

DOI: 10.20103/j.stxb.202411122768

周京京, 李宗善, 刘亚玲, 王冬梅, 陈少腾, 容庆. 北京东灵山不同海拔辽东栎径向生长对气候的响应与适应差异. 生态学报, 2025, 45(16):

Zhou J J, Li Z S, Liu Y L, Wang D M, Chen S T, Rong Q. Differences in response and adaptation of radial growth of *Quercus wutaishanica* to climate across elevations in Dongling Mountain, Beijing. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(16):

北京东灵山不同海拔辽东栎径向生长对气候的响应与适应差异

周京京¹, 李宗善², 刘亚玲¹, 王冬梅^{1,*}, 陈少腾³, 容庆¹

1 北京林业大学水土保持学院, 国家林业和草原局水土保持与荒漠化防治重点实验室, 教育部林业生态工程研究中心, 北京 100083

2 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

3 云南大学国际河流与生态安全研究院, 昆明 650500

摘要:在山地森林生态系统中,海拔是影响植被生长和分布的重要地形要素。为探究树木径向生长对气候变化的响应与适应特征随海拔梯度的变异规律,以北京市东灵山优势树种—辽东栎(*Quercus wutaishanica*)为研究对象,运用树木年轮学方法建立辽东栎标准年表,量化并比较不同海拔梯度下(800 m—1100 m—1400 m)辽东栎径向生长与气候因子的相关性以及应对极端干旱的生态弹性。研究结果表明:(1)随着海拔升高,辽东栎径向生长对气候因子的响应逐渐加强,与生长季的降水和标准化降水蒸散指数(SPEI)多呈正相关。低海拔区(800 m)辽东栎的气候敏感性极低,当年9月最低温度及降水对其生长的影响显著。中海拔区(1100 m)辽东栎的气候敏感性较低,其生长受到当年4—7月降水及SPEI的促进作用。高海拔区(1400 m)辽东栎的气候敏感性较高,温度升高对其生长的负影响显著,而当年5—8月降水及SPEI显著促进其生长;(2)随干旱程度加重,各海拔区辽东栎的生长均受到极端干旱的胁迫,呈现出抵抗力降低而恢复力升高的趋势。低海拔区辽东栎的抵抗力始终处于较高水平而恢复力处于较低水平,恢复力和弹性在重度干旱发生后明显增强,上升幅度分别为61.91%和31.9%。中海拔区辽东栎的抵抗力、恢复力和弹性均处于较高水平,表现出较好的生态适应性。高海拔区辽东栎的恢复力较高,抵抗力和弹性均处于较低水平且随干旱加重呈明显下降趋势,下降幅度分别为67.58%和38.83%,干旱胁迫对其生长的抑制作用更为显著。研究结果为预测气候变化背景下东灵山辽东栎随海拔梯度生长和分布的动态格局提供参考,对保护和管理山地森林具有重要意义。

关键词:树木年轮; 生长-气候响应; 生态弹性; 海拔梯度; 辽东栎

Differences in response and adaptation of radial growth of *Quercus wutaishanica* to climate across elevations in Dongling Mountain, Beijing

ZHOU Jingjing¹, LI Zongshan², LIU Yaling¹, WANG Dongmei^{1,*}, CHEN Shaoteng³, RONG Qing¹

1 School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Forestry Ecological Engineering Research Center of Education Ministry, Beijing 100083, China

2 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

3 Institute of International Rivers and Eco-Security, Yunnan University, Kunming 650500, China

Abstract: In mountain forest ecosystems, elevation is a key topographic factor that affects the growth and distribution of vegetation. In order to investigate the variation patterns of the characteristics of tree radial growth in response and adaptation to climate change along an elevation gradient, we took *Quercus wutaishanica*, a dominant tree species in Dongling

基金项目:十四五国家重点研发计划项目(2022YFF0801802, 2022YFF1300404);国家自然科学基金面上项目(42071125)

收稿日期:2024-11-12; **网络出版日期:**2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dmwang@bjfu.edu.cn

Mountain, Beijing, as the research object. Standardized chronologies of *Q. wutaishanica* was established by using dendrochronological methods to quantify and compare the correlation between radial growth and climatic factors as well as ecological resilience to extreme drought events across three distinct elevation zones (800 m, 1100 m, and 1400 m). The results of the study showed that: (1) With increasing elevation, the response of radial growth of *Q. wutaishanica* to climatic factors gradually strengthened, and was generally positively correlated with precipitation and the Standardized precipitation-evapotranspiration index (SPEI) during the growing season. The climate sensitivity of *Q. wutaishanica* at low elevation (800 m) was very low, and its growth was significantly affected by the minimum temperature and precipitation in September of the current year. At mid-elevation (1100 m), the climate sensitivity of *Q. wutaishanica* remained relatively low, and its growth was promoted by precipitation and SPEI from April to July of the current year. At high elevation (1400 m), *Q. wutaishanica* demonstrated high climate sensitivity, with elevated temperatures exerting a significant negative effect on growth, while precipitation and SPEI in May–August of the current year significantly promoted its growth; (2) As drought intensity increased, the growth of *Q. wutaishanica* at all elevations was stressed by extreme drought, showing the trend of lower resistance and higher recovery. At low elevations, resistance of *Q. wutaishanica* was consistently at a high level while recovery was relatively at a low level, though both recovery and resilience improved significantly after the occurrence of severe drought event, with an increase of 61.91% and 31.9%, respectively. At mid-elevation, resistance, recovery, and resilience of *Q. wutaishanica* were all at a high level, indicating better ecological adaptability. At high elevation, the recovery of *Q. wutaishanica* was higher, but the resistance and resilience were at a lower level and decline sharply with the aggravation of drought, declining by 67.58% and 38.83%, respectively, and the inhibitory effect of drought stress on its growth was more significant. The results of this study provide a reference for predicting the dynamic patterns of growth and distribution of *Q. wutaishanica* along the elevation gradient in Dongling Mountain in the context of ongoing climate change, and are crucial for the conservation and management of mountain forests.

