

分类号\_\_\_\_\_

密级\_\_\_\_\_

UDC \_\_\_\_\_

编号\_\_\_\_\_

# 中国科学院大学

## 硕士学位论文

### 藏东南色季拉山冷杉林线土壤温湿度动态特征 及其对叶水势的影响

俞洁辉

指导老师\_\_\_\_\_ 罗天祥 研究员

中国科学院青藏高原研究所

申请学位级别\_\_\_\_\_ 硕士 \_\_\_\_\_ 学科专业名称\_\_\_\_\_ 自然地理学

论文提交日期\_\_\_\_\_ 2013 年 5 月 \_\_\_\_\_ 论文答辩日期\_\_\_\_\_ 2013 年 5 月

培养单位\_\_\_\_\_ 中国科学院青藏高原研究所

学位授予单位\_\_\_\_\_ 中国科学院大学



# University of Chinese Academy of Sciences

## Master Thesis

The dynamics of soil temperature and moisture  
and their effects on leaf water potential at Smith Fir timberline  
in the Sergyemla Mountains, Southeast Tibet

Jiehui Yu

**Advisor** Tianxiang Luo, Professor in Ecology and Biogeography

Institute of Tibetan Plateau Research, CAS

**Application Degree** Master **Major** Physical Geography

**Submitted Date** May 2013 **Defence Date** May 2013

**Education Unit** Institute of Tibetan Plateau Research, CAS

**Degree Awarding Unit** University of Chinese Academy of Sciences



## 独创性声明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得中国科学院或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名：

时间：

年 月 日

## 关于论文使用授权的声明

本人完全了解中国科学院有关保留、使用学位论文的规定，即：中国科学院有权保留送交论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。同意中国科学院可以用不同方式在不同媒体上发表、传播学位论文的全部或部分内容。

(保密的学位论文在解密后应遵守此协议)

研究生签名：

时间：

年 月 日

导师签名：

时间：

年 月 日



# 藏东南色季拉山冷杉林线土壤温湿度动态特征 及其对叶水势的影响

## 摘要

在高海拔林线地区，生长季期间植物光合生产是否普遍存在低温导致的水分/养分胁迫一直是高山林线形成和变化机理研究的争论焦点。最新研究表明，高海拔地区树木生长和碳收获主要出现在土壤尚未完全解冻的生长季早期(夏至日之前)。因此，研究高山林线地区土壤温度、水分的季节动态及其年际波动，特别是关注生长季早期土壤低温的影响，有助于深入理解低温环境对林线树木生理生态(如水分胁迫等)的限制作用，从而为进一步阐明高山林线的形成机理及其对气候变化的响应提供科学依据。

青藏高原东南部具有全球海拔最高的林线。本论文围绕高山林线生长季早期土壤低温是否导致植物的水分胁迫这一科学问题，利用在色季拉山阴坡急尖长苞冷杉林线过渡带(林内，4320m；林外矮灌丛，4390m)连续多年(2006-2012年)监测的地下20cm土壤温度、湿度及其它气象要素数据，并通过沿海拔梯度测定不同生活型植物的叶片露点水势季节动态，旨在回答如下问题：1) 在林线过渡带，亚高山针叶林被低矮灌丛替代是否会改善生长季早期的土壤低温环境？2) 生长季早期的土壤低温是否导致较低的叶露点水势(即低温导致的水分胁迫)？植物生活型的改变是否有利于提高叶片露点水势？主要研究结果如下：

1、在生长季早期，急尖长苞冷杉林线附近的林外比林内升温较早，林外土壤在5月下旬开始升温，而林内土壤则在6月中旬(6月13日 $\pm$ 3天)解冻并升温。在冬季，土壤冻结现象在林外与林内存在明显差异，林外土壤无明显冻结现象( $>0^{\circ}\text{C}$ )，土壤温度从12月中旬开始趋于稳定，1-4月份月均温在 $0.2\sim 0.3^{\circ}\text{C}$ 之间，而林内土壤则从12月中旬(12月18日 $\pm$ 5天)开始冻结，1-2月份最冷，月均温在 $-1.5^{\circ}\text{C}$ 左右。与土壤温度类似，林外土壤水分在5月下旬回升，林内在6月初，林内、外土壤水分均在12月中旬下降；生长季期间林外土壤水分略高于林内(40-50% vs. 35-40%)。

2、根据气温推算的冷杉林线生长季(连续5天 $\geq 4^{\circ}\text{C}$ 的天数)开始于5月20日左右，结束于10月初，将生长季分为早期(夏至日之前)、盛期(夏至日至8月31日)

和晚期( 9 月 1 日之后 ), 发现在各时期林外土壤温度和水分平均值均高于林内, 其中生长季早期林内土壤平均温度仅为  $0.2^{\circ}\text{C}$ , 而林外可达  $5.2^{\circ}\text{C}$ 。此外, 生长季不同时段中以生长季早期土壤温度年际波动最大, 其中, 以 2009 年和 2010 年为高, 主要是由于气温回升(4 月)以及积雪融化(4 月-5 月)提前、净辐射增加, 使得土壤温度回升比其他年份提早 20 多天。统计分析表明, 土壤温度滞后于气温约 1 个月( 相关系数为 0.91,  $P<0.01$  )。

3、在林线过渡带, 乔木急尖长苞冷杉和灌木薄毛海绵杜鹃生长季早期露点水势远低于生长季盛期和晚期。通过逐步回归和通径分析可知, 冷杉和杜鹃露点水势季节变化主要受到土壤温度的影响, 而土壤水分的贡献不大, 说明生长季早期土壤低温引起乔木和灌木的水分胁迫。此外, 叶片露点水势以草本植物岩白菜最高, 灌木薄毛海绵杜鹃其次, 乔木急尖长苞冷杉最低, 尤其在生长季早期差异最明显。

以上结果表明, 在湿润的色季拉山急尖长苞冷杉林线, 生长季早期林内土壤未完全解冻, 土壤低温可导致植物的水分胁迫, 特别是对乔木和灌木。在林线以上地带, 低矮灌木及草本代替高大乔木有利于改善土壤温度和水分条件, 表明生活型的转变能够有效缓解土壤低温带来的水分胁迫。

**关键词:** 高山林线, 土壤温度, 土壤水分, 生长季早期, 叶片露点水势



# The dynamics of soil temperature and moisture and their effects on leaf water potential at smith fir timberline in the Sergyemla Mountains, Southeast Tibet

## ABSTRACT

At the high-elevation timberline, whether the photosynthetic production in the growing season has prevalent water/nutrient stress caused by low temperatures, has long been the focus of debate of the formation and change mechanism of the alpine timberline. Recent research has shown that the largest fraction of annual carbon sequestration and the maximum radial growth rate occur in the early growing season in the high-elevation forests. Therefore, studying seasonal dynamics and inter-annual fluctuations of soil temperature and moisture, will contribute to the deep understanding of the limitation to the physio-ecological processes related to plant growth at alpine timberline, thus providing a scientific basis for clarifying timberline formation mechanism and its response to climate change.

Southeast Tibet has the highest-elevation timberline in the world. To understand whether the low soil temperature in the early growing season induces water stress of tree growth, we monitored the seven-year (2006-2012) soil temperature and moisture at the 20 cm depth, and related meteorological factors at the smith fir timberline(4320m) and the nearby open low-shrub (4390m). We further measured the seasonal variation of predawn leaf water potential of different life forms along the altitude at the north-facing smith fir timberline ecotone in the Sergyemla Mountaints, Southeast Tibet. We aim to answer the following questions: 1) At the timberline ecotone, are soil temperature and moisture in the early growing season improved with vegetation changing from forests to low shrubs? 2) Does low soil temperature in the early growing season induce lower leaf water potential? Does the change of plant life forms alleviate the water stress? Our main results are indicated as follows:

1. In the open low-shrub, soil warmed in late May; in the timberline forest soil thawed and warmed up in the middle of June(June 13,  $\pm 3$  days). In winter, there was no obvious freezing phenomenon in the open low-shrub, and the monthly mean soil temperature during January to April ranged between 0.2°C and 0.3°C. At the timberline, soil froze in

the middle of December(December 18,  $\pm 5$  days) and the lowest monthly mean temperature is about  $-1.5^{\circ}\text{C}$  in January and February. Similar to soil temperature, soil moisture quickly rose in late May in the open low-shrub, and in early June at the timberline, both dropped in the middle of December. Soil moisture was slightly higher in the open low-shrub than in the timberline forest during the growing season (40-50% vs.35-40%).

2. Based on the air temperature, we estimated that the growing season began around May 20 and ended in early October. In each of the three periods of the growing season, soil temperature and moisture were both higher in the open low-shrub than in the timberline forest. For example, the mean soil temperature of early growing season was  $0.2^{\circ}\text{C}$  in the open low-shrub and  $5.2^{\circ}\text{C}$  in the timberline forest. Moreover, the inter-annual fluctuation of soil temperature was largest in the early growing season. Due to the advance of air temperature (in April), snow melting (in April and May), and the increase of net radiation in spring, the soil temperature in the early growing season during 2009 and 2010 was higher than that of other years. Linear analysis showed that soil temperature lags 1 month behind air temperature (the correlation coefficient was 0.91,  $P < 0.01$ ).

3. At the timberline ecotone, leaf predawn water potential in the early growing season was much lower than in other periods of the growing season, especially for *Abies georgei* var. *smithii* and *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*. Correlation and path analysis showed that the season variations of the two species were mainly affected by soil temperature. In addition, the predawn water potential of *Bergenia purpurascens* was highest, and that of *Abies georgei* var. *smithii* was lowest. The biggest difference in the leaf predawn water potential among the three species was in the early growing season.

At the moist smith fir timberline in the Sergyemla Mountaints, the low soil temperature indeed induced water stress, especially for trees and high shrubs. Vegetation changes from forest to low shrubs or grasses improved soil temperature and moisture at the timberline ecotone. The change of plants life forms can effectively alleviate water stress caused by low soil temperature in the early growing season.

**KEY WORDS:** Alpine timberline, Soil temperature, soil moisture, early growth season, water potential, southeast Tibet

# 目 录

第一章 绪论.....	1
1.1 研究背景与意义.....	1
1.2 文献综述.....	2
1.2.1 高山林线生长受限机制的最新研究进展.....	2
1.2.2 高山林线地区土壤温度和水分研究进展.....	3
1.2.3 土壤低温对植物水分吸收的影响.....	4
1.3 主要科学问题.....	7
1.4 研究内容和技术路线.....	8
1.4.1 研究内容.....	8
1.4.2 技术路线.....	8
第二章 研究区概况和研究方法.....	11
2.1 色季拉山自然地理概况.....	11
2.2 研究地点概况.....	11
2.2.1 地理位置.....	11
2.2.2 植被和土壤.....	11
2.2.3 冷杉林线微气候特征.....	13
2.2.4 已有样地设置和仪器观测项目.....	14
2.3 研究方法.....	15
2.3.1 土壤温度、水分以及气象数据分析.....	15
2.3.2 植物露点水势季节动态测定.....	18
第三章 冷杉林线土壤温湿度季节和年际动态特征.....	21
3.1 土壤温湿度季节动态及其与气象因子的关系.....	21
3.1.1 土壤温湿度季节动态.....	21
3.1.2 气象因子对土壤温湿度季节变化的影响.....	21
3.1.3 生长季早期林内外土壤温湿度状况.....	24
3.2 土壤温湿度年际波动及其与气象因子的关系.....	26
3.2.1 土壤温湿度年际波动.....	26
3.2.2 气象因子对土壤温度年际波动的影响.....	27
3.3 讨论.....	28

第四章 冷杉林线土壤温湿度变化对植物叶水势的影响.....	29
4.1 植物露点水势的季节动态.....	29
4.2 土壤温度、水分变化对植物露点水势的影响.....	29
4.3 讨论.....	32
4.3.1 土壤低温对植物叶水势的影响.....	32
4.3.2 生活型转变减缓土壤低温导致的水分胁迫.....	33
第五章 结论与展望.....	35
参考文献.....	39
发表文章情况.....	45

## 第一章 绪论

### 1.1 研究背景与意义

高山林线 (Alpine timberline) 是指郁闭森林上限和高山灌丛草甸带之间包括树岛和矮曲林的过渡带。研究表明, 生长季平均气温 $5.5-7.5^{\circ}\text{C}$ 能够较好地指示全球尺度上高海拔林线分布的位置 (Tranquillini 1979; Körner 1998)。Körner 和 Paulsen (2004) 基于1996—2003年期间对全球 (北纬 $68^{\circ}$ -南纬 $42^{\circ}$ ) 46个不同海拔地区林线土壤温度的观测数据进一步揭示, 生长季内高海拔林线的地下10cm平均土壤温度为 $6.7\pm 0.8^{\circ}\text{C}$ , 认为这一低温阈值是普遍限制乔木 ( $>3\text{m}$ ) 生长和分布的主要驱动因子 (Körner 1999; Jobbagy & Jackson 2000; Körner & Paulsen 2004)。因此, 高山林线对气候变化十分敏感 (Theurillat & Guisan 2001; Peter 2002), 容易捕捉到全球气候变化的早期信号 (Becker & Bugmann 2001), 相关变化过程及其测定指标可用来解释陆地生态系统对全球变化的适应和响应, 是当今全球变化研究的重要内容之一 (Cullen et al. 2001; IPCC 2007)。但是, 最新IPCC第四次报告仍无法评估和预测过去和现代气候变暖下林线位置是否普遍上升及林分碳汇能力是否普遍增加 (Harsch 2009; IPCC 2007), 如何解释高山林线内在变化机理仍是当前全球变化研究的难点 (Grace et al. 2002; Holtmeier & Broll 2005; Kullman 2007; Danby & Hik 2007; IPCC 2007)。

目前国际上主要争论在于高纬度/高海拔的植物光合生产在生长季期间是否普遍存在低温导致的水分/养分胁迫问题, 树木高生长和径生长等随海拔下降是由于光合生产力受限所致还是由于低温限制细胞分裂 (新组织形成) 所致 (即高海拔植物是否普遍存在“碳饱和”或“碳饥饿”之争, Körner 1999; Sveinbjörnsson 2000; Li et al. 2004; Wieser & Tausz 2007; Li et al. 2008; 李明财 2008)。前期研究基于叶片稳定碳同位素测定数据认为, 即使在降雨量充沛的高山林线地区也可能存在水分胁迫问题 (Li et al. 2004; 李明财 2007)。在林线地区, 虽然降雨量比较充足、土壤湿度较高 (Körner 1999), 而且气温较低、蒸散量小, 但是由于土壤温度过低会使得植物很难或者根本无法利用土壤中的水分, 从而出现植物水分亏缺的状况 (Kramer 1940; Tranquillini 1979; Körner 1999), 即可能存在土壤低温导致的植物水分胁迫, 但是目前仍缺乏直接证据来验证。最新研究发现, 高海拔地区森林最大碳收获出现在生长季早期 (Monson et al. 2002; Luo et al. 2011), 树木最大生长速率普遍出现在夏至日前后, 被

