

树木年轮在干扰历史重建中的应用

封晓辉¹, 程瑞梅^{1,*}, 肖文发¹, 王晓荣^{1,2}, 王瑞丽¹

(1. 国家林业局森林生态环境重点实验室, 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091;
2. 湖北省林业科学研究院, 武汉 430079)

摘要:干扰是影响森林生态系统结构和功能的重要因子,重建森林群落干扰历史可以掌握干扰发生的机制和规律,对森林经营有重要意义。年轮记载了树木逐年的生长历史,利用年轮可以重建不同尺度上干扰的时空格局,具有重建历史长、定年准确和材料容易获得的优点,是森林动态历史研究不可替代的资料。干扰对树木个体的影响可以分为伤害干扰和生长干扰两种类型。不同类型干扰的特点和对树木的生长影响不同所以重建方法也不同,对树干造成直接伤害的干扰可以利用树干的疤痕重建,如火灾和泥石流等;生长干扰对树木的生长势造成影响,可以通过识别年轮中的生长抑制和释放发生和持续时间来确定干扰的时间和强度。但是对破坏性的干扰事件要通过群落中个体的建成时间高峰来判断。欧洲和北美地区利用树木年轮重建森林干扰历史的研究已经很广泛,主要包括火灾、虫灾、地质灾害和气象灾害等干扰类型,在中国利用年轮重建群落干扰的研究还处于起步阶段。探讨了应用树木年轮重建不同森林干扰事件的方法,总结了不同的重建方法和干扰重建取得的进展,并指出了以后研究的方向,为以后的干扰重建提供了参考。

关键词:树木年轮; 干扰; 历史重建

The application of tree-ring on forest disturbance history reconstruction

FENG Xiaohui¹, CHENG Ruimei^{1,*}, XIAO Wenfa¹, WANG Xiaorong^{1,2}, WANG Ruili¹

1 Key Laboratory on Forest Ecology and Environment of State Forestry Administration; Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Hubei Academy of Forestry, Wuhan 430079, China

Abstract: Disturbances significantly influence the species composition, age structure and functions of forest ecosystem, and therefore play important roles in forest regeneration, community succession, and maintenance of species diversity and are a base for the structure and function development of forest ecosystem. Reconstruction of the disturbance occurrence in time and space could help us to know the pattern and mechanism of disturbance occurrence and provide reference for predicting future disturbance occurrence, which is an important for understanding forest community dynamics and executing forest managements. Tree rings, as a natural recorder of the tree growth process, could be used to reconstruct the spatial and temporal patterns of forest disturbance history in different scales, therefore tree rings were an unreplaced material for reconstructing the forest dynamic history. Impacts of disturbance on individual trees can be divided into direct injury and growth interference. Methods reconstructing disturbance history vary depending on different disturbance types. For example, stem scars could be used to reconstruct the times and span of disturbances, such as fires and landslides, which caused direct injury to stems. Growth disturbance, such as the insects outbreak, changes the normal growth, and the disturbance time and intensity can be determined through the abnormal growth phenomena including suppression and release. However, destructive disturbance in the forest communities might destroy most of trees, and therefore the disturbance time can be only determined by using the trees recruitment time peak. There are many studies carried out in Europe and north American by using tree rings to reconstruct forest disturbance history and the dynamic of forest ecosystem,

基金项目:国家林业局林业公益性科研专项(200804001);中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所专项资金(CAFRIFEEP201006)

收稿日期:2010-06-19; 修订日期:2011-05-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengrm@forestry.ac.cn

such as fire, insects outbreaks, geological and meteorological disasters. However in China, the study of dendroecology is at initial stage, and few research focuses on the relationship between tree rings and the forest disturbance. In this paper we review the applications of tree rings in reconstructing forest disturbances, and summarize the reconstruction methods and the research progress to provide reference for future reconstruction of disturbances.

Key Words: tree ring; disturbance; history reconstruction

干扰显著影响森林的物种组成、年龄结构和生态系统功能,对森林更新、群落演替和物种多样性维持具有重要意义,是森林生态系统结构和功能发展的基础^[1]。研究干扰发生的时空格局可以掌握干扰的发生机制和规律,为预测未来的干扰提供重要的依据,对理解森林群落动态和森林经营至关重要。森林群落的动态可以通过固定样地进行长期观测^[2],但是对于缺乏长期观测的森林群落人们无法得知其干扰历史。树木年轮是树木生长的历史记录载体^[3],其宽度、密度、同位素含量、早晚材密度、解剖结构等记载了树木逐年生长的信息及内在和外在影响因素^[4],是研究树木生长外部环境的重要手段,同时也是重建森林群落动态研究的重要材料,具有重建历史时间长、定年准确、材料广泛容易获得的优点。因此可以通过树木年轮对树木个体生长过程的记录进行群落历史动态重建。应用树木年轮重建森林群落干扰历史的研究已经在欧洲和北美地区的众多森林群落开展,重建的干扰类型多种多样,重建方法因地区、树种和干扰类型的差异也不同。本文通过介绍不同类型干扰对树木年轮的影响特点以及对应的重建方法,总结了国内外树木年轮在干扰研究中的应用,分析了树木年轮生态学的研究热点和方向,为以后的年轮生态学研究提出建议。

