

雪松年内径向生长节律研究

吕庚鑫,徐军亮*,何存存,皇开源,李艺杰,张玉茹,魏龙鑫

(河南科技大学 园艺与植物保护学院,河南 洛阳 471023)

摘 要:研究树木年内径向生长规律(intra-annual radial growth)可以为树木生长对气候变化响应研究提供高分辨率基础数据。以雪松为研究对象,采用微树芯技术通过室内制作石蜡切片的方法观察雪松形成层和木质部细胞在生长季期间的活动过程,运用 Gompertz 函数模拟雪松径向生长的过程,探讨分析洛阳地区针叶树雪松树木年内径向生长节律,并结合气象数据,分析温度、降水量与年内径向生长的关系。结果表明:1)在生长季期间,形成层和扩大加厚期细胞活动呈现双峰分布,木质部细胞积累过程呈现“S”型曲线。2)通过 Gompertz 函数模拟雪松生长过程,发现在第 162 天,径向生长细胞个数和长度均出现最大值,分别为 1.15 个/d、36.7 $\mu\text{m}/\text{d}$ 。年内平均累计生长细胞个数达到 178.3 个,年内平均累计生长量达到 5 276.7 μm 。3)年内径向生长的进程受日均气温和日均降水量的共同影响,温度在生长季不同时期表现为不同的相关性,降水量在生长季期间表现为正相关。

关键词:雪松;形成层细胞;微树芯;气候变化;年内径向生长节律

中图分类号:S791.21 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2021)02-0186-07

Intra-annual Radial Growth Rhythm of *Cedrus deodara*

LÜ Geng-xin, XU Jun-liang*, HE Cun-cun, HUANG Kai-yuan, LI Yi-jie, ZHANG Yi-ru, WEI Long-xin

(College of Horticulture and Plant Protection, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, Henan, China)

Abstract: Studies on the intra-annual radial growth can provide high-resolution basic data for the understanding of the tree growth response to climate changes. In this study, living cedar (*Cedrus deodara*) trees growing in Luoyang were taken as the research objects. The micro tree core technology was adopted to collected samples, from which the paraffin sections were prepared. The cedar cambium and xylem cell activity processes during the growing season were observed. The process of radial growth was simulated by using Gompertz function. The annul radial growth rhythm of the cedar trees were analyzed. Combined with meteorological data, the relationships between annual radial growth and temperature&precipitation were analyzed. The results showed that 1) during the growth season, the cambium and the cell activity in the thickening phase showed bimodal distribution, and the accumulation process of xylem cells presented an S-shaped curve. 2) The simulation of growth process by Gompertz function revealed the maximum number (1.15/d) and length of radial growth cells (36.7 $\mu\text{m}/\text{d}$) at about the 162th day. The average number of cells growing in a year was 178.3, and the average number of cells grown in a year was 5 276.7 μm . 3) The radial growth process in a year was affected by the daily average temperature and the daily average precipitation. The temperature showed different correlations in different periods of the growing season, while the precipitation showed a positive correlation in the growing season. The results of this study can provide data support for further prediction of the growth trend of trees under global climate change.

收稿日期:2019-11-10 修回日期:2020-07-31
基金项目:国家自然科学基金(41801026、41401063);河南科技大学博士科研基金(4026-13480057);国家留学基金(201908410061)。
作者简介:吕庚鑫,硕士在读。研究方向:经济林学。E-mail:LV0623gx@126.com
*通信作者:徐军亮,博士,副教授。研究方向:树木水分生理生态。E-mail:xjl_790626@126.com

Key words: *Cedrus deodara*; cambium cell; microcores; climate change; intra-annual radial growth

年内径向生长节律^[1] (intra-annual radial growth) 是树木生长特性研究的主要内容,是一年内树木生长发育过程中受环境因子和自身生物学特性共同作用形成的规律。树干径向木质部生长的起止时间以及木质部细胞分化的持续时间决定了树木的年内生长状况,是理解树木生长复杂年动态的关键^[2]。因此,通过研究树木径向生长动态监测等工作,不仅可以了解树木生长的动态变化,揭示树木的生长活动规律,还可以为微树芯研究提供理论基础^[3]。

