

DOI: 10.20103/j.stxb.202308281854

侯帅, 徐国保, 王波, 陈拓, 吴国菊, 吕玫霞, 李晓琴, 吕海元, 车宗玺. 祁连山东部青海云杉死亡和存活个体径向生长对气候变化的响应差异. 生态学报, 2024, 44(11): 4708-4718.

Hou S, Xu G B, Wang B, Chen T, Wu G J, Lü M X, Li X Q, Lü H Y, Che Z X. Radial growth of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) for dead and living trees and their responses to climate change in the eastern Qilian Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(11): 4708-4718.

祁连山东部青海云杉死亡和存活个体径向生长对气候变化的响应差异

侯 帅^{1,2}, 徐国保^{1,3,*}, 王 波¹, 陈 拓¹, 吴国菊¹, 吕玫霞⁴, 李晓琴⁴, 吕海元⁵, 车宗玺⁵

1 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

2 中国科学院大学, 北京 101408

3 西北大学城市与环境学院, 陕西省地表系统与环境承载力重点实验室, 西安 710127

4 甘肃省气象局甘肃省气象服务中心, 兰州 730000

5 甘肃祁连山国家级自然保护区管护中心, 张掖 734000

摘要: 研究建立了祁连山东部青海云杉 (*Picea crassifolia*) 存活个体与死亡个体的树轮宽度年表和断面生长增量 (BAI) 序列, 对青海云杉存活个体与死亡个体的径向生长特征及其对气候要素的响应关系进行了比较, 尝试厘清青海云杉径向生长与气候要素之间的响应机制。结果表明: 青海云杉死亡个体的径向生长速率明显低于存活个体 ($P < 0.001$), 尤其是在 20 世纪 80 年代快速升温后, 这一差距进一步加大, 青海云杉死亡率也大幅增加。在 1951—1986 年期间, 青海云杉径向生长主要受生长季前 (上一年 9 月到当年 2 月) 干湿状况的影响; 而在 1987—2020 年期间, 青海云杉径向生长则更多受生长季 (当年 6—8 月) 干湿状况的影响。并且与活树相比, 死树对区域干湿状况表现出更高的敏感性, 对气温的负响应也更强。随着气候变暖加剧, 高温及其带来的干旱胁迫已成为区域内限制青海云杉径向生长的主要气候因素, 青海云杉的死亡率可能会继续升高。

关键词: 青海云杉; 树木年轮; 径向生长; 气候响应

Radial growth of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) for dead and living trees and their responses to climate change in the eastern Qilian Mountains

HOU Shuai^{1,2}, XU Guobao^{1,3,*}, WANG Bo¹, CHEN Tuo¹, WU Guoju¹, LÜ Meixia⁴, LI Xiaoqin⁴, LÜ Haiyuan⁵, CHE Zongxi⁵

1 State Key Laboratory of Cryospheric Science, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China

3 Shaanxi Key Laboratory of Earth Surface System and Environmental Carrying Capacity, College of Urban and Environmental Sciences, Northwest University, Xi'an 710127, China

4 Meteorological Service Center of Gansu Province, Lanzhou 730000, China

5 National Nature Reserve Bureau of Qilian Mountains, Zhangye 734000, China

Abstract: In this study, tree-ring cores were collected from *Picea crassifolia* in the eastern Qilian Mountains using a plot method. Both living and dead trees were included in our tree-ring core sampling. The tree-ring width chronologies were

基金项目: 中国科学院“西部之光”项目; 甘肃省重点研发计划 (22YF7FA029); 甘肃省自然科学基金项目 (22JR5RA062); 甘肃省自然基金重点项目 (22JR5RA769)

收稿日期: 2023-08-28; **网络出版日期:** 2024-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guobaoxu@nwnu.edu.cn

established for the living and dead trees, respectively, using a regional curve standardization (RCS) detrending method. Basal area increment (BAI) series were also developed based on tree-ring width measurements. Then, the radial growth characteristics were compared between the living and dead *Picea crassifolia* with RCS tree-ring width index and BAI. Based on the analysis of trends in annual temperature and precipitation in the region, the segmented study was conducted on the radial growth of *Picea crassifolia*, with 1987 as the boundary. Furthermore, climatic-responses of *Picea crassifolia* for the dead and living trees were explored by analyzing the radial growth-climate relationships. In order to eliminate the influence of long-term trends on the correlation analysis results, the correlation analysis also utilized first-order differenced climate data and tree-ring series (RCS tree-ring width index and BAI) first-order differenced data. The results showed that the radial growth rates of living *Picea crassifolia* were significantly higher than those of the dead trees, and the radial growth of dead *Picea crassifolia* trees showed a significant downward trend while living trees showed a relatively gentle growth trend after the rapid warming in the mid-1980s. We found that precipitation promoted the radial growth of *Picea crassifolia*, while the temperature inhibited the radial growth. The moisture condition was a primary factor affecting the radial growth of *Picea crassifolia* in our study region. Due to the rapid warming, the differences in growth between living and dead trees of *Picea crassifolia* were greater, and the mortality rate of *Picea crassifolia* also was significantly increased after the mid-1980s. Then, the response relationship between the radial growth of *Picea crassifolia* and climate was changed. The radial growth of *Picea crassifolia* was mainly affected by the moisture condition in pre-growing months (September of the previous year to February of the current year) during 1951—1986, while radial growth of *Picea crassifolia* was more affected by the moisture condition in the growing season (June to August of the current year) during 1987—2020. Meanwhile, the radial growth of the dead trees showed higher sensitivity to the regional moisture condition and higher negative correlations with temperature than that of the living trees after 1987. Warming-induced drought stress has become a main limiting climatic factor of radial growth for *Picea crassifolia* in the eastern Qilian Mountains, and the mortality rate of *Picea crassifolia* could increase further under the warming background.

