ecomatik, Munich, Germany)监测树高1.5 m处的茎干径向变化动态。其工作原理是利用树干径向收缩与膨胀变化过程对固定在树干上的探头产生的压力经过滑动变阻器转换为电阻值变化来反映树干径向变化过程。探头与数据采集器连接, 定时自动采集, 实现自动连续观测, 利用数据采集器(DL10, Ecomatik, Munich, Germany)采集茎干变化数据, 采集数据时间间隔设为30 min。

2.2.2 环境因子测定

样地内测定的环境因子包括20 cm深处的土壤含水量(用土壤水分仪(ML2x, Delta-T, Cambridge, UK)测定)、土壤温度(用土壤温度记录仪(ST-05, Delta-T, Cambridge, UK)测定), 利用数据采集器(GP1, Delta-T, Cambridge, UK)进行数据采集。在实验样地上部的开阔草甸处设置小型自动气象站(HOBO, Onset Computer Corp., Massachusetts, USA), 测定降水量及离开地表1.5 cm高处的空气温度和相对湿度。环境因子测定与茎干径向生长监测同步进行, 时间间隔为30 min。水汽压差基于空气相对湿度和空气温度的数据计算得到(吴芳等, 2010)。因仪器出现故障, 6月20日-7月2日空气温度及相对湿度数据缺失。

2.2.3 数据处理与分析

依据Bouriaud等(2005)的最大值法, 提取茎干径向生长信息, 即从点状树木径向变化记录仪所获取的每日48个原始树木茎干数据中提取最大值, 计算连续两日的最大值之差求得树木茎干的日变化(ΔR) (图2)。树木茎干径向累积变化量为逐日 ΔR 的累加之和。

本研究利用Gompertz生长模型(Mäkinen *et al.*, 2008)对生长季白杆茎干的径向生长进行拟合, Rossi等(2003)指出与其他“S”型生长曲线模型相比, Gompertz模型更适用于拟合树木年内的径向生长,

因为Gompertz模型方程拐点的前后曲线是可以不对称的。其表达公式如下:

$$y = ae^{-e^{-bx}}$$

其中: y 为茎干径向累积变化量, x 为天数, a 为 y 的上渐进值, b 为与 y 初值有关的参数, c 指内秉生长率, e 是自然对数的底数, 方程的拐点为 b/c , 此时 y 的变化速度最大(段爱国等, 2003)。

文中涉及的Pearson相关分析及通径系数(马姜明等, 2009)的计算采用SPSS 15.0软件完成, Gompertz生长模型拟合利用Origin 8.6软件完成。

3 结果

3.1 茎干径向日变化

树木茎干径向变化包括因茎干水分变化导致的可逆的茎干收缩与膨胀变化和不可逆的茎干形成层细胞的分裂与伸长生长(Deslauriers *et al.*, 2007)。图2给出了白杆茎干径向的日变化, 它可以划分为3个阶段(Deslauriers *et al.*, 2003): 1)收缩期, 树木茎干从日第一个半径最大值到最小值的变化阶段; 2)膨胀期, 树木茎干从半径最小值到下一个最大值的变化阶段; 3)增长期, 树木茎干半径在膨胀期达到前一个最大值开始到下一个最大值的变化阶段。一个茎干日循环变化包括茎干的收缩阶段与膨胀阶段, 在膨胀期, 当树木茎干半径超过了前一个最大值时, 即表现为茎干的生长, 否则表现为茎干的收缩(图2)。