微树芯技术研究前景广泛。郭霞丽等^[4]研究明确了微树芯技术可以监测形成层细胞的动态变化,并且可以研究树木的初级生长和次级生长动态变化过程。S. Rossi 等^[5]认为通过微树芯技术对树木茎干采样,对树木的伤害小,样芯质量高。因此该技术近年来得到大多数国内外学者的认可^[4]。国内利用该技术监测树木形成层以及木质部的发育过程的研究尚处于起步阶段^[6]。现阶段微树芯技术被认为是监测树木径向生长动态比较可靠、有效的方法^[7]。目前关于树木年内径向生长的研究还存在着以下不足:1)研究区域不够广泛。大多国外研究集中在高山林线区域^[8],在国内中部地区采取此方法研究树木径向生长节律的研究还相对较少,主要在北方干旱半干旱地区利用径向生长测量仪的方法研究过树木径向生长监测^[9]。2)使用方法较为落后,误差较大。目前国内学者采用树木径向生长测量仪(dendrometer)连续性监测树木的径向生长的动态变化,并模拟其季节生长量^[10-12]。然而,树木径向生长测量仪直接测量的数据有一定的限制性,生长季初期的水分影响会覆盖径向生长信息,例如在生长季初期或生长季期间突然大规模降水,木质部细胞会吸水膨胀,茎干会明显增粗,干旱缺水时期细胞收缩,茎干增量会出现负值,不能准确直观的获取树木生长过程的重要生理时期节点,如形成层活动启动及停止时间,木质部细胞生长速率出现的准确时期等^[10,13-14]。3)以往研究都趋向于树木连续多年、多树种径向生长监测^[15-16],而忽视了年内径向生长的动态变化与气候因子内在关系。准确探究树木生长节律对气候变化的响应机制,需要在不同地区开展不同类似专题研究进行比较^[10]。针叶树被认为是适于进行树轮气候学分析的树种^[17]。相对来说,利用微树芯技术对暖温带地区针叶树进行年内径向生长动态变化监测的研究在国内较少,在整个生长季进行各阶段细胞动态变化的研究涉及更为缺乏,因此在温带地区开展针叶树种形成层活动规律及木质

部细胞分化的研究显得尤为必要。

本研究拟以暖温带常绿针叶树雪松(*Cedrus deodara*)为研究对象^[18],采用微型生长锥进行周期性取样,后期对雪松样芯进行石蜡切片制作^[19],获取形成层和木质部细胞活动的起止时间及生长速率等生长指标数据,利用 Compertz 生长模型,进行年内细胞增量曲线拟合^[20],研究雪松年内径向生长的变化规律,并进一步结合雪松生长年内气象数据,探讨气候因子对树木年内径向生长的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

河南科技大学校园位于河南省中部偏西(34°40′06″—34°41′02″N,112°26′02″—112°27′06″E),海拔 142 m,地处暖温带南缘向北亚热带过渡地带,属于半干旱半湿润区^[21]。年平均气温 14.8℃,历年平均年降水量 647 mm,试验地为褐土,地势平坦^[22]。

1.2 样品采集

采样时间为 2018 年 3 月至 2018 年 12 月,本试验对 3 棵雪松进行为期近 9 个月的连续监测,7~15 d 为一个采样周期。选取位于河南科技大学农科实验楼前用于行道树的雪松,选取其中 3 棵树干通直、无病虫害、无机械损伤、年龄、树高、胸径基本一致的雪松(表 1)。沿树皮向髓方向,用微型生长锥^[5](Trepfor;采样头长度 15 mm,采样头长度直径 1.9 mm),在胸径处钻取树芯,每次每棵树钻取 3~4 个样芯。采样后封存于装有 50%乙醇和甘油(丙三醇)混合溶液=1:1 的小瓶中,进行固定和软化,盖紧瓶塞,瓶内抽气真空,立即带回实验室避光,低温保存。共计采样 30 次,共采集微树芯约 300 个,完成室内石蜡切片 180 片。

表 1 样树雪松的基本特征

Table 1 Basic characteristics of <i>C. deodara</i> trees		
样树编号	树高/m	胸径/cm
1	11.85	18.25
2	12.25	20.50
3	12.15	20.50

1.3 样品处理

将处理好的微树芯放入全自动脱水机(型号 Leica ASP200S)中,依次用浓度为 50%、70%、90%、100%的乙醇梯度脱水,二甲苯和石蜡等药品使细胞透明和浸蜡。用自动石蜡包埋机(型号 Leica EG 1150H)进行包埋,采用轮转切片机(Leica RM 2235),在烘片机上 65℃烘干 15 min,之后用二甲苯

进行脱蜡,用 70%、95% 和 100% 的乙醇溶液复水,用 1% 番红水溶液和 0.5% 固绿 95% 乙醇溶液进行细胞染色,最后用中性树胶封片。用 Leica 显微镜 (Leica DM 2500) 分别在 5 倍镜和 10 倍镜下进行全片拍照。

1.4 数据处理

用 Image J 软件测量年内径向生长的长度,量 3 条求其平均值。观察并记录形成层细胞数量,扩大加厚期细胞数量和成熟期细胞数量。将记录到的 3 棵树的细胞数量和长度数据求平均,可以得到雪松累积径向生长的年均值序列。为了评估雪松茎干径向生长的动态,使用 Origin 2018 中包括的非线性回归程序,对每个位点的木质部细胞总数采用 Gompertz 函数建立生长模型^[23]。此外,通过对 Gompertz 函数的一阶求导可知生长季节的细胞生长速率。

Gompertz 函数模拟公式如下:

$$Y=Ae^{-e^{(-k(x-x_c))}}$$

(1)

