

西藏朗县地区不同龄级高山松林木径向生长对火干扰的响应

李 宝^{1,2} 程雪寒^{1,2} 吕利新^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 林火影响着林木的更新、生长发育以及林分演替, 是森林生态系统的重要干扰因子。为了评估林火对不同龄级树木生长的影响, 该文研究了西藏林芝市朗县2005年林火前后高山松(*Pinus densata*)的树轮变异特点。在林分内, 选择62株过火林木, 进行树芯样品采集, 且依据胸径将样树分为幼树(胸径< 10 cm)和成年树(胸径≥10 cm)。树木年轮学交叉定年结果显示样本最大年龄为102年, 最小年龄为19年, 平均年龄为48年。研究结果表明: 过火前幼树径向生长与上一年11月平均最低气温显著负相关, 成年树径向生长与当年9月平均最低气温和平均气温显著正相关; 过火后幼树和成年树的径向生长均与当年1月平均气温和平均最高气温显著负相关。成年树对火干扰的抵抗力(过火年-过火前树轮宽度降低的百分比)和恢复力(过火后-过火前树轮宽度恢复的百分比)都显著高于幼树。过火后不同龄级的树木生长都加快。在地表火干扰中, 成年树比幼树更能抵抗火干扰的影响。研究结果可为全球变化背景下森林恢复及林火应用提供科学依据。

关键词 干扰; 中度地表火; 树木龄级; 高山松; 树木年轮; 西藏; 朗县

引用格式: 李宝, 程雪寒, 吕利新 (2016). 西藏朗县地区不同龄级高山松林木径向生长对火干扰的响应. 植物生态学报, 40, 436–446. doi: 10.17521/cjpe.2015.0440

Responses of radial growth to fire disturbance in alpine pine (*Pinus densata*) of different age classes in Nang County, Xizang, China

LI Bao^{1,2}, CHENG Xue-Han^{1,2}, and LÜ Li-Xin^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Forest fire plays a complex and important role in affecting forest regeneration, tree growth, and stand development. Despite the importance of forest fire in modulating forest dynamics, researches on the response patterns of trees of different age-classes to fire disturbances are scarce. This study was conducted to determine the growth patterns of surviving trees of different age-classes in an alpine pine (*Pinus densata*) forest in the southeastern Xizang Plateau, where a moderate surface fire occurred in 2005.

Methods We collected tree-ring samples of *P. densata* in the Gong-Zi-Nong valley in Nang County, Xizang Autonomous Region, in western China. Based on the diameter at breast height (DBH), the sampling trees were divided into saplings (DBH < 10 cm) and mature trees (DBH ≥ 10 cm). The tree-ring samples were subsequently polished, measured, cross-dated, and detrended to produce sequences of tree-ring width indices. The detrended tree-ring sequences were averaged using bi-weight robust method to develop chronologies for saplings and mature trees separately. Pearson correlation coefficients and response coefficients between the sequences of tree-ring width indices and climate factors (air temperature and precipitation) were calculated for examination of the responses of tree-ring sequences to monthly mean air temperature and monthly total precipitation both before and after the fire event. Indices of growth resistance and growth recovery were calculated based on the relative changes of trees' raw ring width before and after the fire event, for trees in different age-classes. These indices were then compared between the trees in different age classes to assess the impacts of fire on trees.

Important findings Before the fire event, the radial growth of saplings showed a significantly negative response to the monthly mean minimum temperature of the preceding November, whereas the radial growth of mature trees

收稿日期Received: 2015-12-04 接受日期Accepted: 2016-02-19

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: lixinlv@ibcas.ac.cn)

showed a significantly positive response to monthly mean minimum temperature and monthly mean temperature of current September; following the fire event, radial growth of both the saplings and the mature trees showed a significantly negative response to monthly mean temperature and monthly mean maximum temperature of January of the tree-ring formation year. Based on the ratios of mean tree-ring widths of 5 post-fire years to those of 5 pre-fire years, the mature trees were significantly more fire resistant than the saplings. Moreover, the mature trees also showed greater ability in post-fire recoveries than the burnt saplings. Our results demonstrated that moderate surface fire stimulated the radial growth of both saplings and mature trees, and that the mature trees better recovered from the fire event than the saplings. The changes in growth-climate relationships following the fire event may attribute to changes in understory vegetation and microenvironments.

Key words disturbance; moderate surface fire; age class; *Pinus densata*; tree-ring; Xizang; Nang County

Citation: Li B, Cheng XH, Lü LX (2016). Responses of radial growth to fire disturbance in alpine pine (*Pinus densata*) of different age classes in Nang County, Xizang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 436–446. doi: 10.17521/cjpe.2015.0440

自工业革命以来, 全球地表平均气温大约上升了0.85 °C (IPCC, 2013), 导致全球水循环加速 (Trenberth *et al.*, 2003), 干旱事件更严重、更广泛地发生 (Sheffield *et al.*, 2012; Dai, 2013; Luo & Chen, 2013)。随着全球变暖, 青藏高原气温显示出快速升高的特征。在1960–2012年间, 青藏高原气温的平均升温速率为每10年0.3–0.4 °C, 大约是全球同期升温率的2倍 (IPCC, 2013)。在气候变暖和人类活动加强的背景下, 青藏高原自然灾害将趋于活跃, 森林火的发生几率有上升趋势 (Keane *et al.*, 1999; Kasischke, 2000; Dale *et al.*, 2001; Westerling *et al.*, 2006; 郭建国等, 2013)。一般按燃烧部位将林火简单划分为三类: 地表火、树冠火和地下火。据统计, 世界各国的林火均以地表火为最多, 占90%以上, 其次是树冠火, 最少是地下火 (张思玉, 2006)。一方面, 适当强度和频度的火干扰可以有效地控制林分密度, 促进幼苗更新, 有助于放牧活动; 另一方面, 全球平均每年有将近1%的林地遭受火干扰的影响 (Fraser & Li, 2002), 强度林火也会严重威胁人类的生命和财产安全 (Bowman *et al.*, 2011)。因此, 研究森林火及其对森林的影响具有重要的理论和现实意义。

在现有的森林火干扰文献中, 研究内容多集中于火干扰对更新、演替以及林分生长衰退的影响方面的问题。火干扰是影响森林更新和演替的主导因子之一, 其影响的方式和程度常与树种密切相关。在藏东南的针叶林区, 云杉 (*Picea asperata*)、冷杉 (*Abies fabri*) 和铁杉 (*Tsuga chinensis*) 等对火干扰十分敏感, 在海拔3 000–4 000 m处的冷杉林和云杉林, 经过火灾或破坏, 冷杉、云杉会被落叶阔叶树白桦 (*Betula platyphylla*) 更替, 若遭反复火灾干扰, 则

