

DOI: 10.5846/stxb202112133525

管崇帆, 郑京生, 李雅婧, 张蓝霄, 胡美均, 张劲松, 孟平, 孙守家. 气候和密度对刺槐径向生长和干旱脆弱性的影响. 生态学报, 2023, 43(8): 3261-3272.

Guan C F, Zheng J S, Li Y J, Zhang L X, Hu M J, Zhang J S, Meng P, Sun S J. Effects of climate and density on the radial growth and drought vulnerability of *Robinia pseudoacacia*. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(8): 3261-3272.

气候和密度对刺槐径向生长和干旱脆弱性的影响

管崇帆^{1,2}, 郑京生^{1,2}, 李雅婧^{1,2}, 张蓝霄^{1,2}, 胡美均^{1,2}, 张劲松^{1,2}, 孟平^{1,2}, 孙守家^{1,2,*}

1 中国林业科学研究院林业研究所/国家林草局林木培育重点实验室, 北京 100091

2 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037

摘要:为评估气候和竞争对刺槐径向生长、抗性和弹性的影响,使用年轮气候学方法建立河南省民权和济源不同密度刺槐的生长年表,确定不同密度刺槐径向生长与气象因子的关联,利用胸高断面面积增量变化获得干旱事件前后不同密度刺槐的干旱脆弱性,旨在确定气候和密度对刺槐径向生长和干旱脆弱性影响。结果表明:在生长前期,不同密度刺槐的径向生长无显著差异,随着树木的生长,高密度刺槐的年轮宽度和胸高断面面积增量(BAI)开始显著低于低密度($P<0.05$)。Pearson 相关分析结果显示,生长季的标准化植被蒸散指数、降水、相对湿度、温度和饱和水汽压亏缺是影响刺槐生长的重要因素。路径分析结果显示降水和温度是年尺度上影响刺槐生长关键因素。受干旱事件的影响,刺槐的年轮宽度和BAI均下降,低密度刺槐恢复力、弹性、相对弹性均显著高于高密度($P<0.05$),在第1次干旱事件发生后,不同密度刺槐均恢复生长,但无法恢复到干旱前的生长水平。在多次干旱事件后,高密度刺槐相对弹性趋于或小于0,表明受多次干旱影响,其生长不能恢复到干旱前水平。随着时间的推移,济源刺槐在经历3次干旱后仍保留一定的弹性,但民权高密度刺槐在第2次干旱事件后相对弹性出现丧失,在未来干旱中其死亡风险增加。研究结果为研究气候对暖温带刺槐生长的影响提供了重要见解,并为密度影响下的刺槐恢复力和弹性研究提供了新视角。

关键词:刺槐;密度;径向生长;气候响应;干旱脆弱性

Effects of climate and density on the radial growth and drought vulnerability of *Robinia pseudoacacia*

GUAN Chongfan^{1,2}, ZHENG Jingsheng^{1,2}, LI Yajing^{1,2}, ZHANG Lanxiao^{1,2}, HU Meijun^{1,2}, ZHANG Jinsong^{1,2}, MENG Ping^{1,2,*}, SUN Shoujia^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of the State Forestry and Grassland Administration/Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Collaborative Innovation Center of Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forest University, Nanjing 210037, China

Abstract: The aim of this study was to evaluate the effects of climate and competition on the radial growth and drought vulnerability of *Robinia pseudoacacia* (locust). Dendroclimatology was used to characterize the recovery, resilience, and chronology of locust in two sites varying in tree density (Minquan and Jiyuan, Henan Province). The correlations between the radial growth of locust and meteorological factors were determined, and the drought vulnerability of locust during drought periods was estimated by measuring the breast area increase (BAI). There was no significant difference in the radial growth of locust at sites varying in locust density in the early growth stage. The ring width and BAI of locust became increasingly

基金项目:国家重点研发计划项目(2020YFA0608101)

收稿日期:2021-12-13; 网络出版日期:2022-09-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ssj1011@163.com

lower at the high-density site than at the low-density site with growth ($P < 0.05$). Pearson correlation analysis revealed that the standardized precipitation evapotranspiration index, precipitation, relative humidity, temperature, and the saturated vapor pressure deficit were important factors affecting the growth of locust during the growing season. Path analysis revealed that precipitation and temperature were the key factors affecting the annual growth of locust. The ring width and BAI of locust decreased under drought, and the recovery, resilience, and relative resilience of locust were significantly higher at the low-density site than at the high-density site ($P < 0.05$). The growth of locust at both sites recovered after the first drought event, but growth did not return to its pre-drought level. After several drought events, the relative resilience of locust at the high-density site was equal to or less than 0, indicating that its growth did not return to the pre-drought level because of the multiple drought events. Locust at the low-density site still exhibited high resilience after three droughts; however, the relative resilience of locust at the high-density site decreased substantially, and the risk of death under future droughts increased after the second drought event. Overall, our findings provide the important insights into the effect of climate and density on the growth of locust in warm temperate areas as well as a new perspective on the study of locust recovery and resilience.

Key Words: *Robinia pseudoacacia*; density; radial growth; climate response; drought vulnerability

全球森林生态系统是一个巨大的碳库,受气候变化的影响,它对大气中的 CO_2 起着源或汇的作用,从而进一步加强或抵消未来气候的变化^[1]。自 21 世纪以来,全球植被覆盖率增加了 5%,当中至少有 1/4 的贡献来自中国^[2]。中国森林增加主要来自于 20 世纪 70 年代开始的植树造林,截止于 2020 年,我国森林覆盖率为 23.04%,面积超过 2.2 亿 hm^2 ^[3]。刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.) 因其速生、耐旱、易繁殖等特点成为我国黄河中下游和淮河流域重要的造林树种^[4],但由于刺槐人工林结构单一,在生长二三十年后,容易出现生长缓慢和林分退化等问题,严重影响了涵养水源和防止水土流失等生态功能^[5]。

政府间气候变化专门委员会(IPCC)第 6 次气候变化评估报告指出,自 19 世纪以来,全球温度比工业化前的水平高出 1.1°C ,在未来 20 年则继续升温,世界各地极端天气将会更加频繁^[6],这将导致易受干旱影响的生物多样性锐减^[7],引发森林生产力下降^[8]和死亡事件日益增多^[9-10]。在未来,干旱化趋势将使树木更易受到变暖放大的干旱胁迫的影响^[8]。

森林的稳定性取决于树木对干扰的耐受力 and 从干扰中的恢复力,以及在事件发生期间和之后维持其功能的能力^[7,11]。越来越多的证据表明,树木采取高抵抗力或高弹性等多种策略应对气候变化^[11-12]。影响树木生长以及对干旱响应的因素较多,除了自身因素,还包括气候、林分密度和立地条件等。其中,林分密度会导致森林发育、森林质量、蓄积量和个体分布等差异,是影响树木径向生长的关键因素之一^[13]。有研究表明,相对于较高密度的林分,较低密度林分遭受的干旱影响通常会随着时间的推移出现逆转^[14],故此降低密度有利于森林更好地应对未来的气候变化^[15-16]。