认为是木本植物对高寒环境的一种趋同适应特征，以有利于在严冬来临之前完成其新组织的木质化（与一年的最大日长相关的生物钟现象，Rossi et al. 2006; 刘新圣 2011）。在色季拉山林线的最新研究数据表明，生长季早期低温是影响高海拔地区杜鹃灌丛净初级生产力(NPP)的关键因子（Kong et al. 2012）。理论上，生长季早期气候的年际波动（如春季气温回升/融雪时间变化）及其导致的土壤温度、水分等微环境的变化很可能引起森林NPP的显著变化。因此，分析林线地区土壤温度、水分的季节动态及其年际波动，深入了解生长季早期林线地区土壤低温状况，将有助于深入分析低温环境对林线树木生理生态（如水分胁迫等）的限制作用。

藏东南具有全球海拔最高的高山林线（Miehe et al. 2007; Liang et al. 2011），刘新圣（2011）在藏东南色季拉山高山林线发现阳坡方枝柏林线和阴坡急尖长苞冷杉林线的生长季平均土壤温度分别为 7.0°C 和 6.2°C，接近全球林线土壤温度阈值（ $6.7\pm 0.8^\circ\text{C}$ ，Körner and Paulsen 2004）。因此，理解藏东南高山林线的形成和变化机制具有全球意义。本论文依托色季拉山急尖长苞冷杉林线定位观测点，利用已有的连续7年（2006-2012年）的林内、外土壤温度和水分以及其它气象要素监测数据，并进一步测定不同海拔和不同生活型植物露点水势的季节变化，旨在回答如下问题：1) 在林线过渡带，亚高山针叶林被低矮灌丛替代是否会改善生长季早期的土壤低温环境？2) 生长季早期的土壤低温是否导致较低的叶露点水势（即低温导致的水分胁迫）？植物生活型的改变是否有利于提高叶片露点水势？相关研究结果将有助于理解高山林线的形成机制及其对气候变化的响应。

## 1.2 文献综述

### 1.2.1 高山林线生长受限机制的最新研究进展

Monson等（2002）在美国科罗拉多亚高山森林的碳通量观测结果表明，该地区云冷杉林一年的碳收获量主要出现在生长季早期的30天内。Luo等（2011）在四川贡嘎山峨眉冷杉林也有相似发现，即基于叶氮和碳同位素季节动态测定数据模拟的NPP最大值出现在生长季早期5-6月份。此外，北半球主要的常绿与落叶针叶树种树干最大生长速率普遍出现在一年中的最大日长（夏至日）附近，而不是一年中温暖的时期，被认为是木本植物对高寒环境的一种趋同适应特征，以有利于在严冬来临之前

完成其新组织的木质化 ( Rossi et al. 2006 )。相同的监测结果也出现在藏东南色季拉山高山林线地区: 根据树干径向生长仪( Dendrometer ) 监测的多年数据, 刘新圣 ( 2011 ) 发现急尖长苞冷杉和方枝柏的最大树干径向生长速率主要出现在6月下旬; Li 等 ( 2013 ) 通过树木形成层样芯的定期采样和解剖观测, 发现生长季期间急尖长苞冷杉形成层细胞分裂形成的高峰主要出现在6月底; Wang等( 2012 ) 通过定期观测不同海拔急尖长苞冷杉树高生长物候, 发现林线地带冷杉的最大高生长速率也是出现在6月底。另外, 该地区高山林线不同海拔 ( 4200-4500m, 10个海拔) 和坡向 (阴、阳坡) 的薄毛海绵杜鹃年轮宽度系列与林芝气象站( 3000m )过去50年六月平均气温普遍存在显著正相关, 但与降水量和其他月份温度没有显著关系, 表明高山植物生长主要受生长季早期低温的控制; 基于叶氮和碳同位素测定数据模拟的薄毛海绵杜鹃NPP与实测的年轮宽度、相对生长速率、最大光合速率等存在显著正相关, 所有测定指标均随海拔增加而降低, 表明树轮生长与冠层碳收获和相关叶功能性状紧密耦合, 年轮宽度变化可指示高山杜鹃灌丛生产力的长期变化( 孔高强 2011; Kong et al. 2012 )。由此可见, 生长季早期低温很可能是同时限制年轮宽度和NPP的主要因子。

基于此, 我们认为由于高山地区生长季很短, 树轮生长和碳收获的最大值耦合于夏至日附近有助于木本植物在严冬来临之前完成木质化, 而生长季早期土壤低温可能在很大程度上限制林线树木的生长。

### 1.2.2 高山林线地区土壤温度和水分研究进展

土壤温度和湿度是土壤的重要物理特性, 分别反映了土壤的热量和水分状况, 它们深刻地影响着土壤有机质的矿化、生物固氮、植物根系对养分和水分的吸收等化学或生物过程( Körner 1999 ), 并通过影响植物生长发育进而影响植物的生产力及植物地理分布( Billings & Mooney 1968; Anderson & Mcnaughton 1973; Chapin et al. 2002 )。土壤温度和水分含量受到诸如地形、辐射、降水、植被覆盖、土壤质地等众多因子的影响( Billings & Bliss 1959; Isard 1986; Liu & Luo 2011 ), 并且二者之间存在明显的交互作用, 尤其在高山地区土壤冻融过程中水的相变引起的土壤水热特性(土壤水导率和土壤热容量) 的变化直接影响着土壤温度和含水量( Goodrich 1978 )。因此, 研究土壤热量和水分的时间动态过程对于了解植物对高寒地区的适应性尤为重

要。

在高山林线地区，土壤温度一般较低，其受坡向、植被覆盖因素的影响胜于海拔的影响(Barry 1992; Körner 1999)。不同坡向、不同植被覆盖导致的辐射差异会显著影响地表积雪厚度和持续时间、土壤温度、土壤水分的不同(Körner 1999)。Körner和Paulsen(2004)基于全球46个不同海拔地区林线土壤温度的观测数据，发现生长季内高海拔林线的地下10cm平均土壤温度为 $6.7\pm 0.8^{\circ}\text{C}$ ，而在林线之上海拔更高的低矮植被区域，生长季土壤温度也在 $5.5-7.5^{\circ}\text{C}$ 这一阈值范围，即与乔木和大型灌木相比，高山生命带中的低矮植被在能量捕获方面更具优势(Körner 1999)，使得树线附近低矮植被的地下根系温度要高于乔木。而刘新圣(2011)在藏东南色季拉山高山林线发现，阳坡方枝柏林线和阴坡急尖长苞冷杉林线的生长季平均土壤温度分别为 $7.0^{\circ}\text{C}$ 和 $6.2^{\circ}\text{C}$ ，均接近全球高山林线土壤温度阈值( $6.7\pm 0.8^{\circ}\text{C}$ ，Körner & Paulsen 2004)，但是阳坡方枝柏林线生长季平均土壤温度仍然高于阴坡急尖长苞冷杉林线 $0.8-1.0\text{K}$ ，而且在该高山林线地带，海拔对土壤温度空间变化的影响较弱。

在高山林线地区，土壤水分含量通常比较高(Tranquillini 1979; Körner 1999)。Tranquillini(1964;1979)对阿尔卑斯山的土壤水分观测数据表明，高山地区全年均有较高的土壤含水量( $>20\%$ )。一些中纬度山地的观测数据也同样显示，树线地带的土壤含水量比低海拔的林内土壤含水量高(Gosz & White 1986; Llyod 1998; Sveinbjörnsson 2000)。而在藏东南色季拉山高山林线，生长季期间土壤水分基本在 $20\%$ 以上，受海拔、坡向、土壤、植被覆盖等影响较小(刘新圣 2011)。

目前，同时测定林线地区土壤温度和水分时空变化的研究并不多见(刘新圣 2011)，特别是对林线地区土壤温度和水分变化的长期定位观测研究。而且，以往对土壤温度数据的分析通常主要统计整个生长季的平均值以及生长季期间的积温状况，鲜少有明确划分生长季不同时段并且关注生长季早期土壤温度状况的研究报道(Körner & Paulsen 2004; 刘新圣 2011)。

### 1.2.3 土壤低温对植物水分吸收的影响

土壤低温可限制根系本身生长(Pregiter et al. 2000)，如花旗松(*Douglas-fir*)、太平洋冷杉(*Pacific silver fir*)、美国黑松(*Lodgepole pine*)等针叶树种的根系在土壤



温度超过5℃后才开始生长( Lopushinsky & max 1990 ); 还有一些北方针叶树种, 当土壤温度低于5-7℃时, 根系生长速率明显减小( Lyr & Hoffmann 1967; Tryon & chapin 1983; Andersen et al.1986; Hasler et al.1999 )。另外, 土壤低温也通过影响根系生长、根系对水分/养分的吸收以及土壤有机质分解等来减缓或限制植物地上部分的新陈代谢和生长( Nielsen & Humphries 1966; Sutton 1969; Anderson & Mcnaught 1973; Delucia 1986; Lopushinsky & Max 1990; Domisch et al.2001 )。

土壤低温对植物水分吸收的影响研究开始于19世纪末, 早期研究主要关注农作物( Arndt 1937; Kramer 1940 )。大量控制实验表明, 土壤低温导致植物水势降低, 气孔导度明显下降( Kramer 1942; Elfving 1972; Kaufmann 1977; McWilliams et al. 1982 )。土壤低温一方面会延缓生长季早期土壤固态水的融化, 这时气温已经明显上升, 蒸腾作用已经明显增大, 从而导致植物水分胁迫。另一方面, 土壤低温通过增加水分通过根系活细胞的阻力来减少植物对水分的吸收 ( Kramer 1940; Kaufmann 1975, 1977; Running and Reid 1980; Paveling and Fereres 1998 )。根系阻力增加的主要原因是水分粘度增加和根系细胞渗透性降低, 如0℃时水分粘度是25℃时的两倍; 次要因素还有土壤低温延缓根系生长、根系细胞生理活动如呼吸减弱等, 从而影响根系对水分的吸收速率( Kramer 1940; Kuiper 1964; Lyons & Raison 1970; Kaufmann 1975 )。随着土壤温度降低, 水分从土壤运动到根系表面以及从根系表面进入到根系内部时通过根系细胞的运动速率都将降低。基于土壤-植物-大气连续体模型的控制实验进一步验证了这一认识: Running 和 Reid ( 1980 ) 发现当土壤温度从7℃降至0℃时, 美国黑松幼苗的根系阻力占整个植株阻力的比例从67%升至93%。Paveling 和 Fereres ( 1998 ) 发现, 橄榄树在土壤温度为6.4℃时根系阻力占整个阻力的76%, 而土壤温度降至4.6℃时其比例升至89%。

对于高海拔乔木的相关研究主要开始于1970年代, 通过蒸腾量、气孔导度、叶水势等指标研究土壤低温对植物水分吸收的影响。比如Havranek ( 1972, 引自 Tranquillini 1979 )通过控制实验发现, 欧洲落叶松和挪威云杉的幼树, 在土壤温度由25℃降至15℃时, 蒸腾量降低20%; 低至5℃时, 由于水分亏缺而引起气孔关闭。在乔木水分亏缺的相关研究中, 叶水势指标使用最为普遍 ( Elfving 1972; Kaufmann 1975; Running 1980; Paveling & Fereres 1998 )。叶水势的大小指示植物体内水分亏缺状况, 尤其是露点水势, 它是在黎明前冠层没有蒸腾活动条件下测定的叶片水势,

代表植物体水分的恢复程度，反映植物水分胁迫程度。因此，叶水势的测定在植物生理研究中占重要地位。Kaufmann (1975) 通过野外实测科罗拉多海拔 2770m-3230m 的恩格尔曼云杉( *Engelman Spruce* ) 木质部水势发现，土壤温度在 10°C-15°C 之间，木质部水势为 -10bars；土壤温度降至 5°C-10°C 时，水势有轻微减小；当土壤温度降至 0°C-5°C 时，尽管此时土壤水分供应依然充足，水势锐减至 -20.4bars。

以上研究表明，土壤低温能够限制高海拔地区乔木根系对土壤水分的吸收。另外，不同地区乔木树种的根系对土壤低温的敏感程度存在差异。比如对生长在加利福尼亚南部的桔树( *Valencia orange trees* ) 而言，当土壤温度降至 13.5°C 以下时，其根系阻力显著增加，从而降低叶水势( Elfving 1972 )，而恩格尔曼云杉根系阻力在土壤温度降至 7-8°C 时才会显著增加( Kaufmann 1975 )。目前对于高山林线的乔木而言，影响乔木根系对土壤水分吸收的温度阈值还没有普遍结论，土壤低温在多大程度上显著影响根系阻力还需进一步的实验研究。

土壤低温主要通过增加水分进入根系的阻力来限制植物的水分吸收( Kramer 1940 )，那么根系阻力与土壤温度之间是否存在一种较为稳定的关系？如果这一稳定关系存在，则可以定量地确定影响植物水分吸收的土壤低温阈值。虽然水分从土壤进入根系到达叶片的整个阻力是无法直接测定，但是这一阻力可以利用水流通量和水势梯度表示( 欧姆定律原理 )。基于土壤-植株-大气连续体的水分传输过程：植物体内水流通量是由蒸腾作用导致水势梯度增加或减少驱动的。在稳定状态下通过连续体每个部分的通量是相等的，根据土壤-植物-大气连续体模型( Van den Honert 1948 )：

$$Flux = \frac{\psi_{soil} - \psi_{root}}{r_{soil-root}} = \frac{\psi_{root} - \psi_{leaf}}{r_{root-leaf}} = \frac{e_{leaf} - e_{air}}{r_{leaf} + r_{air}}, \quad (1)$$

其中  $Flux$  为植株水流通量， $\psi$  是水势， $e$  是蒸汽压， $r$  是水分通过相应部位的阻力， $r_{leaf}$  表示叶扩散阻力， $r_{air}$  表示空气扩散阻力。可得水分通过植株的阻力为：

$$r_{soil-leaf} = \frac{\psi_{soil} - \psi_{leaf}}{Flux}. \quad (2)$$

在此基础上，若能够建立土壤温度与水分从土壤到叶片的阻力之间经验关系，那么可知在土壤水分充足、蒸腾作用一定的条件下，获得阻力发生突变的土壤温度就是影响水势的温度阈值。利用该模型，Running 和 Ried ( 1980 ) 在实验室条件下对美

国黑松幼苗的研究发现, 土壤温度与植株阻力存在一定函数关系(3次非线性曲线), 并进一步通过绘制土壤温度和植株阻力的阿伦尼乌斯图(Arrhenius plot)得到在土壤温度为6°C时阻力发生突变。但是, 目前存在的问题是, 土壤温度与通过模型计算得到的阻力之间是否存在稳定的函数关系尚待验证; 而且此前相关研究主要集中于实验室条件, 野外实测是否有相同规律还需更多数据验证。

总体而言, 对于高山林线乔木, 通过长期野外观测来研究土壤低温对植物水分吸收影响的报道尚不多见。国外的研究主要集中于实验室模拟条件下的测定(Elfving 1972; Kaufmann 1975; Running 1980; Paveling & Fereres 1998), 而国内的水势研究主要关注农作物、干旱半干旱地区乔灌木以及亚热带地区乔木的水分胁迫研究(韩磊 2008; 周翠鸣等 2011; 李杰等 2012)。