Key Words: tree-ring; growth-climate response; ecological resilience; elevation gradient; *Quercus wutaishanica*

根据 IPCC 第六次评估报告,在 1970—2020 年间,全球年平均气温每十年上升约 0.18 °C,预计未来极端气候的频率和强度将进一步增加^[1–2]。气候变化不仅加剧了干旱的强度和范围,还迫使自然干旱提前开始,持续时间也随之延长^[3–5]。森林作为地球上的重要碳汇,储存了陆地生态系统中 45% 的碳,拥有极高的生产力^[6–8]。干旱和高温不仅会降低陆地净初级生产力并加速森林从碳汇向碳源转变^[9],还对森林生态系统的群落组成^[10]、生物多样性^[11]和物种分布^[12]产生显著影响。树木作为森林生态系统的基础组成部分,承担着参与碳循环、保持水土与调节气候等多种功能,对森林应对气候变化具有重要意义^[13–14]。树木年轮因定年准确、分布广泛、分辨率高和气候指示信号明确等优势^[15],已被广泛应用于研究树木个体和种群对环境变化的响应关系、重建气候变化历史和探究森林生态过程(如竞争、更新)等方面,是树木年代学的重要资料^[16–19]。

在山地森林生态系统中,复杂的地形要素通过改变能量分配影响着植被的生长和分布状况,也影响着树轮生长的宽窄变化^[20]。海拔通过调节水热条件使得区域小气候发生根本性转变,导致不同海拔区域树木的水分利用效率和碳积累存在差异,从而对树木径向生长产生影响^[21]。不同海拔区域的树木生长对气候的响应模式存在明显差异,滇西北玉龙雪山低海拔区的云南松生长与降水量和相对湿度呈显著正相关,受水分影响显著,而高海拔区树木受温度影响更为显著^[22];天山各海拔区雪岭云杉生长均受到上一年生长季帕默尔干旱指数(PDSI)的显著影响,但下林线雪岭云杉对 PDSI 的响应更为强烈,林带中部次之,而上林线最弱^[23];大兴安岭北部中高海拔区樟子松径向生长对温度响应不明显,中海拔区受温度限制的主要时间为生长季中期的 5—8 月,低海拔区为生长季初期的 4 月^[24]。由此可见,不同海拔梯度下气候对树木生长的主要限制因子、影响程度和时间均有所不同,利用海拔梯度研究气候变化对山地森林生态系统的影响具有重要意义。

树木应对极端气候具有一定的抵抗以及快速恢复生长的能力,生态弹性可以用来量化树木径向生长应对

极端干旱的适应程度,包括抵抗力、恢复力和弹性等多个指标^[25]。山地森林的空间异质性导致不同林分的生态弹性存在差异^[26],从而间接推动森林的结构变化^[27]。除树木自身的生理生态特征影响外,生境对树木的生态弹性也有显著影响,但变化趋势并不绝对^[28]。随着海拔升高,西藏东部地区川西云杉径向生长的抵抗力和恢复力均显著提高^[28];金沙江流域低海拔区云南松的抵抗力低而恢复力高,中海拔区与高海拔区则呈相反趋势^[29]。树木生长对极端干旱的适应能力已成为可持续林业规划的重点,但山地森林复杂的地形为量化树木的生态弹性带来了挑战^[26]。

辽东栎(*Quercus wutaishanica*)作为我国暖温带落叶阔叶林的优势树种,也是北京东灵山的主导景观组分,对森林的外貌结构及物种组成都有重要影响^[30–35]。目前在东灵山针对辽东栎已经开展了较多领域的研究,基于树木年轮学也取得了一些重要成果^[33–34]。已有研究表明东灵山辽东栎生长在 1990—2010 年出现明显下降,并且干旱胁迫对其控制作用在逐渐加强^[34]。但综合海拔影响下辽东栎径向生长对气候变化的响应及适应特征研究仍然欠缺。鉴于此,本研究通过量化北京东灵山不同海拔梯度下辽东栎径向生长的气候敏感性和生态弹性来预测辽东栎林未来生长和分布的动态格局,为更合理地管理和保护山地森林生态系统提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

北京东灵山位于北京市门头沟区清水镇(115°26′—115°30′E,40°00′—40°03′N),属太行山系,总面积约为 60 km²。海拔高度在 600 m 以上,最高峰为 2303 m。该地区属于暖温带半湿润大陆季风气候,雨热同期,年降雨量为 500—650 mm,年均温为 5—10 ℃,高温和雨季多集中于 6—8 月。冻土期长,生长季短,无霜期约 195 d^[30–32]。从图 1 来看,从 1971 年至今,年平均温度、最高温度和最低温度均呈极显著上升趋势($P<0.01$),最低温度上升趋势最为明显。降水量有下降趋势,但不显著。SPEI 干旱指数呈显著下降趋势($P<0.05$)。

东灵山的植被类型随海拔梯度大致呈现垂直分布规律,物种丰富度及多样性指数随海拔升高而下降^[31]。辽东栎(*Quercus wutaishanica*)林为东灵山主导景观组分,分布广泛且树龄较大,面积约为 16.35 km²^[35],是研究气候变化对中国北方森林生长影响的重要树木年代学材料。其他树种有棘皮桦(*Betula utilis*)、落叶松(*Larix gmelinii*)、山杏(*Prunus ameniaca*)、山桃(*Prunus davidiana*)等。土壤类型以山地棕壤、亚高山草甸土和褐土为主。地质构造上位于华北陆台中部的燕山沉降带,地貌以山地侵蚀结构类型为主,地势陡峭^[32]。

1.2 样品处理与年表建立

本研究所用树轮资料皆于 2022 年 6 月在北京东灵山半阳坡采集。低海拔区采样点(115.46°E,40.06°N,800 m)辽东栎接近纯林,土壤肥沃且湿度大;中海拔区(115.44°E,40.07°N,1100 m)草本发达,枯枝落叶多,土层较薄;高海拔区(115.44°E,40.08°N,1400 m)林相不整齐,土壤干旱贫瘠且土层薄(图 2)。选取生长健康且径级较大的树木,每个样点采集至少 20 棵树,使用内径为 5.15 mm 的生长锥在胸高(约 1.3 m)处沿等高线方向进行采样,每棵树钻取 2 根样芯,放置在塑料管中封存并编号。将采集的样芯进行国际树轮样品标准预处理^[36],经固定风干、砂纸打磨和抛光,直至年轮清晰可见。

利用骨架图法交叉定年后,使用年轮测量分析仪 Win DENDRO™(Regent instrument inc. Canada)测量树轮的原始宽度,精度设置为 0.001 mm。用 COFECHA 程序对交叉定年结果进行检验^[37–38],剔除年轮异常或测量困难以及与主序列相关性差的样芯,最终分别保留样芯:低海拔区 23 根、中海拔区 30 根及高海拔区 36 根。为去除树木自身生长的长期趋势以及个体间竞争等非气候噪声的影响,使用 R 语言软件中 dplR 包的“双重去趋势”法(负指数函数及样条函数)进行去趋势^[39],对去趋势后的序列标准化处理为无量纲的树轮宽度指数(RWI),得到树轮宽度标准年表^[37]。

