

DOI: 10.20103/j.stxb.202303030390

钟元, 郑嘉诚, 邱红岩, 吕利新. 西藏东部主要建群树种径向生长对极端干旱的响应差异. 生态学报, 2024, 44(3): 1221-1230.

Zhong Y, Zheng J C, Qiu H Y, Lü L X. Differences in response of radial growth to extreme droughts for the main constructive tree species on sunny and shady slopes in eastern Tibet. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1221-1230.

西藏东部主要建群树种径向生长对极端干旱的响应差异

钟 元^{1,2}, 郑嘉诚^{1,2}, 邱红岩¹, 吕利新^{1,*}

1 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:不同坡向、不同海拔树木生长对极端干旱事件的响应可能不同, 然而这方面的认识不足。为此, 选取西藏东部珠角拉山阴、阳坡的建群树种川西云杉 (*Picea likiangensis* var. *rubescens*) 和大果圆柏 (*Juniperus tibetica*), 在不同海拔高度建立了树轮宽度年表, 分析了径向生长的气候响应, 以及对极端干旱事件的抵抗力和恢复力。结果表明: 阳坡大果圆柏和阴坡川西云杉的树木生长对气候的响应存在相似性, 均与前一年 3—6 月、11—12 月气温显著正相关, 与当年 4—5 月气温显著负相关, 与当年 4—5 月降水和帕尔默干旱指数 (PDSI, Palmer Drought Severity Index) 显著正相关 ($P < 0.05$)。阳坡大果圆柏的抵抗力显著低于阴坡川西云杉。随着海拔升高, 阴坡川西云杉树木个体的抵抗力和恢复力均显著提高, 而阳坡大果圆柏树木个体抵抗力、恢复力在不同海拔无显著区别。结合混合效应模型表明树木抵抗力主要受当年 4—5 月平均最高气温限制, 树木恢复力主要受干旱事件后四年 4—5 月平均最高气温限制 ($P < 0.01$), 说明生长季高温引起的极端干旱是树木径向生长下降的主要原因。

关键词:大果圆柏; 川西云杉; 径向生长; 气候响应; 极端干旱; 抵抗力; 恢复力

Differences in response of radial growth to extreme droughts for the main constructive tree species on sunny and shady slopes in eastern Tibet

ZHONG Yuan^{1,2}, ZHENG Jiacheng^{1,2}, QIU Hongyan¹, LÜ Lixin^{1,*}

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

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

Abstract: Tree radial growth may respond differently to extreme drought events on different slopes and at different altitudes, but this is not well understood. In order to reveal the differences in growth response to climate warming, we selected the constructive tree species *Picea likiangensis* var. *rubescens* and *Juniperus tibetica* of the forests from the shady and sunny slopes of Zhujiaola Mountain in eastern Tibet. Tree-ring width chronologies were established for the two investigated tree species at different altitudes, and then used to analyze the climate response of tree radial growth. Furthermore, the characteristics of resistance and resilience to extreme drought events were then explored for the studied trees based on tree-ring width data. The results showed that there were strong similarities in the responses of junipers on the sunny slope and spruces on the shady slope to the climate variations, both of which were significantly and positively correlated with the temperatures in March-June and November-December of the previous year, negatively correlated with the temperature and positively correlated with the precipitation and Palmer Drought Severity Index (PDSI) in April-May of the ring-formation year ($P < 0.05$). Besides, temperatures in the previous growing season and winter, temperatures and moisture conditions in

基金项目:国家自然科学基金面上项目 (42271074); 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK0301)

收稿日期:2023-03-03; **网络出版日期:**2023-11-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lixinlv@ibcas.ac.cn

the current growing season were the main limiting factors for the two tree species but the growth variations of junipers on the sunny slope were more sensitive to drought fluctuations in the growing season as compared with spruce trees. In addition to the climate response analysis we also investigated the differences in the resistance and resilience of the two constructive tree species in response to extreme drought events, which were defined by PDSI according to the growth-climate response results. We found that the resistance of junipers on the sunny slope was significantly lower than that of spruces on the shady slope, indicating that the junipers on sunny slope would be more sensitive to drought extremes, and thus facing greater risk of growth decline when severe drought events occurred. Our results also uncovered altitude-specific differences in resistance and resilience to drought events for the two tree species. With the increase of altitude, the resistance and resilience of individual spruce trees on shady slopes increased significantly, while there was no significant difference in resistance and resilience for junipers on sunny slopes at different altitudes. Therefore, the spruces on the shady slope at low altitudes would be more sensitive to drought extremes. The mixed-effects model further revealed that tree growth resistance was significantly limited by the average maximum temperature in April-May in the drought year. Tree growth resilience was significantly limited by the average April-May maximum temperatures in four years after the drought event ($P < 0.01$), suggesting that climate warming would lead to a decrease in tree radial growth to extreme drought events and inhibiting growth recovery afterwards.