干旱事件对树木生长影响有遗留效应^[17-18],重复干旱增加了遗留效应的复杂性,影响了人们对树木遭受重复干旱事件后响应能力的认知^[19],在抵抗力和恢复力之间是否存在一种权衡,即高抗旱性物种的恢复力较低,反之亦然。即使存在这种关系,也不清楚这些成分中的哪一个对整体抗旱能力更重要:更高的抵抗力、更高的恢复力还是更高的弹性^[20]? 由于缺乏对树木生长长期连续监测,研究树木生长对气候和竞争的长期响应过程较为困难,但树轮回溯性分析为解决这个难题提供了替代方法^[21-22]。树木年轮具有定年准确和分辨率高等特点,成为研究树木与气候关系的重要材料^[23]。先前对刺槐的研究大多集中在与气候^[24]以及生态功能等方面^[25],但对不同林分密度刺槐受干旱影响后的恢复能力研究较少,严重制约了对气候变化背景下刺槐生长、衰退和适应状况的预测。本研究以刺槐人工林为研究对象,通过测定不同林分密度的刺槐年轮宽度,建立生长年表,旨在(1)确定气候对刺槐径向生长的影响;(2)探讨林分密度对刺槐重复干旱后抵抗力、恢复力和弹性的影响,来评估不同密度刺槐人工林的未来可能的变化趋势,为制定刺槐应对气候变化的管理策略提

供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地点设在河南省民权(34°43'N,115°5'E)和济源(35°16'N,112°12'E)(图1)。其中,民权位于河南省东部,属暖温带大陆性季风气候,平均海拔约59.5 m,年平均气温14℃左右,6—8月份平均温度在25℃以上,最高气温出现在6月份,年均降水量679 mm,多集中于7—9月份,占全年总降水量的57.94%,年均相对湿度69.81%,研究区土壤以河流沉积物受地下水运动和耕作活动影响而形成的潮土为主。河南民权为平原地区,刺槐为人工种植的纯林,林木生长较好,树冠郁闭度较高,地表植被稀疏,几乎无灌木,草本以决明(*Cassia tora*)为主。济源位于河南西北部,海拔450 m,年均气温12.6—14.6℃,6—8月份平均温度在25℃以上,最高气温出现在6月份,年均降水量600 mm,多集中于7—9月份,占全年总降水量的54.57%,年均相对湿度66.9%,研究区土壤以石灰岩风化母质淋溶性褐土为主。济源地区的刺槐人工林生长在低丘山区的退耕还林地,林下灌木主要有荆条(*Vitex negundo*)、扁担杆(*Grewia biloba*)和酸枣(*Ziziphus jujuba*)等,草本和藤本主要以蛇葡萄(*Ampelopsis*)、堇菜(*Viola verecunda*)、雀儿舌头(*Leptopus chinensis*)等为主。

1.2 样品采集及年表建立

民权国有林场和济源邵原林场刺槐林造林时间和初始造林密度不同(表1),林分均未经过间伐。低密度林分中无外部竞争或竞争压力较小,高密度林分林冠重叠严重,中下部枝叶干枯脱落,向树冠顶端蔓延,出现明显退化。每个密度采样点设置4个20 m×20 m样方,测定胸径、树高等指标,以确定林分概况,每个样方随机选定树木9株,每个采样点共36株,使用直径5.15 mm的生长锥在树木胸高(1.3 m)处沿东西、南北2个垂直方向钻取树芯,每棵树都获取2根树芯,置于塑料管内编号封存。

表1 不同地点刺槐的生长及采样

Table 1 Statistical description of growth and sample of *R. pseudoacacia* at different experimental sites

样点 Sample points	密度 Density/ (株/hm ²)	年龄 Age/a	采样数 Sample number/trees	样芯数 Number of sample cores/trees	平均胸径 Mean height/cm	平均树高 Mean diameter at breast height/m
民权	474	44	36	70	25.22±6.70	15.28±2.00
	776	44	36	70	23.75±5.41	13.84±2.80
济源	432	40	36	69	23.16±5.37	14.94±2.65
	894	40	36	70	21.26±5.13	13.00±2.79

树芯自然阴干后,将其固定于带树芯槽的木条上,使用低目数粗砂纸打磨和用高目数的砂纸抛光后,使用Lintab6年轮分析仪(FrankRinn,德国,精度0.01 mm)测定所有树芯年轮宽度,利用COFECHA程序检验交叉定年结果^[26],为消除其他非气候因素导致的生长趋势,利用R语言中“dplr”包中的修正的负指数函数对树轮宽度序列进行去趋势^[27]得到不同密度刺槐的标准年表,所有年表的起始年份最低样本数均大于5。

1.3 刺槐应对干旱能力分析

随着树木的生长,刺槐年轮宽度的变化趋势并不相同,存在着地域、树龄等方面的差异,这与树木生长过程中木材体积增大的总体趋势表现出较大的差异,为了准确的凸显刺槐的生长情况,更好地分析其生长状况

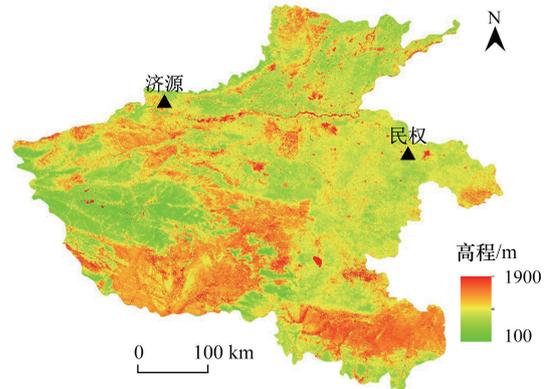


图1 采样点位置分布图

Fig.1 Distribution map of sampling points

对气候变化的响应情况,本文利用树轮宽度计算胸高断面面积增量,进而更加准确反应研究区域刺槐生长量的大小,具体公式如下:

$$BAI = \pi(R_n^2 - R_{n-1}^2)$$

使用 Lloret 等^[28]的方法来计算刺槐生长对于干旱事件响应的 4 个指标:抵抗力(R_l)、恢复力(R_c)、弹性(R_s)和相对弹性(RR_s)。计算公式如下:

$$R_l = BAI_D / BAI_{pre}$$

$$R_c = BAI_{post} / BAI_D$$

$$R_s = BAI_{post} / BAI_{pre}$$

$$RR_s = (BAI_{post} - BAI_D) / BAI_{pre}$$

式中: BAI_D 表示干旱事件发生时的平均 BAI, BAI_{pre} 和 BAI_{post} 表示干旱事件发生前 3 a 和后 3 a 的平均 BAI。

1.4 气象数据、标准化降水蒸散指数(SPEI)和饱和水汽压差(VPD)

气象数据来自于中国气象数据网,从距离取样点最近的济源气象站(35°08'N,112°63'E 海拔 140 m)和民权气象站(34°65'N,115°15'E 海拔 60 m)获取月尺度气象数据:降水量、相对湿度、平均气温、平均最低气温、平均最高气温、风速和气压等数据(1970—2020 年),采用 Kendall 方法及 Double-mass 方法对气象资料数据进行了均一性检验,数据无随机突变,详尽可靠,能代表当地的气候变化趋势。