1.3 气象数据获取

为减小地面气象站与各采样点之间距离较远的影响,更精确地反映研究区气候特征,本研究选取与采样

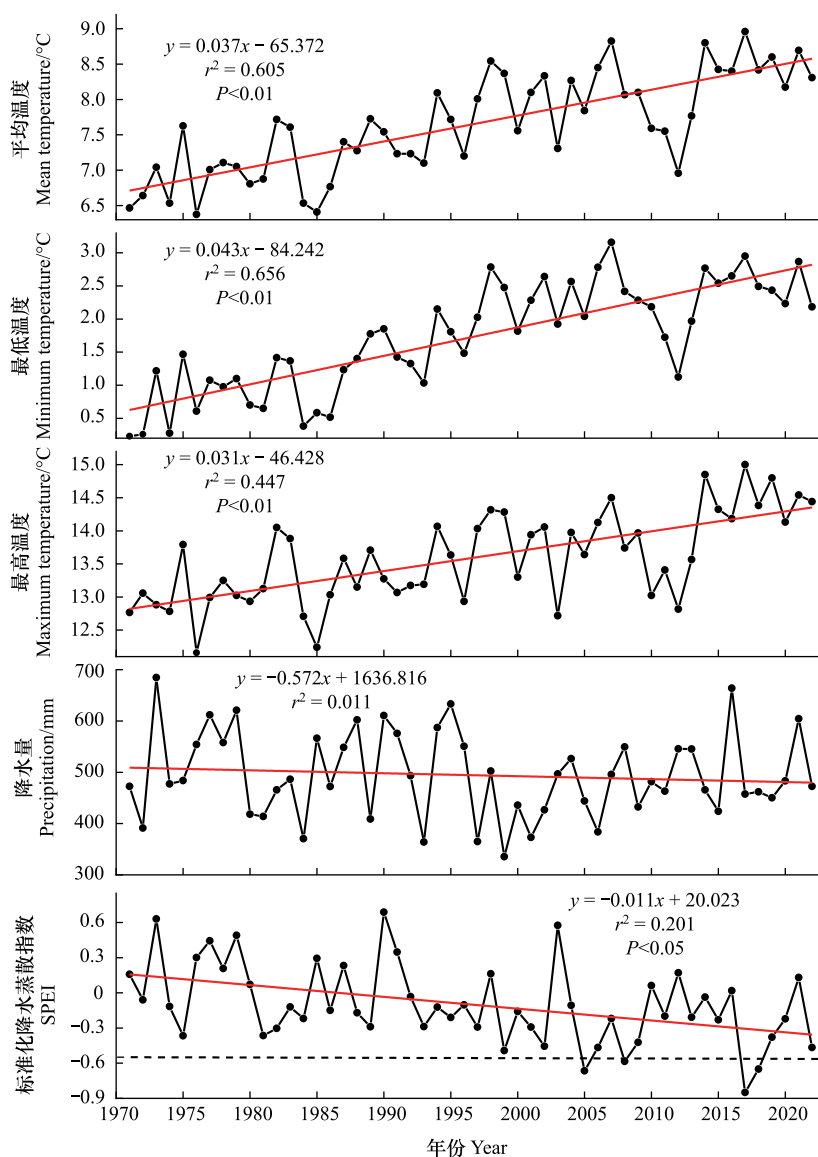


图1 1971—2021年东灵山气候变化特征

Fig.1 Climate change characteristics from 1971 to 2021 in Dongling Mountain

虚线表示 SPEI 均值-1.5 个标准差 (-0.584)

点临近(约 10 km)的 CRU 网格化气候格点数据。CRU 气候格点数据从 CRU TS 4.07 全球气候数据库 (<http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/hrg/>) 获取,调取平均温度、最高温度和最低温度,降雨量和平均标准化降水蒸散指数(Standardized precipitation-evapotranspiration index, SPEI)5 个气候指标。精度均为 0.5° (约为 50 km),时间跨度为 1971—2021 年。

1.4 数据分析

基于 Pearson 相关性分析研究树轮宽度指数与气候因子的响应关系,由于气候对树木生长影响的滞后效应,选取时间跨度为前一年 6 月到当年 9 月的气象资料。使用 Dendroclim 2002 程序计算树轮宽度标准年表与各气候指标的统计关系^[40],统计显著性水平为 $P < 0.05$ 。

研究区降水集中于 6—8 月份,干旱易发生于 9 月至翌年 5 月。基于上年 9 月至当年 5 月的平均 SPEI 干旱指数定义极端干旱事件。筛选出 SPEI 小于均值-1.5 个标准差的干旱年^[41—42],包括 2017 年、2018 年、2005 年、2008 年(生态弹性计算需要排除干旱发生当年及前后 2 年,2018 年与 2017 年间隔小于 2 年,故排除

2018 年)。SPEI 越低代表干旱程度越重,最终确定极端干旱事件为轻度干旱 2008 年,中度干旱 2005 年和重度干旱 2017 年。

为了揭示不同海拔辽东栎的径向生长对极端干旱事件的响应特征,使用 Lloret 提出的公式计算辽东栎所有个体的生态弹性,包括抵抗力 (Resistance, R_t)、恢复力 (Recovery, R_c) 和弹性 (Resilience, R_s) 3 个指标^[25]。通过计算各海拔区域内辽东栎个体抵抗力、恢复力和弹性大于 1 占总样本量的比例 $P(P_{R_t}$ 、 P_{R_c} 和 P_{R_s}) 来反映整体树木的生态弹性。抵抗力量化了干旱发生时与干旱发生之前树木生长的差异,表征树木抵抗干旱胁迫的能力。抵抗力为 1 时代表完全抵抗,干旱事件未限制树木生长,抵抗力小于 1 代表树木在干旱发生期间生长下降。恢复力指干旱发生后相对于干旱所受破坏的恢复能力,恢复力为 1 时表示完全恢复,恢复力小于 1 表示干旱发生后相对于干旱发生期间生长下降。弹性表征树木对干旱发生前后的适应能力,弹性为 1 时表示树木在干旱发生后能完全达到干旱前生长水平,小于 1 表示干旱发生后相对于干旱发生前生长下降。相关计算过程在 R 语言“PointRes”包中实现^[43]。

$$R_t = D_r / \text{Pre}D_r$$

$$R_c = \text{Post}D_r / D_r$$

$$R_s = \text{Post}D_r / \text{Pre}D_r$$

式中, D_r 表示干旱发生年的树轮宽度指数, $\text{Pre}D_r$ 和 $\text{Post}D_r$ 分别表示干旱发生前 2 年和后 2 年的平均树轮宽度指数。