被灌木代替。在海拔较低的针叶混交林内, 有铁杉、高山松 (*Pinus densata*) 等针叶树种在遭受火灾或破坏后, 铁杉会消失, 形成高山松林; 若再遭破坏, 则向落叶阔叶林或灌木草本植物群落演替 (胡海清, 2005)。不同类型和强度的火干扰会对森林产生不同的影响。地表火一般对成熟林木威胁较小, 但对幼苗、幼树危害很大, 火烧过后, 幼林常常成片死亡 (李文华, 2013)。此外, 地表火会烧去一些可燃地被物, 减少林地可燃物的积累, 有利于降低高强度林火发生的几率。而高强度地表火严重影响树木生长, 有时造成大面积林木枯死 (徐祥德等, 2002)。还有研究表明, 火干扰会导致森林生长发生不同的变化。一方面, 火干扰可能抑制成年树和幼树的生长, 过火森林将会衰退 (Keeling & Sala, 2012); 另一方面, 火干扰可能促进成年树和幼树的生长, 过火森林将会加速生长 (张瑶, 2009; 朱跃峰等, 2009)。此外, 不同龄级的树木对火干扰的响应可能不一致。火干扰可能促进成年树生长而抑制幼树生长 (李文华, 2013); 火干扰也可能促进幼树生长而抑制成年树生长 (周以良等, 1997)。以上研究表明, 火干扰对森林树木生长的影响是一个复杂的过程, 并且与树木龄级有关, 深入理解该过程需要在更广泛的典型林区开展定量研究。

在我国西藏地区, 天然林分布广泛, 漫长的干季是林火频发的季节。根据全国第八次森林资源连续清查结果 (2012年公布), 西藏自治区森林面积为1 471.56万hm², 森林覆盖率为11.98%, 森林蓄积量为22.62亿m³, 其中天然林面积和蓄积量均占99%以上。在天然森林中, 面积较多的有云杉林、高山松林和冷杉林, 合计为341.96万hm², 占全区天然乔木

林面积的40.51%。在河谷侧坡上发育着以森林为代表的山地垂直带植被,有亚热带温性常绿阔叶林、针阔叶混交林、寒温性针叶林。森林分布区气候以季风气候为主,雨热同期,季风季节(5–9月)温暖湿润,季风间期气候寒冷干燥。西藏东南部的高山峡谷林区是森林火灾多发地区,森林火险等级高,森林防火期长达6个半月;该地区森林火灾次数约占全国总数的0.2%,平均每年发生林火40次,平均每年过火面积为4 000 hm²,占全国总过火面积的0.4%左右(胡海清, 2005)。据统计,1992–2005年西藏共发生森林火灾223起,其中一般森林火灾82起,重大森林火灾2起,火警139起;这些森林火灾造成过火总面积8 041.46 hm²,其中受害森林面积1 752.46 hm²,97%的受害森林是天然林(田晓瑞等, 2007)。该地区森林火灾主要集中在干季(9月至翌年4月),雨季一般不发生森林火灾。该区森林处于高山峡谷区,交通不便,给扑火带来极大困难。由于西藏森林对区域生态系统服务功能的维持(如水土保持、生物多样性保护等)具有重要作用(苏迅帆, 2008),且遭受干扰和破坏后不易自然恢复(陈宫燕等, 2010),探讨林火对森林生长的影响就成为一个值得关注的研究领域。

在本项研究中,我们选取西藏自治区林芝市朗县的高山松纯林,利用树木年轮生态学方法调查了过火迹地的存活树木,分析了火干扰对成年树和幼

树生长的影响差异,拟回答以下问题:(1)成年树和幼树对火干扰的响应方式是否一致?抵抗力和恢复力是否相同?(2)火干扰是否导致过火前后气候-树木生长关系发生变化?这些研究结果将为森林恢复及林火应用提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于西藏东南部、雅鲁藏布江中下游的朗县(图1),地处喜马拉雅山脉北麓,属高原温带半湿润季风气候区。研究区东北与米林县相邻,北与工布江达县靠近,西临山南地区的加查县,南与隆子县毗连。全县平均海拔3 200 m,干湿季分明,昼夜温差大,雨水集中,无霜期长,日照充足,年日照时间为1 500–2 500 h。年降水量在600 mm左右,集中在5–9月,多为夜雨。年平均气温11.2 °C,最热月平均气温约20 °C,极端最低气温在–13 °C左右(白玛朗杰, 2006)。

由于朗县和工布江达县没有气象观测站,米林县、加查县的气象观测站观测资料的时间较短(从1991开始记录),而朗县南部毗连的隆子县气象观测站观测资料时间较长,故本文采用相邻隆子县气象观测站(92.47° E, 28.42° N, 海拔3 860 m) 1959–2013年的观测资料分析树轮生长与气候的关系。气

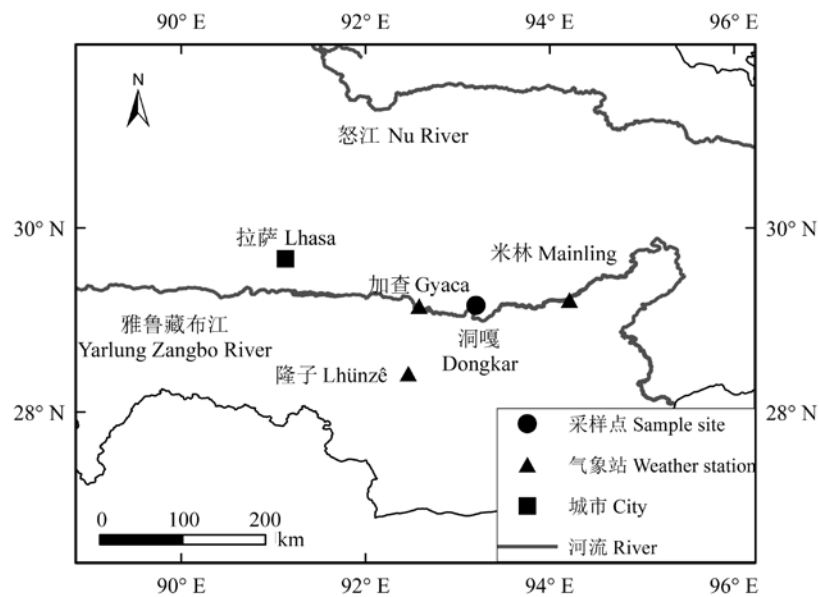


图1 采样点和气象站示意图。

Fig. 1 Map showing the location of sampling site and the meteorological station in Lhünzê County, Xizang.