本研究使用标准化降水蒸散指数(SPEI)表征当地的干湿状况,将干旱年定义为树木生长期(4—9 月)SPEI 的异常偏离^[29],利用 R 语言中“SPEI”包中 Thornthwaite 算法根据月平均降水、月平均温度、纬度得出 SPEI 值小于-1.5 的年份定义为干旱年,本研究济源的干旱年为(1995、1997、2002),民权的干旱年为(2012、2013、2019)。饱和水汽压差(VPD)根据温度和湿度计算获得^[30]。

1.5 数据分析

刺槐树轮生长除受当年气候因子的影响,还受生长前期诸多气候因子的影响,因此进行树轮气候响应分析时的时间跨度为前 1 年 9 月份到当年 8 月份,使用 R 语言“Treeclim”软件包分析刺槐径向生长与气候因子的相关性。用 IBM SPSS Statistics 20 软件分析年轮、BAI、抵抗力、恢复力和弹性等,使用 LSD 显著性检验,统计分析水平为 $\alpha=0.05$,绘图用 Sigmaplot 12.0, Amos Graphics 和 R 语言完成。

2 结果与分析

2.1 气候因子变化

图 2 结果显示,在刺槐生长期间,年际间降水量差别明显,但年均降水量变化趋势保持相对稳定。两地的气温在 1970—2020 年明显升高,总体出现变暖的趋势,其中民权升高了 1.24℃,济源升高了 1.65℃。民权的 VPD 随时间的推移基本保持不变,而济源 VPD 呈明显增加趋势。两地的 SPEI 都呈现出下降趋势,但济源下降趋势更明显。总的来说,在研究期间两地都表现出干旱的趋势,济源的干旱程度要比民权高。

2.2 刺槐年表差异

表 2 结果显示,刺槐年轮年表的总体代表性均达到 0.85 以上,表明采集的样本量包含的信号基本能代表样地的总体特征。所有年表的敏感性均大于 0.2,包含了丰富的气候信息,可应用于气候响应分析。民权刺槐年表比济源具有更高的平均敏感性,高密度刺槐平均敏感性均高于低密度,显示出高密度刺槐中包含的气候信号更丰富。与济源相比,民权刺槐年表一阶自相关系数更高,表明民权刺槐受上一年气候影响更大。不同密度间,低密度刺槐年表的一阶自相关系数更高,显示出低密度刺槐受上一年气候影响更大。

刺槐年表在干旱年的标准年表指数均有明显的下降(图 3),表明受水分胁迫的影响造成了树木整年生长的下降。同一地区的刺槐年表具有较高的相关性(民权 $r=0.887$,济源 $r=0.855$),相同密度的刺槐年表相关性较小(低密度 $r=0.289$,高密度 $r=0.312$)。

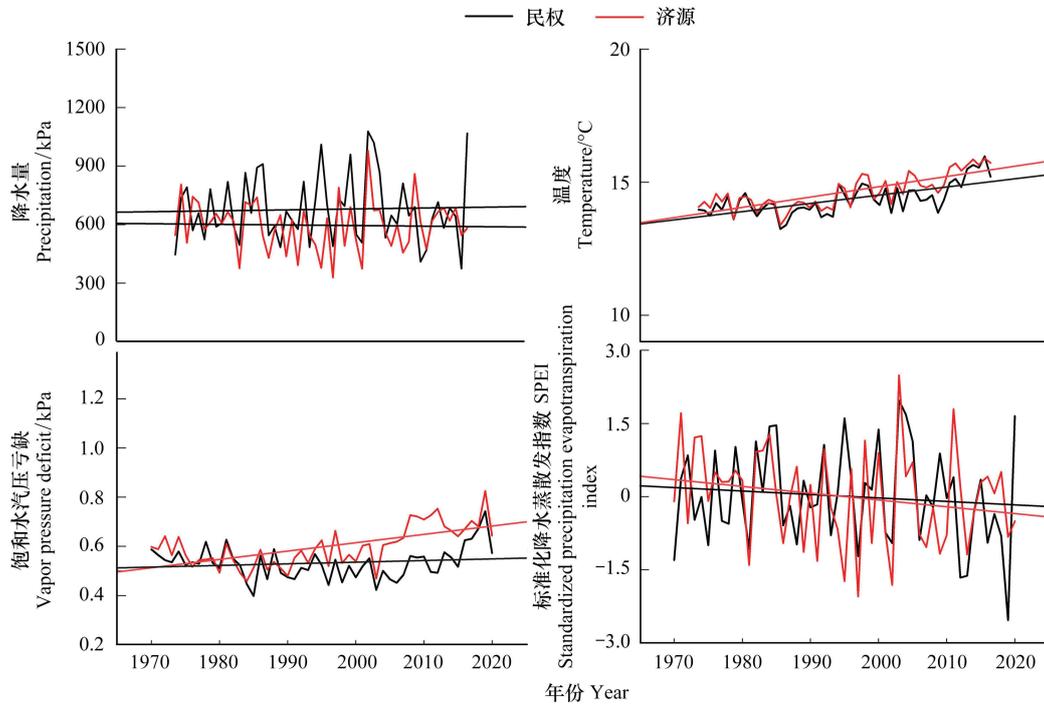


图 2 1970—2020 年民权、济源降水量、气温、饱和水汽压差和标准化降水蒸发指数的变化

Fig.2 Variations in precipitation, temperature, VPD, and SPEI during 1970—2020 in Minquan and Jiyuan

VPD: 饱和水汽压亏缺 Vapor pressure deficit; SPEI: 标准化降水蒸发指数 Standardized Precipitation Evapotranspiration Index

2.3 BAI 差异

图 4 结果显示,两地刺槐的 BAI 在生长的前 10 a 内迅速增加,随后受外界环境因子影响出现波动,不同密度刺槐 BAI 基本都呈大致相同的波动趋势。在生长的中后期,高密度刺槐的 BAI 明显低于低密度刺槐,在生长的后期刺槐 BAI 都出现了波动下降的趋势,尤其以低密度刺槐更为明显,民权刺槐出现树木衰退的时间要早于济源。

表 2 刺槐两地区不同密度年轮标准年表的统计特征

Table 2 Standard chronology statistics of *R. pseudoacacia* with different densities in different regions

样点 Sample points	密度 Density/ (株/hm ²)	时间段 Period/a	平均敏感度 Mean sensitivity	一阶自相关 ARI	样芯间相关系数 Rbt	信噪比 SNR	样本总体代表性 EPS
民权	LD	1978—2020	0.314	0.574	0.281	13.625	0.932
	HD	1978—2020	0.372	0.568	0.310	13.119	0.929
济源	LD	1980—2020	0.238	0.389	0.253	10.641	0.914
	HD	1980—2020	0.246	0.207	0.260	11.746	0.922

LD: 低密度 Low density; HD: 高密度 High density; ARI: 一阶自相关 First order autocorrelation; Rbt: 样芯间相关系数 Mean inter-series correlation; SNR: 信噪比 Signal to noise ratio; EPS: 样本总体代表性 Express populaion signal

