

DOI: 10.20103/j.stxb.202409052139

杨万敏, 车存伟, 张明军, 王志兰, 孙美玲, 强玉泉. 黄土高原西部不同灌木树种对干旱胁迫的响应差异. 生态学报, 2025, 45(12): 6012–6024.

Yang W M, Che C W, Zhang M J, Wang Z L, Sun M L, Qiang Y Q. Differences in the response of different shrub species to drought stress in the western Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(12): 6012–6024.

黄土高原西部不同灌木树种对干旱胁迫的响应差异

杨万敏^{1,2}, 车存伟^{1,2}, 张明军^{1,2,*}, 王志兰^{1,2}, 孙美玲^{1,2}, 强玉泉^{1,2}

1 西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

2 西北师范大学甘肃省绿洲资源环境与可持续发展重点实验室, 兰州 730070

摘要: 黄土高原是世界上水土流失最严重的生态脆弱区, 为揭示高原西部不同灌木树种径向生长对气候变化的响应差异, 利用黄土高原西部 3 个样点的优势造林树种柽柳和柠条年轮样品进行分析。通过 Pearson 相关和 *climwin* 模型系统量化了两个灌木树种的径向生长及其对气温、降水和标准化降水蒸散指数 (SPEI) 的气候响应特征。结果表明: 生长季 4—5 月的降水量不足是限制两个灌木生长的主要气候因素, 尤其是干旱对树木生长的负面影响较为显著。 *climwin* 气候响应模型结果显示柠条生长受干旱胁迫的影响较小, CJS1 和 CJS2 气候窗口分别为 1—2 月和 4—6 月, 干旱模型对生长变化的解释量为 10.4% 和 19.3%。而柽柳受生长季 2—6 月的干旱胁迫, 干旱模型对生长变化的解释量为 16.2%。综上, 柠条和柽柳均表现出良好的干旱适应能力, 柠条的干旱适应性随着树龄增长逐渐增强。基于此, 建议在同一区域内根据环境条件和种植需求合理选择树种; 在相对干旱地段优先种植柠条, 并对幼龄柠条采取适当灌溉措施; 在相对湿润地段可选择种植柽柳, 同时合理调整种植密度, 并在种植后期实施修枝或间伐等措施优化其生长环境。进一步揭示了不同树种在气候变化背景下的生态适应性差异, 提示在植被恢复和人工林管理中, 应结合树种的气候适应性和干旱响应特征进行科学规划, 从而提升生态恢复的可持续性。本研究为黄土高原及类似生态脆弱区的人工林管理和生态重建提供了科学依据, 有助于提升该地区的生态恢复能力和生态服务功能。

关键词: 树轮; 干旱胁迫; *climwin* 模型; 柽柳; 柠条

Differences in the response of different shrub species to drought stress in the western Loess Plateau

YANG Wanmin^{1,2}, CHE Cunwei^{1,2}, ZHANG Mingjun^{1,2,*}, WANG Zhilan^{1,2}, SUN Meiling^{1,2}, QIANG Yuquan^{1,2}

1 College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

2 Northwest Normal University Key Laboratory of Resources Environment and Sustainable Development of Oasis, Lanzhou 730070, China

Abstract: The Loess Plateau is one of the most ecologically fragile and severely affected regions in the world, primarily due to severe soil erosion. The prolonged drought and insufficient precipitation in the area have posed significant challenges to the region's ecological environment, threatening both biodiversity and land productivity, with potential consequences for local agricultural activities. To reveal the differences in radial growth responses of different shrub species in the western plateau to climate change, this study analyzed annual ring samples of two dominant afforestation shrub species, *Tamarix ramosissima* and *Caragana korshinskii*, from three study sites in the western Loess Plateau. Pearson correlation analysis and the *climwin* climate response model were used to quantify the radial growth of these two species and their climate response characteristics to temperature, precipitation, and the Standardized Precipitation Evapotranspiration Index (SPEI). The results showed that insufficient precipitation during the growing season, particularly from April to May, is the primary

基金项目: 国家自然科学基金项目 (42071047); 甘肃省基础研究创新群体项目 (22JR5RA129); 西北师范大学青年教师科研能力提升计划项目 (NWN-LKQN2024-19); 甘肃省高校教师创新基金项目 (2025A-008)

收稿日期: 2024-09-05; **网络出版日期:** 2025-04-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mjzhang2004@163.com

climatic factor limiting the growth of both species, with drought having a particularly significant negative impact on tree growth. According to the *climwin* model, *Caragana korshinskii*'s growth is less affected by drought stress, with its climate response windows observed in January-February and April-June. The drought model explained 10.4% and 19.3% of the growth variation, respectively. In contrast, *Tamarix ramosissima* is more affected by drought stress during the growing season, particularly from February to June, with the drought model explaining 16.2% of its growth variation. Overall, both *Caragana korshinskii* and *Tamarix ramosissima* exhibited good drought adaptability, with *Caragana korshinskii*'s drought resilience gradually increasing with tree age. Based on these findings, this study suggests that tree species should be selected based on environmental conditions and planting needs within the same region: prioritize planting *Caragana korshinskii* in relatively arid areas, with appropriate irrigation to support the growth of young trees, and consider planting *Tamarix ramosissima* in relatively moist areas, optimizing growth conditions by implementing pruning or thinning measures in later stages. This study also reveals the differences in ecological adaptability between species in the context of climate change and suggests that vegetation restoration and afforestation management should scientifically plan species selection based on climate adaptability and drought response characteristics to enhance the sustainability of ecological restoration. This research provides valuable scientific guidance for afforestation management and ecological restoration in the Loess Plateau and other similar ecologically vulnerable regions, helping improve the ecological recovery capacity and ecological service functions in these areas, while contributing to the long-term sustainability of local ecosystems and regional ecological resilience.

Key Words: tree rings; drought stress; *climwin* model; *Tamarix ramosissima*; *Caragana korshinskii*

森林覆盖地球约 30% 的陆地面积,展现出其在维持地球生态平衡中的不可替代性,尤其作为天然碳汇,能够有效吸收二氧化碳,从而减缓全球变暖^[1-3]。然而,随着全球气候变暖,极端干旱等气候事件的频率和强度逐渐增加,尤其在干旱和半干旱地区,森林生态系统面临着前所未有的威胁^[4-5]。干旱频率和强度的加剧使许多树木面临生长衰退和死亡的风险,从而威胁到森林的生态稳定性和其提供的生态系统服务^[6]。这种衰退不仅削弱了森林的固碳能力,还进一步加剧了气候变化的恶性循环^[7]。同时,气候变化已超出了部分树种的耐受范围,改变了它们的分布,并威胁到森林生态系统服务功能的持续性^[8]。尽管大气中二氧化碳浓度的增加可能会在一定程度上提高树木的水分利用效率,但这种效应远不足以弥补干旱和高温等极端气候对树木生长造成的负面影响^[9]。鉴于此,进一步探讨气候变化特别是干旱胁迫对森林生态系统的具体影响显得尤为迫切。

黄土高原位于中国中北部,是世界上水土流失最严重的脆弱生态区之一^[10]。该区域属于亚洲夏季风北缘的干旱半干旱气候区,极端干旱事件频发^[11]。自 20 世纪 70 年代以来,中国实施了大量的植被恢复工程,包括植树造林和恢复自然保护区等,特别是自 1999 年退耕还林还草等大规模项目的实施,大面积的坡地被恢复为森林和草地,黄土高原成为中国最成功的生态恢复区之一^[12-13]。但是由于缺乏不同树种对当地气候环境响应的深入了解,大规模的植被恢复也带来了负面影响。例如,树木生长衰退^[14]、土壤水分枯竭^[15-16]、流域水文干旱加剧^[17]等问题。已有研究表明,黄土高原的植被覆盖率已接近生态承载的上限,过度扩展植被面积可能引发生态灾难的风险^[18]。为此,亟需一种能够提供长期、高分辨率数据的研究方法,以深入了解树木对干旱的长期适应能力,科学优化黄土高原植被结构。