在高山林线地区, 通常认为因气温和土壤温度低, 大气蒸发量小, 植物蒸腾速率相对较小, 而且林线地区降水量相对较高, 土壤水分充足, 从而使得植物在夏季很少出现水分平衡紧张的状态(崔海婷等 2005)。但是, 叶碳同位素测定数据表明, 即使在降雨量充沛的高山林线地区也可能存在水分胁迫 (James et al.1994; Li et al.2004; 李明财 2007)。Li等(2004)在喜马拉雅山脉东部林线附近, 通过对两种云杉幼树的叶碳同位素测定, 发现随海拔增加降雨量增加, 即水分供应充足, 但是叶碳同位素随海拔升高而增加(海拔递增率达+5.7-5.8‰/1000m)。李明财(2007)在藏东南色季拉山冷杉林线测定比较了乔木、灌木和草本三种不同生活型植物叶碳同位素随海拔的变化, 发现不同生活型之间叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著(乔木>灌木>草本), 相同生活型不同物种之间没有差异; 乔木和常绿灌木 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔升高呈增加趋势(乔木 $\delta^{13}\text{C}$ 海拔递增率达+6.1‰/1000m), 由此认为林线地区可能普遍存在水分胁迫。尽管林线地区土壤水分充足, 但是林线地区存在普遍的土壤低温现象, 土壤低温限制植物对水分的吸收, 从而导致植物水分胁迫(Kramer 1940; Körner 1998; Sveinbjörnsson 2000; Grace et al.2002), 由此推测林线地区存在低温导致的水分胁迫问题。遗憾的是, 至今尚缺乏来自叶露点水势等实测数据的直接验证, 所以不清楚高山林线地区植物生长是否普遍存在低温导致的水分胁迫问题。

### 1.3 主要科学问题

本论文依托色季拉山急尖长苞冷杉林线定位观测点, 利用已有的连续7年

(2006–2012年)的林内、外土壤温度和水分以及其它气象要素监测数据，并进一步测定不同海拔和不同生活型植物露点水势的季节变化，旨在回答如下问题：

1) 在林线过渡带，亚高山针叶林被低矮灌丛替代是否会改善生长季早期的土壤低温环境？

2) 生长季早期的土壤低温是否导致较低的叶露点水势（即低温导致的水分胁迫）？植物生活型的改变是否有利于提高叶片露点水势？

## 1.4 研究内容和技术路线

### 1.4.1 研究内容

#### 1.4.1.1 急尖长苞冷杉林线林内与林外土壤温湿度的季节和年际动态特征

利用色季拉山阴坡急尖长苞冷杉林线过渡带林内(4320m)和林外(4390m, 矮灌丛)连续多年(2006–2012年)的土壤温度、湿度及其它气象要素(积雪厚度、降雨量和净辐射)监测数据，统计分析林内、外土壤温湿度季节动态和年际变化特征及其与气象因子的关系，明确林线地区生长季早期土壤低温状况，比较林内、外土壤温湿度的差异性，阐明林线地带乔木林被低矮灌丛所代替对生长季早期土壤低温环境的改善状况。

#### 1.4.1.2 急尖长苞冷杉林线土壤温湿度变化对植物叶水势的影响

在阴坡急尖长苞冷杉林线过渡带，沿海拔梯度(4210m、4320m、4390m)测定不同生活型植物(乔木-急尖长苞冷杉、灌木-薄毛海绵杜鹃、草本-岩白菜)叶露点水势的季节变化，分析土壤温度和水分随季节和海拔的变化对叶水势的影响，阐明生长季早期的土壤低温是否导致较低的叶露点水势，植物生活型的改变是否有利于提高叶片露点水势。

### 1.4.2 技术路线

(图见下页)

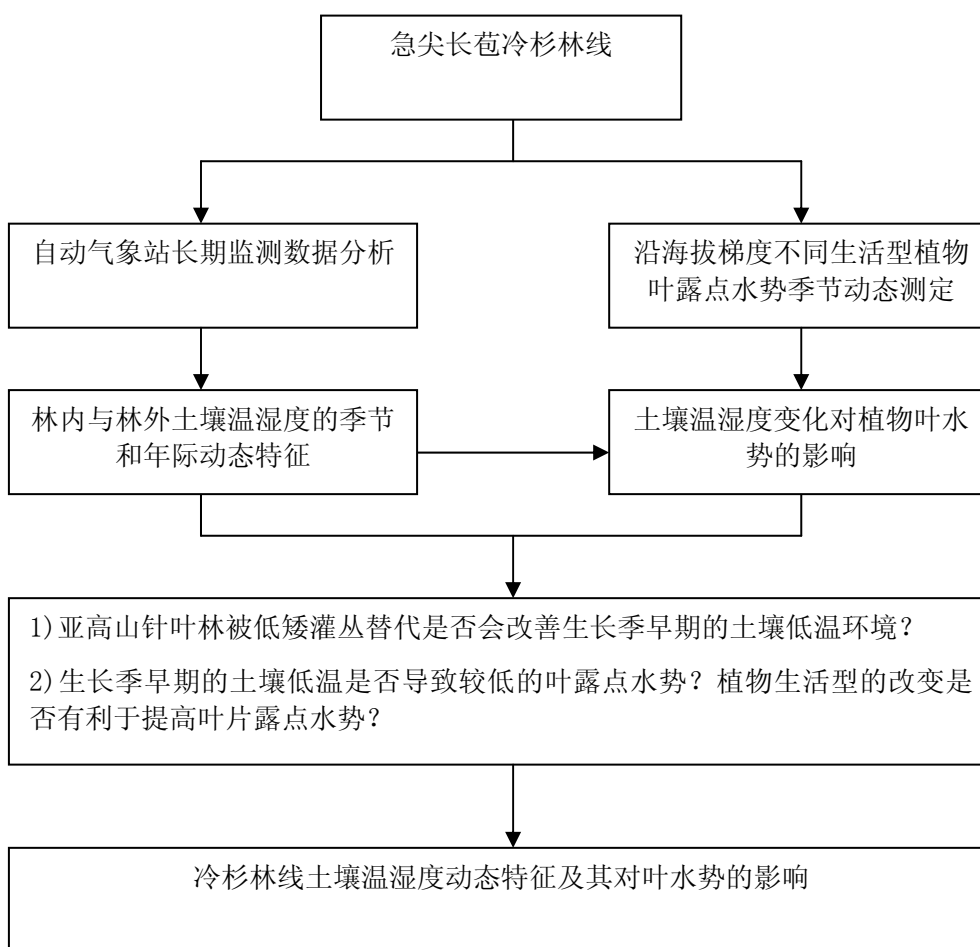


图 1.1 研究框架图  
Figure 1.1 Research scheme



## 第二章 研究区概况和研究方法

### 2.1 色季拉山自然地理概况

色季拉山位于西藏东南部林芝县境内( E93°12'-95°35', N29°10'-30°15' ), 属念青唐古拉山余脉, 其山体位置大体为 E94°25'-94°45', N29°35'-29°57', 处于藏东南林区的腹心地带。色季拉山山脉呈西北至东南走向, 形成较大范围东西坡面, 该区主要为半湿润气候区; 海拔跨度为 2100m—5200m, 在印度洋湿润气流影响下, 垂直气候区域带明显( 徐风翔等 1995)。沿海拔梯度, 色季拉山森林景观大致为( 徐风翔等 1995; 柴勇等 2004): 东坡海拔 2100m~2700m(2800m)地带为山地暖温带湿润针阔混交林带, 主要建群种有华山松( *Pinus armandi* ), 高山松( *Pinus densata* ), 川滇高山栎( *Quercus aquifolioides* )等; 东坡和西坡支沟的海拔 2700m (2800m)~3300m(3400m)地带为山地温带凉润暗针叶林带, 主要建群种有林芝云杉( *Picea likiangensis var. linzhiensis* ), 急尖长苞冷杉( *Abies georgei var. smithii* ), 西藏落叶松( *Larix griffithiana* )等; 海拔 3400m~4200m(4300m)地带为亚高山寒温带冷湿暗针叶林, 林分组成主要是急尖长苞冷杉, 此带上缘海拔 4200m(4300m)~4400m(4500m)还分布有方枝柏( *Sabina saltuaria* )疏林。海拔 4200m(4300m)~4500m(4600m)地带为亚高山、高山冷湿灌丛草甸植被, 以多种杜鹃、高山柳类、景天属等组成。色季拉山高山林线过渡带海拔大致在 4300m~4500 m。

### 2.2 研究地点概况

#### 2.2.1 地理位置

本文研究区域设在色季拉山 318 国道 113 道班两侧山坡—藏东南观测站高山林线观测场内( 2005 年 8 月建成, 中国科学院藏东南高山环境研究站的一部分), 所处位置为 E94°36', N29°36', 海拔 4100m-4500m, 见图 2.1。

#### 2.2.2 植被和土壤

研究区的高山林线地带呈现对坡分布的景观特点, 即以 318 国道为界, 公路两侧

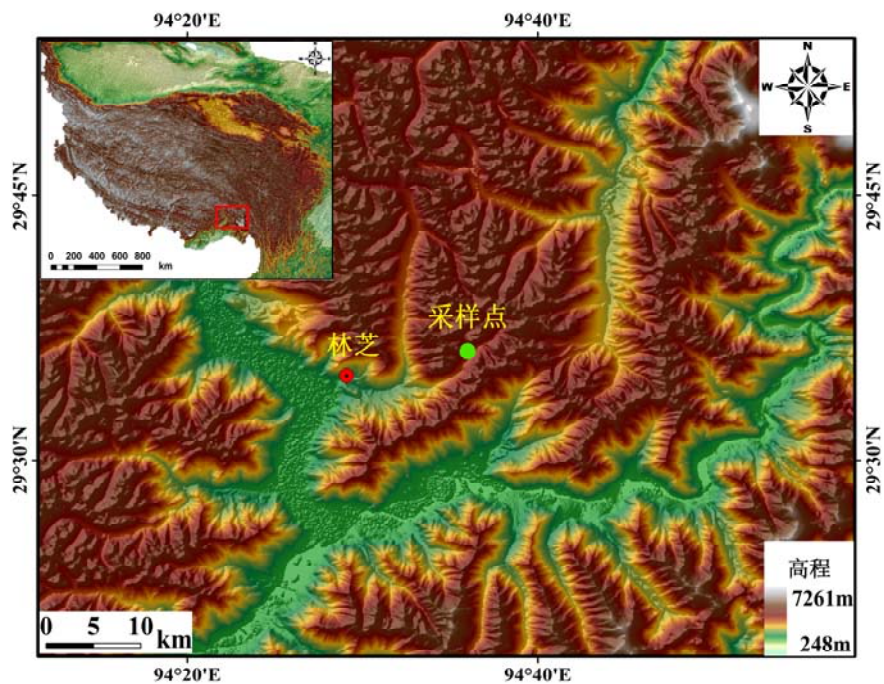


图 2.1 藏东南色季拉山高山林线观测点位置  
Figure 2.1 Location of the observation site at the alpine timberline  
in the Sergyemla Mountains, Southeast Tibet



图 2.2 色季拉山高山林线观测点—急尖长苞冷杉林线景观（引自刘新圣 2011）  
Figure 2.2 The landscape of the smith fir timberline at the research site

以不同树种组成的林线，其中阴坡主要乔木为急尖长苞冷杉（*Abies georgei* var. *smithii*），阳坡为方枝柏（*Sabina saltuaria*）。

本文以阴坡急尖长苞冷杉林线为主要研究对象。该面坡急尖长苞冷杉分布的海拔跨度为 4210m~4320m，冷杉林内主要的灌木和草本植物有：灌木主要有常绿的薄毛



海绵杜鹃( *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* )、黄毛海绵杜鹃( *Rhododendron aganniphum* var. *flavorufum* )、林芝杜鹃( *Rhododendron nyingchiense* )和雪层杜鹃( *Rhododendron nivale* ), 以及落叶的灌木山生柳( *Salix oritrepha* )、西南华楸( *Sorbus rehderiana* )和冰川茶藨子( *Ribes glaciale* ); 草本植物主要以多年生草本岩白菜( *Bergenia purpurascens* )和粉枝莓( *Rubus biflorus* )为主。在林线以上地带( 海拔 4320m 以上 ), 形成以薄毛海绵杜鹃为主的高灌丛植被和以雪层杜鹃为主的矮灌丛植被, 常见草本物种有岩白菜、垫柳( *Salix lindleyana* )、岩须( *Cassiope fastigiata* )、岩梅( *Diapensia* spp.)等( 李明财 2007; 刘新圣 2011 )。

研究区土壤以酸性棕壤为主, 土层较厚, 腐殖质化过程明显, 土壤 pH 值在 4~6 之间( 中国科学院青藏高原综合科学考察队 1985; 徐风翔等 1995 )。

### 2.2.3 冷杉林线微气候特征

根据中国科学院藏东南高山环境观测站设置在阴坡林线的自动气象站监测资料, 急尖长苞冷杉林线林内(4320m)年均温为 0.7 °C, 最暖月 7 月份平均温度为 8.6 °C, 最冷月 1 月份平均温度为-7.3 °C, 林内和林外( 矮灌丛, 4390m )气温差异较小( 图 3.1 ); 年平均降雨量约为 876.1 mm, 且降水集中在 5-9 月( 约占年总降水量的 85%以上 )。急尖长苞冷杉生长季长度约 135 天( 5 月下旬-10 月初 )。

与气温差异较小不同, 冷杉林线林内、外土壤温湿度差异较为明显, 林外不同深度土壤温湿度均高于林内( 5cm 土壤水分除外)( 表 2.1, 图 3.1 )。林外不同深度之间土壤温湿度差异较小, 而林内土壤温度以 5cm 与 20cm 的差异较小, 但略高于 60cm; 林内 5cm 土壤水分含量在 6-11 月份平均达 60%, 甚至显著高于林外土壤水分含量( 表 2.1 )。此外, 林内 20cm 和 60cm 土壤日振幅与林外较为接近, 但 5cm 土壤日振幅远低于林外。林内 20cm 和 60cm 土壤日振幅月均值为 0.1~0.2 °C, 年日振幅最大值为 0.7~0.8 °C; 而林外 20cm 和 60cm 土壤土壤日振幅月均值为 0.1~0.3 °C, 年最大日振幅为 1 °C。林内 5cm 土壤温度日振幅在 6-10 月较大, 月均值可达到 0.5~1.0 °C, 年日振幅最大为 1.6 °C; 林外 5cm 土壤温度日振幅在 5-10 月份较大, 月均值为 2~4 °C, 年最大日振幅可达 8 °C。

表 2.1a 林内不同深度土壤温湿度比较

Table 2.1a Soil temperature and moisture with different depths in the timberline forest