1 干扰的类型和特点

按照干扰对树木个体的影响特征可以分为破坏性干扰和非破坏性干扰。破坏性的干扰导致群落中的个体不同程度死亡,先锋树种有机会在干扰形成的裸地上建成,形成更新高峰,使群落的年龄结构发生变化。因此利用树木年轮研究群落的年龄结构,寻找更新个体开始生长的时间高峰可以确定破坏性干扰的发生时间^[5],但是这种方法只能确定干扰发生的时间而不能知道干扰的类型,在干扰类型已知条件下的天然异龄林中适用。同时可以用交叉定年确定残留个体的死亡时间来重建干扰的发生时间。

非破坏性干扰没有造成树木死亡,受到干扰的个体继续存活下来,因此非破坏性干扰历史的重建是基于树干木质部形成层的活动能够反应外界环境变化这一事实^[6]。树木是有机的整体,木质部的生长是光合产物的二次分配,干扰可能直接破坏树木的不同器官或者引起树木外部生长环境的突然变化,从而影响到树干的径向生长^[7]。非破坏性干扰可分为直接伤害干扰和长势异常干扰两种类型。直接伤害干扰是指机械或高温作用伤害了木质部的形成层,树干失去形成层的部分生长会突然中止而形成伤疤。如火灾产生的火疤,动物啃食^[8]的伤疤,飓风、暴雪、泥石流造成的树干伤害与折断等。长势异常干扰没有直接伤害树干,影响木质部形成层细胞的分裂速率造成年轮的数量和宽度异常,甚至形成年轮的缺失或伪轮。长势异常包括抑制和释放,例如病虫害的暴发导致正常的生理过程受到抑制,光合作用的速率减慢,光合总量减少而形成极窄轮;竞争的突然解除使受抑制的树木有充足的资源而生长突然加速。但是直接伤害干扰和生长异常干扰不是独立的,对树木个体的直接伤害都会造成一定时期内生长缓慢,同时严重的生长抑制可使树木生长持续缓慢甚至死亡。一般的干扰重建研究中都采集存活木的年轮资料,因此对非破坏性的干扰重建研究较多。

2 树木年轮在重建干扰历史中的应用

2.1 直接伤害干扰的重建

由于直接伤害干扰作用于树干,失去形成层的部分的生长会突然终止而形成伤疤,两侧相邻的韧皮部会逐渐随着生长将伤害的部分包裹起来形成猫脸形状的树干截面。因此直接干扰可以通过确定伤疤形成的时间来确定干扰的发生时间。

2.1.1 火灾的重建

火灾是森林群落动态的重要影响因子,火烧对森林群落的结构干扰较大,而对火灾的重建研究较多。火

烧的高温使树干形成层坏死或者树干燃烧形成明显的火疤,通常火灾发生具有方向性,只是烧毁树干的一部分。确定火灾的时间要选择明显火疤且生长健康的火疤木截取火疤断面的“猫脸”或者对生长锥钻取火疤处的树芯,标记火疤轮的位置,测量含有火疤的断面或者树芯的年轮宽度,同时获得健康活木的年轮序列进行交叉定年,这样不仅用火疤木确定火灾的发生时间,还用未被火烧的树木对火灾发生时间进行验证,准确得出火灾发生的年份^[7]。火干扰历史的重建需要确定火灾发生的时间、频率、周期、范围、季节等时空要素^[8]。确定火灾的空间格局需要进行火疤木、火灾残桩和健康木的网格定位,同时记录火疤的方向、高度、数量用于火灾的空间分析^[9]。林火的发生历史可以用 HFX2 来分析^[10]。