式中,Y:径向生长木质部细胞累积量;k:内秉生长率;A:上渐近线;x:时间(年序日 DOY); x_c :最大增长速率出现的时间^[15]。

1.5 气象数据采集与处理

气候资料来自于中国气象科学数据共享网(<http://data.cma.cn>),记录时间间隔为 1 h,包括空气温度(TA)、降水量(P),气象数据用 Excel 记录保存并处理,采用 origin 2018 软件完成图表制作。

2 结果与分析

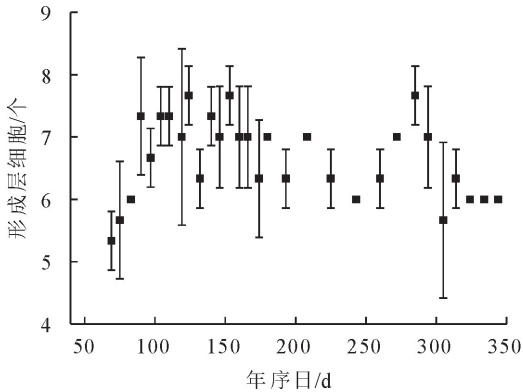
2.1 年内形成层细胞活动过程

结果显示,雪松在年内生长阶段,形成层细胞活动时间为 3 月中旬到 11 月中旬,持续时间为 239 d。4—10 月活动较为活跃,即第 97 天到第 305 天。在整个生长季期间其形成层活动呈现明显的双峰分布(图 1)。形成层细胞在 70 d 开始活动,4 月初期(97 d)至 5 月,形成层细胞持续增长,5 月份出现形成层活动双峰的第 1 个峰值(7~8 个)。7 月中旬至 9 月中旬,细胞数量有所减少。形成层活动双峰的第 2 个峰值出现在 9 月底至 10 月中旬(第 272~294 天)。之后形成层数量逐渐较少,到 11 月中旬恢复初始水平。这与肖生春等^[24]的研究结论相似。

2.2 年内木质部扩大加厚期细胞活动过程

根据结果显示,在生长季期间,扩大加厚期细胞活跃时间为 4 月初到 11 月初,即第 97 天到第 305 天,扩大加厚期细胞生长持续时间为 239 d,活动过程呈明显的双峰分布(图 3)。扩大加厚期细胞在

83 d 开始出现,3 月中旬(第 83 天)至 5 月上旬,细胞数量持续增长,5 月中下旬出现活动双峰的第 1 个峰值(17~18 个)。6 月至 7 月,细胞数量略微减少。扩大加厚期活动的第 2 个峰值出现在 8 月(第 208~243 天),之后扩大加厚期细胞数量逐渐减少,到 11 月中旬减少到 0 个。



注:年序日是指 day of the year 以 DOY 表示。

图 1 形成层细胞数量与年序日的关系

Fig. 1 Relationship between the number of cambium cells and Julian day and the schematic diagram

2.3 年内木质部成熟期细胞活动过程

成熟期细胞因细胞壁厚,故染色较深,呈现深紫色(图 4)。成熟期细胞的活动时间为 4 月中下旬到 11 月底(即第 104~324 天),活动持续时间约为 220 d,成熟期细胞数量的年生长动态变化呈现“S”型曲线(图 5、图 6)。成熟期的结束时间即为生长季的结束^[25]。完全停止生长时,监测到年内平均累积成熟细胞个数为 178.3 个。

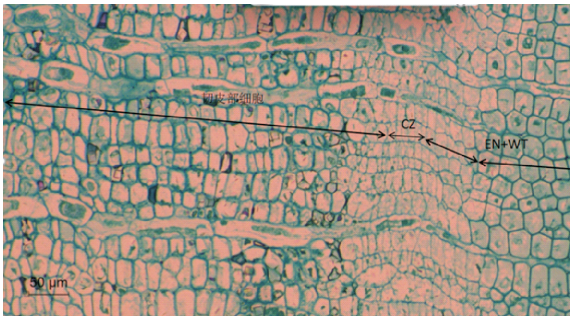
2.4 雪松径向生长过程模拟

利用 Gompertz 生长模型对雪松茎干径向变化进行拟合,拟合后表现为“S”型曲线(图 6)。径向累积生长量上限值为 5 276.7 μm ,累积径向细胞增量上限值 178.3 个。Gompertz 模型能较好体现雪松的年内径向累积生长动态变化^[11],拟合度达到了 98%。在 3 月中旬(即第 83 天)雪松径向生长开始,5—6 月,雪松进入快速生长时期(大约 60 d),随后 7—9 月径向生长速率变慢,直至 11 月停止。对 Gompertz 拟合方程进行求导,获得生长季雪松径向生长速率的拟合曲线(图 7),表现为单峰型曲线,峰值出现的时间为一年中的第 162 天(即 Gompertz 拟合方程拐点),雪松茎干径向日均生长最大速率为 36.7 $\mu\text{m}/\text{d}$,径向细胞增量最大速率为 1.15 个/d。