Key Words: *Picea crassifolia*; tree-ring; radial growth; climate response

全球变暖已经成为毋庸置疑的事实^[1]。森林作为陆地生态系统的主体,正面临着气候变化带来的巨大威胁^[2]。近几十年,全球多地森林生态系统出现树木死亡率升高现象^[3-4]。树木死亡是一个复杂的过程,受降水、气温、虫害等多种因素影响^[5-6]。通常濒死树木的调节能力和对气候的适应性远不及健康树木,因而对气候变化表现出更高的敏感性^[7-8]。此外,在气候变暖的背景下,树木的径向生长与气候因子的响应关系也可能发生变化^[9-10]。因此,通过树轮与气候响应关系分析,揭示不同生长状态树木对气候因子的响应关系,对探究森林生态系统响应气候变化的机理、制定更为合理的森林管理策略具有重要意义。

祁连山地处青藏高原东北部,位于青藏高原、内蒙古高原、黄土高原三大高原的交汇地带,是我国西北地区重要的生态安全屏障^[11]。青海云杉(*Picea crassifolia*)作为该区主要建群树种之一,在水源涵养、水土保持和生物多样性维持上都发挥了关键作用^[12]。然而,受气候变暖影响,近几十年,祁连山青海云杉表现出明显的生长抑制现象,径向生长率持续降低^[13-14],甚至出现树木死亡率上升的情况^[15-16]。目前,对祁连山地区青海云杉径向生长与气候的响应关系已经有了一定程度的认识,其径向生长主要受到区域水热条件的限制^[13, 17-18],同时随树龄、海拔等要素变化,其径向生长与气候的响应关系表现出一定差异性。例如,王琳等发现相较于中、幼龄个体,青海云杉老龄个体更易受到干旱作用的限制^[19];Wang等发现随着海拔升高,青海云杉的气候敏感性也在降低^[20];Zhang等研究认为,低海拔地区的青海云杉抗旱性明显弱于高海拔地区,干旱对其径向生长带来的损失也更为显著^[21]。但是,对于不同生长状态(死亡和健康)青海云杉在径向生长特征及其气候响应方面的差异却少有研究,相关工作亟待开展。

因此,本文以青海云杉为研究对象,利用其死亡和健康个体的树轮宽度资料,分别建立标准树轮宽度指数

年表和断面生长增量序列,分析不同生长状态青海云杉的径向生长特征及其对气候因子的响应关系,探究限制其生长的主要气候要素,进一步明确树木死亡与区域气候变化间的关系,从而为区域森林生态系统的保护和管理提供理论支持和科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

哈溪林区位于祁连山东部(图1),海拔高度为2400—4500 m,属温带大陆性气候,年平均气温1.1—1.6℃,年内高温期为6—9月,最高月平均气温11.7℃,出现在7月;平均年总降水量420 mm,降水主要集中在6—9月,占全年降水量的74.7%,具有雨热同期的特点(图2)。1951—2020年,年平均气温上升趋势明显($\text{slope}=0.023, P<0.001$),而年降水量无显著变化趋势(图2)。区域内植被覆盖较好,森林以青海云杉为主要建群树种,间有祁连圆柏(*Juniperus Przewalskii*)和少量的山杨(*Populus davidiana*)、青杨(*Populus cathayana* Rehd)、红桦(*Betula albosinensis* Burk)等^[22]。

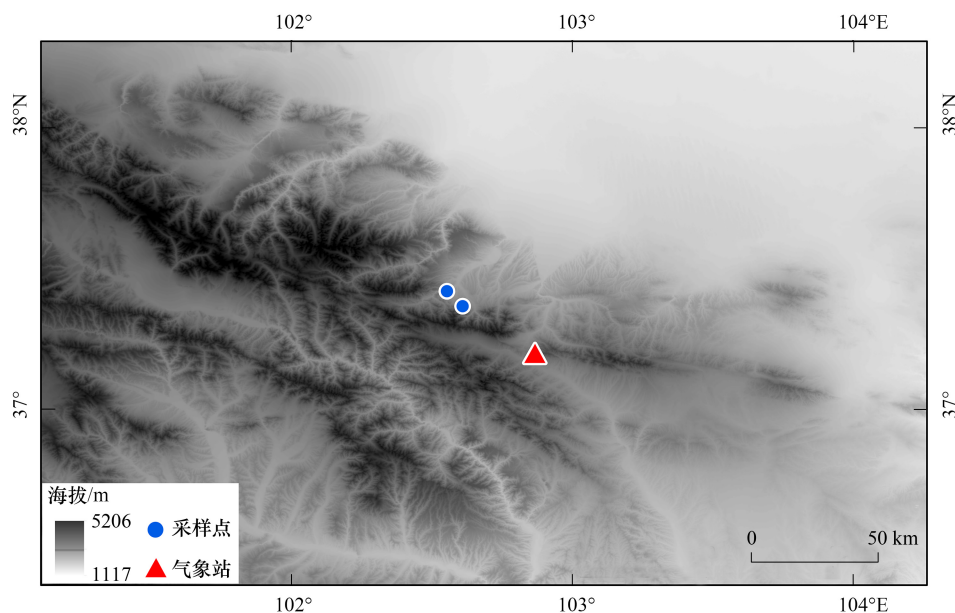


图1 采样点及气象站位置

Fig.1 Location of tree-ring sampling sites and meteorological stations

1.2 树轮样本采集

本研究在哈溪西浪沟和南泥沟分别设置30 m×30 m的样方(图1),样方内均为青海云杉纯林,林间分布少许灌木,样方内树木死亡率分别为28.3%和23.1%。对样方内青海云杉个体进行全覆盖采样^[20],在树木胸高处(距地面约1.3 m)进行树芯采集,每棵树采集2—3棵样芯;在西浪沟和南泥沟内分别累计采到青海云杉113棵,264芯(活树81棵,181芯;死树32棵,83芯)和78棵,171芯(活树60棵,127芯;死树18棵,44芯)。

样芯带回实验室后,按照标准的树木年轮学处理方法对样芯进行固定、干燥,然后使用不同粒径的干砂纸进行逐级打磨,直到细胞结构在显微镜下能够清晰可见^[23]。完成初步定年后,利用测量精度0.01 mm的LINTAB™6树轮宽度测量仪进行宽度测定,然后通过COFECHA程序对测量结果进行检验^[24],并在TSAPwin软件中进行修正^[25],剔除生长异常、腐朽严重的样芯(共计12棵树,27芯),最终在西浪沟和南泥沟分别保留青海云杉108棵,254芯和71棵154芯(表1)。