指标		月份	5cm	20cm	60cm
温度 ( $^{\circ}\text{C}/^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$ )	年均温	全年	1.8 $\pm$ 0.4	1.9 $\pm$ 0.4	1.3 $\pm$ 0.3
	0 $^{\circ}\text{C}$ 以上积温	全年	879.2 $\pm$ 117.9	831.9 $\pm$ 121.8	677.3 $\pm$ 115.2
	5 $^{\circ}\text{C}$ 以上有效积温	全年	233.7 $\pm$ 76.5	198.1 $\pm$ 73.1	99.5 $\pm$ 59.7
	最热月均值	7月	7.8 $\pm$ 1.0	6.9 $\pm$ 1.1	5.2 $\pm$ 1.2
		8月	7.9 $\pm$ 0.8	7.6 $\pm$ 0.8	6.5 $\pm$ 0.8
未冻水含量 (%)	高水分时段均值	1月	-2.3 $\pm$ 0.5	-1.4 $\pm$ 0.4	-1.2 $\pm$ 0.3
		2月	-2.1 $\pm$ 0.4	-1.6 $\pm$ 0.4	-1.8 $\pm$ 0.3
	低水分时段均值	6-11月	60 $\pm$ 17	37 $\pm$ 4	29 $\pm$ 1
		2-4月	19 $\pm$ 3	15 $\pm$ 1	17 $\pm$ 1

表 2.1b 林外不同深度土壤温湿度比较

Table 2.1b Soil temperature and moisture with different depths in the open low-shurb

指标		月份	5cm	20cm	60cm
温度 ( $^{\circ}\text{C}/^{\circ}\text{C}\cdot\text{d}$ )	年均温	全年	4.3 $\pm$ 0.5	4.1 $\pm$ 0.6	4.0 $\pm$ 0.5
	0 $^{\circ}\text{C}$ 以上积温	全年	1578.6 $\pm$ 166.4	1499.2 $\pm$ 203.3	1448.5 $\pm$ 193.9
	5 $^{\circ}\text{C}$ 以上有效积温	全年	736.2 $\pm$ 94.1	578.9 $\pm$ 99.9	454.1 $\pm$ 90.7
	最热月均值	7月	12.0 $\pm$ 0.7	10.3 $\pm$ 0.8	8.7 $\pm$ 0.9
		8月	11.7 $\pm$ 0.6	10.7 $\pm$ 0.6	9.7 $\pm$ 0.6
未冻水含量 (%)	高水分时段均值	1月	-0.6 $\pm$ 0.6	0.3 $\pm$ 0.4	0.9 $\pm$ 0.2
		2月	-0.3 $\pm$ 0.3	0.2 $\pm$ 0.3	0.6 $\pm$ 0.2
	低水分时段均值	6-11月	42 $\pm$ 3	47 $\pm$ 3	42 $\pm$ 3
		2-4月	24 $\pm$ 7	33 $\pm$ 6	34 $\pm$ 3

#### 2.2.4 已有样地设置和仪器观测项目

2005年8月中国科学院藏东南高山环境研究站在色季拉山林线观测场内安装有HL20(Jauntering Inc., TW)自动气象站以及沿海拔梯度埋设H21型HOBO土壤温湿度监测系统(Onset Inc., USA)。其中,阴坡急尖长苞冷杉林内(海拔4320m)自动气象站的主要监测项目有气温(1m、3m)、相对湿度(1m、3m)、土壤温度(5cm、20cm、60cm)、土壤体积含水量(5cm、20cm、60cm)和土壤热通量(5cm、20cm、60cm);冷杉林外(海拔4390m、植被是以雪层杜鹃为主的矮灌丛)自动气象站主要监测项目

有气温(1m、3m)、相对湿度(1m、3m)、土壤温度(5cm、20cm、60cm)、土壤体积含水量(5cm、20cm、60cm)、土壤热通量(5cm、20cm、60cm)、总辐射、净辐射、大气和地表的长波辐射、光合有效辐射、降水、雪盖厚度和风速。同时海拔 4210m 冷杉林内和海拔 4390m 薄毛海绵杜鹃高灌丛内选取典型地段埋设 1 套 H21 型 HOBO 土壤温湿度监测系统,分别利用两个温度传感器(S-TMB-M002,精度 $\pm 0.2$ )和两个水分传感器(S-SAM-M003,精度 $\pm 3\%$ )监测地下 20 cm 和 40 cm 的土壤温度和水分含量。所使用的水分传感器基于 TDR (Time Domain Reflectometry, 时域反射仪)法进行体积含水量测定,对于固态水含量无法测定,即土壤含水量特指土壤中未冻水的体积含量(吴月茹等 2009)。所有数据自动采样时间间隔均为 1 小时。

## 2.3 研究方法

### 2.3.1 土壤温度、水分以及气象数据分析

利用藏东南高山林线观测场内自动气象站的监测平台,本论文主要数据分析内容包含急尖长苞冷杉林内(4320m)和林外(4390m)的土壤温度、水分(5cm、20cm、60cm)以及 3m 处气温,以及林外积雪厚度、净辐射、降雨量。数据监测时段为 2006 年—2012 年,监测仪器数据采样的时间间隔为 1 小时。

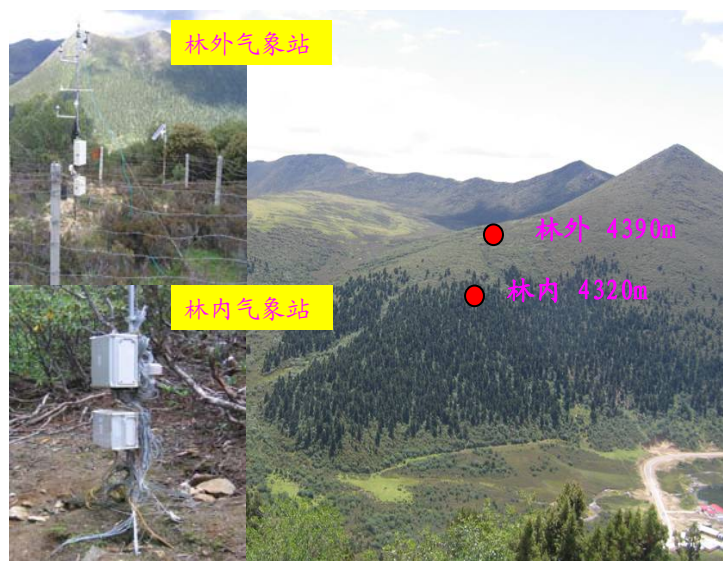


图 2.3 色季拉山高山林线观测点林内外自动气象站设置  
Figure 2.3 The set of automatic weather stations at the research site

### 2.3.1.1 数据分析

首先, 根据自动气象站自动记录的每 1 小时间隔数据, 将土壤温湿度、气温、积雪厚度的每天 24 小时数据转换成每天平均值, 其中土壤温湿度和气温提取每日最大和最小值; 将净辐射、降雨量的每天 24 小时数据转换成每天总量; 再在日平均值/日总量的基础上计算月均值/月总量, 年均值/年总量。

本文主要以 20cm 土壤温度和水分数据作为分析对象, 主要因为该林线地区植物细根主要分布在 20cm 土壤深度处(刘新圣 2011)。

该部分主要涉及统计方法为线性回归, 所用软件是 DPS(浙大版)。

### 2.3.1.2 生长季长度的估算

在藏东南色季拉山高山林线, 树木径向生长监测显示急尖长苞冷杉树干生长在 5 月底开始(刘新圣 2011), 急尖长苞冷杉高生长物候观测和形成层细胞分裂的观测结果也显示生长开始于 5 月下旬(Wang et al.2012; Li et al.2013)。Domisch(2002)认为叶芽的萌发和枝条的生长主要取决于气温而非土壤温度, Thomson 和 Moncrieff(1982)发现 2.8℃的气温阈值能够较好地预测加拿大花旗松(*Douglas fir Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)森林春季叶的萌发, 而刘新圣(2011)分别以 2.8℃和 5℃气温阈值估算藏东南色季拉山急尖长苞冷杉林的生长季长度, 两者结果基本相同。近期刘新圣对树干径向生长数据进一步分析, 认为气温 4℃估算得到的生长季长度与树干生长较为吻合(私人交流), 因此本研究采用 4℃这一气温阈值定义急尖长苞冷杉林线生长季长度, 具体方法如下:

以第一次连续 5 天气温日均值 $\geq 4^{\circ}\text{C}$ 为生长季开始, 其中以 5 天中第一天超过 4℃为生长季起始日; 以第一次连续 5 天气温日均值 $\leq 4^{\circ}\text{C}$ 为生长季结束, 其中以最后一天超过 4℃为生长季结束日(Walther & Linderholm 2006; Linderholm et al.2008; Liu et al.2010)。

根据以上方法得到色季拉山急尖长苞冷杉林线生长季开始于 5 月 20 日左右, 结束于 10 月初(见表 3.1), 而且林内、外气温数据估算得到的生长季结果一致。特别说明的是, 对 2007 年、2009 年和 2010 年 3 个年份气温估算的生长季开始日期作出调整。2007 年满足条件的日期为 5 月 5 日, 但 5 月 5 日至 5 月 18 日之间气温出现明显下降, 最低温度出现 $-1^{\circ}\text{C}$ , 考虑到可能出现的霜冻天气(春季最后一次霜冻-冬霜对

植物生长影响重大), 而且根据 2007 年在藏东南高山林线观测场的物候观测, 林外落叶灌木山生柳(*salix oritrepha*) 叶的萌发时间在 5 月 10 日-15 日, 而树木径向生长监测显示急尖长苞冷杉树干生长开始的时间在 5 月底, 故以 5 月 18 日作为 2007 年生长季起始日。2009 年和 2010 年严格满足条件日期分别为 6 月 2 日和 6 月 6 日, 但根据树干生长数据可知 5 月底树干基本开始生长(刘新圣 2011), 而且 2009 年 5 月 24 日和 2010 年 5 月 19 日之后气温日均值达到 3 度以上, 考虑到生长季早期可能出现降温天气, 故将这两年生长季起始日定为 5 月 24 日和 5 月 19 日。

### 2.3.1.3 生长季不同时段定义

本研究主要关注该林线地区生长季早期土壤低温状况, 因此将生长季划分成早期、盛期、晚期三个时段, 各时段的定义为: 生长季早期为生长季开始至夏至日; 生长季盛期为夏至日至 8 月 31 日; 生长季晚期为 9 月 1 日至生长季结束。

将夏至日作为生长季早期与盛期的分界点主要原因是: 前期研究表明, 一些亚高山云冷杉森林全年碳收获最大部分主要出现在生长季早期 30 天内( Monson et al.2002 ); 北半球主要的常绿与落叶针叶树种树干最大生长速率普遍出现在一年中的最大日长(夏至日)附近, 而不是一年中温暖的时期, 被认为是木本植物对高寒环境的一种趋同适应特征, 以有利于在严冬来临之前完成其新组织的木质化(与一年的最大日长相关的生物钟现象, Rossi et al. 2006), 因此将夏至日作为生长季早期和盛期一个分界点。计算结果显示该急尖长苞冷杉林线生长季早期大约持续 30 天(表 3.1)。

以 8 月 31 日作为生长季盛期和晚期的分界点, 主要依据是目前在色季拉山急尖长苞冷杉林线相关的监测结果。Li 等(2013)通过树木形成层样芯的定期采样和解剖观测, 发现生长季期间急尖长苞冷杉形成层细胞分裂形成基本在 8 月底结束, 9 月份开始主要进行细胞壁加厚过程; Wang 等(2012)通过定期观测不同海拔急尖长苞冷杉树高生长物候, 发现林线地带冷杉的高生长基本在 8 月底结束; 而刘新圣(2011)通过急尖长苞冷杉径向生长监测发现冷杉径向生长基本在 8 月底结束。由此以 8 月 31 日作为生长季盛期和晚期的分界点。

## 2.3.2 植物露点水势季节动态测定

### 2.3.2.1 野外实验

在阴坡急尖长苞冷杉林线过渡带, 沿海拔梯度 4210m( 郁闭冷杉林 )、4320m( 冷杉林线 )、4390m( 杜鹃灌丛, 无冷杉分布 )测定三种生活型植物( 乔木-急尖长苞冷杉、灌木-薄毛海绵杜鹃和草本-岩白菜 )叶露点水势的季节变化, 其中每种生活型均取 3 个样株做重复。

季节动态测定时间为每个月月底至下个月月初期间具体选择某个晴天进行测定, 即从 5 月底开始至 10 月初, 共 5 次( 实际测定中由于仪器问题和天气原因只完成 4 次测定 )。露点水势具体测定时间为凌晨 3 点至 7 点, 即在日出之前完成 3 种生活型植物的叶露点水势测定。考虑到需要测定整个季节动态的露点水势, 故此次测定以一年叶为测定对象; 同时保证急尖长苞冷杉和薄毛海绵杜鹃 3 个样株采样点在相同方位。露点水势测定仪器为 PSYPRO 露点水势仪和 C-52 探头, 叶片水势为离体测定, 用打孔器取下叶片, 迅速放入 C-52 样品室稳定 10 分钟后测定其水势。



图 2.4 沿海拔梯度测定不同生活型植物露点水势

Figure 2.4 The set of the predawn water potential measurement along the altitude

### 2.3.2.2 数据分析

首先将测定的野外数据根据 NAEL 标准液测定值进行数据校正, 其次对于每次测定的 3 个重复取平均值。

在分析露点水势与土壤温度、水分的关系时，考虑到某天的叶片露点水势不是瞬时响应指标，而受到连续多天的天气状况影响，因此选取测定当天之前的连续 3 天、5 天、7 天的土壤温度、水分的平均值，分析露点水势与两者的关系。结果显示 3 种时间尺度结果相近，其中以 3 天最好，故结果分析中选取连续 3 天的平均值作为结果进行分析。

该部分主要涉及统计方法为线性回归，偏相关分析和通径分析，以及 Duncan 多重比较；所用软件是 DPS(浙大版)。





### 第三章 冷杉林线土壤温湿度季节和年际动态特征

#### 3.1 土壤温湿度季节动态及其与气象因子的关系

##### 3.1.1 土壤温湿度季节动态

林内、外土壤温度季节动态存在明显差异,表现为春季土壤温度回升时间不同,冬季冻结现象存在差异(图 3.1)。首先,春季林外土壤在 5 月下旬升温,林内则延迟至 6 月中旬(6 月 13 日 $\pm$ 3 天)解冻并升温。其次,冬季 12 月中旬开始林外土壤温度趋于平稳,1-4 月份月均温在 0.2~0.3 $^{\circ}$ C 之间;而林内土壤则从 12 月中旬(12 月 18 日 $\pm$ 5 天)开始冻结,最冷月出现在 1 月和 2 月,平均温为-1.4 $\pm$ 0.4 $^{\circ}$ C 和-1.6 $\pm$ 0.4 $^{\circ}$ C。

林内、外土壤水分回升均略早于土壤温度回升,6-11 月份土壤水分含量较高,12 月至次年 5 月份土壤水分含量较低(图 3.1)。春季林外土壤水分在 5 月中旬左右明显回升,而林内土壤水分回升略有延迟,出现在 6 月初。冬季林内、外土壤水分含量下降较为同步,始于 12 月 18 日左右。在水分含量较高的 6-11 月份,林外土壤水分月均值在 40-50%之间,而林内在 35-40%之间;在 1-4 月份,林外土壤水分含量达到 30-36%,而林内为 15%左右。

##### 3.1.2 气象因子对土壤温湿度季节变化的影响

相对于气温、净辐射的季节变化,林外土壤温度变化存在一定的滞后;土壤水分含量季节变化主要受到降雨量季节分布的影响(图 3.1)。

首先,春季林外气温在 4 月上中旬开始升至 0 $^{\circ}$ C 以上,随着气温回升林外地表积雪开始融化,5 月中旬积雪基本消融,而地表净辐射在积雪消融后呈现明显增加过程;随着地表净辐射增加,林外土壤温度回升(5 月下旬)。气温最温暖时段为夏季 6-9 月份,月均值为 6~9 $^{\circ}$ C;其中 7 月份最热,月均温为 8.8 $\pm$ 0.6 $^{\circ}$ C;而地表净辐射最高月份则是 5-8 月份,月总量在 220-240MJ/m<sup>2</sup>之间;地表净辐射并没有表现出 7 月份最高,这主要与夏季降雨天气出现有关,水汽和云的影响使得净辐射最大值并不一定出现在盛夏。相对应的土壤温度最热月出现在 8 月份。到秋季,气温在 10 月下旬开始降至 0 $^{\circ}$ C 以下,林外地表积雪在 11 月下旬开始出现并累积,净辐射随着积雪累积而下降;1-4 月份地表积雪厚度最高,相对应的净辐射在 1-3 月份总量最低;根据土

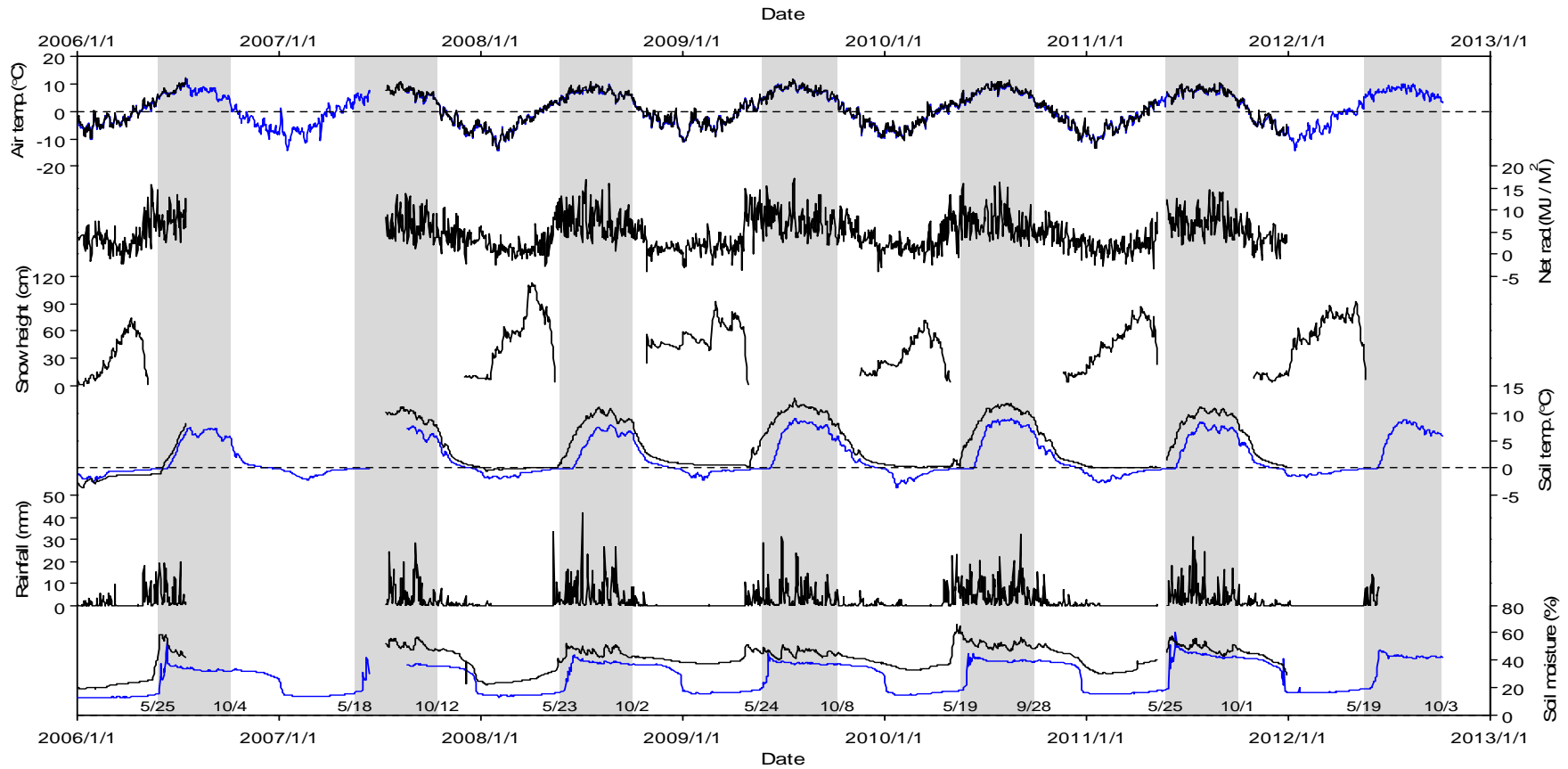


图 3.1 冷杉林线土壤温度、水分及其气象因子多年动态特征

Figure 3.1 The dynamic of soil temperature, moisture and meteorological factors at the smith fir timberline

图中黑色线表示林外数据，蓝色线表示林内数据，灰色区域表示生长期。英文图标说明：Air temp-气温/(°C)；Net rad-净辐射/(MJ/m<sup>2</sup>)；Snow height-积雪厚度(cm)；soil temp-土壤温度(°C)；Rainfall-降雨量(mm)；soil moisture-土壤湿度(%)

壤温度季节动态, 林外土壤温度亦 1-4 月份较为稳定( 月均温在 0.2-0.3℃之间 ), 即积雪的高反照率一方面降低地表净辐射总量( 沈志宝 1996 ), 另一方面其较强绝热能力对土壤温度变化起到明显缓冲作用( 于小舟等 2010)。进一步通过线性相关分析发现, 林外土壤温度对气温、净辐射滞后 1 个月时, 土壤温度与气温、净辐射之间的线性相关程度最好( 相关系数为 0.91 和 0.88, 图 3.2)。

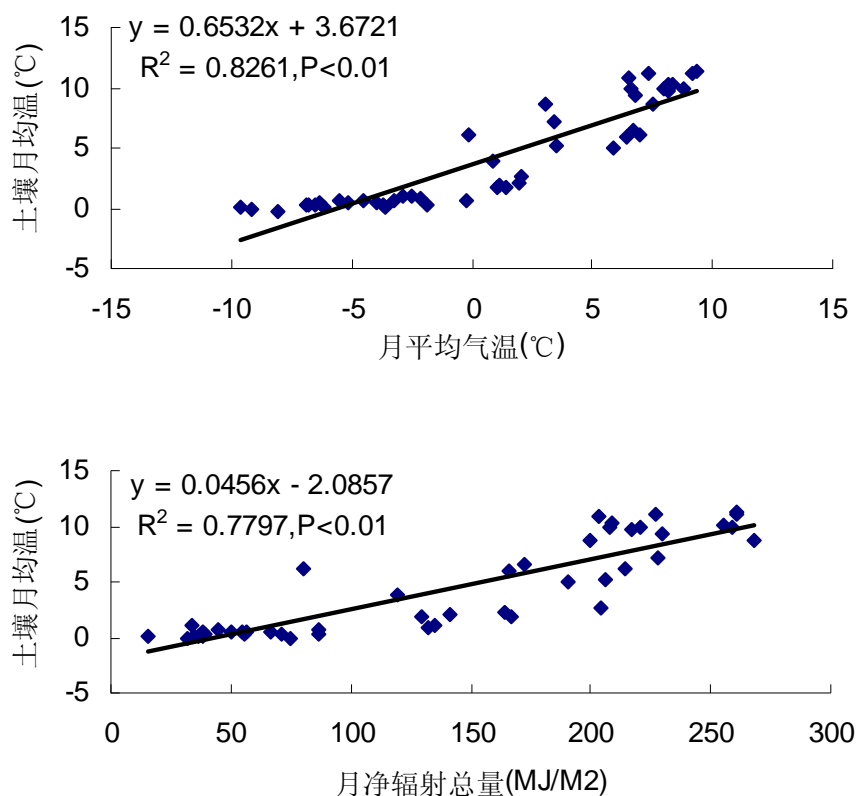


图 3.2 林外土壤温度与气温、净辐射的线性关系 (2008 年-2011 年数据)

Figure 3.2 The linear relationship between soil temperature and air temperature or net radiation in the open low-shrub

其次, 冷杉林线地区春季降雨出现在积雪融化末期( 5 月中旬 ), 随着降雨出现林外土壤水分含量开始回升; 林外主要降雨量集中在 5-9 月份(约 600~900mm), 占全年降雨量的 85%以上, 秋季主要降雨在 10 月下旬结束, 与土壤水分在 6-11 月份较高相对应。

此外, 比较林内、外差异发现, 林内土壤温度、土壤水分的回升均滞后于林外, 且林内土壤温度、水分含量均低于林外土壤, 林内存在明显的土壤冻融现象。这种

林内、外差异主要受到森林小气候的影响，但目前由于没有林内积雪、净辐射、降雨数据，无法确定气象因子在林冠层的干扰下对林内土壤温度、水分的影响。但根据林内气温与土壤温度的关系有：林内土壤温度相对气温滞后 1 个月时两者线性关系最好，且其相关性( $R^2=0.8328$ )略大于林外( $R^2=0.8261$ )。

### 3.1.3 生长季早期林内外土壤温湿度状况

利用气温估算色季拉山急尖长苞冷杉林线地区植物的生长季长度，发现该地区植物生长季开始于 5 月 20 日左右、结束于 10 月初(表 3.1)。这一结果与目前在林线地区开展的急尖长苞冷杉高生长物候观测、树干形成层细胞生长观测以及树木径向生长监测得到的结果比较吻合(刘新圣 2011; Wang et al. 2012; Li et al. 2013)。而根据生长季早期定义，冷杉林线地区生长季早期(生长季开始至夏至日)大约持续 30 天。

表 3.1 冷杉林线生长季起止日期及天数统计  
Table 3.1 Statistics of onset, cessation and length of growing season

起止日期/年份	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
开始	5-25	5-18	5-23	5-24	5-19	5-25	5-19
结束	10-4	10-12	10-2	10-8	9-28	10-1	10-3
生长季早期天数	27	35	25	26	33	28	33
生长季天数	133	148	133	138	133	130	138

在生长季早期，急尖长苞冷杉林线林内土壤未完全解冻，土壤温度低；土壤水分相对充足，接近生长季平均值(图 3.1，表 3.2a)。首先，林内土壤在 6 月中旬(6 月 13 日 $\pm$ 3 天)解冻并升温，即土壤在接近夏至日时才完全解冻；2006-2012 年 7 年间生长季早期土壤日均温波动范围为 $-0.2$ - $3.5$ °C，生长季早期平均土壤温度仅为 $0.2\pm 0.2$ °C；而整个生长季平均温度为 $5.3\pm 0.6$ °C，生长季盛期和生长季晚期分别为 $6.8\pm 1.0$ °C和 $6.6\pm 0.5$ °C，均远高于生长季早期的平均水平。其次，生长季早期土壤 0°C 和 5°C 以上有效积温分别为 $9.3\pm 6.1$ °Cd 和 0°Cd，占整个生长季( $714.2\pm 87.7$ °Cd 和 $200.7\pm 65.6$ °Cd)的 $1.2\pm 0.7\%$ 和 0%，而生长季盛期分别占到 $68.0\pm 2.2\%$ 和 $71.9\pm 4.4\%$ 。最后，土壤水分在 6 月初(6 月 4 日 $\pm$ 5 天)快速升高并超过 30%，6 月份之前生长季

时段内土壤水分维持在 15%-20% 范围，生长季早期平均土壤水分含量达到  $31.9 \pm 4.7\%$ ，而生长季期间平均土壤水分含量为  $37.6 \pm 3.4\%$ ，即生长季早期土壤水分含量相对比较充足。

生长季早期林外土壤温度和水分局与林内相似，但林外土壤温度和水分均高于林内(图 3.1, 表 3.2)。首先，春季林外土壤温度在 5 月下旬明显回升，生长季早期土壤日均温均在  $1^\circ\text{C}$  以上，最高值可达  $9.5^\circ\text{C}$ ，该时段平均值为  $5.2 \pm 1.7^\circ\text{C}$ ；而生长季平均温为  $8.9 \pm 0.8^\circ\text{C}$ ，生长季盛期和晚期分别为  $10.3 \pm 0.8^\circ\text{C}$  和  $9.5 \pm 0.6^\circ\text{C}$ 。其次，生长季早期土壤  $0^\circ\text{C}$  和  $5^\circ\text{C}$  以上有效积温分别  $149.4 \pm 49.7^\circ\text{Cd}$  和  $28.8 \pm 27.1^\circ\text{Cd}$ ，占整个生长季的  $12.3 \pm 2.8\%$  ( $1192.0 \pm 130.4^\circ\text{Cd}$ ) 和  $4.7 \pm 3.9\%$  ( $550.1 \pm 96.3^\circ\text{Cd}$ )，而生长季盛期分别占到  $62.1 \pm 2.6\%$  和  $69.0 \pm 3.4\%$ 。最后，林外土壤水分在生长季开始前后回升，生长季早期土壤水分含量在 35% 以上，其平均值达  $49.3 \pm 4.8\%$ ，略高于生长季平均值 ( $48.0 \pm 3.0\%$ )。

表 3.2a 林内土壤不同时段平均温度、平均水分和积温统计  
Table 3.2a Statistics of soil mean temperature, moisture and accumulated temperature in the timberline forest

指标	时段	2006	2008	2009	2010	2011	2012
平均温度 ( $^\circ\text{C}$ )	全年	1.5	1.5	2.3	2.1	1.7	/
	生长季	4.6	4.6	5.9	5.9	5.4	5.4
	生长季早期	0.1	0.0	0.6	0.3	0.4	0.2
	生长季盛期	5.7	5.7	7.7	7.8	6.6	7.3
	生长季晚期	6.0	6.3	6.7	7.5	7.1	6.6
平均水分 (%)	生长季	32.4	36.1	36.9	37.8	42.9	39.1
	生长季早期	29.3	27.6	33.8	32.9	39.8	27.8
	生长季盛期	33.6	38.9	38.0	39.5	44.5	42.8
	生长季晚期	32.3	37.5	37.0	39.4	42.0	42.2
0 度积温 ( $^\circ\text{Cd}$ )	生长季	615.7	610.2	822.3	783.0	702.2	751.6
	生长季早期	3.9	1.2	18.0	12.1	12.2	8.5
	生长季盛期	406.8	407.6	550.9	560.8	469.5	525.4
	生长季晚期	205.0	201.5	253.4	210.1	220.5	217.7
5 度积温 ( $^\circ\text{Cd}$ )	生长季	115.3	135.9	258.0	277.9	190.8	226.3
	生长季早期	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	生长季盛期	79.9	94.5	194.5	207.9	125.3	173.5
	生长季晚期	35.4	41.5	63.4	70.1	65.5	52.7

表 3.2b 林外土壤不同时段平均温度、平均水分和积温统计  
Table 3.2a Statistics of soil mean temperature, moisture and accumulated temperature  
in the open low-shrub

指标	时段	2008	2009	2010	2011
平均温度 (°C)	全年	3.4	4.8	4.3	4.0
	生长季	7.9	9.8	9.2	8.8
	生长季早期	3.3	7.4	5.2	4.7
	生长季盛期	9.4	11.0	10.8	9.8
平均水分 (%)	生长季	8.7	9.4	10.0	9.8
	生长季早期	45.8	45.3	51.6	49.4
	生长季盛期	45.4	44.9	54.1	52.8
	生长季晚期	46.3	46.0	50.5	49.4
0 度积温 (°Cd)	生长季	44.8	44.2	51.9	46.6
	生长季早期	1052.0	1354.6	1229.2	1132.3
	生长季盛期	96.8	207.0	172.7	121.3
	生长季晚期	677.2	791.7	777.0	705.8
5 度积温 (°Cd)	生长季	278.1	356.0	279.5	305.3
	生长季早期	439.8	664.6	583.5	512.5
	生长季盛期	4.6	67.0	27.1	16.5
	生长季晚期	317.2	431.7	417.0	345.8
		118.1	166.0	139.5	150.3

### 3.2 土壤温湿度年际波动及其与气象因子的关系

#### 3.2.1 土壤温湿度年际波动

林内、外土壤温度年际波动规律相似, 表现为 2009 年和 2010 年温度明显高于其他年份, 且生长季不同时段中以生长季早期年际波动最大。首先, 从全年、生长季、以及生长季不同时段三个尺度均可见林内、外土壤在 2009 年和 2010 年高于其他年份(表 3.2)。其次, 林内、外土壤温度年际波动均以 7-10 月份最小(变异系数为 0.1-0.2); 但林内、外年际波动较大的月份存在差异, 其中林外以 1-5 月份波动最大(变异系数为 0.7-1.7), 林内则是 6 月份(变异系数为 0.5), 即生长季期间林内、外土壤温度在生长季早期的年际波动较大(表 3.2)。

土壤温度在生长季早期的年际波动具体表现为 2009 年和 2010 年温度回升提前, 且林外提前幅度超过林内(表 3.3a)。首先, 2009 年和 2010 年林外土壤升温提前至 5 月 5 日左右, 比其他年份早 20 多天, 使其 5、6 月份土壤月均温高出其他年份 1-3°C(表

3.3b), 从而提高生长季早期土壤温度。其次, 林内土壤解冻在 6 月中旬, 2009 年和 2010 年土壤解冻时间比其他年份略早( 提前 3-5 天 ), 6 月份温度高出其他年份 0.5-1.5℃( 表 3.3)。

对于土壤水分而言, 林内、外土壤水分年际波动不明显( 表 3.2 )。其中, 林外土壤水分年际波动最大的 1-5 月份其变异系数仅为 0.2, 林内则是 12 个月份变异系数均为 0.1, 即土壤水分的年际波动远远小于土壤温度的年际波动。

表 3.3a 春季气温回升、积雪融化以及土壤升温时间节点  
Table 3.3a Timing of air temperature rising, snow melting and soil warming in Spring

时间节点	时段	2008	2009	2010	2011	2012
气温回升 (>0℃)	林外	4-9	4-5	3-19	4-17	/
积雪完全融化	林外	5-15	4-29	4-29	5-11	5-22
土壤升温	林外	5-23	5-5	5-6	5-27	/
土壤解冻并升温	林外	6-17	6-9	6-12	6-12	6-14

表 3.3b 春季 4、5 月净辐射、气温以及 5、6 月土壤温度统计  
Table 3.3b Statistics of net radiation and air temperature in April and May and soil temperature in May and June

指标	月份	2008	2009	2010	2011	2012
林外净辐射 (MJ/m <sup>2</sup> )	4 月	56.9	119.3	141.8	80.3	/
	5 月	205.6	268.1	228.4	/	/
林外气温 (℃)	4 月	-0.2	0.9	1.2	-0.2	/
	5 月	3.5	3.0	3.5	/	/
林外土壤温度 (℃)	5 月	0.6	3.8	2.0	0.9	/
	6 月	5.1	8.6	7.2	6.2	/
林内土壤温度 (℃)	5 月	-0.2	-0.2	-0.1	-0.2	-0.2
	6 月	0.6	2.3	1.9	1.4	1.7

### 3.2.2 气象因子对土壤温度年际波动的影响

气温和净辐射的年际波动规律与林外土壤温度基本一致。首先, 从年均温/年总量看, 气温和净辐射在 2009 年和 2010 年高于其他年份, 与土壤温暖年份一致。其次, 气温和净辐射年际波动均以 6-9 月份变异系数最小, 10 月至次年 4 月最大; 根

据季节变化分析可知土壤温度对气温、净辐射滞后 1 个月, 则 6-9 月份气温、净辐射年际波动最小与 7-10 月份土壤温度年际波动最小相对应。

具体于生长季早期而言, 2009 年和 2010 年气温回升提前, 4 月份气温明显升高(高出其他年份 1℃左右), 使得 2009 年和 2010 年积雪完全融化时间提前至 4 月 29 日(比其他年份早 10-20 天), 使得林外土壤升温提前至 5 月初; 4、5 月份气温和净辐射增加导致 5、6 月份林外土壤温度明显升高(即生长季早期土壤温度增加; 表 3.2, 表 3.3)。

### 3.3 讨论

刘新圣(2011)研究认为在相同坡向, 冠层高度和叶面积指数而非海拔决定色季拉山急尖长苞冷杉林线过渡带土壤温度空间变化。本文结果进一步表明春季急尖长苞冷杉林线附近的林外土壤水分、温度在 5 月下旬回升, 林内则分别延迟至 6 月初和 6 月中旬; 而秋季林内、外土壤温度和水分均在 12 月中旬开始下降(林外温度趋于平稳)。说明林内、外植被的改变对生长季早期土壤温度和水分回升影响较为显著。进一步在全年、生长季、生长季不同时段三个尺度上比较, 林外土壤温度和水分含量均高于林内, 且在生长季早期土壤温度差异最大(表 3.2)。由此可以认为林线地区亚高山针叶林被低矮灌丛所替代, 能够明显改善生长季早期土壤低温环境。



## 第四章 冷杉林线土壤温湿度变化对植物叶水势的影响

### 4.1 植物露点水势的季节动态

在色季拉山急尖长苞冷杉林线过渡带,急尖长苞冷杉和薄毛海绵杜鹃生长季早期露点水势显著低于生长季盛期和晚期(差异性检验显著  $P<0.05$ , 图 4.1)。首先,三种生活型植物在三个海拔的露点水势均是在生长季盛期(7、8月份)最高,生长季早期(5月底6月初)低于生长季盛期和晚期(9月底10月初)。其次,急尖长苞冷杉和薄毛海绵杜鹃的最大露点水势均出现在7月末8月初,而岩白菜则是在6月末7月初。第三,在4210m和4320m两个海拔,急尖长苞冷杉和薄毛海绵杜鹃生长季早期露点水势低于生长季盛期1-2.5MPa,低于生长季晚期0.5-1.5MPa,而在4210m海拔岩白菜的露点水势季节动态不明显,生长季早期露点水势与生长季盛期基本相同。

比较三种生活型植物露点水势,以急尖长苞冷杉最低,岩白菜最高;且生活型之间的差异在生长季早期最大(差异性检验显著,  $P<0.05$ ; 图 4.1)。首先,在有冷杉生长的两个海拔(4210m、4320m),急尖长苞冷杉露点水势比薄毛海绵杜鹃低0.5-1 MPa,其中生长季早期差异略大;而薄毛海绵杜鹃露点水势在生长季早期比岩白菜低1.2-1.8 MPa,在生长季盛期和末期低0.1-0.6 MPa。其次,在没有冷杉生长的4390m海拔,薄毛海绵杜鹃露点水势在生长季盛期和末期比岩白菜低0.5-1 MPa,高于4210m和4320m的差异。

同一生活型植物的海拔间差异在生长季早期最大(图 4.1)。首先,三种生活型植物在生长季不同时段沿海拔的趋势并不统一,但在生长季早期三种生活型均表现为露点水势随着海拔升高而下降。其次,生长季早期,从海拔4210m到4320m,冷杉、杜鹃和岩白菜的差值分别为0.5 MPa、1.65MPa和0.9 MPa;而在生长季盛期和末期,从海拔4210m和4320m,以及从海拔4320m到4390m,三个物种的海拔差异均在0.5 MPa以下。

### 4.2 土壤温度、水分变化对植物露点水势的影响

根据线性回归分析可知(图 4.2):首先,急尖长苞冷杉和薄毛海绵杜鹃露点水势与土壤温度、土壤水分存在一定正相关关系( $R>0.5$ );而岩白菜露点水势基本不受土壤温度和土壤水分的影响。其次,急尖长苞冷杉和薄毛海绵杜鹃露点水势与土壤温

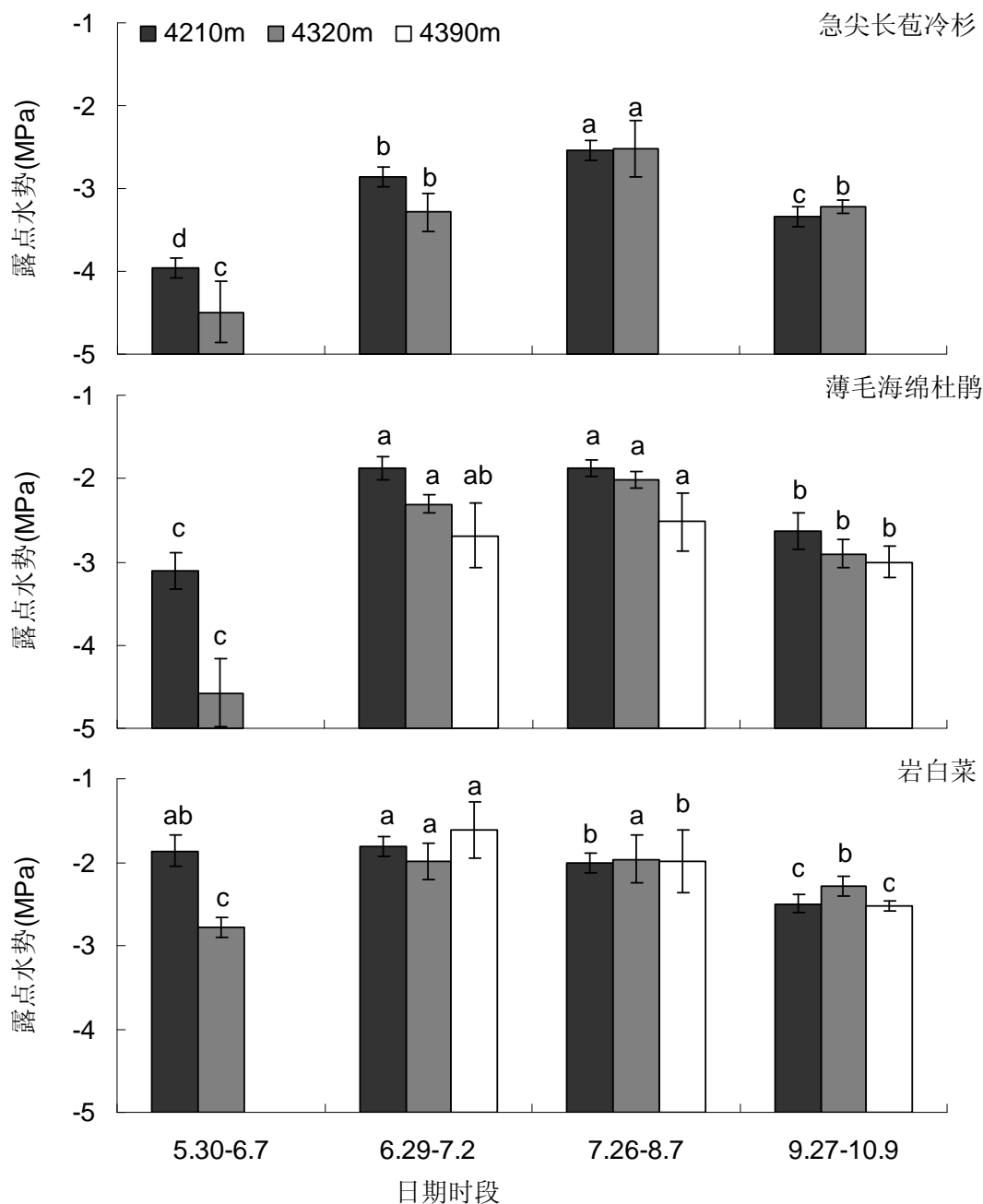


图 4.1 不同海拔急尖长苞冷杉、薄毛海绵杜鹃和岩白菜露点水势的季节动态  
图中显著性检验标记表示相同海拔相同生活型之间季节动态的显著性差异,  $P < 0.05$ 。

Figure 4.1 The seasonal variation of predawn leaf water potential of different life forms along the altitude

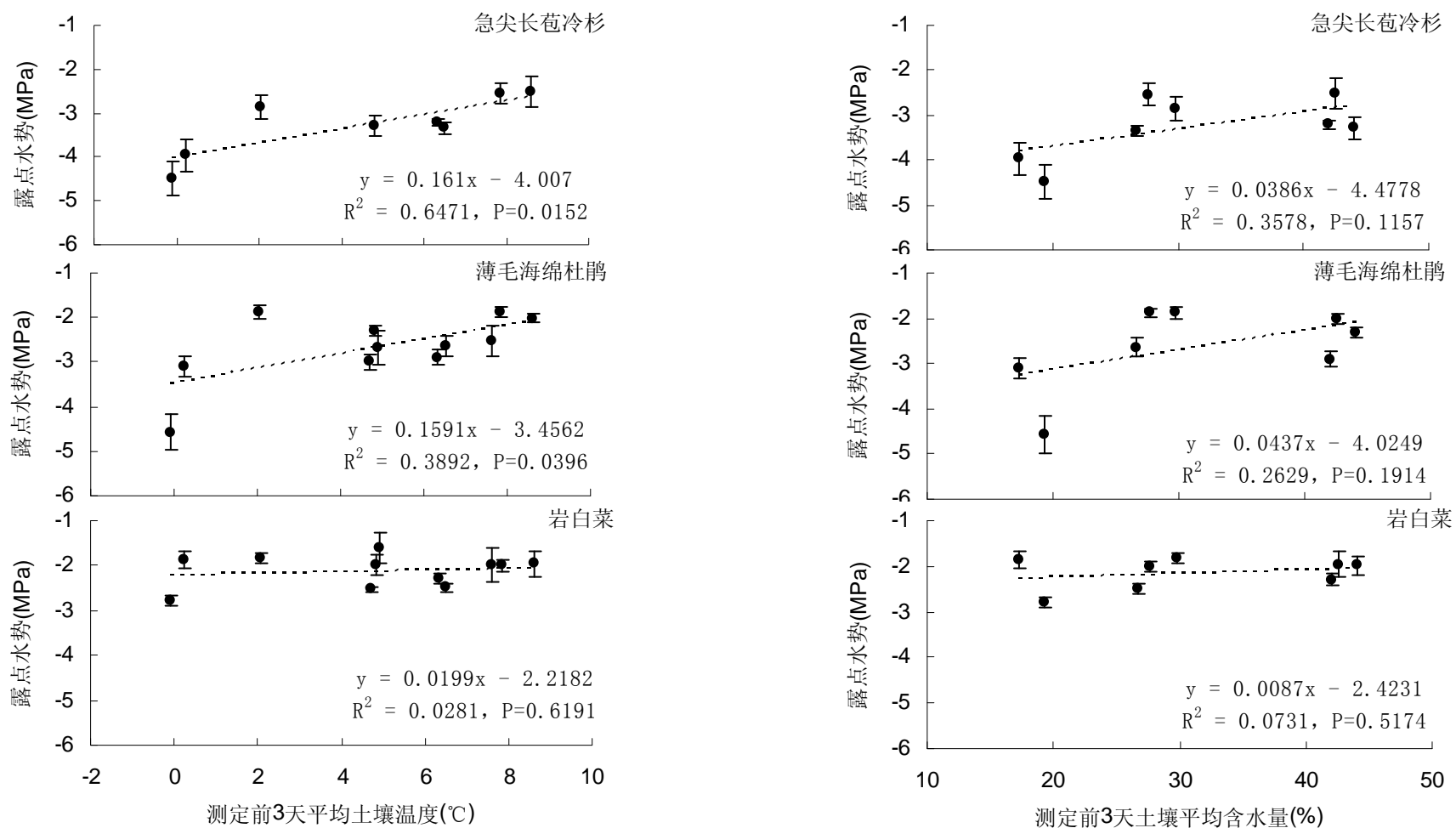


图 4.2 三种生活型植物露点水势与土壤温度、土壤水分的相关关系

Figure 4.2 The correlation relationship between predawn water potential and soil temperature, moisture

度的线性关系均高于土壤水分，两者露点水势与土壤水分的线性关系均不显著。第三，急尖长苞冷杉与土壤温度的线性关系最好，相关系数达到 0.81 (P 值为 0.0152)。

具体分析急尖长苞冷杉、薄毛海绵杜鹃露点水势与土壤温度、土壤水分的偏相关关系(表 4.1a)：急尖长苞冷杉露点水势与土壤温度、土壤水分的偏相关系数分别为 0.6847 (P=0.0804)和 0.1399 (P=0.7627)；薄毛海绵杜鹃露点水势与土壤温度、土壤水分的偏相关系数分别为 0.4694 (P=0.2795)和 0.1513 (P=0.7438)。进一步进行通径分析发现(表 4.1b)，露点水势主要受到土壤温度的影响，土壤水分通过土壤温度对植物露点水势起作用。

综上，急尖长苞冷杉和薄毛海绵杜鹃露点水势季节变化主要受土壤温度影响，且冷杉受影响程度更大；由此说明生长季早期土壤低温加剧林线地区乔木、灌木的水分胁迫。

表 4.1a 露点水势与土壤温度、水分的关系

Table 4.1a The regression equation between predawn water potential and soil temperature, moisture

	回归方程	相关系数 R	P 值
急尖长苞冷杉	$\psi = -4.165 + 0.147St + 0.007Sm$	0.8125	0.0673
薄毛海绵杜鹃	$\psi = -3.721 + 0.143St + 0.013Sm$	0.6536	0.2483

备注：St 为土壤温度，Sm 为土壤水分， $\psi$  为露点水势

表 4.1b 通径分析土壤温度、水分对露点水势的作用

Table 4.1a The effect of soil temperature, moisture on predawn water potential using path analysis

	因子	直接作用	→ 土壤温度	→ 土壤水分
急尖长苞冷杉	土壤温度	0.7346	/	0.0737
	土壤水分	0.1105	0.4897	/
薄毛海绵杜鹃	土壤温度	0.5397	/	0.1036
	土壤水分	0.1554	0.3597	/

## 4.3 讨论

### 4.3.1 土壤低温对植物叶水势的影响

本研究结果显示色季拉山高山林线地区急尖长苞冷杉和薄毛海绵杜鹃的露点水势季节动态主要受到土壤温度的影响，生长季早期土壤温度较低导致植物露点水势较低。在该林线地区，生长季早期冷杉林内土壤未完全解冻，而土壤未冻水体积含

量较高(>15%，见第3章结果)。有研究发现，在高山林线地区，春季或者秋季反复出现的土壤冻融交替过程会导致树木根系木质部栓塞形成，这一现象在许多针叶树种均有观测到(Wieser & Tausz 2007; Mayr & Sprey 2009)。栓塞的形成会破坏树木水分传输系统，并且长时间影响树木的水分传输，导致水分胁迫(Mayr & Sprey 2009)，从而导致较低的水势(Körner 2003; Wieser & Tausz 2007)。另一方面，土壤低温影响根系水分吸收功能。尽管土壤水分充足，但是当土壤温度降低时水分从土壤进入根系的阻力会增加，从而减少植物根系对水分的吸收，从而造成水分胁迫(Kramer 1940; Wieser & Tausz 2007)。Goldstein(1985)发现生长在阿拉斯加林线地区的白云杉(*Picea glauca*)在土壤温度降至9℃以下时树木水分吸收减少；Running and Reid(1980)发现美国黑松在土壤温度降至7-8℃以下时，根系阻力呈指数增加，水势显著降低。由此认为，在土壤水分充足的色季拉山高山林线地区，土壤低温对植物叶水势的降低有影响。通过水势的季节动态测定，有助于理解低温对树木生长的限制作用。

#### 4.3.2 生活型转变减缓土壤低温导致的水分胁迫

在三种生活型的叶片露点水势比较中发现，冷杉(乔木) < 杜鹃(灌木) < 岩白菜(草本)；冷杉和杜鹃随海拔上升表现出一定的降低趋势，而岩白菜没有一致海拔变化趋势；且随着海拔增加，生活型之间露点水势差异增加。这一规律与之前在色季拉山冷杉林线所得到的 $\delta^{13}\text{C}$ 值规律一致(李明财 2007)，即不同生活型植物之间叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值普遍显著，其排序为冷杉(乔木) > 杜鹃(灌木) > 岩白菜(草本)；冷杉和杜鹃的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔上升表现出显著增加趋势，岩白菜没有显著海拔变化；且冷杉 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔的变幅高于杜鹃和岩白菜。由此表明冷杉(乔木)对水分胁迫的敏感性高于杜鹃(灌木)和岩白菜(草本)，生活型的变化在一定程度上可缓解林线地区土壤低温加剧的水分胁迫。

此外，在色季拉山高山林线植物叶 $\delta^{13}\text{C}$ 测定(李明财 2007)中也发现，冷杉和杜鹃的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值随着取样高度的增加均显著增加，但叶片氮、磷含量以及淀粉、非结构性碳含量沿树高均没有显著变化，由此推测沿冠层高度的水力变化所形成的水势梯度是 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化的主要控制因子，即随着树高增加，相应的水分胁迫增加。但是，在本研究中通过分别测定冷杉中、下部(高差约为3m)叶片水势，发现两者没有显著差异。因此，目前尚不能证明随着树高增加水分胁迫明显增加。一些植物水分吸收研究认为，水分运输最大的阻力是细根和叶片(Running & Reid 1980; Tyree & Ewers

1991 )，而树干高传导性使得轴向运输路径长度的增加对总的水力阻力的影响很小 ( Cochard et al. 1997 )，即认为树高增加不会导致明显的水分胁迫。由于在本研究的冷杉中、下部叶片水势测定中，取样高度差异在 3m左右，且选取的均是枝条最前端的叶片，那么是否是由于取样高度差不够以及枝条本身长度的影响，从而削弱了树高所带来的水势梯度的影响还需实验证明，从而为进一步证明随树高增加是否会使水分胁迫增加提供依据。

## 第五章 结论与展望

高纬度/高海拔的植物光合生产在生长季期间是否普遍存在低温导致的水分/养分胁迫，这是目前高山林线形成和变化机理研究的争论焦点。最新研究成果认为，生长季早期低温可能是限制高海拔/高纬度森林 NPP 的关键因子，那么在全球海拔最高的藏东南色季拉山急尖长苞冷杉林线，生长季早期土壤低温是否导致植物的水分胁迫？本论文通过分析冷杉林线林内、外土壤温度和水分的季节动态及其年际波动原因，试图阐明该地区亚高山针叶林被低矮灌丛代替是否会改善生长季早期的土壤低温环境，并且通过测定不同海拔、不同生活型植物露点水势的季节动态，来揭示生长季早期土壤低温与植物水分胁迫的关系。具体结论如下：

1、在生长季早期，急尖长苞冷杉林线附近的林外比林内升温较早，林外土壤在 5 月下旬开始升温，而林内土壤则在 6 月中旬(6 月 13 日 $\pm$ 3 天)解冻并升温。在冬季，土壤冻结现象在林外与林内存在明显差异，林外土壤无明显冻结现象( $>0^{\circ}\text{C}$ )，土壤温度从 12 月中旬开始趋于稳定，1-4 月份月均温在  $0.2\sim 0.3^{\circ}\text{C}$  之间，而林内土壤则从 12 月中旬(12 月 18 日 $\pm$ 5 天)开始冻结，1-2 月份最冷，月均温在  $-1.5^{\circ}\text{C}$  左右。与土壤温度类似，林外土壤水分在 5 月下旬回升，林内在 6 月初，林内、外土壤水分均在 12 月中旬下降；生长季期间林外土壤水分略高于林内(40-50% vs. 35-40%)。

2、根据气温推算的冷杉林线生长季(连续 5 天 $\geq 4^{\circ}\text{C}$ 的天数)开始于 5 月 20 日左右，结束于 10 月初，将生长季分为早期(夏至日之前)、盛期(夏至日至 8 月 31 日)和晚期(9 月 1 日之后)，发现在各时期林外土壤温度和水分平均值均高于林内，其中生长季早期林内平均土壤温度仅为  $0.2^{\circ}\text{C}$ ，而林外可达  $5.2^{\circ}\text{C}$ 。此外，生长季不同时段中以生长季早期土壤温度年际波动最大，其中，以 2009 年和 2010 年为高，主要是由于气温回升(4 月)以及积雪融化(4 月-5 月)提前、净辐射增加，使得土壤温度回升比其他年份提早 20 多天。统计分析表明，土壤温度滞后于气温约 1 个月(相关系数为 0.91,  $P<0.01$ )。

3、在林线过渡带，乔木急尖长苞冷杉和灌木薄毛海绵杜鹃生长季早期露点水势远低于生长季盛期和晚期。通过回归和通径分析可知，冷杉和杜鹃露点水势季节变化主要受到土壤温度的影响，而土壤水分的贡献不大，说明生长季早期土壤低温引起乔木和灌木的水分胁迫。此外，叶片露点水势以草本植物岩白菜最高，灌木薄毛

海绵杜鹃其次，乔木急尖长苞冷杉最低，尤其在生长季早期差异最明显。

以上结果表明，在湿润的色季拉山急尖长苞冷杉林线，生长季早期林内土壤未完全解冻，土壤低温可导致植物的水分胁迫，特别是对乔木和灌木。而在林线过渡带，低矮灌木及草本代替高大乔木有利于改善土壤温度和水分条件，生活型的转变能够有效缓解土壤低温带来的水分胁迫。

本文根据多年的监测数据分析了藏东南色季拉山冷杉林线地区土壤温湿度的动态特征，并利用露点水势指标直接验证土壤低温导致的植物水分胁迫问题，但由于时间有限，研究结果还是初步的，在以下几个方面值得进一步研究：

1、生长季早期土壤低温状况是否普遍存在于高山林线地区。在藏东南色季拉山高山林线，存在典型的阴、阳坡对坡分布的森林景观，其中阴坡以急尖长苞冷杉为主要树种，阳坡以方枝柏为主要树种。根据林线地区土壤温度数据(刘新圣 2011)，土壤温度受坡向、植被覆盖影响显著；阳坡土壤解冻比阴坡早1个多月(5月上旬)。那么该地区阳坡林线生长季早期土壤低温状况如何，是否依然存在较低的土壤温度？需结合阳坡土壤温度、水分数据分析，才能给出该地区一个普遍结论。

2、影响林线地区植物叶水势的土壤低温阈值研究。本论文研究认为，在色季拉山林线地区，土壤低温加剧植物(尤其是乔木和灌木)的水分胁迫，但是土壤低温在什么程度会对植物产生显著的水分胁迫？本论文结果显示，随着温度的升高，三种生活型植物之间的露点水势差异减小。首先岩白菜的露点水势受土壤温度的变化影响不大，而随着温度升高(从 $0^{\circ}\text{C}$ 至 $8^{\circ}\text{C}$ )，急尖长苞冷杉、薄毛海绵杜鹃与岩白菜露点水势之间的差异减小，其中当土壤温度达到 $8^{\circ}\text{C}$ 时，杜鹃与岩白菜的露点水势值基本相近。而Running和Reid(1980)研究发现美国黑松幼苗在土壤温度低于 $7^{\circ}\text{C}$ 时水分通过根系的阻力急剧增加，恩格尔曼云杉在土壤温度 $7-8^{\circ}\text{C}$ 时植株阻力发生显著变化，由此推测土壤温度 $8^{\circ}\text{C}$ 左右是否是该林线地区乔木产生水分胁迫的温度阈值。但是本论文由于测定数据量较少，仅仅建立露点水势与土壤温度之间简单的线性关系，目前还无法定量确定影响水势的土壤低温阈值。根据论文综述部分提及的低温阈值计算方法，结合目前在色季拉山林线地区已经开展了连续的树干液流监测，土壤-植物-大气连续体模型中植物体内水流通量可以直接得到(Granier 1985, 1987; Granier & Loustau 1994; 赵平等 2005, 2006)，不必像以往方法那样通过估算水气压



差与叶扩散阻力比值得到。因此在今后工作中，通过测定不同蒸腾条件和不同土壤温度下的植物叶水势以及土壤水势，根据模型可以得到水分从土壤到植株的阻力，从而建立阻力与土壤温度之间的函数关系，确定对水分从土壤到植株的阻力产生显著影响的土壤温度阈值，即定量地确定林线地区对植物叶水势产生显著影响的土壤低温阈值。

3、树高对植物水分胁迫的影响。本论文数据不能说明急尖长苞冷杉树高对水分胁迫有影响，是不是枝条本身长度、树木取样高度不够等原因造成需要进一步水势测定研究。



## 参考文献

- [1] 柴勇, 范国盛, 李乡旺, 等. 西藏色季拉山种子植物垂直带谱的划分与分布特点研究. 广西植物, 2004, 24:107-112.
- [2] 崔海婷, 刘鸿雁, 戴君虎, 等. 生态学与高山林线研究. 北京: 科学出版社, 2005, 37-44.
- [3] 韩磊, 贺康宁, 芦新建, 等. 青海高寒半干旱区蒙古莠叶水势变化及其与环境因素的关系. 水土保持学报, 2008, 28(6):1-5.
- [4] 孔高强. 藏东南林线常绿与落叶灌木的生长速率和光合能力随海拔的变化机理研究 [博士学位论文]. 北京: 中国科学院青藏高原研究所, 2011.
- [5] 李明财. 藏东南高山林线不同生活型植物  $\delta^{13}C$  值及相关生理生态学特性研究 [博士学位论文]. 北京: 中国科学院青藏高原研究所, 2007.
- [6] 李明财, 罗天祥, 朱教君, 等. 高山林线形成机理及植物相关生理生态学特性研究进展. 生态学报, 2008, 8(11):5583-5591.
- [7] 李杰, 蔡立群, 张鸣, 等. 不同耕作措施下旱作春小麦叶水势动态及其对环境因子的响应. 草业学报, 2012, 21(06):75-81.
- [8] 刘新圣. 藏东南两树种林线微气候特征及其对树木生长的影响 [博士学位论文]. 北京: 中国科学院青藏高原研究所, 2011.
- [9] 沈志宝. 青藏高原冬季降雪对地面净辐射的影响. 高原气象, 1996, 15(4):397-404.
- [10] 吴月茹, 王维真, 晋锐, 等. TDR 测定土壤含水量的标定研究. 冰川冻土, 2009, 31(2):262-267.
- [11] 徐凤翔. 青藏高原森林生态研究. 沈阳: 辽宁大学出版社, 1995.
- [12] 于小舟, 袁凤辉, 王安志, 等. 积雪对长白山阔叶红松林土壤温度的影响. 应用生态学报, 2010, 21(12):3015-3020.
- [13] 赵平, 马玲, 孙谷筹, 等. 利用基于 sap flow 测定值的冠层气孔导度和  $^{13}C$  甄别率测定森林的碳同化率. 科学通报, 2005, 50(15):1620-1626.
- [14] 赵平, 饶兴权, 马玲, 等. 马占相思树干液流密度和整树蒸腾的个体差异. 生态学报, 2006, 26(12):4050-4058.
- [15] 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏土壤. 北京: 科学出版社, 1985.
- [16] 周翠鸣, 赵平, 倪广艳, 等. 基于树干液流和土壤-叶片水势梯度分析荷木干湿季整树水分利用特征. 生态学杂志, 2011, 30(12):2659-2666.
- [17] Andersen C. P., Sucoff E. I., Dixon R. K. Effects of root zone temperature on root initiation and elongation in red pine seedling. Canadian Journal of Forest Research, 1986, 16: 696-700.
- [18] Anderson J. E., Mcnaught S. J. Effects of low soil temperature on transpiration, photosynthesis, leaf relative water-content, and growth among elevationally diverse plant populations. Ecology, 1973, 54(6): 1220-1223.

- [19] Arndt C. H. Water absorption in the cotton plants as affected by soil and water temperature. *Plant Physiology*, 1937, 12: 703-720.
- [20] Barry R. G. *Mountain Weather and Climate*, 2nd edition. Routledge, New York, 1992.
- [21] Becker A, Bugmann H. Global change and mountain regions: the mountain research initiative. IGBP Report 49, GTOS Report 28, IHDP Report 13, IGBP Secretariat, The Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm, Sweden, 2001.
- [22] Billings W. D., Bliss L. C. An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plan development and productivity. *Ecology*, 1959, 40: 388-397.
- [23] Billings W. D., Mooney H. A. Ecology of arctic and alpine plants. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1968, 43: 481-529.
- [24] Chapin F. S. III, Matson P. A., Mooney H. A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer-Verlag, 2002.
- [25] Cochard H, Peiffer M, le Gall K, et al. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L.: impacts on water relations. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48: 655-663
- [26] Cullen L, Stewart G. H., Duncan R. P., et al. Disturbance and climate warming influence on New Zealand *Nothofagus* treeline population dynamics. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 1061-1071.
- [27] Danby R. K., Hik D. S. Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics. *Journal of Ecology*, 2007, 95, 352-363.
- [28] Delucia E. H. Effect of low root temperature on net photosynthesis, stomatal conductance and carbohydrate concentration in Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.) seedlings. *Tree Physiology*, 1986, 2: 143-154.
- [29] Domisch T, Finér L, Lehto T. Effects of soil temperature on biomass and carbohydrate allocation in Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings at the beginning of the growing season. *Tree Physiology*, 2001, 21: 465-472.
- [30] Domisch T., Finer L., Lehto T. Growth, carbohydrate and nutrient allocation of Scots pine seedlings after exposure to simulated low soil temperature in spring. *Plant and Soil*, 2002, 246: 75-86.
- [31] Elfving D. C., Kaufmann M. R., Hall A. E. Interpreting leaf water potential measures with a model of the soil-plant-atmosphere continuum. *Physiology Plant*, 1972, 27: 161-168.
- [32] Goldstein G. H., Brubaker L. B., Hinckly T. M. Water relation of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) at tree line in north central Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 1985, 15: 1080-1087.
- [33] Goodrich L. E. Some results of a numerical study of ground thermal regimes. *Proceedings of the Third International Conference on Permafrost*, National Research Council of Canada, Ottawa, 1978, 1: 29-34.

- [34] Gosz J. R., White C. S. Seasonal and annual variation in nitrogen mineralization and nitrification along an elevational gradient in New Mexico. *Biogeochemistry*, 1986, 2: 281-297.
- [35] Grace J, Berninger F, Nagy L. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany*, 2002, 90(4), 537–544.
- [36] Granier, A. A new method of sap flow measurement in tree stems. *Ann. Sci.For*, 1985, 42 (2), 193–200.
- [37] Granier A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol*, 1987, 3: 309~320.
- [38] Granier A, Loustau D. Measuring and modelling the transpiration of a maritime pine canopy from sap-flow data. *Agric. For. Meteorol*, 1994, 71 (1–2):61–81.
- [39] Harsch M. A., Hulme P. E., McGlone M.S., et al. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, 2009, 12: 1040-1049.
- [40] Hasler R., Streule A., Turner H. Shoot and root growth of young *larix decidua* in contrasting microenvironments near the alpine timberline. *Phyton-Annales rei Botantice*, 1999, 39(1):47-52.
- [41] Holtmeier F. K., Broll G. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5), 395-410.
- [42] IPCC 2007. IPCC fourth assessment report: synthesis report.  
[http://www.ipcc.ch/publications\\_and\\_data/ar4/syr/en/main.html](http://www.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/syr/en/main.html)
- [43] Isard S. A. Factors influencing soil moisture and plant community distribution on Niwot Ridge, Front Range, Colorado, U.S.A. *Arctic and Alpine Research*, 1986, 18: 83-96.
- [44] James J. C., Grace J., Hoad S. P. Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *Journal of Ecology*, 1994, 82:297-306.
- [45] Jobbagy E. G, Jackson R. B. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemisphere. *Global Ecology and Biogeography*. 2000, 9, 253-268.
- [46] Kaufmann M. R. Leaf water stress in Engelmann spruce. *Plant Physiology*, 1975, 56: 841-844.
- [47] Kaufmann M. R. Soil temperature and drying cycle effects on water relations of *Pinus radiata*. *Canadian Journal of Botany*, 1977, 55(18): 2413-2418.
- [48] Kong G. Q., Luo T. X., Liu X. S., et al. Annual ring widths are good predictors of changes in net primary productivity of alpine *Rhododendron* shrubs in the Sergyemla Mountains, southeast Tibet. *Plant Ecology*, 2012, 213: 1843-1855.
- [49] Körner C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 1998, 115: 445-459.

- [50] Körner C. *Alpine Plant life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*, 2nd edn. Springer, Berlin Heidelberg, Germany, 1999.
- [51] Körner C. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 4-17.
- [52] Körner C, Paulsen J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 2004, 31, 713-732.
- [53] Kramer P. J. Root resistance as a cause of decreased water absorption by plants at low temperatures. *Plant Physiology*, 1940, 15: 63-79.
- [54] Kramer P. J. Species differences with respect to water absorption at low soil temperatures. *Journal America of Botany*, 1942, 29: 828-832.
- [55] Kuiper P. J. C. Water uptake of higher plants as affected by root temperature. *Meded. Landbouwhoges. Wageningen*, 1964, 64: 1-11.
- [56] Kullman L. Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973-2005: implication for tree line theory and climate change ecolcoy. *Journal of Ecology*, 2007, 95, 41-52.
- [57] Li C. Y., Liu S., Berninger F. *Picea* seedlings show apparent acclimation to drought with increasing altitude in the eastern Himalaya. *Trees*, 2004, 18: 277-283.
- [58] Li M., Xiao W., Wang S., et al. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation. *Tree Physiology*, 2008, 28(8): 1287-1296.
- [59] Li X. X., Liang E. Y., Gricar J., et al. Age dependence of xylogenesis and its climatic sensitivity in Smith fir on the south-eastern Tibetan Plateau. *Tree Physiology*, 2013, 33(1):48-56.
- [60] Liang E. Y., Wang Y. F., Eckstein D., et al. Little change in the fir tree-line position on the southeastern Tibetan Plateau after 200 years of warming. *New Phytologist*, 2011, 190:760-769.
- [61] Linderholm H. W., Walther A, Chen D. L. Twentieth-century trends in the thermal growing season in the Greater Baltic Area. *Climatic Change*, 2008, 87(3/4): 405-419.
- [62] Liu B. H., Henderson M, Zhang Y. D., et al. Spatiotemporal change in China's climatic growing season: 1955-2000. *Climatic Change*, 2010, 99(1/2): 93-118.
- [63] Liu X. S., Luo T. X. Spatio-temporal variability of soil temperature and moisture across two contrasting timberline ecotones in the Sergyemla Mountains, Southeast Tibet. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 2011, 43(2): 229-238.
- [64] Llyod A. Growth of foxtail pine seedings at treeline in the southeastern Sierra Nevada. *Ecoscience*, 1998, 5:250-257.
- [65] Lopushinsky W., Max T. A. Effect of soil temperature on root and shoot growth and on budburst timing in conifer seedling transplants. *New Forests*, 1990, 4:107-124.
- [66] Luo T. X., Li M. C., Luo J. Seasonal variations in leaf  $\delta^{13}\text{C}$  and nitrogen associated with foliage turnover and carbon gain for a wet subalpine fir forest in the Gongga

- Mountains, eastern Tibetan Plateau. *Ecological Research*, 2011, 26:253-263.
- [67] Lyons J. M., Raison J. K. Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues sensitive and resistant to chilling injury. *Plant Physiology*, 1970, 45(4): 386-389.
- [68] Lyr H., Hoffmann G. Growth rates and growth periodicity of tree roots. *International Review of Forestry Research*, 1967, 2:181-236.
- [69] Mayr S., Sperry J. S. Freeze-thaw-induced embolism in *Pinus contorta*: centrifuge experiments validate the 'thaw-expansion hypothesis but conflict with ultrasonic emission data. *New Phytologist*, 2010, 185: 1016-1024.
- [70] McWilliams J. R., Kramer P. J., Musser R.L. Temperature-induced water stress in chilling-sensitive plants. *Aust. Journal. Plant Physiology*, 1982, 9:343-352.
- [71] Miehe G., Miehe S., Vogel J., et al. Highest treeline in the northern Hemisphere found in Southern Tibet. *Mountain Research and Development*, 2007, 27:169-173.
- [72] Monson R. K., Turnipseed A. A., Sparks J. P., et al. Carbon sequestration in a high-elevation, subalpine forest. *Global Change Biology*, 2002, 8:459-478.
- [73] Nielsen K. F., Humphries E. C. Effects of root temperature on plant growth. *Soils Fert*, 1966, 29:1-7.
- [74] Pavel E. W, Fereres E. Low soil temperatures induce water deficits in olive (*Olea europaea*) trees. *Physiologia Plantarum*, 1998, 104(4): 525-532.
- [75] Peter D. P. C. Plant species dominance at a grassland-shrub and ecotone: An individual-based gap dynamics model of herbaceous and woody species. *Ecological Modelling*, 2002, 152: 5-32.
- [76] Pregiter K. S., King J. S., Burton A. J., et al. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 2000, 147:105-115.
- [77] Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, et al. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist*, 2006, 170:301-310.
- [78] Running S. W., Reid C. P. Soil-temperature influences on root resistance of *Pinus-Contorta* seedlings. *Plant Physiology*, 1980, 65: 635-640.
- [79] Sutton C. D. Effect of low soil temperature on phosphate nutrition of plants-a review. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1969, 20: 1-3.
- [80] Sveinbjörnsson B. North American and European treelines:external forces and internal processes controlling position. *Ambio*, 2000, 29:388-395.
- [81] Theurillat J. P., Guisan A. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climate Change*, 2001, 50: 77-109.
- [82] Thomson A. J., Moncrieff S. M. Prediction of bud burst in Douglas-fir by degree-day accumulation. *Canadian Journal of Forest Research*, 1982, 12:448-452.
- [83] Tranquillini W. The physiology of plants at high altitude. *Annual Review of Plant*

- Physiology, 1964, 15: 345–362.
- [84] Tranquillini W. *Physiological Ecology of the Alpine Tree Line*. Springer, Berlin, 1979.
- [85] Tryon P. R., Chapin F. S. III. Temperature control over root growth and root biomass in taiga forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 1983;13:827-833.
- [86] Tyree M. T., Ewers F. W. The hydraulic architecture of tree and other woody plants. *New Phytologist*, 1991, 119: 345-360.
- [87] Van den Honert T. H. Water transport in plants as a catenary process. *Discuss Faraday Soc*, 1948, 3:146-153.
- [88] Walther A, Linderholm H. W. A comparison of growing season indices for the Greater Baltic Area. *International Journal of Biometeorology*, 2006, 51(2): 107-118.
- [89] Wang Y. F., Li X. X., Dawadi B., et al. Phenological variation in height growth and needle unfolding of Smith fir along an altitudinal gradient on the southeastern Tibetan Plateau. *Trees*, 2012, DOI 10.1007/s00468-012-0793-5.
- [90] Wieser G, Tausz M. *Trees at their upper limit: treelife limitation at the alpine timberline*. Springer, Dordrecht, Netherlands, 2007.



## 发表文章情况

在地理学报上发表中文核心 1 篇