2.5 洛阳气象要素特征

由图 8 可知,洛阳地区的 2018 年的日均气温呈近似正态分布,在 6 月中旬至 8 月底期间温度达到

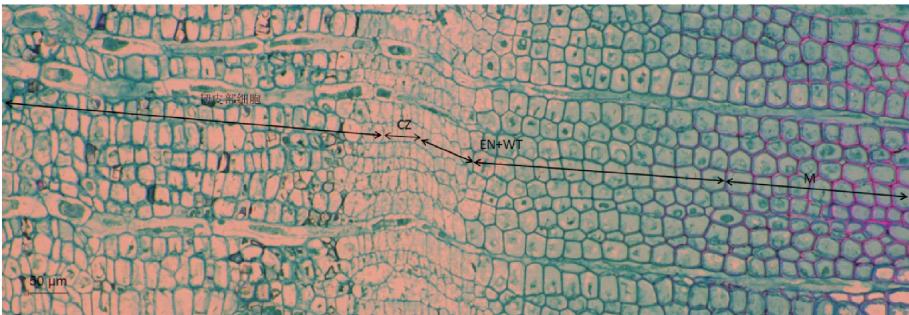
最高,日均气温在 25~30℃变化。洛阳地区的降水量主要集中在 6 月中旬至 7 月底(第 166~208 天)和 9 月中下旬(第 260~272 天)2 个时间段,第 1 阶段降雨持续时间 42 d,最大日均降雨量高达 50 mm,占全年降雨量的 54%。第 2 阶段持续降雨持续时间 12 d,最大日均降雨量高达 43.5 mm。3 月初(第 60 天)和 4 月中下旬(第 110±5 天)均有少量降雨。



注:CZ 表示形成层细胞。

图 2 雪松形成层部位

Fig. 2 Schematic diagram of cedar cambium position



注:EN 表示扩大期细胞,WT 表示加厚期细胞,M 代表成熟期细胞,比例尺长度为 50 μm。

图 4 雪松石蜡切片示意图

Fig. 4 Paraffin section of Cedar

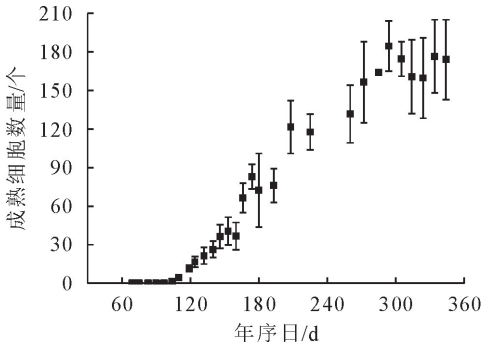


图 5 成熟期细胞数量与年序日的关系

Fig. 5 Relationship between the number of mature cells and DOY

研究表明,雪松茎干形成层的细胞和扩大加厚期的细胞数量在生长季期间呈现明显的双峰动态分布,双峰出现时间分别在 5 月和 8—9 月,生长季期间形成层和扩大加厚期细胞数量在 6~8 个和

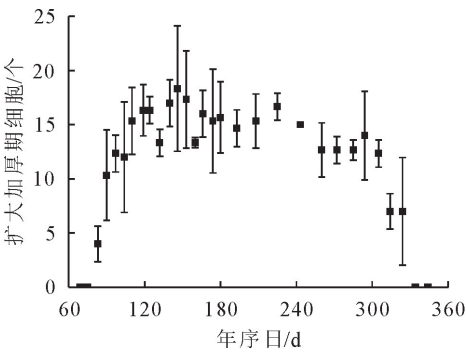


图 3 扩大期和加厚期细胞数量与年序日的关系

Fig. 3 Relationship between the number of cells in the enlargement and thickening stages and DOY

3 结论与讨论

3.1 结论

利用微树芯技术对洛阳地区的雪松年内径向生长过程进行了周期性监测,得出了雪松的年内径向生长规律。并结合当地气象资料,探讨了主要环境因子温度和降水量对年内径向生长的影响,得出如下结论。

12~18 个变化。形成层细胞和扩大加厚期细胞的数量变化是感受环境变化最敏感的指标。

通过 Gompertz 函数模拟雪松生长过程可知,雪松木质部生长活动主要发生在 3—11 月,木质化平均持续时间为 251 d,生长过程呈现“S”型曲线,生长过程完全符合“慢—快—慢”的生长规律^[26]。最大生长速率出现时间为 5 月底至 6 月初,平均最大生长速率为 1.15 个/d (36.7 μm/d),持续时间为 15~18 d。年内平均累积生长细胞个数为 178.3 个(年内平均累积径向生长长度为 5 276.7 μm)。

在生长季期间,不同生长阶段,洛阳地区雪松的径向生长受到温度和降水的共同影响,且降水影响更加明显,这种影响的滞后效应期约为 1 个月。早期(4—7 月)温度和降水对径向生长有促进作用,夏季高温时(6—8 月),高温抑制径向生长,降水促进