一般情况下, 树木茎干最大值出现在早晨, 白天随着温度逐渐升高, 树木的蒸腾量增加, 大于树

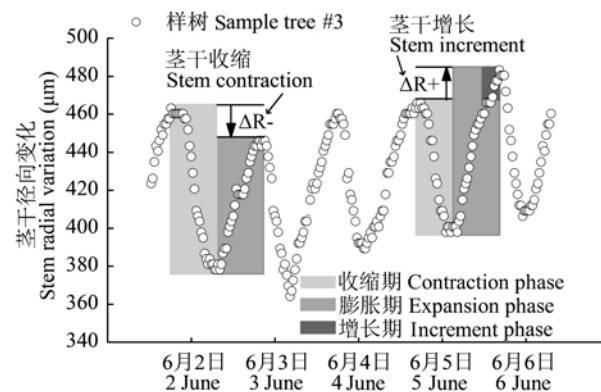


图2 白杆茎干径向日变化。
Fig. 2 Daily variation of stem radial of *Picea meyeri*.

木根部的水分吸收量,在茎干组织内产生了水势梯度,树木茎干形成层外侧的弹性组织(韧皮部、周皮)因水势差而脱水收缩,在下午树木茎干达到最小值,而后温度降低,蒸腾量小于根部吸水量,茎干组织细胞水分恢复而膨胀,其细胞水势在早晨又达到最大值(Downes *et al.*, 1999; Deslauriers *et al.*, 2007)。

3.2 茎干径向累积变化

图3呈现了生长季(5-9月)白杆茎干径向累积及相关环境因子的动态变化。根据白杆茎干径向累积变化曲线特征,可将生长季白杆径向生长大致划分为3个时段:1)茎干水分恢复时段(A阶段),即在5月中上旬,白杆树木茎干呈现出迅速增粗的时段;2)茎干快速生长时段(B阶段),随着水热条件逐渐变好,白杆开始进入真正的生长阶段,树木茎干不断增长。3)茎干脱水收缩时段(C阶段),白杆茎干径向生长趋于停止,茎干组织逐渐脱水,树木茎干表现为逐渐收缩。

3.3 生长季白杆径向生长拟合

利用Gompertz生长模型对白杆茎干径向生长进行拟合(图4A),生长季白杆茎干径向生长表现为“S”型曲线,茎干径向累积生长量上限值为1 464.25 μm 。Gompertz模型很好地拟合了生长季白杆茎干的径向累积生长变化,拟合度达到了极显著水平($p < 0.000 1$),其可以表达95%生长季白杆茎干径向累积生长变化。可以看到,从一年中的第150天(即5月末),白杆径向生长开始,经历大约80天的快速生长,径向生长变慢,逐渐趋于停止。通过对Gompertz拟合方程求导,获得了生长季白杆径向生长速度的拟合曲线(图4B),其呈单峰型曲线,茎干径向生长的最大速度为26.7 $\mu\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$,出现在一年中的第181天(即Gompertz拟合方程拐点)。

3.4 茎干径向累积变化影响因素分析

表2给出了Pearson相关分析与通径系数计算的结果。从Pearson相关系数来看,在茎干水分恢复时段,白杆茎干径向累积变化与土壤温度、土壤含水量、空气相对湿度呈极显著正相关关系,而与水汽压差呈显著负相关关系。在茎干快速生长时段,径向累积变化极显著受到外界环境因子的影响,空气温度、土壤温度、土壤含水量、空气相对湿度及降水量的增加,促进了白杆茎干的径向生长,而水汽压差增大则抑制了白杆径向生长。进入茎干脱水收

