

文章编号: 1008 - 2786 - (2017) 5 - 622 - 07

DOI: 10. 16089/j. cnki. 1008 - 2786. 000260

贡嘎山高山林线动态与生理形成机制

朱万泽¹ 冉 飞¹ 李迈和² 王文志¹ 贾 敏^{1,3}

(1. 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所 四川 成都 610041;

2. 瑞士联邦林业、雪和景观研究院; 3. 中国科学院大学 北京 100049)

摘 要: 作为典型的生态交错带,高山林线因其特殊的结构、功能及对气候变化的高度敏感性,已成为全球气候变化研究的热点之一。本文分析了贡嘎山高山林线动态,林线峨眉冷杉径向生长与气候变化的关系;基于贡嘎山地区现有的峨眉冷杉、川西云杉、川滇高山栎 3 个林线树种非结构碳水化合物(NSC) 测定,探讨了贡嘎山高山林线形成生理机制,贡嘎山地区林线树木可能遭受冬季碳限制,“碳源与碳汇”的平衡关系影响高山林线的位置与分布,生长在高山恶劣环境条件下林线树种的发育和幸存,不仅依赖于最小需求的 NSC 浓度,而且要求冬季高于 3 的可溶性糖:淀粉比率,以成功越冬和维持其正碳平衡;指出了今后应重点关注气候变化背景下区域尺度高山林线动态长期观测与模拟、高山林线树木对极端环境的生理生态适应机制、高山林线森林植被碳源-汇关系的长期监测等研究。

关键词: 高山林线动态;非结构碳水化合物;碳限制;全球变化;贡嘎山

中图分类号: Q948

文献标志码: A

作为典型的生态过渡带,高山林线因其特殊的结构、功能及对气候变化的高度敏感性,已成为全球气候变化研究的热点之一。高山林线格局与动态、高山林线形成机制、林线树种的生理生态、高山林线对全球变化的响应等受到广泛关注^[1-4]。川西、滇西北和藏东南为我国高山亚高山的连片、集中分布区,也是世界上最高的林线分布区域和气候变化最为明显的区域之一^[5]。贡嘎山位于青藏高原东缘,地处四川盆地与青藏高原的过渡带。作为横断山脉最高峰,贡嘎山拥有青藏高原东缘最完整的垂直植被带谱,为开展高山林线研究提供了理想的场所,并成为我国高山林线研究关注的重要区域^[6]。本文分析了贡嘎山高山林线动态及其与气候变化的关系,综述了中国科学院贡嘎山高山生态系统观测试验站在高山林线形成生理机制的研究成果,并展望

今后的研究趋向。

1 贡嘎山高山林线动态及其与气候变化的关系

1.1 贡嘎山高山林线动态

林线位置变化作为林线响应气候变化的重要指标,在温度升高条件下,理论上林线位置将向高海拔迁移。大量研究表明气候变暖会导致林线向上扩张,植被带上移^[6-8],如云南白马雪山长苞冷杉(*Abies georgei*) 样方调查和树木年轮学的结果发现林线以每十年 11 m 的速率向高海拔迁移^[9]。但同时有研究发现气候变暖后林线无明显变化^[10,11],或者其变化不是由气候变暖引起的^[12,13]。贡嘎山雅家埂阴坡和阳坡 6 个样方调查表明,在过去 100 多

收稿日期(Received date): 2017 - 06 - 22; 改回日期(Accepted date): 2017 - 09 - 25

基金项目(Foundation item): 国家重点研发计划课题(2017YFC0505104); 中国科学院成都山地所“135 方向性项目(SDS - 135 - 1707)”

[National Key R&D Program of China(2017YFC0505104); the 135 Strategic Program of Institute of Mountain Hazards and Environment, CAS (SDS - 135 - 1707)]

作者简介(Biography): 朱万泽(1965 -) 男,研究员,四川大竹人,主要从事森林生态研究[Zhu Wanze(1965 -), male, Professor, born in Dazhu, Sichuan Province, research on forest ecology]E-mail: wzzhu@imde. ac. cn, Tel: 028 - 85238814

年的时间里,峨眉冷杉(*A. fabri*)林线位置基本保持稳定^[14]。Liang等(2011)也表明,在过去200多年期间,位于藏东南的色季拉山急尖长苞冷杉(*A. georgei* var. *smithii*)林线位置也没有显著迁移^[11],暗示高山林线位置与温度升高并不呈简单的线性关系。作为一条重要生态界限,高山林线是长时间气候变化和多因素综合作用的结果,林线位置可能会滞后于气候变暖,干扰等离散极端事件可能显著影响当前林线位置和群落结构。在气候变暖背景下,干扰可影响林线向上爬升的时空过程^[13]。

