

# 玉龙雪山不同海拔丽江云杉径向生长对气候变异的响应

张 贇<sup>1,2</sup> 尹定财<sup>1\*</sup> 田 昆<sup>1,2</sup> 张卫国<sup>1</sup> 和荣华<sup>3</sup> 和文清<sup>3</sup> 孙江梅<sup>3</sup> 刘振亚<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>西南林业大学国家高原湿地研究中心, 昆明 650224; <sup>2</sup>云南省滇池湿地生态系统国家定位观测研究站, 昆明 650224; <sup>3</sup>丽江玉龙雪山省级自然保护区管护局, 云南丽江 674100

**摘 要** 为研究滇西北高原树木径向生长与气候关系随海拔的变化规律, 分别在玉龙雪山低、中、高海拔采集丽江云杉(*Picea likiangensis*)年轮样本, 建立了不同海拔丽江云杉树轮宽度残差年表, 将年轮指数与气候因子进行响应分析、冗余分析以及滑动响应分析。结果表明: 玉龙雪山丽江云杉径向生长受气温和降水共同影响, 但不同海拔径向生长响应模式存在差异。其中当年1–3月降水与不同海拔丽江云杉径向生长均呈显著正相关关系; 当年生长季后期降水与中、低海拔树木生长呈显著负相关关系, 与高海拔树木生长呈显著正相关关系; 中、低海拔树木生长还受当年春季干旱胁迫; 而当年7月气温升高促进高海拔丽江云杉生长。冗余分析与响应分析结果基本一致, 说明冗余分析能够有效量化树轮宽度指数与气候因子的关系。滑动响应分析显示气温和降水在小时间尺度上的变化也会影响树木生长。结合不同海拔丽江云杉生长对气候因子的响应模式及未来气候预测, 玉龙雪山高海拔丽江云杉生长将得到加强, 而中、低海拔丽江云杉生长则表现出不确定性。

**关键词** 青藏高原东南缘; 树木年轮; 气候响应; 气温; 降水

张贇, 尹定财, 田昆, 张卫国, 和荣华, 和文清, 孙江梅, 刘振亚 (2018). 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, 42, 629–639. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0003

## Radial growth responses of *Picea likiangensis* to climate variabilities at different altitudes in Yulong Snow Mountain, southwest China

ZHANG Yun<sup>1,2</sup>, YIN Ding-Cai<sup>1\*</sup>, TIAN Kun<sup>1,2</sup>, ZHANG Wei-Guo<sup>1</sup>, HE Rong-Hua<sup>3</sup>, HE Wen-Qing<sup>3</sup>, SUN Jiang-Mei<sup>3</sup>, and LIU Zhen-Ya<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>National Plateau Wetlands Research Center, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; <sup>2</sup>Yunnan Dianchi Lake Wetland Ecosystem National Observatory Station, Kunming 650224, China; and <sup>3</sup>Administration of Yulong Snow Mountain Provincial Natural Reserve, Lijiang, Yunnan 674100, China

### Abstract

**Aims** The objective of this study was to determine the relationships between radial growth in *Picea likiangensis* and climate variables along an altitudinal gradient in Yulong Snow Mountain of southwest China.

**Methods** Tree-ring samples were collected at low (2 898 m), intermediate (3 309 m) and high (3 639 m) altitudes in Yulong Snow Mountain. Residual chronologies were established by using the tree-ring width data. Relationships between the residual chronologies and climatic factors were determined by using response function analysis (RFA), redundancy analysis (RDA) and moving interval response analysis (MIRA).

**Important findings** The radial growth in *P. likiangensis* was influenced by both temperature and precipitation along an altitudinal gradient in Yulong Snow Mountain, but the seasonal response patterns varied with altitudes. It was significantly and positively correlated with precipitation from January through March of the current year at all the three altitudinal sites. The precipitation in post-growing season of the current year imposed a negative influence on radial growth at the sites of low and intermediate altitudes; whereas the effect was positive at the high altitude site. Spring drought of the current year was found to be another important factor affecting tree growth at the low and intermediate altitudes, while the current July temperature accelerated the radial growth at the high altitude. Results of RDA were generally consistent with that of RFA, indicating the effectiveness of RDA for quantifying the relationships between tree-ring width index and climatic factors. The results of MIRA indicated

收稿日期Received: 2018-01-03 接受日期Accepted: 2018-04-25

基金项目: 国家自然科学基金(31600395)和云南省高原湿地科学创新团队项目(2012HC007)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31600395), and the Plateau Wetlands Science Innovation Team of Yunnan Province (2012HC007).

\* 通信作者 Corresponding author (yindingcai@126.com)

that variations in temperature and precipitation on a short-term scale also influenced tree growth. Based on the responses of tree growth to climate at the three altitudes and future climate predictions, the radial growth in *P. likiangensis* would likely be enhanced at the high altitude in the Yulong Snow Mountain, but the response patterns are uncertain at the low and intermediate altitudes.

**Key words** southeastern margin of Qinghai-Xizang Plateau; dendrochronology; climate response; temperature; precipitation

Zhang Y, Yin DC, Tian K, Zhang WG, He RH, He WQ, Sun JM, Liu ZY (2018). Radial growth responses of *Picea likiangensis* to climate variabilities at different altitudes in Yulong Snow Mountain, southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 629–639. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0003

气候变化将对树木生长和森林生态系统的结构与功能产生重要影响,因而全球变暖背景下森林生态系统对气候的响应越来越受到人们的关注(van Mantgem *et al.*, 2009)。树木作为森林生态系统的基本单元,研究其径向生长与气候变化的关系有利于探究森林生态系统对气候变化的响应机制(李腾等, 2014)。树木生长受到遗传因子和外界环境因子的共同影响,运用树木年轮学方法去除生长趋势等非气候因子的影响后,树木年轮宽度指数将保留大量过去气候变化的信息,因此树木年轮被广泛应用于气候响应与气候重建研究中(Fritts, 1991)。

海拔变化通过水分分配差异影响树木径向生长(Fritts, 1976)。在高海拔地区,树木径向生长受生长季气温的影响,而生长季的降水是限制低海拔地区树木径向生长的主要气候因子(Yu *et al.*, 2007)。但不同地区限制树木径向生长的气候因子存在差异,因而沿海拔梯度树木径向生长对气候变化响应模式也不同(Liang *et al.*, 2010)。例如,东北长白山东坡高海拔长白落叶松(*Larix olgensis*)径向生长主要受上年生长季初期和生长季盛期气温限制,而低海拔的径向生长主要受当年9月降水和当年8月帕尔默干旱指数(PDSI)影响(于健等, 2016)。华北芦芽山阳坡低海拔华北落叶松(*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*)径向生长与当年4月平均气温和上年11月降水量呈显著负相关关系,中、高海拔的径向生长与上年10月平均气温和当年6月降水呈显著负相关关系(张文涛等, 2015)。西北阿尼玛卿山东部低海拔祁连圆柏(*Sabina przewalskii*)径向生长不仅受上年8月和当年5月降水影响,还受当年6月和上年11月气温的影响,而高海拔的径向生长主要受当年7、8月气温限制(彭剑锋等, 2010)。而西南地区沿海拔梯度树木生长与气候关系的研究相对较少(Panthi *et al.*, 2018)。