2 结果与分析

2.1 不同海拔辽东栎年表及统计特征值

各海拔区辽东栎的标准年表中,中海拔区的年表时间跨度最长,达到 40 年(1982—2021 年);低海拔区为 34 年(1988—2021 年);高海拔区最短,为 29 年(1993—2021 年)。低海拔区和中海拔区的树轮宽度指数 (RWI) 波动趋势相似,自 2010 年后呈上升趋势;高海拔区的 RWI 变化趋势较为平缓(图 3)。由各年表统计特征值可知(表 1),高海拔区的标准差较高,包含更多的气候信息;低海拔区和高海拔区的平均敏感度较高,可能对气候信息更加敏感。中海拔区的一阶自相关系数和信噪比最高,表明前一年气候因子对其径向生长影响最大。样芯间相关系数分别为 0.230、0.409 和 0.609,表示不同树芯间的年轮宽度变化具有较好的区域一致性,可以代表研究区不同物种的平均生长情况。3 个年表样本群体表达信号均高于 0.85 的临界阈值,表明样本量中的信号可以代表各自总体特征。3 个海拔梯度辽东栎年表的各统计特征值均符合年轮气候学的分析要求^[44]。

2.2 不同海拔辽东栎径向生长对气候因子的响应特征

各海拔区辽东栎标准年表与温度的响应分析表明,低海拔区辽东栎生长对温度响应极弱,仅与当年 8、9 月 TMN 呈显著正相关($P < 0.05$)(图 4)。中海拔区辽东栎对温度响应较弱且多为负相关,与当年 5 月温度呈显著负相关($P < 0.05$)(图 4)。高海拔区辽东栎对温度的响应强烈且多为负相关,与前一年 11 月—当年 7 月 TMX 呈显著负相关,与前一年 11 月—当年 4 月 TMP 及前一年 12 月—当年 4 月 TMN 呈显著负相关($P < 0.05$)(图 4)。

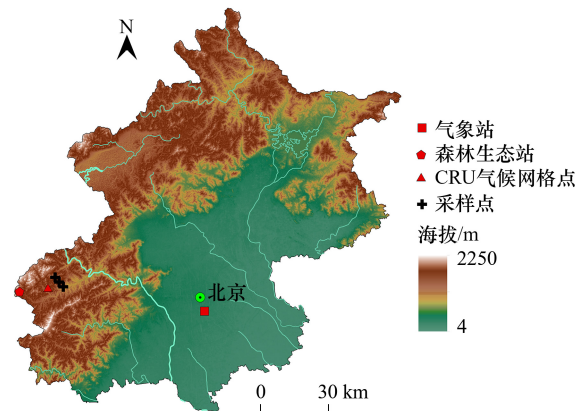


图 2 北京东灵山树木年轮采样点分布图

Fig.2 Location map of tree-ring sample site in Dongling Mountain, Beijing

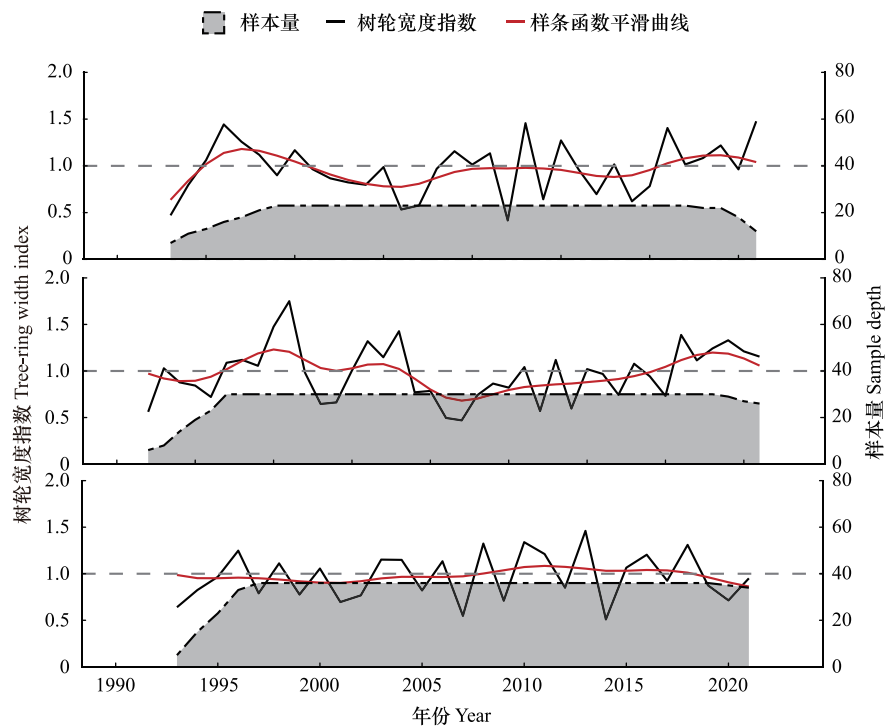


图3 东灵山不同海拔辽东栎树轮宽度标准年表
Fig.3 Standard chronology of tree-ring width of *Q. wutaishanica* at different elevations in Dongling Mountain

表1 东灵山树轮采样点信息及标准年表统计特征

Table 1 Information of tree-ring sampling sites and statistical characteristics of the standard chronology of Dongling Mountain

统计特征值 Statistic characters	低海拔区 Low elevation	中海拔区 Middle elevation	高海拔区 High elevation
地点 Location	115.46°E, 40.06°N	115.45°E, 40.07°N	115.44°E, 40.08°N
海拔 Elevation/m	800±28	1100±33	1400±27
样本量 Samples/n	23	30	36
时间跨度 Time span	1988—2021	1982—2021	1993—2021
标准差 Standard deviation	0.876	0.991	1.106
平均敏感度 Mean sensitivity	0.467	0.405	0.465
一阶自相关系数 First-order autocorrelation	0.353	0.521	0.163
树间相关系数 Correlation between trees	0.230	0.409	0.609
信噪比 Signal-to-noise ratio	4.482	20.8	7.79
样本总体代表性 Express population signal	0.818	0.954	0.886

各海拔区辽东栎径向生长与降水和 SPEI 干旱指数多呈正相关,此趋势在与月份组合的气候因子分析结果中更为明显。低海拔区辽东栎年表与当年 7 月和 9 月 PRE 呈显著正相关($P<0.05$) (图 4)。中海拔区辽东栎年表与当年 3 月和 5—7 月 PRE 呈显著正相关($P<0.05$) (图 4)。高海拔区对降水响应较强,与当年 5—9 月 PRE 呈显著正相关($P<0.05$) (图 4)。低海拔区辽东栎生长对 SPEI 的响应整体呈正相关,与各月份均未达到显著性水平($P<0.05$)。中海拔区辽东栎生长与当年 5—7 月 SPEI 呈显著正相关($P<0.05$)。高海拔区与当年 5—8 月 SPEI 呈显著正相关($P<0.05$) (图 4)。

2.3 不同海拔辽东栎径向生长应对极端干旱的生态弹性

各海拔区辽东栎径向生长对极端干旱事件的抵抗力结果表明,随着干旱程度加重,各海拔区辽东栎的抵抗力均有不同程度的下降。低海拔区辽东栎的抵抗力下降幅度最小, P_{Rt} 从 100%下降为 75%;高海拔区下降