尽管有研究报道林线附近幼树更新在最近几十年有所减少^[15,16],但是,相比于林线位置的变化,越来越多的研究证实了林线树种种群密度响应气候变暖更为快速和敏感^[11],尤其是在最近100年的时间尺度上,林线海拔位置的变化有可能不是很明显,但林线树木密度却有显著地增加^[16,17]。在近50年,贡嘎山雅家埂阴阳坡林线附近峨眉冷杉种群密度呈显著升高趋势^[13],随着气候变暖,高山林线种群密度增加的现象在西南高山林线较为普遍^[11,14,1]。

1.2 贡嘎山林线树木径向生长及其与气候变暖的关系

高山林线树轮宽度响应温度变化敏感,利用树轮宽度重建温度变化,可为认识和理解区域历史气候变化提供重要资料,弥补高山区域气象资料的缺乏。林线处树轮宽度主要反映夏季最低温度的变化,基于此重建过去两百年多年的温度变化表明,西南地区自1820s以来温度持续升高^[18]。川西高山林线一般降水充足,低温成为限制林线树种径向生长的最主要气候因子。气候变暖可缓解低温对树木生长的限制,因此升温将加速林线树木个体径向生长。贡嘎山东坡峨眉冷杉林带上限和下限树轮宽度年表对比表明,自1980s中期以来,峨眉冷杉海拔分布上限(林线,海拔3700m)树木径向生长呈增加趋势,而海拔分布下限(海拔2700m)近60年来树木径向生长呈显著下降趋势(图1),生长季温度与林线树木径向生长呈显著正相关关系,而与海拔分布下限树木径向生长呈显著负相关关系,暗示温度升高对于贡嘎山地区高山林线树木径向生长的影响要大于低海拔区域。

2 贡嘎山高山林线形成的生理机理

林线形成的生理机制是当前高山林线研究的热

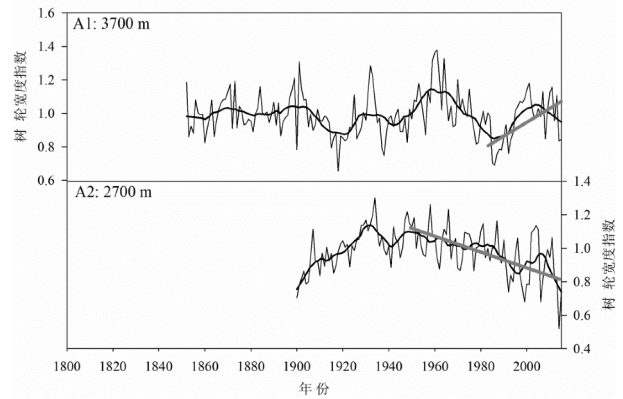


图1 贡嘎山东坡峨眉冷杉森林上限(A1)和下限(A2)树轮宽度年表

Fig. 1 The tree-ring width chronology of *Abies fabri* at the upper and lower elevational limit in the eastern slope of Gongga Mt.

点,也是预测气候变化背景下林线动态的关键所在^[19,20]。低温究竟是限制碳吸收(source limit)还是限制碳分配(sink limit)还存在较大的争议,并成为当前国际上林线形成生理机理研究的两大主流。碳(源)限制假说(carbon limitation)认为,由于低温、干旱、生长期短及其它环境胁迫因子,植物光合效率下降,光合固碳难以平衡呼吸碳损失,没有足够的正的碳收支维持林线树木的最小生长,使高海拔地区树木长期处于“碳饥饿”状态,碳吸收与碳消耗关系的失调限制了树木的生长及分布,导致林线的形成^[21,22]。生长限制假说(即碳汇限制)(growth limitation)认为,高山植物普遍存在高光合生产能力,生长季节碳水化合物不是限制林木生长,因而高海拔树木处于“碳过剩”而不是“碳饥饿”状态^[20],低温并没有限制高海拔植物的碳吸收和生长,而是限制了光合产物分配(sink limit),低温下碳水化合物不足引起树木不能耐寒,从而导致高山林线的形成。

植物体内非结构性碳水化合物(NSC)可反应植物长期碳供应与碳消耗间的关系,被用来评估高山林线植物碳平衡状态^[20]。通过测定林线植物NSC含量随海拔变化模式,可评估从低海拔到高海拔植物的碳积累过程^[20]。如果随着海拔的升高树木遭受到碳限制,那么接近林线树木NSC浓度降低(source limitation);相反,如果林线树木组织形成受到限制(sink limitation),那么随着海拔的升高其NSC浓度增加,因为树木生长对碳的需求减少。为探索贡嘎山高山林线形成的生理机理解释,贡嘎山站李迈和等^[23,24]和朱万泽等^[25,26]以贡嘎山地区(海