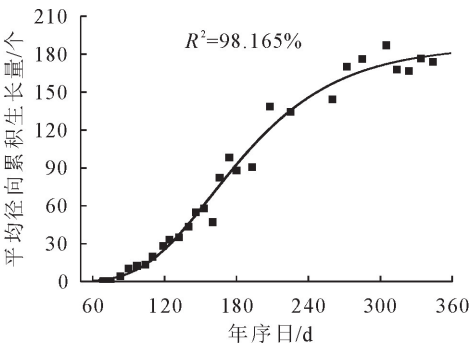


图6 Gompertz 函数模拟雪松年内径向生长变化

Fig. 6 The Gompertz function modeled curves of cumulative radial from one year of Cedar

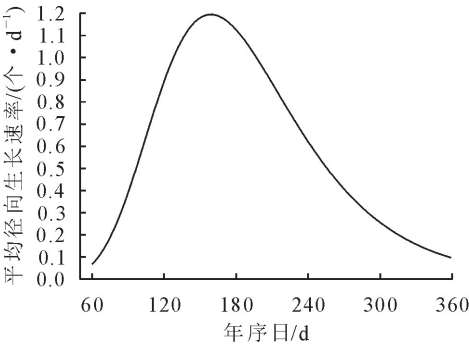


图7 Gompertz 函数模拟的雪松年内径向生长速率

Fig. 7 The Gompertz function modeled curves of radial growth rate from the year of Cedar

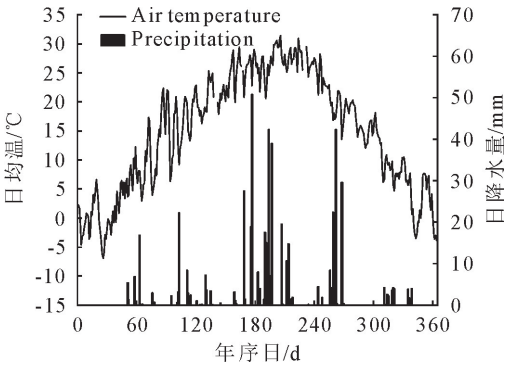


图8 洛阳气象站逐日平均气温和降水量(2018 年)

Fig. 8 Mean daily temperature and precipitation of Luoyang meteorological station (2018)

径向生长。

3.2 讨论

3.2.1 雪松年内径向生长细胞动态变化 雪松形成层细胞活动呈现双峰分布,细胞活动时期个数6~8个。峰值时间为5月和9月,峰值细胞个数为7~8个,活动时间持续时间239 d。木质部扩大加厚期细胞活动呈现双峰分布,在5月下旬和8月期间有最大值,分别为18.3个和15.6个。木质部成熟细胞活动呈现“S”型曲线^[24],活动持续时间为251 d。通过 Gompertz 函数模拟雪松生长过程,发现在第162天,径向生长细胞个数和长度均出现最大值,分别为1.15个/d,36.7 μm/d。年内平均累

计生长细胞个数达到178.3个,年内平均累计生长量达到5 276.7 μm。华北地区的华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)和白桦(*Betula platyphylla*)最大年生长量分别为0.41 cm和0.44 cm,与本研究结论基本一致^[27]。本研究发现暖温带地区雪松的最大径向生长速率出现的时间在6月11日,比梁尔源等^[28]的研究结论提前10 d。最大径向生长速率出现在年内日均最高气温之前^[29]。

3.2.2 温度对年内径向生长的影响 由年内径向生长细胞数量动态变化和年内日均气温进行分析可知(图1、图3、图8),雪松茎干径向生长经历了4个不同的阶段,主要体现在早期低温抑制,中期温度促进,后期高温抑制,末期低温抑制。与董满宇等^[11]的研究高山林线树种白杆(*Picea meyeri*)茎干径向生长结果(3个阶段)稍有不同,主要考虑是地域之间的差异,高海拔地区的年均气温较低,在夏季也未能达到影响形成层活动的高温临界点。崔克明等^[30]研究阔叶树杜仲也有类似结论,并认为第3阶段是形成层的生理休眠期。温度在生长季(3—11月)不同的时期对茎干径向生长的影响不同。这与田义超等^[31]的研究结果类似。洛阳地区雪松在早期(3月)温度占主导因素^[6],土壤低温限制树木根部对土壤养分和水分的吸收,进而影响径向生长进程^[32]。4—6月适宜的温度促进茎干径向快速生长^[11],7—8月夏季高温导致形成层和扩大加厚期细胞数量有所下降,呈负相关,径向生长速率减慢^[33]。说明洛阳的夏季持续高温一定程度上影响了雪松的年内径向生长:1)高温加速土壤水分蒸发,土壤含水量下降,造成水分胁迫,树木调节自身生长代谢水平,通过缓慢甚至停止生长以度过高温干旱的逆境。2)夏季高温会使土壤温度升高,高温抑制雪松根系生长甚至造成根系老化,根毛减少,吸水面积减小,吸水能力下降,树体整体水分供应不足,形成层细胞分裂受阻,数量有所下降,进而影响径向生长进程^[8]。3)夏季的持续高温使土壤升温,从而限制了树木的水分利用速率,树木在高温条件下通过蒸腾水分自身降温,因此树木的生长受到抑制。高温影响树木径向生长具有滞后效应,本研究发现高温对雪松的滞后期为1个月。这与张赞等^[34]的研究结论基本一致。