树木年轮具有分辨率高、连续性长、易保存等特点,能够真实客观反映气候变化对树木生长的影响,是研究干旱事件对树木生长影响的良好代用指标^[19-20]。目前黄土高原树木年轮研究主要集中在历史干旱指数重建和水文变化重建上^[21-23],关于树木的气候—生长关系等方面的研究近些年正在逐步开展,例如, Che 等分析了黄土高原不同降水梯度下柠条(*Caragana korshinskii*)径向生长及其对干旱的响应,干旱区柠条仅受到前一年 9 月干旱胁迫的限制,半干旱区人工柠条受到生长季(6—9 月)干旱胁迫的限制,而半湿润区人工柠条受

干旱胁迫的限制较小。降水量的差异是造成柠条恢复力变化的主要因素^[24]。韦景树等通过分析延安羊圈沟小流域人工物种刺槐 (*Robinia pseudoacacia*) 和柠条与自然物种山杏 (*Prunus sibirica*) 和荆条 (*Spiraea salicifolia*), 发现人工物种树木生长受水分胁迫显著, 且以刺槐最为明显, 其次是柠条; 自然物种树木生长则没有明显干旱胁迫的影响, 仅山杏生长受一定水分胁迫影响, 荆条生长则与各气候要素关系较弱, 水分胁迫对其生长的影响已很小^[25]。Xiao 等对黄土高原西部不同管理方式下的人工侧柏 (*Platycladus orientalis*) 和怪柳 (*Tamarix chinensis*) 进行年轮学分析, 结果发现在雨养条件下, 侧柏相比怪柳更适宜在黄土高原地区造林, 灌溉和集雨措施可缓解干旱胁迫并促进人工林生长, 并提出对人工侧柏需要积极进行补灌措施, 而对怪柳则需要定期人工灌溉^[26]。上述研究都是从不同角度出发探讨了黄土高原柠条和怪柳径向生长对气候变化的响应, 但在相同生境下对柠条和怪柳的对比研究仍然较为缺乏。怪柳和柠条是具有较强抗旱性和耐寒性的灌木物种, 对恶劣环境的适应能力极强, 广泛分布于黄土高原的丘陵沟壑区。鉴于此, 本研究以黄土高原典型植被柠条和怪柳为研究对象, 应用 *climwin* 气候响应模型, 系统量化该区域影响树种径向生长的主要气候因子, 评估不同灌木树种径向生长对干旱胁迫的响应差异, 从而为黄土高原西部地区促进生态重建和优化造林方式提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本文采样点位于黄土高原西部定西市, 地理位置为 $34^{\circ}26' - 35^{\circ}35'N$, $103^{\circ}52' - 105^{\circ}13'E$, 属于黄土丘陵沟壑区。是典型的温带干旱大陆性气候 (图 1)。通过 ERA5 (the fifth generation of European Centre for Medium-Range Weather Forecasts atmospheric re-analysis data) 提供的气象数据, 分析了 1994—2023 年的月平均温度和降水量的变化, 最暖月是 7 月, 最冷月是 1 月, 降水主要集中在 7—9 月。昼夜温差较大, 雨热同季, 冬季寒冷干燥。植被类型主要包括刺柏 (*Juniperus formosana*)、侧柏、云杉 (*Picea asperata*)、油松 (*Pinus tabulaeformis*)、樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) 等乔木, 以及柠条、怪柳、沙棘 (*Hippophae rhamnoides*) 等灌木 (图 2)。

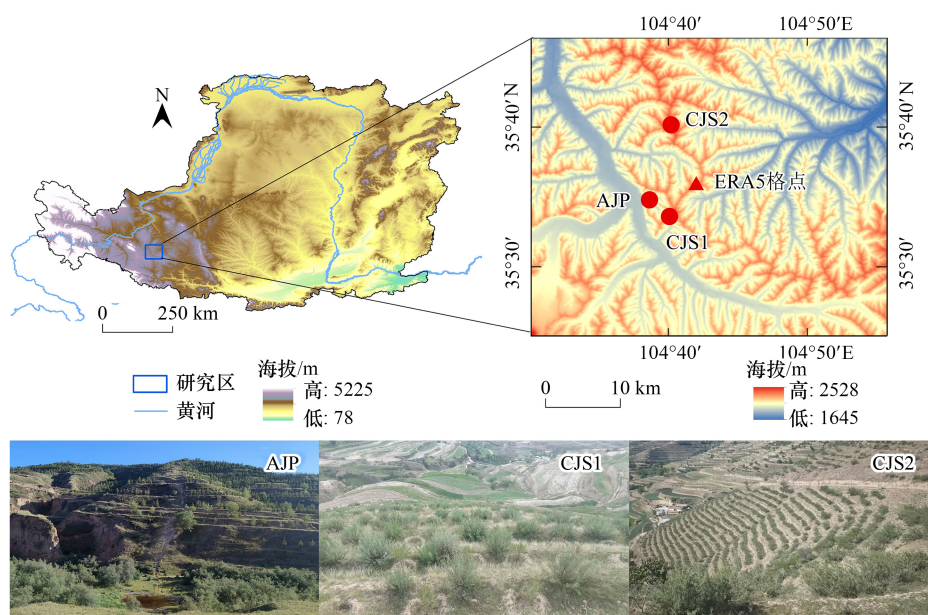


图 1 研究区概况图

Fig.1 Map of the study area

AJP: 安家坡怪柳人工林 Anjiapo *Tamarix chinensis* Plantation; CJS1: 陈家山柠条人工林 Chenjiashan *Caragana korshinskii* Plantation; CJS2: 曹家山柠条人工林 Caojiashan *Caragana korshinskii* Plantation

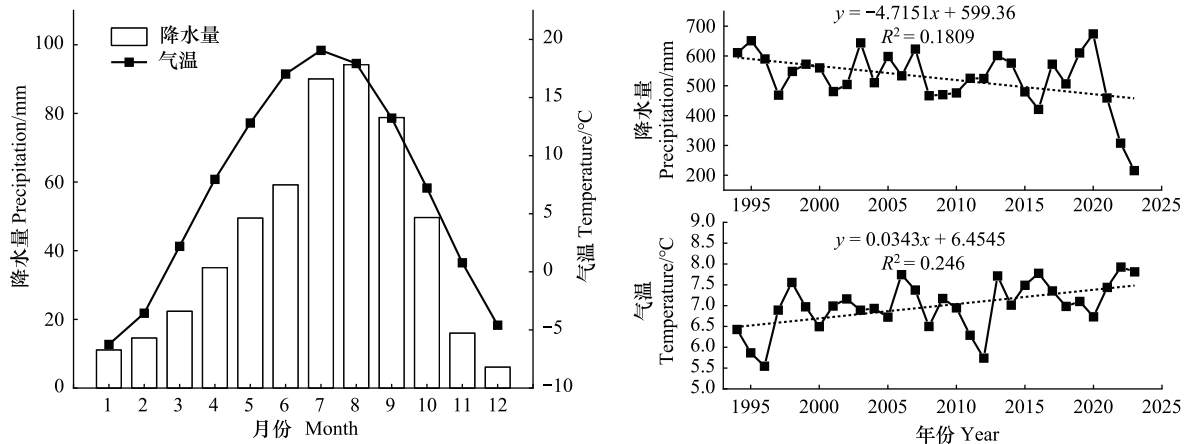


图2 采样点1994—2023年气温和降水量变化情况

Fig.2 Temperature and precipitation changes at the sampling site from 1994 to 2023

柠条为落叶灌木,豆科锦鸡儿属。高1—4 m,老枝黄灰色或灰绿色,幼枝被绢状柔毛,长枝上的托叶硬化成针刺,长4—7 mm,花冠黄色,长20—25 mm。柠条多分枝,幼苗期地上部分生长缓慢,第2年生长速度加快,第3年开始分支,3—4年可开花结实。喜光,不耐蔽荫,根系发达,耐干旱和贫瘠,是典型的旱生灌木^[27—29]。

怪柳为大灌木,有较强的耐干旱能力,常用于生态恢复和环境治理。植株高度通常为1—5 m,枝条细瘦,呈红棕色,叶片显著缩小为鳞片状,有助于减少在干旱和高盐碱环境中的水分蒸发和养分流失。其果实为三角状圆锥形蒴果,种子具有飞散性,利于在恶劣环境中广泛传播。因其耐寒、耐旱、抗风沙和耐盐碱,怪柳成为了防风固沙工程中最常用的树种,尤其适用于沙漠边缘和盐碱地带的环境治理^[30—31]。