2.4 径向生长与环境因子关系

在暖温带地区,每年的 4—9 月是刺槐的生长季^[31],通过 Pearson 相关系数可以确定刺槐生长与气候因子的关系,图 6 结果显示民权低密度刺槐年轮指数主要与当年 6 和 8 月的气象因子关系密切,与当年 6 月的降水和相对湿度呈显著正相关($P<0.05$),与 SPEI 呈极显著正相关而与 VPD 呈显著负相关($P<0.05$),与当年 8 月降水、相对湿度和 SPEI 呈极显著正相关而与 VPD 呈显著负相关($P<0.05$),同时还与上年 9 和 11 月 VPD 呈显著正相关($P<0.05$),与上年 11 月的最高温度呈极显著正相关($P<0.01$),与当年 2 月的降水呈显著正相

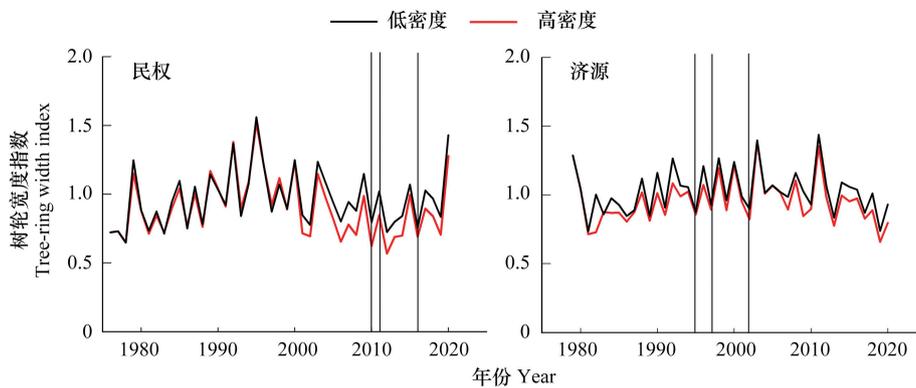


图 3 2 个试验点不同密度刺槐标准年表

Fig.3 Standard Chronology of *R. pseudoacacia* at different density at the two experimental sites

黑色实线代表干旱年份

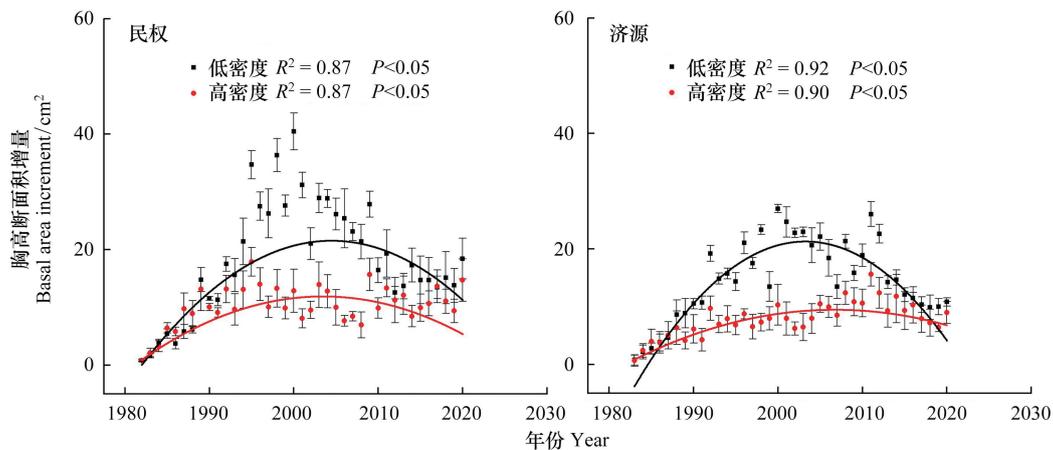


图 4 2 个试验点刺槐 BAI 的差异

Fig.4 Differences in BAIs among *R. pseudoacacia* trees at the two experimental sites

BAI: 胸高断面面积增量 Breast area increase

关($P < 0.05$)。高密度刺槐年轮指数与气候因子的相关性主要表现在当年 6—8 月,与当年 6 月的 SPEI 呈显著正相关($P < 0.05$),与当年 7 月的降水和 SPEI 呈显著正相关而与 VPD 呈显著负相关($P < 0.05$),与当年 8 月降水、相对湿度和 SPEI 呈极显著正相关($P < 0.01$)而与 VPD 呈显著负相关($P < 0.05$)。

济源低密度刺槐年轮指数与当年 7—8 月的气象因子的关系密切,与当年 7 月的降水和 SPEI 呈极显著正相关($P < 0.01$),与当年 8 月的降水、相对湿度和 SPEI 呈显著正相关($P < 0.05$)而与平均温度、最高温度和 VPD 呈显著负相关($P < 0.05$)。高密度刺槐年轮指数只与当年 7 月的气象因子关系密切,与当年 7 月的降水呈极显著正相关($P < 0.01$),与 SPEI 呈显著正相关($P < 0.05$)。总体看,降水、相对湿度和 SPEI 增加能促进刺槐生长,VPD 和最高温度增加则抑制刺槐生长(图 5)。

2.5 刺槐 BAI 与年气象因子的关联

图 6 路径分析结果显示,在民权,相对湿度对刺槐标准化年表(STD)指数有显著正效应($P < 0.05$),而最低气温对高密度刺槐 STD 指数有显著负效应($P < 0.05$)。在济源,平均气温对低密度刺槐 STD 指数有显著负效应($P < 0.05$),而平均降水对高密度刺槐 STD 有显著正效应($P < 0.05$)。

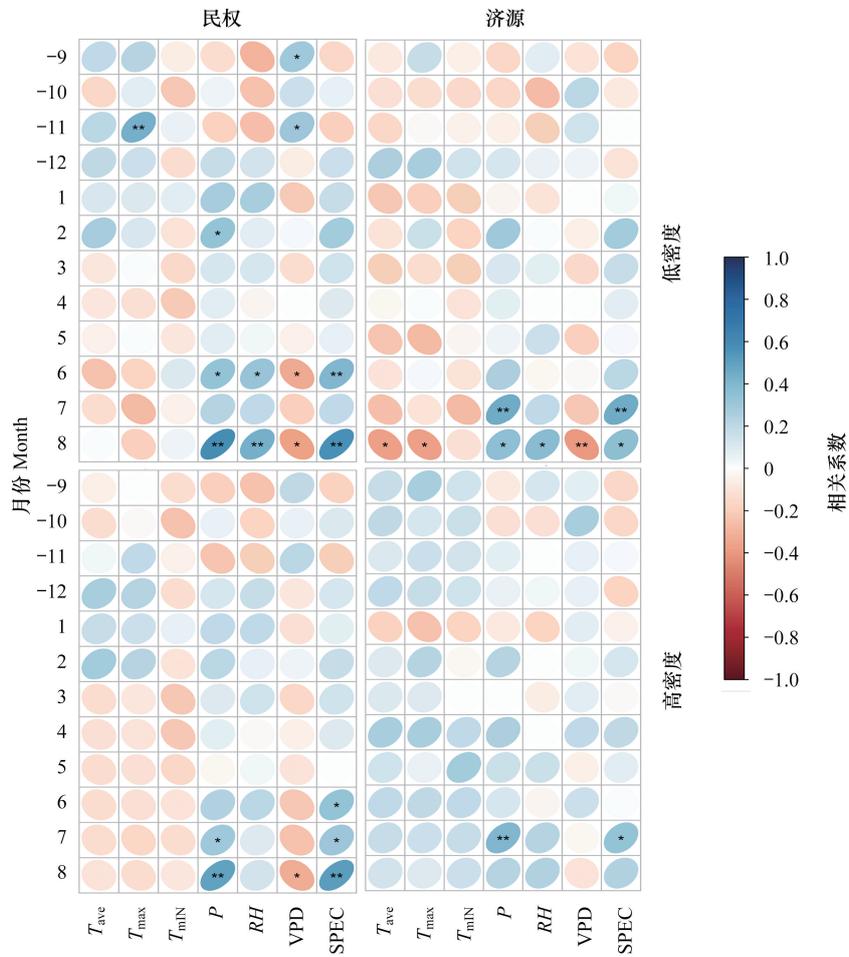


图 5 刺槐标准年表指数与月气候因子之间的关系

Fig.5 Relationship between the standard tree-ring width index and climatic factors of *R. pseudoacacia*