Key Words: *Juniperus tibetica*; *Picea likiangensis* var. *rubescens*; radial growth; climate response; extreme drought; resistance; resilience

气候变暖正在改变极端干旱事件的频率和强度^[1-2]。气候变化背景下,维持高海拔森林的结构和功能对服务国家“双碳战略”和区域生态安全都有重要意义。有研究表明,干旱胁迫会影响树木运输水分和养分,如光合速率减慢、细胞损伤等,进一步造成树木叶片枯萎、生长缓慢及个体死亡等^[3-8]。极端干旱事件将导致树木生长停止、个体死亡进而触发森林退化^[9-11],削弱森林生态功能。因此,对气候变化背景下树木对极端气候适应能力的认识是森林经营的重要理论基础。未来极端干旱事件持续增多背景下,低抵抗力树种面临替代风险,认识树木生长对极端干旱的响应有助于评估物种分布和植被动态,为森林生态评估及森林生态系统经营、保护及恢复提供重要依据,然而,不同树种、不同海拔的树木生长对极端干旱事件的响应方式尚不清楚。

树木年轮记录了植物生长环境的变化信息,是气候变化的自然档案,具有定年准确和分辨率高等优势^[12],成为评估树木干旱抵抗力和恢复力的关键指标^[13]。Lloret 等用树轮评估了森林应对干旱的稳定性^[14],量化了树木对干旱事件的适应能力,是评价树木应对极端干旱事件的关键指标^[15]。

本文选取了西藏东部珠角拉山阴、阳坡的主要建群树种川西云杉(*Picea likiangensis* var. *rubescens*)与大果圆柏(*Juniperus tibetica*),在不同海拔高度建立了大果圆柏和川西云杉的树轮宽度年表,旨在分析以下科学问题:(1)对比分析西藏东部阴坡和阳坡两树种对气候的响应差异并找出其径向生长的主要限制因子;(2)通过混合效应模型探求不同坡向、不同海拔树木生长对极端干旱事件的响应规律。研究结果为评估气候变暖背景下青藏高原川西云杉和大果圆柏未来分布变化趋势提供数据支持,为相关森林管理和抚育措施的制定提供理论依据。

1 研究区域

珠角拉山位于西藏东部,属于高原寒温带季风性气候,根据附近的昌都气象站记录,年平均气温 7.7℃,年平均降雨量 481.2 mm,年温差小,日温差大,干湿季分明,雨季降水集中,夏季温和湿润,冬季寒冷干燥。研究区阳坡主要植被为大果圆柏纯林,阴坡以川西云杉纯林为主,半阳坡乔木群落是由大果圆柏和川西云杉混交而成。虽然处于同一气候区内,阴坡和阳坡的生境条件差异较大,例如,阳坡比阴坡的太阳辐射量大,气温更高,蒸散作用更强,而土壤湿度小和土壤含水量相对偏低^[16-17]。

2 材料与方法

2.1 样本采集

采样点位于西藏自治区昌都市卡若区的珠峰拉山。样地设置主要是沿海拔梯度进行,在大果圆柏和川西云杉分布上限(林线)设立高海拔采样点,然后按照约 200 m 海拔差设置海拔梯度,直至沟谷。其中川西云杉设置了 3 个海拔梯度,高海拔采样点 PIU 位于 4428 m,中海拔采样点 PIM 位于 4221 m,低海拔采样点 PIL 位于 3976 m (图 1)。大果圆柏设置了两个海拔梯度,包括高海拔采样点 JuU 位于 4388 m 和低海拔采样点 JuL 位于 4208 m (图 1)。在每个采样点上,野外取样遵循树轮年代学标准,取样对象为成熟、健康树木,使用直径为 5.15 mm 的生长锥在树木胸高处(1.3 m)钻取树木年轮样品,且在每个采样地点至少 20 株以上树木进行取样。每棵树采集 1 个树芯,5 个采样点共收集了 168 个树芯样品。

2.2 建立年表

树轮样本带回实验室后,待树芯样品自然风干后固定,依次用 240、400 和 600 目的磨砂纸打磨抛光,至显微镜下可清晰分辨年轮为止;然后使用精度为 0.001 mm 的 LINTAB 测量仪逐年测量每个年轮的宽度。树轮样本宽度测量结果利用 COFECHA 程序进行质量检验,依据其检验和更正定年和宽度测量过程中出现的误差,剔除交叉定年较差的样本,使定年结果更加准确可靠,最终采用 142 根样芯来建立树木年表。由于树木轮宽序列包含与树龄相关的生长趋势,本研究采用 2/3 年龄作为步长的样条函数法对每棵树芯进行了去趋势处理^[18-19],并利用双权重稳健平均的手段为每个采样点建立年表。因为差值年表能去掉树木个体前期生理条件对后期生长造成的持续性影响^[20],具有更好的统计独立性,所以本研究采用差值年表进行树木生长的气候响应分析。以上去趋势分析和年表构建在 R 语言的 dplR 包完成^[21]。

2.3 气象资料

本研究的采样点分布于珠峰拉山的南、北两坡。由于缺乏实地器测气象数据,所以选取了距离采样点最近的昌都气象站(31.09 °N, 97.10 °E, 海拔 3306 m)的逐月气候数据进行树木生长的气候响应分析。昌都气象站距离采样点直线距离 40km,同属于澜沧江流域,无高山阻隔。气候要素包括昌都气象站的 1954—2014 年间的月平均气温(tav)、月平均最高气温(tmx)、月平均最低气温(tmn)、月降水量(precip)。以上气候数据从中国气象信息中心门户网站(<http://data.cma.cn/>)获取。根据记录,年降水量在分析时段内无显著变化,年均温呈现缓慢增长趋势(图 2)。此外,本研究使用帕尔默干旱指数(PDSI)来表征气候干旱程度,该数据是从荷兰气候分析网站 KNMI Explorer (<http://climexp.knmi.nl>)下载的 0.5×0.5 格点气象数据^[22]。帕尔默干旱指数(PDSI)是一个基于水量供需关系,引入实际植被参数和考虑积雪季节性动态的评估气象干旱的改良干旱指数^[23],综合考虑了降水、气温和土壤可提供的水分含量的影响^[24]。

2.4 分析方法

分析影响树木生长的主要气候因子,采用 Pearson 相关来分析年轮宽度指数与不同气象因子的相关性,分析时间段为 1954 年 1 月至 2010 年 12 月,考虑到树木生长可能会受前一年生长的影响,选取前一年 3 月到当年 10 月的气象因子进行分析。