3.2.3 降水量对年内径向生长的影响 由年内径向生长细胞数量动态变化和年内日均降水量进行分析可知(图1、图3、图8),洛阳地区的雪松年内径向生长与降水量呈现明显的正相关,4月中下旬的短暂降水极大促进了径向生长的进程,降水提高了土壤含水量,促进根系快速吸水,促使形成层和扩大加厚期细胞数量出现了第1次峰值,表现为茎干径向

增长加快,这与 A. Turcotte 等^[35]的观测结果一致。当 6 月中旬降雨量增加时,平均气温虽然变化不大,但是降水缓解了高温脱水带来的干旱胁迫,充沛的雨水促进细胞膨胀增大和分裂,因此对径向生长具有明显的促进作用^[33,36-37]。同时也说明雪松的径向生长受到了水分的限制^[38]这与 B. Franco 等^[39]和曹受金等^[40]的研究结论一致。韩艳刚等^[41]研究认为 6 月份的大幅度降水对针叶树的径向生长有显著促进作用,与本研究结论基本一致。

参考文献:

[1] 张瑞波. 基于树轮的中亚西天山干湿变化研究[D]. 兰州:兰州大学,2017.

[2] 刘玉佳,顾卓欣,王晓春. 模拟气候变暖对东北兴安落叶松径向生长的影响[J]. 生态学报,2017,37(8):2684-2693.
LIU Y J, GU Z X, WANG X C. Impact of simulated climate warming on the radial growth of *Larix gmelinii* in northeast China[J]. Ecological Journal, 2017, 37(8):2684-2693. (in Chinese)

[3] 张雨,方克艳,周非飞,等. 福州马尾松年内晚材生长动态观测研究[J]. 亚热带资源与环境学报,2016,11(1):59-64.
ZHANG Y, FANG K Y, ZHOU F F, *et al.* A study on the inter-annual latewood growth of *Pinus massoniana* in Fuzhou [J]. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2016, 11(1):59-64. (in Chinese)

[4] 郭霞丽,余碧云,梁寒雪,等. 结合微树芯方法的树木生长生理生态学研究进展[J]. 植物生态学报,2017,41(7):795-804.
GUO X L, YU B Y, LIANG H X, *et al.* Advancement in studies of tree growth and ecophysiology incorporating micro-sampling approach [J]. Journal of Plant Ecology, 2017, 41(7):795-804. (in Chinese)

[5] ROSSI S, ANFODILLO T, MENARDI R. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems[J]. Iawa Journal, 2006, 27(1):89-97.

[6] 董满宇,江源,王明昌,等. 中国高山林线树木径向生长研究进展[J]. 北京师范大学学报:自然科学版,2017,53(6):698-704.
DONG M Y, JIANG Y, WANG M C, *et al.* Radial growth of trees in alpine timberline[J]. Journal of Beijing Normal University: Natural Science Edition, 2017, 53(6):698-704. (in Chinese)

[7] 路明. 祁连山东部不同针叶树种径向生长监测研究[D]. 兰州:兰州大学,2016.

[8] 董满宇,江源,王明昌,等. 芦芽山林线华北落叶松径向变化季节特征[J]. 生态学报,2012,32(23):7430-7439.
DONG M Y, JIANG Y, WANG M C, *et al.* Seasonal variations in the stems of *Larix principis-rupprechtii* at the treeline of the Luya mountains [J]. Ecological Journal, 2012, 32(23):7430-7439. (in Chinese)

[9] 牛豪阁. 祁连山东部三种针叶树径向生长动态对气候的响应[D]. 兰州:兰州大学,2018.

[10] 贺敏慧,杨保. 使用微树芯方法监测树木径向生长变化的研究综述[J]. 中国沙漠,2014,34(4):1133-1142.
HE M H, YANG B. A research overview in detecting tree ra-

dial growth using the microcoring method [J]. China Desert, 2014, 34(4):1133-1142. (in Chinese)

[11] 董满宇,江源,杨浩春,等. 芦芽山林线白杆生长季径向生长动态[J]. 植物生态学报,2012,36(9):956-964.
DONG M Y, JIANG Y, YANG H C, *et al.* Dynamics of stem radial growth of *Picea meyeri* during the growing season at the treeline of Luya mountain, China [J]. The Plant Ecology Report, 2012, 36(9):956-964. (in Chinese)

[12] DESLAURIERS A, ROSSI S, TURCOTTE A, *et al.* A three-step procedure in SAS to analyze the time series from automatic dendrometers[J]. Dendrochronologia, 2011, 29(3):151-161.