本文采样点如图1所示,陈家山(CJS1)、曹家山(CJS2)为人工柠条林,安家坡(AJP)为人工怪柳林,均为天然雨养形式,无人工灌溉。陈家山(CJS1)、安家坡(AJP)坡向为阳坡,曹家山(CJS2)为阴坡。

1.2 样品采集与年表建立

本研究于2024年4月在各采样点采集了柠条和怪柳树盘样品。选取灌丛中健康粗壮的分枝,沿茎基部截取3—5 cm厚度的树盘,每个灌丛截取一个树盘,每个样点采集25—35个样本,共收集120个树盘。在采样过程中,记录了灌木生长参数,包括灌木的高度、冠幅、地径和分枝数,以便比较不同生境下灌木的生长差异。

对于采集回来的年轮样品,按照树木年轮学方法处理。首先在实验室将样品切割至2—3 cm厚。之后在打磨机上依次使用400目和800目的砂纸打磨,最后用1200目的砂纸手动打磨和抛光,直至树轮界限在显微镜下清晰可见。随机选取两个垂直方向进行测量,利用精度为0.001 mm的LINTAB测量系统测量树轮宽度,使用COFECHA程序^[32]检验交叉定年结果。剔除相关性较差的树盘,共取得样本量118个。

在定年完成后,需建立各样点的树轮宽度标准化年表。本研究使用Regional Curve Standardization方法进行去趋势^[33]。拟合出区域生长曲线后,用树轮宽度的实测值除以拟合值,得到各样本的树轮宽度标准化指数序列,最后利用双权重平均法得到各样点的树轮宽度标准化年表。上述过程均通过ARSTAN程序^[34]实现。

1.3 气象资料与数据分析

ERA5是欧洲中期天气预报中心提供的第五代全球大气再分析资料(<https://www.ecmwf.int>),包括1950年至今的大气再分析数据。ERA5-Land^[35]是在ERA5陆面部分的基础上,采用修正的陆面水文模式HTESSEL进行改进并重新计算,使其更准确地适用于所有的土地类型,其空间分辨率为0.1°,提取与研究区经纬度对应的ERA5-Land栅格温度和降水数据。标准化降水蒸散发指数(SPEI)整合了气候水平衡,并计算

了特定时间尺度对于干旱严重程度的影响^[36]。此外,SPEI 有不同的时间尺度,本研究应用月尺度的标准化降水蒸散指数 SPEI_01 来分析灌木径向生长与干旱胁迫间的关系,选择该尺度的主要原因是月尺度能较好地反映水分盈亏的细微性变化,以此显示短期干旱^[37],上述过程通过 R 包“spei”实现。考虑到气候因子对径向生长的滞后影响,本研究使用前一年 9 月至当年 9 月的气象资料用于分析树木径向生长与气温、降水和 SPEI_01 之间的关系。此外,为了衡量树轮年表与气候要素相关关系是否仅是在低频上的相关,本研究还计算了一阶差后树轮年表与气候因子的相关系数。树轮年表与气候因子之间的相关性分析使用 DENDROCLIM2002 软件完成^[38]。

1.4 climwin 气候响应模型

本文使用了 R 4.3.1 中的“climwin”软件包来识别树木生长的最佳气候预测因子并选择最相关的气候窗口。该软件包具有强大的分析能力,允许研究者基于不同的时间窗口构建多个统计模型,从而探讨树木径向生长与气候变量(如气温、降水和 SPEI_01)之间的复杂关系^[39],通过比较模型的信息量,该方法能够精确地识别限制树木生长的气候窗口,并量化揭示不同树种对气候变化的响应差异^[40]。该模型不仅提高了树木生长对气候变化敏感性的理解,也为制定森林管理和保护策略提供了科学依据。

2 结果

2.1 树轮年表统计特征

统计结果表明,怪柳的平均敏感度(MS)高于柠条,说明受气候因子的限制性作用越强。怪柳的标准差(SD)最大,包含的气候信息最多,对气候最敏感。3 个年表的信噪比(SNR)较高,说明样本中包含丰富的环境信息。序列间平均相关系数均大于 0.47,表明年表各样本之间具有较好的相关性,不同树木样本的轮宽变化也表现出很高的一致性。样本总体解释量(EPS)均大于 0.85,表明 3 个采样点的年表能够较好地代表研究区怪柳和柠条树轮宽度变化的基本特征。总体来看,树轮年表的特征均符合树轮生态学分析的要求(图 3 和表 1)。

表 1 各采样点信息及标准年表统计特征

Table 1 Information on sampling sites and statistical characteristics of the standard chronologies

采样点 Sampling sites	CJS1	AJP	CJS2
纬度 Latitude(°N)	35.56°	35.58°	35.67°
经度 Longitude(°E)	104.668°	104.644°	104.67°
海拔 Elevation/m	2190	1920	2172
年表长度 Chronology length	1995—2023	1998—2023	2004—2023
采样数量 Sample number	40	36	46
序列间相关系数 Series intercorrelation	0.47	0.483	0.509
样本总体解释量 Expressed population signal(EPS)	0.888	0.906	0.879
信噪比 Signal-to-noise ratio(SNR)	7.9	9.622	7.251
平均敏感度 Mean sensitivity(MS)	0.263	0.285	0.244
标准差 Standard deviation(SD)	0.178	0.231	0.286
树高 Tree height/m	1.87±0.64	3.04±1.08	1.62±1.11
冠幅 Canopy area/m ²	5.79±2.56	8.32±3.81	7.67±2.75

AJP:安家坡怪柳人工林 Anjiapo *Tamarix chinensis* Plantation;CJS1:陈家山柠条人工林 Chenjiashan *Caragana korshinskii* Plantation;CJS2:曹家山柠条人工林 Caojiashan *Caragana korshinskii* Plantation

为了进一步探讨年表之间的相关性,计算了 AJP、CJS1 和 CJS2 三个年表之间的相关系数。结果显示,三个年表之间的相关性存在差异(表 2)。AJP(怪柳年表)与 CJS1(柠条年表)之间的相关系数为 0.475($P<0.05$),而 AJP 与 CJS2(柠条年表)之间的相关性较低,仅为 0.339,CJS1 与 CJS2 之间的相关系数为 0.512($P<0.05$),表明柠条在不同地点的年表间存在较强的同步性。尽管怪柳和柠条在不同地点和物种之间的年表同步性有所差异,但两者在高频和低频变化上仍表现出一致的生长模式,尤其是在 2009 年和 2022 年,均出现了

相似的窄轮现象,这表明不同物种和地点的年表能够反映出相似的气候响应(图3)。

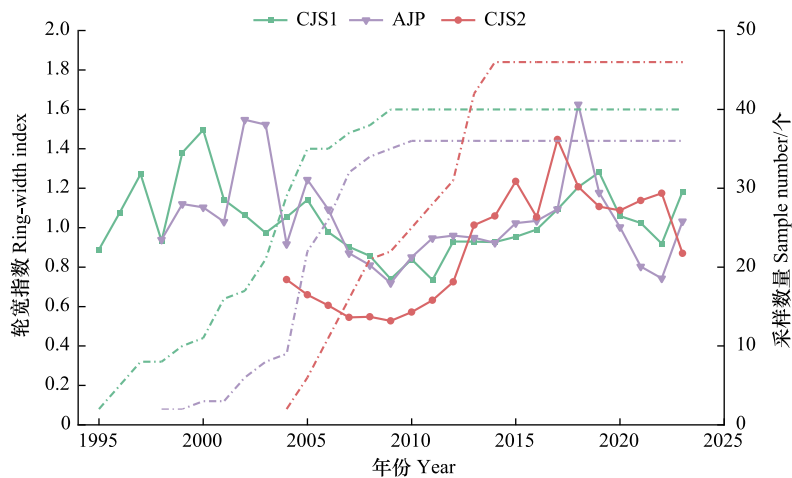


图3 各采样点树轮年表

Fig.3 Tree-ring chronologies at each sampling site

实线为轮宽指数,虚线为样本量

2.2 树木径向生长对气候的响应

柽柳和柠条树轮年表与气温、降水和 SPEI_01 的相关分析结果表明:不同灌木树种间径向生长对气候响应有显著差异(图4)。柽柳与整个生长季月平均气温均无显著相关性,而柠条与当年1月的月平均气温显著正相关($P<0.05$),与当年6月的月平均气温显著负相关($P<0.05$),表明柠条生长受到早春低温和夏季高温限制。柽柳与当年5月降水显著正相关($P<0.05$),柠条与当年4月和6月降水量显著正相关($P<0.05$)。