1.3 树轮宽度指数年表和BAI年表的建立

分别在西浪沟和南泥沟建立青海云杉活树和死树年表,并将其置于公共时段内(活树为1934—2020年,

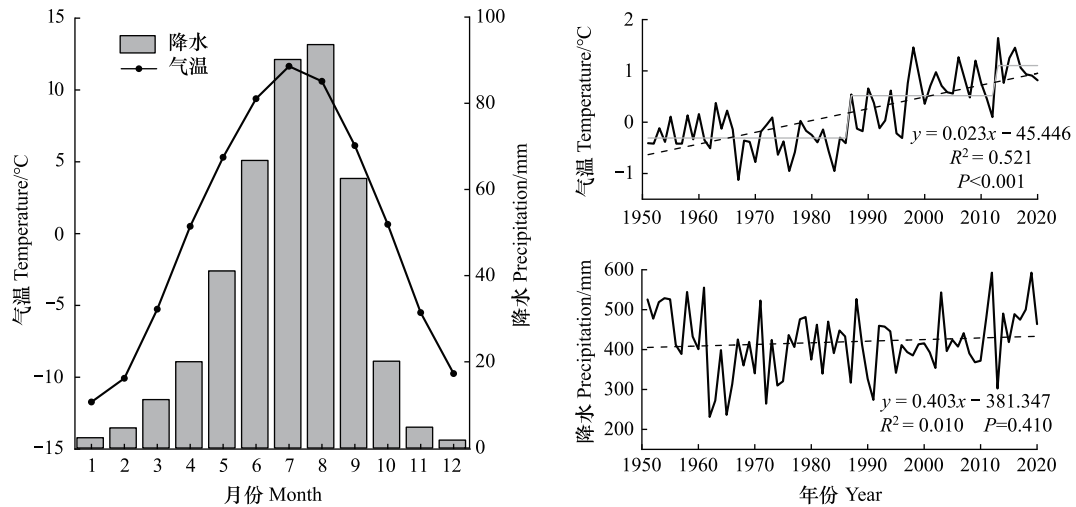


图 2 1951—2020 年乌鞘岭气象站资料

Fig.2 Climatic data of the Wushaoling meteorological station from 1951—2020

黑色实线为年平均气温和年降水量观测值,黑色虚线为线性拟合曲线,灰色实线为气温均值突变曲线

表 1 采样点信息

Table 1 Information of the sampling site

采样点 Site	西浪沟 Xilang	南泥沟 Nanni
纬度 Latitude	37.37°N	37.42°N
经度 Longitude	102.61°E	102.55°E
海拔 Elevation/m	2820	2560
坡向 Slope aspect	西南	西北
坡度 Slope/(°)	33	30
样芯量(死树/活树) Core(dead/living)	254(77/177)	154(38/116)
树木量(死树/活树) Tree(dead/living)	108(30/78)	71(16/55)
断面生长增量(死树/活树) Basal area increment(dead/living)/cm ²	4.07(2.55/4.78)	5.50(2.03/6.24)
郁闭度 Crown density/%	60	40
林分密度 Stand density/(棵/hm ²)	1256	867

死树为 1930—2017 年)进行对比,发现两个样地青海云杉的生长趋势较为一致(活树年表之间的相关性系数为 0.541, $P < 0.001$;死树年表之间的相关性系数为 0.600, $P < 0.001$)。因此,将两个样地中的样芯合并后,按照树木生长状态进行分组,共计活树样芯 293 根,死树样芯 115 根。为了去除与年龄相关的生长趋势,研究中通过 R 语言平台的 dplR 程序包^[26],对青海云杉活树样芯采用区域曲线标准化的方法建立其树木生长标准曲线;然后,利用该生长曲线去除死树树轮宽度序列中与年龄相关的生长趋势^[27]。最后,利用双权重方法(bi-weight)建立青海云杉的活树年表和死树年表(图 3)。青海云杉活树和死树年表均具有较高的信噪比、样本间平均相关系数和样本总体解释量,且样本总体解释量均达到了 0.99 以上,表明青海云杉活树和死树年表质量都较好,可以用来进行气候分析(表 2)。

另外,断面生长增量(Basal Area Increment, BAI)具有敏感性高、精确性好等特点,能更好地反映树木的整体生长状况^[28–29]。因此,除建立 RCS 树轮宽度指数年表外,本研究还基于树轮宽度数据建立 BAI 序列,来分析树木径向生长变化。单个样芯 BAI 计算方法如下:

$$BAI_t = \pi(r_t^2 - r_{t-1}^2) \quad (1)$$

式中, r_t 表示树木年轮样本在 t 年的生长半径, r_{t-1} 表示树木年轮样本在 $t-1$ 年的生长半径。得到单个树芯样本的 BAI 序列后,计算每一年样本总体 BAI 的算数平均值,最终得到青海云杉活树和死树的 BAI 序列(图 3)。