螺沟、康定河流域) 2 个针叶林线树种-峨眉冷杉、川西云杉(*Picea likiangensis* var. *balfouriana*) 和贡嘎山地区(折多山) 一个阔叶林线树种-川滇高山栎(*Quercus semicarpifolia*) 为对象,通过测定不同海拔、不同组织、不同季节 NSC 含量,探讨了贡嘎山地区高山林线形成的生理机理。

2.1 峨眉冷杉和川西云杉

李迈和等^[23 24]对贡嘎山峨眉冷杉和川西云杉 2 个林线树种的测定表明,除 7 月(生长季) 碳汇组织(细根、干边材) 外,林线川西云杉和峨眉冷杉树木组织 N 含量均显著高于低海拔树木,表明林线树木的生长和发育没有遭受 N 限制。然而,NSC 与林线的关系较为复杂,康定河流域川西云杉林线形成可能在冬季和夏季遭受生理碳限制;相反,生长在同一流域林线上的峨眉冷杉却不支持“碳限制假说”。而海螺沟林线树种-峨眉冷杉似乎遭受到冬季碳短缺(表 1)。由于光合同化产物的不足而导致的碳限制假说长期以来被认为可以解释全球尺度高海拔或高纬度林线形成的生理机制^[21]。碳限制假说可能低估了碳汇活动对碳平衡的影响,但碳汇或碳转移遭受限制,导致叶片碳水化合物的积累,引起光合作用的反馈抑制^[20 27 28],即生长限制或碳汇限制,峨

眉冷杉和川西云杉林线树种没有发现生长限制的一致证据。在单个树种或林线水平,生长在林线的树木组织未表现出一致的较低海拔同树种低的 NSC 浓度,因此,没有一致的证据表明林线树木遭受碳限制。但是综合 3 个林线位置测定结果表明,对于康定流域和海螺沟两个研究区域的川西云杉和峨眉冷杉两个林线树种,生长在林线的树木组织冬季 NSC 浓度显著低于生长在低海拔的同种树木,林线树木可能遭受冬季碳限制(表 1)。无论在 4 月还是在 7 月,林线树木碳源组织(针叶) NSC 浓度均显著低于低海拔的同种树木,而碳汇组织没有显著差异。因此,冬季碳限制可能是由于林线树木冬季碳源活性受限而导致的。但是,林线树木没有遭受整个冬季总的 NSC 或其成分的耗尽。另一方面,树木 NSC 浓度与不同树种、研究地有关,树木的碳源和碳汇能力影响其组织 NSC 浓度和碳平衡。因此,生长在高山恶劣环境条件下林线树种的发育和幸存,不仅依赖于最小需求的 NSC 浓度,而且要求冬季高于 3 的可溶性糖:淀粉比率,以成功越冬和平衡碳源-汇关系,维持其正碳平衡。林线和低海拔树木在 4 月具有相似的源-汇 NSC 比率(SSR-NSC),但是在 7 月林线树木的 SSR-NSC 比率(2.8) 低于低海拔树木(3.4)(表 1)。

表 1 树木 NSC 含量、碳源-碳汇组织 NSC 含量比率(SSR-NSC) 和可溶性糖与淀粉浓度的比率

Tab.1 NSC Concentrations, source - sink ratio of NSC, and concentration ratios of total soluble sugars to starch in the timberline trees