灌木生长与气温显著负相关而与降水量显著正相关,说明树木生长受到干旱胁迫的显著限制,因此本文分析了树轮年表与 SPEI_01 的相关性,结果表明:柽柳与当年5月 SPEI-01 存在显著性差异($P<0.05$),而柠条与当年2月和4月 SPEI_01 存在显著性差异($P<0.05$),2个树种均与 SPEI_01 正相关,更加充分说明了两种灌木受到生长季干旱胁迫的限制。

2.3 基于“climwin”分析不同树种气候生长关系

Pearson 相关结果表明,干旱胁迫对两种灌木树种的生长均有显著限制。因此,利用“climwin”模型进一步确定与灌木树种生长最相关的气候因子和气候窗口,以证实 Pearson 相关结果。“climwin”气候响应模型结果显示 AJP 柽柳生长主要受到降水和干旱胁迫的限制,对径向生长的解释量分别达到了 18.9%和 24.2%,而气温对生长的影响较小,气候窗口为 5—12 月,对径向生长的解释量仅为 5%,且未通过 0.05 的显著性检验。CJS1 和 CJS2 两个样点中的柠条生长与气温的相关性均较高,且显著($P<0.05$)受到干旱胁迫的限制,气候窗口分别为 2 月和 4—6 月,对径向生长变化的解释量分别达到了 11.3%和 19.3%(表3)。

应用 K-fold 交叉验证和随机化检验的结果显示,CJS2 柠条气温、降水和干旱胁迫模型都通过了 0.05 的显著性检验,且降水与干旱胁迫气候窗口与未验证时一致,分别为 3—4 月和 4—6 月,对生长变化的解释量为 19.1%和 19.3%,但气温的气候窗口相比未验证时更短,由 1—9 月缩短为 1 月,对生长变化的解释量为 15.4%。CJS1 柠条在经过交叉验证后,降水模型通过了 0.05 的显著性检验,气候窗口为 5—6 月,对生长变化的解释量为 11.8%,而气温和干旱胁迫模型均未通过 0.05 的显著性检验。相比较而言,AJP 样点降水和干旱

表2 各采样点树轮年表之间的相关系数

Table 2 Correlation coefficient between the tree ring chronologies of various sampling points

	安家坡 AJP	陈家山 CJS1	曹家山 CJS2
安家坡 AJP	1.000	0.475 *	0.339
陈家山 CJS1	0.475 *	1.000	0.512 *
曹家山 CJS2	0.339	0.512 *	1.000

* : $P<0.05$

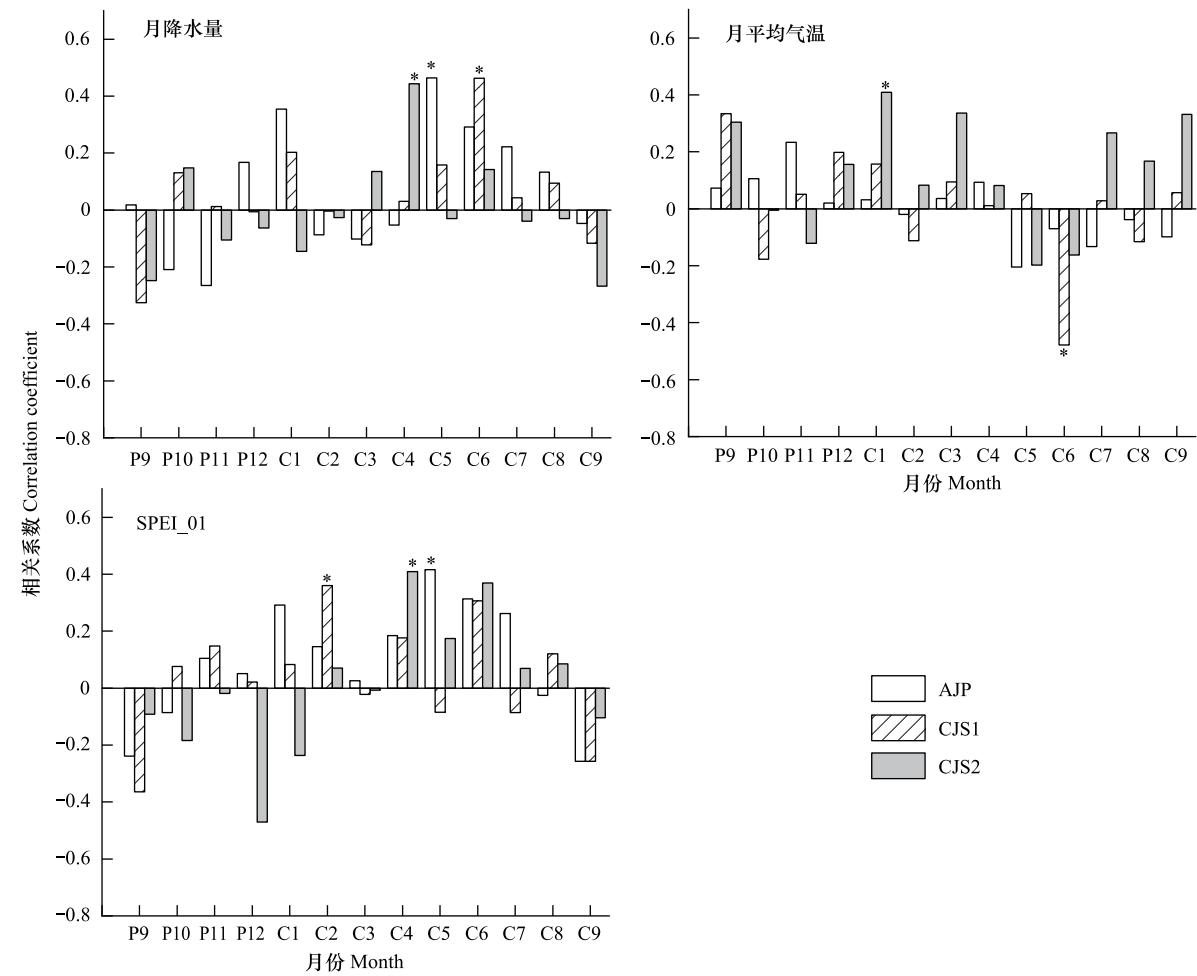


图4 不同树种年表与月降水量、月平均温度和 SPEI_01 间的相关性分析

Fig.4 Correlation analysis between different tree species and monthly precipitation, monthly average temperature, and SPEI_01

* : $P<0.05$;P:前一年月份;C:当年月份;SPEI_01:一个月尺度的标准化降水蒸发指数

胁迫与径向生长的相关性均达到显著,气候窗口分别为 6—12 月和 2—6 月,分别解释了 17.7%和 16.2%的径向生长变化(表 3)。上述结果也可验证 Pearson 相关分析的结论,即由生长季(4—5 月)降水量不足引起的干旱胁迫是限制黄土高原西部怪柳和柠条生长的主要因素,而气温对生长的限制较弱。

表 3 基于“*climwin*”模型的不同树种气候-生长关系

Table 3 Climate-Growth relationships of different tree species based on the “*climwin*” model

采样点 Sampling sites	气候变量 Climate variable	线性模型 Liner model			K-fold 交叉验证后的线性模型 Linear model using K-fold cross-variation and randomization method		
		气候窗口	ΔAIC_c	R^2	气候窗口	ΔAIC_c	R^2
AJP	气温	5—12	1.24	0.050	4—4	-2.45	0.042
	降水	5—6	-2.88	0.189 *	6—12	-2.2	0.177 *
	SPEI_01	5—6	-3.72	0.242 *	2—6	-3.48	0.162 *
CJS1	气温	6—6	-4.24	0.207 *	3—3	-1.97	0.020
	降水	6—6	-2.33	0.153 *	5—6	-2.31	0.118 *
	SPEI_01	2—2	-0.54	0.113 *	1—2	-2.07	0.104
CJS2	气温	1—9	-1	0.173 *	1—1	-2.85	0.154 *
	降水	3—4	-1.44	0.191 *	3—4	-2.66	0.191 *
	SPEI_01	4—6	-0.65	0.193 *	4—6	-3.17	0.193 *