T_{ave} : 平均温度 Average temperature; T_{max} : 最高温度 Maximum temperature; T_{min} : 最低温度 Minimum temperature; P : 降水量 Precipitation; RH : 相对湿度 Relative humidity; * 和 ** 分别表示 ($P < 0.05$) 和 ($P < 0.01$) 时的显著差异; 图中月份数字前“-”表示上一年的意思

2.6 密度对刺槐干旱脆弱性的影响

在 1970—2020 年期间,民权和济源都经历了 3 次干旱事件的影响,但是民权第 3 次干旱事件发生在 2019 年无法得知干旱后 3 a 的 BAI,在此不进行研究。两个地点的刺槐在干旱前、干旱期、干旱后的生长不同(图 7),但在干旱期均出现不同程度下降,BAI 低于干旱之前。当干旱事件结束后,刺槐 BAI 都表现出一定程度的恢复,但是都无法恢复到干旱前的水平,民权的高密度刺槐在经历了第 2 次干旱事件后刺槐 BAI 甚至低于干旱期,说明干旱事件对高密度刺槐造成了不可逆的损伤。

表 3 刺槐的抗性、恢复性、弹性、相对弹性

Table 3 Resistance, recovery, resilience, and relative resilience of *R. pseudoacacia*

样点 Sample points	密度 Density/ (株/hm ²)	第一次干旱事件 The first drought event				第二次干旱事件 The second drought event				第三次干旱事件 The third drought event			
		R_t	R_c	R_s	RR_s	R_t	R_c	R_s	RR_s	R_t	R_c	R_s	RR_s
民权	LD	0.76a	1.25a	0.94a	0.13a	0.97a	1.08a	0.89a	0.03a				
	HD	0.91b	1.07b	0.92b	0.01b	0.96b	0.90b	0.88b	-0.08b				
济源	LD	0.82a	1.19a	0.88a	0.06a	0.87a	1.10a	0.98a	0.11a	0.87a	1.09a	0.95a	0.08a
	HD	0.83b	1.16b	0.88b	0.05b	0.89b	1.09b	0.95b	0.06b	0.87b	1.00b	0.88b	0.01b

R_t : 抗性 Resistance; R_c : 恢复性 Recovery; R_s : 弹性 Resilience; RR_s : 相对弹性 Relative resilience; a b 不同字母表示同列差异显著 ($P < 0.05$)

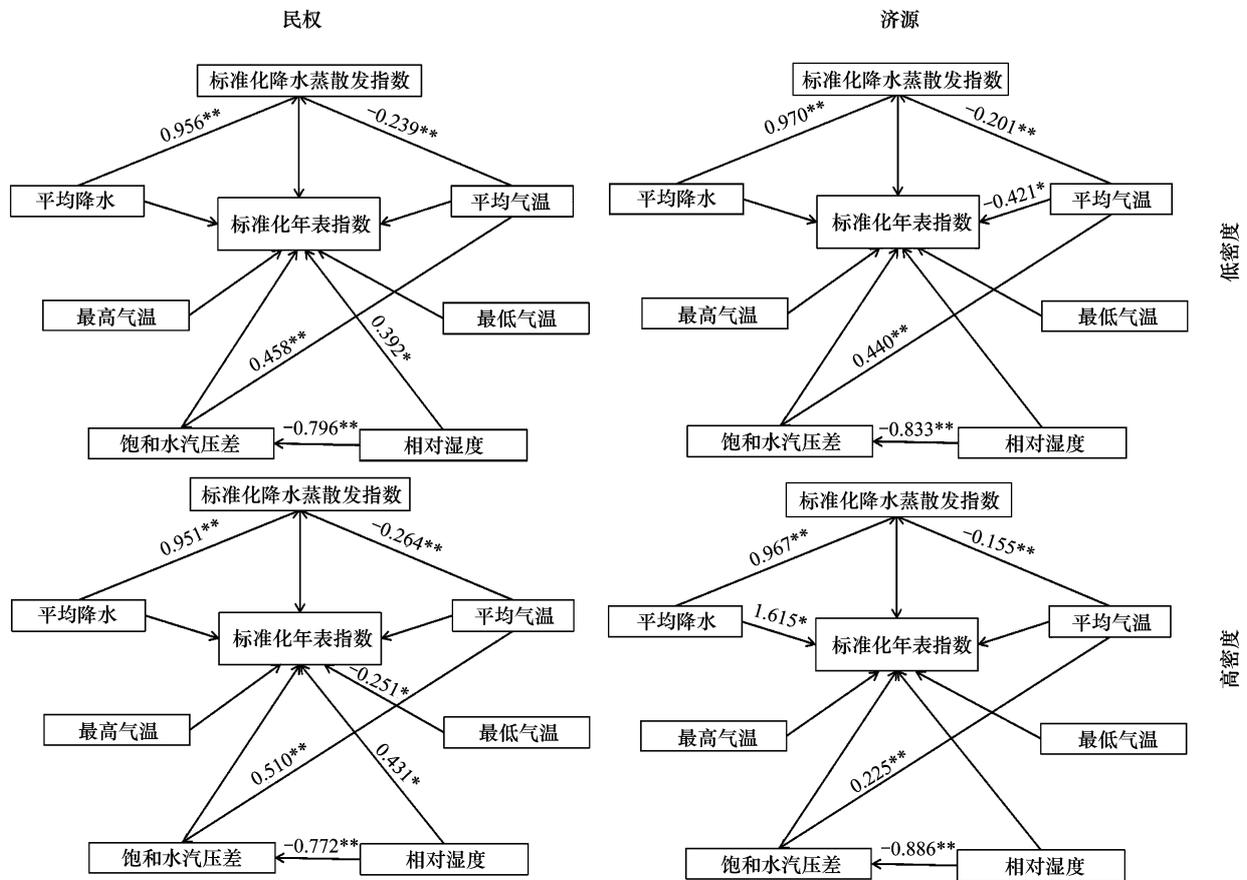


图 6 刺槐标准化年表指数与年气象因子路径分析

Fig.6 Path analysis for STD index of *R. pseudoacacia* with meteorological factors