| 地点 | NSC | | 碳源组织 (针叶) | | 碳汇组织 (细根、干边材) | | 碳源-碳汇组织 NSC 含量比率(SSR-NSC) | | 可溶性糖与淀粉 浓度的比率 | |
|--|--------|--------|--------------|--------|------------------|------|------------------------------|-----|------------------|-----|
| | 4 月 | 7 月 | 4 月 | 7 月 | 4 月 | 7 月 | 4 月 | 7 月 | 4 月 | 7 月 |
| 康定河流域: 川西云杉(<i>Picea balfouriana</i>) 海拔 3400 ~ 3800 m(林线) | | | | | | | | | | |
| 3800 m | 11.67 | 12.46 | 15 | 16.09 | 6.68 | 7.01 | 2.2 | 2.3 | 2.8 | 2.1 |
| 3400 m | 14.14 | 15.74 | 18.4 | 21.39 | 7.74 | 7.27 | 2.4 | 2.9 | 1.6 | 1.1 |
| <i>p</i> | <0.001 | <0.001 | <0.001 | <0.001 | 0.07 | 0.84 | | | | |
| 康定河流域: 峨眉冷杉(<i>Abies fabri</i>) 海拔 3300 ~ 3750 m(林线) | | | | | | | | | | |
| 3750 m | 13.82 | 15.06 | 19.36 | 19.85 | 5.52 | 7.87 | 3.5 | 2.5 | 3.5 | 2 |
| 3300 m | 12.63 | 13.79 | 17.58 | 18.37 | 5.21 | 6.93 | 3.4 | 2.7 | 2.1 | 2.4 |
| <i>p</i> | 0.06 | 0.07 | 0.06 | 0.048 | 0.68 | 0.48 | | | | |
| 海螺沟: 峨眉冷杉 海拔 2750 ~ 3670 m(林线) | | | | | | | | | | |
| 3670 m | 18.6 | 16.58 | 25.37 | 23.52 | 8.43 | 6.16 | 3 | 3.8 | 3 | 4 |
| 2750 m | 18.89 | 15.89 | 26.65 | 22.68 | 8.81 | 5.32 | 3 | 4.3 | 3.1 | 5.9 |
| <i>p</i> | 0.96 | 2.01 | 0.029 | 0.47 | 0.54 | 0.07 | | | | |
| 以上 3 个林线树木平均 | | | | | | | | | | |
| 林线 | 14.7 | 14.7 | 19.91 | 19.82 | 6.88 | 7.02 | 2.9 | 2.8 | 2.7 | 1.3 |
| 低海拔 | 15.43 | 14.91 | 20.88 | 20.81 | 7.25 | 6.06 | 2.9 | 3.4 | 1.5 | 2.4 |
| <i>p</i> | 6.8 | 0.31 | 0.018 | 0.049 | 0.29 | 0.15 | | | | |

注: 根据 Li et al. (2008) ^[23 24] 整理

2.2 川滇高山栎

根据 Zhu 等^[25, 26] 分析表明, 海拔对川滇高山栎组织 NSC 及其构成的影响取决于季节。海拔对 NSC 浓度的显著影响主要发生在休眠季, 而不是在生长季。在生长季, 同低海拔相比, 生长在海拔上限的川滇高山栎灌丛组织 NSC 浓度水平没有显著差异。相似地, Hoch 和 Körner^[29], Shi 等^[30, 31] 表明, 在夏季, 林线树木可移动碳水化合物含量未发现没有任何不足, 林线树木在光合作用期间没有碳限制, 但是他们的研究没有分析冬季树木的 NSC 状况。在冬季, 随海拔的升高, 川滇高山栎叶片和枝条 NSC 呈增加趋势, 而干和根系 NSC 呈降低趋势。Shi 等^[30] 也发现, 在生长季末, 4 种木本植物根系 NSC 浓度随着海拔增加到分布上限而逐渐降低。Genet 等^[32] 发现, 在生长季节, 生长在西藏色季拉山林线 (4330 m a. s. l.) 的长苞冷杉 (*A. georgei*) 根系较低海拔区域 (3480 m a. s. l.) 具有显著低的 NSC 浓度。因此, 生长在海拔上限的川滇高山栎干和根系在冬季可能遭受到显著的 NSC 不足, 暗示植物碳汇组织 (干和根系) 冬季碳储存对于生长在海拔上限植物冬季生存的重要性。

除海拔影响的季节性外, 海拔对 NSC 及其构成的影响与植物组织有关。海拔对川滇高山栎叶片和枝条可溶糖含量有显著影响, 但对干和根系没有; 干和根系淀粉含量受海拔的显著影响, 但叶片和枝条不受其影响。碳源和碳汇组织影响树木水平的碳平衡^[33]。生长在恶劣环境的植物能储存较多 NSC, 主要用于提高其生存率, 而不是用于生长^[34]。高山栎灌丛高度随海拔的下降似乎不是由于生长季的碳限制引起的, 而是由于高海拔短的生长季, 因为生长季组织 NSC 浓度并没有随海拔的升高而降低^[25]。Bansal 和 Germino^[33] 也观测到生长在海拔上限的 *Abies lasiocarpa* 树木在呼吸作用较弱时, 其地上组织

具有较高的 NSC 浓度。Reader^[35] 和 Chapin 等^[36] 认为, 在冬季常绿植物不会将叶片资源储存运输到干和根, 而是原地保留在叶片, 这可能就是川滇高山栎和其它研究中常绿植物干和根系 NSC 浓度随着海拔的升高而降低的重要原因^[31, 32]。