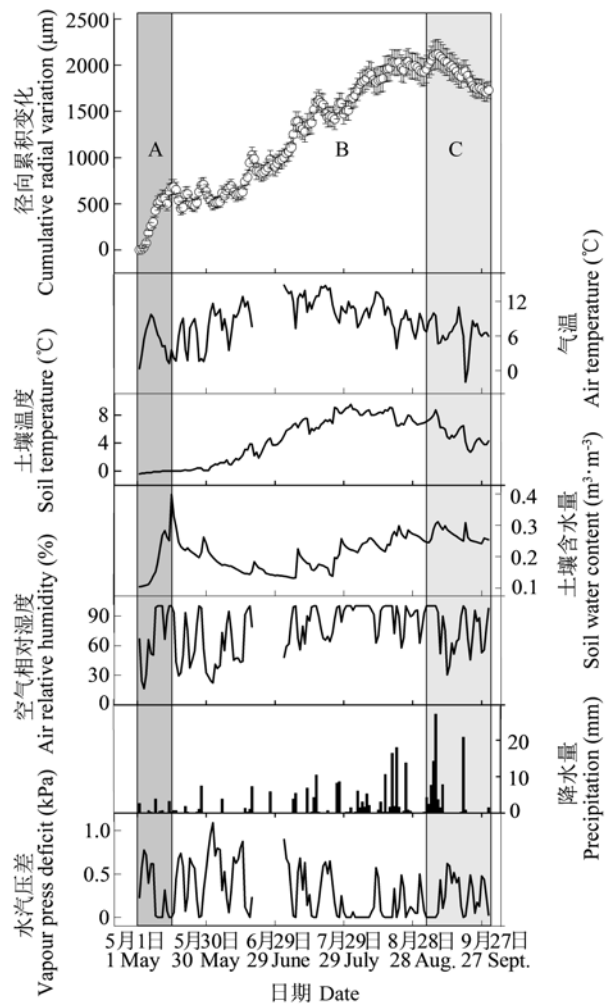


图3 生长季白杆茎干径向累积变化。A, 茎干水分恢复时段; B, 茎干快速生长时段; C, 茎干脱水收缩时段。

Fig. 3 Cumulative radial variation of *Picea meyeri* during the growing season. A, B, and C indicate the periods of stem rehydration, stem rapid growth, and stem dehydration contraction, respectively.

缩期,土壤温度、土壤含水量、降水量与白杆茎干径向累积变化表现为显著正相关,即随着土壤温度、土壤含水量及降水量的减少,白杆茎干趋于收缩。

通径系数是变量标准化的偏回归系数,其大小可表示各自变量对因变量的相对重要程度(马姜明等, 2009)。通过对比通径系数(表2)可以发现,在生长季不同时段影响白杆茎干径向累积变化的主导环境因子有所不同。在茎干水分恢复时段,白杆茎干径向累积变化主要受到土壤含水量变化的影响。在茎干快速生长时段,土壤温度对茎干径向累积变化的影响最显著。土壤温度、土壤含水量是茎干脱

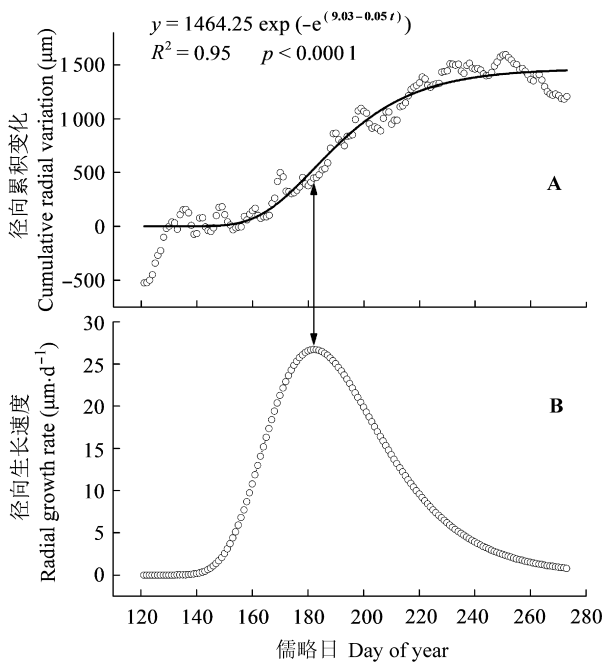


图4 生长季白杆茎干径向累积变化(A)及生长速度(B)拟合。
 Fig. 4 Curve fittings for cumulative radial variation (A) and radial growth rate (B) of *Picea meyeri* during the growing season.