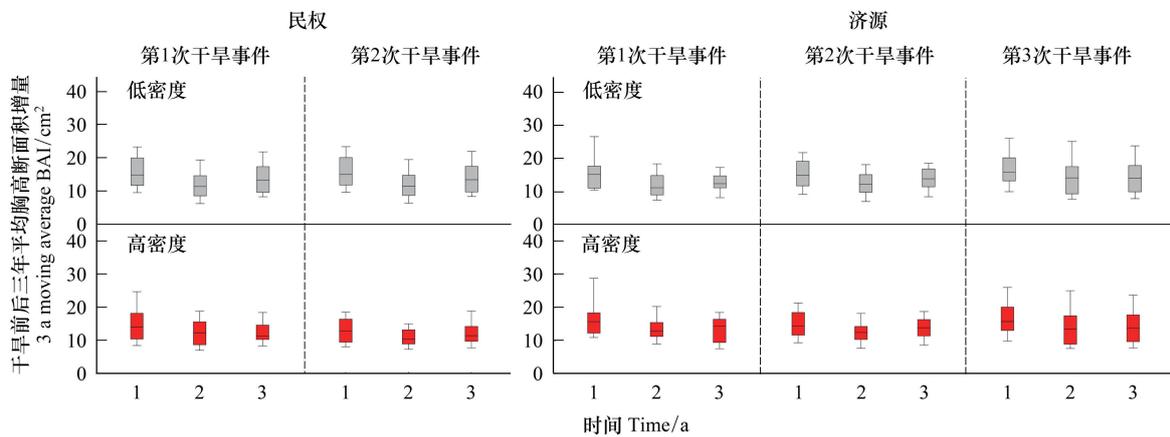


图 7 刺槐在干旱前后 3 a 平均 BAI

Fig.7 3-year average BAI for *R. pseudoacacia*, before, during and after drought event.

BAI, 胸高断面面积增量 Breast area increase; 箱线图表示在 2 或 3 个干旱事件期间 BAI 的平均值

从抵抗力来看,不同密度刺槐之间的抵抗力和恢复力均存在显著差异($P < 0.05$),表明抵抗力和恢复力可能与密度存在直接联系。抵抗力在不同密度间并没有表现出直接的大小关系,从恢复力来看,除第 2 次干旱事件后的民权高密度刺槐外,其余刺槐均能恢复生长,但是恢复力随着干旱事件的发生呈逐渐下降的趋势,且低密度刺槐的恢复力高于高密度。同样,不同密度刺槐的弹性指数之间均存在显著差异($P < 0.05$),低密度刺槐的弹性指数均高于高密度。相对弹性表征干旱造成的损伤,随着干旱事件的发生,相对弹性均表现出下降

的趋势,高密度刺槐显著低于低密度刺槐,表明高密度刺槐受到的干旱伤害要比低密度刺槐严重,民权高密度刺槐在第二次干旱事件后相对弹性小于 0,说明民权高密度刺槐受到不可逆的严重伤害。

3 讨论

3.1 气候对刺槐生长的影响

两地区不同密度年轮标准年表的样本量总体代表性(EPS)均高于 0.85,具有较高的信噪比,说明样本包含丰富的环境信息。民权刺槐平均敏感度明显高于济源,表明民权刺槐包含更多气候信息,且径向生长对气候变化的敏感度比济源的更高,有研究表明树木的平均敏感度随着海拔的上升呈下降的趋势,并且老龄树可能包含更多的气候信息^[32],高海拔和低林龄可能是济源刺槐林平均敏感度相对较小的重要原因。在同一地区,高密度刺槐的平均敏感度高于低密度,反映出高密度刺槐由于竞争的加剧,它的生长与气候条件特别是与降水存在更紧密的耦合^[33]。

气候变化、干旱和高温会使树木生长减少,当严重胁迫发生时,树木就会发生生理损伤^[19],树木采取减少树势或部分落叶的方式来应对不利因素的限制,从而导致树木生长减缓和林分退化^[9]。水分和温度被认为是树木生长的主要限制因子,本文结果显示生长季节中 2 个地点的刺槐年轮指数与降水、相对湿度和 SPEI 呈正相关,与 VPD 和最高温度呈负相关,但在不同地点其差异显著,这主要归因于各地点气候因子不同。除了降水,水分的有效性也对树木生长有明显的负面效应,SPEI 降低^[34]和夏季 VPD^[8]增加均导致森林生产力下降。在区域尺度上,人工林受竞争的影响相对减少,但受气候的影响相对增加,Liang 等^[35]在较大空间尺度上的研究表明竞争对亚热带树木径向生长的相对影响从东南向华北递减,而气候的影响则呈现相反的趋势,夏季降水和冬季温度对刺槐径向生长的正、负效应之间的平衡可能取决于海拔和纬度,低海拔地区的种群更容易遭受干旱和热胁迫^[36]。气候因子的响应分析表明民权低密度刺槐更容易受到秋冬季节气候信号的影响,这可能由于民权在入秋之后温度降低降水减少,而民权低密度刺槐因为种间竞争压力小,相对较低降水仍然能够满足刺槐生长的需求。进入初春,生长季前期降水越多,树木前期生长就能得到比较充分的水分,有利于增强后期生长能力^[37]。民权的高、低密度刺槐都与当年 8 月的降水和 SPEI 呈极显著正相关,但是在 6、7 月表现出不同,民权低密度刺槐与 6 月份的水热条件相关性更强,这可能是高密度刺槐中刺槐个体的竞争劣势决定的,需要更多的降水去满足对水分的需求,而 7 月高降水已经超过低密度刺槐的需求。济源刺槐生长基本上与本地区雨热同期,在树木的生长季节与气候因子表现出更高的相关性,济源低密度刺槐与当年 8 月的平均气温、最高气温和 VPD 呈显著负相关,这很可能是高温导致土壤水分的降低,间接影响刺槐的生长^[38],而高密度刺槐与 8 月的气候因子无显著的相关性,这可能是在区域内刺槐生长主要受竞争的影响,而气候的影响较小^[39]。

在年尺度上,相对湿度对民权 STD 有显著正效应,表明相对湿度是影响其生长的关键因子。高温增加刺槐的蒸腾作用和呼吸作用,在温度高、蒸发量大和土壤持水能力下降的共同作用下,就会导致水分胁迫,不利于刺槐的径向生长,此时较高的相对湿度能够降低蒸腾,对水分亏缺有一定的缓冲效果,为晚材的生长提供有利条件。同时最低温度对高密度刺槐 STD 有着显著负效应,低温可能对树木造成冻害,从而对树木造成不利影响,这与杨柳^[40]研究油松和马尾松的结论相似。在济源,不同密度刺槐表现出较大差异,平均气温对低密度刺槐 STD 有显著负效应,而平均降水对高密度 STD 有显著正效应,表明在年尺度上,由于竞争引起水分亏缺,这使得降水取代了温度成为限制树木生长的更关键因素。

3.2 竞争对刺槐干旱脆弱性的影响

严重的干旱会导致树木生长衰退和死亡,影响到森林健康和生态系统服务^[41]。森林生产力降低与其恢复到前期生长能力特定组成部分的阈值有关^[42],大多数树木在其生命周期会面临多次干旱事件,因此干旱后的恢复对长期生存至关重要。本文中,在 3 次干旱事件中,不同密度刺槐之间的抵抗力和恢复力均存在显著差异,抵抗力与密度并未呈现出显著的相关性,而恢复力却与密度则有显著的负相关关系,表明刺槐干旱后的