ΔAIC_c :最小化修正后的赤池信息量准则 Akaike Information Criterion corrected; R^2 :决定系数; *: $P<0.05$

3 讨论

3.1 柠条和怪柳径向生长对气候因子的响应差异

本文的研究表明,黄土高原西部的优势造林树种柠条和怪柳的径向生长对气候因子的响应具有显著差异,其中旱季的水分条件在调节树木生长方面起着主导作用。Pearson 相关分析显示,怪柳在 5 月与降水显著正相关($P<0.05$),柠条在 4 月和 6 月与降水显著正相关($P<0.05$)。这些结果表明,长期的水分限制是影响研究区域树木生长的主要因素。与此同时高温通过增加蒸发作用加剧了水分亏缺,对树木生长产生了间接的限制^[41-42]。夏季气候条件是影响半干旱地区树木径向生长的关键因素。研究区夏季气温升高显著增强了蒸散作用,而降水量相对较少(150—300 mm),进一步加剧了水分不足。这种水分供需失衡可能解释了观察到的干旱对树木生长的显著限制作用^[43]。此外,温暖的春季会对树木的生长产生有利影响,柠条与 1 月的气温正相关,并且通过了显著性检验(图 4),这是因为冬季降雨在黄土高原地区一般都是以降雪的形式存在的,冬季气温升高,有利于降雪快速消融,补充土壤水分,同时由于树木生长的滞后效应,冬季的降雪使得灌木在生长季具有良好的土壤水分条件,从而有利于灌木生长季发育^[44]。

一阶差分分析进一步揭示了短期气候波动对树木生长的影响(图 5)。怪柳的一阶差分分析结果显示,怪柳与前一年 11 月气温显著负相关($P<0.05$),冬季气温升高会增加蒸散需求,降低土壤水分储备,从而在生

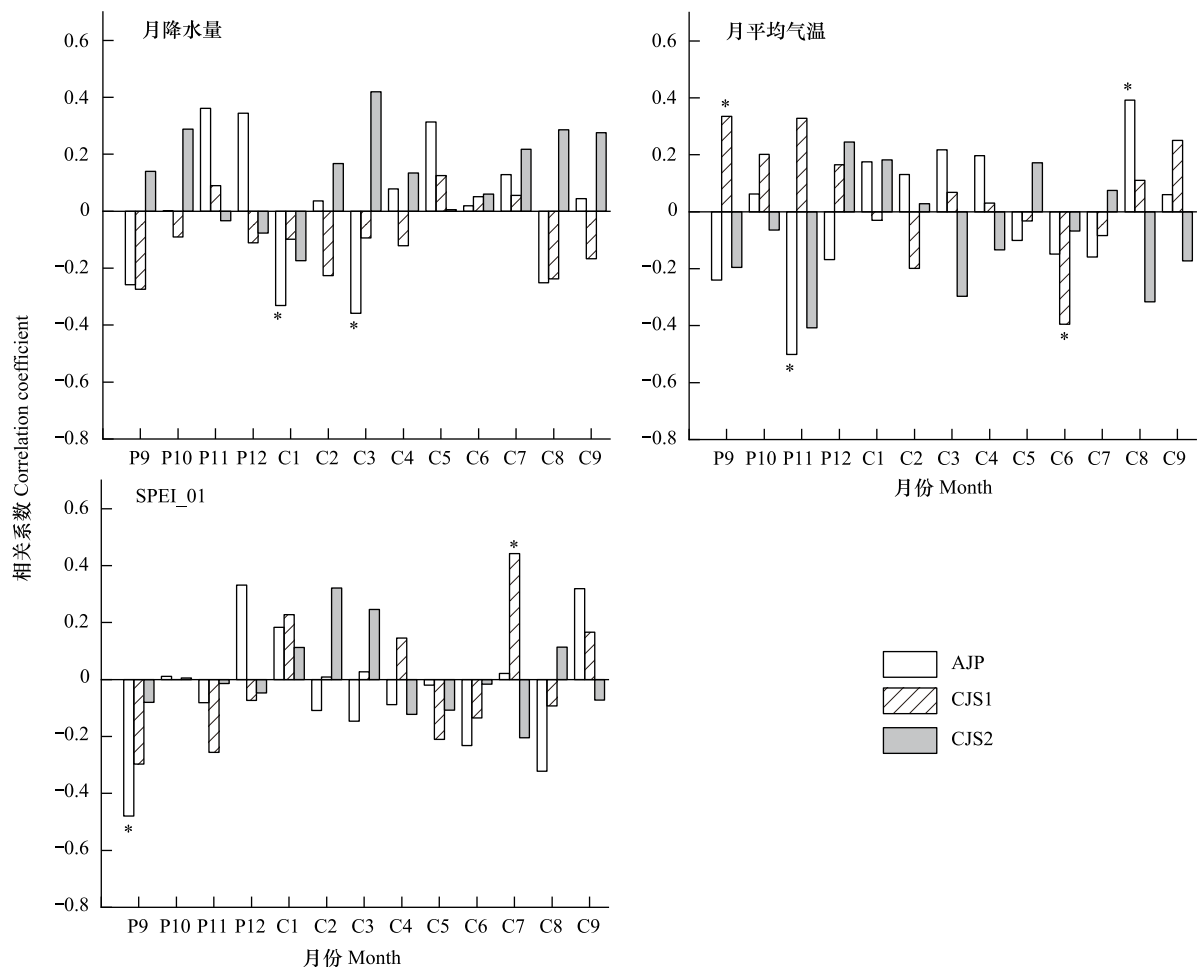


图 5 不同树种一阶差分年表与月降水量、月平均温度和 SPEI_01 间的相关性分析

Fig5. Correlation analysis between first-order difference chronologies of different tree species and monthly precipitation, monthly average temperature, and SPEI_01

*: $P<0.05$; P: 前一年月份; C: 当年月份; SPEI_01: 一个月尺度的标准化降水蒸散发指数

长季期间引发干旱损害^[44]。同时,桤柳与当年1月降水显著负相关($P<0.05$),冬季较多降水会改变土壤水分环境,破坏根系生长代谢^[31,45]。在干旱区一些昼夜温差较大的地方,夜晚温度相对较低,树木的呼吸作用减弱,消耗的营养物质减少,能够在一定程度上抵消白天高温对生长的不利影响,使得对温度敏感的树木受干旱的影响相对较小,一定程度上解释了桤柳在8月与气温显著正相关($P<0.05$)^[46]。柠条的一阶差相关分析结果则显示,柠条与前一年9月气温显著正相关($P<0.05$),是由于秋季气温升高延长了树木生长季并增加了碳储备,为第二年的生长提供了支持^[47]。此外,柠条在6月与气温显著负相关($P<0.05$),进一步说明了气温升高加剧蒸散作用,显著减少土壤中的可用水分,进而对树木生长形成的限制^[48]。在7月,柠条与SPEI显著正相关($P<0.05$),进一步表明柠条的径向生长受到生长季干旱胁迫的显著限制。

总体而言,Pearson分析揭示了气候因子对树木生长的长期趋势,而一阶差分分析通过剔除长期趋势,补充了短期气候波动的显著性及其生态机制^[49]。这两种方法的结果均验证了水分条件在研究区域的主导作用,气温则通过调节水分平衡间接影响树木生长。综合分析进一步表明,水分是干旱半干旱区域树木生长的主要限制因子。

3.2 干旱响应与树木生理间的关系

气候变化造成的水资源压力引发了全球大规模树木枯死和死亡事件的普遍增加^[50-51]。高大树木由于较高的树高和冠幅,需要有效的长距离运输通道,以克服重力和摩擦,将水分从土壤输送到叶片^[52]。相比之下,灌木在干旱条件下表现出更高的适应性,因为它们的生长高度较低,水分运输路径较短,所需水分也较少。此外,灌木的较小树冠减少了水分的蒸发,从而提高了其耐旱性^[53]。因此,灌木在干旱地区相对于乔木具有明显优势。桤柳和柠条是黄土高原常见的耐旱灌木,并在该地区有广泛的人工种植。尽管两者同为灌木,它们在应对干旱时的表现具有一定差异^[28-30]。*climwin*结果表明,桤柳的干旱胁迫值为16.2%,而柠条的干旱胁迫值分别为10.4%和19.3%(表3)。从水分利用策略和生理特性来看,两者在适应干旱环境方面各具优势。

