

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

于 健^{1,2} 徐倩倩³ 刘文慧⁴ 罗春旺¹ 杨君珑⁵ 李俊清¹ 刘琪璟^{1*}

¹北京林业大学林学院, 北京 100083; ²江苏农林职业技术学院, 江苏镇江 212400; ³中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009; ⁴中国环境科学研究院生物多样性研究中心, 北京 100012; ⁵宁夏大学农学院, 银川 750021

摘 要 为了解高山林线附近树木生长对气候变化的敏感性, 选取长白山东坡火山喷发后形成的过渡性植物群落长白落叶松(又称黄花落叶松) (*Larix olgensis*) 林为研究对象, 并建立不同海拔高度长白落叶松的3个年轮宽度年表, 研究不同生境长白落叶松径向生长对气候变化的响应, 并利用冗余分析对不同海拔的年轮指数与气候因子的关系做进一步分析。主要结果如下: (1)高海拔年轮年表的统计特征更显著, 比低海拔径向生长对气候因子的响应更加敏感; (2)高海拔径向生长主要受上年生长季前期和生长季气温的限制, 尤其是上年6月和8月气温的限制作用, 低海拔径向生长主要与降水量有关, 受当年9月降水量和当年8月帕尔默干旱指数(PDSI)的共同影响; (3)林线内树木对气候响应的敏感性强于林线外, 林线外小生境的异质性及干扰事件频发可能掩盖了树木对气候因子的敏感性, 林线下方可能是检验林线处树木生长对气候响应平均状态的最佳位置; (4)不同海拔年轮年表与气候因子的冗余分析与响应函数分析的结果基本一致, 进一步证明了冗余分析可以有效地量化树轮指数与气候因子的关系。该研究为全球变暖背景下长白山东坡长白落叶松林的管理及该区域气候重建提供了基础数据。

关键词 海拔梯度; 林线; 长白落叶松(黄花落叶松); 冗余分析; 树木年轮

引用格式: 于健, 徐倩倩, 刘文慧, 罗春旺, 杨君珑, 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. doi: 10.17521/cjpe.2015.0216

Response of radial growth to climate change for *Larix olgensis* along an altitudinal gradient on the eastern slope of Changbai Mountain, Northeast China

YU Jian^{1,2}, XU Qian-Qian³, LIU Wen-Hui⁴, LUO Chun-Wang¹, YANG Jun-Long⁵, LI Jun-Qing¹, and LIU Qi-Jing^{1*}

¹College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²Jiangsu Polytechnic College of Agriculture and Forestry, Zhenjiang, Jiangsu 212400, China; ³Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009, China; ⁴Biodiversity Research Center, Chinese Research Academy of Environmental Science, Beijing 100012, China; and ⁵School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract

Aims To further understand the sensitivity of tree growth to climate change and its variation with altitude, particularly the growth-climate relationship near the timberline, the radial growth of *Larix olgensis* in an oldgrowth forest along an altitudinal gradient on the eastern slope of Changbai Mountain was investigated.

Methods The relationships between climate factors and tree-ring index were determined using bootstrapped response functions analysis with the software DENDROCLIM2002. Redundancy analysis, a multivariate “direct” gradient analysis, and its ordination axes were constrained to represent linear combinations with meteorological elements. The analysis was used to clarify the relationship between tree-ring width indexes at different elevations and climate factors during the period 1959–2009.

Important findings Results indicated: (1) Tree ring chronologies from high altitudes were more superior than other samples in terms of growth-climate relationship, revealing that trees at high altitudes are more sensitive to climate variation than at low sites, (2) Tree growth was mainly affected by temperatures of from before and through growing season in previous year, especially in June and August. In comparison, tree growth in the low elevation was regulated by the combination of precipitation of August and Palmer drought severity index (PDSI) of September in current year, (3) Trees growing below timberline appeared to be more sensitive to climate warming; small extents of habitat heterogeneity or disturbance events beyond timberline may have masked the

收稿日期Received: 2015-06-12 接受日期Accepted: 2015-11-21

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: liuqijing@bjfu.edu.cn)

response, hence the optimal sites for examining growth trends as a function of climate variation are considered to be just below timberline, and (4) Redundancy analysis between the three chronologies and climate factors showed the same results as that of the correlation analysis and response function analysis, and this is in support of previous conclusion that redundancy analysis is also effective in quantifying the relationship between tree-ring indexes and climate factors.

Key words altitudinal gradient; timberline; *Larix olgensis*; redundancy analysis; tree ring

Citation: 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. doi: 10.17521/cjpe.2015.0216

树轮资料具有定年准确、连续性强、分辨率高和易于获取多个复本等优点, 已广泛用于评估树木生长与环境因子的关系(Hasenauer *et al.*, 1999)。山地森林生态系统对气候变化反映比较敏感(Fritts, 1976), 这为研究树木生长对气候变化的时空响应提供了极佳条件(Wang *et al.*, 2005)。树木生长与气候的关系随海拔梯度变化存在差异(Fritts *et al.*, 1965)。通常情况下, 高海拔地区树木径向生长主要受温度控制, 低海拔地区主要与降水量有关(Yu *et al.*, 2007)。然而, 由于各地区气候的空间差异, 这一规律并不是在所有地区都适用的(Wang *et al.*, 2005; Esper *et al.*, 2007; Liang *et al.*, 2010; Shi *et al.*, 2012)。

高山林线作为山地森林生态系统分布的最高界限, 很少有人为干扰, 已成为植被与气候变化关系研究的理想场所(戴君虎和崔海亭, 1999)。传统意义的高山林线是指一条介于郁闭森林与树线之间的过渡地带, 即树木能够结群生长到一定郁闭度且高度大于3 m的海拔上限(Körner & Paulsen, 2004)。在林线以上, 森林郁闭度显著降低, 直到一个海拔高度上限后不再有树木个体存在, 这个上限高度称为树种线(Holtmeier, 1994)。有研究表明, 森林和苔原之间的高山林线是对全球变化响应最为敏感的地点(王晓春等, 2005), 林线处树木生长与气候因子(尤其是温度和降水量)具有紧密相关性。一般而言, 树木与温度的关系理应随海拔高度增加在林线处最紧密(Fritts, 1976; Cullen *et al.*, 2001)。然而, 林线处小生境的异质性较大及自然干扰事件频发均会降低林线处树木对气候变化的敏感性(Norton, 1985; Scherrer & Körner, 2011)。林线下方显示有较少的干扰证据, 可能会提供更多的气候信号(Yu *et al.*, 2007)。

长白山地处我国北方中纬度, 属典型的温带大陆性季风气候区, 是我国气候变化比较剧烈的地区

(邵雪梅和吴祥定, 1997)。该地区生境条件丰富多样, 具有完整的山地生态系统, 是开展年轮气候学研究的理想地区(邵雪梅和吴祥定, 1997)。该区历史上曾多次火山喷发, 火山喷发释放的大量火山碎屑物在强劲偏西风的作用下主要沉积在长白山东坡, 导致该区域植被数次被毁灭(戴璐等, 2008)。与北坡具有完整的植被带相比, 东坡植被无明显的垂直分异, 从山脚到山顶林线处(海拔2 000 m)均为长白落叶松(*Larix olgensis*, 又称黄花落叶松)纯林。长白山东坡植被最近一次火山爆发前为长白落叶松林, 但当时的林线比现在高, 火山爆发致使林线大幅度下降(刘琪璟等, 1993)。由于东坡长白落叶松海拔分布范围广, 长白落叶松又是该地区森林演替的一个过渡树种, 因此, 对不同海拔高度的长白落叶松和气候之间关系的研究, 对预测未来气候变化情景下长白落叶松林线的演替趋势具有指导作用。