恢复能力受到密度的影响,而抵抗力与密度关联不明显。由于树木的抵抗力和恢复力部分取决于储存的能量,那么在干旱事件发生后抵抗力与恢复力之间可能会出现权衡,高密度刺槐恢复力较低,可能与其生长量低和体内的碳储存较少有关^[43]。同时,济源刺槐的林龄小于民权,其恢复力比民权更高,这与先前研究发现的幼树比老树有更高的抗旱能力结果一致^[44]。降低林分密度,减少对资源的竞争和增加土壤水分的有效性,可以提高林分的抗旱能力以及改善了干旱后的恢复力,这与民权低密度刺槐在干旱事件后恢复力明显高于高密度的结果一致。

弹性是树木受到干旱事件干扰后达到原先生长水平的能力,数值低于 1 表示干旱事件对后续生长的影响持续。在本文中,干旱事件后两地点刺槐弹性均出现了明显下降,表明干旱对刺槐产生了负面影响,使其不能恢复到未干扰前的状态,高密度刺槐的弹性明显低于低密度,表明密度对刺槐弹性产生影响。研究发现间伐确实能够改善地中海松的弹性,而密植会增加树木对气候变暖和干旱的脆弱性^[45],虽然间伐可以缓解干旱期间的生长衰退,但胁迫后对生长弹性的影响尚不明确^[46]。相对弹性是干扰期间生长恢复与损害程度的比值,如果干扰后生长不能恢复,则趋向于 0 甚至出现负值,本文中 2 地点不同密度刺槐的相对弹性表现基本相同,民权高密度刺槐的相对弹性在第 2 次干旱事件后出现负值,显现出其生长无法恢复到干旱前,导致树势降低,在未来,退化和死亡的风险增加。在多次干旱事件中,弹性并不是随着时间的推移而整体丧失,但相对弹性是逐渐下降并接近或小于 0,多次干旱后的累积效应增加,民权和济源刺槐在第 2 次干旱事件以后较小的相对弹性值均印证这种观点。

4 结论与展望

民权和济源不同刺槐径向生长在前期无显著差异,随着林龄增加,高密度刺槐的 BAI 比低密度显著降低。生长季期间的水热条件是影响刺槐生长的主要因素。路径分析结果显示,年尺度上的水分条件和温度是影响刺槐生长直接因素。在干旱事件过程中,刺槐的年轮宽度和 BAI 均下降,不同密度刺槐具有不同的抵抗力、恢复力、弹性和相对弹性,高密度刺槐表现出更高的脆弱性,易受到干旱的影响。为应对未来刺槐死亡风险的增加,应对高密度刺槐进行合理间伐和抚育。

全球气候不断变化和干旱事件频繁发生,对植物生长产生重要的影响。除了气候因子,密度、立地条件和年龄也是影响植物生长的重要因素。在本研究中,分析了 2 地点不同密度刺槐对气候因子及干旱的响应差异,发现高密度刺槐更容易受到未来干旱的负面影响,有研究表明低密度或疏伐降低密度能够改善剩余树木的资源可用性^[47],提高树木干旱后的生长恢复能力,故此下一步需对间伐等措施影响树木对干旱响应过程及机理予以关注。水力学失败^[48]、碳饥饿^[49]或二者的耦合在不同密度刺槐退化过程中发挥的作用是否一致需要进一步明确。要了解气候背景下不同地区不同密度的刺槐径向生长受气候变化的影响幅度,还需要进一步扩大研究区域,使用多尺度模型对树木生长-气候关系进行模拟、预测以及验证。

参考文献 (References):

- [1] 刘国华,傅伯杰. 全球气候变化对森林生态系统的影响. 自然资源学报, 2001, 16(1): 71-78.
- [2] Hansen M C, Potapov P V, Moore R, Hancher M, Turubanova S A, Tyukavina A, Thau D, Stehman S V, Goetz S J, Loveland T R, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice C O, Townshend J R G. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 2013, 342(6160): 850-853.
- [3] 尹晶萍,张煜星,付尧,王雪军. 中国碳排放与森林植被碳吸收潜力研究. 林业资源管理, 2021(03): 53-61.
- [4] 杨文慧,焦磊,买尔当·克依木,李宗善,高光耀,王聪,白应飞,孙婧雅,温润泉. 疏伐对黄土丘陵区刺槐林蒸腾的影响. 生态学报, 2021, 41(12): 4923-4934.
- [5] 张景光,王新平. 甘宁蒙陕退耕还林(草)中的适地适树问题. 中国沙漠, 2002, 22(5): 489-494.
- [6] Arias P, Bellouin N, Coppola E, Jones R, Krinner G. Physical science basis. contribution of working Group 14 I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change; technical summary. 2021
- [7] Redmond M D, Weisberg P J, Cobb N S, Clifford M J. Woodland resilience to regional drought: dominant controls on tree regeneration following