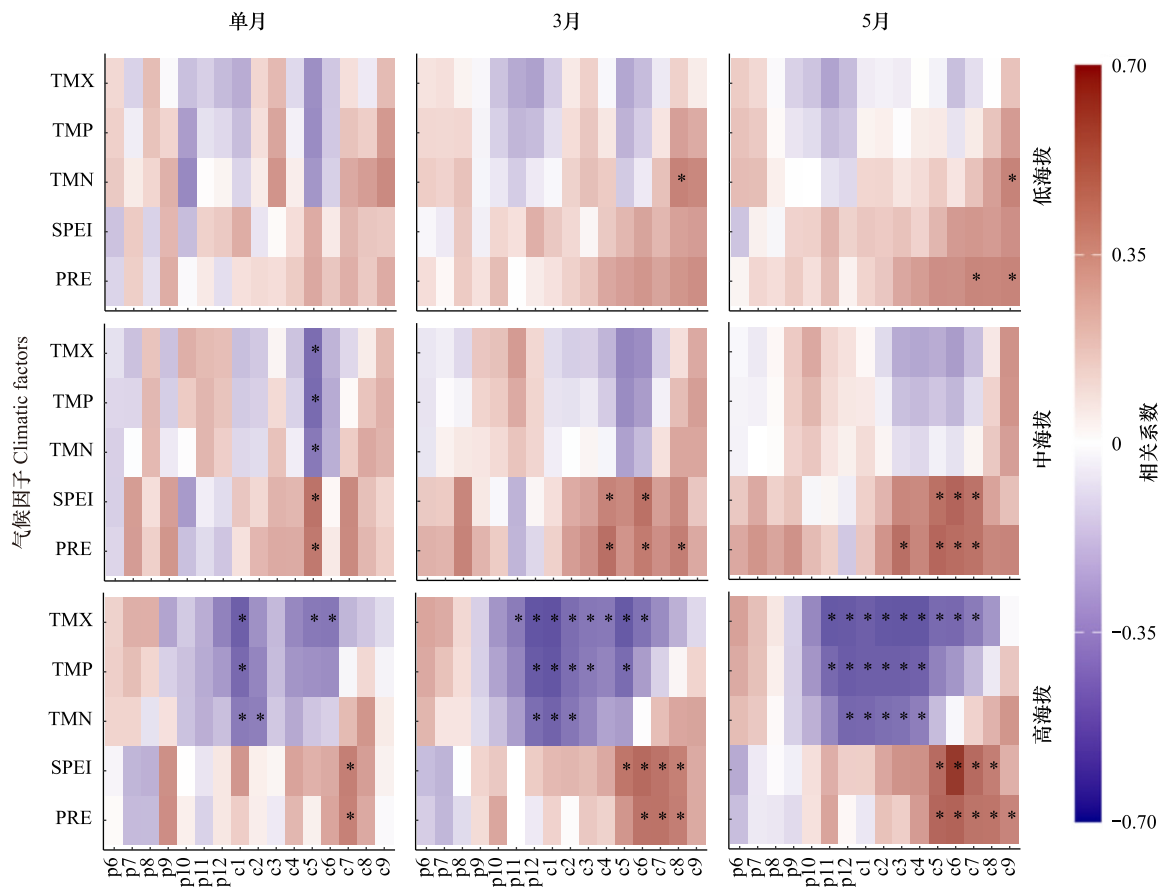


图4 东灵山不同海拔辽东栎树轮宽度标准年表与月际气候因子的相关系数

Fig.4 Correlation coefficients between the standard chronology of tree-ring width and monthly climate factors of *Q. wutaishanica* at different elevations in Dongling Mountain

横坐标 p 表示前一年, c 表示当年; *: 0.05 水平的显著相关 ($P < 0.05$); TMP: 平均气温 Mean temperature; TMX: 最高气温 Maximum temperature; TMN: 最低气温 Minimum temperature; PRE: 降水量 Precipitation; SPEI: 平均标准化降水蒸散指数 Standardized precipitation-evapotranspiration index

幅度最大, P_{Ri} 从 80.91% 下降为 13.33%, 从轻度干旱到中度干旱的下降趋势尤为明显 (图 5)。极端干旱发生时, 辽东栎的抵抗力总是表现为低海拔区 > 中海拔区 > 高海拔区。东灵山辽东栎的恢复力变化趋势与抵抗力相反, 随着干旱程度加重呈上升趋势。低海拔区辽东栎的恢复力明显增强, P_{Re} 从 9.52% 上升为 71.43%; 中海拔区从 16.67% 上升为 45.83%; 高海拔区的 P_{Re} 从轻度到中度干旱的上升幅度较大, 而由中度干旱到重度干旱时呈下降趋势, 整体由 8.57% 上升为 57.58% (图 5)。轻度和中度干旱发生后, 低海拔区辽东栎的恢复力最低; 中、高海拔区恢复力较高。重度干旱发生时, 低海拔区辽东栎表现出的恢复力最高, P_{Re} 为 71.43% (图 5)。

随着干旱程度加重, 中海拔区辽东栎的弹性处于较高水平, 呈现先上升再下降的趋势; 低海拔区的弹性呈上升趋势, P_{Rs} 依次为 38.1%, 59.1% 和 70%, 上升幅度为 31.9%; 高海拔区的弹性呈明显下降趋势, P_{Rs} 依次为 63.64%, 50% 和 25.81%, 下降幅度为 38.83% (图 5)。

3 讨论

3.1 不同海拔辽东栎径向生长对气候因子的响应差异

相关性分析结果表明 (图 4), 中、高海拔区辽东栎的径向生长与温度多呈显著负相关, 而各海拔区辽东栎与生长季的降水和 SPEI 多呈正相关。北京东灵山属我国半湿润半干旱区, 气候变化趋向暖干化^[34], 当温度