长白落叶松为我国东北东部地区针叶林常见树种, 分布范围较广, 海拔500–1 950 m均有分布¹⁾, 常形成大面积纯林, 已成为年轮气候学研究的一个主要树种(于大炮等, 2005; 陈力等, 2014)。长白山北坡的研究表明高海拔长白落叶松径向生长与生长季温度显著相关, 而低海拔对气候的响应比较复杂(于大炮等, 2005; Chen *et al.*, 2011; 陈力等, 2014)。长白山东坡是否存在和北坡一样的规律? 林线下方是否可以提供更多的气候信号? 为回答这些问题, 本研究利用年轮气候学方法, 对东坡不同海拔长白落叶松进行研究, 分别建立了3个采样点的长白落叶松年轮宽度年表。出于小生境影响方面的考虑, 采样高度分别为高海拔的林线外、林线内以及低海拔。不同海拔落叶松对气候变化响应的研究, 可以

1) 王战, 徐振邦, 李昕, 彭永山, 钱家驹, 刘子德, 杨野, 魏成录, 李延增(1980). 长白山北坡主要森林类型及其群落结构特点(之一). 森林生态系统研究, 1, 25–42.

为认识未来气候情景下落叶松的适宜性及演替提供科学依据。

1 研究区域概况

长白山(41.52°–42.47° N; 127.15°–128.92° E)位于我国吉林省东南部中朝交界处,为我国乃至全球自然生态系统保存最为完整的一个地区。该区气候特征为受季风影响的温带大陆性季风气候,春季多大风,夏季温暖多雨,秋季凉爽多雾,冬季寒冷漫长,温度与降水四季变化明显。长白山地区雨热同期,降水导致的干湿季节差异明显。年平均气温–7.04 °C,1月份最冷(–22.89 °C),7月份最热(8.67 °C),年降水量为1 361 mm,降水主要集中在6–8月,约占全年降水量的62%以上。长白山北坡具有明显的植被垂直更替。随海拔升高,植被依次为:阔叶林带(海拔<500 m)、阔叶红松林带(海拔500–1 100 m)、云冷杉林带(海拔1 100–1 700 m)、山地岳桦林带(海拔1 700–2 000 m),位于火山锥体上部的高山苔原带(海拔> 2 000 m)。但这种完整的垂直带谱仅在北坡比较典型,其他坡向不明显或无垂直分异,尤其是东坡,从山底到山上林线(海拔2 000 m)均为长白落叶松林。

2 材料和方法

2.1 样本采集

本研究分别在长白山东坡2个海拔共设立3个样地进行调查采样,群落均为未受人为干扰的原始林(表1),其中高海拔样地有2个,林线内外各设1个,分别称作高海拔林线内(林线以下接近林线,郁闭度为0.3–0.5)样地和高海拔林线外(林线与树线之间,郁闭度< 0.3)样地,分别于2009年5月和8月调查取样。此处是落叶松分布的上限。高海拔林线外的树木多为散生孤立木。由于常年受山顶强风的影响,呈典型的旗形树冠。林线内采样点低于林线外样点垂直距离为59 m,为长白落叶松纯林,郁闭度约为

0.9。低海拔采样点位于海拔1 448 m的长白落叶松群落内,郁闭度为0.9。于2010年8月建立固定样地,面积为1 hm²,林木株数密度为1 057株·hm^{–2},林木优势年龄170 a,平均胸径29.0 cm,平均树高24.0 m。群落林下灌木主要有长白蔷薇(*Rosa koreana*)、宽叶杜香(*Ledum palustre* var. *dilatatum*)、蓝靛果忍冬(*Lonicera caerulea* var. *edulis*)、黑果忍冬(*Lonicera nigra*)、越桔(*Vaccinium vitis-idaea*)等。林下草本主要有毛蕊老鹳草(*Geranium platyanthum*)、毛缘藁草(*Carex pilosa*)和细叶藁草(*Carex duriscula* subsp. *stenophylloides*)等,苔藓层发达。

按照树木年代学方法,在每个采样点随机选取位于林冠上层、生长健康的长白落叶松,采用生长锥在树木胸高(1.3 m)位置钻取完整树轮样芯(尽可能通过髓芯)。为减少对树木的损害,每株树仅钻取一根树轮样芯,每个样点取样50株以上。将样芯装入自制纸筒内,记录取样时间、树木的胸径、树皮厚度及生长状况等信息。

2.2 年表建立

将采集的样芯带回实验室,用白乳胶将样芯粘贴在特制的木槽上,取一根木槽将其背面压在样芯上面,用细绳将两根木槽扎紧固定,以防样芯翘起。放置24 h,胶干后经300目、600目的砂纸逐次打磨,直到树轮界限在显微镜下清晰可见,在双筒显微镜下用骨架图法进行目视交叉定年。然后利用LIN-TAB[™] 6.0树轮宽度测量仪(精度为0.01 mm) (LinTab 6.0, Rinntech, Heidelberg, Germany)测量树轮宽度。测量后应用COFECHA程序(Holmes, 1983)对定年和测量结果进行检验,剔除与主序列相关性差及难以交叉定年的样芯,将保留的样芯用于年表建立。运用ARSTAN程序建立年表(Cook & Holmes, 1986)。经反复研究尝试,最终以2/3年龄作为步长的样条函数法去除树木本身的遗传因子和干扰竞争产生的生长趋势(即去趋势),并对去趋势的序列以双重平均法合成标准年表(STD)。以时间序列的自回归模

表1 采样点概况

Table 1 Description of sampling sites

采样点 Sampling sites	海拔 Altitude (m)	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	样芯数 Number of cores	时间长度 Time span (a)
低海拔 Low altitude	1 448	42.07°	128.26°	107	273
高海拔林线内 Upper altitude below timberline	1 931	42.06°	128.08°	81	131
高海拔林线外 Upper altitude above timberline	1 990	42.01°	128.09°	51	108