根据 Lloret 等^[16]的方法计算了树木生长对极端干旱响应的 2 个弹性指标:抵抗力(R_t)和恢复力(R_s)。 R_t 为干旱发生时与干旱发生之前树木生长的差异,用来量化干旱对树木径向生长造成的影响; R_s 为干旱发生

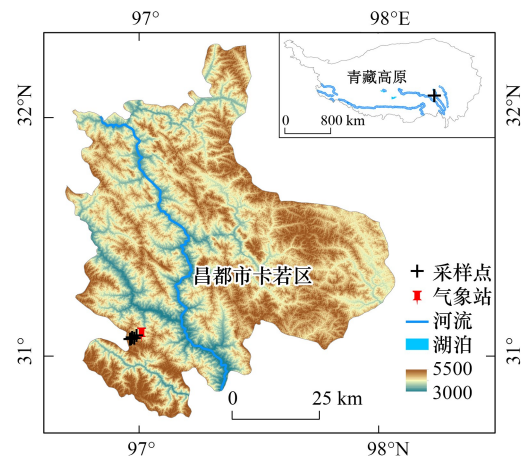


图 1 采样点和气象站位置

Fig.1 Location map of the sampling sites and the weather station

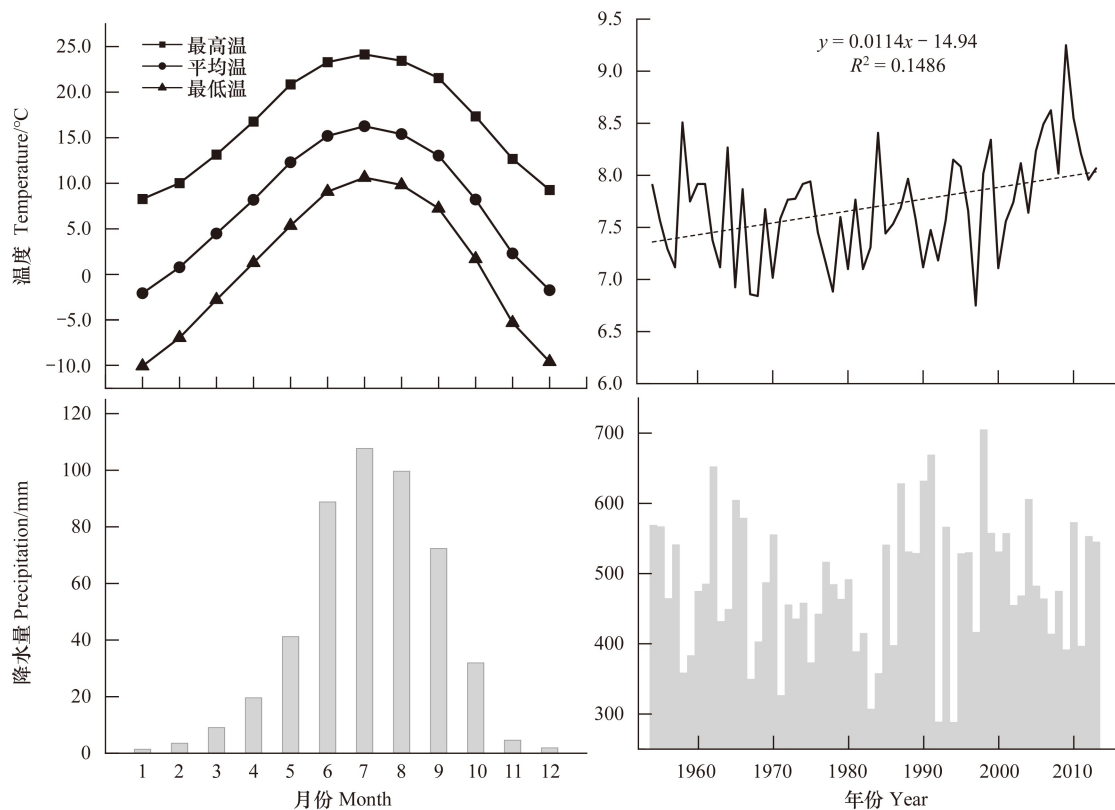


图2 西藏昌都市气象站 1954-2014 年气温和降水量变化情况

Fig.2 Variations of temperatures and precipitations from 1954 to 2014 at the Changdu climate station

之前与之后树木生长的差异,表征树木在干旱发生后恢复到之前生长水平的能力。公式如下:

$$R_t = Dr / PreDr$$

$$R_s = PostDr / PreDr$$

式中, Dr 表示树轮宽度指数, $PreDr$ 和 $PostDr$ 分别表示干旱发生前 4 年和后 4 年树轮宽度指数平均值。相关计算采用 R 语言中的 *PointRes* 包完成。绘图用 origin 2021 完成,利用 Shapiro-Wilk 检验判断极端干旱年份中大果圆柏和川西云杉抵抗力、恢复力指数的正态性,选用 Kruskal-Wallis 方差分析进行显著性检验。

构建树木生长模型的数据具有自相关性,因此将干旱事件看作随机效应,而在空间尺度上,不同环境因子气温、降水、坡向等也会造成林木个体的抵抗力和恢复力存在差异,气温、降水、坡向属于固定变量,将其看作固定效应。根据气温在海拔上的递减规律,利用平均气温垂直递减率 ($0.6^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$) 对气温数据进行矫正^[25],而降水数据没有明显的海拔梯度特征,未进行矫正。然后,我们利用混合效应模型,利用影响抵抗力和恢复力变化的多个变量进行拟合,形式如下:

$$R_{ij} = \beta_0 + \beta_i + (\mu_0 + \mu_i) X_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