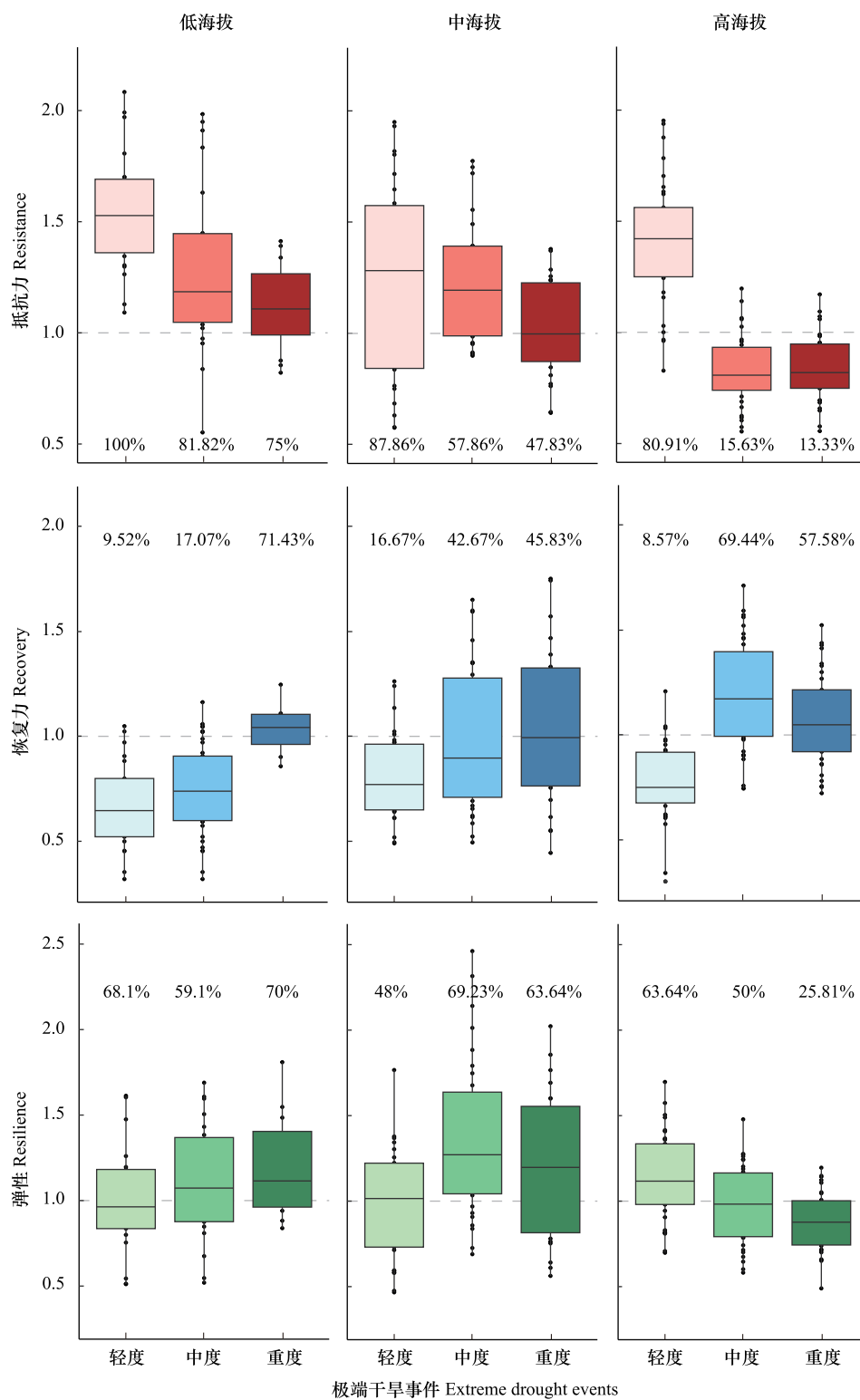


图5 东灵山不同海拔辽东栎应对极端干旱事件的抵抗力、恢复力和弹性

Fig.5 Resistance, recovery and resilience of *Q. wutaishanica* to extreme drought events at different elevations in Dongling Mountain

数字表示各海拔区辽东栎树木个体抵抗力、恢复力和弹性大于1占总样本量的比例 (P_{Rt} , P_{Re} , P_{Rs})

持续增加,接近或超过辽东栎生长的最适温度阈值,就会导致树木呼吸作用增强,自身养分消耗过多;同时,叶温升高导致气孔关闭,碳同化率降低,树木的生长量减少,从而形成“窄轮”^[45—46]。中、高海拔区辽东栎与生

长季初期的温度呈显著负相关,可能是由于此时气温回升,树木各项生理活动开始恢复,冬季融雪储存在土壤中的水分蒸发过大而使树木的根系及土壤解冻相对较慢,树木出现生理干旱并减缓生长^[47]。冬春季的低温胁迫也会限制高海拔区树木生长,霜冻损害和积雪覆盖会影响植物的激素调节,植物生产力会有所下降;云雾导致的阳光透射量减少,加上树木此时处于休眠状态,光合速率减缓,使得高海拔区辽东栎的径向生长受到抑制^[48]。生长季的降水对各海拔区辽东栎的生长都有积极影响,可能是由于生长季期间地表蒸发和植被蒸腾强烈,降水增加可以补充根系层土壤水并缓解干旱胁迫,有利于树木细胞营养物质的运输和蛋白质的合成,促进树木生长^[49]。

随着海拔梯度上升,影响辽东栎生长的气候因子从降水逐渐增加到温度、降水和 SPEI 的综合作用,响应程度也变得更为强烈。北京东灵山低、中海拔区的物种多样性和丰富度较高,种群结构相对稳定,土壤养分充足,树木根系发达且碳储量高^[30, 50],辽东栎作为优势树种,帮助自身及周围建立了稳定的森林微气候,可以对外界气候变化起到缓冲作用,因而对气候的敏感性较低,可能受种间关系(捕食、竞争)或病虫害及人为抚育的影响会更为显著^[51-52]。东灵山高海拔区的地形险峻且坡度大,土壤干旱贫瘠且土层薄,加上辐射强度和风速较大加快了水分蒸散发^[20],导致生境相对恶劣。并且高海拔区辽东栎尚处于演替前期,林相不整齐且郁闭度低,林下灌丛和草本竞争激烈^[35, 50],树木的生态幅狭窄,因而易受环境因子胁迫^[53]。有研究预测,气候持续变暖会逐渐减缓树木的生长速度,导致低海拔区树木径向生长对气候的敏感性降低,高海拔区树木的气候敏感性变得更高,这种海拔分异现象在亚热带和暖温带地区会更加明显^[54-55]。

3.2 不同海拔辽东栎径向生长对极端干旱事件的生态弹性差异

区域内树木的生态弹性并非绝对的静态模式,而是随气候影响发生变化^[9]。随着干旱程度加重,各海拔区辽东栎的抵抗力不断下降而恢复力呈上升趋势。干旱发生期间植物生长下降甚至死亡的一个重要原因是水力失调^[56]。一方面,极端干旱致使大气水分亏缺(VPD)以及土壤水分蒸散加快,植物的持续代谢和抵御干旱过快消耗碳,导致体内碳水化合物储存失衡,生长受到抑制^[56]。另一方面,干旱导致木质部栓塞和空穴,加剧了水分运输障碍,进而光合速率降低,导致树木陷入“碳饥饿”,也会发生生长下降^[57]。极端干旱发生时,低海拔区辽东栎表现出的抵抗力最高,而高海拔区最低。东灵山低海拔区土壤肥沃湿度大,辽东栎接近纯林,林下灌木不发达,草本较发达,其种间的资源竞争占绝对优势^[50],有利于群落功能的增强与生态位空间的扩大,干旱发生期间对辽东栎生长的负面影响较小。而高海拔区地形险峻且坡度大,降雨易汇集成地表径流,导致土壤保水性能差,随着干旱加重,植物在水力衰竭前土壤水分得不到补充,就会出现干旱期间生长下降^[58-60]。