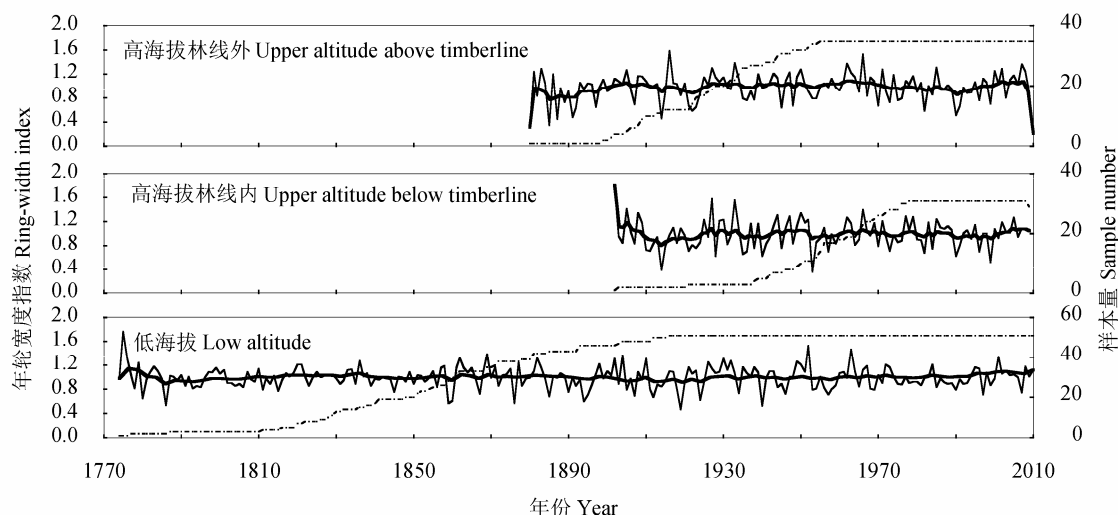


图1 长白山东坡不同海拔长白落叶松差值年表。粗线为年轮指数的滑动平均。

Fig. 1 Residual chronology of *Larix olgensis* at different elevations. The thick line is a smoothed moving average spline of tree-ring index.

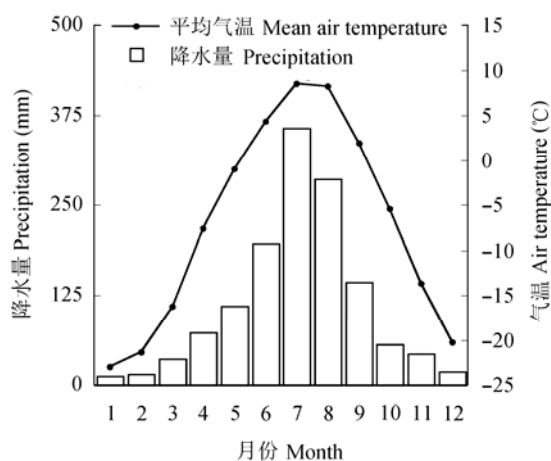


图2 研究区域气温和降水量的月值变化。

Fig. 2 Monthly temperature and precipitation near the top of Changbai Mountain.

型对去趋势的序列再次标准化,以双权重平均法将差值序列合成差值年表(RES)(图1)。本研究选用统计特征值更高,年表质量更好,且仅包含高频变化的差值年表用于树轮气候学分析。

2.3 气候资料与统计分析

选取距离采样点最近的天池气象站(图2,地理位置: 42.03° N, 128.07° E, 海拔2 623.0 m),时间长度为1959–2009年。该站距离高海拔林线外、高海拔林线内和低海拔采样点的水平距离分别为2.91、3.19和16.27 km。气象要素包含月平均温度(T_m)和月降水量(P_m)。气候资料由中国气象科学数据共享网

(<http://cdc.cma.gov.cn/home.do>) 提供。采用 Mann-Kendall 方法 (Kendall, 1970) 和 double-mass 方法 (Kohler, 1949) 对气象资料进行均一性检验,结果表明,该站气候数据变化相对均一,可用于代表气候的基本特征,并选取帕尔默干旱指数(PDSI)用于气候分析。PDSI是反映干湿变化的一个指数,综合了降水和蒸发的影响,是水分亏缺量与持续时间的函数,比降水量更能解释树木在生长期水分供应平衡。PDSI值越高表明水分供应情况越好,反之,越低则表明某一时间越干旱。本研究所用PDSI数据是由Dai提供的2.5个经纬度网格点数据(Alley, 1985),时间跨度1959–2012年。PDSI值下载自荷兰皇家气象研究所的数据共享网站(<http://climexp.knmi.nl>)。

本研究通过计算不同海拔长白落叶松年表的统计特征值来评估年表的可靠性。对不同海拔年表与逐月气候因子分别进行相关及响应函数分析,获得不同海拔高度树轮指数与气候因子之间的关系。由于树木生长对气候的响应存在“滞后效应”(李江风等, 2000),即树木的生长受上年和当年气候条件的共同影响,因此,选取上年5月到当年9月气候因子进行分析。相关及响应函数分析由DendroClim 2002程序实现(Biondi & Waikul, 2004)。

采用冗余分析(redundancy analysis, RDA)对不同海拔树木生长与气候因子的关系作进一步检测。RDA是多变量环境梯度分析,排序轴受环境变量线性组合的限制,通过年表与气候变量的回归和主成分分析来评价树木径向生长与气候因子的关系

表2 年表的统计参数及公共区间分析结果

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

统计特征 Statistic characters	低海拔 Low altitude	高海拔林线内 Upper altitude below timberline	高海拔林线外 Upper altitude above timberline
公共区间 Common intervals	1882–2010	1946–2006	1969–2008
平均值 Mean	0.997	0.974	0.954
平均敏感度 Mean sensitivity	0.19	0.28	0.29
标准偏差 Standard deviation	0.18	0.24	0.24
一阶自相关 First order autocorrelation	0.10	–0.01	–0.06
树间相关系数 Correlation between trees	0.42	0.57	0.54
信噪比 Signal-to-noise ratio	30.90	40.28	28.89
样本总体代表性 Expressed population signal	0.97	0.98	0.97
第一主成分方解释量 Variation in first eigenvector (%)	44.19	58.30	56.07

表3 长白落叶松差值年表的相关系数

Table 3 Correlation coefficients of residual chronology of *Larix olgensis*

	低海拔 Low altitude	高海拔林线内 Upper altitude below timberline	高海拔林线外 Upper altitude above timberline
低海拔 Low altitude	1		
高海拔林线内 Upper altitude below timberline	0.595 0*	1	
高海拔林线外 Upper altitude above timberline	0.543 1	0.889 4**	1

*, 在0.05水平上显著相关; **, 在0.01水平上显著相关。

*, correlation is significant at 0.05 level; **, correlation is significant at 0.01 level.

(ter Braak, 1994), 可以有效地定量描述树轮指数和气候因子的关系(Tardif *et al.*, 2003; Girardin *et al.*, 2004)。冗余分析由CANOCO 5.0软件完成(ter Braak & Smilauer, 2002)。年表为上述3个采样点长白落叶松差值年表, 气候变量为天池气象站的月平均温度(T_m)、月降水量(P_m)和PDSI, 时间跨度从上年5月到当年9月。首先采用向前筛选法(forward selection)对气候变量进行逐个筛选, 并利用蒙特卡罗(Monte-Carlo)进行排列检验, 排列重采样为999次, 显著水平 $p < 0.05$ 。

3 结果和分析

3.1 年表的统计特征

长白落叶松年表的统计参数如表2所示, 低海拔年表时间跨度最长, 超过237年(1773–2010年), 而有效年表公共区间长度为129年(1882–2010年)。高海拔林线内年表公共区间为61年(1946–2006年)。高海拔林线外年表时间跨度最短, 年表公共区间仅为40年(1969–2008年)。标准偏差介于0.18–0.24之间, 平均敏感度介于0.19–0.29之间, 树与树间的相关系数为0.42–0.57, 信噪比介于28.89–40.28之间, 第一主成分解释量为44.19%–58.30%, 样本总体代表性高达0.97–0.98, 均超过了样本总体代表性(EPS)可