- overstorey mortality. *Journal of Ecology*, 2018, 106(2): 625-639.
- [8] Trugman A T, Medvigy D, Anderegg W R L, Pacala S W. Differential declines in Alaskan boreal forest vitality related to climate and competition. *Global Change Biology*, 2018, 24(3): 1097-1107.
- [9] Greenwood S, Ruiz-Benito P, Martínez-Vilalta J, Lloret F, Kitzberger T, Allen C D, Fensham R, Laughlin D C, Kattge J, Bönisch G, Kraft N J B, Jump A S. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*, 2017, 20(4): 539-553.
- [10] Colangelo M, Camarero J J, Borghetti M, Gentilesca T, Oliva J, Redondo M A, Ripullone F. Drought and *Phytophthora* are associated with the decline of oak species in southern Italy. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1595.
- [11] Zas R, Sampedro L, Solla A, Vivas M, Lombardero M J, Alfá R, Rozas V. Dendroecology in common gardens: population differentiation and plasticity in resistance, recovery and resilience to extreme drought events in *Pinus pinaster*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 291: 108060.
- [12] DeSoto L, Cailleret M, Sterck F, Jansen S, Kramer K, Robert E M R, Aakala T, Amoroso M M, Bigler C, Camarero J J, Cufar K, Gea-Izquierdo G, Gillner S, Haavik L J, Hereş A M, Kane J M, Kharuk V I, Kitzberger T, Klein T, Levanič T, Linares J C, Mäkinen H, Oberhuber W, Papadopoulos A, Rohner B, Sangüesa-Barreda G, Stojanovic D B, Suárez M L, Villalba R, Martínez-Vilalta J. Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees. *Nature Communications*, 2020, 11: 545.
- [13] 张辉, 张芸, 胡亚楠, 颜耀, 吴鹏飞, 曾爱聪, 马祥庆. 气候变暖背景下杉木年轮密度对气候因子的响应. *生态学报*, 2021, 41(4): 1551-1563.
- [14] D'Amato A W, Bradford J B, Fraver S, Palik B J. Effects of thinning on drought vulnerability and climate response in north temperate forest ecosystems. *Ecological Applications*, 2013, 23(8): 1735-1742.
- [15] Tilman D, Reich P B, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 2001, 294(5543): 843-845.
- [16] Puettmann K J. Silvicultural challenges and options in the context of global change: "simple" fixes and opportunities for new management approaches. *Journal of Forestry*, 2011, 109(6): 321-331.
- [17] Castagneri D, Battipaglia G, von Arx G, Pacheco A, Carrer M. Tree-ring anatomy and carbon isotope ratio show both direct and legacy effects of climate on bimodal xylem formation in *Pinus pinea*. *Tree Physiology*, 2018, 38(8): 1098-1109.
- [18] Huang M T, Wang X H, Keenan T F, Piao S L. Drought timing influences the legacy of tree growth recovery. *Global Change Biology*, 2018, 24(8): 3546-3559.
- [19] Anderegg W R L, Trugman A T, Badgley G, Konings A G, Shaw J. Divergent forest sensitivity to repeated extreme droughts. *Nature Climate Change*, 2020, 10(12): 1091-1095.
- [20] Klein T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 2014, 28(6): 1313-1320.
- [21] Calama R, Conde M, de-Dios-García J, Madrigal G, Vázquez-Piqué J, Gordo F J, Pardos M. Linking climate, annual growth and competition in a Mediterranean forest: *Pinus pinea* in the Spanish Northern Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 264: 309-321.
- [22] Zeng X M, Wei C F, Liu X H, Zhang L N. Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) and Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) show high vulnerability and similar resilience to early-growing-season drought in the Helan Mountains, China. *Ecological Indicators*, 2020, 110: 105871.
- [23] 刘立斌, 许海洋, 郭银明, 梁辉, 芦晓明, 张慧, 梁尔源, 倪健. 基于树木年轮定量重建过去 50 年贵州典型森林优势树种的地上生物量与生产力变化. *生态学报*, 2020, 40(10): 3441-3451.
- [24] Puchałka R, Dyderski M K, Vítková M, Sádlo J, Klisz M, Netsvetov M, Prokopyuk Y, Matisons R, Mionskowski M, Wojda T, Koprowski M, Jagodziński A M. Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) range contraction and expansion in Europe under changing climate. *Global Change Biology*, 2021, 27(8): 1587-1600.
- [25] Su B Q, Wang L F, Shangguan Z P. Morphological and physiological responses and plasticity in *Robinia pseudoacacia* to the coupling of water, nitrogen and phosphorus. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2021, 184(2): 271-281.
- [26] Holmes R L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring bull*, 1983.
- [27] Bunn A G. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 2008, 26(2): 115-124.
- [28] 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.
- [29] Martín-Benito D, Cherubini P, del Río M, Cañellas I. Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. *Trees*, 2008, 22(3): 363-373.
- [30] 董双林, 崔宏光. 饱和水汽压计算公式的分析比较及经验公式的改进. *应用气象学报*, 1992, 3(4): 501-508.
- [31] 杨建伟, 梁宗锁, 韩蕊莲. 不同土壤水分状况对刺槐的生长及水分利用特征的影响. *林业科学*, 2004, 40(5): 93-98.

- [32] 郑壮鹏, 赵思媛, 周非飞, 和金福, 胡善斌, 董志鹏, 陈诗音, 方克艳. 亚洲树轮平均敏感度分布特征及其影响因素. 应用生态学报, 2019, 30(3): 805-813.
- [33] Laurent M, Antoine N, Joël G. Effects of different thinning intensities on drought response in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Forest Ecology and Management, 2003, 183(1/2/3): 47-60.
- [34] Gomes Marques I, Campelo F, Rivaes R, Albuquerque A, Ferreira M T, Rodríguez-González P M. Tree rings reveal long-term changes in growth resilience in Southern European riparian forests. Dendrochronologia, 2018, 52: 167-176.
- [35] Liang H X, Huang J G, Ma Q Q, Li J Y, Wang Z, Guo X L, Zhu H X, Jiang S W, Zhou P, Yu B Y, Luo D W. Contributions of competition and climate on radial growth of *Pinus massoniana* in subtropics of China. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 274: 7-17.
- [36] Sánchez-Salguero R, Linares J C, Camarero J J, Madrigal-González J, Hevia A, Sánchez-Miranda Á, Ballesteros-Cánovas J A, Alfaro-Sánchez R, García-Cervigón A I, Bigler C, Rigling A. Disentangling the effects of competition and climate on individual tree growth: a retrospective and dynamic approach in Scots pine. Forest Ecology and Management, 2015, 358: 12-25.
- [37] 刘成程. 山东省常用恢复树种径向生长与气候关系的研究[D]. 济南: 山东大学, 2007.
- [38] 蔡秋芳, 刘禹, 包光, 雷莺, 孙铂. 树轮记录的吕梁山地区公元1836年以来5—7月平均气温变化. 科学通报, 2010, 55(20): 2033-2039.
- [39] Jiang X Y, Huang J G, Cheng J, Dawson A, Stadt K J, Comeau P G, Chen H Y H. Interspecific variation in growth responses to tree size, competition and climate of western Canadian boreal mixed forests. Science of the Total Environment, 2018, 631/632: 1070-1078.
- [40] 杨柳. 鸡公山马尾松和油松树木生长对气候要素的响应[D]. 开封: 河南大学, 2020.
- [41] Trumbore S, Brando P, Hartmann H. Forest health and global change. Science, 2015, 349(6250): 814-818.
- [42] 王彦辉, 肖文发, 张星耀. 森林健康监测与评价的国内外现状和发展趋势. 林业科学, 2007, 43(7): 78-85.
- [43] Galiano L, Martínez-Vilalta J, Lloret F. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. New Phytologist, 2011, 190(3): 750-759.
- [44] Andivia E, Ruiz-Benito P, Díaz-Martínez P, Carro-Martínez N, Zavala M A, Madrigal-González J. Inter-specific tolerance to recurrent droughts of pine species revealed in saplings rather than adult trees. Forest Ecology and Management, 2020, 459: 117848.
- [45] Navarro-Cerrillo R M, Sánchez-Salguero R, Rodríguez C, Duque Lazo J, Moreno-Rojas J M, Palacios-Rodríguez G, Camarero J J. Is thinning an alternative when trees could Die in response to drought? The case of planted *Pinus nigra* and *P. Sylvestris* stands in southern Spain. Forest Ecology and Management, 2019, 433: 313-324.
- [46] Castagneri D, Vacchiano G, Hackett-Pain A, DeRose R J, Klein T, Bottero A. Meta-analysis reveals different competition effects on tree growth resistance and resilience to drought. Ecosystems, 2022, 25(1): 30-43.
- [47] Sohn J A, Saha S, Bauhus J. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: a meta-analysis. Forest Ecology and Management, 2016, 380: 261-273.
- [48] Li M Y, Fang L D, Duan C Y, Cao Y, Yin H, Ning Q R, Hao G Y. Greater risk of hydraulic failure due to increased drought threatens pine plantations in Horqin Sandy Land of Northern China. Forest Ecology and Management, 2020, 461: 117980.
- [49] Trifilò P, Casolo V, Raimondo F, Petrusa E, Boscutti F, Lo Gullo M A, Nardini A. Effects of prolonged drought on stem non-structural carbohydrates content and post-drought hydraulic recovery in *Laurus nobilis* L.: the possible link between carbon starvation and hydraulic failure. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 120: 232-241.