水收缩时段影响白杆茎干径向累积变化的主要环境因子。

4 讨论

4.1 白杆茎干径向生长的开始

许多学者发现，树木茎干因秋冬季严重失水，在春季会进行快速的水分恢复，而表现出大幅的膨

胀增粗(Sevanto *et al.*, 2006; Turcotte *et al.*, 2009)，而这种因水分恢复导致茎干的快速增长可能会与茎干本身生长导致的茎干变化相混淆(Zweifel & Häsler, 2001; Deslauriers *et al.*, 2003)。春季的茎干水分恢复是否促进了树木茎干本身径向生长的开始，促使树木径向生长开始的主导环境因子是什么？这一问题成为学者们关注的焦点(Tardif *et al.*, 2001; Turcotte *et al.*, 2009)。本研究发现，进入5月份，随着空气温度的明显升高，积雪开始融化，土壤含水量升高，白杆茎干因快速的水分恢复而大幅增长。5月下旬，树木茎干组织水分达到平衡，表现出一段相对稳定的平台期(图3)。而此时的积雪尚未完全融化，土壤温度一直维持在0℃左右，其变化滞后于气温。Deslauriers和Morin (2005)通过对*Abies balsamea*茎干组织细胞学的研究指出，只有当土壤温度超过0℃以上时，形成层细胞才开始生长，因为土壤低温严重影响树木地上组织细胞活性和新陈代谢(Rossi *et al.*, 2007)。在本研究中，从5月末，随着土壤从0℃逐渐升高，茎干表现出明显的径向增长变化，与Deslauriers和Morin (2005)的研究结论相符。而在白杆茎干出现径向增长的同时，土壤含水量却出现了降低，白杆茎干本身的水分含量也会出现相应降低，这更加说明了在平台期白杆茎干组织中的水分含量完全满足了生长开始的需要，主要是因为当时的土壤低温，抑制了形成层细胞的生长活性，土壤温度为控制白杆茎干径向生长开始的主导环境因子。Tardif等(2001)在对北方森林7种树木径向生长的研究表明，6月初土壤温度及气温的

表2 生长季不同时段白杆茎干径向累积变化与环境因子的Pearson相关系数和通径系数

Table 2 Pearson correlation coefficients and path coefficients between cumulative radial variation of *Picea meyeri* and environmental factors in different periods during the growing season

生长时段 Growth period	空气相对湿度 Air relative humidity	气温 Air temperature	降水量 Precipitation	土壤温度 Soil temperature	土壤含水量 Soil water content	水汽压差 Vapour pressure deficit	
茎干水分恢复 Stem rehydration	Pearson相关系数 Pearson correlation coefficient	0.800**	0.576	0.167	0.884***	0.949***	-0.630*
	通径系数 Path coefficient	0.045	0.412	0.046	-0.045	0.663*	-0.201
茎干快速生长 Stem rapid growth	Pearson相关系数 Pearson correlation coefficient	0.498***	0.401***	0.336***	0.918***	0.312***	-0.376***
	通径系数 Path coefficient	-0.016	-0.014	0.071**	0.891***	0.254***	-0.018
茎干脱水收缩 Stem dehydration contraction	Pearson相关系数 Pearson correlation coefficient	0.106	0.033	0.456**	0.739***	0.707***	-0.144
	通径系数 Path coefficient	-0.775	-0.050	-0.008	0.818***	0.368**	-0.801

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

急剧升高促使树木径向生长开始。Rossi等(2007)对意大利境内阿尔卑斯山高山林线树种*Larix decidua*、*Pinus cembra*、*Picea abies*的茎干组织细胞学研究发现, 茎干形成层细胞的生长在茎干水分恢复后约2个星期开始, 上述研究结果都很好地支持了本研究结论。