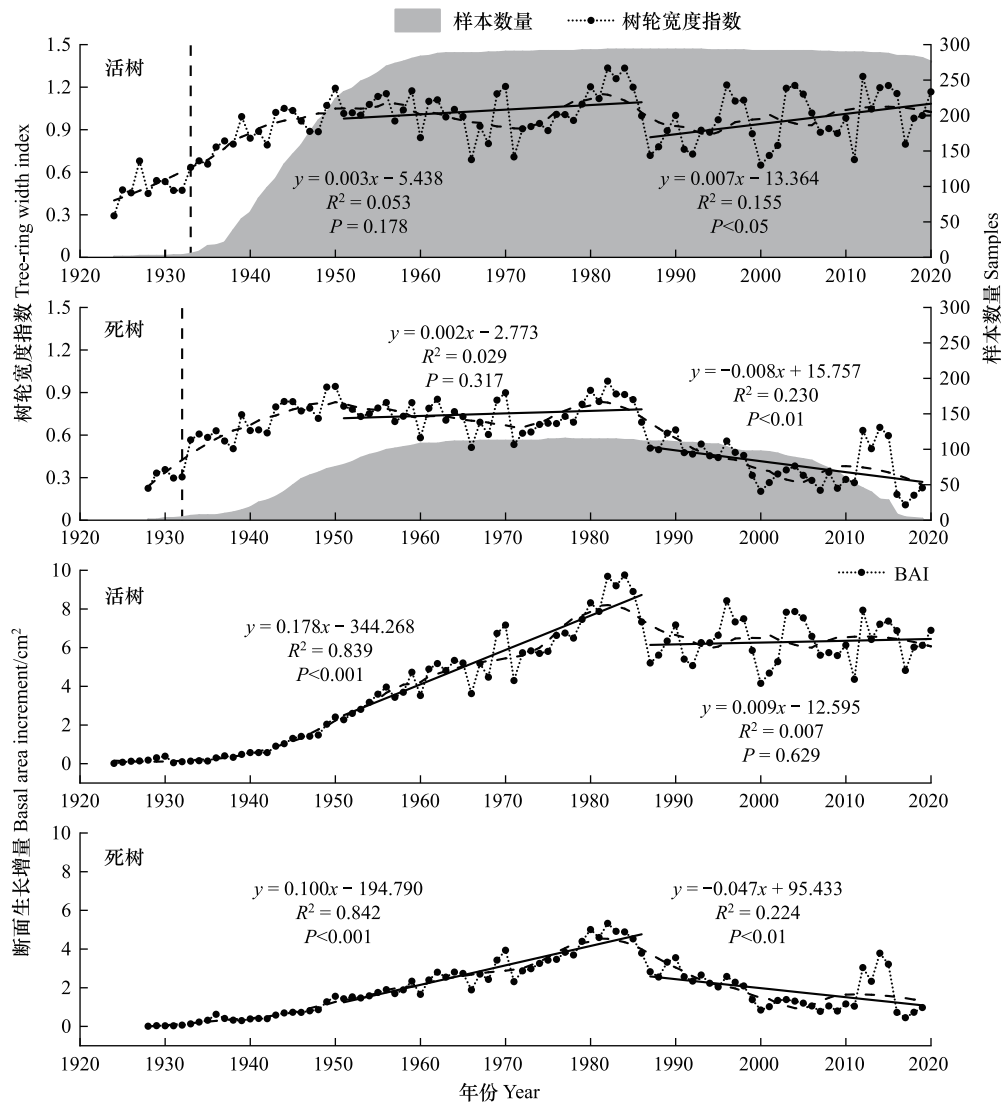


图3 树轮宽度年表和断面生长增量(BAI)曲线变化

Fig.3 Tree-ring width chronology index and the change curves of basal area increment(BAI)

黑色垂直虚线为子样本信号强度>0.85的起始年份,黑色虚线为20年平滑曲线,黑色实线为线性拟合曲线

表2 树轮年表统计参数

Table 2 Statistical parameters of tree-ring chronologies

统计参数 Statistical parameters	活树 Living trees	死树 Dead trees
平均宽度指数 Mean tree-ring width index	0.933	0.589
平均敏感度 Mean sensitivity	0.215	0.231
标准差 Standard deviation	0.219	0.219
一阶自相关 First order autocorrelation	0.784	0.801
样本间平均相关系数 Mean correlation coefficient between samples	0.539	0.591
信噪比 Signal to noise ratio	262.742	109.440
样本总体解释量 Expressed population signal	0.996	0.991

1.4 气象数据

本文采用了距离采样点最近的乌鞘岭气象站(37°12'N,102°52'E,3045 m,图1)的气象观测资料,数据来源于中国气象数据共享服务网(<http://data.cma.cn>),资料包括1951—2020年的月平均气温和月降水量(图2)。此外,基于乌鞘岭气象站的气候观测数据,通过R语言平台中的SPEI程序包计算得到标准化降水

蒸散发指数(SPEI)^[30],用于表征区域内干湿状况。SPEI同时考虑了降水和蒸散发过程,能够准确地反映研究区内不同时间尺度的干湿情况^[31],本研究使用三个月尺度的SPEI来衡量干湿程度(SPEI_03)。根据已有研究,区域内青海云杉生长期主要为5—8月^[32],且青海云杉径向生长亦会受到前一年气候条件影响^[18, 33—34],故选取前一年9月到当年8月(P9—C8)的气温、降水和SPEI_03的数据进行分析。

对年平均气温和年降水量的变化趋势进行线性回归分析,1951—2020年期间年平均气温具有显著上升趋势($P<0.001$),而年平均降水无显著变化趋势(图2)。因此,借助Shift detection v3-2软件,利用regime shift方法^[35],针对气温进行均值突变检验(Cutoff Length:30, Huber's weight parameter:1),发现第一次气温均值突变年份为1987年($P<0.01$,图2)。此外,发现在这一时段内同步发生了青海云杉生长趋势的转折(图3)。因此,研究中将分析时段划分为两个时间段,即1951—1986年和1987—2020年,其中,1987—2020年较1951—1986年时段内年平均气温高0.96℃。通过两个时段树木生长与气候关系的比较分析,揭示气候变暖对青海云杉生长及其气候响应关系的影响。

1.5 统计方法

采用 t 检验分析不同生长状态和不同时段青海云杉径向生长差异,并利用双尾检验验证其差异的显著性。为明确树木径向生长与气候的响应关系,利用R语言平台中的treeclim程序包^[36]计算树轮宽度指数及BAI序列与气候因子的Pearson相关系数。此外,为去除长期趋势对相关分析结果的影响,分析中还利用了气候因子一阶差和年轮序列(树轮宽度指数和BAI)一阶差数据进行相关性分析^[37]。

2 结果与分析

2.1 树木死亡率分析

青海云杉死亡率统计结果显示,1951—1986年,仅有1棵青海云杉死亡(死亡时间为1985年),死亡率为0.6%,其余45棵青海云杉的死亡时间均位于1987—2020年(图4)。并且在2007年以后青海云杉死亡率迅速上升,2007年以后死亡的青海云杉数量为35棵,占死亡树木的76.1%,其中2015年死亡的青海云杉数量最多,达到8棵,死亡率为4.7%。

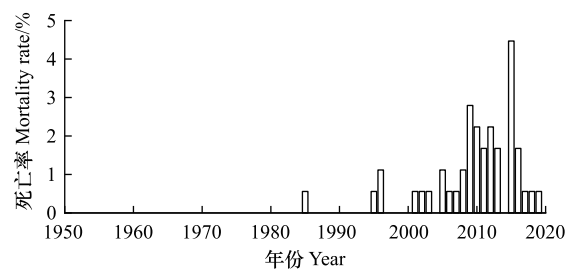


图4 青海云杉死亡率统计

Fig.4 Statistics of tree mortality rate

2.2 树木径向生长变化特征

青海云杉活树和死树的树轮宽度指数变化曲线和BAI变化曲线比较显示,1951—1986年,青海云杉活树和死树树轮宽度指数均无明显变化趋势;1987—2020年,两者呈现出显著不同的变化趋势:活树树轮宽度指数呈上升趋势($P<0.05$),死树树轮宽度指数呈显著下降趋势($P<0.01$,图3)。BAI变化也呈现出相似的情况,1951—1986年,活树和死树的平均BAI均呈显著上升趋势($P<0.001$);而1987—2020年,活树的平均BAI无明显变化趋势,死树的平均BAI呈显著下降趋势($P<0.01$)。

对比1951—1986年和1987—2020年时段内青海云杉活树和死树的树木年轮平均宽度和平均BAI,同时段内活树的树木年轮平均宽度和平均BAI均明显大于死树(图5)。1951—1986年,活树的树木年轮平均宽度和平均BAI比死树高0.530和2.609,差异显著($P<0.001$)。1987—2020年,两者树木年轮平均宽度和平均BAI的差值分别为0.565和4.458,生长量差异较前一时段进一步加大($P<0.001$)。此外,对比不同时间段内青海云杉活树的树木年轮平均宽度和平均BAI,两者差值为0.908($P<0.001$)和0.682($P=0.085$),气温突变前后活树的平均BAI变化差异并不显著,但死树的树木年轮平均宽度和平均BAI的差值达到了0.944和1.167,差值均显著大于活树($P<0.001$)。