以接受的临界阈值0.85 (Wigley *et al.*, 1984)。一般认为, 高质量的年表一般具有标准差大、平均敏感度高、信噪比大和样本总体代表性高等特点(吴祥定, 1990)。综上所述, 所建立的年表对气候变化均具有一定的敏感性, 并且高海拔年轮年表在多数统计特征值上都优于低海拔年轮年表, 表明高海拔树木较

低海拔树木更适于进行树轮气候学分析。
各海拔年轮差值年表整体变化趋势基本相似, 但在个别年份稍有差异(图2)。高海拔年轮指数波动较大, 低海拔年表波动稍显平缓。相关系数反映了3个采样点长白落叶松径向生长的高频变化的同步性(表3)。高海拔林线外与高海拔林线内相关性最强($r = 0.889\ 4$), 置信度达99%以上。高海拔林线内与低海拔相关性次之($r = 0.595\ 0$), 置信度达95%以上。高海拔林线外和低海拔的相关性最低($r = 0.543\ 1$), 未达到0.05显著性水平。综上所述, 长白落叶松的生长一方面受大环境因子影响, 表现出较强的区域一致性, 另一方面受小生境因子的干扰, 共同导致不同海拔树木径向生长对环境因子的响应具有显著差异。

3.2 年轮指数与气候因子的关系

相关分析(图3)表明, 高海拔林线外树木生长与上年6月平均气温、当年4月降水量显著正相关

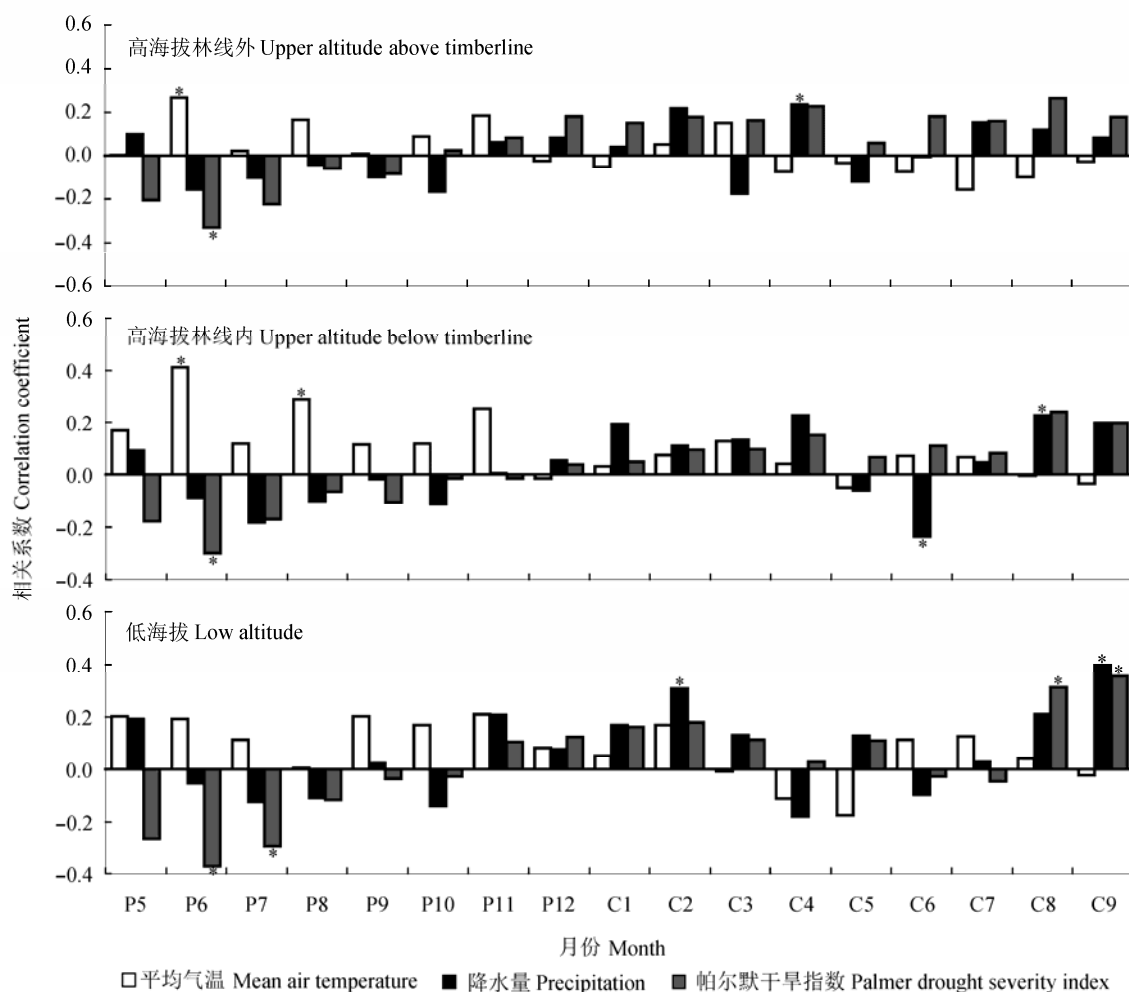


图3 不同海拔长白落叶松差值年表与气候因子的相关分析。*, $p < 0.05$ 。C, 当年; P, 上年。

Fig. 3 Correlation analysis of residual chronology for *Larix olgensis* in relation to monthly climatic factors in different elevations. *, $p < 0.05$; C, data of current year; P, data of previous year.

($p < 0.05$), 与上年6月PDSI显著负相关。高海拔林线内树木生长与上年6月、8月平均气温显著正相关($p < 0.05$), 与当年6月降水量显著负相关($p < 0.05$), 与当年8月降水量显著正相关($p < 0.05$), 与上年6月PDSI显著负相关($p < 0.05$)。低海拔树木生长与平均气温的相关性不显著($p > 0.05$), 与当年2月、9月降水量显著正相关($p < 0.05$), 与上年6月、7月PDSI显著负相关($p < 0.05$), 与当年8月、9月PDSI显著正相关($p < 0.05$)。

响应函数分析(图4)进一步表明, 高海拔林线外树木生长与各月平均气温、降水量和PDSI均未表现出显著相关关系($p > 0.05$)。高海拔林线内树木生长正响应于上年6月平均气温($p < 0.05$), 与各月降水

量和PDSI相关性不显著($p > 0.05$)。低海拔树木生长与气温相关性不显著($p > 0.05$), 正响应于当年9月降水量和当年8月PDSI ($p < 0.05$)。

3.3 年轮指数与气候因子的RDA分析

在所选的51个气候变量中, 有3个气候变量对树木的径向生长影响呈显著水平。当年6月降水量对生长的影响最强, 与高海拔林线内和低海拔年轮年表均显著负相关, 与高海拔林线外年轮年表相关性不显著。上年6月PDSI对树木生长的影响次之, 与3个采样点年轮年表均为负相关关系, 与高海拔林线内年轮年表负相关性最强。当年8月PDSI与3个采样点的年轮差值年表均正相关, 且与高海拔林线外年表相关性最强, 与高海拔林线内年表相关性次之,