式中, R_{ij} 代表抵抗力或恢复力指数, X_{ij} 对应环境变量; β_0 和 β_i 分别代表固定效应和随机效应的截距; μ_0 和 μ_i 分别代表固定效应和随机效应的斜率; ε_{ij} 代表无法被固定效应和随机效应解释的随机误差。

线性混合效应模型分析使用分析软件 R 中的程序包 *lme4* 完成,拟合方法采用限制性最大似然法 (REML)。

3 结果与分析

3.1 树木年表特征分析

根据气象站记录数据的时间长度和各样点年表的信号强度,本文以 1954—2010 年作为公共时间段计算

了五个采样点年表的特征统计量,样本总体解释量均大于 0.85,表明 5 个采样点年表都能较好地代表研究区川西云杉和大果圆柏树轮宽度变化的基本特征。系列间平均相关系数均大于 0.49,表明年表各样本间具有较好的相关性,不同树木样芯之间的轮宽变化具有很好的一致性。高海拔的系列间相关系数大于低海拔,表明生长在高处的树木含有更强的共同信号。大果圆柏的平均敏感度高于川西云杉,说明大果圆柏年轮的宽窄变化较大,对环境变化更加敏感。此外,大果圆柏与川西云杉的一阶自相关均大于 0.8,表明之前年份的气候条件对当年大果圆柏和川西云杉径向生长的影响均较大。虽然研究区内的川西云杉和大果圆柏树龄可达 300 年,甚至更长,然而,由于本研究的主要分析和结果都是基于树轮宽度年表和气候信息的公共时间段,为了避免树轮年表信息冗余,文中保留了 1950 年以后的年表部分(图 3)。

3.2 径向生长对气候因子的响应

根据各采样点年表与气象因子响应分析(图 4),前一年 3—6 月气温对当年的树轮宽度有显著的正相关作用,而降水影响则相对较弱,没有达到显著水平。具体而言,阳坡大果圆柏树木生长与前一年 3—6 月平均气温、最高气温及最低气温显著正相关;阴坡川西云杉树木生长与前一年 5 月平均气温、最高气温及最低气温显著正相关,与前一年 7—9 月平均气温、最高气温显著负相关。而前一年生长季降水对大果圆柏没有显著影响,仅前一年 9—10 月降水与中低海拔川西云杉树木生长显著正相关($P < 0.05$)。阳坡大果圆柏和阴坡川西云杉树木年表均与前一年 11 月至 12 月平均温和最低

温显著正相关,与当年 4—5 月平均温和最高温显著负相关,与当年 4—5 月降水、PDSI 显著正相关($P < 0.05$)。大果圆柏和川西云杉树木生长对气候的响应存在一致性,前一年冬季低温及生长季气温和水分状况是大果圆柏和川西云杉生长的主要限制因子,且大果圆柏的径向生长变化对生长季干旱波动更敏感。

3.3 树木径向生长对极端干旱事件的响应特征

基于生长气候关系的分析结果发现,两个树种与 4—5 月 PDSI 相关性最高,因此选用当年 4—5 月 PDSI 进行干旱事件分析。依据 4—5 月 PDSI,发现了 5 次极端干旱事件,分别是 1969、1973、1984、1993 和 2009 年。在五次干旱事件中,阳坡大果圆柏有 64% 的树木个体抵抗力低于 1,阴坡川西云杉有 63% 的树木个体抵抗力低于 1,大果圆柏有 55% 的树木个体恢复力高于 1,川西云杉有 51% 的树木个体恢复力高于 1,表明大部分树木个体在干旱发生时径向生长易受到抑制,在干旱事件后生长又得到恢复。

从抵抗力和恢复力在不同海拔上的变化趋势,可以看出随着海拔上升,阴坡川西云杉树木个体的抵抗力、恢复力显著增加,阳坡大果圆柏抵抗力、恢复力未表现出明显差异(图 5)。此外,阳坡大果圆柏的抵抗力显著低于阴坡川西云杉的抵抗力,表明阳坡大果圆柏对干旱更敏感。

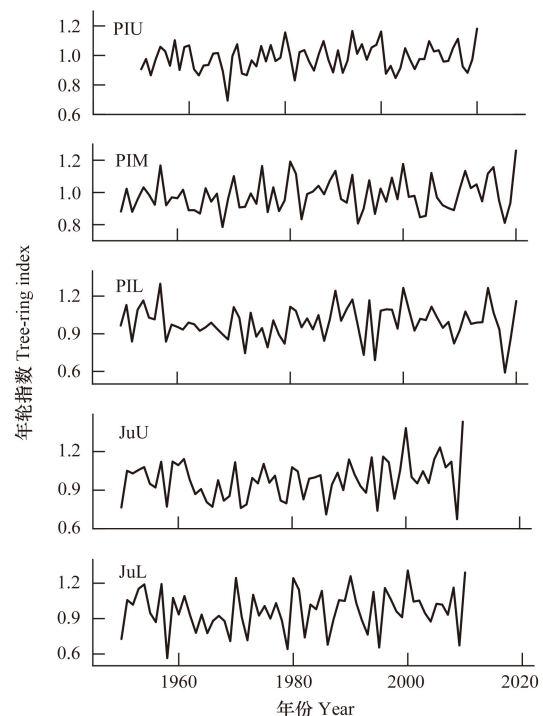


图 3 西藏东部珠角拉山阴阳坡上五个采样点的树轮宽度年表

Fig.3 Tree-ring width chronologies for the five sampling sites on the shaded and sunny slopes of the Zhujiola Mountain in eastern Tibet