4.2 白杆茎干径向生长速度

通过对Gompertz生长模型拟合求导, 得到的生长季白杆茎干径向生长速度变化呈单峰曲线, 即从5月末, 径向生长速度逐渐增大, 其最大值出现在白天时间较长的6月末, 而并未出现在水热条件相对优越的7月末(图3)。一些学者在研究时也有类似的发现, Gruber等(2009)对奥地利西部的阿尔卑斯山高山林线树种*Pinus cembra*、*Picea abies*、*Larix decidua*树木径向生长的研究表明, 林线树干径向生长最大速度出现在白天最长的夏至日(6月22日)左右, 而非出现在最温暖的7月。Rossi等(2006)在意大利东部阿尔卑斯山高山林线(46°27' N, 12°08' E), 对林线树种*Larix deciduas*、*Picea abies*、*Pinus cembra*茎干径向生长的监测发现, 其树木茎干径向的快速生长通常发生在6月中下旬, 树木茎干最大生长速度在年际间略有不同, 但都出现在夏至日前后。Ježik等(2011)研究发现*Fagus sylvatica*树木径向生长量大约有50%在6月份完成。可以看出, 林线白杆树木径向生长速度显著受到光周期的影响, 相关研究也表明光周期对植物的生理过程和树木生长具有重要影响(Partanen & Beuker, 1999; Li *et al.*, 2003)。在光周期相对较长的生长季前期, 树木新叶、茎的快速生长会产生大量的生长激素(Ljung *et al.*, 2001), 从而促使茎干形成层完成大部分细胞的分裂和伸长生长, 使得在生长季后期有足够的时间完成新生细胞的细胞壁木质化, 抵御即将到来的寒冬, 这是树木适应外部恶劣环境的一种生存策略(Rossi *et al.*, 2006)。

4.3 白杆径向累积变化与环境因子的关系

在生长季(5-9月), 林线树木白杆茎干径向生长经历了3个不同的时段, 在不同时段影响径向生长的主导环境因子有所不同(表2)。Tardif等(2001)在加拿大魁北克地区对北方森林7种树木的径向生长研究中有类似的发现。在5月中上旬, 白杆茎干径向的快速生长主要受土壤含水量

变化的影响。白杆茎干在秋冬季经历严重的失水, 在春季随着空气温度的逐渐升高, 林线处的积雪开始融化, 土壤水分含量逐渐升高, 树木通过根压来吸收土壤中的水分(Grace & James, 1993), 树木茎干组织水分得到迅速恢复, 表现为茎干径向快速增长, 这与Turcotte等(2009)的观测结果一致。从5月末开始, 树木茎干进入了快速生长期, 土壤温度成为影响树木径向生长的主导因子。Havranek (1972)在高山林线进行研究时发现, 土壤温度小于7 °C时, 林线树木净光合作用显著受到抑制, 即土壤温度在0-7 °C, 土壤温度与净光合作用呈线性关系, 从而影响到茎干径向生长。土壤低温不仅制约树木的净光合作用, 还会影响到植物光合产物在体内的运输和分配(Körner, 1998)。同时, 土壤低温还会限制树木根部对土壤养分和水的吸收, 进而影响树木的径向生长(Körner, 1999)。土壤含水量主要通过影响白杆茎干组织水分, 改变形成层细胞膨压, 而细胞膨压是细胞伸长生长的主要动力(Zweifel *et al.*, 2006), 进而影响到茎干的径向生长。在茎干快速生长时段, 气温对白杆茎干径向生长也有明显的影响(表2), 可能表现在以下两点: 一方面随着气温的升高, 树木叶面积增大, 增强了树木叶片光合固碳的能力(Kellomäki & Wang, 2001); 另一方面, 气温的升高也增强了叶片内与光合作用相关的酶的活性, 从而增强了叶片的光合作用能力(Strand *et al.*, 2002), 进而促进了茎干的径向生长。Fan等(2009)在我国横断山脉林线地区, 通过树木年轮分析也有相似的发现, 林线树种长苞冷杉(*Abies georgei*)的径向生长与生长季中6、7月份的气温呈显著正相关关系。在生长季中, 当有降水出现时, 白杆树木茎干会表现出大幅增长。Zahner (1963)研究报道, 降水不但能够提高土壤含水量, 使茎干形成层细胞水分含量增加, 而且树木通过叶片及枝干表皮对树干茎流的有效吸收, 也是增加茎干组织水分含量的一个重要途径, 进而可促进细胞的伸长生长。8月中下旬, 白杆树木茎干径向生长基本停止, 而随着土壤温度、土壤含水量的不断降低, 树木茎干逐渐脱水收缩, 这样可以增加茎干组织内细胞质的浓度, 增强抵御林线冬季严寒和干燥等恶劣环境的能力(Baig & Tranquillini, 1980; Anfodillo *et al.*, 1998)。