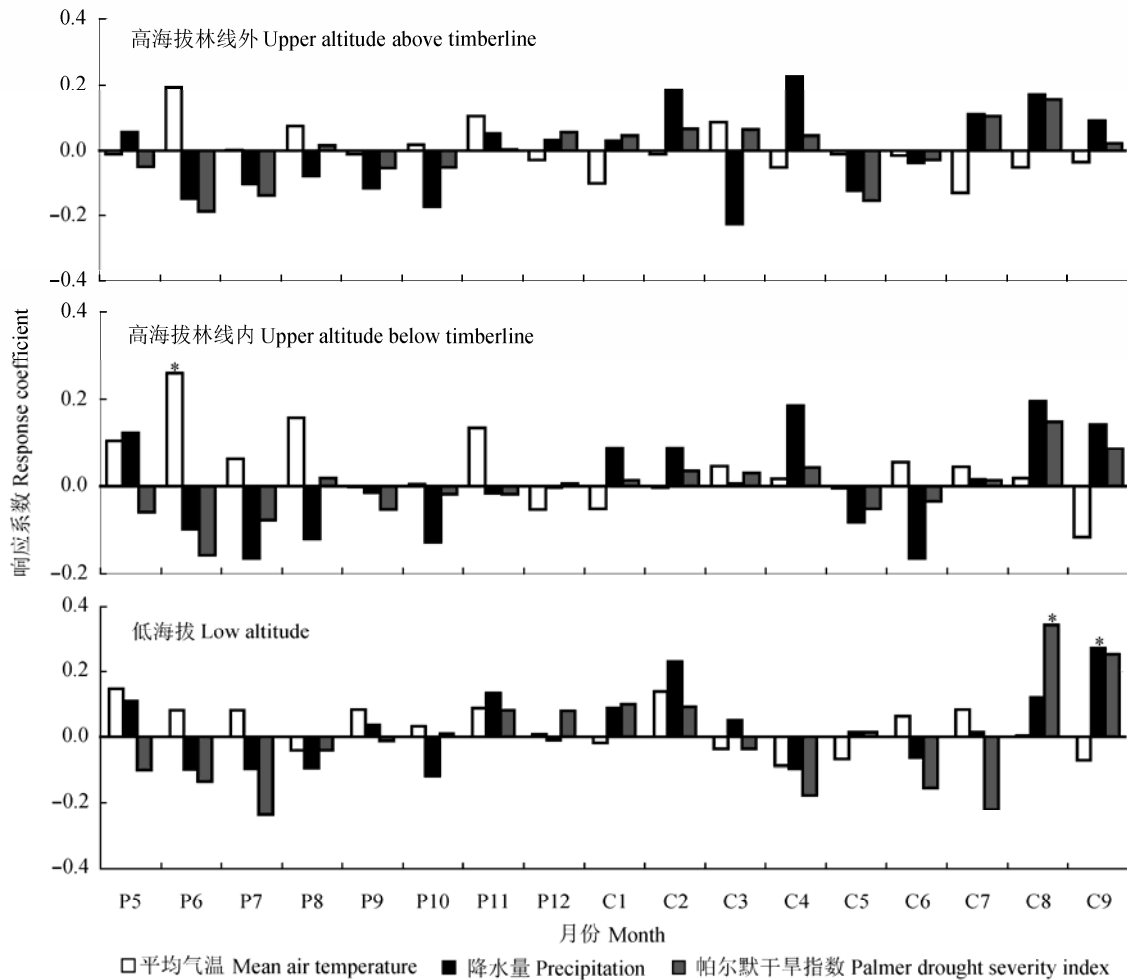


图4 不同海拔长白落叶松差值年表与气候因子的响应函数分析。*, $p < 0.05$ 。C, 当年; P, 上年。

Fig. 4 Response function analysis of residual chronology for *Larix olgensis* in relation to monthly climate factors at different elevations. *, $p < 0.05$; C, data of current year; P, data of previous year.

与低海拔年表相关性最弱(图5)。综上所述, 长白山东坡高海拔长白落叶松生长受温度和降水量的综合影响较大, 而在低海拔地区, 降水量的影响强于温度。

4 讨论

4.1 不同海拔长白落叶松年表统计特征比较

本研究对长白山东坡火山喷发后演替恢复的不同海拔长白落叶松-气候响应关系进行了研究。与先前在长白山北坡对长白落叶松的研究结果(于大炮等, 2005; 陈力等, 2014)相比, 本研究建立的差值年表包含的信息量更大, 具有更高的信噪比和平均敏感度。长白落叶松年表包含了较多的气候信号, 对气候变化反映敏感, 这与以往的研究结论一致(于大炮等, 2005)。此外, 高海拔林线处落叶松年表气候敏感性高于低海拔年表, 这与前人研究(Fritts,

1976; 邵雪梅和吴祥定, 1997; 于大炮等, 2005)结论相似, 说明接近树种分布极限地带的个体更适合做年轮气候学分析。同时也表明, 取样地点树木所处的生长环境也是影响树木气候敏感性的一个主要原因, 这在前人的研究中也有所提及(于大炮等, 2005)。

就年表统计特征值而言, 林线内年轮年表优于林线外年表。以往研究表明, 林线处树木生长受气候因子(尤其是气温和降水)影响显著, 该处可能对气候波动最为敏感, 且气候波动可能影响林线进退(Yu *et al.*, 2007)。这也证实了前人得出的生存边界的树木对环境变化最为敏感的结论(Kullman, 1993; Buckley *et al.*, 1997; Cullen *et al.*, 2001)。本研究也证实位于高海拔的树木比低海拔(适宜分布区)的树木对气候变化更敏感。如果生长在低海拔的树木对气

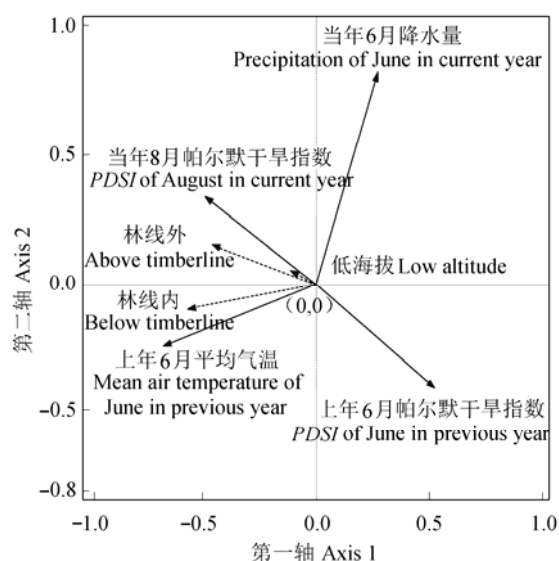


图5 不同海拔长白落叶松差值年表(虚线)与逐月气候因子(实线)的冗余分析(1959–2009年)。只显示显著的气候变量。向量越长表示气候因子越重要,气候向量与年表向量夹角的余弦值代表年表与气候因子之间的相关系数。二者方向相同表明具有较强正相关关系,方向相反表明具有较强负相关关系,垂直表示不相关。

Fig. 5 Redundancy analysis calculated for residual chronologies of *Larix olgensis* at different elevations (dash vectors) and monthly meteorological elements (solid vectors) for the period 1959–2009. Only significant climate factors are shown. The longer the vector the more important is the climate factor. The correlation between the variables is illustrated by the cosine of the angle between the two vectors. Vectors pointing nearly the same direction indicate a high positive correlation, while the opposite directions have a high negative correlation, whereas vectors perpendicular to each other represent near-zero correlation. PDSI, Palmer drought severity index.