候因子包括月降水量(P_m)、月平均气温(T_m)、月平均最高气温(T_{max})和月平均最低气温(T_{min}) (图2)。

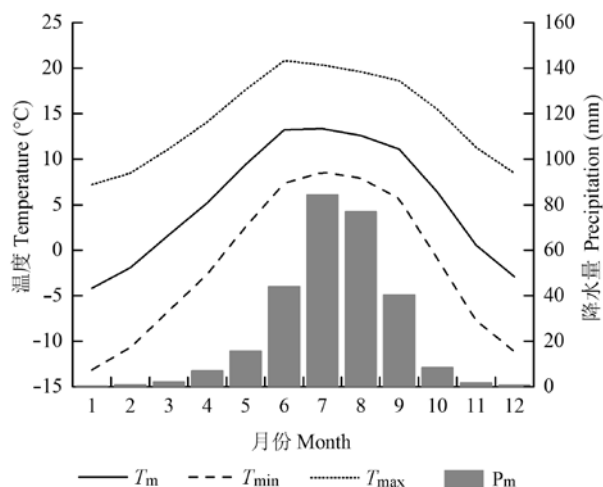


图2 西藏隆子县气象站1959–2013年月平均气温(T_m)、月平均最高气温(T_{max})、月平均最低气温(T_{min})和月降水量(P_m)的变化。

Fig. 2 Mean monthly temperature (T_m), mean monthly maximum temperature (T_{max}), mean monthly minimum temperature (T_{min}) and monthly precipitation (P_m) for the period 1959–2013 at the meteorological station of Lhünzê County, Xizang.

1.2 树轮样品采集

野外样品采集于2013年9月进行, 采样点位于朗县洞嘎镇达木村贡子弄沟阳坡处(93.20° E, 29.16° N), 海拔2 533–3 593 m。高山松是耐寒、耐旱、耐贫瘠、喜光、抗火性强的阳性树种, 天然更新良好, 特产于中国西南高山地区, 是西藏森林的主要建群种之一(四川植被协作组, 1980; 中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1985; 《中国森林》编辑委员会, 1999; 陈定国和李春惠, 2009; 李文华, 2013)。根据林业部门记载, 该林分在2005年遭受中度地表火干扰, 过火迹地内有胸径不同的活树, 灌木较少; 该地区土壤为山地棕壤, 发育较好。调查林分远离人类活动区, 几乎不受人为干扰。在过火迹地上, 我们选择胸径不同的过火活树, 使用生长锥在胸径高度处采集树芯样本。取样方向为沿山坡的等高线方向, 每棵活树采集一根树芯样本, 共采集了62棵树的树芯样本。在本实验中, 以胸径10 cm作为阈值, 将树木分为幼树(胸径<10 cm)和成年树(胸径≥10 cm)两种类型。

1.3 树轮数据

在实验室内, 我们先将采集的树芯样本用白乳胶和细线固定在木质样槽中, 然后置于平坦处晾

干, 晾干拆线后依次用280–600目的砂纸打磨树芯(Stokes & Smiley, 1968), 使得树芯样本上的树木年轮在显微镜下清晰可见。随后, 在显微镜下根据树芯样本间的年轮宽窄变化规律对树木年轮序列进行初步交叉定年。然后利用高分辨率树木年轮宽度测量仪(LinTab5, RINNTECH, Heidelberg, German)测量每个树芯样本的逐年树轮宽度, 测量精度为0.001 mm。将交叉定年结果用COFECHA程序(Holmes, 1983)进行质量检验, 更正因缺轮、伪轮和测量误差等带来的错误(Fritts, 1976), 最终使树芯样本上的每一个树轮都对应其实际生长年份, 得到每株树在胸径处的形成层年龄(年轮数), 本文中所指的年龄均为形成层年龄。

应用ARSTAN (Cook, 1985)程序, 通过负指数函数或者线性回归方法拟合, 以去掉树木由于年龄变化和小生境条件引起的生长趋势, 对去趋势序列进行双权韧性平均, 得到理论平均值为1、无量纲的树轮宽度标准年表(STD)。

1.4 气候及火干扰对高山松林木径向生长影响的评估

为了分析火干扰事件对不同龄级高山松径向生长的影响, 本文选择了过火当年及其前后5年共11年的树轮宽度数据, 分析了火干扰事件对不同龄级高山松径向生长的影响。通过独立 t 检验比较过火前后幼树和成年树每株树原始树轮宽度的相对差异, 评估林火对幼树和成年树生长的影响。

我们利用过火当年、过火前1年、过火后1年的原始年轮宽度(raw tree-ring width, RW)与过火前5年和过火后5年的平均原始年轮宽度值的相对变化来评估不同龄级高山松对火干扰的响应是否一致。计算了过火当年高山松生长降低量(%)和过火后高山松生长恢复量(%), 并根据前人研究经验(Antos & Parish, 2002; 姜庆彪, 2012), 分别定义为高山松对火干扰的抵抗力(resistance, RS)和恢复力(recovery, RC), 计算公式为:

$$RS_1 = [(RW_0 - RW_{-1}) / RW_{-1}] \times 100\%$$

$$RS_2 = [(RW_0 - RW_{-5}) / RW_{-5}] \times 100\%$$

$$RC_1 = [(RW_{+1} - RW_0) / RW_0] \times 100\%$$

$$RC_2 = [(RW_{+5} - RW_0) / RW_0] \times 100\%$$

$$RC_3 = [(RW_{+5} - RW_{-5}) / RW_{-5}] \times 100\%$$

式中, RS_1 、 RS_2 分别代表与过火前1年比较的抵抗力、与过火前5年比较的抵抗力。 RC_1 、 RC_2 、 RC_3 分别代

表过火后1年的恢复力、过火后5年的恢复力、与过火前5年比较过火后5年的恢复力。 RW_0 为过火年高山松树芯的原始年轮宽度, RW_{-1} 为过火前1年高山松树芯的原始年轮宽度, RW_{+1} 为过火后1年高山松树芯的原始年轮宽度, RW_{-5} 为过火前5年高山松树芯的平均原始年轮宽度, RW_{+5} 为过火后5年高山松树芯的平均原始年轮宽度。

为了研究树木生长-气候因子关系及其在森林过火前后是否发生变化, 我们利用DendroClim2002程序(Biondi & Waikul, 2004)分别分析过火前和过火后不同龄级高山松的树轮宽度标准年表与逐月气候因子的相关关系, 逐月气候因子包括上年10月到当年9月的气候指标, 即月降水量、月平均气温、月平均最高气温和月平均最低气温。

2 结果和分析

2.1 树轮宽度年表的基本统计特征

高山松的树轮序列交叉定年结果显示最大年龄为102年, 最小年龄为19年, 平均年龄为48年。幼树平均年龄为32年, 成年树平均年龄为59年。高山松幼树与成年树标准年表的统计特征显示(表1), 幼树和成年树的树间平均相关系数均在0.26左右, 表明幼树间及成年树间的轮宽变化均较为一致(图3)。幼树标准年表的标准差大于成年树标准年表的标准差, 表明幼树的年轮宽度波动幅度比成年树稍大。成年树的一阶自相关系数略大于幼树, 表明成年树当年生长受上一年气候条件的影响更大(Cook & Kairiukstis, 1990)。成年树的平均敏感度大于幼树, 表明成年树径向生长对外界环境变化响应敏感, 年表包含更多的环境年际波动信息(Cook & Kairiukstis, 1990; 吴祥定, 1990)。