5 结论

在生长季中, 因空气温度导致树木蒸腾作用强度的日变化, 使茎干组织水分发生日变化, 白杆茎干表现为白天脱水收缩与夜间吸水膨胀的循环变化。在生长季内, 白杆茎干径向生长表现出3个不同的时段: 1) 茎干水分恢复时段, 2) 茎干快速生长时段, 3) 茎干脱水收缩时段。在不同生长时段, 影响白杆茎干径向累积变化的主导环境因子有所不同。土壤温度为影响白杆茎干径向生长开始的主导环境因子。受到光周期的影响, 白杆径向生长最大速度出现在6月末。

致谢 国家自然科学基金(41171067和40871055)资助。

参考文献

- Anfodillo T, Rento S, Carraro V, Furlanetto L, Urbinati C, Carrer M (1998). Tree water relations and climatic variations at the alpine timberline: seasonal changes of sap flux and xylem water potential in *Larix decidua* Miller, *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus cembra* L. *Annals of Forest Science*, 55, 159–172.
- Baig MN, Tranquillini W (1980). The effects of wind and temperature on cuticular transpiration of *Picea abies* and *Pinus cembra* and their significance in desiccation damage at the alpine treeline. *Oecologia*, 47, 252–256.
- Biondi F, Hartsough P (2010). Using automated point dendrometers to analyze tropical treeline stem growth at Nevado de Colima, Mexico. *Sensors*, 10, 5827–5844.
- Bouriaud O, Leban JM, Bert D, Deleuze C (2005). Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiology*, 25, 651–660.
- Cai QF, Liu Y (2007). January to August temperature variability since 1776 inferred from tree-ring width of *Pinus tabulaeformis* in Helan Mountain. *Journal of Geographical Sciences*, 17, 293–303.
- Chang JF (常锦峰), Wang XP (王襄平), Zhang XP (张新平), Lin X (林鑫) (2009). Alpine timberline dynamics in relation to climatic variability in the northern Daxing'an mountains. *Journal of Mountain Science* (山地学报), 27, 703–711. (in Chinese with English abstract)
- Dai JH (戴君虎), Shao XM (邵雪梅), Cui HT (崔海亭), Ge QS (葛全胜), Liu HY (刘鸿雁), Tang ZY (唐志尧) (2003). Reconstruction of past eco-climate by tree-ring width index of *Larix chinensis* on Mt. Taibai. *Quaternary Sciences* (第四纪研究), 23, 428–435. (in Chinese with English abstract)
- Dang HS, Jiang MX, Zhang QF, Zhang YJ (2007). Growth responses of subalpine fir (*Abies fargesii*) to climate variability in the Qinling Mountain, China. *Forest Ecology and Management*, 240, 143–150.
- Deslauriers A, Morin H (2005). Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees*, 19, 402–408.
- Deslauriers A, Morin H, Urbinati C, Carrer M (2003). Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). *Trees*, 17, 477–484.
- Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T (2007). Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred? *Dendrochronologia*, 25, 113–124.
- Downes G, Beadle C, Worledge D (1999). Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. Nitens* in relation to climate. *Trees*, 14, 102–111.
- Drew DM, Downes GM (2009). The use of precision dendrometers in research on daily stem size and wood property variation: a review. *Dendrochronologia*, 27, 159–172.
- Duan AG (段爱国), Zhang JG (张建国), Tong SZ (童书振) (2003). Application of six growth equations on stands diameter structure of Chinese fir plantations. *Forest Research* (林业科学研究), 16, 423–429. (in Chinese with English abstract)
- Fan ZX, Bräuning A, Cao KF, Zhu SD (2009). Growth-climate responses of high-elevation conifers in the central Hengduan Mountains, southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 258, 306–313.
- Grace J, James J (1993). Physiology of trees at treeline. In: Alden J, Mastrantonio JL, Odum S eds. *Forest Development in Cold Climates*. Plenum Press, New York.
- Gruber A, Zimmermann J, Wieser G, Oberhuber W (2009). Effects of climate variables on intra-annual stem radial increment in *Pinus cembra* (L.) along the alpine treeline ecotone. *Annals of Forest Science*, 66, 503–513.
- Havranek WM (1972). Über die bedeutung der bodentemperatur für die photosynthese und die transpiration junger forstpflanzen und für die stoffproduktion an der waldgrenze. *Angewandte Botanik*, 46, 101–116.
- Ježik M, Blaženeč M, Štělcová K, Ditmarová L (2011). The impact of the 2003–2008 weather variability on intra-annual stem diameter changes of beech trees at a