PIU: 川西云杉高海拔采样点 Upper-elevation sampling sites of *Picea likiangensis* var. *rubescens*; PIM: 川西云杉中海拔采样点 Mid-elevation sampling sites of *Picea likiangensis* var. *rubescens*; PIL: 川西云杉低海拔采样点 Low-elevation sampling sites of *Picea likiangensis* var. *rubescens*; JuU: 大果圆柏高海拔采样点 Upper-elevation sampling sites of *Juniperus tibetica*; JuL: 大果圆柏低海拔采样点 Low-elevation sampling sites of *Juniperus tibetica*

表 1 西藏东部珠角拉山阴阳坡上五个采样点树轮宽度年表的统计信息

Table 1 Statistics for the tree-ring width chronologies of the five sampling sites on the shaded and sunny slopes of the Zhujiola Mountain in eastern Tibet

年表 Chronology	PIU	PIM	PIL	JuU	JuL
样本量 Number of tree/n	34	29	27	32	20
平均年龄 Average age/a	349	443	230	1218	835
序列间相关系数 Mean inter-series correlation	0.498	0.512	0.583	0.518	0.554
平均敏感度 Mean sensitivity	0.158	0.157	0.175	0.217	0.294
平均长度 Mean length of series/a	125.5	246.9	120.1	715.3	574.5
一阶自相关 First-order autocorrelation	0.852	0.884	0.861	0.835	0.864
标准差 Standard deviation	0.324	0.251	0.724	0.149	0.238
平均树轮宽度 Mean ring width/cm	0.84	0.52	1.41	0.33	0.38
样本总体解释量 Expressed population signal/%	0.896	0.903	0.902	0.927	0.899
信噪比 Signal to noise ratio	8.622	9.328	9.196	12.738	8.869

五个年表共同区间段为 1954—2010 年;PIU:川西云杉高海拔采样点 Upper-elevation sampling sites of *Picea likiangensis* var. *rubescens*;PIM:川西云杉中海拔采样点 Mid-elevation sampling sites of *Picea likiangensis* var. *rubescens*;PIL:川西云杉低海拔采样点 Low-elevation sampling sites of *Picea likiangensis* var. *rubescens*;JuU:大果圆柏高海拔采样点 Upper-elevation sampling sites of *Juniperus tibetica*;JuL:大果圆柏低海拔采样点 Low-elevation sampling sites of *Juniperus tibetica*

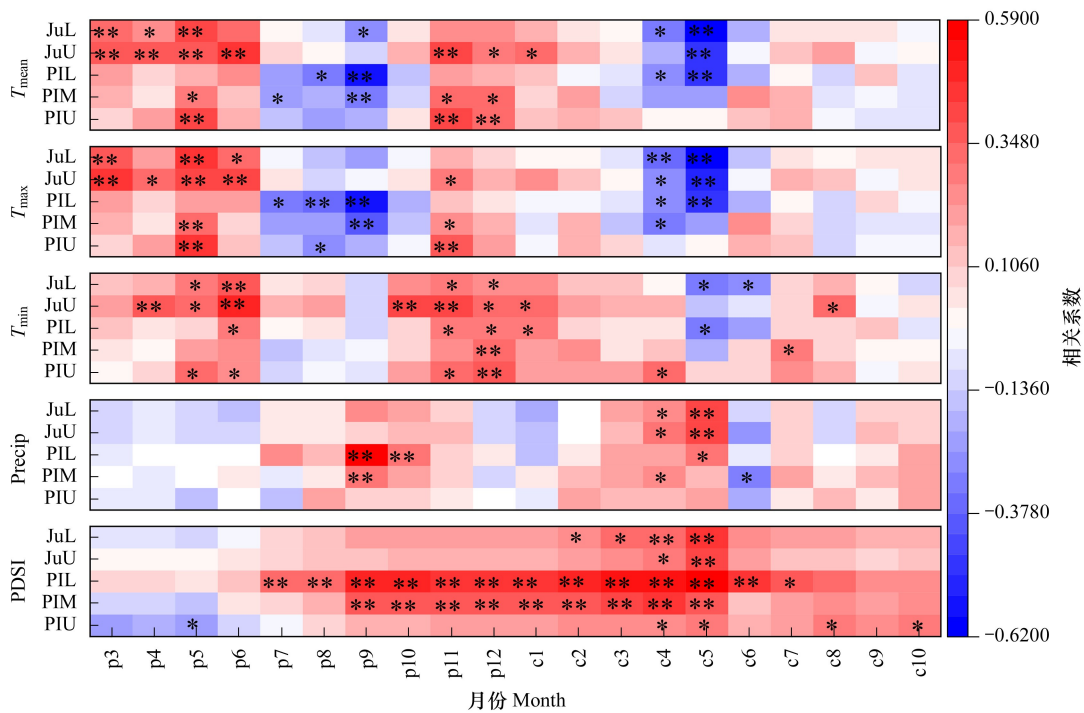


图 4 树木径向生长与气候因子的相关系数

Fig.4 Correlation coefficients of radial growth of trees with climatic factors

横坐标 p 表示前一年月份, c 表示当年月份;相关检验星号“**”表示极显著相关 ($P < 0.01$)、“*”表示显著相关 ($P < 0.05$); T_{mean} :月平均气温 Monthly average temperature; T_{max} :月平均最高气温 Average monthly maximum temperature; T_{min} :月平均最低气温 Average monthly minimum temperature;Precip:月平均降水量 Average monthly precipitation;PDSI:帕尔默干旱指数 Palmer Drought Severity Index

混合效应模型结果表明:树木抵抗力与当年 4—5 月平均最高气温存在显著负相关关系 ($P < 0.001$),与当年 4—5 月平均降水量存在正相关关系 (表 2),树木恢复力与干旱事件后四年 4—5 月平均最高气温存在显著负相关关系 ($P < 0.001$),与干旱事件后四年 4—5 月平均降水量存在正相关关系。