2.2 火干扰对不同龄级高山松林木生长的影响

不同龄级高山松的年轮宽度分析结果(表2)显示, 不同龄级高山松的平均原始年轮宽度差异显著($p < 0.05$), 并且幼树的平均原始年轮宽度大于成年树。在不同龄级林木对火干扰的抵抗力的比较方面, 与过火前1年的树轮宽度比较, 成年树在过火当年轮宽降低的百分比略小于幼树, 差异未达到显著水平。与过火前5年比较, 过火当年幼树和成年树对火干扰的抵抗力存在显著差异, 幼树轮宽降低的百分比大于成年树, 表明成年树抵抗力更强。在不同龄级林木的过火恢复力比较方面, 与过火年比较, 过

表1 高山松幼树与成年树标准年表的统计特征
Table 1 Statistics of the tree-ring width chronologies for the saplings and the mature trees of alpine pine (*Pinus densata*)

统计项 Statistics	幼树 Saplings	成年树 Mature trees
样本量 Sample depth	33	29
标准偏差 Standard deviation	0.248	0.217
平均轮宽指数 Mean tree-ring width index	0.999	0.994
平均敏感度 Mean sensitivity	0.155	0.170
树间平均相关系数 Mean correlation coefficient between trees	0.304	0.230
一阶自相关系数 First-order-autocorrelation coefficient	0.532	0.583

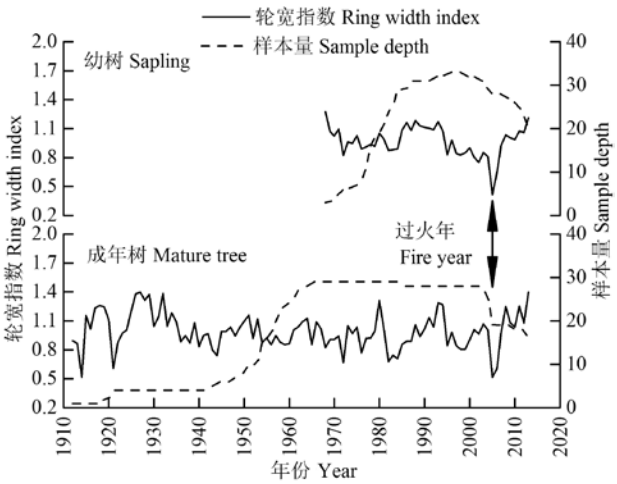


图3 西藏朗县高山松幼树和成年树的标准年表以及对应的样本量。

Fig. 3 Tree-ring width chronologies and the corresponding number of samples for saplings and mature trees of alpine pine (*Pinus densata*) in Nang County, Xizang.

火后5年的成年树轮宽相对变化略大于幼树, 但是差异不显著, 但相对于过火前5年的平均径向生长情况, 幼树和成年树的恢复力则存在显著差异, 即成年树径向生长的恢复力显著强于幼树(表2)。

2.3 过火前后树木生长气候响应分析

过火前, 不同龄级高山松树木生长气候响应分析结果显示, 月降水因子与不同龄级高山松径向生长具有显著相关关系, 然而不同龄级的林木响应的月份不同。幼树的径向生长与当年5月降水量显著负相关, 成年树的径向生长与当年3月及8月的降水量显著正相关($p < 0.05$)(图4)。在林木径向生长与温度因子的关系中, 幼树径向生长与当年9月平均最低气温显著正相关, 与上年11月平均最低气温显著负相关。成年树的径向生长主要与当年8–9月平均最低

表2 高山松幼树和成年树的平均树轮宽度与抵抗力和恢复力指数(平均值±标准偏差)

Table 2 The mean tree-ring widths, resistance and recovery indices for saplings and mature trees of alpine pine (*Pinus densata*) (mean ± SD)

龄级 Age class	平均轮宽 Mean ring-width (mm)	RS ₁ (%)	RS ₂ (%)	RC ₁ (%)	RC ₂ (%)	RC ₃ (%)
成年树 Mature trees	0.86 ± 0.15 ^a	-42.03 ± 9.24 ^a	-31.98 ± 9.55 ^a	57.25 ± 18.32 ^a	172.07 ± 43.43 ^a	48.22 ± 21.07 ^a
幼树 Saplings	1.38 ± 0.14 ^b	-46.39 ± 5.06 ^a	-51.65 ± 4.41 ^b	88.06 ± 14.36 ^a	146.76 ± 21.00 ^a	8.92 ± 13.40 ^b

RS₁、RS₂、RC₁、RC₂、RC₃分别代表与过火前1年比较的抵抗力、与过火前5年比较的抵抗力、过火后1年的恢复力、过火后5年的恢复力、与过火前5年比较过火后5年的恢复力; 每列中的相同字母代表两个均值差异不显著($p < 0.05$)。

RS₁, RS₂, RC₁, RC₂, and RC₃ represent the fire resistance of trees relative to the preceding year and preceding five years, the recovery of trees after one year and five years of the fire event, and recovery of trees after five years of the fire event relative to the preceding five years of the fire event. The same letters within each column indicate no significant difference between trees of different age-classes ($p < 0.05$).