树木个体水平的 NSC 储量大小可用于回答高山林线树木是否生理上遭受到碳限制, 因为林线树木可依靠组织积累更多的 NSC, 以补偿其植物个体的减小^[37, 38]。随着海拔的增加, 灌丛高度和生物量而显著减少, 叶片和枝条 NSC 含量增加, 干和根 NSC 含量降低 (表 2), 因此, 植物 NSC 储量随着海拔而显著减少。但是, NSC 浓度和 NSC 储量的减少并不暗示生长在海拔上限植物可移动碳水化合物的完全消耗。

可溶性糖与淀粉的比率可帮助理解林线形成。川滇高山栎冬季植物组织平均可溶性糖: 淀粉比分别为: 2.78 (海拔 3000 m)、3.25 (海拔 3500 m)、3.72 (海拔 3950 m), 而在夏季分别下降为: 1.14 (海拔 3000 m)、1.34 (海拔 3500 m)、1.56 (海拔 3950 m) (表 2)。

2.3 贡嘎山高山林线形成的生理机理

目前尚没有一致的证据证实林线树种是遭受碳限制还是生长限制^[27, 39]。使用 NSC 作为指示剂, Hoch 和 Körner (2003) 发现, 生长在瑞士阿尔卑斯山、瑞典北部和墨西哥高山林线的松属 3 个树种 (*Pinus cembra*, *P. sylvestris*, *P. hartwegii*) NSC 浓度较生长在低海拔的同种树木高^[29]。然而, Richardson (2004) 观测到生长在美国东北部高山林线的 *Picea rubens* 和 *Abies balsamea* 遭受到显著的碳限制^[40]。相似地, Cavieres 等 (2000) 发现生长在 Venezuelan Andes 的热带林线树种 *Espeletia nerifolia* 遭受碳限制^[56], 但是生长在同一地点的 *Podocarpus Oleifolius* 树种没有遭受碳限制^[41]。Susiluoto 等

表 2 川滇高山栎 NSC 含量、碳源-碳汇组织 NSC 含量比率 (SSR-NSC) 和可溶性糖与淀粉浓度的比率

Tab. 2 NSC Concentrations, source - sink ratio of NSC, and concentration ratios of total soluble sugars to starch in *Quercus semicarpifolia* shrubs

| 海拔 (m) | 生长季 | | 碳源组织 (叶片、枝条) | | 碳汇组织 (根系、干) | | 碳源-碳汇组织 NSC 含 量比率 (SSR-NSC) | | 可溶性糖与淀 粉浓度的比率 | |
|--------|-------|-------|-----------------|-------|----------------|------|--------------------------------|------|------------------|------|
| | 生长季 | 冬季 | 生长季 | 冬季 | 生长季 | 冬季 | 生长季 | 冬季 | 生长季 | 冬季 |
| | 3000 | 10.11 | 12.33 | 8.56 | 10.71 | 5.25 | 6.36 | 1.63 | 1.68 | 1.14 |
| 3500 | 10.43 | 12.09 | 9.21 | 11.44 | 5.37 | 6.13 | 1.72 | 1.87 | 1.34 | 3.25 |
| 3950 | 10.49 | 11.95 | 9.46 | 12.17 | 5.37 | 5.95 | 1.76 | 2.05 | 1.56 | 3.72 |

注: 根据 Zhu 等^[25] 整理

(2010) 也报道了在当前气候条件下,芬兰东部 Lapland 的林线树种(*Pinus sylvestris*) 的生长遭受碳源限制^[42]。然而,与低海拔相比,Hoch 等(2002)^[43]和 Shi 等^[16,17]并没有发现生长季高山林线树木 NSC 浓度有所降低,建议高山林线形成的生长限制假说^[30,31,43-45],而 Johnson 等(2004)认为,生长在高海拔地区的植物保持较大的碳储量是提高胁迫环境下生存能力的一种生理适应策略^[46]。但是他们的研究没有包括冬季碳水化合物含量。

基于贡嘎山地区峨眉冷杉、川西云杉、川滇高山栎 3 个林线树种不同海拔、不同组织、不同季节 NSC 含量的测定表明,在生长季,生长在林线的峨眉冷杉、川滇高山栎 NSC 含量高于低海拔,而林线川西云杉 NSC 含量低于低海拔,没有发现一致的证据表明林线树木遭受碳限制。但是综合测定结果表明,贡嘎山地区林线树木可能遭受冬季碳限制;进一步分析发现,生长在林线的川滇高山栎碳汇组织(干、根系)在冬季可能遭受到显著的 NSC 不足。冬季碳水化合物短缺可能只是问题的一方面,而“碳源与碳汇”的平衡关系可能影响高山林线的位置与分布。