2.3 树木径向生长与气候因子的响应分析

气候响应分析结果表明,1951—1986年,青海云杉活树和死树的树轮宽度指数及其一阶差、BAI及其一

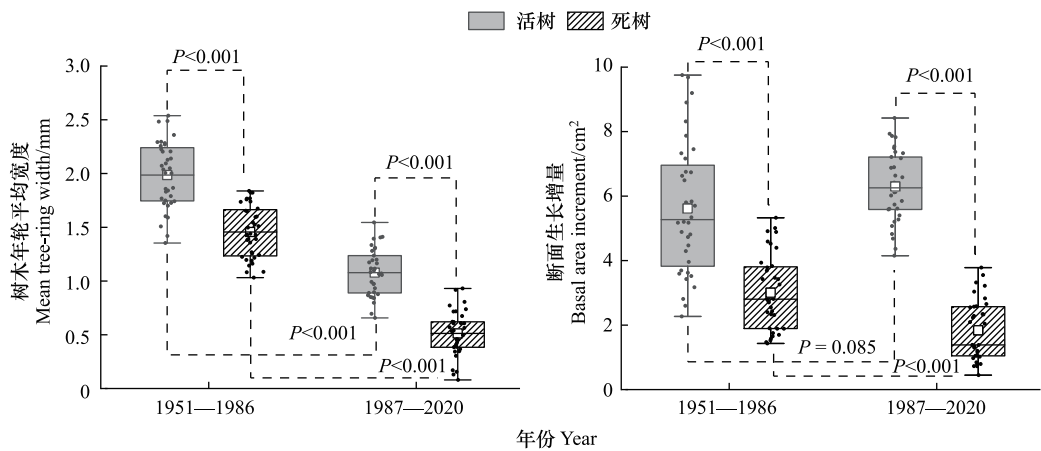


图5 不同时段(1951—1986 和 1987—2020)和不同生长状态青海云杉树轮平均宽度和断面生长增量(BAI)差异分析
Fig.5 The comparison of mean tree-ring width and basal area increment (BAI) between different periods (1951—1986 and 1987—2020) and different growing statuses

阶差与当年3月的平均气温均呈显著负相关($P<0.05$,图6)。其中,活树和死树的树轮宽度指数一阶差以及BAI与当年3月平均气温的相关性均达到99.9%的置信水平,相关系数分别为-0.514、-0.544、-0.546和

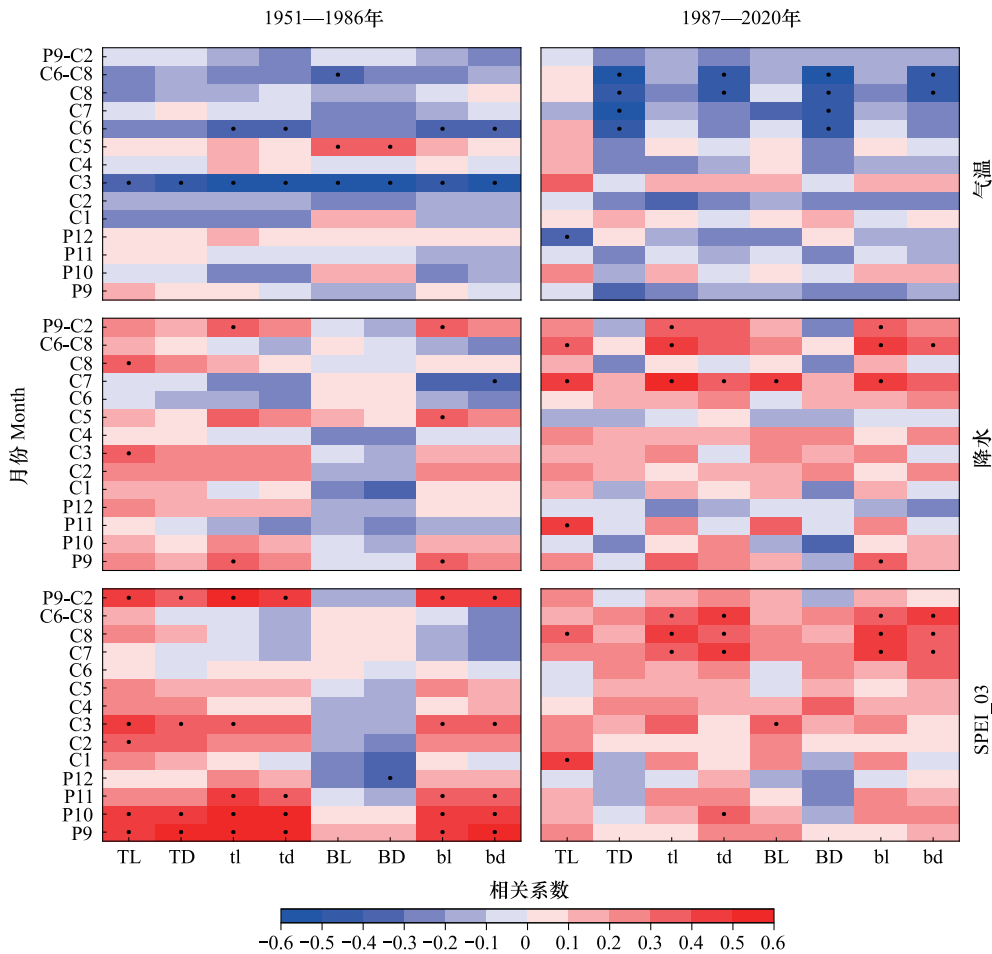


图6 树轮宽度年表与气候因子的相关性
Fig.6 Correlation between the tree-ring width indices and climatic data
TL:活树树轮宽度指数;TD:死树树轮宽度指数;tl:活树树轮宽度指数一阶差;td:死树树轮宽度指数一阶差;BL:活树 BAI;BD:死树 BAI;bl:活树 BAI 一阶差;bd:死树 BAI 一阶差;C:当年月份,P:上一年月份;SPEI_03:三个月尺度的标准化降水蒸散指数

-0.557。1987—2020 年,死树与活树对气温的响应关系出现了明显差异:死树的树轮宽度指数及其一阶差、BAI 及其一阶差与生长季(当年 6—8 月)平均气温的负相关性均达到了显著水平,其中死树的树轮宽度指数以及 BAI 与生长季(当年 6—8 月)平均气温的相关系数分别为-0.581 和-0.575($P<0.001$),而活树的树轮宽度指数及其一阶差、BAI 及其一阶差与生长季(当年 6—8 月)平均气温相关性均不显著。