桤柳属于大灌木,随着人工林年龄的增长,其冠幅逐渐扩大,在一定程度上对地表覆盖和生态环境改善具有积极作用(图6)。然而,较大的冠幅和较高的水分需求也导致其在水分供应不足时更易受到水力限制的影响。桤柳在旱季主要依赖降水补充的中层土壤水分,这种策略在降水充足的环境中更为有利,但在长期干旱条件下可能面临较大的水分压力^[54]。相比之下,柠条的干旱胁迫值在不同样点(CJS1和CJS2)之间存在差异,反映出其对干旱的适应能力随着树龄增加而逐渐增强(表3和图7)。CJS1受干旱胁迫较小,表明成熟柠条对干旱条件具有更强的耐受性;而CJS2受干旱胁迫较高,说明年龄较小柠条在干旱条件下更为敏感。这种差异说明柠条在长期种植过程中,其对干旱适应性随着树龄增长逐渐增强。

柠条以灌丛形式生长,其较小的冠幅和株高有效降低了水分蒸发,并减少了种间竞争对水分资源的压力(图6)。特别是在旱季,柠条凭借深根系统从深层土壤中获取水分,这一特性帮助柠条在表层和中层土壤水分匮乏时仍能维持生长,从而提高其在长期干旱条件下的稳定性和适应性^[54-55]。此外,柠条的化感效应进一步抑制了周围植被对水分资源的竞争^[56],进一步增强了其耐旱能力。

总体而言,桤柳和柠条在适应干旱环境方面展现出不同的生态策略。桤柳较大的冠幅在改善生态环境方面具有一定优势,但较高的水分需求可能限制其在长期干旱条件下的稳定性。相比之下,柠条通过高效利用

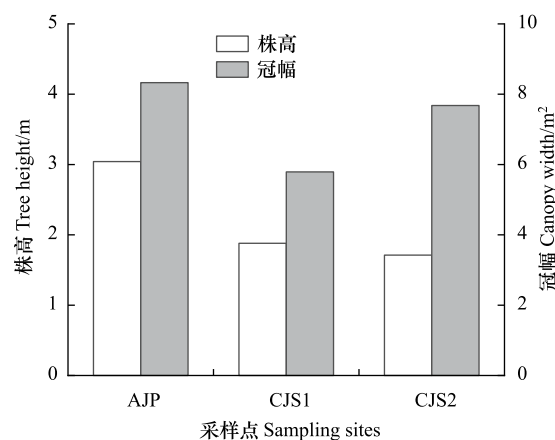


图6 采样点不同灌木生长参数指标

Fig.6 Indicators of growth parameters of different shrubs at sampling sites

深层水分和抑制水分竞争,其干旱适应能力随着树龄的增长逐步增强,在区域内表现出较高的生态适应性。基于此,建议在同一区域内根据生境湿润程度合理选择树种;在土壤水分相对丰富地段优先种植怪柳;而在土壤水分较匮乏的干旱地段,可选择柠条作为主要造林树种,以实现生态适应性与种植需求的平衡。

3.3 黄土高原西部人工林管理的启示

研究区内 3 个样点均为雨养样点,降水是土壤水分的主要来源。然而,图 2 的结果显示,近 30 年来气候数据有温度升高的趋势,而降水增加的趋势不明显。这项结果突出显示,气候变化是主要限制怪柳和柠条径向生长的影响因素。已有研究发现,外来树种的引入和高密度种植对黄土高原地区的土壤含水量产生了负面影响,土壤含水量的降低会加剧表层和深层土壤的缺水问题,进一步危及黄土高原脆弱生态系统的可持续性^[15,57]。因此,实施适当的人工林管理措施,缓解有效土壤水分的缺乏,对于维持该地区人工林的正常生长至关重要。

通过本文研究发现,不同树种的径向生长宽度随年龄的变化表现出明显的阶段性趋势(图 7)。在生长初期(0—5 年),CJS1 柠条和 AJP 怪柳的径向生长均呈现一定的上升趋势,表明这两种树种在幼龄阶段生长较为旺盛。进入生长中期后,两者生长趋势开始出现差异:CJS1 柠条(6—15 年)生长开始呈现下降趋势,而 AJP 怪柳(6—20 年)的生长则逐渐趋于稳定,显示出不同树种在生长过程中对气候环境适应能力的差异。进入生长后期,CJS1 柠条(15 年以后)虽有下降趋势,但幅度较小且不显著,表明其已较好地适应当地环境并进入稳定阶段,而 AJP 怪柳(20 年)生长则出现急剧下降,反映出人工林在建植后期可能面临的衰退风险。

此外,CJS2 柠条在生长初期表现出与 CJS1 柠条和 AJP 怪柳完全不同的生长趋势,呈现下降态势(图 7)。这一现象与 CJS2 柠条在生长初期经历的连续干旱事件密切相关。2005 年和 2007 年,黄土高原西部地区发

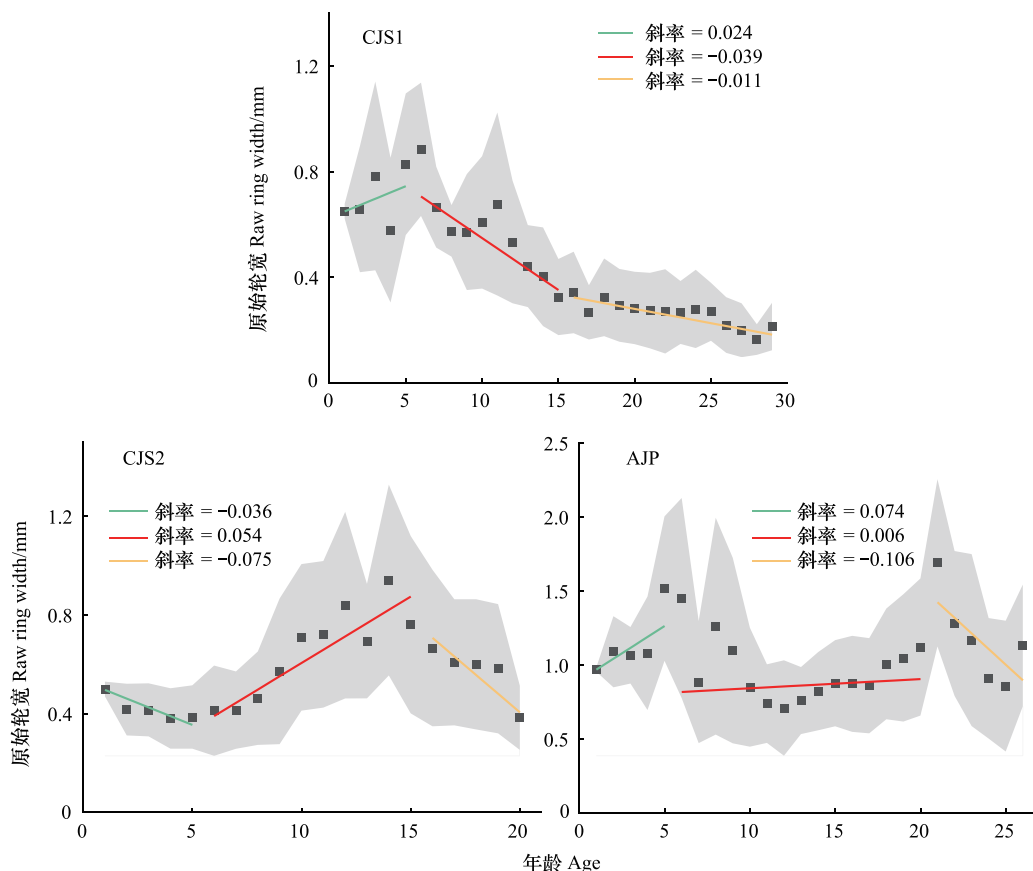


图 7 不同树种径向生长随年龄变化散点图

Fig.7 Scatter plot of radial growth of different tree species with age
阴影部分为标准差;绿线为生长初期;红线为生长中期;黄线为生长晚期