3 研究展望

(1) 加强气候变化背景下区域尺度高山林线动态长期观测与模拟研究。现有高山林线动态研究大多是基于单个山体,通过野外实地调查林线种群结构与动态,或采用树木年代学重建林线气候特征,进而预测气候变化背景下林线动态,且大多研究限于影响林线分布的单个因子,基于林线水热条件与土壤属性的综合研究较少,尤其缺乏区域尺度林线动态研究。通过建立不同区域高山林线观测试验场,开展不同气候带高山林线/树线树木生长过程及其环境因子长期动态监测,结合温度、水分、CO₂ 等控制实验,综合考虑地形、水热条件、土壤养分、积雪等因子的影响,有助于理解和预测高山林线结构和功能对全球气候变化的响应,揭示不同时空尺度上林线动态。同时,应用高分辨率遥感数据,开展气候变化与林线的响应模拟研究,预测区域尺度高山林线植物对未来气候变化的响应与变化趋势。

(2) 注重高山林线树木对极端环境的生理生态适应机制研究。高山林线植物生理生态研究有助于预测全球气候变化对高山林线的影响。高山林线大

多面临土壤瘠薄、寒冷、强紫外辐射等极端或恶劣环境。近年来,高山林线树种生理生态适应性受到国内学者的普遍关注。今后应注重高山林线树种细胞结构变化、树木光合逆境适应机理、糖和 ROS 等信号物质在林线树种适应性中的作用、林线植物的养分与水分利用策略、林线树种分子适应机理等研究,以更全面揭示高山林线的形成机理,更准确预测高山林线树木对未来气候变化的响应趋势。

(3) 开展高山林线森林植被碳源-汇关系的长期监测研究。现有高山林线形成的碳限制和生长限制两大生理机制,大多是基于不同山体短时间尺度 NSC 测定结果,可能难以回答长时间尺度林线植被的碳源-汇关系。植被碳利用动态受植被类型、物种、生长发育阶,以及温度、水分、光照、CO₂ 浓度、土壤养分、干扰等的影响,通过开展不同区域高山林线植被梯度观测,结合碳同位素在线监测、植物 NSC 动态,以及植被呼吸碳消耗测定,以揭示全球气候变化下高山林线植被碳源-汇动态关系及其功能演变趋势。

参考文献(References)

- [1] KÖRNER C. Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits [M]. Basel: Springer, 2012: 15 - 20.
- [2] RICHARDSON AD, FRIEDLAND AJ. A review of the theories to explain arctic and alpine treelines around the world theories to explain arctic and alpine treelines [J]. Journal of Sustainable Forestry, 2009, 28(1-2): 218 - 242.
- [3] Wieser G, Matyssek R, Luzian R, et al. Effects of atmospheric and climate change at the timberline of the Central European Alps [J]. Annals of Forest Science, 2009, 66(4): 402.
- [4] 丛毓, 贺红土, 谷晓楠, 等. 高山林线形成机理研究进展 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(9): 3035 - 3041 [CONG Y, HE HS, GU XN, et al. Progresses of alpine treeline formation mechanism [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(9): 3035 - 3041]
- [5] 王襄平, 张玲, 方精云. 中国高山林线的分布高度与气候的关系 [J]. 地理学报, 2004, 59(6): 871 - 879 [WANG XP, ZHANG L, FANG JY. Geographical differences in alpine timberline and its climatic interpretation in China. Scientia Geographica Sinica, 2004, 59(6): 871 - 879]
- [6] 戴君虎, 崔海亭. 国内外高山林线研究综述 [J]. 地理科学, 1999, 19(3): 243 - 249 [DAI JH, CUI HT. A review on the studies of alpine timberline [J]. Scientia Geographica Sinica, 1999, 19(3): 243 - 249]
- [7] DANBY RK, HIK DS. Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine treeline dynamics [J]. Journal of Ecology, 2007, 95: 352 - 363.
- [8] KIRDYANOV AV, HAGEDORN F, KNORRE AA, et al. 20th