青海云杉径向生长与降水普遍呈正相关关系(图 6)。1951—1986 年,青海云杉活树的树轮宽度指数一阶差以及 BAI 一阶差与生长季前(上一年 9 月到当年 2 月)的平均降水均呈显著正相关,相关系数为 0.380 和 0.350($P<0.05$)。1987—2020 年,降水对青海云杉的促进作用更为明显,活树的树轮宽度指数一阶差和 BAI 一阶差与生长季(当年 6—8 月)以及生长季前(上一年 9 月到当年 2 月)的平均降水均呈显著正相关($P<0.05$)。其中,青海云杉径向生长与降水响应最显著的月份为当年 7 月,青海云杉活树的树轮宽度指数一阶差、BAI 以及 BAI 一阶差与当年 7 月平均降水的相关系数分别是 0.507、0.441 和 0.497($P<0.01$)。且此时间段内,青海云杉活树在相同月份与降水的相关性要比死树与降水的相关性更强(图 6)。

同时,1951—1986 年,除 BAI 序列外,青海云杉活树和死树的树轮宽度指数及其一阶差、BAI 一阶差与 SPEI_03 之间均呈现出显著正相关($P<0.05$),且显著相关月份一致,均在生长季前(上一年 9 月到当年 2 月)和当年 3 月。而 1987—2020 年,青海云杉活树和死树的径向生长与生长季前(上一年 9 月到当年 2 月)SPEI_03 的正相关性则有所减弱;与之相反,同时间段内,青海云杉活树和死树的树轮宽度指数一阶差以及 BAI 一阶差与生长季(当年 6—8 月)SPEI_03 之间的相关性却显著增强,由不显著相关转变为显著的正相关($P<0.05$)。此外,值得注意的是,1987—2020 年,青海云杉死树树轮宽度指数一阶差以及 BAI 一阶差与生长季(当年 6—8 月)SPEI_03 的正相关性要高于活树(图 6)。

3 讨论

3.1 不同生长状态青海云杉的径向生长特征

1951—1986 年,不同生长状态青海云杉的树轮宽度指数曲线和 BAI 曲线虽然呈现出相似的变化趋势(图 3),但活树的树木年轮平均宽度和平均 BAI 均显著大于死树(图 5),这表明在快速升温前,祁连山东部青海云杉死树在与活树的生长竞争中已经居于弱势地位。这和前人的研究结果一致,濒临死亡的树木早期的平均生长速率往往低于同类健康的树木^[38],更容易受到周围环境的干扰影响,面临着更大的死亡风险^[39]。而在 1987—2020 年,青海云杉死亡率不断上升(图 4),原本在生长竞争中处于弱势地位的树木个体不断被淘汰,存活个体则能获得更多生长所需的养分及水分,缓解气温上升给其径向生长带来的不利影响,进一步加剧了二者生长趋势和生长率的差异,最终导致 1987—2020 年快速升温过程中青海云杉活树的径向生长状况明显优于死树。

3.2 不同生长状态青海云杉的径向生长与气候因子的关系

1951—1986 年,虽然青海云杉活树和死树径向生长与气候的响应关系存在的差异较小,但是在对生长季前(上一年 9 月到当年 2 月)降水的响应上仍存在一定区别:活树径向生长与生长季前(上一年 9 月到当年 2 月)的降水呈显著正相关($P<0.05$),而死树径向生长与生长季前(上一年 9 月到当年 2 月)的降水无显著相关性。研究表明,在生长季末期,树木径向生长接近尾声,生长速率不断下降直至停止,其气候因子(气温和降水)具有明显的“滞后效应”,此时区域内如果能保持低温和潮湿的环境,将有利于树木积累更多营养物质,为下一年树木的径向生长提供更加良好的生长条件^[40—41]。而濒临死亡的树木其生理活动能力较弱,对气孔导度的调节能力降低^[42],并且其根系对水分的吸收能力远不及健康的树木^[43],导致其对于前一年生长季后期的气候因子响应较弱(尤其是降水)。

1987—2020 年,青海云杉活树和死树径向生长与气候的响应差异主要体现在对气温的响应上。死树的生长受生长季(当年 6—8 月)平均气温的影响要强于活树,较高的气温可能对青海云杉的径向生长存在抑制作用。生长季(当年 6—8 月)虽然是区域内月平均气温最高的时候,但降水也是最丰沛的(图 2)。健康的树

木能够正常的调节气孔以减小蒸腾,并从环境中补充水分,维持正常的生理活动。而与之相比,濒临死亡的树木气孔导度调节性较差以及水分输送效率较低^[44-45],更易发生水分缺失,对气温上升引发干旱加剧的敏感性更高;此外过高的温度还会降低酶的活性,使植物光合速率降低,导致碳水化合物的减少,进而影响树木的径向生长^[46-47],死亡风险上升。因此,死树相较于活树受到高温限制作用更加强烈,表现出对气温较高的负相关性。此外,濒死树木竞争能力的下降,使同一样地内的健康树木在水分和养分的竞争中受益^[38, 48],有可能缓解其受到气温上升带来的抑制作用。这些生态过程的差异最终导致了气温对死树径向生长的限制作用更显著,而对活树生长的限制作用却不显著,因此活树树轮宽度指数曲线和 BAI 曲线均未出现下降趋势。

此外,整体来看,1951—1986 年,青海云杉径向生长更多受到了生长季前(上一年 9 月到当年 2 月)水热条件的影响,而在 1987—2020 年期间,青海云杉径向生长则更多受到了生长季(当年 6—8 月)水热条件的影响(图 6)。这意味着气温上升后,青海云杉在生长季(当年 6—8 月)时期蒸腾作用加强,需要消耗更多的水分;此外,高温也会导致土壤蒸发量增强,区域土壤水分减少。而当年 6—8 月正是青海云杉径向生长的主要时期^[20],此时高温带来的干旱胁迫会抑制其径向生长,影响青海云杉当年的生长状况。因此,生长季(当年 6—8 月)时期的干湿状况成为青海云杉径向生长的关键因素。而在此时间段内,青海云杉死树的径向生长与生长季(当年 6—8 月)时期 SPEI_03 的正相关性高于活树(图 6),这说明气温上升后,濒临死亡的树木对生长季(当年 6—8 月)的干湿状况更加敏感,更容易受到水热条件变化带来的影响。

从全球尺度上来看,近年来由于高温和干旱引发的树木死亡现象层出不穷^[49-50],区域内水热条件成为限制树木径向生长的重要因素。本研究揭示出祁连山东部地区青海云杉径向生长受到干湿状况的限制,这和全球中纬度地区的树木对气候变暖的响应一致^[51]。此外,本研究还发现,濒临死亡的树木对于增暖的响应更为敏感,这意味着气温上升会增加树木的死亡风险。因此,树木对升温的敏感性增强也可能是树木死亡的一种预警信号。