火灾的重建一般精确到年,对于早晚材清晰的树种可以利用疤痕出现在年轮早晚材的位置确定火灾发生的季节,即把火灾发生年份的年轮按照早材晚材分成不同的部分确定火疤在年轮上的位置,根据树木的年生长规律不同的部分对应不同的形成季节,这样确定火灾发生的季节^[11-12]。由于火灾通常发生在干旱季节,如早春、晚秋以及冬季,因此早早材和晚材即生长的早期和晚期^[12-14]的火灾记录较多。在美国的西部达科他州的研究重建了 517hm² 黄松(*Pinus ponderosa*) 1500 年以来火灾发生的类型、时间和范围,表明火灾主要是轻度的地表火和低频度小范围的林冠火,不同强度和范围的火灾发生的周期也不同^[15]。利用年轮重建的火历史与气候变化有一定的联系,火灾的发生和干旱相关,火灾发生的时间和干旱指数最低的时间相互吻合^[16],拉尼娜、厄尔尼诺—南方涛动现象导致不同地区的气候变化为火灾提供气象条件,在美国西部的干旱地区冬春季的温度偏高与拉尼娜现象相关。但是连续的火烧使火灾的定年不准确,连续的火灾有时不能产生火疤,因为新的火烧可能破坏以前的火灾记录^[17],其他原因造成的伤疤与火烧造成的伤疤无法辨别也可能导致重建的错误,但是树木年轮在重建火灾历史中的作用其他途径无法替代。

2.1.2 地质灾害的重建

年轮可以重建的地质灾害主要包括泥石流^[17]、岩崩^[18]、雪崩^[19]和洪水^[20]等,这些干扰会伤害树干的木质部和形成层造成树干伤疤,同时造成生长减缓,重度的灾害会毁灭林地上的所有树木而新一代的树木进入。因此这些干扰的重建是通过疤痕、生长的释放和灾后的更新年龄结构来重建的^[18-19, 21-22]。地质灾害历史的重建也要着眼于时空格局,对受到伤害的样本木采样需要定位才能准确判断地质灾害的范围和强度,同时也要参照周围没有受到伤害的正常树木的年轮序列来确定干扰^[23]。

地质灾害对残余木的影响因年龄和部位而有差异,泥石流对树木年轮的影响可以分为 4 种情况:树冠受到伤害的树木表现为生长的突然变慢;没有受到伤害的树木由于竞争的解除表现为生长的释放;树干受伤的树木在受伤部位表现为横截面的猫脸;而受到单侧力冲击的基部偏斜木的年轮为两侧的不对称生长^[23]。确定不同伤害类型残余木的位置可以重建泥石流的范围和强度,利用伤疤木定年同时结合周边没有受到干扰的树木的年轮共同定年可以使定年更准确^[17]。岩崩和泥石流的影响差异表现在泥石流造成的伤害是面状的,而岩崩对林分的伤害位置是随机的,岩崩造成的疤痕在树干较高的处,而泥石流的对树干的伤害在树干的高度上较低^[24]。地质灾害造成了树干的伤害和生长的突然减慢然后逐渐恢复^[18],在洪水的通道和冲积平原上受到洪水干扰的林分中,山洪中携带的沙石、木材碎屑和冰块,带来树干的伤害^[25]。目前对地质灾害的重建集中在灾害频发的地区,而这种重建具有地理局限性。

2.2 长势异常干扰

对于没有造成树干伤害的干扰不能用伤疤来确认干扰发生的时间,只能通过树木径向生长速率的异常来确定干扰的发生时间。抑制和释放是两类不同的生长变化,受到干扰直接作用的个体会生长减缓,而在生长竞争激烈的林分中由于干扰的发生使处于生长抑制状态的个体生长速度突然加快。因此可以通过确定生长抑制和释放的发生时间来确定干扰发生的时间,但是生长抑制的开始时间较生长释放的开始时间难判断,因而利用生长的释放研究群落干扰的研究较多。

2.2.1 生长释放的判定方法

生长释放是指在密闭的林分中处于竞争劣势的个体由于干扰的发生解除了优势个体对其生长的抑制表

现出突然的生长加速,并且这种加速可以持续多年^[23]。通常认为生长释放开始的时间就是干扰发生的时间,因此确定生长释放的发生时间是重建森林干扰历史最根本的过程^[23]。例如飓风造成上层木树冠的破坏,形成空旷的林窗,处于林窗下的树木快速生长直到树冠层郁闭。影响树木干扰后生长的因子主要有冠幅、位置、干扰前的生长速率、年龄、树种的耐阴性、气候等因素^[23]。生长释放标准的确定是树木年轮生态学的重要内容。在不同的研究中,判断干扰发生的方法存在差异,有的基于某一年的绝对宽度,有的应用一定时间内年轮宽度连续高于平均生长量一定水平来确定生长释放的时间^[26-28]。确定生长释放的方法主要有以下几种:静态生长法、去趋势法、平均生长法、事件响应法、移动平均(中值)法和断面生长法^[29-34],这些方法优点不同使用的范围也有差异(表1)。