- century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia [J]. *Boreas*, 2012, **41**(1): 56–67.
- [9] WONG MH, DUAN C, LONG Y, et al. How will the distribution and size of subalpine *Abies georgei* forest respond to climate change? A study in northwest Yunnan, China [J]. *Physical Geography*, 2010, **31**(4): 319–335.
- [10] CULLEN LE, STEWART GH, DUNCAN RP, et al. Disturbance and climate warming influences on New Zealand *Nothofagus* tree-line population dynamics [J]. *Journal of Ecology*, 2001, **89**(6): 1061–1071.
- [11] LIANG E, WANG Y, ECKSTEIN D, et al. Little change in the fir tree-line position on the southeastern Tibetan Plateau after 200 years of warming [J]. *New Phytologist*, 2011, **190**(3): 760–769.
- [12] BATLLORI E, GUTIÉRREZ E. Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees [J]. *Journal of Ecology*, 2008, **96**(6): 1275–1288.
- [13] VAN BR, HANECA K, HOOGESTEGEER J, et al. A century of tree line changes in sub-Arctic Sweden shows local and regional variability and only a minor influence of 20th century climate warming [J]. *Journal of Biogeography*, 2011, **38**(5): 907–921.
- [14] 冉飞, 梁一鸣, 杨燕, 等. 贡嘎山雅家埂峨眉冷杉林线种群的时空动态 [J]. *生态学报*, 2014, **34**(23): 6872–6878 [RAN F, LIANG YM, YANG Y, et al. Spatial-temporal dynamics of an *Abies fabri* population near the alpine treeline in the Yajiangeng area of Gongga Mountain, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(23): 6872–6878]
- [15] VILLALBA R, VEULEN TT. Regional patterns of tree population age structures in northern Patagonia: climatic and disturbance influences [J]. *Journal of Ecology*, 1997, **85**(2): 113–124.
- [16] WANG T, ZHANG QB, MA KP. Treeline dynamics in relation to climatic variability in the central Tianshan Mountains, northwestern China [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2006, **15**(4): 406–415.
- [17] 王晓春, 周晓峰, 孙志虎. 高山林线与气候变化关系研究进展 [J]. *生态学杂志*, 2005, **24**(3): 301–305 [WANG XC, ZHOU XF, SUN ZH. Research advances in the relationship between alpine timberline and climate change [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, **24**(3): 301–305]
- [18] SHI C, MASSON-DELMOTTE V, DAUX V, et al. Unprecedented recent warming rate and temperature variability over the east Tibetan Plateau inferred from Alpine treeline dendrochronology [J]. *Climate Dynamics*, 2015, **45**(5–6): 1367–1380.
- [19] GRACE J, BERNINGER F, NAGY L. Impacts of climate change on the treeline [J]. *Annals of Botany*, 2002, **90**(4): 537–544.
- [20] KÖRNER C. Carbon limitation in trees [J]. *Journal of Ecology*, 2003, **91**(1): 4–17.
- [21] STEVENS GC, FOX JF. The causes of treeline [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1991, **22**: 177–191.
- [22] GERMINO MJ, SMITH WK, RESOR AC. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone [J]. *Plant Ecology*, 2002, **162**(2): 157–168.
- [23] LI MH, WANG SG, CHENG GW, et al. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation [J]. *Tree Physiology*, 2008, **28**(8): 1287–1296.
- [24] LI MH, XIAO WF, SHI PL, et al. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2008, **31**(10): 1377–1387.
- [25] ZHU WZ, CAO M, WANG SG, et al. Seasonal dynamics of mobile carbon supply in *Quercus aquifolioides* at the upper elevational limit [J]. *PLoS ONE*, 2012, **7**(3): e34213.
- [26] ZHU WZ, XIANG JS, WANG SG, et al. Resprouting ability and mobile carbohydrate reserves in an oak shrubland decline with increasing elevation on the eastern edge of the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, **278**(6): 118–126.
- [27] KÖRNER C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation [J]. *Oecologia*, 1998, **115**(4): 445–459.
- [28] KÖRNER C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems [M]. Berlin: Springer-Verlag, 2003: 372.
- [29] HOCH G, KÖRNER C. The carbon charging of pines at the climatic treeline: A global comparison [J]. *Oecologia*, 2003, **135**(1): 10–21.
- [30] SHI PL, KÖRNER C, HOCH G. End of season carbon supply status of woody species near the treeline in western China [J]. *Basic and Applied Ecology*, 2006, **7**(4): 370–377.
- [31] SHI PL, KÖRNER C, HOCH G. A test of the growth-limitation theory for alpine treeline formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas [J]. *Functional Ecology*, 2008, **22**(2): 213–220.
- [32] GENET M, LI MC, LUO TX, et al. Linking carbon supply to root cell-wall chemistry and mechanics at high altitudes in *Abies georgei* [J]. *Annals of Botany*, 2011, **107**(2): 311–320.
- [33] BANSAL S, GERMINO MJ. Carbon balance of conifer seedlings at timberline: relative changes in uptake, storage, and utilization [J]. *Oecologia*, 2008, **158**(2): 217–227.
- [34] SMITH AM, STITT M. Coordination of carbon supply and plant growth [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2007, **30**(9): 1126–1149.
- [35] READER RJ. Contribution of overwintering leaves to the growth of the three broad-leaved, evergreen shrubs belonging to the Ericaceae family [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1978, **56**(10): 1248–1260.
- [36] CHAPIN FSI, SCHULZE ED, MOONEY HA. The ecology and economics of storage in plants [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, **21**(1): 423–447.
- [37] LI MH, HOCH G, KÖRNER C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline [J]. 2002, *Trees*, **16**(4–5): 331–337.
- [38] LI MH, KRÄUCHI N, DOBBERTIN M. Biomass distribution of different-aged needles in young and old *Pinus cembra* trees at