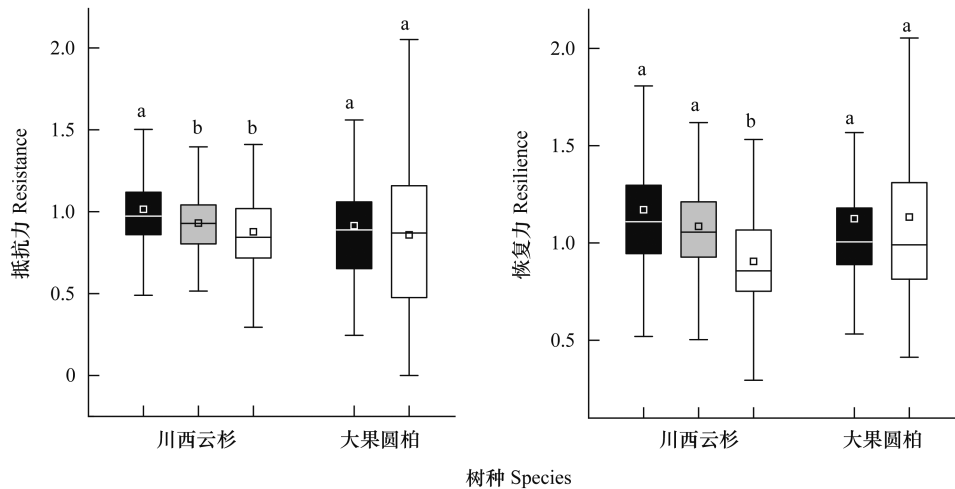


图 5 树木径向生长在不同海拔对极端干旱事件的抵抗力和恢复力

Fig.5 Resistance and resilience elasticity of radial growth of trees to extreme drought events at different elevations
黑色、灰色、白色箱体分别代表高、中、低 3 个海拔梯度。不同小写字母表示海拔间差异显著 ($P<0.05$);PI:川西云杉 *Picea likiangensis* var. *rubescens*;Ju:大果圆柏 *Juniperus tibetica*

表 2 抵抗力与恢复力线性混合效应模型模拟结果

Table 2 Results of the linear mixed effects models of resistance and resilience

变量 Variable	抵抗力 Resistance				恢复力 Resilience			
	估计值 Estimate	标准差 Std.Er	df	P	估计值 Estimate	标准差 Std.Er	df	P
Intercept	1.769	0.292	12	<0.001	2.158	0.453	5	0.005
Species	0.088	0.027	652	0.001	−0.014	0.040	603	0.722
Pspr	0.004	0.008	3	0.529	—	—	—	—
Tspr	−0.055	0.014	650	<0.001	—	—	—	—
Tsprpost	—	—	—	—	−0.086	0.019	589	<0.001
Psprpost	—	—	—	—	0.001	0.012	3	0.911

Pspr:当年 4—5 月平均降水量 Average precipitation in April and May of the current year;Tspr:当年 4—5 月平均最高气温 Average maximum temperature in April-May of the current year;Tsprpost:干旱事件后四年 4—5 月平均最高气温 the average April-May maximum temperatures in four years after the drought event;Psprpost:干旱事件后四年 4-5 月平均降水量 the average April-May precipitation in four years after the drought event

4 讨论

4.1 树木径向生长对气候因子的响应差异

两个树种径向生长与气象因子相关性分析表明,两个树种径向生长均与当年 4—5 月降水量、相对湿度、PDSI 显著正相关,PDSI 反映土壤水分的可利用程度^[26],土壤可利用水分可以直接影响形成层活动,进而影响木质部的形成^[27]。考虑主要是由于 4—5 月树木进入生长期,树木需要充足的水分来供给木质部细胞的扩张,保障树木各项生理活动及光合产物的积累^[28—29],如果降水不充足,土壤可利用水分减少,就会限制树木生长。对阿尔卑斯山谷的成熟苏格兰松、玉龙雪山地区丽江云杉、云南松,伏牛山龙池垭油松的树轮研究也有相似发现^[30—33]。与气温的相关分析发现,两个树种均前一年 11—12 月气温显著正相关、当年 4—5 月气温显著负相关。前一年 11—12 月处于树木生长季末期,较高的气温有利于光合产物的积累^[34],对当年生长和下一年的生长都具有促进作用。而树木年轮与 4—5 月气温表现出负相关关系可能与干旱胁迫有关,此时处于夏季风启动之前,降水较少,高温少雨加剧干旱胁迫,导致大气水分亏缺(VPD)增大,大气干旱加剧,并加速地表土壤水分蒸散,导致土壤干旱胁迫进一步加剧,使树木叶片气孔关闭,导致光合速率下降,有机物积累减少,

出现“碳饥饿”现象,树木生长受到抑制^[35—37]。

4.2 树木径向生长对极端干旱事件的响应

本研究发现不同树种的干旱抵抗力和恢复力有所不同。具体而言,川西云杉的抵抗力强于大果圆柏,而两个树种的恢复力没有显著差异。树种间干旱耐受性差异源于不同的生理生态策略,与树木栓塞抗性密切相关^[38—39],一方面树木在应对生长季干旱时无法及时关闭气孔,光合速率降低导致碳水化合物储存失衡,使植物陷入碳饥饿。另一方面,水分失衡导致木质部栓塞和空穴,进一步加剧了水分运输障碍,根系生长受到抑制,使抗干旱风险能力减弱^[40]。大果圆柏抵抗力低可能是由于其该研究区气候干燥,大果圆柏为防止水力学失败而关闭气孔,光合碳摄取降低。同时,生长季高温易加快土壤蒸发失水量并提高蒸气压差,植物持续的代谢和抵御干旱均需要消耗碳,更加剧了碳失衡,导致碳不足,使得树木生长受到抑制^[41—42]。而川西云杉管胞直径小且水分运输速度慢,不易发生栓塞,在受到干旱胁迫时仍能维持较高的水分和养分利用效率。