表1 判断生长释放的方法

Table 1 Methods to identify the growth release

方法 Methods	释放的判断标准 Growth release criteria	特点 Features
静态生长法	年轮宽度超过一定值 ^[34]	对老龄林和小尺度的生长释放判断不准确
事件响应法	一段时期的生长速率与某一年对比 ^[34]	用于短期的生长释放,无法分辨气候造成的生长加速
去趋势法	年轮宽度标准化为年轮指数后再判断生长释放 ^[33]	用直线的方法去趋势可以准确判断释放,但对长期受抑制后的生长释放重建效果不好
移动平均/ 中值法	前一时期的年轮宽度平均值/中值与后一时期的平均值/中值对比找出最大的生长变率 ^[29, 33-34]	可以很好的判断竞争激烈的林分中由于树冠干扰造成的释放;移动中值法对于小释放判断较敏感
断面生长法	与移动平均/中值法的判断方法相同,应用断面生长量确定生长变化率 ^[33-34]	可以排除由于年龄造成的生长变化,适用于判断幼龄林和老龄林的干扰释放
标准界线法	先计算生长变率,应用生长变率和前一时期的平均生长量做散点图,按照散点位置确定不同规模的释放标准界线 ^[25, 35-38]	应用统计方法根据不同树种、地区和干扰类型确定生长释放的规模,对干扰的强度的判断较准确,是生长释放研究的发展方向

生长变化率是判断生长释放的依据,也是应用最多的参数,生长变化率超过一定的标准便可以认定为生长释放发生。生长变化率的计算公式^[34]:

$$\%GC = (M_2 - M_1) / M_1 \times 100\%$$

式中,%GC表示某一年的生长变化率, M_2 是该年后一个时期的生长量的中值或平均生长量, M_1 是该年一个时期生长量中值或平均生长量,平均的时间长度称为窗口^[33]。窗口的长度因树种和地区也不同,大多以10 a为长度。判断干扰的强度标准也有差异,一般认为生长变化率超过25%、50%、100%分别为轻度释放、中度释放、强度释放。有人把断面生长量引入计算生长变化率,可以排除由于树木年龄造成的生长变化,适用于判断幼龄林和老龄林的干扰释放,因而断面生长量生长对释放时间的分析更为可靠^[33]。释放标准界线是用生长变率与生长前10 a的平均年轮宽度做散点图并且画出负指数函数的曲线^[33],在不同的负指数曲线上的点认为是不同规模的释放,也就是不同强度的干扰。

个体的生长变化率适用于林分水平上,种群断面积变化率是在群落的水平上分析生长释放的指标,种群断面积变化率的计算公式为^[37-38]

$$BAC = (\ln BA_t - \ln BA_0) / t$$

式中,BAC(basal area change)是胸高断面积变化率, BA_t 是t年树干断面积, BA_0 是起始年的树干断面积,t为两个树干断面积的时间,单位是a,与%GC相似当BAC达到一定值是便可以判定干扰造成的群落的生长释放。

2.1.2 虫灾

虫灾造成一定时期内生长的抑制甚至树木的死亡。确认虫灾暴发的历史需要根据不同树种和害虫的危害特点进行。虫害都会造成树木的年轮出现极窄轮以及生长的连续缓慢,食叶害虫与蛀干害虫的危害特点不一样,食叶昆虫在生长刚开始时危害造成年轮的早晚材比例和密度的差异,而蛀干昆虫对早晚材的比例影响

不大,这与昆虫对树木生长的发生时间不同有关。

确定虫灾暴发的历史要根据害虫对树木采食的专一性和树木之间对气候响应的同步性。既要获得寄主树种的年轮序列又要得到与非寄主树种的年轮序列,参照非寄主的共生树种对气候变化的响应确定寄主树种生长异常的时间^[69]。OUTBREAK 是专门利用年轮确定虫灾暴发时间的软件,该程序应用非寄主树种的年轮序列中的气候信息来剔除寄主树种年轮序列中由于气候原因引起的生长变化,进而确定剔除气候影响后的寄主年轮序列的生长异常,按照一定的判断标准来确定虫灾暴发和生长减慢发生的时间。对于危害严重导致林冠层成年个体死亡的虫灾暴发要用林下个体的生长的释放来判断虫灾的暴发^[69]。总体而言,不同的害虫造成的年轮变化存在差异,虫灾的暴发都与气候条件密切相关并且具有周期性^[61]。阿拉斯加云杉小蠹虫(*Dendroctonus rufipennis*)的暴发与夏季的高温相关^[60],而阿尔卑斯山区的落叶松芽蛾(*Zeiraphera diniana*)会造成年轮最大密度的显著下降,暴发于较温暖的年份,其周期为 8—9 a^[62-63]。美国西部的黄松虫害使当年的晚材比率降低并使随后的生长持续缓慢,以此重建了过去 622 a 的 22 次潘多拉蛾(*Coloradia pandora*)的大暴发,得出虫灾的周期性暴发与气候因素以及昆虫天敌数量的周期变化有关^[64]。利用西部云杉蓓马(*Choristoneura occidentalis*)取食花旗松(*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*)的特性,以黄松的年轮序列为对比,重建了过去 300 a 西部蓓马在加拿大 BC 省的 7 次暴发时间,得出冬季的降水和早春的高温是西部蓓马暴发的主要原因^[65]。张齐兵利用花旗松、云杉(*Abies lasiocarpa*)和高山冷杉(*Picea engelmannii*)的年轮重建了 1700 年以来加拿大 BC 省的气候和云杉小蠹虫的 3 次暴发时间,发现春季的湿润和小蠹虫的暴发相关性较高^[66]。在研究秋季飞蛾(*Epirrita autumnata*)的暴发历史中发现,年轮虽然可以准确的重建长时间的虫害大暴发,但是受到气候因子的干扰,中度的虫灾在重建中容易漏掉,而结合遥感影像可以准确的重建不同规模虫害暴发的时间和规模^[67-68]。

2.1.3 风

气象灾害主要是风灾,对树木的影响是由树木树冠伤害引起的。风的强度不同造成的干扰范围不同,大风可以造成树冠伤害形成林窗,而强风则造成大面积的树干伤害^[68]。对于较小的干扰只会形成林窗和树干伤害,欧洲高山地区森林中风是主要干扰,斯洛文尼亚高山地区大风干扰老龄林形成林窗^[68],北美墨西哥湾的飓风也是沿岸森林林窗形成的主要干扰^[69]。风灾的重建主要是通过确定释放界线标准来判断生长的释放时间和强度,并用树木的位置来确定干扰的空间格局^[60-61]。但是对于较强的风暴造成大规模的干扰,林冠层的个体受到严重的破坏使新一代在群落中建成,可以通过树木建成的时间高峰来确定干扰的时间。

4 国内年轮对干扰的重建研究状况

国内利用年轮进行森林群落干扰历史的重建研究起步较晚,对年轮的研究大多集中在利用年轮与气候之间的相关性进行历史气候的重建,而利用年轮重建群落干扰历史的研究较少。20 世纪 90 年代初阳含熙最先研究了长白山红松(*Pinus koraiensis*)混交林干扰历史,指出利用树木的生长释放和抑制反应重建以风作为主要干扰类型的林分干扰历史是合理的方法,也是林分干扰历史重建方法中最准确可靠、提供信息量最大的^[52]。夏冰在天目山建立了生长释放和抑制的判定标准,重建了黄山松(*Pinus taiwanensi*)阔叶林的树冠干扰历史,但是没有涉及干扰的空间格局。徐化成利用火疤研究了大兴安岭原始森林的火干扰历史的时空格局,指出 1825—1993 年之间共发生 14 次火灾,轮回期为 29 a,但没有利用年轮反演气候进行对火灾的驱动机制分析^[53],东北林区是林火多发的地区,并且该地区森林受到的人类干扰较少,是利用年轮重建干扰的较好地区,开展的火灾重建研究较多^[62]。此外夏冰研究了不同树种的年轮宽度的生长释放判别标准,并做了重建干扰强度的尝试^[54-55]。但是对于干扰的重建大多利用生长的抑制和释放在林分水平上判断干扰的时间,而对干扰的空间格局以及大尺度上的干扰研究较少,主要集中在火干扰和林窗两个方面^[56-57],对地质灾害,昆虫的暴发等类型的重建研究较少。同时,国内的研究判断生长抑制和释放的方法和标准各不相同,没有应用生长变化率和横断面生长量等主要的方法,对干扰历史的重建时间较短。

5 存在问题和研究展望

利用树木年轮进行群落干扰重建时要从干扰对树木自身生长的影响特点出发,找出干扰事件对树木周边

环境以及对各个器官的影响,最终理解干扰对树木形成层活动的影响特点,以确定树木年轮中干扰的记录形式和特点;不论伤疤还是年轮的生长异常都是树木个体生长的记录,利用树木年轮来重建森林群落的干扰历史需要在尺度上进行转化,剔除个体内部因素造成的误差,找出群落中干扰造成的众多个体的生长共性,由个体尺度转化到群落尺度。

在重建的过程中会存在以下问题:时空格局是干扰的重要性质,无论是干扰的频率、范围还是强度都对群落的动态有重要影响,而大多数的重建工作只注重于干扰时间的确定,对干扰的强度和空间格局重建力度不够。树木的年轮中包含较多的环境信息,提取重建信号的同时要排除其他噪音信号,这需要在实际研究中对信号和噪音的把握要适度,例如一些极端的气候如干旱严重影响对生长释放的判定,同时连续的干扰使树木个体的生长连续受到抑制,现有的方法尚不能判断连续的多种类型的干扰造成重建存在不确定性;在重建中大多只应用单个树种,重建结果无法得到验证,多树种的重建会剔除单一树种由于自身原因导致的生长异常,提高重建的准确性由于不同程度的干扰对不同树种的影响有差异,而各个树种不同规模的生长释放的判断标准不统一,判断释放的标准较多,对干扰强度的判断准确性有待于提高。大多数年轮分析只限于年轮宽度一个指标,而对其他年轮指标重视不够,例如早材宽度、晚材宽度、早晚材比率、以及胸断面生长量重视不够。

鉴于上述问题以后的研究应注意以下几点:森林群落是由多物种组成的,在干扰的重建中应该尽可能多的利用群落中共生树种年轮中包含的历史信息,因此多树种的方法在重建干扰历史非常必要;既要重视重建干扰的发生时间,又要注重重建干扰的空间格局,不同的树种在干扰后年轮生长反应存在差异,因此应该注重利用生长释放界线标准法建立不同树种的释放判断标准,找出各个树种对不同强度干扰的释放标准界线,以便以后的重建直接判断干扰的强度。要扩展年轮指标的使用范围,在年轮研究中尽量采取多指标的途径,在多种序列的基础上进行重建研究,包括年轮宽度、早晚材密度、同位素以及木材的解剖结构等,树木的断面生长量对年龄的变化不敏感已经成为年轮研究的热点,应用断面生长量对干扰的重建刚刚开始,可以在研究中进行尝试。同时为了更多的解读年轮中包含的干扰信息,重建不同类型干扰的研究应该加强。

References:

- [1] Attiwill P M. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 1994, 63 (2/3): 247-300.
- [2] Cooke B J, Lorenzetti F. The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks in Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 2006, 226(1/3): 110-121.
- [3] Smith K T. An organismal view of dendrochronology. *Dendrochronologia*, 2008, 26(3): 185-193.
- [4] Cook E R, Kairiukstis L A. *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Science*. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 1990: 104-123.
- [5] Pollmann W. Stand structure and dendroecology of an old-growth *Nothofagus* forest in Conguillio National Park, south Chile. *Forest Ecology and Management*, 2003, 176(1/3): 87-103.
- [6] Vila B, Guibal F, Torre F, Martin J L. Assessing spatial variation in browsing history by means of fraying scars. *Journal of Biogeography*, 2004, 31(6): 987-995.
- [7] Wang X C, Ji Y. Review of advances in dendropyrochronology. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 33(3): 587-597.
- [8] Scholl A E, Taylor A H. Fire regimes, forest change, and self-organization in an old-growth mixed-conifer forest, Yosemite National Park, USA. *Ecological Applications*, 2010, 20(2): 362-380.
- [9] Arno S F, Sneek K M. A method for determining fire history in coniferous forests of the mountain west//USDA Forest Service General Technical Report INT-42. Ogden: Intermountain Forest and Range Experiment Station, 1977: 11-21.
- [10] Grissino-Mayer H D. Research report: FHX2-software for analyzing temporal and spatial patterns in fire regimes from tree rings. *Tree-Ring Research*, 2001, 57(1): 115-124.
- [11] Baisan C H, Swetnam T W. Fire history on a desert mountain range: Rincon Mountain Wilderness, Arizona, U. S. A. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, 20(10): 1559-1569.
- [12] Hu H Q, Zhao Z Q, Wang X C, Zhang Y D. Fire history of Mongolian pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) forests in Mengkeshan of Tahe, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(23): 6372-6379.
- [13] Moody T J, Fites-Kaufman J, Stephens S L. Fire history and climate influences from forests in the northern Sierra Nevada, USA. *Fire Ecology*,

- 2006, 2(1): 115–127.
- [4] Wright C S, Agee J K. Fire and vegetation history in the eastern Cascade Mountains, Washington. *Ecological Applications*, 2008, 14(2): 443–459.
 - [5] Peter M B, Cody L W, Amy J S. Fire and forest history at Mount Rushmore. *Ecological Applications*, 2008, 18(8): 1984–1999.
 - [6] Van Horne M L, Fulé P Z. Comparing methods of reconstructing fire history using fire scars in a southwestern United States ponderosa pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 36(4): 855–867.
 - [7] Bollschweiler M, Stoffel M, Schneuwly D M. Dynamics in debris-flow activity on a forested cone—a case study using different dendroecological approaches. *Catena*, 2008, 72(1): 67–78.
 - [8] Stoffel M, Schneuwly D, Bollschweiler M, Lièvre I, Delaloye R, Myint M, Monbaron M. Analyzing rockfall activity (1600–2002) in a protection forest—a case study using dendrogeomorphology. *Geomorphology*, 2005, 68(3/4): 224–241.
 - [9] Mundo I A, Barrera M D, Roig F A. Testing the utility of *Nothofagus pumilio* for dating a snow avalanche in Tierra del Fuego, Argentina. *Dendrochronologia*, 2007, 25(1): 19–28.
 - [10] Ruiz-Villanueva V, Díez-Herrero A, Stoffel M, Bollschweiler M, Bodoque J M, Ballesteros J A. Dendrogeomorphic analysis of flash floods in a small ungauged mountain catchment (Central Spain). *Geomorphology*, 2010, 118(3/4): 383–392.
 - [11] Zielonka T, Holeksa J, Ciapala S. A reconstruction of flood events using scarred trees in the Tatra Mountains, Poland. *Dendrochronologia*, 2008, 26(3): 173–183.
 - [12] Bollschweiler M, Stoffel M, Schneuwly D M. Dynamics in debris-flow activity on a forested cone—a case study using different dendroecological approaches. *Catena*, 2008, 72(1): 67–78.
 - [13] Bollschweiler M, Stoffel M, Ehmsich M, Monbaron M. Reconstructing spatio-temporal patterns of debris-flow activity using dendrogeomorphological methods. *Geomorphology*, 2007, 87(4): 337–351.
 - [14] Stoffel M, Perret S. Reconstructing past rockfall activity with tree rings: some methodological considerations. *Dendrochronologia*, 2006, 24(1): 1–15.
 - [15] Black B A, Abrams M D. Development and application of boundary-line release criteria. *Dendrochronologia*, 2004, 22(1): 31–42.
 - [16] Gutiérrez A G, Aravena J C, Carrasco-Farías N V, Christie D A, Fuentes M, Armesto J J. Gap-phase dynamics and coexistence of a long-lived pioneer and shade-tolerant tree species in the canopy of an old-growth coastal temperate rain forest of Chiloé Island, Chile. *Journal of Biogeography*, 2008, 35(9): 1674–1687.
 - [17] He J S, Liu F, Chen W L, Chen L Z. History of disturbance and regeneration strategies of *Fagus engleriana* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* Forests in Shennongjia, Hubei Province. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(8): 887–892.
 - [18] Stan A B, Daniels L D. Growth releases of three shade-tolerant species following canopy gap formation in old-growth forests. *Journal of Vegetation Science*, 2010, 21(1): 74–87.
 - [19] Rubino D L, McCarthy B C. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia*, 2004, 21(3): 97–115.
 - [20] Wu X Y, McCormick J F, Busing R T. Growth pattern of *Picea rubens* prior to canopy recruitment. *Plant Ecology*, 1999, 140(2): 245–253.
 - [21] Cherubini P, Schweingruber F H, Piussi P. Spatiotemporal growth dynamics and disturbances in a subalpine spruce forest in the Alps: a dendroecological reconstruction. *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, 26(6): 991–1001.
 - [22] Devall M S, Parresol B R, Armesto J J. Dendroecological analysis of a *Fitzroya cupressoides* and a *Nothofagus nitida* stand in the Cordillera Pelada, Chile. *Forest Ecology and Management*, 1998, 108(1/2): 135–145.
 - [23] Stan A B, Daniels L D. Calibrating the radial-growth averaging method for detecting releases in old-growth forests of coastal British Columbia, Canada. *Dendrochronologia*, 2010, 28(3): 135–147.
 - [24] Nowacki G J, Abrams M D. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs*, 1997, 67(2): 225–249.
 - [25] Black B A, Abrams M D. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. *Ecological Applications*, 2003, 13(6): 1733–1749.
 - [26] Splachna B E, Gratzner G, Black B A. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest—a spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(5): 511–522.
 - [27] Rolland C, Lempérière G. Effects of climate on radial growth of Norway spruce and interactions with attacks by the bark beetle *Dendroctonus micans* (Kug., Coleoptera: Scolytidae): a dendroecological study in the French Massif Central. *Forest Ecology and Management*, 2004, 201(1): 89–104.
 - [28] Firm D, Nagel T A, Diaci J. Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(9): 1893–1901.
 - [29] Zhang Q B, Alfaro R I. Spatial synchrony of the two-year cycle budworm outbreaks in central British Columbia, Canada. *Oikos*, 2003, 102(1): 146–154.

- [40] Berg E E, David Henry J, Fastie C L, De Volder A D, Matsuoka S M. Spruce beetle outbreaks on the Kenai Peninsula, Alaska, and Kluane national park and reserve, yukon territory: relationship to summer temperatures and regional differences in disturbance regimes. *Forest Ecology and Management*, 2006, 227(3): 219-232.
- [41] Burleigh J S, Alfaro R I, Borden J H, Taylor S. Historical and spatial characteristics of spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae) outbreaks in northeastern British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 2002, 168(1/3): 301-309.
- [42] Bütngen U, Frank D, Liebhold A, Johnson D, Carrer M, Urbinati C, Grabner M, Nicolussi K, Levanic T, Esper J. Three centuries of insect outbreaks across the European Alps. *New Phytologist*, 2009, 182(4): 929-941.
- [43] Esper J, Bütngen U, Frank D C, Nievergelt D, Liebhold A. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. *Proceedings of the Royal Society*, 2007, 274(1610): 671-679.
- [44] Speer J H, Swetnam T W, Wickman B E, Youngblood A. Changes in pandora moth outbreak dynamics during the past 622 years. *Ecology*, 2001, 82(3): 679-697.
- [45] Campbell R, Smith D J, Arsenault A. Dendroentomological and forest management implications in the Interior Douglas-fir zone of British Columbia, Canada. *Dendrochronologia*, 2005, 22(3): 135-140.
- [46] Zhang Q B, Alfaro R I, Hebda R J. Dendroecological studies of tree growth, climate and spruce beetle outbreaks in Central British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 1999, 121(3): 215-225.
- [47] Babst F, Esper J, Parlow E. Landsat TM/ETM+ and tree-ring based assessment of spatiotemporal patterns of the autumnal moth (*Epirrita autumnata*) in northernmost Fennoscandia. *Remote Sensing of Environment*, 2010, 114(3): 637-646.
- [48] Paritsis J, Veblen T T. Dendroecological analysis of defoliator outbreaks on *Nothofagus pumilio* and their relation to climate variability in the Patagonian Andes. *Global Change Biology*, 2011, 17(1): 239-253.
- [49] Busby P E, Canham C D, Motzkin G, Foster D R. Forest response to chronic hurricane disturbance in coastal New England. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20(3): 487-497.
- [50] Zielonka T, Holeksa J, Fleischer P, Kapusta P. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, 2010, 21(1): 31-42.
- [51] Šamonil P, Antolík L, Svoboda M, Adam D. Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian mountains. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(3): 1148-1156.
- [52] Yang H X, Xie H S. Study on the reconstruction of disturbance history of *Pinus koraiensis* mixed forest in Changbai Mountain. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18(3): 201-208.
- [53] Xu H C, Li Z D, Qiu Y. Fire disturbance history in virgin forest in Northern region of Daxinganling Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(4): 337-343.
- [54] Xia B, Deng F, Zhou K, Wang Q, Dong X. A case study on the verification of density of forest disturbance through tree-ring analysis. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2001, 10(1): 1-6.
- [55] Xia B, He S, An L T, Deng F, Yao G. Growth release and disturbance of conifer trees in subalpine spruce fir mixed forest. *Journal of Plant Resources and Environment*, 1997, 6(1): 1-8.
- [56] Liu G J, Hu H Q, Zhang H T. Reconstruction method for fire history of natural secondary forests. *Journal of Northeast Forestry University*, 2008, 36(5): 74-77.
- [57] Hou X Y, Han J X, Xie H S. Disturbance regimes in the Korean-pine forests in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 409-411.

参考文献:

- [7] 王晓春, 及莹. 树木年轮火历史研究进展. *植物生态学报*, 2009, 33(3): 587-597.
- [12] 胡海清, 赵致奎, 王晓春, 张远东. 基于树轮火疤塔河蒙克山樟子松林火灾的频度分析. *生态学报*, 2010, 30(23): 6372-6379.
- [27] 贺金生, 刘峰, 陈伟烈, 陈灵芝. 神农架地区米心水青冈林和锐齿槲栎林群落干扰历史及更新策略. *植物学报*, 1999, 41(8): 887-892.
- [52] 阳含熙, 谢海生. 长白山红松混交林干扰历史的重构研究. *植物生态学报*, 1994, 18(3): 201-208.
- [53] 徐化成, 李湛东, 邱扬. 大兴安岭北部地区原始林火干扰历史的研究. *生态学报*, 1997, 17(4): 337-343.
- [54] 夏冰, 邓飞, 周康, 王谦, 董旭. 树轮分析用于森林干扰强度推测的实例研究. *植物资源与环境学报*, 2001, 10(1): 1-6.
- [55] 夏冰, 贺善, 安兰涛, 邓飞, 姚淦. 亚高山云冷杉混交林树木生长释放与干扰分析. *植物资源与环境*, 1997, 6(1): 1-8.
- [56] 刘广菊, 胡海清, 张海棠. 天然次生林火干扰史的重建方法. *东北林业大学学报*, 2008, 36(5): 74-77.
- [57] 侯向阳, 韩进轩, 谢海生. 长白山红松林干扰节律研究. *生态学报*, 2000, 20(3): 409-411.