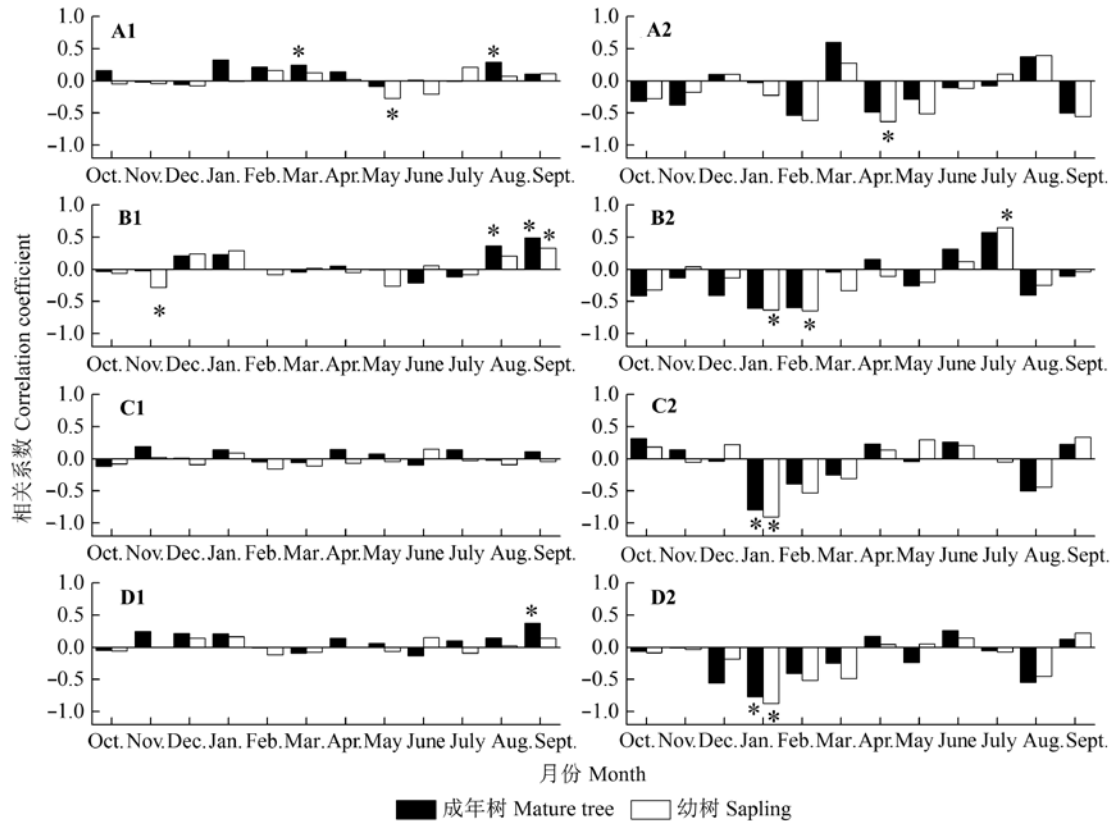


图4 过火前(1970–2004) (A1, B1, C1, D1)与过火后(2006–2013) (A2, B2, C2, D2)不同龄级高山松标准年表轮宽指数与月降水量(A1, A2)、月平均最低气温(B1, B2)、月平均最高气温(C1, C2)、月平均气温(D1, D2)的相关关系, 星号表明二者的相关系数达到95%以上的置信水平。

Fig. 4 Correlation coefficients of the standard chronologies of saplings and mature trees of alpine pine (*Pinus densata*) with monthly precipitation (A1, A2), monthly minimum temperature (B1, B2), mean monthly maximum temperature (C1, C2), and mean monthly temperature (D1, D2) in the periods preceding the fire (1970–2004) (A1, B1, C1, D1) and following the fire (2006–2013) (A2, B2, C2, D2). The asterisks indicate the significance of correlation at the 95% confidence level.

气温显著正相关。幼树与成年树径向生长对月平均最高气温和月平均气温的响应相对较弱。

过火后, 不同龄级高山松树木生长气候响应发生了变化(图4)。成年树和幼树径向生长与当年1月平均气温、平均最高气温达到极显著负相关($p < 0.01$), 对平均最低气温及月降水量的响应相对较弱, 幼树和成年树的径向生长与当年1月平均气温、平均最高气温显著负相关($p < 0.05$)。

3 讨论

研究结果表明, 相对于过火前5年的平均轮宽, 成年树在过火年的树轮宽度降低的比率显著低于幼树, 表明成年树具有更强的抗火性。这可能与不同龄级间树木的树皮厚度差异有关。高山松树干下部的树皮暗灰褐色, 深裂成厚块片, 上部树皮红色, 裂成薄片脱落(陈定国和李春惠, 2009)。树皮是热的

不良导体,一定程度上能起到阻隔热的作用,保护树干的韧皮部和形成层免受火烧时的高温灼伤。树皮的抗火性不仅与树皮中大量的空细胞和栓皮的隔热作用有关,而且与其结构、组成、密度和含水量有关。外皮中韧皮部所占比重愈小,其抗火性越强(Hare, 1965)。树皮随着年龄的增加而增厚,其结构也愈紧密,成年树的树皮体积百分率可达原木材积的13% (胡淑宜, 1999)。树皮越厚,结构越紧密,导热系数越小,抗火性越强,树木形成层和韧皮部受害越轻。因此,成年树抗火性要强于幼树(李俊清, 2006)。此外,成年树和幼树在最大叶量层的垂直高度上存在显著差异,也是影响其对地表火干扰抗性的因素之一。高山松幼树的最大叶量层在树冠中下部,而高山松成年树的最大叶量层位于冠层中上部,垂直高度高于幼树的最大叶量层的高度(徐凤翔, 1995)。高山松针形叶对火敏感,对火的抵抗力低(胡海清, 2005),过火后会发生颜色变化,油脂损失,形状扭曲,甚至死亡脱落(姚树人和文定元, 2002)。相对于成年树而言,幼树的树叶烧死烧伤更多,光合效率降低更显著,生长受到的影响更为明显(张思玉, 2006)。因此,在过火当年,不同龄级林木树轮宽度均降低,但幼树树轮宽度降低的百分比要高于成年树。

在本研究中,地表火干扰后,幼树和成年树的生长都得到了促进,且成年树恢复力强于幼树。类似的结果也在其他松属森林的火干扰研究中有所报道(Lageard *et al.*, 2000)。火干扰会使部分树木死亡,火烧减弱了树木间的竞争,从而降低了群落密度,减轻了树木的竞争压力,从而促进了树木生长。此外,火干扰会清除植被和部分或全部土壤表面的枯枝落叶层,枯落物被烧毁,枯落物中固化的养分被释放,快速参与到地球化学循环和生物小循环,为径向生长提供了大量的营养物质。土壤在地表裸露后直接接受日光照射,接收更多光能(乌拉等, 2014),其深色的表层吸收的热量也将增加,从而导致土壤温度的升高(项凤武, 1990; 姜勇等, 2003)。随着土壤温度的升高,土壤内的各种化学过程加快,土壤动物、微生物的活动能力加强,促进了土壤中营养元素的良性循环,有效养分供给量增加,提高了林地土壤肥力(Kozłowski *et al.*, 1991),从而使火干扰在一定程度上促进了耐火树种的生长(Mutch & Swetnam, 1995)。以上因素的变化会使存活木在过

火后的几年内出现生长加快的现象(Sakulich & Taylor, 2007)。然而,本研究发现不同龄级的树木个体的响应不同:成年树恢复力要强于幼树。这可能与不同龄级间树木的叶量逐渐增长速率不同有关。研究表明,高山松幼树(DBH小于10 cm时)叶量增长幅度不大,而成年树叶量的增长较迅速(徐凤翔, 1995),因而成年树的光合速率和生长恢复更快。此外,与存活的成年树相比,幼树根系较浅(Jacquart *et al.*, 1992),获得的水分和养分相对较少(Pichler & Oberhuber, 2007),在土壤肥力提高中受益相对较少,导致径向生长恢复力低于成年树。