随着海拔上升,阴坡川西云杉树木个体的抵抗力、恢复力显著增加。前期生态弹性研究发现金沙江流域的云南松和青藏高原东北部祁连圆柏的抵抗力也随着海拔升高逐渐增强^[43—44]。类似地,Gazol 等对美国东北部、欧洲中部的温带阔叶林树轮研究中也发现其抵抗力随着海拔上升而增加^[45]。可能与低海拔地区气温升高导致干旱胁迫加剧有关,过高的气温将导致树木因气孔关闭而降低光合作用速率。除此以外,气温升高会加剧土壤水分蒸发,导致树木受到干旱胁迫进一步加剧,树木可利用水分减少,从而导致树木生长受到抑制^[46—47]。随着海拔高度的增加,生长季高温的负面影响减少,与本文中的树木生长气候响应关系一致。

此外,树木抵抗力与当年 4—5 月平均最高气温存在显著负相关关系,类似地,树木恢复力与干旱事件后四年 4—5 月平均最高气温存在显著负相关关系,说明气候变暖的背景下,树木生长的抵抗力和恢复力可能被极端干旱事件后的高温抑制^[21]。生长季高温引起的干旱造成了珠角拉山阴坡川西云杉和阳坡大果圆柏径向生长量的下降,其中大果圆柏的抵抗力显著低于川西云杉的抵抗力,对干旱更敏感,当干旱发生时,生长衰退更严重。随着气候变暖,该区域干旱频率和严重程度持续增加^[48—50],高温型干旱发生在生长季时,对于大果圆柏和川西云杉的恢复力影响较大,尤其是恢复力相对较低的低海拔川西云杉林和大果圆柏林,在森林管护政策制定时应予以更多关注。

参考文献 (References):

- [1] Panayotov M P, Zafirov N, Cherubini P. Fingerprints of extreme climate events in *Pinus sylvestris* tree rings from Bulgaria. *Trees*, 2013, 27(1): 211-227.
- [2] Naumann G, Alfieri L, Wyser K, Mentaschi L, Betts R A, Carrao H, Spinoni J, Vogt J, Feyen L. Global changes in drought conditions under different levels of warming. *Geophysical Research Letters*, 2018, 45(7): 3285-3296.
- [3] Vicente-Serrano S M, Quiring S M, Peña-Gallardo M, Yuan S S, Domínguez-Castro F. A review of environmental droughts: increased risk under global warming? *Earth-Science Reviews*, 2020, 201: 102953.
- [4] Linares J C, Camarero J J, Carreira J A. Competition modulates the adaptation capacity of forests to climatic stress: insights from recent growth decline and death in relict stands of the Mediterranean fir *Abies pinsapo*. *Journal of Ecology*, 2010, 98(3): 592-603.
- [5] Gea-Izquierdo G, Viguera B, Cabrera M, Cañellas I. Drought induced decline could portend widespread pine mortality at the xeric ecotone in managed Mediterranean pine-oak woodlands. *Forest Ecology and Management*, 2014, 320: 70-82.
- [6] Anderegg W R L, Hicke J A, Fisher R A, Allen C D, Aukema J, Bentz B, Hood S, Lichstein J W, Macalady A K, McDowell N, Pan Y D, Raffa K, Sala A N, Shaw J D, Stephenson N L, Tague C, Zeppel M. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 2015, 208(3): 674-683.
- [7] Zhao M S, Running S W. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 2010, 329(5994): 940-943.
- [8] Hänke H, Börjeson L, Hylander K, Enfors-Kautsky E. Drought tolerant species dominate as rainfall and tree cover returns in the West African Sahel. *Land Use Policy*, 2016, 59: 111-120.
- [9] Gazol A, Camarero J J, Vicente-Serrano S M, Sánchez-Salguero R, Gutiérrez E, de Luis M, Sangüesa-Barreda G, Novak K, Rozas V, Tíscar P A, Linares J C, Martín-Hernández N, Del Castillo E M, Ribas M, García-González I, Silla F, Camisón A, Génova M, Olano J M, Longares L A,