候响应敏感,那么树木与温度的关系理应随海拔高度增加表现得更为密切,在林线外敏感性达到最大,这一模式已经被前人的许多研究证实(Fritts, 1976; Cullen *et al.*, 2001)。然而为什么海拔位置更高的林线外年轮年表敏感性反而降低?这可能与该区环境胁迫等干扰事件频发有很大关系。在树线过渡区,随海拔位置的升高,逐渐加剧的强风会造成树木机械损伤(旗形树),损害树木树冠,进而影响树木健康(Firm *et al.*, 2009)。除此之外,强风导致的积雪覆盖也会造成树干、树枝折断,或共同的作用程度在个体间表现不一,进而会导致林线外树木对气候的敏感性降低。林外强风造成的生理干旱也可能是导致年轮生长与气候要素不一致的主要原因。

4.2 不同海拔长白落叶松生长与气候因子的关系

响应函数分析(图5)表明:不同海拔的树木对气

候响应的差异明显,高海拔落叶松树木生长主要受气温影响,而低海拔树木主要与降水量有关,这与前人在该区研究所得普遍结论一致(Yu *et al.*, 2007)。高海拔树木生长主要受上年生长季前期及生长季的温度影响,这与前人对加拿大针叶树种(Lo *et al.*, 2010)、长白山高海拔长白落叶松(邵雪梅和吴祥定, 1997)、中国东南高海拔地区(李玲玲等, 2014)及许多其他研究所得结论(吴祥定, 1990)相同。该区以往的研究发现北坡高海拔长白落叶松只与当年6月的气温显著相关,而低海拔长白落叶松与环境的关系相对复杂(于大炮等, 2005)。高海拔长白落叶松生长受当年气温影响,低海拔长白落叶松生长对气候存在“滞后响应”(陈力等, 2014)。这可能与取样地点的微环境存在差异有关。陈力等(2014)采集的高海拔长白落叶松所在海拔为1 790 m,而本研究高海拔落叶松所在海拔均超过1 930 m,二者相差将近150 m,取样地点的地形、坡向与海拔高度均可能对其产生影响,这在前人的研究中也得到证实(段建平等, 2010; 王晓春等, 2011)。此外,选取气象数据来自不同的气象观测站也可能是造成分析结果不同的另一个原因。于大炮等(2005)在长白山北坡开展长白落叶松取样工作时间较早,当时的设备条件有限,可能造成取样时海拔高度测量的误差,进而导致与本研究所取高海拔落叶松在海拔高度上具有一定差异。其次,由于受当时技术条件限制,落叶松年表在去趋势方法上或许与本研究也有所不同。再者,长白山北坡属阴坡,东坡属阳坡,且在树线过渡区,复杂的地形能够潜在地引起小生境的极大差异(Peterson *et al.*, 2002),强风会造成局地气候环境改变,进而导致与气象站代表的区域气候存在差异。Chen等(2011)的研究也发现,不同海拔的长白落叶松对当地气候变化具有不同的响应模式。以上原因均可能造成本研究结论与前人研究结论产生一定差异。

长白山森林上限生长季较短(主要集中在7–8月),6月初,日最低气温超过0 °C,平均气温达到5 °C,这恰好是树木生长的生理学温度最低值(Vaganov *et al.*, 2006)。此时,树木刚好处于生长初期,温度增加有利于冬季积雪的融化,树木提早结束休眠状态,生长期延长,较易形成宽轮(吴祥定和邵雪梅, 1996; 邵雪梅和吴祥定, 1997)。高海拔落叶松径向生长与上年8月平均气温显著正相关,这与前人在长白山高海拔地区研究发现较高的夏季温度

有利于树木径向生长的结论一致(Yu *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2013)。植物光合速率主要取决于温度, 生长季节温度增加可以增加高海拔植物光合产物积累(Wang *et al.*, 2013)。低海拔地区, 生长季主要集中在5–9月, 11月份进入休眠期。9月份充足的降水可以延长树木的生长季, 弥补因生长季中过快地生长造成的水分缺失, 有利于干物质积累以及土壤水分的涵养, 促进宽轮的形成, 这与前人报道的结果(于大炮等, 2005; 高露双等, 2011)一致。当年8月PDSI对低海拔长白落叶松生长同样重要, 这与前人研究结论(Foster & Brooks, 2001)一致。PDSI作为表征土壤干旱程度的指数, 不仅考虑到某一时段的土壤水分吸收, 还综合了空气温度、地表蒸发和径流等因子, 是土壤有效水分、温度和降水的综合反映, 它比温度、降水单独对树木生长的影响更有意义。树木生长所需的水分主要来源于植物根部从土壤中吸收所得, 自当年8月之后树木生长与PDSI持续的正相关关系表明土壤干湿变化对低海拔长白落叶松径向生长具有积极的作用。

4.3 林线内外长白落叶松敏感性对比

高海拔山区环境对全球气候变化反应最为敏感(Thompson, 2000)。气候时常成为高山和亚北极地区等极端环境下树木生长的主要限制因子(Tessier *et al.*, 1997)。如果该结论属实, 那么树木生长与温度的关系理应随海拔增加而加强, 在林线处达到最强, 这一模式已经被一些研究(Buckley *et al.*, 1997; Villalba *et al.*, 1997)所证实。然而, 本研究中高海拔林线外长白落叶松径向生长与气温的关系并未表现出最强, 这与前人关于新西兰的假山毛榉(*Nothofagus*) (Cullen *et al.*, 2001)、加拿大的主要针叶树种(Lo *et al.*, 2010), 以及在西藏树线过渡区的川西云杉(*Picea likiangensis* var. *balfouriana*) (刘娟等, 2015)的研究结果类似。什么原因造成这种现象? 有研究认为, 高海拔地区气候不足以解释树木径向生长的变化, 局部小气候和林分动态或许比气候因子对树木生长的影响更为重要(Lo *et al.*, 2010)。在树线过渡区, 复杂的地形能够潜在地造成小生境的极大差异(Peterson *et al.*, 2002)。在较短的垂直距离上, 小生境可为树木提供“避难所”, 以应对气候变化(Scherrer & Körner, 2011)。这种小生境的差异可降低高海拔地区树木径向生长对气温变化的敏感性, 造成树木生长对全球气候变暖趋势响应不明显