滇西北高原地处青藏高原东南缘,在气候变化研究中具有突出的区位优势(Fan *et al.*, 2009)。近年来,已有学者利用树轮资料重建了该区域的年际与夏季气温以及干旱指数(Berg *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2012),同时阐明了海拔上限主要针叶树种径向生长与气候因子的关系。如石卡雪山海拔上限丽江云杉(*Picea likiangensis*)径向生长受生长季前气温限制,当年生长季后期气温促进海拔上限长苞冷杉(*Abies georgei*)径向生长(Zhang *et al.*, 2017);冬季气温是影响横断山中部白马雪山海拔上限长苞冷杉径向生长的主要气候因子(Fan *et al.*, 2009);普达措国家公园麦吊云杉(*Picea brachytyla*)和长苞冷杉径向生长主要受气温影响,而大果红杉(*Larix potaninii* var. *australis*)主要受降水影响(余佳霖等, 2017)。玉龙雪山作为滇西北高原的典型雪山,以往的年轮学研究多集中于解释海拔上限树木径向生长与气候因子的关系(张卫国等, 2017),尚缺乏不同海拔树木径向生长与气候因子关系的对比研究,加强海拔梯度上树木生长对气候变化响应差异的研究有利于揭示影响该区域树木生长的关键气候因子。

丽江云杉是我国西南(云南西北部、四川西南部及西藏东南部)高山林区主要用材树种,耐阴、耐干冷,浅根性,喜排水良好的酸性土壤。主要生长在土层松软的阴坡、半阴坡地势平缓处,群落环境温凉湿润。在滇西北的垂直分布范围为3 100–3 810 m,其森林上、下限分别与冷杉(*Abies fabri*)林和高山松(*Pinus densata*)林相交接(吴征镒, 1987)。本文假设海拔梯度上丽江云杉径向生长变化符合传统观点,即低海拔树木径向生长受降水影响,高海拔树木径向生长受气温影响,并运用树木年轮学方法,研究玉龙雪山不同海拔丽江云杉径向生长对气候变化的响应,验证所提假设,从而阐明影响该区域丽江云杉径向生长的关键气候因子。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

玉龙雪山(27.17°–27.67° N, 100.17°–100.33° E)位于云南省丽江市西北部,是我国纬度最低的一座雪山。主峰海拔5 596 m,海拔高差大,植被类型丰富。在海拔2 000–2 800 m主要分布以华山松(*Pinus armandii*)、云南松(*P. yunnanensis*)为主的暖温性针叶林;海拔2 800–3 500 m主要分布以云南铁杉(*Tsuga dumosa*)、高山松为主的温凉性针叶林;海拔3 200–4 200 m主要分布以大果红杉、丽江云杉、长苞冷杉为主的寒温性针叶林;海拔4 200 m以上分布以高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)和草甸为主的寒温性灌丛(吴征镒, 1987)。

玉龙雪山地处我国西南部季风气候区,受高空西风环流和西南季风交替控制,分为明显的干湿两季,气候具有雨热同期的特点。据丽江气象站1951–2010年器测数据显示(图1),其年平均气温为12.8 °C,最冷月(1月)平均气温6.1 °C,最热月(6月)平均气温18.2 °C;年降水量964.7 mm,但时间分布不均,主要集中在6–9月,占全年降水总量的81%。1951年以来,丽江气象站的年平均气温呈显著上升趋势,以0.148 °C·10 a<sup>-1</sup>的速率递增;降水有增加的趋势,但不显著。

### 1.2 样本采集与年表建立

2016年10月和2017年11月分别在玉龙雪山丽江云杉分布的低海拔、中海拔和高海拔设置采样点(表1),采样时尽量选择生长状况良好树龄较大的丽江云杉,用内径为5.15 mm的生长锥在树木胸高(约1.3 m)处钻取样芯,每棵树从不同方向采集2个样芯,装入事先准备的吸管内保存,并进行编号。

低海拔采样点乔木层主要为丽江云杉,主要伴生种为白桦(*Betula platyphylla*);中海拔采样点乔木层主要有丽江云杉与长苞冷杉,主要伴生种为川滇花楸(*Sorbus vilmorinii*)、丽江枫(*Acer forrestii*)和忍冬属(*Lonicera* spp.)植物;高海拔采样点乔木层主要

有丽江云杉与长苞冷杉,林下较为空旷,少有杜鹃属(*Rhododendron* spp.)植物。

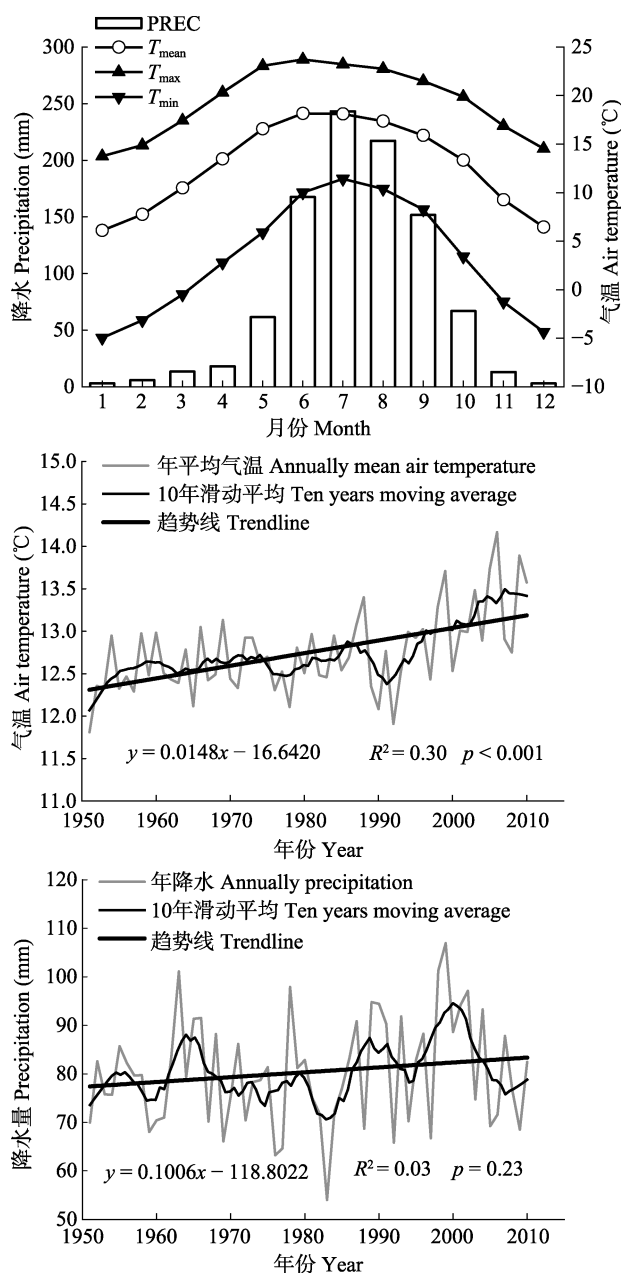


图1 丽江气象站1951–2010年气象资料。PREC, 降水;  $T_{\text{mean}}$ , 月平均气温;  $T_{\text{max}}$ , 月平均最高气温;  $T_{\text{min}}$ , 月平均最低气温。  
Fig. 1 Meteorological data from the Lijiang Meteorological Station (1951–2010). PREC, precipitation;  $T_{\text{mean}}$ , monthly mean air temperature;  $T_{\text{max}}$ , monthly maximum air temperature;  $T_{\text{min}}$ , monthly minimum air temperature.