4 结论

本研究以祁连山东部哈溪地区不同生长状态青海云杉为研究对象,分析其活树和死树的生长特征以及对气候响应的差异。研究发现,青海云杉死树相较于活树,存在径向生长速率下降、树轮宽度持续降低的现象。20 世纪 80 年代中期快速升温开始后,青海云杉死亡率持续上升,生长季内(当年 6—8 月)水热条件成为青海云杉径向生长的关键因素,且与活树相比,死树对区域内干湿状况表现出更高的敏感性,对气温的负响应也更强。随着气候变暖的加剧,高温及其带来的干旱胁迫已成为区域内限制青海云杉径向生长的主要气候因素;未来升温情境下,青海云杉死亡率升高的现象可能会进一步加剧。本研究的结果可以为评估气候变暖背景下祁连山地区青海云杉种群动态变化提供理论基础,亦可为祁连山地区森林生态保护和祁连山国家公园建设提供科技支撑。

致谢:感谢甘肃祁连山国家级自然保护区管护中心对本研究野外工作的支持。

参考文献(References):

- [1] IPCC. Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [2] Anderegg W R L, Wu C, Acil N, Carvalhais N, Pugh T A M, Sadler J P, Seidl R. A climate risk analysis of Earth's forests in the 21st century. *Science*, 2022, 377(6610): 1099-1103.
- [3] 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: 752-755.
- [4] Hartmann H, Moura C F, Anderegg W R L, Ruehr N K, Salmon Y, Allen C D, Arndt S K, Breshears D D, Davi H, Galbraith D, Ruthrof K X, Wunder J, Adams H D, Bloemen J, Cailleret M, Cobb R, Gessler A, Grams T E E, Jansen S, Kautz M, Lloret F, O'Brien M. Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. *The New Phytologist*, 2018, 218(1): 15-28.

- [5] Carnicer J, Coll M, Ninyerola M, Pons X, Sánchez G, Peñuelas J. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(4): 1474-1478.
- [6] Crouchet S E, Jensen J, Schwartz B F, Schwinning S. Tree mortality after a hot drought: distinguishing density-dependent and-independent drivers and why it matters. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2019, 2: 21.
- [7] Hereş A M, Martínez-Vilalta J, Claramunt López B. Growth patterns in relation to drought-induced mortality at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in NE Iberian Peninsula. *Trees*, 2012, 26(2): 621-630.
- [8] Macalady A K, Bugmann H. Growth-mortality relationships in piñon pine (*Pinus edulis*) during severe droughts of the past century: shifting processes in space and time. *PLoS One*, 2014, 9(5): e92770.
- [9] D'Arrigo R, Wilson R, Liepert B, Cherubini P. On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: a review of the tree-ring evidence and possible causes. *Global and Planetary Change*, 2008, 60(3/4): 289-305.
- [10] 郭冬, 张同文, 吐尔逊·哈斯木, 张瑞波, 喻树龙, 刘可祥, 苟晓霞, 刘蕊, 石仁娜·加汗, 王兆鹏, 如先古丽·阿不都热合曼, 阿依姆古丽·赛麦提. 西昆仑山两种针叶树种径向生长及其对气候变化的响应. *生态学报*, 2022, 42(24): 10226-10240.
- [11] 张明军, 周立华. 祁连山水源涵养林生态系统服务价值估算. *甘肃林业科技*, 2003, 28(1): 7-9.
- [12] 苏军德, 蒲济林, 李国霞, 赵晓同. 甘肃祁连山自然保护区生态系统效益评价研究. *生态科学*, 2021, 40(5): 89-94.
- [13] 刘兰娅, 勾晓华, 张芬, 尹定财, 王学佳, 夏敬清, 李芊, 杜苗苗. 升温对祁连山东部青海云杉径向生长的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(10): 3576-3584.
- [14] Yu L, Huang L, Shao X M, Xiao F J, Wilmking M, Zhang Y X. Warming-induced decline of *Picea crassifolia* growth in the Qilian Mountains in recent decades. *PLoS One*, 2015, 10(6): e0129959.
- [15] Wang B, Chen T, Xu G B, Wu M H, Zhang G S, Li C J, Wu G J. Anthropogenic-management could mitigate declines in growth and survival of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) in the east Qilian Mountains, northeast Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 250/251: 118-126.
- [16] Liang E Y, Leuschner C, Dulamsuren C, Wagner B, Hauck M. Global warming-related tree growth decline and mortality on the north-eastern Tibetan Plateau. *Climatic Change*, 2016, 134(1): 163-176.
- [17] 詹思敏, 王可逸, 张凌楠, 冉依林, 刘晓宏. 祁连山东部不同树种径向生长对气候因子的响应. *生态学杂志*, 2019, 38(7): 2007-2014.
- [18] 杜苗苗, 张芬, 勾晓华, 刘兰娅, 夏敬清, 吴秀平. 祁连山中东部青海云杉径向生长对气候变暖的响应差异. *冰川冻土*, 2022, 44(1): 14-23.
- [19] 王彬, 于澎涛, 于艺鹏, 张雷, 王彦辉, 万艳芳, 杨文娟, 王顺利, 刘贤德. 祁连山不同年龄青海云杉径向生长对气候变化的响应. *林业科学*, 2021, 57(3): 1-8.
- [20] Wang B, Chen T, Wu G J, Xu G B, Zhang Y F, Gao H N, Zhang Y, Feng Q. Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) growth-climate response between lower and upper elevation gradient limits: a case study along a consistent slope in the mid-Qilian Mountains region. *Environmental Earth Sciences*, 2016, 75(3): 236.
- [21] Zhang P, Jiao L, Wei M Y, Wu X, Du D S, Xue R H. Drought timing and severity affect radial growth of *Picea crassifolia* at different elevations in the western Qilian Mountains. *International Journal of Biometeorology*, 2022, 66(12): 2449-2462.
- [22] 陈永智. 哈溪自然保护区林木种质资源调查. *现代农业科技*, 2021(2): 122-124, 131.
- [23] Fritts H C. *Tree and climate*. London, UK: Elsevier, 1976.
- [24] Grissino-Mayer H. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*, 2001, 57: 205-221.
- [25] Rinn F. TSAP-WinTM: time series analysis and presentation for dendrochronology and related applications. Version 4.64 for Microsoft Windows User Reference. Heidelberg, Germany: Rinntech, 2011: 1-110.
- [26] Bunn A G. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 2008, 26(2): 115-124.
- [27] Cole C T, Anderson J E, Lindroth R L, Waller D M. Rising concentrations of atmospheric CO₂ have increased growth in natural stands of quaking aspen (*Populus tremuloides*). *Global Change Biology*, 2010, 16(8): 2186-2197.
- [28] 贾敏, 朱万泽, 王文志. 树木径向生长主要趋势方法与误差分析. *世界林业研究*, 2017, 30(3): 59-63.
- [29] Bigler C, Bugmann H. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(2): 210-221.
- [30] Beguería S, Vicente-Serrano S M, Reig F, Latorre B. Standardized precipitation evapotranspiration index (SPEI) revisited: parameter fitting, evapotranspiration models, tools, datasets and drought monitoring. *International Journal of Climatology*, 2014, 34(10): 3001-3023.
- [31] Vicente-Serrano S M, Beguería S, López-Moreno J I. A multiscalar drought index sensitive to global warming: the standardized precipitation evapotranspiration index. *Journal of Climate*, 2010, 23(7): 1696-1718.