(Wilmking & Juday, 2005)。干扰事件也可能是破坏林线处树木生长与气候关系的主要原因(Cullen *et al.*, 2001; Yu *et al.*, 2007)。在林线以外, 气候条件极其严酷, 譬如, 低温、强风、积雪覆盖、土层较浅和较低的养分利用率, 同时生长季缩短也是一个主要原因(Liang *et al.*, 2010)。树木径向生长对气候变化的响应非常复杂。同时, 树木径向生长也受种内、种间竞争以及林分株数密度的影响, 进而导致在林线外树木对气候变化的敏感性降低(Peterson *et al.*, 2002)。因此, 检验树木生长与气候变化关系的最佳位置也许在林线下方(Cullen *et al.*, 2001), 本文研究结果也支持这一观点。

本研究中, 冗余分析与常规分析方法均表明当年8月PDSI是长白落叶松径向生长的主要限制因子, 但在其他因子上却存在一些分歧。响应函数分析检测到上年6月平均气温和当年9月降水量对长白落叶松生长具有影响, 而冗余分析检测到当年6月降水量和上年6月PDSI对树木径向生长具有显著影响。另外, 冗余分析显示3个采样点的年轮气候响应较为一致, 这种与常规方法的差异在前人研究中同样有所发现(王晓春等, 2011)。尽管冗余分析应用于不同研究区域和对象时, 对信息的解释能力存在差异, 但其最大优势在于不仅能独立保持一组变量对另一组变量的贡献率, 而且能够最大限度地精简环境变量个数(尹锴等, 2009)。本研究采用冗余分析对长白落叶松年轮指数与气候因子的关系进一步检验, 其结果与响应函数分析的结果可互相印证, 更能说明气候变化对树木生长的影响。

5 结论

长白山东坡不同海拔长白落叶松交叉定年成功, 所建立的2个海拔3个采样点的长白落叶松树轮宽度年表中, 低海拔采样点落叶松年表年龄最长, 达237年(1773–2010年), 有效年份为1882–2010年。高海拔长白落叶松(林线内外)年表变化趋势具有较强的一致性。高海拔树木径向生长比低海拔树木对气候变化更加敏感, 更适于年轮气候学分析。

不同海拔长白落叶松生长对气候变化的响应应具有明显差异。高海拔树木径向生长主要受上年生长季前期和生长季气温的限制, 尤其是上年6月、8月平均气温的限制作用最明显; 低海拔树木径向生长和降水关系紧密, 主要受当年9月降水量和当年8月

*PDSI*的共同影响。长白落叶松年轮指数与气候因子冗余分析的结果与响应函数分析的结果基本一致, 进一步证明了冗余分析在年轮气候学研究中的作用。

林线内树木敏感性强于林线外, 林线外小生境的异质性及干扰事件频发均有可能降低树木径向生长对气候因子的敏感性, 检验林线处树木生长对气候响应的最佳位置也许在林线下方。今后在研究林线外树木生长对气候变化的敏感性时, 应加强除温度和降水以外的气象数据的分析, 如风速、积雪、云层覆盖量、日照时数、土温和积温等。

基金项目 国家高技术研究发展计划(863计划)(2013AA122003)和国家林业公益性行业科研专项项目(200804001)。

致谢 张国春参加野外取样工作, 贾全全、周华参加数据分析, 王晓春、史江峰、高露双对论文写作和数据处理等给予悉心指导, 在此一并致谢。

参考文献

- Alley WM (1985). The palmer drought severity index as a measure of hydrologic drought. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 21, 105–114.
- Biondi F, Waikul K (2004). DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences*, 30, 303–311.
- Buckley BM, Cook ER, Peterson MJ, Barbetti M (1997). A changing temperature response with elevation for *Lagarostrobos franklinii* in Tasmania, Australia. *Climatic Change*, 36, 477–498.
- Cook ER, Holmes RL (1986). *Users Manual for Program ARSTAN: Laboratory of Tree-ring Research*. University of Arizona, Tucson.
- Chen L, Wu SH, Pan T (2011). Variability of climate-growth relationships along an elevation gradient in the Changbai Mountain, northeastern China. *Trees*, 25, 1133–1139.
- Chen L, Yin YH, Zhao DS, Yuan QZ, Wu SH (2014). Climate response of tree growth along an altitudinal gradient in the Changbai Mountains, Northeast China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 1568–1574. (in Chinese with English abstract) [陈力, 尹云鹤, 赵东升, 苑全治, 吴绍洪 (2014). 长白山不同海拔树木生长对气候变化的响应差异. *生态学报*, 34, 1568–1574.]
- Cullen LE, Palmer JG, Duncan RP, Stewart GH (2001). Climate change and tree-ring relationships of *Nothofagus menziesii* tree-line forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 1981–1991.
- Dai JH, Cui HT (1999). A review on the studies of alpine timberline. *Scientia Geographica Sinica*, 19, 243–249. (in Chinese with English abstract) [戴君虎, 崔海亭 (1999). 国内外高山林线研究综述. *地理科学*, 19, 243–249.]
- 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. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Dai L, Wu YX, Han SJ, Li YW (2008). Effect of great volcanic eruption on historical vegetation succession on eastern slope of Changbai Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, 27, 1771–1778. (in Chinese with English abstract) [戴璐, 武耀祥, 韩士杰, 李玉文 (2008). 火山大爆发对长白山东坡历史植被演替的影响. *生态学杂志*, 27, 1771–1778.]
- Esper J, Frank D, Wilson R, Büntgen U, Treydte K (2007). Uniform growth trends among central Asian low- and high-elevation juniper tree sites. *Trees*, 21, 141–150.
- Firm D, Nagel TA, Diaci J (2009). Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, 257, 1893–1901.
- Foster TE, Brooks JR (2001). Long-term trends in growth of *Pinus palustris* and *Pinus elliotii* along a hydrological gradient in central Florida. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 1661–1670.
- Fritts HC (1976). *Tree Rings and Climate*. Academic Press, New York.
- Fritts HC, Smith DG, Cardis JW, Budelsky CA (1965). Tree-ring characteristics along a vegetation gradient in northern Arizona. *Ecology*, 46, 394–401.
- Gao LS, Wang XM, Zhao XH (2011). Response of *Pinus koraiensis* and *Picea jezoensis* var. *komarovii* to climate in the transition zone of Changbai Mountain, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 27–34. (in Chinese with English abstract) [高露双, 王晓明, 赵秀海 (2011). 长白山过渡带红松和鱼鳞云杉径向生长对气候因子的响应. *植物生态学报*, 35, 27–34.]
- Girardin M-P, Tardif J, Flannigan MD, Bergeron Y (2004). Multicentury reconstruction of the Canadian Drought Code from eastern Canada and its relationship with paleoclimatic indices of atmospheric circulation. *Climate Dynamics*, 23, 99–115.
- Hasenauer H, Nemani RR, Schadauer K, Running SW (1999). Forest growth response to hanging climate between 1961 and 1990 in Austria. *Forest Ecology and Management*, 122, 209–219.
- Holmes RL (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43, 69–78.