[13] ROSSI S, ANFODILLO T, ĆUFAR, *et al.* Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere (Article) [J]. Global Change Biology, 2016, 22(11):3804-3813.

[14] 谭红朝,李秧秧. 树干直径变化与其水分传输和贮存关系研究进展[J]. 西北林学院学报,2007,22(6):51-55.
TAN H C, LI Y Y. Advance in tree stem diameter changes and its relationship to water transport and water storage [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2007, 22(6):51-55. (in Chinese)

[15] 牛豪阁,张芬,于爱灵,等. 祁连山东部青杆年内径向生长动态对气候的响应[J]. 生态学报,2018,38(20):7412-7420.
NIU H G, ZHANG F, YU A L, *et al.* Intra-annual stem radial growth dynamics of *Picea wilsonii* in response to climate in the eastern Qilian Mountains [J]. Ecological Journal 2018, 38(20):7412-7420. (in Chinese)

[16] 詹思敏,王可逸,张凌楠,等. 祁连山东部不同树种径向生长对气候因子的响应[J]. 生态学杂志,2019,38(7):2007-2014.
ZHAN S M, WANG K Y, ZHANG L N, *et al.* Species-specific growth responses to climatic factors in the eastern Qilian Mountains [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(7):2007-2014. (in Chinese)

[17] 吴普,王丽丽,黄磊. 五个中国特有针叶树种树轮宽度对气候变化的敏感性[J]. 地理研究,2006,25(1):43-52.
WU P, WANG L L, HUANG L. A preliminary study on the tree-ring sensitivity to climate change of five endemic conifer species in China [J]. Geographical Research, 2006, 25(1):43-52. (in Chinese)

[18] 高智辉,王云果,韩丽,等. 雪松枝枯病病原和生物学特性研究[J]. 西北林学院学报,2005,20(3):127-130.
GAO Z H, WANG Y G, HAN L, *et al.* Morphological and biological characteristics of the pathogen of *Cedar* branch-withering [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2005, 20(3):127-130. (in Chinese)

[19] 张军周,勾晓华,赵志千,等. 树轮生态研究中微树芯石蜡切片制作的方法探讨[J]. 植物生态学报,2013,37(10):972-977.
ZHANG J Z, GOU X H, ZHAO Z Q, *et al.* Improved method of obtaining micro-core paraffin sections in dendroecological research [J]. Journal of Plant Ecology, 2013, 37(10):972-977. (in Chinese)

[20] 刘坤,曹林,周春国. 苏南丘陵马尾松天然林与人工林生长规律比较[J]. 中南林业科技大学学报,2015,35(2):44-48.
LIU K, CAO L, ZHOU C G. Comparisons of growth law of *Pinus massoniana* natural forest and plantation in hilly region of

Southern Jiangsu Province [J]. Journal of Central South University of Forestry and Technology, 2015, 35(2): 44-48. (in Chinese)

[21] 刘德鸿, 王发园, 周文利, 等. 洛阳市不同功能区道路灰尘重金属污染及潜在生态风险[J]. 环境科学, 2012, 33(1): 253-259. LIU D H, WANG F Y, ZHOU W L, *et al.* Heavy metal pollution in street dusts from different functional zones of Luoyang city and its potential ecological risk [J]. Environmental Science, 2012, 33(1): 253-259. (in Chinese)

[22] 张俊洁, 高宾永, 雪原, 等. 近 46 年洛阳地区气候变化特征分析[J]. 气象与环境科学, 2008, 31(Supp. 1): 138-141. ZHANG J J, GAO B Y, XUE Y, *et al.* Analysis of characteristics of climate change over last 46 years in Luoyang [J]. Meteorological and Environmental Sciences, 2008, 31(Supp. 1): 138-141. (in Chinese)

[23] JIANG Y, ZHANG Y, GUO Y, *et al.* Intra-annual xylem growth of *Larix principis-rupprechtii* at its upper and lower distribution limits on the Luyashan mountain in North-Central China[J]. Forests, 2015, 6(12): 3809-3827.

[24] 肖生春, 肖洪浪, 彭小梅. 黑河下游胡杨季节尺度径向生长变化研究[J]. 冰川冻土, 2012, 34(3): 706-712. XIAO S C, XIAO H L, PENG X M. Study of seasonal stem radial growth of *Populus euphratica* in the lower reaches of the Heihe river [J]. Journal of Glacial Permafrost, 2012, 34(3): 706-712. (in Chinese)

[25] 宋春桥, 游松财, 柯灵红, 等. 藏北高原典型植被样区物候变化及其对气候变化的响应[J]. 生态学报, 2012, 32(4): 41-51. SONG C Q, YOU S C, KE L H, *et al.* Phenological variation of typical vegetation types in Northern Tibet and its response to climate changes[J]. Journal of Ecology, 2012, 32(4): 41-51. (in Chinese)

[26] 方月梅. 不同繁殖方式造林对坝上杨树生长的影响[D]. 保定: 河北农业大学, 2013.