相关分析结果表明,气候因素对不同龄级高山松径向生长的影响差异较大。此外,火干扰导致了树木径向生长-气候关系在过火前后发生了变化。过火前,上年11月平均最低气温的升高,使大气降水减少和土壤中水分蒸发散失较多,这加剧了水分对树木生长的限制作用,进而抑制了幼树翌年的径向生长(Fritts, 1976);当年9月平均最低气温升高,能提高光合作用有效酶的活性(盛浩等, 2007),有利于提高光合作用效率,积累更多的营养物质,从而促进树木生长,形成宽轮(王亚军等, 2001);当年5月降水量增加到一定水平,土壤水分条件极为充足时,降水因子不再是树木生长的主要限制因子,树木径向生长与降水不相关或负相关(Fritts & Dean, 1992; Wimmer & Grabner, 1997)。对于成年树而言,当年8–9月平均最低气温的升高,能提高光合作用有效酶的活性,有利于光合作用,提高光合速率,积累更多的光合产物,从而促进年轮的生长(王亚军等, 2001);当年3月降水量的增加可以补给土壤水分,缓解干旱胁迫,加强根系的水分和营养物质的交换以及地上部分的活动,促进树木的生长(吴祥定, 1990)。当年8月降水量的增加,利于光合作用产物的积累和加速植物的后期生长,从而促进了树木径向生长(Liang *et al.*, 2001)。

火干扰除了对树木生长的影响外,可能对高山松与气候因子之间的响应关系有一定影响。过火后,幼树和成年树的气候响应关系趋于一致,这种响应关系的变化可能与过火前后森林结构的变化有关。大量实地调查表明,过火后,森林生境多趋于干旱化(《中国森林》编辑委员会, 1999)。本研究中,不同龄级高山松径向生长在过火后主要与当年1月平均气温和平均最高气温显著负相关。树木在冬季光

合作用较弱, 而呼吸作用的养分消耗及蒸腾作用的水分消耗不容忽视。这时气温的升高会加快呼吸, 导致较多的有机物被消耗, 影响生长季初期树木的径向生长所需的物质供给, 从而抑制了树木的生长, 导致不同龄级高山松的轮宽指数与当年1月平均气温、平均最高气温显著负相关(邵雪梅和吴祥定, 1997)。此外, 火与气候因子二者之间亦存在密切的关系(Collins *et al.*, 2006; Crimmins, 2006; Holden *et al.*, 2007), 气候变暖所导致的极端干旱事件发生的频率和干旱程度都有增加的趋势(Meehl & Tebaldi, 2004; Trenberth *et al.*, 2007), 甚至导致大范围的森林衰退(Williamson *et al.*, 2000; Fensham & Fairfax, 2005; Voelker *et al.*, 2008), 而干旱导致的火干扰则可能会加速森林衰退的过程。关于气候和火干扰的耦合作用的研究应该在更广泛的区域和气候背景下, 针对不同树种开展, 来提高我们对森林衰退的预防和治理能力。本研究中, 我们根据野外实地情况, 将高山松林木个体划分为成年树和幼树两个龄级进行取样分析, 建议在未来研究中将调查个体细分为幼树、中龄树、近熟树、成熟树、过熟树5个龄级, 从而进一步提高我们对不同龄级林木对火干扰响应规律的认识水平。

4 结论

本文以西藏自治区朗县的高山松过火纯林为研究对象, 利用树木年轮生态学方法, 研究了不同龄级存活树木生长对地表火干扰的抵抗力和恢复力, 并分析了过火前后的气候响应特征。研究结果表明, 火干扰促进了不同龄级存活树木的生长, 但没有导致森林衰退。由于高山松成年树树皮厚, 叶冠层较高, 对地表火具有较强的抵抗力, 在火灾后也显示出较强的恢复力。此外, 火干扰可以造成部分树木死亡, 改变林下植被, 导致局地环境发生改变, 使得高山松生长-气候响应关系发生了变化。过火前幼树径向生长主要与上年11月平均最低气温显著负响应, 成年树径向生长主要与当年9月平均气温和平均最低气温显著正相关; 过火后幼树和成年树的径向生长均主要与当年1月平均气温和平均最高气温显著负相关, 这种响应方式的趋同性变化需要在更多的研究中检验。由于地表火是天然林火干扰最主要的形式, 具有重复发生的特征, 其发生频率在未来气候变化背景下可能会增加, 因此, 在更广泛的

区域, 利用树木年轮学方法对多树种开展树木响应研究, 对森林保护和森林衰退预防具有重要作用。

基金项目 国家自然科学基金(31361130339、31330015和31300409)和中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050404)。

致谢 感谢西藏自治区朗县林业局在野外考察工作中给予的帮助, 感谢中国科学院植物研究所树轮组野外考察队成员帮助采集树芯。

参考文献

- Antos JA, Parish R (2002). Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia*, 130, 126–135.
- Baimalangi (2006). *Records of Linzhi District*. China Tibetology Publishing House, Beijing. 146. (in Chinese) [白玛朗杰 (2006). 林芝地区志. 中国藏学出版社, 北京. 146.]
- Biondi F, Waikul K (2004). DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences*, 30, 303–311.
- Bowman DMJS, Balch J, Artaxo P, Bond WJ, Cochrane MA, D'Antonio CM, Defries R, Johnston FH, Keeley JE, Krawchuk MA, Kull CA, Mack M, Moritz MA, Pyne S, Roos CI, Scott AC, Sodhi NS, Swetnam TW (2011). The human dimension of fire regimes on Earth. *Journal of Biogeography*, 38, 2223–2236.
- Chen DG, Li CH (2009). *Rosin Production Technology of Chinese Pine*. China Forestry Publishing House, Beijing. 23–25. (in Chinese) [陈定国, 李春惠 (2009). 中国松树松脂生产技术. 中国林业出版社, 北京. 23–25.]
- Chen GY, Dejibaima, Wang Z, De J (2010). The characteristics of forest fire changes between years in Linzhi prefecture and corresponding causes' analysis. *Forest Inventory and Planning*, 35(3), 11–15. (in Chinese with English abstract) [陈宫燕, 德吉白玛, 旺扎, 德吉 (2010). 林芝地区森林火灾的年际变化特点及致灾原因分析. 林业调查规划, 35(3), 11–15.]
- Collaborating Group for Vegetation of Sichuan (1980). *Vegetation of Sichuan*. Sichuan People's Press, Chengdu. 135–136. (in Chinese) [四川植被协作组 (1980). 四川植被. 四川人民出版社, 成都. 135–136.]
- Collins BM, Omi PN, Chapman PL (2006). Regional relationships between climate and wildfire-burned area in the Interior West, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 699–709.
- Cook ER (1985). *A Time Series Analysis Approach to Tree-ring Standardization*. PhD dissertation, University of Arizona, Tucson, USA.