- submontane site in central Slovakia. *Dendrochronologia*, 29, 227–235.
- Jiang Y (江源), Yang YG (杨艳刚), Dong MY (董满宇), Zhang WT (张文涛), Ren FP (任斐鹏) (2009). Stem radius growth of *Picea meyeri* and *Larix principis-rupprechtii* nearby the tree-line of Luya Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 20, 1271–1277. (in Chinese with English abstract)
- Kang YX (康永祥), Liu JH (刘婧辉), Sun FF (孙菲菲), Dai SF (代栓发), He XJ (何小军) (2010). Responses of tree ring width of *Larix chinensis* in the regions of alpine timberline in Taibai Mountain to climate change. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 38, 11–13. (in Chinese with English abstract)
- Kellomäki S, Wang KY (2001). Growth and resource use of birch seedlings under elevated carbon dioxide and temperature. *Annals of Botany*, 87, 669–682.
- Körner C (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115, 445–459.
- Körner C (1999). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, Berlin.
- Körner C, Paulsen J (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31, 713–732.
- Li CY, Junttila O, Ernsten A, Heino P, Palva ET (2003). Photoperiodic control of growth, cold acclimation and dormancy development in silver birch (*Betula pendula*) ecotypes. *Physiologia Plantarum*, 117, 206–212.
- Li MC (李明财), Luo TX (罗天祥), Zhu JJ (朱教君), Kong GQ (孔高强) (2008). Advances in formation mechanism of alpine timberline and associated physiological characteristics of plants. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 28, 5583–5591. (in Chinese with English abstract)
- Ljung K, Bhalerao RP, Sandberg G (2001) Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth. *The Plant Journal*, 28, 465–474.
- Ma JM (马姜明), Liu SR (刘世荣), Shi ZM (史作民), Zhang YD (张远东), Miao N (缪宁) (2009). Natural regeneration of *Abies faxoniana* along restoration gradients of subalpine dark coniferous forest in western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 33, 646–657. (in Chinese with English abstract)
- Mäkinen H, Seo JW, Nöjd P, Schmitt U, Jalkanen R (2008). Seasonal dynamics of wood formation: a comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements. *European Journal of Forest Research*, 127, 235–245.
- Partanen J, Beuker E (1999). Effects of photoperiod and thermal time on the growth rhythm of *Pinus sylvestris* seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 14, 487–497.
- Peng JF (彭剑峰), Gou XH (勾晓华), Chen FH (陈发虎), Liu PX (刘普幸), Zhang Y (张永), Fang KY (方克艳) (2006). Climatic response of tree-ring width from alpine treeline in the middle of Anyemaqen Mountains, northeastern Tibetan Plateau, China. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 28 (Suppl. 2), 57–63. (in Chinese with English abstract)
- Pérez CA, Carmona MR, Aravena JC, Fariña JM, Armesto JJ (2009). Environmental controls and patterns of cumulative radial increment of evergreen tree species in montane, temperate rainforests of Chiloé Island, southern Chile. *Austral Ecology*, 34, 259–271.
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Carraro V (2007). Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*, 152, 1–12.
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Morin H, Saracino A, Motta R, Borghetti M (2006). Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist*, 170, 301–310.
- Rossi S, Deslauriers A, Morin H (2003). Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia*, 21, 33–39.
- Sevanto S, Suni T, Pumpanen J, Grönholm T, Kolari P, Nikinmaa E, Hari P, Vesala T (2006). Wintertime photosynthesis and water uptake in a boreal forest. *Tree Physiology*, 26, 749–757.
- Strand M, Lundmark T, Söderbergh I, Mellander PE (2002). Impacts of seasonal air and soil temperatures on photosynthesis in Scots pine trees. *Tree Physiology*, 22, 839–847.
- Tardif J, Flannigan M, Bergeron Y (2001). An analysis of the daily radial activity of 7 boreal tree species, Northwestern Quebec. *Environmental Monitoring and Assessment*, 67, 141–160.
- Turcotte A, Morin H, Krause C, Deslauriers A, Thibeault-Martel M (2009). The timing of spring rehydration and its relation with the onset of wood formation in black spruce. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 1403–1409.