表1 采样点概况

Table 1 Description of sampling sites

采样点 Sampling site	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude (m)	样本量(树/样芯) No. (tree/radii)
低海拔 Low altitude	100.25° E	27.13° N	2 898	27/53
中海拔 Intermediate altitude	100.23° E	27.11° N	3 309	35/70
高海拔 High altitude	100.22° E	27.10° N	3 639	31/62

将采集的年轮样本带回实验室,待自然风干后用乳胶将样本粘贴在特制的木槽中,用砂纸逐步打磨样芯直至年轮清晰可见,先在双筒显微镜下对样芯进行目视定年,然后用EPSON Scan扫描仪(Expression 11000XL, EPSON, Tokyo, Japan)对样芯进行扫描,扫描参数为专业模式24位全彩,分辨率为3 200 dpi,得到的年轮图片用CDendro and Coorecorder ver. 7.3软件(Larsson, 2010)测量年轮宽度,该系统精度为0.001 mm,最后利用COFECHA程序(Holmes, 1983)对样本进行交叉定年并对结果进行检验,剔除与主序列相关性低的样芯,最终剩余85株树的170个样芯用于年表建立。

运用ARSTAN程序(Cook & Holmes, 1986)建立年表,采用步长为67%的样条函数进行拟合,去除树木本身的遗传因子和干扰竞争的影响。最终建立玉龙雪山不同海拔丽江云杉标准年表(STD)、残差年表(RES)和自回归年表(ARS)。由于本研究采集的年轮样本年限较短,而残差年表(图2)中保存了高质量的高频信息(邵雪梅和吴祥定, 1994),因此本研究选择利用残差年表与气候因子进行分析。

### 1.3 气象资料

根据以往该区域树木年轮学研究成果(Liang *et al.*, 2010; 徐宁等, 2013; Panthi *et al.*, 2018),气象站

数据能够较好的应用于海拔梯度上树木生长对气候变化的响应研究,因而本文亦利用丽江气象站(26.87° N, 100.22° E, 海拔2 393 m)数据进行玉龙雪山不同海拔年轮宽度与气候因子的相关分析。气象资料来源于中国气象数据共享服务平台(<http://data.cma.cn>),资料时段为1951–2010年,包括月平均气温和月降水量2个气候因子。考虑到上年气候对当年树木生长的影响,选取上年9月至当年10月及不同生长季的月平均气温和月降水量,与不同海拔丽江云杉残差年表进行分析。由于气候因子对树木生长的影响具有累积和长期效应(Yu *et al.*, 2013),进一步分析了树木生长与生长季气候因子的关系。将生长季划分为上年生长季后期(上年9–10月)、当年1–3月、当年生长季初期(当年4–5月)、当年生长季盛期(当年6–8月)及当年生长季后期(当年9–10月)(Zhang *et al.*, 2017)。

### 1.4 数据分析

为阐明3个年表之间的相关性,利用SPSS中的Spearman方法对3个样点的丽江云杉年轮指数进行相关分析。

为确定丽江云杉径向生长与气候因子的关系,采用DendroClim 2002软件(Biondi & Waikul, 2004)中的响应函数对3个样点的残差年表与逐月和生长

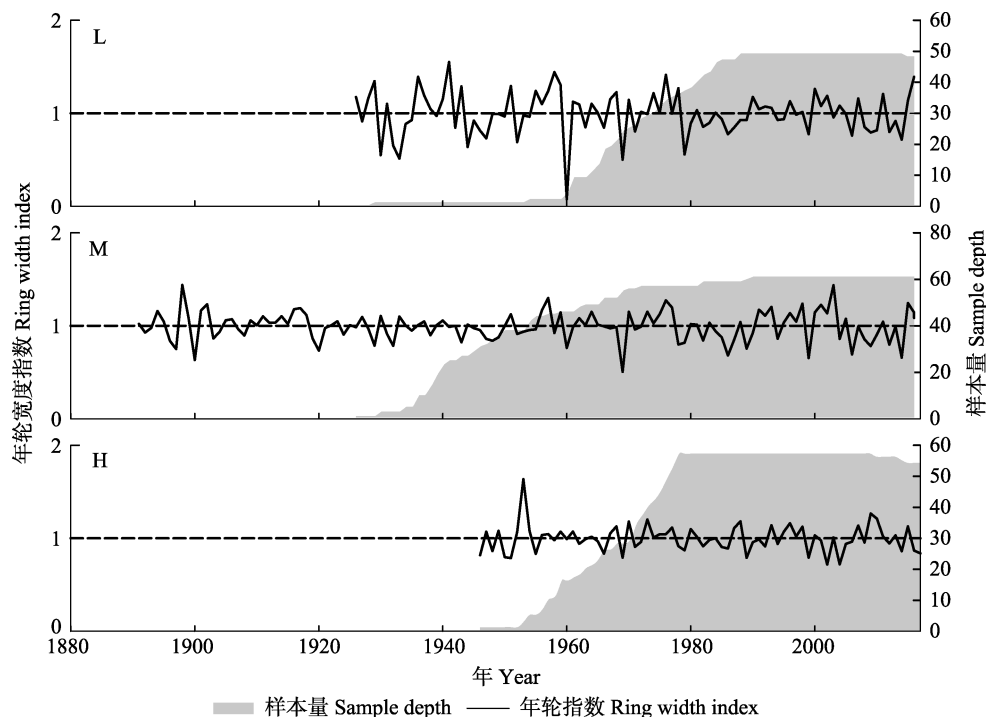


图2 树轮宽度残差年表。L, 低海拔; M, 中海拔; H, 高海拔。

Fig. 2 Residual tree-ring chronologies at the three sites. L, low altitude; M, intermediate altitude; H, high altitude.