生了大范围的严重干旱,局部地区干旱尤为严重^[58]。研究表明,幼树对干旱的敏感性更高,由于其根系较浅,蒸腾效率较低,因此它们的水分调节能力更差,难以有效缓解干旱带来的影响,导致其承受了更为严重的干旱压力^[59]。然而,随着 CJS2 柠条进入生长中期,其生长趋势开始回升,这是因为随着树龄增长,根系逐渐发展的更为广泛,能够更有效地获取地下水,从而缓解干旱对其生长的负面影响^[60-62]。进入生长后期,相较于 CJS1 柠条下降趋势相对明显,但 CJS2 和 CJS1 在生长后期的斜率分别为-0.075 和-0.039,虽然有一定的差异,但数值并不显著。这表明两者在生长后期的生长下降趋势相似,都经历了一定程度的减缓,但幅度接近。

怪柳在建植后期的生长出现下降表明,人工林可能在后期面临较高的衰退风险,特别是在降水增加趋势不显著、温度升高的背景下,土壤水分的供给成为限制人工林可持续发展的重要因素^[63-64]。因此,建议在人工林管理中采取以下措施:通过覆盖植被、改良土壤结构等方式加强土壤水分管理,特别是在干旱严重时期对幼龄柠条进行适当灌溉;对于怪柳造林,应该在种植后期进行合理修枝或间伐,避免由于密度过高导致的土壤水分竞争过度,并建立长期监测机制,动态调整管理策略,确保人工林的稳定可持续发展。

4 结论

本研究利用 Pearson 相关和 *climwin* 模型系统研究了黄土高原西部干旱地区两种优势灌木树种的径向生长对气候变化的响应。结果表明:生长季(4—5 月)降水不足是限制两种灌木生长的主要因素,而气温对柠条和怪柳生长的限制作用较小。柠条和怪柳均展现出良好的生态适应性,柠条干旱适应性随着树龄增长逐渐增强。基于研究结果,建议在干旱相对严重地段选择柠条作为主要造林树种,以增强人工林的耐旱性;而在土壤水相对充裕、需要提高地表植被覆盖的区域,可选择种植怪柳。在人工林管理中,应对幼龄柠条采取适当灌溉措施以缓解干旱压力。对于怪柳,应在种植后期进行合理修枝或间伐,避免由于密度过高导致的土壤水分竞争过度,以提高人工林的生态适应性和稳定性。

参考文献(References):

- [1] Anderegg W R L, Trugman A T, Badgley G, Anderson C M, Bartuska A, Ciais P, Cullenward D, Field C B, Freeman J, Goetz S J, Hicke J A, Huntzinger D, Jackson R B, Nickerson J, Pacala S, Randerson J T. Climate-driven risks to the climate mitigation potential of forests. *Science*, 2020, 368(6497): eaaz7005.
- [2] Bonan G B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 2008, 320(5882): 1444-1449.
- [3] Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Pacala S W, David McGuire A, Piao S L, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 2011, 333(6045): 988-993.
- [4] Teskey R, Werten T, Bauweraerts I, Amez M, McGuire M A, Steppe K. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(9): 1699-1712.
- [5] Gessner U, Naeimi V, Klein I, Kuenzer C, Klein D, Dech S. The relationship between precipitation anomalies and satellite-derived vegetation activity in Central Asia. *Global and Planetary Change*, 2013, 110: 74-87.
- [6] Peters J M R, López R, Nolf M, Hutley L B, Wardlaw T, Cernusak L A, Choat B. Living on the edge: A continental-scale assessment of forest vulnerability to drought. *Global Change Biology*, 2021, 27(15): 3620-3641.
- [7] 刘世荣, 王晖, 李海奎, 余振, 栾军伟. 碳中和目标下中国森林碳储量、碳汇变化预估与潜力提升途径. *林业科学*, 2024, 60(4): 157-172.
- [8] Ma T X, Liang Y, Li Z Y, Liu Z H, Liu B, Wu M M, Lau M K, Fang Y T. Age-related patterns and climatic driving factors of drought-induced forest mortality in Northeast China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 332: 109360.
- [9] Gower S T. Patterns and mechanisms of the forest carbon cycle. *Annual Review of Environment and Resources*, 2003, 28: 169-204, C1.
- [10] Wang Q X, Fan X H, Qin Z D, Wang M B. Change trends of temperature and precipitation in the Loess Plateau Region of China, 1961 - 2010. *Global and Planetary Change*, 2012, 92: 138-147.
- [11] Sun W Y, Mu X M, Song X Y, Wu D, Cheng A F, Qiu B. Changes in extreme temperature and precipitation events in the Loess Plateau (China) during 1960 - 2013 under global warming. *Atmospheric Research*, 2016, 168: 33-48.
- [12] Yu Y, Zhao W W, Martinez-Murillo J F, Pereira P. Loess Plateau: from degradation to restoration. *Science of the Total Environment*, 2020,

738; 140206.

- [13] Fu B J, Wang S, Liu Y, Liu J B, Liang W, Miao C Y. Hydrogeomorphic ecosystem responses to natural and anthropogenic changes in the Loess Plateau of China. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2017, 45: 223-243.
- [14] Wu D D, Xie X H, Tong J X, Meng S S, Wang Y B. Sensitivity of vegetation growth to precipitation in a typical afforestation area in the Loess Plateau: plant-water coupled modelling. *Ecological Modelling*, 2020, 430: 109128.
- [15] Wang Q M, Liu H Y, Liang B Y, Shi L, Wu L, Cao J. Will large-scale forestation lead to a soil water deficit crisis in China's drylands? *Science Bulletin*, 2024, 69(10): 1506-1514.
- [16] Liang H B, Xue Y Y, Li Z S, Wang S, Wu X, Gao G Y, Liu G H, Fu B J. Soil moisture decline following the plantation of *Robinia pseudoacacia* forests: Evidence from the Loess Plateau. *Forest Ecology and Management*, 2018, 412: 62-69.
- [17] Lan X, Xie Y Y, Liu Z Y, Yang T, Huang L Y, Chen X R, Chen X H, Lin K R, Cheng L Y. Vegetation greening accelerated hydrological drought in two-thirds of river basins over China. *Journal of Hydrology*, 2024, 637: 131436.
- [18] Chen Y P, Wang K B, Fu B J, Wang Y F, Tian H W, Wang Y, Zhang Y. 65% cover is the sustainable vegetation threshold on the Loess Plateau. *Environmental Science and Ecotechnology*, 2024, 22: 100442.
- [19] Pearson C, Salzer M, Wacker L, Brewer P, Sookdeo A, Kuniholm P. Securing timelines in the ancient Mediterranean using multiproxy annual tree-ring data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(15): 8410-8415.
- [20] LaMarche V C. Tree-ring evidence of past climatic variability. *Nature*, 1978, 276: 334-338.
- [21] Cai Q F, Liu Y, Fang C X, Xie M, Zhang H Y, Li Q, Song H M, Sun C F, Liu R S, Di T Y, Sun E W, Wang Y. Insight into spatial-temporal patterns of hydroclimate change on the Chinese Loess Plateau over the past 250 years, using new evidence from tree rings. *Science of the Total Environment*, 2022, 850: 157960.
- [22] Li Q, Deng Y, Wang S J, Gao L L, Gou X H. A half-millennium perspective on recent drying in the eastern Chinese Loess Plateau. *Catena*, 2022, 212: 106087.
- [23] Zhao X E, Fang K Y, Chen F, Martín H, Roig F A. Reconstructed Jing River streamflow from western China: A 399-year perspective for hydrological changes in the Loess Plateau. *Journal of Hydrology*, 2023, 621: 129573.
- [24] Che C W, Xiao S C, Peng X M, Ding A J, Su J R. Radial growth of *Korshinsk peashrub* and its response to drought in different sub-arid climate regions of northwest China. *Journal of Environmental Management*, 2023, 326: 116708.
- [25] 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.
- [26] Xiao S C, Peng X M, Tian Q Y, Zhu G. Stem radial growth indicate the options of species, topography and stand management for artificial forests in the western Loess Plateau, China. *Sciences in Cold and Arid Regions*, 2019, 11(3): 226-238.
- [27] 牛西午. 柠条生物学特性研究. *华北农学报*, 1998, 13(4): 122-129.
- [28] 牛西午, 丁玉川, 张强, 徐强. 柠条根系发育特征及有关生理特性研究. *西北植物学报*, 2003, 23(5): 860-865.
- [29] 王孟本, 李洪建, 柴宝峰. 柠条 (*Caragana korshinskii*) 的水分生理生态学特性. *植物生态学报*, 1996, 20(6): 494-501.
- [30] 肖生春, 肖洪浪, 司建华, 刘发民. 干旱区多枝怪柳的生长特性. *西北植物学报*, 2005, 25(5): 1012-1016.
- [31] 许皓, 李彦. 3 种荒漠灌木的用水策略及相关的叶片生理表现. *西北植物学报*, 2005, 25(7): 1309-1316.
- [32] Holmes R. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 1983, 43: 51-67.
- [33] Xiao S C, Ding A J, Tian Q Y, Han C, Peng X M. Site- and species-specific climatic responses of two co-occurring shrubs in the temperate Alxa Desert Plateau, northwest China. *Science of the Total Environment*, 2019, 667: 77-85.
- [34] Cook E. A time series analysis approach to tree-ring standardization[D]. Tucson: The University of Arizona., 1985.
- [35] Yilmaz M. Accuracy assessment of temperature trends from ERA5 and ERA5-land. *Science of the Total Environment*, 2023, 856: 159182.
- [36] 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.
- [37] Che C W, Xiao S C, Peng X M, Su J R, Ding A J. Mixed of arbor-shrub significantly enhanced the drought stress adaptive capacity of plantation forests—An interpretation based on dendroecology. *Journal of Hydrology*, 2023, 623: 129785.
- [38] Biondi F, Waikul K. DENDROCLIM2002: a C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences*, 2004, 30(3): 303-311.
- [39] Che C W, Xiao S C, Ding A J, Peng X M, Su J R. Growth response of plantations *Hippophae rhamnoides* Linn. on different slope aspects and natural *Caragana opulens* Kom. to climate and implications for plantations management. *Ecological Indicators*, 2022, 138: 108833.
- [40] Rubio-Cuadrado Á, Camarero J J, Bosela M. Applying climwin to dendrochronology: A breakthrough in the analyses of tree responses to environmental variability. *Dendrochronologia*, 2022, 71: 125916.