- Cook ER, Kairiukstis LA (1990). *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Crimmins MA (2006). Synoptic climatology of extreme fire-weather conditions across the southwest United States. *International Journal of Climatology*, 26, 1001–1016.
- Dai A (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 3, 52–58.
- Dale VH, Joyce LA, McNulty S, Neilson RP, Ayres RP, Flannigan MP, Hanson PJ, Irland LC, Lugo AE, Peterson CJ, Simberloff D, Swanson FJ, Stocks BJ, Wotton BM (2001). Climatic change and forest disturbances. *BioScience*, 51, 723–734.
- Editorial Board of China Forest (1999). *Volume 2 of China Forest: Coniferous Forest*. China Forestry Publishing House, Beijing. 956–958. (in Chinese) [《中国森林》编辑委员会 (1999). 《中国森林 第2卷 针叶林》. 中国林业出版社, 北京. 956–958.]
- Fensham RJ, Fairfax RJ (2005). Preliminary assessment of gidgee (*Acacia cambagei*) woodland thickening in the Longreach district, Queensland. *The Rangeland Journal*, 27, 159–168.
- Fraser RH, Li Z (2002). Estimating fire-related parameters in boreal forest using SPOT VEGETATION. *Remote Sensing of Environment*, 82, 95–110.
- Fritts HC (1976). *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- Fritts HC, Dean JS (1992). Dendrochronological modeling of the effects of climatic change on tree-ring width chronologies from the Chaco Canyon area, southwestern United States. *Tree-Ring Bulletin*, 52, 31–58.
- Hare RC (1965). Contribution of bark to fire resistance of southern trees. *Journal of Forestry*, 63, 248–251.
- Holden ZA, Morgan P, Crimmins MA, Steinhurst RK, Smith AMS (2007). Fire season precipitation variability influences fire extent and severity in a large southwestern wilderness area, United States. *Geophysical Research Letters*, 34(16), 1–5.
- Holmes RL (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43, 69–78.
- Hu HQ (2005). *Fire Ecology and Management*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [胡海清 (2005). 林火生态与管理. 中国林业出版社, 北京.]
- Hu SY (1999). Thermal analysis of wood bark. *Transaction of China Pulp and Paper*, 14(S1), 97–101. (in Chinese with English abstract) [胡淑宜 (1999). 树皮的热分析法研究. 中国造纸学报, 14(S1). 97–101.]
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jacquart EM, Armentano TV, Spingarn AL (1992). Spatial and temporal tree responses to water stress in an old-growth deciduous forest. *American Midland Naturalist*, 127, 158–171.
- Jiang QB (2012). *Growth Response to Climate in Chinese Pine as a Function of Tree Diameter*. Master degree dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. 15–18. (in Chinese with English abstract) [姜庆彪 (2012). 不同径级油松径向生长对气候的响应研究. 硕士学位论文, 北京林业大学, 北京. 15–18.]
- Jiang Y, Zhuge YP, Liang C, Zhang XD (2003). Influences of vegetation burning on soil properties. *Chinese Journal of Soil Science*, 34, 65–69. (in Chinese with English abstract) [姜勇, 诸葛玉平, 梁超, 张旭东 (2003). 火烧对土壤性质的影响. 土壤通报, 34, 65–69.]
- Kasischke ES (2000). Boreal ecosystems in the global carbon cycle. In: Kasischke ES, Stocks BJ eds. *Fire, Climate Change and Carbon Cycling in the Boreal Forest. Ecological Studies Series*. Springer-Verlag, New York. 19–30.
- Keane RE, Morgan P, White JD (1999). Temporal patterns of ecosystem processes on simulated landscapes in Glacier National Park, Montana, USA. *Landscape Ecology*, 14, 311–329.
- Keeling EG, Sala A (2012). Changing growth response to wild-fire in old-growth ponderosa pine trees in montane forests of north central Idaho. *Global Change Biology*, 18, 1117–1126.
- Kozłowski TT, Kramer PJ, Pallardy SG (1991). *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego, USA.
- Lageard JGA, Thomas PA, Chambers FM (2000). Using fire scars and growth release in subfossil Scots pine to reconstruct prehistoric fires. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 164, 87–99.
- Li JQ (2006). *Forest Ecology*. Higher Education Press, Beijing. 179–180. (in Chinese) [李俊清 (2006). 森林生态学. 高等教育出版社, 北京. 179–180.]
- Li WH (2013). *The Collected Works of Li Wen-Hua*. Science Press, Beijing. 608–610. (in Chinese) [李文华 (2013). 李文华文集. 科学出版社, 北京. 608–610.]
- Liang EY, Shao XM, Hu YX, Lin JX (2001). Dendroclimatic evaluation of climate-growth relationships of Meyer spruce (*Picea meyeri*) on a sandy substrate in semi-arid grassland, north China. *Trees*, 15, 230–235.
- Luo Y, Chen HYH (2013). Observations from old forests underestimate climate change effects on tree mortality. *Nature Communications*, 4, 1655.
- Meehl GA, Tebaldi C (2004). More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 305, 994–997.
- Mutch LS, Swetnam TW (1995). Effects of fire severity and climate on ring-width growth of giant sequoia after