树木在极端干旱环境下其生态弹性会表现出一种反向平衡的关系^[61-62]。随着干旱程度加重,东灵山各海拔区辽东栎的恢复力整体呈上升趋势。森林的恢复力主要取决于植物的再生对生长下降的补充能力^[63]。轻度和中度干旱发生时,低海拔区辽东栎的恢复力较低,中、高海拔区的恢复力较高。气候变化对北半球中高纬地区树木生长的影响存在一个“适生区位置假说”,即随着干旱程度加重,树木处在适生区低温位置相比于高温位置具有更高的生态恢复力和生长速率^[64-65]。重度干旱发生后,低、中海拔区辽东栎的恢复力均有所上升,可能有极强的耐旱潜力。研究发现一些物种在极端干旱发生时采取“高风险”的生存策略来权衡生长和死亡,在木质部可承受的压力极限通过调节气孔的方式促进碳同化^[9]。森林生物群落中的绝大部分物种还是会采取较为保守的水力策略^[9],高海拔区辽东栎的恢复力呈明显下降趋势,加上抵抗力较低,表现出生态弹性的平衡关系脆弱,极端干旱使其超过了自身可调节的生长恢复阈值,干旱发生后出现生长下降并且恢复生长所需时间变长。

弹性通过综合评估抵抗力和恢复力来体现树木生长对气候变化的适应能力^[25]。低、中海拔区辽东栎的弹性更高且随着干旱加重呈上升趋势,应对极端干旱表现出更完善的生存策略。低、中海拔区生境相对适宜,土壤水分充足,辽东栎树龄较大而根系发达,可以及时吸收土壤深层水缓解干旱。高海拔区辽东栎的生态弹性脆弱且易受气候变化的影响,其植物功能性状的整合度较差^[56-57];林下草地和灌丛发达且演替速度快,与

辽东栎的生态位高度重叠造成种间竞争激烈,极端干旱发生的频率和强度增加可能导致高海拔区辽东栎在演替过程中被林下草地和灌丛替代^[63]。

4 结论

北京东灵山不同海拔区辽东栎应对气候变化的响应和适应特征存在显著差异。低海拔区辽东栎的气候敏感性最低,极端干旱发生时抵抗力高且恢复力明显增加,可能有极强的耐旱潜力;中海拔区辽东栎的气候敏感性较低,弹性处于较高水平,表现出对气候变化具有较好的生态适应性;高海拔区辽东栎的气候敏感性较强,温度升高对其生长的负影响较大,生态弹性的平衡关系脆弱,抵抗力和弹性均在较低水平,在气候暖干化背景下出现生长衰退甚至死亡的风险最大,在后期营林规划中应注意对高海拔区辽东栎优化抚育管理措施。

参考文献 (References):

- [1] Su B D, Huang J L, Fischer T, Wang Y J, Kundzewicz Z W, Zhai J Q, Sun H M, Wang A Q, Zeng X F, Wang G J, Tao H, Gemmer M, Li X C, Jiang T. Drought losses in China might double between the 1.5 °C and 2.0 °C warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(42): 10600-10605.
- [2] IPCC. Climate Change: Impacts, Adaptation, and Vulnerability Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2022.
- [3] Cook E R, Anchukaitis K J, Buckley B M, D'Arrigo R D, Jacoby G C, Wright W E. Asian monsoon failure and megadrought during the last millennium. *Science*, 2010, 328(5977): 486-489.
- [4] Coumou D, Robinson A. Historic and future increase in the global land area affected by monthly heat extremes. *Environmental Research Letters*, 2013, 8(3): 034018.
- [5] Hansen J, Sato M, Ruedy R. Perception of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(37): 2415-2423.
- [6] Bonan G B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 2008, 320(5882): 1444-1449.
- [7] 游桂莹, 张志渊, 张仁铎. 全球陆地生态系统光合作用与呼吸作用的温度敏感性. *生态学报*, 2018, 38(23): 8392-8399.
- [8] Anderegg W L, Schwalm C, Biondi F, Camarero J J, Koch G, Litvak M, Ogle K, Shaw J D, Shevliakova E, Williams A P, Wolf A, Ziaco E, Pacala S. FOREST ECOLOGY. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, 2015, 349(6247): 528-532.
- [9] 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, Brandon Pratt R, Sperry J S, Westoby M, Wright I J, Zanne A E. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 2012, 491(7426): 752-755.
- [10] Kim J B, So J M, Bae D H. Global warming impacts on severe drought characteristics in Asia monsoon region. *Water*, 2020, 12(5): 1360.
- [11] Teskey R, Wertin T, Bauweraerts I, Amey 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.
- [12] 吴蓓蕾, 姜大勝, 王晓欣. 1961—2018 年中国生长季变化. *大气科学*, 2021, 45(2): 424-434.
- [13] Kitudom N, Fauset S, Zhou Y Y, Fan Z X, Li M R, He M J, Zhang S B, Xu K, Lin H. Thermal safety margins of plant leaves across biomes under a heatwave. *Science of the Total Environment*, 2022, 806: 150416.
- [14] Sullivan M J P, Lewis S L, Affum-Baffoe K, Castilho C, Costa F, Sanchez A C, Ewango C E N, Hubau W, Marimon B, Monteagudo-Mendoza A, Qie L, Sonké B, Martinez R V, Baker T R, Brien R J W, Feldpausch T R, Galbraith D, Gloor M, Malhi Y, Aiba S I, Alexiades M N, Almeida E C, Almeida de Oliveira E, Dávila E Á, Loayza P A, Andrade A, Vieira S A, Aragão L E O C, Araujo-Murakami A, Arets E J M M, Arroyo L, Ashton P, Gerardo A C, Baccaro F B, Banin L F, Baraloto C, Camargo P B, Barlow J, Barroso J, Bastin J F, Batterman S A, Beeckman H, Begne S K, Bennett A C, Berenguer E, Berry N, Blanc L, Boeckx P, Bogaert J, Bonal D, Bongers F, Bradford M, Brearley F Q, Brncic T, Brown F, Burban B, Camargo J L, Castro W, Céron C, Ribeiro S C, Moscoso V C, Chave J, Chezeaux E, Clark C J, de Souza F C, Collins M, Comiskey J A, Valverde F C, Medina M C, da Costa L, Dančák M, Dargie G C, Davies S, Cardozo N D, de Haulleville T, de Medeiros M B, Del Aguila Pasquel J, Derroire G, Di Fiore A, Doucet J L, Dourdain A, Droissart V, Duque L F, Ekoungoulou R, Elias F, Erwin T, Esquivel-Muelbert A, Fauset S, Ferreira J, Llampazo G F, Foli E, Ford A, Gilpin M, Hall J S, Hamer K C, Hamilton A C, Harris D J, Hart T B, Hédli R, Herault B, Herrera R, Higuchi N, Hladik A, Coronado E H, Huamantupa-Chuquimaco I, Huasco W H, Jeffery K J, Jimenez-Rojas E, Kalamandeen M, Djuikouo M N K, Kearsley E, Umetsu R K, Kho L K, Killeen T, Kitayama K, Klitgaard B, Koch A, Labrière N,