- Holtmeier FK (1994). Ecological aspects of climatically-caused timberline fluctuations. In: Beniston M ed. *Mountain Environment in Changing Climates*. Routledge Press, London. 220–233.
- Kendall MG (1970). *Rank Correlation Methods*. Griffin, London. 125–130.
- Kohler MA (1949). On the use of double-mass analysis for testing the consistency of meteorological records and for making required adjustments. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 30, 188–189.
- Körner C, Paulsen J (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31, 713–732.
- Kullman L (1993). Pine (*Pinus sylvestris* L.) tree-limit surveillance during recent decades central Sweden. *Arctic and Alpine Research*, 25, 24–31.
- Li JF, Yuan YJ, You XY (2000). *The Study on Tree Ring Hydrology and Its Applications*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李江风, 袁玉江, 由希尧 (2000). 树木年轮水文学研究与应用. 科学出版社, 北京.]
- Li LL, Shi JF, Hou XY, Ye JS, Mao HB, Zhao XW, Lu HY (2014). High altitude *Pinus taiwanensis* Hayata growth response to climate in Jiulongshan and Guniujiang, Southeastern China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 1849–1856. (in Chinese with English abstract) [李玲玲, 史江峰, 侯鑫源, 叶金水, 毛海波, 赵欣慰, 鹿化煜 (2014). 中国东南高海拔黄山松生长对气候的响应——以浙江省九龙山和安徽省牯牛降为例. 应用生态学报, 25, 1849–1856.]
- Liang E, Wang Y, Xu Y, Liu B, Shao X (2010). Growth variation in *Abies georgei* var. *smithii* along altitudinal gradients in the Sygera Mountains, southeastern Tibetan Plateau. *Trees*, 24, 363–373.
- Liu J, Deng X, Lü LX (2015). Relationship of tree growth and climatic factors at treeline of *Picea likiangensis* var. *balfouriana* forest in Basu County, Xizang. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 442–452. (in Chinese with English abstract) [刘娟, 邓徐, 吕利新 (2015). 西藏八宿川西云杉树线过渡区树木生长与气候关系的一致性. 植物生态学报, 39, 442–452.]
- Liu QJ, Wang Z, Wang SX (1993). Effects of recent volcanic eruptions on alpine and subalpine vegetation in the Changbai Mountain. *Scientia Geographica Sinica*, 13, 57–61, 96. (in Chinese with English abstract) [刘琪璟, 王战, 王少先 (1993). 长白山近期火山爆发对高山亚高山植被的影响. 地理科学, 13, 57–61, 96.]
- Lo YH, Blanco JA, Seely B, Welham C, Kimmins JP (2010). Relationships between climate and tree radial growth in interior British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 259, 932–942.
- Norton DA (1985). A dendrochronological study of *Nothofagus solandri* tree growth along an elevational gradient, South Island, New Zealand. In: Tuner H, Tranquillini W eds. *Establishment and Tending of Subalpine Forest: Research and Management*. Swiss Federal Institute of Forestry Research, Birmensdorf. 159–171.
- Peng J, Gou X, Chen F, Li J, Liu P, Zhang Y (2008). Altitudinal variability of climate-tree growth relationships along a consistent slope of Anyemaqen Mountains, northeastern Tibetan Plateau. *Dendrochronologia*, 26, 87–96.
- Peterson DW, Peterson DL, Ettl GJ (2002). Growth responses of subalpine fir to climatic variability in the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 1503–1517.
- Scherrer D, Körner C (2011). Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of Biogeography*, 38, 406–416.
- Shao XM, Wu XD (1997). Reconstruction of climate change on Changbai Mountain, Northeast China using tree-ring data. *Quaternary Sciences*, (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, (1), 76–85.]
- Shi JF, Li JB, Cook ER, Zhang XY, Lu HY (2012). Growth response of *Pinus tabulaeformis* to climate along an elevation gradient in the eastern Qinling Mountains, central China. *Climate Research*, 53, 157–167.
- Tardif J, Camarero JJ, Ribas M, Gutiérrez E (2003). Spatio-temporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: Climatic and site influences. *Ecological Monographs*, 73, 241–257.
- ter Braak CJF (1994). Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience*, 1, 127–140.
- ter Braak CJF, Smilauer P (2002). *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination. Version 4.5*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Tessier L, Guibal F, Schweingruber FH (1997). Research strategies in dendroecology and dendroclimatology in mountain environments. *Climatic Change*, 36, 499–517.
- Thompson LG (2000). Ice core evidence for climate change in the tropics: Implications for our future. *Quaternary Science Reviews*, 19, 19–35.
- Vaganov EA, Hughes MK, Shashkin AV (2006). *Growth Dynamics of Conifer Tree-Rings: Images of Past and Future Environments*. Springer, Berlin.
- Villalba R, Boninsegna JA, Veblen TT, Schmelzer A, Rubulis S (1997). Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of northern Patagonia. *Climatic Change*, 36, 425–454.
- Wang T, Ren HB, Ma KP (2005). Climatic signals in tree ring of *Picea schrenkiana* along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Trees*,

- 19, 736–742.
- Wang XC, Song LP, Zhang YD (2011). Climate-tree growth relationships of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in the northern Daxing'an Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 294–302. (in Chinese with English abstract) [王晓春, 宋来萍, 张远东 (2011). 大兴安岭北部樟子松树木生长与气候因子的关系. 植物生态学报, 35, 294–302.]
- Wang XC, Zhou XF, Sun ZH (2005). Research advances in the relationship between alpine timberline and climate change. *Chinese Journal of Ecology*, 24, 301–305. (in Chinese with English abstract) [王晓春, 周晓峰, 孙志虎 (2005). 高山林线与气候变化关系研究进展. 生态学杂志, 24, 301–305.]
- Wang X, Zhao X, Gao L (2013). Climatic response of *Betula ermanii* along an altitudinal gradient in the northern slope of Changbai Mountain, China. *Dendrobiology*, 70, 99–107.
- Wigley TM, Briffa KR, Jones PD (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 23, 201–213.
- Wilmking M, Juday G (2005). Longitudinal variation of radial growth at Alaska's northern treeline—Recent changes and possible scenarios for the 21st century. *Global and Planetary Change*, 47, 282–300.
- 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.]
- Wu XD, Shao XM (1996). A preliminary study on impact of climate change on tree growth using tree ring width data. *Acta Geographica Sinica*, 51, 92–101. (in Chinese with English abstract) [吴祥定, 邵雪梅 (1996). 采用树轮宽度资料分析气候变化对树木生长量影响的尝试. 地理学报, 51, 92–101.]
- Yin K, Cui SH, Zhao QJ, Hua LZ, Shi LY, Lin T (2009). Understory diversity prediction of urban forest based on the redundancy analysis (RDA). *Acta Ecologica Sinica*, 29, 6085–6094. (in Chinese with English abstract) [尹锴, 崔胜辉, 赵千钧, 花利忠, 石龙宇, 吝涛 (2009). 基于冗余分析的城市森林林下层植物多样性预测. 生态学报, 29, 6085–6094.]
- Yu D, 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 DP, Wang SZ, Tang LN, Dai LM, Wang QL, Wang SX (2005). Relationship between tree-ring chronology of *Larix olgensis* in Changbai Mountains and the climate change. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 14–20. (in Chinese with English abstract) [于大炮, 王顺忠, 唐立娜, 代力民, 王庆礼, 王绍先 (2005). 长白山北坡落叶松年轮年表及其与气候变化的关系. 应用生态学报, 16, 14–20.]

责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 王 葳



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