- [32] Wang W B, Zhang F, Yuan L M, Wang Q T, Zheng K, Zhao C Y. Environmental factors effect on stem radial variations of *Picea crassifolia* in Qilian Mountains, northwestern China. *Forests*, 2016, 7(12): 210.
- [33] 唐佳琪. 祁连山东端青海云杉年轮宽度与气候因素关系. *甘肃林业科技*, 2018, 43(2): 8-12.
- [34] 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.
- [35] Rodionov S N. A sequential algorithm for testing climate regime shifts. *Geophysical Research Letters*, 2004, 31(9): L09204.
- [36] Zang C, Biondi F. Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, 2015, 38(4): 431-436.
- [37] Arosio T, Ziehermer-Wenz M M, Nicolussi K, Schlüchter C, Leuenberger M C. Investigating masking effects of age trends on the correlations among tree ring proxies. *Forests*, 2021, 12(11): 1523.
- [38] Cailleret M, Jansen S, Robert E M R, Desoto L, Aakala T, Antos J A, Beikircher B, Bigler C, Bugmann H, Caccianiga M, Čada V, Camarero J J, Cherubini P, Cochard H, Coyea M R, Čufar K, Das A J, Davi H, Delzon S, Dorman M, Gea-Izquierdo G, Gillner S, Haavik L J, Hartmann H, Hereş A M, Hultine K R, Janda P, Kane J M, Kharuk V I, Kitzberger T, Klein T, Kramer K, Lens F, Levanic T, Linares Calderon J C, Lloret F, Lobo-Do-Vale R, Lombardi F, Rodríguez R L, Mäkinen H, Mayr S, Mészáros I, Metsaranta J M, Minunno F, Oberhuber W, Papadopoulos A, Peltoniemi M, Petritan A M, Rohner B, Sangüesa-Barreda G, Sarris D, Smith J M, Stan A B, Sterck F, Stojanović D B, Suarez M L, Svoboda M, Tognetti R, Torres-Ruiz J M, Trotsiuk V, Villalba R, Vodde F, Westwood A R, Wyckoff P H, Zafirov N, Martínez-Vilalta J. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology*, 2017, 23(4): 1675-1690.
- [39] Mamet S D, Chun K P, Metsaranta J M, Barr A G, Johnstone J F. Tree rings provide early warning signals of jack pine mortality across a moisture gradient in the southern boreal forest. *Environmental Research Letters*, 2015, 10(8): 084021.
- [40] 王延芳, 张永香, 勾晓华, 高琳琳, 王放. 祁连山中部低海拔地区青海云杉径向生长的气候响应机制. *生态学报*, 2020, 40(1): 161-169.
- [41] 夏敬清, 勾晓华, 王玲玲, 王放, 张军周, 张芬. 祁连山西部青海云杉径向生长对气候因子的响应. *应用生态学报*, 2021, 32(10): 3585-3593.
- [42] Zadworny M, Jagodziński A M, Łakomy P, Mucha J, Oleksyn J, Rodríguez-Calcerrada J, Ufnalski K. Regeneration origin affects radial growth patterns preceding oak decline and death-insights from tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 278: 107685.
- [43] MacKay D S, Savoy P R, Grossiord C, Tai X N, Pleban J R, Wang D, McDowell N G, Adams H D, Sperry J S. Conifers depend on established roots during drought: results from a coupled model of carbon allocation and hydraulics. *The New Phytologist*, 2020, 225(2): 679-692.
- [44] Cailleret M, Dakos V, Jansen S, Robert E M R, Aakala T, Amoroso M M, Antos J A, Bigler C, Bugmann H, Caccianiga M, Camarero J J, Cherubini P, Coyea M R, Čufar K, Das A J, Davi H, Gea-Izquierdo G, Gillner S, Haavik L J, Hartmann H, Hereş A M, Hultine K R, Janda P, Kane J M, Kharuk V I, Kitzberger T, Klein T, Levanic T, Linares J C, Lombardi F, Mäkinen H, Mészáros I, Metsaranta J M, Oberhuber W, Papadopoulos A, Petritan A M, Rohner B, Sangüesa-Barreda G, Smith J M, Stan A B, Stojanovic D B, Suarez M L, Svoboda M, Trotsiuk V, Villalba R, Westwood A R, Wyckoff P H, Martínez-Vilalta J. Early-warning signals of individual tree mortality based on annual radial growth. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 9: 1964.
- [45] Camarero J J. The drought dieback death conundrum in trees and forests. *Plant Ecology & Diversity*, 2021, 14(1/2): 1-12.
- [46] Li X M, Blackman C J, Choat B, Duursma R A, Rymer P D, Medlyn B E, Tissue D T. Tree hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(3): 646-660.
- [47] 关义新, 戴俊英, 林艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制. *植物生理学通讯*, 1995, 31(4): 293-297.
- [48] Cavin L, Mountford E P, Peterken G F, Jump A S. Extreme drought alters competitive dominance within and between tree species in a mixed forest stand. *Functional Ecology*, 2013, 27(6): 1424-1435.
- [49] Allen C D, Breshears D D, McDowell N G. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 2015, 6(8): 1-55.
- [50] Natalini F, Alejano R, Vázquez-Piqué J, Cañellas I, Gea-Izquierdo G. The role of climate change in the widespread mortality of holm oak in open woodlands of southwestern Spain. *Dendrochronologia*, 2016, 38: 51-60.
- [51] Babst F, Bouriaud O, Poulter B, Trouet V, Girardin M P, Frank D C. Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth. *Science Advances*, 2019, 5(1): eaat4313.