- burning. In: Brown JK, Mutch RW, Spoon CW, Wakimoto RH eds. *Proceedings: Symposium on Fire in Wilderness and Park Management*. Diane Publishing Company, Darby, USA. 241–246.
- Pichler P, Oberhuber W (2007). Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. *Forest Ecology and Management*, 242, 688–699.
- Qinghai-Xizang Plateau Comprehensive Scientific Expedition of Chinese Academy of Sciences (1985). *Xizang Forests*. Science Press, Beijing. 110–116. (in Chinese) [中国科学院青藏高原综合科学考察队 (1985). 西藏森林. 科学出版社, 北京. 110–116.]
- Sakulich J, Taylor AH (2007). Fire regimes and forest structure in a sky island mixed conifer forest, Guadalupe Mountains National Park, Texas, USA. *Forest Ecology and Management*, 241, 62–73.
- Shao XM, Wu XD (1997). Reconstruction of climate change on Changbai Mountain, Northeast China using tree-ring data. *Quaternary Sciences*, 17(1), 76–85. (in Chinese with English abstract) [邵雪梅, 吴祥定 (1997). 利用树轮资料重建长白山区过去气候变化. 第四纪研究, 17(1), 76–85.]
- Sheffield J, Wood EF, Roderick ML (2012). Little change in global drought over the past 60 years. *Nature*, 491, 435–438.
- Sheng H, Yang YS, Chen GS, Gao R, Zeng HD, Zhong XF (2007). The dynamic response of plant root respiration to increasing temperature and global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 1596–1605. (in Chinese with English abstract) [盛浩, 杨玉盛, 陈光水, 高人, 曾宏达, 钟羨芳 (2007). 植物根呼吸对升温的响应. 生态学报, 27, 1596–1605.]
- Stokes MA, Smiley TL (1968). *An Introduction to Tree Ring Dating*. University of Chicago Press, Chicago.
- Su XF (2008). *Evaluation on Forest Ecosystem Service Value of Linzhi in Tibet*. Master degree dissertation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi. 21–22. (in Chinese with English abstract) [苏迅帆 (2008). 西藏林芝地区森林生态系统服务价值评估研究. 硕士学位论文, 西北农林科技大学, 陕西杨凌. 21–22.]
- Tian XR, Shu LF, Wang MY, Zhao FY (2007). Study on the spatial and temporal distribution of forest fire in Tibet. *Fire Safety Science*, 16(1), 10–14. (in Chinese with English abstract) [田晓瑞, 舒立福, 王明玉, 赵凤君 (2007). 西藏森林火灾时空分布规律研究. 火灾科学, 16(1), 10–14.]
- Trenberth KE, Dai A, Rasmussen RM, Parsons DB (2003). The changing character of precipitation. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 84, 1205–1217.
- Trenberth KE, Jones PD, Ambenje P, Bojariu R, Easterling D, Tank AK, Parker D, Rahimzadeh F, Renwick JA, Rusticucci M, Soden B, Zhai P (2007). Observations: Surface and atmospheric climate change. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL eds. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Voelker SL, Muzika RM, Guyette RP (2008). Individual tree and stand level influences on the growth, vigor, and decline of red oaks in the Ozarks. *Forest Science*, 54, 8–20.
- Wang YJ, Chen FH, Gou XH, Du SY (2001). Study on response relationship between tree-ring and climate factors and climate reconstruction in middle region of Qilianshan Mountains. *Journal of Desert Research*, 21(2), 135–140. (in Chinese with English abstract) [王亚军, 陈发虎, 勾晓华, 杜淑英 (2001). 祁连山中部树木年轮宽度与气候因子的响应关系与气候重建. 中国沙漠, 21(2), 135–140.]
- Westerling AL, Hidalgo HG, Cayan DR, Swetnam TW (2006). Warming and earlier spring increase western U.S. forest wildfire activity. *Science*, 313, 940–943.
- Williamson GB, Laurance WF, Oliveira AA, Delamonica P, Gascon C, Lovejoy TE, Pohl L (2000). Amazonian tree mortality during the 1997 El Nino drought. *Conservation Biology*, 14, 1538–1542.
- Wimmer R, Grabner M (1997). Effects of climate on vertical resin duct density and radial growth of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees*, 11, 271–276.
- Wu JG, An SQ, Leng X (2013). *Lectures in Modern Ecology (VI): Global Climate Change and Ecological Patterns and Processes*. Higher Education Press, Beijing. 11–15. (in Chinese) [邬建国, 安树青, 冷欣 (2013). 现代生态学讲座(VI): 全球气候变化与生态格局和过程. 高等教育出版社, 北京. 11–15.]
- Wu L, Tang CP, Gao H, Chen BB, Zeng C, Guo F (2014). The study of factors influencing the natural regeneration of forests. *Protection Forest Science and Technology*, (8), 102–105. (in Chinese) [乌拉, 唐翠平, 高辉, 陈贝贝, 曾诚, 郭峰 (2014). 森林自然更新影响因子的探讨. 防护林科技, (8), 102–105.]
- Wu XD (1990). *Tree-rings and Climate Change*. China Meteorological Press, Beijing. (in Chinese) [吴祥定 (1990). 树木年轮与气候变化. 气象出版社, 北京.]
- Xiang FW (1990). The influence on forest soil's nature and tree's regeneration for forest fire in the big Xing'an maient. *Journal of Jilin Forestry Institute*, 6(1), 1–20. (in Chinese with English abstract) [项凤武 (1990). 大兴安岭北部林火对森林土壤的性质及林木更新的影响. 吉林林学院学报, 6(1), 1–20.]
- Xu FX (1995). *The Ecological Study of Forests on Tibetan Plateau*. Liaoning University Press, Shenyang. 300–303.

- (in Chinese) [徐凤翔 (1995). 西藏高原森林生态研究. 辽宁大学出版社, 沈阳. 300–303.]
- Xu XD, Wang FT, Xiao YS *et al.* (2002). *Regulation Engineering and Technology System on the Prevention of Agrometeorological Disaster*. China Meteorological Press, Beijing. 95–96. (in Chinese) [徐祥德, 王馥棠, 萧永生等 (2002). 农业气象防灾调控工程与技术系统. 气象出版社, 北京. 95–96.]
- Yao SR, Wen DY (2002). *Forest Fire Management*. China Forestry Publishing House, Beijing. 114–117. (in Chinese) [姚树人, 文定元 (2002). 森林消防管理学. 中国林业出版社, 北京. 114–117.]
- Zhang SY (2006). *The Investigation and Statistical Methods of Forest Fire*. China Forestry Publishing House, Beijing. 85–88. (in Chinese) [张思玉 (2006). 林火调查与统计. 中国林业出版社, 北京. 85–88.]
- Zhang Y (2009). *The Effect of Forest Fires on Carbon Budget in Daxing'an Mountains*. Master degree dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. 27–32. (in Chinese with English abstract) [张瑶 (2009). 大兴安岭26年间林火对森林植被碳收支的影响. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨. 27–32.]
- Zhou YL, Zu YG, Yu D, Ma JL, Ye WH, Guan WB, Li JW, Li JY, Zhang XJ, Zheng HN, Lang HQ, Nie SQ, Yuan XY, Chang JC, Dong SL, Fu PY, Mu LQ (1997). *Geography of the Vegetation in Northeast China*. Science Press, Beijing. 25. (in Chinese) [周以良, 祖元刚, 于丹, 马建路, 叶万辉, 关文彬, 李景文, 李冀云, 张喜军, 郑焕能, 郎惠卿, 聂绍荃, 袁晓颖, 常家传, 董世林, 傅沛云, 穆丽蔷 (1997). 中国东北植被地理. 科学出版社, 北京. 25.]
- Zhu YF, Pan CD, Wang ZX, Kou FT, Tan WP (2009). The influence of fire disturbance on the DBH growth of remained woods of *Larix sibirica* Ldb. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 32(3), 1–4. (in Chinese with English abstract) [朱跃峰, 潘存德, 王振锡, 寇福堂, 谭卫平 (2009). 火干扰对西伯利亚落叶松保留木胸径生长的影响. 新疆农业大学学报, 32(3), 1–4.]

特邀编委: 刘春江 责任编辑: 王 薇



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览