- highland and lowland sites [J]. *Trees*, 2006, **20**(5): 611–618.
- [39] 李迈和, Kräuchi N. 全球高山林线研究现状与发展方向 [J]. 四川林业科技, 2005, **26**(4): 36–42 [LI MH, KRÄUCHI N. The state of knowledge on alpine treeline and suggestions for future research [J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, **26**(4): 36–42]
- [40] RICHARDSON AD. Foliar chemistry of balsam fir and red spruce in relation to elevation and the canopy light gradient in the mountains of the northeastern United States [J]. *Plant and Soil*, 2004, **260**(1–2): 291–299.
- [41] CAVIERES LA, RADA F, AZOCAR A, et al. Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes [J]. *Acta Oecologica*, 2000, **21**(3): 203–211.
- [42] SUSILUOTO S, HILASVUORI E, BERNINGER F. Testing the growth limitation hypothesis for subarctic Scots pine [J]. *Journal of Ecology*, 2010, **98**(5): 1186–1195.
- [43] HOCH G, POPP M, KÖRNER C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline [J]. *Oikos*, 2002, **98**(3): 361–374.
- [44] HANDA T, KÖRNER C, HÄTTENSCHWILER S. A test of the treeline carbon limitation hypothesis by in situ CO₂ enrichment and defoliation [J]. *Ecology*, 2005, **86**(5): 1288–1300.
- [45] PIPER F, CAVIERES L, REYES – DÍAZ M, et al. Carbon sink limitation and frost tolerance control performance of the tree *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) at the treeline in central Chile [J]. *Plant Ecology*, 2006, **185**(1): 29–39.
- [46] JOHNSON DM, GERMINO MJ, SMITH WK. Abiotic factors limiting photosynthesis in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* seedlings below and above the alpine timberline [J]. *Tree Physiology*, 2004, **24**(4): 377–386.

Alpine Timberline Dynamics and Physiological Mechanisms of the Timberline Formation on the Mt. Gongga

ZHU Wanze¹, RAN Fei¹, LI Maihe³, WANG Wenzhi¹, JIA Min^{1,2}

(1. Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Swiss Federal Research Institute WSL, Zuercherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, Switzerland)

Abstract: As a kind of typical ecotone, alpine timberline has become one of the major concerns in global climate change studies because of its special structure, function and high sensitivity to climate change. An increased understanding on physiological mechanism of timberline formation is of great importance in forecasting timberline dynamics under future climate change. This paper analyzed the dynamic of alpine timberline on the Mt. Gongga, and treeline (*Abies fabri*) radial growth trends and their relationship with climate change. Based on the previous non-structural carbohydrates (NSC) determination in 3 timberline tree species (*A. fabri*, *Picea likiangensis* var. *balfouriana*, *Quercus semicarpifolia*) on the Gongga mountain, the physiological mechanism of the alpine timberline formation were briefly summarized. The results of the combined treelines species showed that the treeline trees may suffer from a winter carbon shortage. The source capacity and the sink capacity of trees influence its tissue NSC concentrations and the carbon balance. The persistence and development of treeline trees in a harsh alpine environment may require a minimum level of the total NSC concentration, a sufficiently high sugar: starch ratio, and a balanced carbon source-sink relationship. The future research should be focused on the long term observation and simulation of alpine timberline dynamics on the regional scale under climate change, physio-ecological adaptation of timberline trees to extreme harsh environment, and long-term monitoring of relationship between the carbon source and the carbon sink in the timberline forest vegetation.

Key words: Alpine timberline dynamics; non-structural carbohydrates; carbon limitation; climate change; Mt. Gongga