- Vaganov EA, Hughes MK, Kirilyanov AV, Schweingruber FH, Silkin PP (1999). Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature*, 400, 149–151.
- van Gardingen PR, Grace J, Jeffree CE (1991). Abrasive damage by wind to the needle surfaces of *Picea sitchensis* (Bong.) and Carr. and *Pinus sylvestris* L. *Plant, Cell & Environment*, 14, 185–193.
- Wang T, Zhang QB, Ma KP (2006). Treeline dynamics in relation to climatic variability in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 406–415.
- Wu F (吴芳), Chen YM (陈云明), Yu ZH (于占辉) (2010). Growing season sap-flow dynamics of *Robinia pseudoacacia* plantation in the semi-arid region of Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 469–476. (in Chinese with English abstract)
- Yang YG (杨艳刚), Zhang WT (张文涛), Ren FP (任斐鹏), Wang GR (王耿锐), Dong MY (董满宇) (2009). Stem radius growth features of *Picea meyeri* and its relationship with environmental factors at the treeline of Luya Mountain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 29, 6793–6804. (in Chinese with English abstract)
- Yu DP, Gu HY, Wang JD, Wang QL, Dai LM (2005). Relationships of climate change and tree ring of *Betula ermanii* treeline forest in Changbai Mountain. *Journal of Forestry Research*, 16, 187–192.
- Zahner R (1963). Internal moisture stress and wood formation in conifers. *Forest Products Journal*, 13, 240–247.
- Zhang LJ (张立杰), Liu H (刘鹤) (2012). Response of *Picea crassifolia* population to climate change at the treeline ecotones in Qilian Mountains. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 48, 18–21. (in Chinese with English abstract)
- Zhang WT, Jiang Y, Dong MY, Kang MY, Yang HC (2012). Relationship between the radial growth of *Picea meyeri* and climate along elevation of the Luyashan Mountain in North-Central China. *Forest Ecology and Management*, 265, 142–149.
- Zweifel R, Häsler R (2001). Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiology*, 21, 561–569.
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery DM (2006). Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany*, 57, 1445–1459.

特邀编委: 桑卫国 责任编辑: 王 葳