- Laurance W, Laurance S, Leal M E, Levesley A, Lima A J N, Lisingo J, Lopes A P, Lopez-Gonzalez G, Lovejoy T, Lovett J C, Lowe R, Magnusson W E, Malumbres-Olarte J, Manzatto Â G, Marimon B H Jr, Marshall A R, Mathews T, de Almeida Reis S M, Maycock C, Melgao K, Mendoza C, Metali F, Mihindou V, Milliken W, Mitchard E T A, Morandi P S, Mossman H L, Nagy L, Nascimento H, Neill D, Nilus R, Vargas P N, Palacios W, Camacho N P, Peacock J, Pendry C, Mora M C P, Pickavance G C, Pipoly J, Pitman N, Playfair M, Poorter L, Poulsen J R, Poulsen A D, Preziosi R, Prieto A, Primack R B, Ramírez-Angulo H, Reitsma J, Réjou-Méchain M, Correa Z R, de Sousa T R, Bayona L R, Roopsind A, Rudas A, Rutishauser E, Abu Salim K, Salomão R P, Schiatti J, Sheil D, Silva R C, Espejo J S, Valeria C S, Silveira M, Simo-Droissart M, Simon M F, Singh J, Shareva Y C S, Stahl C, Stropp J, Sukri R, Sunderland T, Svátek M, Swaine M D, Swamy V, Taedoumg H, Talbot J, Taplin J, Taylor D, Ter Steege H, Terborgh J, Thomas R, Thomas S C, Torres-Lezama A, Umunay P, Gamarra L V, van der Heijden G, van der Hout P, van der Meer P, van Nieuwstadt M, Verbeeck H, Vernimmen R, Vicentini A, Vieira I C G, Torre E V, Vleminckx J, Vos V, Wang O, White L J T, Willcock S, Woods J T, Wortel V, Young K, Zagt R, Zemagho L, Zuidema P A, Zwerts J A, Phillips O L. Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. *Science*, 2020, 368(6493): 869-874.
- [15] 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.
- [16] Herman F R. Tree Rings and Climate. *Forest Science*, 1978, 3: 3.
- [17] 于大炮, 周莉, 代力民, 王庆礼, 刘明国. 树木年轮分析在全球变化研究中的应用. *生态学杂志*, 2003, 6: 91-96.
- [18] 王婷, 于丹, 李江凤, 马克平. 树木年轮宽度与气候变化关系研究进展. *植物生态学报*, 2003, 1: 23-33.
- [19] Schmid R, Schweingruber F H. Tree rings and environment: dendroecology. *Taxon*, 1997, 46(3): 604.
- [20] 彭剑峰, 勾晓华, 陈发虎, 方克艳, 张芬. 坡向对海拔梯度上祁连圆柏树木生长的影响. *植物生态学报*, 2010, 34(5): 517-525.
- [21] 薛盼盼, 缪宁, 岳喜明, 陶琼, 张远东, 冯秋红, 毛康珊. 青藏高原东缘岷江冷杉径向生长对升温响应分异的坡向和海拔差异. *林业科学*, 2023, 59(7): 65-77.
- [22] 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.
- [23] 周小东, 常顺利, 王冠正, 孙雪娇. 天山雪岭云杉径向生长响应气候变化的海拔分异. *林业科学*, 2024, 60(3): 45-56.
- [24] 王兆鹏, 张冬有, 张同文, 罗陶然, 王新瑞, 李祥友, 杜秉运, 宋可心. 大兴安岭北部不同海拔樟子松树轮宽度对气候因子的响应. *生态学报*, 2024, 44(17): 7646-7661.
- [25] 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.
- [26] Fang O Y, Zhang Q B. Tree resilience to drought increases in the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2019, 25(1): 245-253.
- [27] 肖健宇, 张文艳, 牟玉梅, 吕利新. 树木年轮揭示的东灵山主要树种间干旱耐受性差异. *应用生态学报*, 2021, 32(10): 3487-3496.
- [28] 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.
- [29] 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.
- [30] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数. *生态学报*, 1995, 15(3): 268-277.
- [31] 马克明, 傅伯杰, 周华锋. 北京东灵山地区森林的物种多样性和景观格局多样性研究. *生态学报*, 1999, 19(1): 3-9.
- [32] 马克明, 傅伯杰. 北京东灵山地区景观格局及破碎化评价. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 320-326.
- [33] Keyimu M, Wei J S, Zhang Y X, Zhang S, Li Z S, Ma K M, Fu B J. Climate signal shift under the influence of prevailing climate warming-Evidence from *Quercus liaotungensis* on Dongling Mountain, Beijing, China. *Dendrochronologia*, 2020, 60: 125683.
- [34] 李宗善, 陈维梁, 韦景树, 买尔当·克依木, 张育新, 张霜, 王晓春. 北京东灵山辽东栎林树木生长对气候要素的响应特征. *生态学报*, 2021, 41(1): 27-37.
- [35] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶属性的比较. *生态学报*, 2008, 28(1): 122-128.
- [36] Brubaker L B. Tree rings and climate. *Ecology*, 1977, 58(6): 1400-1401.
- [37] Holmes R L. Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement. *Tree-Ring Bull*, 1983, 43: 51-67.
- [38] Stokes M A, Smiley T L. An introduction to tree-ring dating. Chicago: University of Chicago Press, 1968.
- [39] Campelo F, García-González I, Nabais C. detrendeR: A Graphical User Interface to process and visualize tree-ring data using R. *Dendrochronologia*, 2012, 30(1): 57-60.
- [40] 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.
- [41] 曹新光, 胡红兵, 李颖俊, 董志鹏, 卢晓蓉, 白毛伟, 郑壮鹏, 方克艳. 亚热带人工和天然马尾松、杉木林生长对干旱的生态弹性差异. *应用生态学报*, 2021, 32(10): 3531-3538.

- [42] 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类型干旱的响应. 应用生态学报, 2022, 33(8): 2097-2104.
- [43] Kunz J, Löffler G, Bauhus J. