

DOI: 10.5846/stxb201905191030

李晓琴, 张凌楠, 曾小敏, 王可逸, 王雅波, 路强强, 刘晓宏. 黄土高原中部针叶树与灌木径向生长对气候的响应差异. 生态学报, 2020, 40(16): 5685-5697.

Li X Q, Zhang L N, Zeng X M, Wang K Y, Wang Y B, Lu Q Q, Liu X H. Different response of conifer and shrubs radial growth to climate in the middle Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(16): 5685-5697.

黄土高原中部针叶树与灌木径向生长对气候的响应差异

李晓琴¹, 张凌楠¹, 曾小敏¹, 王可逸¹, 王雅波¹, 路强强^{1,2}, 刘晓宏^{1,3,*}

1 陕西师范大学地理科学与旅游学院, 西安 710119

2 陕西省西安植物园, 陕西省植物研究所, 西安 710061

3 中国科学院西北生态环境资源研究院冰冻圈科学国家重点实验室, 兰州 730000

摘要:为揭示黄土高原中部不同树种径向生长对气候变化的响应及应对极端干旱能力的差异, 构建延安任家台林场油松、狼牙刺和黄刺玫树轮宽度年表, 利用帕默尔干旱指数(PDSI)定义极端干旱事件, 计算干旱频率及强度; 利用树轮宽度量化径向生长应对极端干旱事件的抵抗力(Rt)、恢复力(Rc)及恢复弹性(Rs)。结果表明, 油松与5月平均气温和平均最高气温显著负相关, 与9月平均最高气温显著正相关, 与前一年11月降水和7月相对湿度显著正相关; 狼牙刺与前一年9月平均气温, 当年7月平均最高气温, 8月平均气温和平均最高气温显著负相关; 黄刺玫与7月平均气温和平均最高气温显著负相关; 3个树种径向生长均与PDSI正相关。干旱程度加剧使树木抗旱性降低, 导致油松、狼牙刺Rt和Rs减弱。树种间差异表现为, Rt: 狼牙刺>油松, Rc: 油松>狼牙刺>黄刺玫, Rt: 黄刺玫>狼牙刺。

关键词:黄土高原中部; 树木年轮; 径向生长; 极端干旱事件; 恢复弹性

Different response of conifer and shrubs radial growth to climate in the middle Loess Plateau

LI Xiaoqin¹, ZHANG Lingnan¹, ZENG Xiaomin¹, WANG Keyi¹, WANG Yabo¹, LU Qiangqiang^{1,2}, LIU Xiaohong^{1,3,*}

1 School of Geography and Tourism, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China

2 Xi'an Botanical Garden of Shaanxi Province, Institute of Botany of Shaanxi Province, Xi'an 710061, China

3 State Key Laboratory of Cryospheric Sciences, Northwest Institute of Eco-Environmental Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

Abstract: In order to reveal the responses of the radial growth of different tree species to climate and its adaptability to extreme drought in the middle of the Loess Plateau, the tree-ring width chronologies of *Pinus tabulaeformis*, *Sophora viciifolia* and *Rosa xanthina* were developed based on the samples collected from Renjiatai Forest Farm in Yan'an. The Palmer Drought Index (PDSI) were used to define the extreme drought events, and calculate the drought frequency and drought intensity. The tree-ring widths were used to quantify the resistance, recovery and resilience of radial growth to extreme drought events. The Pearson correlation analysis results showed that *Pinus tabulaeformis* was negatively correlated with monthly mean temperature and monthly mean maximum temperature in May, but was positively correlated with monthly mean maximum temperature in September, monthly total precipitation in November of the previous year, and monthly mean

基金项目:国家自然科学基金青年基金项目(41801024); 中国博士后科学基金项目(2018M640946); 中央高校基本科研业务费专项资金(2018CSLY013); 陕西省自然科学基金(2019JQ-325)

收稿日期: 2019-05-19; 网络出版日期: 2020-06-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xhliu@snnu.edu.cn

relative humidity in July; *Sophora viciifolia* was negatively correlated with monthly mean temperature in September of the previous year, monthly mean maximum temperature in July, monthly mean temperature and monthly mean maximum temperature in August. *Rosa xanthine* was negatively correlated with monthly mean temperature and monthly mean maximum temperature in July. Radial growth of all species were positively correlated with the monthly mean PDSI. Increased drought intensity reduced the drought resistance of the trees, and thus weakened resistance and resilience of *Pinus tabulaeformis* and *Sophora viciifolia*. The results also showed that the resistance of *Sophora viciifolia* was stronger than that of *Pinus tabulaeformis*, the recovery of *Pinus tabulaeformis* was stronger than that of shrubs, the recovery of *Sophora viciifolia* was stronger than that of *Rosa xanthine*, and the resilience of *Rosa xanthine* was stronger than that of *Sophora viciifolia*.

Key Words: middle of the Loess Plateau; tree-rings; radial growth; extreme drought events; resilience

全球气候持续变暖导致严重干旱等极端气候事件发生的频率和强度急剧增加^[1-3],将对森林生态系统的健康发展产生不利影响。干旱程度增加,会导致树木生长率下降,死亡率普遍上升^[4]。了解并掌握干旱胁迫下树木径向生长特征是研究气候变化影响森林生态系统结构与生产力的基础。树木年轮是研究干旱事件对树木径向生长影响的良好代用资料^[5-7]。研究表明,油松在黄土高原树木年轮气候学研究中具有重要意义。Cai 等利用陕西中部黄龙山油松年轮宽度重建平均气温^[8]; Koretsune 等利用安塞纸坊沟油松年轮宽度及 $\delta^{13}\text{C}$ 分析季节性降雨量对水分利用效率及树木径向生长的影响^[9]; Song 等利用黄土高原西部石门山油松树轮样品重建平均气温^[10]。在干旱、半干旱区,灌木是贫瘠土壤上生长的主要植物。灌木能在长期土壤侵蚀形成的破碎地形和黄土峭壁等严酷的生态环境下生长,并形成茂密的单一植物群落^[11-12],涵养土壤水分,减少水土流失,具有重要的生态作用。狼牙刺和黄刺玫是黄土高原中部主要灌木树种^[13-14],灌木生长对环境的适应性特征研究,可为当地进行生态屏障科学建设提供有价值的信息^[15]。近年来,黄土高原地区灌木树轮研究已逐步发展,如黄土高原西部红砂(*Reaumuria songarica*)、柠条(*Caragana korshinskii*)等的气候与生态学研究^[16-17],人工物种柠条(*Caragana korshinskii*)和自然物种荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)径向生长对气候变化的响应差异^[18],但对狼牙刺(*Sophora viciifolia*)和黄刺玫(*Rosa xanthina*)径向生长对气候响应的研究尚有所欠缺。

黄土高原地区干旱导致的植物生长缺水是最突出的生态问题。本文研究区位于黄土丘陵区,是中国生态环境最脆弱的地区之一。该地光照强,降水量少,蒸散量大,年降水量与蒸散量极不平衡,水分亏缺严重,影响植物光合作用过程,制约植物生长与水分利用,从而限制形成层活动,使树木生长受到严重的水分胁迫^[19-20]。

研究表明,即使树木能在特定的干旱时期存活,对干旱事件的敏感性也会发生变化,这种变化将导致干旱后持续数年的滞后效应^[21-23],可能会推迟树木生长恢复,并增加树木面对未来干旱事件的脆弱性^[24-26]。Anderegg 等在全球范围的研究表明干旱后森林生长恢复需要 2—4 年时间^[27]。若干旱事件发生频率高于恢复所需时间,将对森林生态系统发展及可持续产生重要影响^[28]。Lloret 等提出表征树木对极端干旱响应能力的指标:抵抗力(Resistance, Rt)、恢复力(Recovery, Rc)及恢复弹力(Resilience, Rs)^[29],常用于比较不同树种应对干旱的能力。Zang 等对比分析 3 种常见的欧洲温带森林树种挪威云杉(*Picea abies*)、银杉(*Abies alba*)和欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)的耐旱性差异^[30]; Pretzsch 等对比分析德国南部欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)和无梗橡树(*Quercus petraea*)纯林和混交林干旱胁迫的抗性差异^[31]; Merlin 等分别从林分组成和树木大小方面对比分析无梗橡树(*Quercus petraea*)和苏格兰松(*Pinus sylvestris*)抗旱能力的差异^[32]; Serra-Maluquer 等对比分析伊比利亚半岛东北部三种针叶树黑松(*Pinus nigra*)、地中海白松(*Pinus halepensis*)及欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)在连续三次极端干旱事件中抗旱性差异^[23]。

本文以采自黄土高原中部的油松、狼牙刺及黄刺玫年轮样品为研究对象,通过测定树轮宽度,结合气候资料,分析气候变化对树木径向生长的影响。基于帕默尔干旱指数(Palmer Drought Severity Index, PDSI)和年轮宽度,计算极端干旱条件下不同树种对干旱的抵抗及恢复能力,旨在揭示黄土高原中部不同树种在气候变化背景下应对干旱能力的差异。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄土高原中部陕西省延安市任家台林场(36.01°N—36.28°N, 109.17°E—109.39°E)(图1), 采样点海拔范围为1146—1267 m。研究区属大陆性暖温带季风气候, 光照充足, 四季分明, 年平均气温10℃, 最热月(7月)平均气温23℃, 最冷月(1月)平均气温-5℃。1982—2017年平均年总降水量为532 mm, 其中6—9月降水占全年65%以上。近40年来, 研究区年均气温呈先上升后下降趋势, 但总体上升趋势明显; 年降水和相对湿度均有下降趋势, 但并不明显(图2)。

研究区森林植被主要为退耕还林后恢复的天然次生林, 主要树种有油松(*Pinus tabulaeformis*)、辽东栎(*Quercus wutaishansea*)、山杨(*Populus davidiana*)及白桦(*Betula platyphylla*), 灌木主要有狼牙刺(*Sophora viciifolia*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、柠条(*Caragana korshinskii*)及铁杆蒿(*Tripoliumvulgare* Nees)等。

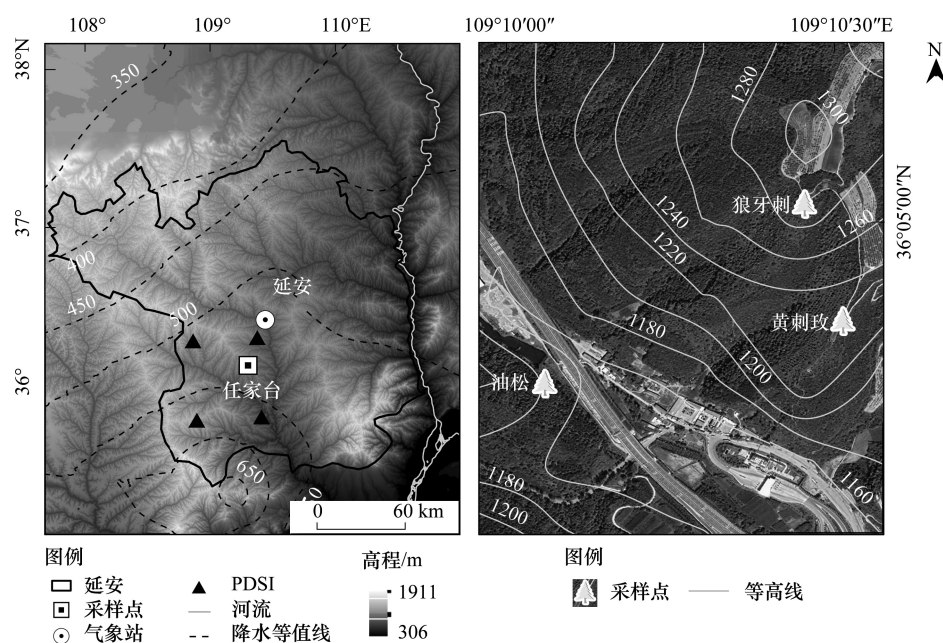


图1 树轮采样点示意图

Fig.1 Tree ring sampling sites map

1.2 样品采集及年表建立

2018年6月在延安任家台林场采集油松、狼牙刺及黄刺玫样品(图1和表1)。油松取样时, 选择长势良好, 树龄较大的优势木, 用内径为5.15 mm的生长锥在胸径(1.3 m)处钻取完整的树轮样芯, 每棵树钻取两个方向, 共钻取51棵树, 获得树芯102根。将钻取的树芯编号后装入纸管封存。选取生长健康粗壮的灌木单枝或主枝, 沿茎基部截取树盘^[33], 每株灌木截取1—2个树盘, 狼牙刺获得69个树盘, 黄刺玫获得37个树盘。样品带回实验室后, 油松树芯固定、风干, 灌木用切割机修整成2—3 cm厚度平整的圆盘。分别用不同粗细的砂纸逐步打磨抛光, 直至树芯和圆盘表面光滑, 年轮界限明显, 导管和薄壁细胞在显微镜下清晰可见。

为保证定年准确性, 首先在显微镜下目视交叉定年, 灌木样品沿4个方向对同一树盘进行初步定年^[34]。利用0.01 mm精度的LINTAB 6.0轮宽分析仪测量树轮宽度, 用COFECHA程序对测量和交叉定年结果进行校验^[35], 剔除不能正常交叉定年的序列, 最后保留年轮清晰且序列较长的油松树芯64根, 狼牙刺树盘45个, 黄刺玫树盘28个(表1)。利用ARSTAN程序, 对原始年轮序列采用适于干旱与半干旱区的负指数函数法拟

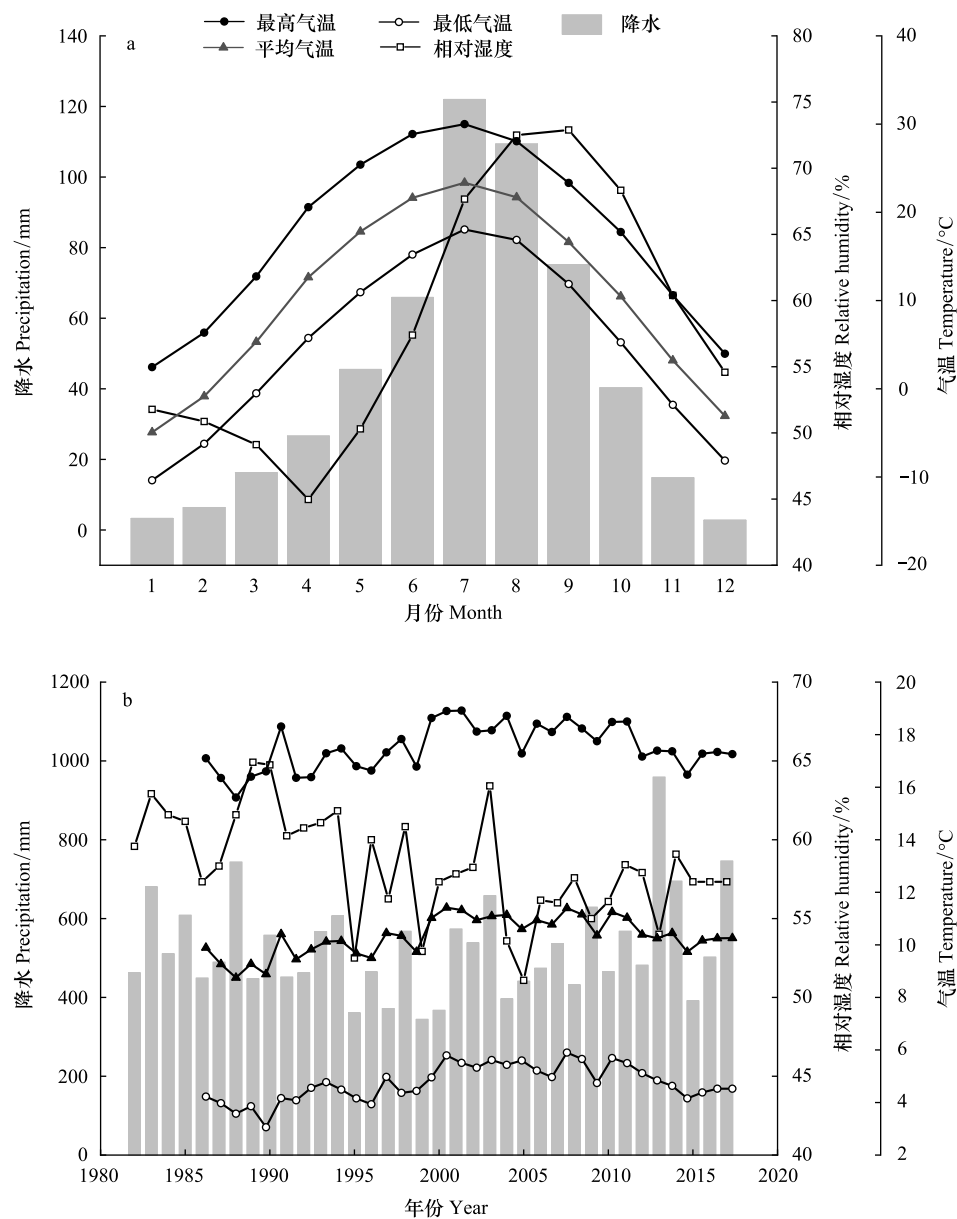


图2 延安气象站气象资料(1982—2017年)
Fig.2 Meteorological data of Yan'an meteorological station (1982—2017)

合树木生长趋势^[36],用双权重平均法合并后得到标准年表(STD)。采用子样本信号强度 SSS>0.85 的样本量作为年表起始点,高于样本量的年表序列具有可靠性^[37],油松、狼牙刺和黄刺玫年表的可靠区间分别为1982—2017年、1986—2017年和2002—2017年。根据以下公式计算树轮断面积增量(BAI):

$$BAI_n = \pi (d_n^2 - d_{n-1}^2)$$

式中, d 表示树木半径(未标准化的原始宽度), n 表示年份^[38]。

1.3 气候资料及数据分析

1982—2017年延安气象站(36.36°E, 109.32°N, 海拔1090 m, 图1)气候数据来自中国气象数据网(<http://data.cma.cn/>),包括最高气温、平均气温、最低气温、降水量及相对湿度。帕默尔干旱指数(PDSI)数据来自荷兰皇家气象研究所数据共享网(<https://climexp.knmi.nl>),分辨率0.5°×0.5°,范围为35.75°—36.25°N, 108.75°—109.25°E,计算范围内PDSI算术平均值用于研究。

采用不同树种年表与气候的最大公共时段进行分析,油松为 1982—2017 年,狼牙刺为 1986—2017 年,黄刺玫为 2002—2017 年。考虑到树木生长对气候因子响应的“滞后现象”^[39],选择前一年 6 月到当年 10 月的气候因子与标准年表进行 Pearson 相关分析,揭示限制 3 种树木径向生长的主要气候因子。

1.4 树木径向生长对极端干旱的抵抗力、恢复力及恢复弹力分析

计算树木径向生长对极端干旱响应的 3 个指标:抵抗力(R_t)、恢复力(R_c)和恢复弹力(R_s)^[30]。 R_t 为干旱与干旱发生前树木生长的差异,表征树木在干旱胁迫后保持生长的能力; R_c 为干旱与干旱发生后树木生长的差异,表征树木在干旱胁迫后恢复生长的能力; R_s 为干旱发生前后树木生长的差异,表征树木在干旱发生后恢复到干旱发生前生长水平的能力^[40]。3 个指标计算公式如下:

$$R_t = G_d / G_{\text{prev}} \tag{1}$$

$$R_c = G_{\text{post}} / G_d \tag{2}$$

$$R_s = G_{\text{post}} / G_{\text{prev}} \tag{3}$$

式中, G_d 表示干旱事件发生年的树轮宽度, G_{prev} 和 G_{post} 分别表示干旱事件发生前 3 年和后 3 年的树轮宽度的算术平均值^[41]。

R_t 量化干旱前期至干旱期树木生长的差异, $R_t = 1$ 表示完全抵抗,干旱胁迫未影响树木生长, $R_t > 1$ 表征树木承受干旱胁迫后加速生长, $R_t < 1$ 表征树木遭受干旱胁迫后生长下降。 R_c 描述干旱期后恢复生长的反应, $R_c = 1$ 表明干旱期后低生长水平仍存在, $R_c < 1$ 表明生长水平进一步下降, $R_c > 1$ 表明干旱后生长水平恢复。 R_s 表示干旱前后的差异, $R_s < 1$ 表示生长下降和低恢复率, $R_s > 1$ 表示生长增加和高恢复率^[31]。

为分析极端干旱对树木径向生长的影响,将上年 10 月至当年 9 月平均 PDSI <-2 的年份设定为干旱年^[42]。干旱有多种特征,如干旱频率和干旱强度^[43-44]。干旱频率为年内干旱月数所占比率,干旱强度为等于或低于干旱阈值的累积与年内连续干旱月数的比值。

2 结果与分析

2.1 树轮年表统计特征

表 1 表明,狼牙刺、黄刺玫平均敏感度(MS)高于油松,两种灌木比油松对气候更敏感;狼牙刺标准差(SD)最大,其包含的气候信息最多;3 个年表信噪比(SNR)较高,样本具有丰富的环境信息;样本总体代表性(EPS) >0.85 ,样本所含信号基本能代表总体特征。总体而言,研究区 3 个树种年表统计特征包含较多的气候信号,采集样品符合年轮学研究要求。标准年表显示(图 3),油松、狼牙刺与黄刺玫在高低频变化上较为一致,特别是 2000 与 2011 年,3 个树种均表现为明显的轮宽窄年。

表 1 样地信息及树轮宽度特征
Table 1 Information of sampling sites and chronological characteristics

类型 Type	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	狼牙刺 <i>Sophora viciifolia</i>	黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i>
纬度 Latitude	36.079°—36.082°N	36.083°—36.084°N	36.080°—36.081°N
经度 Longitude	109.167°—109.169°E	109.173°—109.74°E	109.175°—109.176°E
海拔 Altitude / m	1146—1189	1223—1267	1230—1264
时段 Time length	1982—2017	1986—2017	2002—2017
样本量 Sample size	64	45	28
标准差 Standard deviation(SD)	0.145	0.336	0.180
信噪比 Signal to noise ratio(SNR)	16.553	12.023	11.831
平均敏感度 Mean sensitivity(MS)	0.162	0.256	0.248
一阶自相关 Autocorrelation order 1(AC1)	0.004	0.064	-0.163
样芯间平均相关系数 Mean inter-series correlation	0.343	0.397	0.639
样本群体表达信号 Express population signal(EPS)	0.943	0.923	0.922
COFECHA 平均敏感度 Mean sensitivity(MS)	0.275	0.290	0.367
COFECHA 平均序列相关系数 Mean series intercorrelation	0.727	0.484	0.502

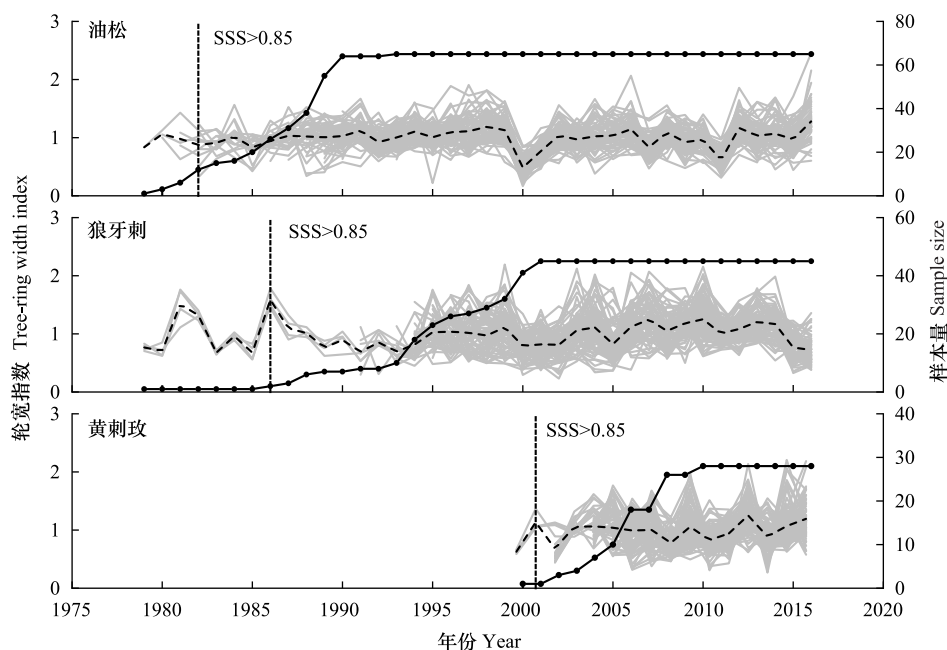


图3 3个树种标准年表(虚线),单根树芯的标准年表(灰线)及样本量(点线)

Fig.3 Site standard chronologies (the dotted lines), single standard chronologies (the gray lines) and sample depths (the scattered lines) of three tree species

SSS 为子样本信号强度

2.2 树木径向生长对气候的响应

图4表明,油松与前一年9月平均最低气温,当年5月平均最高气温和平均气温显著负相关(r 介于 -0.417 — -0.366 , $P < 0.05$),与当年9月平均最高气温显著正相关($r = 0.332$, $P < 0.05$);狼牙刺与前一年9月平均气温,当年7月平均最高气温,8月平均气温和平均最高气温显著负相关(r 介于 -0.372 — -0.358 , $P < 0.05$);黄刺玫与当年6月平均最低气温,7月平均气温和平均最高气温显著负相关(r 介于 -0.534 — -0.486 , $P < 0.05$)。

油松与前一年11月降水和当年7月相对湿度呈显著正相关($r = 0.329$, $r = 0.38$, $P < 0.05$),与PDSI均正相关,且在当年4—7月达到显著水平(r 介于 0.348 — 0.373 , $P < 0.05$);狼牙刺与PDSI均正相关,且在前一年7—8月、12月和当年3—7月达到显著水平(r 介于 0.353 — 0.429 , $P < 0.05$);黄刺玫与当年7月PDSI正相关($r = 0.501$, $P < 0.05$)。

油松和狼牙刺均受前一年和当年生长季气温限制,而黄刺玫主要受当年生长季气温限制,生长季相对湿润的环境有利于油松生长。3个树种均与PDSI正相关,油松受当年生长季干旱胁迫,狼牙刺受前一年和当年生长季干旱胁迫,黄刺玫只在当年7月表现出受到明显的干旱胁迫。

2.3 径向生长对极端干旱的响应

根据3个树种BAI,结合前一年10月至当年9月平均PDSI < -2 选出1995年、1999—2001年、2005年和2011年4个干旱事件^[29](图5)。

图6显示,1995年55%的油松及79%的狼牙刺样本 $R_t > 1$,干旱并未直接影响树木生长;1999—2001年干旱期,78%的油松及66%的狼牙刺样本 $R_t < 1$,严重干旱导致树木生长下降;除2005年外,狼牙刺 R_t 均值大于油松,平均水平上狼牙刺抵御干旱的能力强于油松。除2005年黄刺玫外,其余干旱事件3个树种 $R_c > 1$,干旱后树木生长均有一定程度恢复,特别是油松在2011年干旱后完全恢复生长。从1995年到2011年,油松和黄刺玫 R_c 均有上升趋势。1995年干旱后71%的油松及67%的狼牙刺样本、2005年干旱发生后70%的狼牙刺

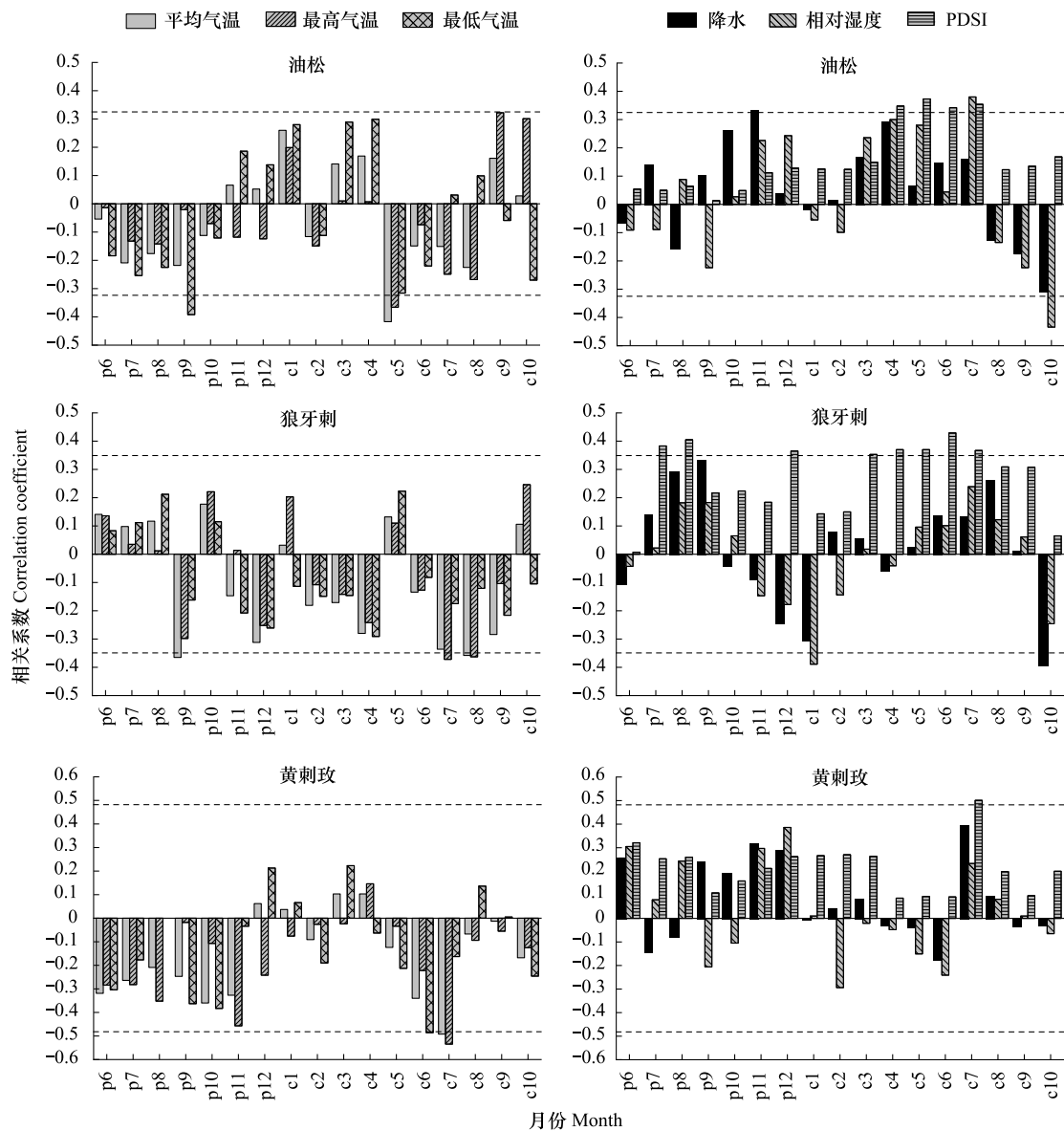


图 4 3 个树种标准年表与气候因子的相关系数

Fig.4 Correlation coefficients between the standard chronologies of three tree species and the climate factors

虚线代表显著性水平 ($P < 0.05$), p 表示前一年 (previous), c 表示当年 (current), 帕默尔干旱指数 (Palmer Drought Severity Index, PDSI)

样本、2011 年干旱后 64% 的油松及 66% 的黄刺玫样本 $R_s > 1$, 干旱后树木生长增加并伴随高恢复率。油松和狼牙刺在 1999—2001 年干旱后 R_s 均值 < 1 , 树木未恢复到干旱前的生长水平^[23]。油松和黄刺玫在 2011 年干旱后 R_s 均值 > 1 , 表明油松在干旱胁迫后, 很大程度上能恢复到干旱前的生长水平, 黄刺玫对干旱胁迫的恢复弹性较强。

图 7 表明, 月平均 PDSI 较小时, 3 个树种 R_t 较小, 1999—2001 年 PDSI = -3.38, 油松和狼牙刺 R_t 、 $R_s < 1$; 1995 年 PDSI = -2.46, 油松和狼牙刺 R_t 、 $R_s > 1$ 。月均 PDSI 减小, 油松和黄刺玫 R_c 增强。干旱频率增加, 油松 R_c 、 R_s 相对减弱。2005 年干旱频率达到 100%, 黄刺玫 R_c 、 $R_s < 1$, 狼牙刺 $R_t < 1$ 。干旱强度减小, 3 个树种 R_t 均较小, 油松和黄刺玫 R_c 均较强, 狼牙刺 R_c 较弱, 干旱强度对 3 个树种 R_s 无明显影响。

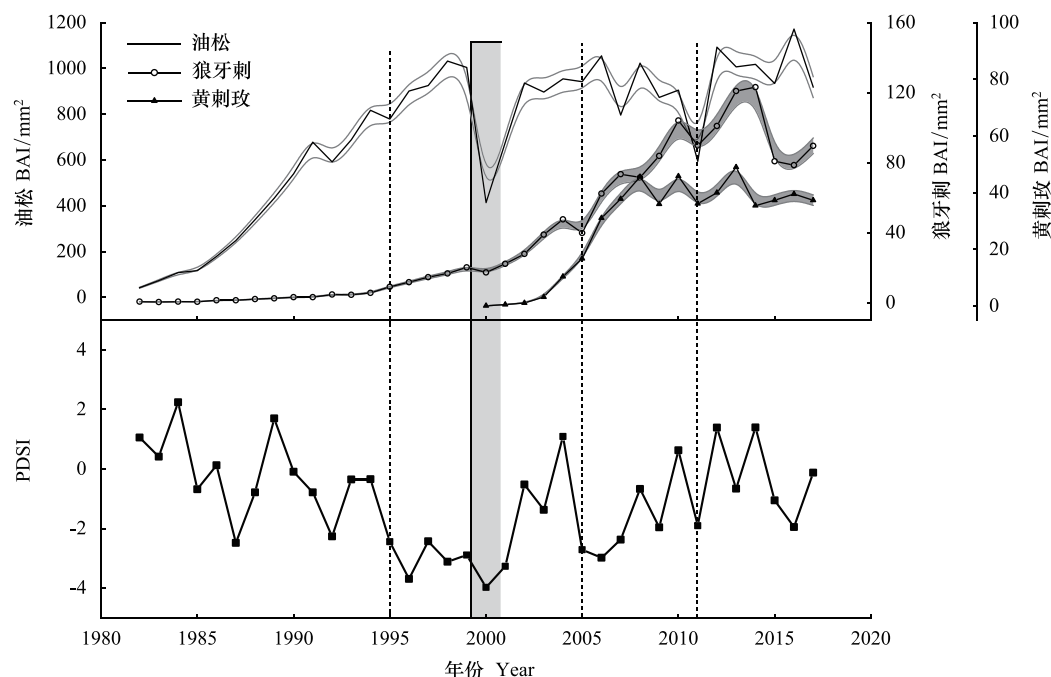


图5 3个树种BAI(树轮断面面积增量),阴影表示标准差;前一年10月至当年9月平均PDSI(1982—2017年)

Fig.5 BAI (Basal Area Increment) of three tree species, shadows denote standard deviation; mean PDSI from October of the previous year to September of the current year (1982—2017)

3 讨论

3.1 不同树种径向生长对气候响应的差异

研究表明,3个树种径向生长均受到生长季气温的显著影响。油松与前一年9月和当年5月气温显著负相关,与当年9月气温显著正相关;狼牙刺与前一年9月和当年7—8月气温显著负相关,黄刺玫与当年6—7月气温显著负相关。温度过高造成植物蒸腾作用和土壤蒸散发加强,土壤可利用水减少,叶面气孔部分关闭,光合作用减弱,进而合成有机物减少,但呼吸作用仍不断消耗供树木生长的营养物质,导致树木生长缓慢^[45-47]。9月处于生长季末期,温度降低,树木尚未休眠,温度较高有利于光合产物积累^[46],对油松当年和下一年生长都有促进作用。

3个树种标准年表与降水相关分析表明,上一年冬季较好的水分条件增加光合产物积累,促进油松下一年早材细胞生长。当年7月相对湿度较高,树木蒸腾作用减弱,土壤中充足的水分有利于油松生长。PDSI反映土壤水分的可利用程度^[48],土壤可利用水直接影响形成层活动,进而影响木质部形成^[49]。3个树种径向生长均与PDSI正相关,说明其均受到干旱制约,这与梁尔源^[50],陈峰^[51]和彭剑峰^[52]等的结果一致。

3.2 不同树种径向生长对极端干旱的响应差异

持续的气候变化导致极端干旱频率和强度加剧,树木应对干旱的恢复能力下降^[44]。在极端干旱期,3个树种均出现明显的生长下降,这与前人的研究结果一致^[24,53]。对4个干旱事件逐月的情况进行对比,发现1995年4—9月干旱;1999、2000和2005年全年干旱,且强度较大;2001年除当年9月外均干旱;2011年3—8月干旱。1995年夏季干旱对油松和狼牙刺生长影响较大,夏季干旱阻碍油松针叶形成;狼牙刺作为环孔材树种,在遭遇干旱后易发生空穴和栓塞,限制水分传输^[24]。1999—2001年、2005年强干旱抑制油松生长,干旱可能导致木质部管胞气穴化,影响油松抵御干旱的能力^[32]。2005年全年干旱抑制黄刺玫生长,可能导致木质部栓塞,致使恢复能力减弱。2011年夏旱消退后,水分供给改善,油松针叶在秋冬季仍能保持光合作用,能

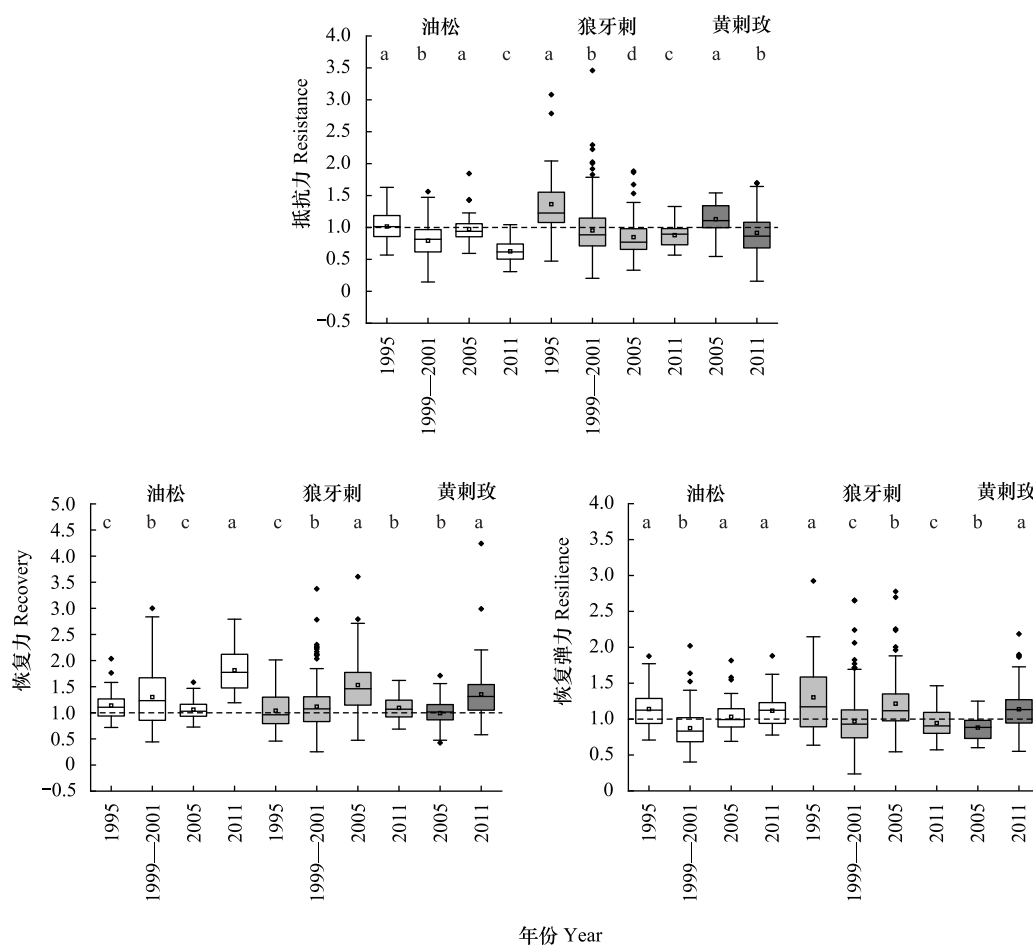


图 6 3 个树种在不同干旱事件的抵抗力、恢复力和恢复弹力

Fig.6 Resistance, Recovery and Resilience of three tree species in different drought events

经配对 t 检验,小写字母差异具有统计学意义 ($P < 0.05$)

在干旱后恢复生长^[54]。

水分是树木生长和存活的基础,水分传输在根部受到影响,水分向上传输的有效性降低,植物的水分平衡、光合作用、气孔调节等生理代谢过程将受到影响。狼牙刺具有发达的根系,根深可达到 200cm 以下的土层,为深根性树种^[55]。黄刺玫基本没有垂直伸展的主根,但具有发达的水平根和大量斜生根^[56]。有研究表明狼牙刺叶片比黄刺玫有更强的抗旱性^[57]。

木本植物在持续干旱期的生存和恢复能力与其栓塞抗性密切相关^[58-59],抵抗栓塞形成的能力与木质部结构有一定关联^[60-61]。油松的木质部只有管胞,管胞分子小且有横壁,输水阻力大速度慢,但木质部脆弱性小,不易发生气穴和栓塞,在受到水分胁迫时仍能维持较高的导水率^[62]。一般而言,抗旱性强的植物具有小的导管直径及大的木材密度^[63]。导管直径和木材密度是影响黄土丘陵区典型灌木抵抗气穴化的重要因素^[64],导管直径越大,抵抗气穴化的能力越弱^[65],木材密度和抵抗栓塞形成能力呈显著正相关^[66]。研究表明狼牙刺导管直径及木材密度均大于黄刺玫,且狼牙刺和黄刺玫抵抗气穴化和栓塞形成的能力较强^[66],但两者的比较还需进一步探究。

在干旱发生后,油松恢复能力比狼牙刺、黄刺玫更强,这是因为油松有更耐旱的木质部,更复杂的群落生态系统和强大的根部系统。油松具有较好的郁闭度,腐殖质的积累增加了水的储存和营养物质的供应,从而提高用水效率^[67]。两种阔叶灌木具有较大的叶片来获取资源,可以通过减少叶片的蒸腾作用来维持生长^[68]。

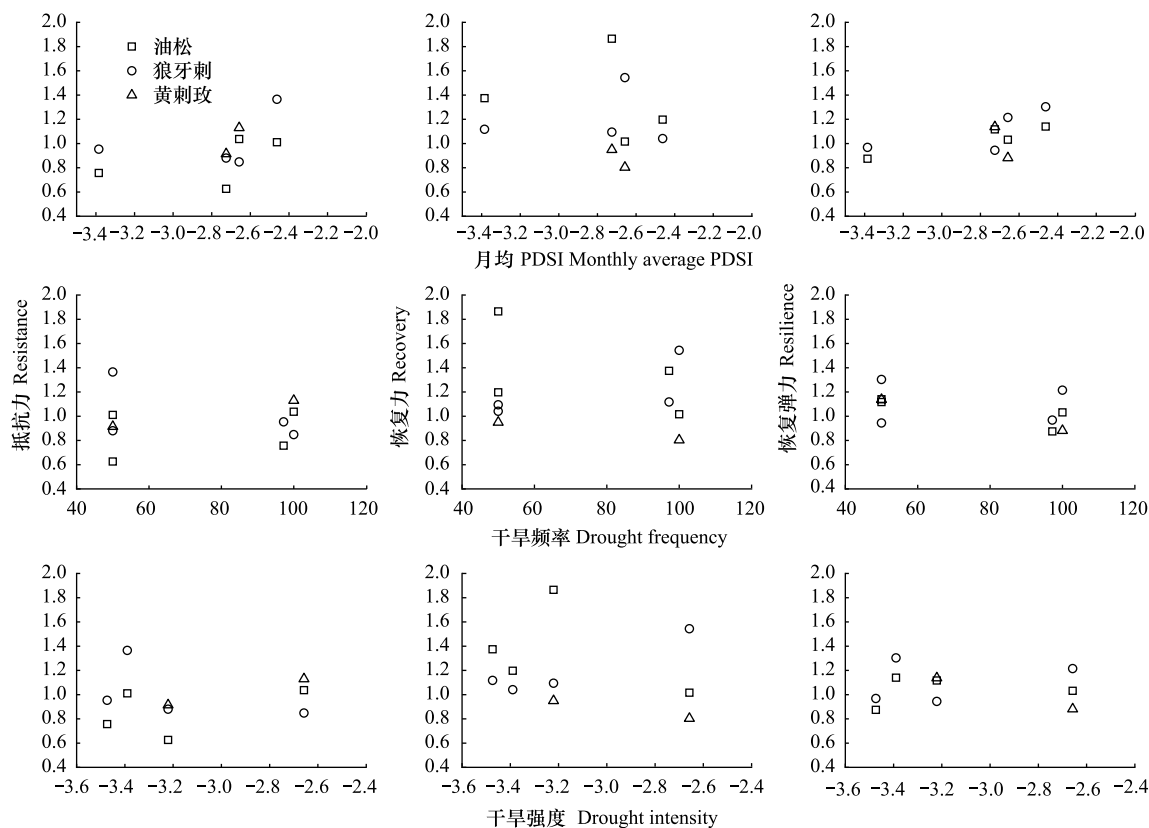


图7 3个树种抵抗力、恢复力及恢复弹力与月平均PDSI、干旱频率及干旱强度的关系

Fig.7 Relationships between monthly mean PDSI, drought intensity, drought frequency and Resistance, Recovery, Resilience of three tree species

4 结论

黄土高原中部油松、狼牙刺及黄刺玫径向生长均受到生长季温度制约,油松生长得益于前一年冬季充足的降水储备和生长季相对湿润的环境。3个树种均受到明显的干旱胁迫,随着干旱的频率和强度增加,干旱事件对树木生长的影响加剧,致使树木在干旱后恢复能力减弱。相比两种灌木,油松对于旱有更强的恢复能力。狼牙刺比黄刺玫有更耐旱的叶片及更有利的根部系统,抵御干旱的能力更强,但狼牙刺在遭受干旱后恢复弹力比黄刺玫弱,这可能跟两者抗栓塞能力的差异有关。进一步研究还需结合气候资料与植物生理调控特征对于旱胁迫的综合响应机制,阐明不同树种在气候变化背景下应对干旱的能力差异,为黄土高原中部森林的可持续发展提供科学依据。

致谢:感谢任家台林场工作人员在树轮样品采集中提供的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Stocker T F, Qin D, Plattner G K, Tignor M M B, Allen S K, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P M. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013: 3-29.
- [2] Dai A G. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 2013, 3(1): 52-58.
- [3] Vicente-Serrano S M, Camarero J J, Azorin-Molina C. Diverse responses of forest growth to drought time-scales in the Northern Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(9): 1019-1030.

- [4] Peng C H, Ma Z H, Lei X D, Zhu Q A, Chen H, Wang W F, Liu S R, Li W Z, Fang X Q, Zhou X L. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 2011, 1(9): 467-471.
- [5] 黄磊, 邵雪梅, 刘洪滨, 王树芝, 朱海峰, 徐岩, 梁尔源, 尹红. 树轮记录的青海柴达木盆地过去 2800 年来的极端干旱事件. *气候与环境研究*, 2010, 15(4): 379-387.
- [6] Cook E R, Woodhouse C A, Eakin C M, Meko D M, Stahle D W. Long-term aridity changes in the western United States. *Science*, 2004, 306(5698): 1015-1018.
- [7] St. George S, Meko D M, Girardin M P, MacDonald G M, Nielsen E, Pederson G T, Sauchyn D J, Tardif J C, Watson E. The tree-ring record of drought on the Canadian Prairies. *Journal of Climate*, 2009, 22(3): 689-710.
- [8] Cai Q F, Liu Y, Song H M, Sun J Y. Tree-ring-based reconstruction of the April to September mean temperature since 1826 AD for north-central Shaanxi Province, China. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2008, 51(8): 1099-1106.
- [9] Koretsune S, Fukuda K, Chang Z Y, Shi F C, Ishida A. Effective rainfall seasons for interannual variation in $\delta^{13}\text{C}$ and tree-ring width in early and late wood of Chinese pine and black locust on the Loess Plateau, China. *Journal of Forest Research*, 2009, 14(2): 88-94.
- [10] Song H M, Liu Y, Li Q, Gao N, Ma Y Y, Zhang Y H. Tree-ring based May-July temperature reconstruction since AD 1630 on the Western Loess Plateau, China. *PLoS One*, 2014, 9(4): e93504.
- [11] 李登武, 张文辉, 任争争. 黄土沟壑区狼牙刺群落优势种群生态位研究. *应用生态学报*, 2005, 16(12): 2231-2235.
- [12] 张文辉, 徐学华, 李登武, 刘国彬. 黄土高原丘陵沟壑区封禁 30 年前后狼牙刺种群动态研究. *应用生态学报*, 2006, 17(2): 182-186.
- [13] 王芳, 刘宁. 不同坡位野生三裂绣线菊和黄刺玫成年植株的叶特性. *中国水土保持科学*, 2015, 13(3): 117-123.
- [14] 夏宣宣, 张淑勇, 张光灿, 方立东, 张松松, 李辉. 黄土丘陵区土壤水分对黄刺玫叶片光响应特征参数的影响. *生态学报*, 2016, 36(16): 5142-5149.
- [15] 芦晓明, 梁尔源. 灌木年轮学研究进展. *生态学报*, 2013, 33(5): 1367-1374.
- [16] 肖生春, 肖洪浪, 宋耀选, 段争虎, 陆明峰. 荒漠植被红砂 (*Reaumuria soongorica*) 水热响应的年轮学研究. *中国沙漠*, 2006, 26(4): 548-552.
- [17] Xiao S C, Xiao H L, Peng X M, Wang W P, Chen X H, Tian Q Y. Dendroecological assessment of Korshinsk peashrub (*Caragana korshinskii* Kom.) from the perspective of interactions among growth, climate, and topography in the western Loess Plateau, China. *Dendrochronologia*, 2015, 33: 61-68.
- [18] 韦景树, 李宗善, 焦磊, 陈维梁, 伍星, 王晓春, 王帅. 黄土高原羊圈沟小流域人工物种和自然物种径向生长对气候变化的响应差异. *生态学报*, 2018, 38(22): 8040-8050.
- [19] 赵瑜, 胡续礼, 张光灿, 方立东, 张松松, 张淑勇, 刘霞. 土壤水分与光照对黄刺玫水分利用效率的影响. *中国水土保持科学*, 2014, 12(5): 40-44.
- [20] 张淑勇, 夏江宝, 张光灿, 周泽福. 黄刺玫叶片光合生理参数的土壤水分阈值响应及其生产力分级. *生态学报*, 2014, 34(10): 2519-2528.
- [21] Camarero J J, Gazol A, Sangüesa-Barreda G, Oliva J, Vicente-Serrano S M. To die or not to die: early warnings of tree dieback in response to a severe drought. *Journal of Ecology*, 2015, 103(1): 44-57.
- [22] Peltier D M P, Fell M, Ogle K. Legacy effects of drought in the southwestern United States: a multi-species synthesis. *Ecological Monographs*, 2016, 86(3): 312-326.
- [23] Serra-Maluquer X, Mencuccini M, Martínez-Vilalta J. Changes in tree resistance, recovery and resilience across three successive extreme droughts in the northeast Iberian Peninsula. *Oecologia*, 2018, 187(1): 343-354.
- [24] Anderegg W R L, Plavcová L, Anderegg L D L, Hacke U G, Berry J A, Field C B. Drought's legacy: multiyear hydraulic deterioration underlies widespread aspen forest die-off and portends increased future risk. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 1188-1196.
- [25] Anderegg W R L, Schwalm C, Biondi F, Camarero J J, Koch G, Litvak M, Ogle K, Shaw J D, Shevliakova E, Williams A P, Wolf A, Ziaico E, Pacala S. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, 2015, 349(6247): 528-532.
- [26] Wu X C, Liu H Y, Li X Y, Ciais P, Babst F, Guo W C, Zhang C C, Magliulo V, Pavelka M, Liu S M, Huang Y M, Wang P, Shi C M, Ma Y J. Differentiating drought legacy effects on vegetation growth over the temperate Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, 2018, 24(1): 504-516.
- [27] Anderegg W R L. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, 2015, 205(3): 1008-1014.
- [28] Clark J S, Iverson L, Woodall C W, Allen C D, Bell D M, Bragg D C, D'Amato A W, Davis F W, Hersh M H, Ibanez I, Jackson S T, Matthews S, Pederson N, Peters M, Schwartz M W, Waring K M, Zimmermann N E. The impacts of increasing drought on forest dynamics, structure, and biodiversity in the United States. *Global Change Biology*, 2016, 22(7): 2329-2352.

- [29] Lloret F, Keeling E G, Sala A. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 2011, 120(12): 1909-1920.
- [30] Zang C, Hartl-Meier C, Dittmar C, Rothe A, Menzel A. Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3767-3779.
- [31] Pretzsch H, Schütze G, Uhl E. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, 2013, 15(3): 483-495.
- [32] Merlin M, Perot T, Perret S, Korboulewsky N, Vallet P. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 2015, 339: 22-33.
- [33] 丁爱军, 肖生春, 彭小梅, 田全彦. 霸王(*Sarcogyium xanthoxylon*)灌木年轮记录的 1902-2015 年阿拉善荒漠中部气候干湿变化. *中国沙漠*, 2018, 38(2): 401-409.
- [34] Buras A, Wilmking M. Straight lines or eccentric eggs? A comparison of radial and spatial ring width measurements and its implications for climate transfer functions. *Dendrochronologia*, 2014, 32(4): 313-326.
- [35] Holmes R L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 1983, 43: 69-78.
- [36] 彭正兵, 李新建, 张瑞波, 秦莉, 张合理, 陈友平, 刘蕊. 不同趋势方法的新疆东天山高低海拔雪岭云杉树轮宽度年表对气候的响应. *生态学报*, 2019, 39(5): 1595-1604.
- [37] 贾飞飞, 孙翠洋, 孙红月, 李鑫. 昌岭山两个优势树种径向生长对气候变化的响应. *生态学报*, 2019, 39(17): 6332-6340.
- [38] Biondi F, Qeadan F. A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research*, 2008, 64(2): 81-96.
- [39] 张赞, 尹定财, 张卫国, 岳海涛, 杜杰次丹, 李秋平, 杨荣, 田昆. 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. *生态学报*, 2018, 38(15): 5383-5392.
- [40] 张晓, 潘磊磊, Kwon S, 刘艳书, 杨晓晖, 时忠杰. 沙地天然樟子松径向生长对干旱的响应. *北京林业大学学报*, 2018, 40(7): 27-35.
- [41] Gazol A, Camarero J J, Anderegg W R L, Vicente-Serrano S M. Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(2): 166-176.
- [42] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 20481—2017 气象干旱等级. 北京: 中国标准出版社, 2017.
- [43] Zargar A, Sadiq R, Naser B, Khan F I. A review of drought indices. *Environmental Reviews*, 2011, 19(NA): 333-349.
- [44] Gao S, Liu R S, Zhou T, Fang W, Yi C X, Lu R J, Zhao X, Luo H. Dynamic responses of tree-ring growth to multiple dimensions of drought. *Global Change Biology*, 2018, 24(11): 5380-5390.
- [45] 邵雪梅, 黄磊, 刘洪滨, 梁尔源, 方修琦, 王丽丽. 树轮记录的青海德令哈地区千年降水变化. *中国科学 D 辑 地球科学*, 2004, 34(2): 145-153.
- [46] Fan Z X, Bräuning A, Cao K F. Tree-ring based drought reconstruction in the central Hengduan Mountains region (China) since A.D. 1655. *International Journal of Climatology*, 2008, 28(14): 1879-1887.
- [47] Jiao L, Jiang Y, Wang M C, Kang X Y, Zhang W T, Zhang L N, Zhao S D. Responses to climate change in radial growth of *Picea schrenkiana* along elevations of the eastern Tianshan Mountains, northwest China. *Dendrochronologia*, 2016, 40: 117-127.
- [48] Dai A G, Trenberth K E, Qian T T. A global dataset of palmer drought severity index for 1870-2002: relationship with soil moisture and effects of surface warming. *Journal of Hydrometeorology*, 2004, 5(6): 1117-1130.
- [49] Gruber A, Stroh S, Veit B, Oberhuber W. Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*, 2010, 30(4): 490-501.
- [50] 梁尔源, 邵雪梅, 刘鸿雁, Dieter E. 树轮所记录的公元 1842 年以来内蒙古东部浑善达克沙地 PDSI 的变化. *科学通报*, 2007, 52(14): 1694-1699.
- [51] 陈峰, 袁玉江, 魏文寿, 喻树龙, 张瑞波, 范子昂, 张同文, 尚华明, 李杨. 腾格里沙漠南缘近 315 年 5~6 月 PDSI 指数变化. *地理科学*, 2011, 31(4): 434-439.
- [52] 彭剑峰, 刘玉振, 王婷. 神农山白皮松不同龄组年轮-气候关系及 PDSI 重建. *生态学报*, 2014, 34(13): 3509-3518.
- [53] Gruber A, Pirkebner D, Florian C, Oberhuber W. No evidence for depletion of carbohydrate pools in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under drought stress. *Plant Biology*, 2012, 14(1): 142-148.
- [54] Mueller R C, Scudder C M, Porter M E, Talbot Trotter III R, Gehring C A, Whitham T G. Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology*, 2005, 93(6): 1085-1093.
- [55] 罗晶. 狼牙刺. *中国水土保持*, 1987, (6): 40-41.
- [56] 王芳, 高甲荣, 朱继鹏, 高阳, 胡封兵. 晋西黄土高原三种灌木的根构型研究. *干旱地区农业研究*, 2006, 24(5): 146-150.

- [57] 薛智德, 韩蕊莲, 侯庆春, 王胜琪, 张振师. 延安地区 5 种灌木叶旱性结构的解剖研究. 西北植物学报, 2004, 24(7): 1200-1206.
- [58] Brodribb T J, Cochard H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. Plant Physiology, 2009, 149(1): 575-584.
- [59] Kursar T A, Engelbrecht B M J, Burke A, Tyree M T, Omari B E, Giraldo J P. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. Functional Ecology, 2009, 23(1): 93-102.
- [60] Cai J, Tyree M T. The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(7): 1059-1069.
- [61] Choat B, Jansen S, Brodribb T J, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci S J, Feild T S, Gleason S M, Hacke U G, Jacobsen A L, Lens F, Maherali H, Martínez-Vilalta J, Mayr S, Mencuccini M, Mitchell P J, Nardini A, Pittermann J, Pratt R B, Sperry J S, Westoby M, Wright I J, Zanne A E. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature, 2012, 491(7426): 752-755.
- [62] 刘晓燕, 李吉跃, 翟洪波, 朱国彬. 从树木水力结构特征探讨植物耐旱性. 北京林业大学学报, 2003, 25(3): 48-54.
- [63] Preston K A, Cornwell W K, DeNoyer J L. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. New Phytologist, 2006, 170(4): 807-818.
- [64] 李秧秧, 石辉, 邵明安. 黄土丘陵区典型树木抵抗空穴化能力及与木质部结构的关系. 北京林业大学学报, 2010, 32(3): 8-13.
- [65] Davis S D, Sperry J S, Hacke U G. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. American Journal of Botany, 1999, 86(10): 1367-1372.
- [66] Hacke U G, Sperry J S, Pockman W T, Davis S D, McCulloh K A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. Oecologia, 2001, 126(4): 457-461.
- [67] Richards A E, Forrester D I, Bauhus J, Scherer-Lorenzen M. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. Tree Physiology, 2010, 30(9): 1192-1208.
- [68] Limousin J M, Longepierre D, Huc R, Rambal R. Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion. Tree Physiology, 2010, 30(8): 1026-1036.