- Hevia A, Tomás-Burguera M, Galván J D. Forest resilience to drought varies across biomes. *Global Change Biology*, 2018, 24(5): 2143-2158.
- [10] Doughty C E, Metcalfe D B, Girardin C A J, Amézquita F F, Cabrera D G, Huasco W H, Silva-Espejo J E, Araujo-Murakami A, da Costa M C, Rocha W, Feldpausch T R, Mendoza A L M, da Costa A C L, Meir P, Phillips O L, Malhi Y. Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in *Amazonia*. *Nature*, 2015, 519(7541): 78-82.
- [11] Allen C D, Macalady A K, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears D D, Hogg E H, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J H, Allard G, Running S W, Semerci A, Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(4): 660-684.
- [12] Fritts H C. TREE RINGS AND CLIMATE. *Scientific American*, 1972, 226(5): 92-98.
- [13] Fang O Y, Zhang Q B. Tree resilience to drought increases in the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2019, 25(1): 245-253.
- [14] Lloret F, Keeling E G, Sala A N. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 2011, 120(12): 1909-1920.
- [15] Vitali V, Büntgen U, Bauhus J. Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology*, 2017, 23(12): 5108-5119.
- [16] 任旭明. 关帝山不同海拔和坡向华北落叶松径向生长与气象因子关系研究[D]. 太谷: 山西农业大学, 2020.
- [17] 刘欣, 刘滨辉. 大兴安岭不同坡向兴安落叶松径向生长对气候变化的响应. *东北林业大学学报*, 2014, 42(12): 13-17, 21.
- [18] 黄跃宁. 秦岭地区锐齿栎和栓皮栎径向生长的环境响应分析[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2020.
- [19] 李宗善, 刘国华, 傅伯杰, 张齐兵, 胡婵娟, 罗淑政. 不同趋势方法对树轮年表气候信号的影响——以卧龙地区为例. *植物生态学报*, 2011, 35(7): 707-721.
- [20] 邵雪梅, 吴祥定. 华山树木年轮年表的建立. *地理学报*, 1994, 49(2): 174-181.
- [21] Bunn A G. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 2008, 26(2): 115-124.
- [22] Chen M, Zhang X, Li M, Zhang J J, Cao Y. Climate-growth pattern of *Pinus tabulaeformis* plantations and their resilience to drought events in the Loess Plateau. *Forest Ecology and Management*, 2021, 499: 119642.
- [23] 郭雪梅. 大兴安岭地区不同树种对极端干旱的响应差异[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2022.
- [24] 梁尔源, 邵雪梅, 刘鸿雁, Eckstein Dieter. 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.
- [25] 姚永慧, 索南东主, 张一驰. 阿尔卑斯山山体效应及其对林线的影响分析. *地理科学进展*, 2021, 40(8): 1397-1405.
- [26] Dai A, 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.
- [27] Liang E Y, Shao X M, Hu Y X, Lin J X. Dendroclimatic evaluation of climate-growth relationships of Meyer spruce (*Picea meyeri*) on a sandy substrate in semi-arid grassland, North China. *Trees*, 2001, 15(4): 230-235.
- [28] Gruber A, Stroh B, Veit B, Oberhuber W. Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*, 2010, 30(4): 490-501.
- [29] Bi Y F, Xu J C, Gebrekirstos A, Guo L, Zhao M X, Liang E Y, Yang X F. Assessing drought variability since 1650 AD from tree-rings on the Jade Dragon Snow Mountain, southwest China. *International Journal of Climatology*, 2015, 35(14): 4057-4065.
- [30] 杨绕琼, 范泽鑫, 李宗善, 温庆忠. 滇西北玉龙雪山不同海拔云南松 (*Pinus yunnanensis*) 径向生长对气候因子的响应. *生态学报*, 2018, 38(24): 8983-8991.
- [31] 李轩, 彭剑峰, 李静茹, 杨柳, 崔佳月, 彭猛, 李成蹊. 伏牛山龙池漫南坡油松径向生长对气候变化的响应. *生态学报*, 2022, 42(7): 2865-2877.
- [32] Eilmann B, Zweifel R, Buchmann N, Graf Pannatier E, Rigling A. Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2763-2771.
- [33] Pumijumong N, Eckstein D. Reconstruction of pre-monsoon weather conditions in northwestern Thailand from the tree-ring widths of *Pinus merkusii* and *Pinus kesiya*. *Trees*, 2011, 25(1): 125-132.
- [34] 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.
- [35] Li T, He X Y, Chen Z J. Tree-ring growth responses of Mongolian oak (*Quercus mongolica*) to climate change in southern northeast: a case study in Qianshan Mountains. *The journal of applied ecology*, 2014, 25(7): 1841-1848.
- [36] 韩金生, 赵慧颖, 朱良军, 张远东, 李宗善, 王晓春. 小兴安岭蒙古栎和黄菠萝径向生长对气候变化的响应比较. *应用生态学报*, 2019, 30(7): 2218-2230.
- [37] Fan Z X, Bräuning A, Cao K F, Zhu S D. Growth-climate responses of high-elevation conifers in the central Hengduan Mountains, southwestern

- China. Forest Ecology and Management, 2009, 258(3): 306-313.
- [38] 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.
- [39] Kursar T A, Engelbrecht B M J, Burke A, Tyree M T, El Omari B, 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.
- [40] Augustaitis A, Bytnerowicz A, Paoletti E. Biological reactions of forests to climate change and air pollution. Environmental Pollution, 2014, 184: 657-658.
- [41] 宋馥杉, 方欧娅. 三江源国家公园大果圆柏生长衰退历史研究. 森林与环境学报, 2019, 39(4): 386-392.
- [42] Adams H D, Germino M J, Breshears D D, Barron-Gafford G A, Guardiola-Claramonte M, Zou C B, Huxman T E. Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal role for carbon metabolism in mortality mechanism. New Phytologist, 2013, 197(4): 1142-1151.
- [43] 申佳艳, 李帅锋, 黄小波, 王绍武, 苏建荣. 金沙江流域不同海拔处云南松生态弹性及生长衰退过程. 林业科学, 2020, 56(6): 1-11.
- [44] 徐贺年, 王江林, 彭小梅, 任子健. 青藏高原东北部祁连山圆柏径向生长对不同干旱类型的响应. 应用生态学报, 2022, 33(8): 2097-2104.
- [45] 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.
- [46] Bond B J. Age-related changes in photosynthesis of woody plants. Trends in Plant Science, 2000, 5(8): 349-353.
- [47] 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.
- [48] Schweickert R, Zheng X F. Tree Inference: response time in Multinomial Processing Trees, representation and uniqueness of parameters. Journal of Mathematical Psychology, 2019, 91: 51-69.
- [49] Williams A P, Seager R, Abatzoglou J T, Cook B I, Smerdon J E, Cook E R. Contribution of anthropogenic warming to California drought during 2012-2014. Geophysical Research Letters, 2015, 42(16): 6819-6828.
- [50] Mu Y M, Zhang Q B, Fang O Y, Lyu L X, Cherubini P. Pervasive tree-growth reduction in Tibetan juniper forests. Forest Ecology and Management, 2021, 480: 118642.