[27] 王冬至, 弥宏卓, 张冬燕, 等. 塞罕坝华北落叶松—白桦针阔混交林胸径年生长量预测[J]. 西北林学院学报, 2017, 32(3): 1-6. WANG D Z, MI H Z, ZHANG D Y, *et al.* Prediction of the diameter annual radial growth of *Larix principis-rupprechtii* and *Betula platyphylla* mixed forest in Saihanba [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2017, 32(4): 41-51. (in Chinese)

[28] LI X, LIANG E, GRIAR J. Age dependence of xylogenesis and its climatic sensitivity in Smith fir on the Southeastern Tibetan Plateau[J]. Tree Physiology, 2013, 33(1): 48-56.

[29] 李兴欢, 刘瑞鹏, 毛子军, 等. 小兴安岭红松日径向变化及其对气象因子的响应[J]. 生态学报, 2014, 34(7): 1635-1644. LI X H, LIU R P, MAO Z J, *et al.* Daily stem radial variation of *Pinus koraiensis* and its response to meteorological parameters in Xiaoxing'an mountain [J]. Journal of Ecology, 2014, 34(7): 1635-1644. (in Chinese)

[30] 崔克明, 罗立新. 杜仲形成层的活动式样[J]. 西北林学院学报, 1996, 11(2): 1-9. CUI K M, LUO L X. Pattern cambial activity in *Eucommia ulmoides* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 1996, 11(2): 1-9. (in Chinese)

[31] 田义超, 梁铭忠. 北部湾沿海地区植被覆盖对气温和降水的旬响应特征[J]. 自然资源学报, 2016, 31(3): 488-502. TIAN Y C, LIANG M Z. The NDVI characteristics of vegetation and its ten-day response to temperature and precipitation in beibu gulf coastal region [J]. Chinese Journal of Natural Resources, 2016, 31(3): 488-502. (in Chinese)

[32] KÖRNER C. Are-assessment of high elevation treeline positions and their explanation[J]. Oecologia, 1998, 115(4): 445-459.

[33] 李卉, 詹思敏, 冉依林, 等. 祁连山中部不同树龄及不同生长率青海云杉径向生长对气候的响应[J]. 首都师范大学学报: 自然科学版, 2020, 41(1): 53-61. LI H, ZHAN S M, RAN Y L, *et al.* The climate response of radial growth of *Picea crassifolia* with different ages and different initial growth rates in the middle of Qilian Mountains [J]. Journal of Capital Normal University: Natural Science Edition, 2020, 41(1): 53-61. (in Chinese)

[34] 张骞, 尹定财, 张卫国, 等. 普达措国家公园 2 个针叶树种径向生长对温度和降水的响应[J]. 生态学报, 2018, 38(15): 5383-5392. ZHANG Y, YIN D C, ZHANG W G, *et al.* Response of radial growth of two conifers to temperature and precipitation in Potatso National Park, Southwest China [J]. Journal of Ecology, 2018, 38(15): 5383-5392. (in Chinese)

[35] TURCOTTE A, MORIN H, KRAUSE C, *et al.* The timing of spring rehydration and its relation with the onset of wood formation in black spruce [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2009, 149(9): 1403-1409.

[36] TIAN Q, HE Z, XIAO S, *et al.* Response of stem radial growth of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) to environmental factors in the Qilian Mountains of China [J]. Dendrochronologia, 2017, 44(1): 76-83.

[37] URRUTIA-JALABERT R, ROSSI S, DESLAURIERS A, *et al.* Environmental correlates of stem radius change in the endangered *Fitzroya cupressoides* forests of Southern China [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, 200(15): 209-221.

[38] 陈彬杭, 温晓示, 张树斌, 等. 吉林北部山区长白落叶松林径向生长对气候干暖化的响应[J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(12): 18-26. CHEN B H, WEN X S, ZHANG S B, *et al.* Growth responses of *Larix olgensis* forests to climatic drying-warming trend in the northern mountainous region of Jilin Province, Northeastern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018, 40(12): 18-26. (in Chinese)

[39] FRANCO B, PETER H. Using automated point dendrometers to analyze tropical treeline stem growth at nevado de colima, Mexico [J]. Sensors, 2010, 10(6): 5827-5844.

[40] 曹受金, 曹福祥, 祁承经, 等. 气候变化对树轮异常结构的影响及应用研究进展[J]. 生态环境学报, 2010, 19(2): 494-498. CAO S J, CAO F X, QI C J, *et al.* Advances in research on the relationships between climatic change and pathological tree-rings structures [J]. Journal of Ecological Environment, 2010, 19(2): 494-498. (in Chinese)

[41] 韩艳刚, 周旺明, 齐麟, 等. 长白山树木径向生长对气候因子的响应[J]. 应用生态学报, 2019, 30(5): 1513-1520. HAN Y G, ZHOU W M, QI L, *et al.* Tree radial growth-climate relationship in Changbai Mountain, Northeast China [J]. Journal of Applied Ecology, 2019, 30(5): 1513-1520. (in Chinese)