- [41] Zhang W G, Gou X H, Zhang F, Liu W H, Zhang Y, Gao L L. Divergent responses of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) to recent warming along elevational gradients in the central Qilian Mountains, Northwest China. *Journal of Geographical Sciences*, 2023, 33(1): 151-168.
- [42] Wu X, Jiao L, Liu X P, Xue R H, Qi C L, Du D S. Ecological adaptation of two dominant conifer species to extreme climate in the Tianshan Mountains. *Forests*, 2023, 14(7): 1434.
- [43] Zhang Y C, Piao S L, Sun Y, Rogers B M, Li X Y, Lian X, Liu Z H, Chen A P, Peñuelas J. Future reversal of warming-enhanced vegetation productivity in the Northern Hemisphere. *Nature Climate Change*, 2022, 12: 581-586.
- [44] Vaganov E A, Hughes M K, Kirdyanov A V, Schweingruber F H, Silkin P P. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature*, 1999, 400: 149-151.
- [45] 李茂华, 都金康, 李皖彤, 李闰洁, 吴森垚, 王姗姗. 1982—2015 年全球植被变化及其与温度和降水的关系. *地理科学*, 2020, 40(5): 823-832.
- [46] Zhang X L, Rademacher T, Liu H Y, Wang L, Manzanedo R D. Fading regulation of diurnal temperature ranges on drought-induced growth loss for drought-tolerant tree species. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 6916.
- [47] Zohner C M, Mirzagholi L, Renner S S, Mo L D, Rebindaine D, Bucher R, Palouš D, Vitasse Y, Fu Y H, Stocker B D, Crowther T W. Effect of climate warming on the timing of autumn leaf senescence reverses after the summer solstice. *Science*, 2023, 381(6653): eadf5098.
- [48] Harvey J E, Smiljanić M, Scharnweber T, Buras A, Cedro A, Cruz-García R, Drobyshev I, Janecka K, Jansons Ā, Kaczka R, Klisz M, Läänelaid A, Matisons R, Muffler L, Sohar K, Spyt B, Stolz J, van der Maaten E, van der Maaten-Theunissen M, Vitas A, Weigel R, Kreyling J, Wilmsking M. Tree growth influenced by warming winter climate and summer moisture availability in northern temperate forests. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 2505-2518.
- [49] 林杨帆, 李明启. 滇西北地区树轮晚材最大密度一阶差数据能更好地揭示温度年际变化. *地球科学进展*, 2024, 39(5): 466-475.
- [50] Lewis S L, Brando P M, Phillips O L, Van Der Heijden G M F, Nepstad D. The 2010 amazon drought. *Science*, 2011, 331(6017): 554.
- [51] Anderegg L D L, HilleRisLambers J. Local range boundaries vs. large-scale trade-offs: Climatic and competitive constraints on tree growth. *Ecology Letters*, 2019, 22(5): 787-796.
- [52] Choat B, Brodribb T J, Brodersen C R, Duursma R A, López R, Medlyn B E. Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 2018, 558(7711): 531-539.
- [53] Kunert N, Aparecido L M T, Wolff S, Higuchi N, dos Santos J, de Araujo A C, Trumbore S. A revised hydrological model for the Central Amazon: The importance of emergent canopy trees in the forest water budget. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 239: 47-57.
- [54] Zhang Y, Zhang M J, Qu D Y, Wang S J, Argiriou A A, Wang J X, Yang Y. Water use characteristics of different pioneer shrubs at different ages in western Chinese Loess Plateau: Evidence from $\delta^2\text{H}$ offset correction. *Journal of Arid Land*, 2022, 14(6): 653-672.
- [55] Zhao Y, Wang L, Knighton J, Evaristo J, Wassen M. Contrasting adaptive strategies by *Caragana korshinskii* and *Salix psammophila* in a semiarid revegetated ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 300: 108323.
- [56] 曾森. 柠条锦鸡儿叶浸提液对 4 种冰草化感作用的初步研究. *水土保持研究*, 2016, 23(3): 321-327.
- [57] Jia X X, Shao M A, Zhu Y J, Luo Y. Soil moisture decline due to afforestation across the Loess Plateau, China. *Journal of Hydrology*, 2017, 546: 113-122.
- [58] 樊莉莉, 耿斌, 王吉林, 陈杰. 2001—2020 年黄土高原干旱时空动态及其对气候变化的响应. *水土保持研究*, 2022, 29(6): 183-191.
- [59] Au T F, Maxwell J T, Robeson S M, Li J B, Siani S M O, Novick K A, Dannenberg M P, Phillips R P, Li T, Chen Z J, Lenoir J. Younger trees in the upper canopy are more sensitive but also more resilient to drought. *Nature Climate Change*, 2022, 12: 1168-1174.
- [60] McCormick E L, Dralle D N, Jesse Hahm W, Tune A K, Schmidt L M, Dana Chadwick K, Rempe D M. Widespread woody plant use of water stored in bedrock. *Nature*, 2021, 597(7875): 225-229.
- [61] Giardina F, Konings A G, Kennedy D, Alemohammad S H, Oliveira R S, Uriarte M, Gentile P. Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. *Nature Geoscience*, 2018, 11: 405-409.
- [62] Phillips R P, Ibáñez I, D'Orangeville L, Hanson P J, Ryan M G, McDowell N G. A belowground perspective on the drought sensitivity of forests: Towards improved understanding and simulation. *Forest Ecology and Management*, 2016, 380: 309-320.
- [63] Liu Y Y, Wang A Y, An Y N, Lian P Y, Wu D D, Zhu J J, Meinzer F C, Hao G Y. Hydraulics play an important role in causing low growth rate and dieback of aging *Pinus sylvestris* var. *mongolica* trees in plantations of Northeast China. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(7): 1500-1511.
- [64] Dai J J, Zhao Y, Seki K, Wang L. Changes in water-use strategies and soil water status of degraded poplar plantations in water-limited areas. *Agricultural Water Management*, 2024, 296: 108799.