表2 年表统计参数及公共区间分析

Table 2 Statistics of ring-width chronologies and common interval analysis

统计特征 Statistic characters	L	M	H
样本量(树/样芯) Sample depth (tree/radii)	25/50	31/62	29/58
序列长度 Time span (A.D)	1925–2016	1889–2016	1945–2017
EPS > 0.85起始年/样芯数 Year since EPS > 0.85/cores	1964/11	1901/7	1957/11
平均敏感度 Mean sensitivity	0.28	0.17	0.16
公共区间(1967–2016)分析 Common interval analysis (1967–2016)			
标准差 Standard deviation	0.23	0.16	0.14
信噪比 Signal-to-noise ratio	10.1	44.9	13.0
样本总体代表性 Expressed population signal	0.91	0.98	0.93
第一主成分方差解释量 Variance in first eigenvector (%)	41.44	49.09	40.55

L, 低海拔; M, 中海拔; H, 高海拔。EPS, 样本总体代表性。

L, low altitude; M, intermediate altitude; H, high altitude. EPS, expressed population signal.

季气候因子进行响应分析。响应函数对气候因子先提取主成分再进行回归分析, 能够更加准确地反映出样本数据受环境因子的影响程度(Blasing *et al.*, 1984)。同时为验证响应函数结果, 采用冗余分析检验其响应关系。冗余分析通过年表与气候变量的回归和主成分来分析评价树木径向生长与气候因子的关系, 可以有效地定量描述树轮宽度指数和气候因子的关系(Braak, 1994)。利用CANOCO 4.5软件(Braak & Smilauer, 2002)中的冗余分析(RDA)方法对年表与气候因子进行分析, 采用向前筛选法对气候变量进行逐个筛选, 并利用蒙特卡罗检验进行排列, 排列重采样为999次, 显著水平为 $p < 0.05$ 。利用SigmaPlot 10.0软件完成绘图。

为分析丽江云杉径向生长与气候因子响应关系间的稳定性, 利用DendroClim 2002软件中Evolutionary and Moving Response and Correlation模块, 通过Moving forward方式(窗口年限为28年)分析径向生长与气候因子的动态关系。

## 2 结果和分析

### 2.1 年表统计特征值

玉龙雪山不同海拔丽江云杉残差年表统计特征值如表2所示, 3个样点的残差年表均具有较高的平均敏感度、信噪比和第一主成分方差解释量, 样本总体代表性(EPS)也较高(>0.85), 说明年表质量较好, 适合用于与气候因子的分析。

不同海拔丽江云杉残差年表年轮宽度指数的相关分析(表3)表明: 受距离影响, 中海拔年表与低海拔、高海拔年表的相关性均达到了显著水平, 而高海拔和低海拔年表间没有显著相关性。

表3 玉龙雪山3个采样点丽江云杉残差年表间相关系数(1967–2016)

Table 3 Correlation coefficients of the residual chronologies in *Picea likiangensis* among three sampling sites in Yulong Snow Mountain (1967–2016)

	L	M
M	0.629**	–
H	0.177	0.435**

L, 低海拔; M, 中海拔; H, 高海拔。

L, low altitude; M, intermediate altitude; H, high altitude. \*\* $p < 0.01$

### 2.2 丽江云杉径向生长对气候因子的响应

丽江云杉残差年表与逐月气候因子的响应分析结果(图3)表明, 不同海拔丽江云杉径向生长均同时受气温和降水的影响。低海拔丽江云杉径向生长与当年3月、5月降水呈显著正相关关系, 与当年5月平均气温呈显著负相关关系; 中海拔树木径向生长与当年1月和9月降水分别呈显著正相关和显著负相关关系, 与当年5月平均气温表现为显著负相关; 高海拔树木径向生长与当年2月降水呈显著正相关关系, 与当年7月平均气温呈显著正相关关系。

残差年表与生长季气候因子的响应分析结果表明, 低海拔丽江云杉生长与当年1–3月和生长季初期降水显著正相关, 与生长季初期气温呈显著负相关关系; 中海拔丽江云杉生长分别与当年1–3月和当年生长季后期降水呈显著正相关和显著负相关关系; 高海拔丽江云杉生长与生长季气候因子相关性未达到显著水平。

### 2.3 丽江云杉径向生长与气候因子的动态关系

运用滑动响应分析对树木生长与气候因子关系的时间动态进行分析(图4), 总结树木径向生长与气候因子的响应分析结果, 选取当年5月、7月平均气温和当年1–3月、5月、9月降水等主要气候因子进行分析。结果表明, 低海拔丽江云杉径向生长与当年

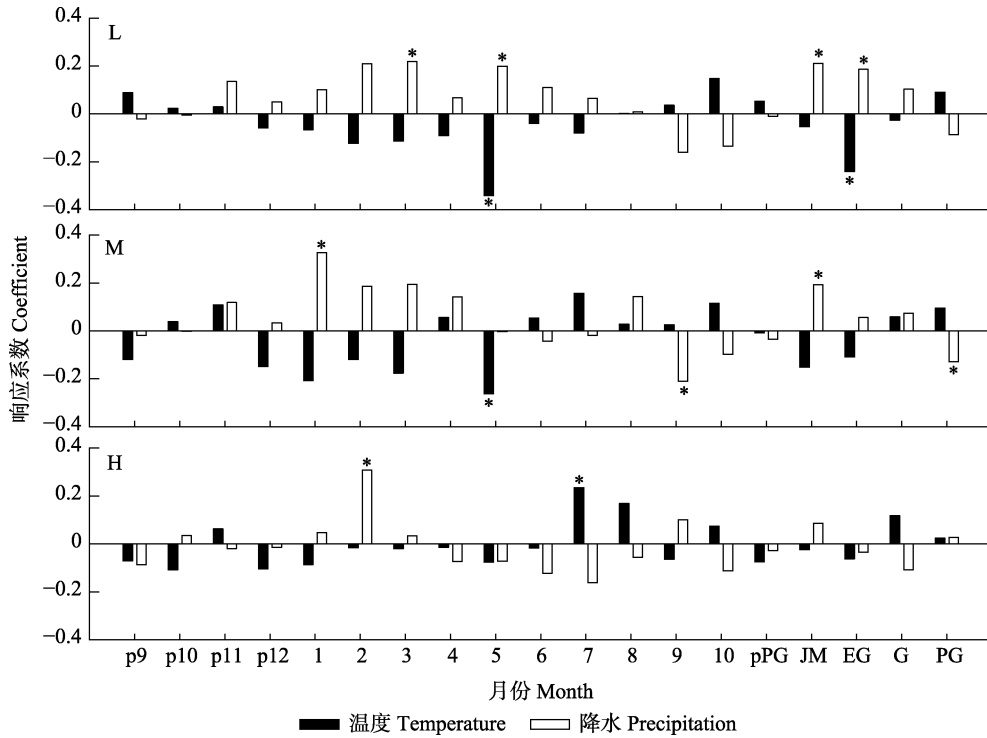


图3 丽江云杉残差年表与气候因子的响应分析(1952–2010)。L, 低海拔; M, 中海拔; H, 高海拔。p代表上年; pPG, 上年生长季后期; JM, 当年1–3月; EG, 生长季初期; G, 生长季盛期; PG, 生长季后期。\*,  $p < 0.05$ 。

Fig. 3 Response function analysis between the residual chronologies and climatic factors (1952–2010). L, low altitude; M, intermediate altitude; H, high altitude. p, previous year; pPG, post-growing season of previous year; JM, January through March of the current year; EG, early growing season; G, growing season; PG, post-growing season. \*,  $p < 0.05$ .

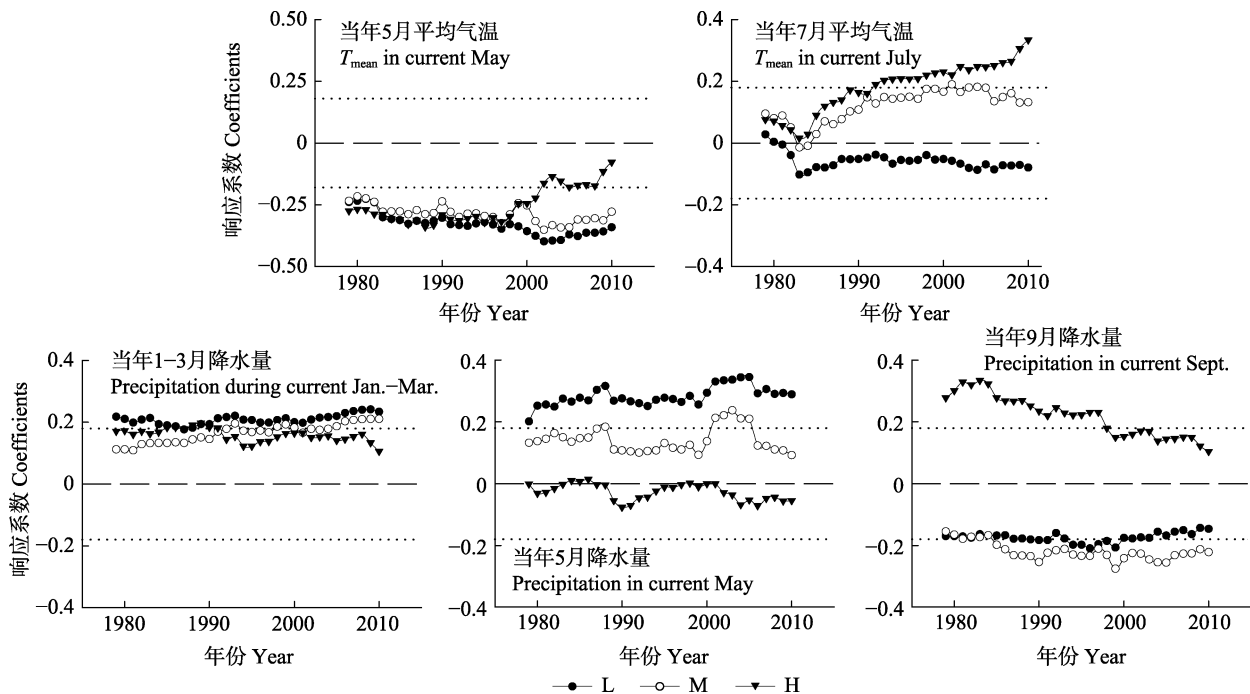


图4 丽江云杉残差年表与主要气候因子的滑动响应分析。虚线为95%置信区间。L, 低海拔; M, 中海拔; H, 高海拔。

Fig. 4 Moving interval response analysis between the residual chronologies and main climatic factors. Dotted lines indicate the 95% confidence level. L, low altitude; M, intermediate altitude; H, high altitude.

5月平均气温和降水关系的稳定性最强, 在全部时间区间内达到显著水平; 与当年1–3月降水关系的

稳定性较强, 在大部分时间区间内达到显著水平。中海拔丽江云杉径向生长与当年5月平均气温的关

系具有非常强的稳定性, 在全部时间区间内达到显著水平; 与当年9月降水关系的稳定性较强, 在大部分时间区间内达到显著水平; 与当年1-3月降水关系的稳定性一般, 在部分时间区间内达到显著水平。高海拔丽江云杉径向生长与当年7月气温的关系稳定性较强, 在大部分时间区间内达到显著水平; 与当年1-3月降水关系的稳定性一般, 在部分时间区间内达到显著水平。

#### 2.4 丽江云杉残差年表与气候因子的冗余分析

玉龙雪山不同海拔丽江云杉残差年表与气候因子的冗余分析结果如图5所示, 在所选的28个气候变量中(上年9月至当年10月的月平均气温和降水), 有4个气候变量对丽江云杉径向生长影响达到显著水平。当年2月降水对树木生长的影响最强, 与不同海拔丽江云杉年表均表现为显著正相关关系, 与高海拔年表相关性最强, 与中、低海拔年表相关性次之。当年5月平均气温与不同海拔年表均呈显著负相关, 与中、低海拔年表相关性最强, 与高海拔年表相关性次之。当年9月降水分别与中、低海拔年表和高海拔年表呈显著负相关和显著正相关。当年3月降水

与中、低海拔年表呈显著正相关, 与高海拔年表相关性较低。

### 3 讨论

#### 3.1 沿海拔梯度丽江云杉径向生长对气候因子的响应

温度和降水共同影响玉龙雪山不同海拔丽江云杉的径向生长, 但低、中、高海拔树木生长与气候因子的关系存在差异。当年1-3月降水的增加对不同海拔丽江云杉的生长均为促进作用(图3, 图5); 随着海拔降低, 当年9月的降水与丽江云杉生长的关系由正相关转为负相关(图3); 中、低海拔丽江云杉径向生长主要受当年5月干旱制约, 具体表现为丽江云杉径向生长与当年5月气温和降水分别呈显著负相关和正相关关系(图3, 图5); 高海拔树木径向生长还受7月平均气温影响(显著正相关, 图3)。

丽江云杉径向生长与当年1-3月降水(降雪形式)表现出正相关关系。一方面, 丽江云杉为浅根性树种, 降雪增加有利于地面积雪的增厚, 能够防止冬季低温及冷风对根系的伤害, 从而有利于树木在生长季初期的生长(Zhang *et al.*, 2015)。另一方面, 冬季降雪有利于土壤保持较好的墒情, 增加树木生长前期水分储备(Vaganov *et al.*, 1999)。冬季降雪对云杉生长的促进作用在前人对该区域丽江云杉(Guo *et al.*, 2009)、天山北部雪岭杉(*Picea schrenkiana*) (Qin *et al.*, 2016)以及加拿大魁北克*Picea mariana* (Payette *et al.*, 1996)的树轮研究中均有报道。

中、低海拔丽江云杉生长受春季干旱胁迫明显, 这可能与丽江云杉的生物学习性与生境偏好有关。丽江云杉植株高大且喜低温阴湿环境, 剧烈的蒸腾作用会降低树叶气孔导度引起气孔关闭, 从而影响树木光合作用(李吉跃, 1991)。丽江3月升温明显, 积雪开始融化, 但4-5月降水量较少(图1), 气温过高引起蒸腾作用加剧和土壤水分蒸发增大, 若此时积雪完全融化而降水偏少, 则会造成生长季初期供水不足, 导致树木光合能力降低, 不利于光合产物的积累用于树木的早期生长(Rolland, 1993)。另外, 丽江云杉喜透水良好土壤, 土壤保水持水性能差, 容易导致水分不足时的干旱胁迫。类似结论在前人对该区域丽江云杉(Guo *et al.*, 2009; 张卫国等, 2017)、相邻川西卧龙自然保护区和米亚罗林区低海拔岷江

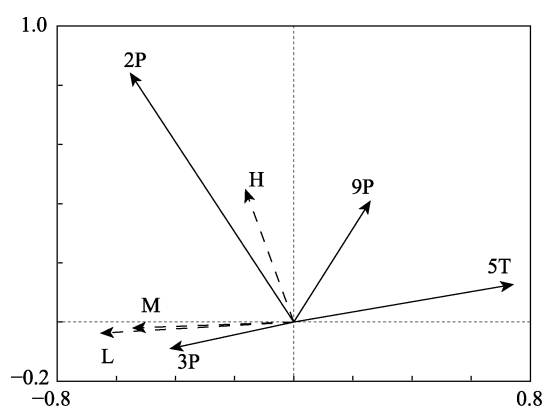


图5 残差年表与气候因子的冗余分析(1952-2010)。只显示相关性显著的气候变量。向量越长表示气候因子越重要, 气候向量与年表向量夹角的余弦值代表年表与气候因子的相关系数。两者方向相同表示正相关, 方向相反表示负相关。数字表示月份, T, P分别表示气温和降水。L, 低海拔; M, 中海拔; H, 高海拔。

**Fig. 5** Redundancy analysis between climatic factors and residual chronologies (1952-2010). Only significant climatic factors ( $p < 0.05$ ) are shown. The longer vector of climate factor indicates the greater contribution; correlation coefficients between the climatic factors and the chronologies are illustrated by the cosine of the angle between the two vectors. Vectors pointing in the same directions indicate a positive correlation, and in opposite directions indicate a negative correlation. Numbers represent the corresponding months, and T and P indicate the temperature and precipitation, respectively. L, low altitude; M, intermediate altitude; H, high altitude.

冷杉(*A. faxoniana*)(李宗善等, 2010; 徐宁等, 2013; 郭滨德等, 2016)的树轮研究中也有报道。这种现象在气温较高, 蒸腾、蒸发作用更强的中、低海拔显得更为突出, 而高海拔地区由于海拔升高气温降低, 生长季初期的蒸腾、蒸发作用较小, 影响相对较小。因而高海拔丽江云杉生长未表现出干旱胁迫响应。

当年9月降水对不同海拔丽江云杉生长的影响差异, 可能与丽江云杉的生理学习性以及玉龙雪山特殊的微气候变化有关。一般而言, 当年生长季后期形成层还没有完全停止活动, 降水增加有利于树木进行光合作用, 从而积累养分促进树木生长(Rolland, 1993)。但该促进作用只在玉龙雪山丽江云杉高海拔年表得以体现, 相反, 在中、低海拔表现为抑制作用。本研究中, 中、低海拔样点相对高海拔样点降水更多, 玉龙雪山海拔上升到3 500 m时, 降水随海拔升高而减少(卢鹤立等, 2007)。中、低海拔过多的降水会造成土壤含氧量降低而CO<sub>2</sub>浓度增加, 减少土壤中氧化还原电位并限制树木根系活动和光合作用的活性(Bazzoffi & Nieddu, 2011)。

高海拔丽江云杉生长还与当年7月平均气温呈显著正相关关系, 说明夏季气温对高海拔树木生长的重要性。夏季是树木生长最旺盛的时期, 较高的气温有利于树木进行光合作用, 积累光合产物从而促进树木的生长(Salzer *et al.*, 2009)。这也符合传统观点, 认为夏季气温是影响高海拔树木径向生长的关键气候因子(Yu *et al.*, 2007)。类似的夏季气温促进高海拔树木生长的结论在日本八甲田山高海拔榧树(Takahashi *et al.*, 2005)、北美西部蛇山地区高海拔 *Pinus longaeva* (Salzer *et al.*, 2009)和阿尔卑斯山高海拔欧洲云杉(*Picea abies*) (Meyer & Braker, 2001)的树轮研究中均有报道。

冗余分析结果进一步验证了响应分析的结果, 即当年1–3月、9月降水和当年5月平均气温是影响玉龙雪山丽江云杉径向生长的主要气候因子, 同时说明该方法能够有效量化树木径向生长与气候因子的关系。但响应分析和冗余分析结果间也存在差异, 如响应分析还检测到当年5月降水对低海拔树木生长的影响及当年7月平均气温对高海拔树木生长的影响等, 造成这种差异的原因可能与两种方法的统计原理有关。这种差异在相邻石卡雪山树轮研究(张贇等, 2018)以及海拔梯度树木生长与气候因子关系研究(于健等, 2016)中也有发现。因此, 二者的综合

应用能更加全面而准确地揭示影响区域树木径向生长的关键气候因子。

基于区域气候模式系统(PRECIS) (Jones *et al.*, 2004)预测, 到2100年中国西南地区春、夏、秋、冬季平均气温将分别上升2.6、3.1、2.7和3.1 °C, 而降水则分别增加8%、7%、6%和8% (Xu *et al.*, 2006)。结合目前不同海拔丽江云杉径向生长对气候因子的响应模式, 未来冬季降水增加以及夏季气温升高将有利于高海拔丽江云杉的径向生长。对于中、低海拔的丽江云杉, 未来气候变化带来的影响相对复杂, 冬季降水增加虽然能起到促进作用, 但秋季降水的增加不利于其生长, 另外若春季降雨增加的幅度抵消不了气温升高带来的负影响, 则未来气候变化对中、低海拔的丽江云杉径向生长起抑制作用。

### 3.2 响应关系的时空异同

近十几年来, 丽江升温明显且降水有增加的趋势(图1), 但气温及降水在局部时间尺度上变化速率不同, 从而导致丽江云杉径向生长与气候因子的动态关系发生变化。如高海拔丽江云杉生长与当年7月气温的正相关关系在1990年左右出现显著增加的趋势, 这可能是由丽江地区在1990年左右气温显著增加引起的(图1); 低海拔丽江云杉生长与当年5月气温在1990年左右负相关程度显著增强, 这也与同时期的显著增温有关, 气温急剧升高加剧了低海拔树木的干旱胁迫; 另外低海拔树木生长与当年5月降水的正相关关系在1980年和2000年左右出现明显上升的阶段, 这可能与同时期降水出现的峰值期有关。这种动态关系的变化反映出气温和降水在较小时间尺度上的变化也会影响树木生长。

对相邻的白马雪山和石卡雪山不同海拔长苞冷杉的树轮研究发现(Panthi *et al.*, 2018), 夏季气温均为影响不同海拔长苞冷杉径向生长的主要气候因子, 由于冷杉分布较云杉海拔更高, 气温更低, 因此对夏季气温也更加敏感, 本研究关于高海拔丽江云杉生长与气候关系的结论与之一致, 进一步证明夏季气温是影响湿润、半湿润地区高海拔针叶树种生长的关键气候因子。徐宁等(2013)对川西米亚罗林区不同海拔岷江冷杉树轮的研究发现, 中、低海拔树木生长主要受春季干旱限制, 本研究结论与之类似, 而高海拔树木生长主要受冬季低温影响, 这可能是由于米亚罗林区比本研究区纬度更高, 且冷杉分布海拔比云杉更高, 更易受到低温冻害的胁迫。段建



平等(2010)对青藏高原东部贡嘎山不同海拔冷杉树轮的研究发现, 森林上限树木生长主要受当年7月气温制约, 本研究结果与之类似。本研究结论与其生长季初期气温升高促进低海拔树木生长的结论相反, 这可能是由于贡嘎山相较于玉龙雪山降水更充足, 且纬度较高、气温较低, 生长季初期气温增加有利于促进树木形成层活动提早, 延长生长季(Graumlich, 1991)。

#### 4 结论

综上所述, 玉龙雪山不同海拔丽江云杉径向生长对气候变化的响应模式存在差异, 当年1-3月与生长季末期的降水、生长季初期的水热条件以及7月气温是影响该地区丽江云杉生长的关键气候因子。中、低海拔丽江云杉生长更加受到生长季初期干旱胁迫的影响, 而高海拔丽江云杉生长更加受到夏季气温的影响。响应函数与冗余分析在树木年轮气候学的研究中能够有效互补。沿海拔梯度树木径向生长与气候因子关系的研究有助于准确揭示影响该区域树木生长的关键气候因子, 从而为该区域森林生态系统的保护与管理提供科学依据。

**致谢** 感谢云南省教育厅科学研究基金(2015Z136和2017YJS094)资助。

#### 参考文献

- Bazzoffi P, Nieddu S (2011). Effects of waterlogging on the soil structure of some Italian soils in relation to the GAEC cross-compliance standard maintenance of farm channel networks and field convexity. *Italian Journal of Agronomy*, 6(Suppl.1), e9. DOI: 10.4081/ija.2011.6.s1.e9.
- Berg A, Norgård G, Greve G (2008). Annual temperature reconstruction in the Central Hengduan Mountains, China, as deduced from tree rings. *Dendrochronologia*, 26, 97-107.
- Biondi F, Waikul K (2004). DENDROCLIM 2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences*, 30, 303-311.
- Blasing TJ, Solomon AM, Ducick DN (1984). Response function revisited. *Tree-Ring Bulletin*, 44, 1-16.
- Braak CJFT (1994). Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience*, 1, 127-140.
- Braak CJFT, Smilauer P (2002). *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination* (version 4.5). Ithaca, New York.
- Cook ER, Holmes RL (1986). *User's Manual for Program ARSTAN: Laboratory of Tree-ring Research*. University of Arizona Press, Tucson.
- Duan JP, Wang LL, Xu Y, Sun Y, Chen J (2010). Response of tree-ring width to climate change at different elevations on the east slope of Gongga Mountains. *Geographical research*, 29, 1940-1949. [段建平, 王丽丽, 徐岩, 孙毓, 陈津 (2010). 贡嘎山东坡不同海拔高度树轮宽度对气候变化的响应. *地理研究*, 29, 1940-1949.]
- 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.
- Fritts HC (1976). *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- Fritts HC (1991). *Reconstruction Large Scale Climate Patterns from Tree Ring Data*. The University of Arizona Press, Tucson.
- Graumlich (1991). Subalpine tree growth, climate, and increasing CO<sub>2</sub>: An assessment of recent growth trends. *Ecology*, 72, 1-11.
- Guo BD, Zhang YD, Wang XC (2016). Response of *Picea purpurea* and *Abies faxoniana* tree rings at different slope aspects to rapid warming in western Sichuan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 354-364. [郭滨德, 张远东, 王晓春 (2016). 川西高原不同坡向云、冷杉树轮对快速增温的响应差异. *应用生态学报*, 27, 354-364.]
- Guo GA, Li ZS, Zhang QB, Ma KP, Mu CL (2009). Dendroclimatological studies of *Picea likiangensis* and *Tsuga dumosa* in Lijiang, China. *IAWA Journal*, 30, 435-441.
- Holmes RL (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43, 69-75.
- Jones RG, Hassell DC, Hudson D, Wilson S, Jenkins G, Mitchell J (2004). *Generating High Resolution Climate Change Scenarios Using PRECIS*. Met Office Hadley Center, Exeter, UK.
- Larsson LA (2010). *CDendro v. 7.3. Cybis Elektronik & Data AB*. Saltsjöbaden, Sweden.
- Li JY (1991). Studies on drought tolerance of some main tree species used in afforestation in Taihang Mountain region (IV)-Transpiration and stomatal response. *Journal of Beijing Forestry University*, 13(Suppl.2), 240-250. [李吉跃 (1991). 太行山区主要造林树种耐旱特性的研究(IV)—蒸腾作用与气孔调节. *北京林业大学学报*, 13 (Suppl.2), 240-250.]
- Li T, He XY, Chen ZJ (2014). Tree-ring growth responses of Mongolian oak (*Quercus mongolica*) to climate change in southern Northeast: A case study in Qianshan Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 1841-1848. [李腾, 何兴元, 陈振举 (2014). 东东南部蒙古栎径向生长

- 对气候变化的响应——以千山为例. *应用生态学报*, 25, 1841–1848.]
- Li ZS, Liu GH, Fu BJ, Zhang QB, Hu CJ, Luo SZ (2010). Evaluation of temporal stability in tree growth-climate response in Wolong National Natural Reserve, western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1045–1057. [李宗善, 刘国华, 傅伯杰, 张齐兵, 胡婵娟, 罗淑政 (2010). 川西卧龙国家级自然保护区树木生长对气候响应的稳定性评估. *植物生态学报*, 34, 1045–1057.]
- Li ZS, Zhang QB, Ma KP (2012). Tree-ring reconstruction of summer temperature for A.D.1475–2003 in the central Hengduan Mountains, Northwestern Yunnan, China. *Climatic Change*, 110, 455–467.
- Liang EY, Wang YF, Xu Y, Liu B, Shao XM (2010). Growth variations in *Abies georgei* var. *smithii* along altitudinal gradients in the Sygera Mountains, southeastern Tibetan Plateau. *Trees*, 24, 363–373.
- Lu HL, Shao QQ, Liu JY, Wang JB, Chen ZQ (2007). Temporo-spatial distribution of summer precipitation over Qinghai-Tibet Plateau during the last 44 Years. *Acta Geographica Sinica*, 62, 946–958. [卢鹤立, 邵全琴, 刘纪远, 王军邦, 陈卓奇 (2007). 近44年来青藏高原夏季降水的时空分布特征. *地理学报*, 62, 946–958.]
- Meyer FD, Braker OU (2001). Climate response in dominant and suppressed spruce trees, *Picea abies* (L.) Karst, on a subalpine and lower montane site in Switzerland. *Écoscience*, 8, 105–114.
- Panthi S, Bräuning A, Zhou ZK, Fan ZX (2018). Growth response of *Abies georgei* to climate increases with elevation in the central Hengduan Mountains, southwestern China. *Dendrochronologia*, 47, 1–9.
- Payette S, Delwaide AC, Lavoie C (1996). Patterns of tree stem decline along a snow-drift gradient at treeline: A case study using stem analysis. *Canadian Journal of Botany*, 74, 1671–1683.
- Peng JF, Gou XH, Chen FH, Fang KY, Zhang F (2010). Influences of slope aspect on the growth of *Sabina przewalskii* along an elevation gradient in China's Qinghai Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 517–525. [彭剑锋, 勾晓华, 陈发虎, 方克艳, 张芬 (2010). 坡向对海拔梯度上祁连圆柏树木生长的影响. *植物生态学报*, 34, 517–525.]
- Qin L, Yuan YJ, Zhang RB, Wei WS, Yu SL, Fan ZA, Chen F, Zhang TW, Shang HM (2016). Tree-ring response to snow cover and reconstruction of century annual maximum snow depth for northern Tianshan Mountains, China. *Geochronometria*, 43, 9–17.
- Rolland C (1993). Tree ring and climate relationships for *Abies alba* in the internal Alps. *Tree Ring Bulletin*, 53, 1–11.
- Salzer MW, Hughes MK, Bunn AG, Kipfmüller KF (2009). Recent unprecedented tree-ring growth in Bristlecone pine at the highest elevations and possible causes. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 106, 20348–20353.
- Shao XM, Wu XD (1994). Tree-ring chronologies for *Pinus armandi* Franch from Huashan, China. *Acta Geographica Sinica*, 49, 174–181. [邵雪梅, 吴祥定 (1994). 华山树木年轮年表的建立. *地理学报*, 49, 174–181.]
- Takahashi K, Tokumitsu Y, Yasue K (2005). Climatic factors affecting the tree-ring width of *Betula ermanii* at the timberline on Mount Norikura, central Japan. *Ecological Research*, 20, 445–451.
- 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 Mantgem PJ, Stephenson NL, Byrne JC, Daniels LD, Franklin JF, Fulé PZ, Harmon ME, Larson AJ, Smith JM, Taylor AH, Veblen TT (2009). Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science*, 323, 521–524.
- Wu ZY (1987). *Vegetation in Yunnan*. Science Press, Beijing. [吴征镒 (1987). 云南植被. 科学出版社, 北京.]
- Xu N, Wang XC, Zhang YD, Liu SR (2013). Climate-growth relationships of *Abies faxoniana* from different elevations at Miyaluo, western Sichuan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 3742–3751. [徐宁, 王晓春, 张远东, 刘世荣 (2013). 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*, 33, 3742–3751.]
- Xu YL, Huang XY, Zhang Y, Lin WT, Lin ED (2006). Statistical analyses of climate change scenarios over China in the 21st Century. *Advances in Climate Change Research*, 2, 50–53.
- Yu DP, Liu JQ, Benard JL, Zhou L, Zhou WM, Fang XM, Wei YW, Jiang SW, Dai LM (2013). Spatial variation and temporal instability in the climate-growth relationship of Korean pine in the Changbai Mountain region of Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 300, 96–105.
- Yu DP, Wang GG, Dai LM, Wang QL (2007). Dendroclimatic analysis of *Betula ermanii* forests at their upper limit of distribution in Changbai Mountain, Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 240, 105–113.
- Yu J, Xu QQ, Liu WH, Luo CW, Yang JL, Li JQ, Liu QJ (2016). Response of radial growth to climate change for *Larix olgensis* along an altitudinal gradient on the eastern slope of Changbai Mountain, northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 24–35. [于健, 徐倩倩, 刘文慧, 罗春旺, 杨君琬, 李俊清, 刘琪璟 (2016). 长白山东坡不同海拔长白落叶松径向生长对气候变化的响应. *植物生态学报*, 40, 24–35.]
- Yu JL, Zhang WG, Tian K, Song WH, Li QP, Yang R, Zhang Y (2017). Response of radial growth of three conifer trees to climate change at their upper distribution limits in Potatso National Park, Shangri-La, southwestern China. *Journal of*

*Beijing Forestry University*, 39(1), 43–51. [余佳霖, 张卫国, 田昆, 松卫红, 李秋平, 杨荣, 张贇 (2017). 普达措国家公园海拔上限3个针叶树种径向生长对气候变化的响应. *北京林业大学学报*, 39(1), 43–51.]

Zhang WG, Xiao DR, Tian K, Chen GL, He RH, Zhang Y (2017). Response of radial growth of three conifer species to climate at their respective upper distributional limits on Yulong Snow Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 3796–3804. [张卫国, 肖德荣, 田昆, 陈广磊, 和荣华, 张贇 (2017). 玉龙雪山3个针叶树种在海拔上限的径向生长对气候变化的响应. *生态学报*, 37, 3796–3804.]

Zhang WT, Jiang Y, Wang MC, Zhang LN, Dong MY (2015). Responses of radial growth in *Larix principis-rupprechtii* to climate change at different elevations on the southern slope of Luya Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6481–6488. [张文涛, 江源, 王明昌, 张凌楠, 董满宇 (2015). 芦芽山阳坡不同海拔华北落叶松径向生长对气候变化的响应. *生态学报*, 35, 6481–6488.]

Zhang Y, Bergeron Y, Zhao XH, Drobyshev I (2015). Stand

history is more important than climate in controlling red maple (*Acer rubrum* L.) growth at its northern distribution limit in western Quebec, Canada. *Journal of Plant Ecology*, 8, 368–379.

Zhang Y, Yin DC, Sun M, Li LP, Tian K, Zhang WG (2018). Radial growth response of two conifers to temperature and precipitation at upper forest limits in Shika Snow Mountain, Northwestern Yunnan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 1–7. [张贇, 尹定财, 孙梅, 李丽萍, 田昆, 张卫国 (2018). 滇西北石卡雪山2个针叶树种森林上限径向生长对温度和降水的相应. *生态学报*, 38, 1–7.]

Zhang Y, Yin DC, Sun M, Wang H, Tian K, Xiao DR, Zhang WG (2017). Variations of climate-growth response of major conifers at upper distributional limits in Shika Snow Mountain, Northwestern Yunnan Plateau, China. *Forests*, 8, 377. DOI:10.3390/f8100377.

特邀编委: 陈 槐 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈  
听语音, 看问答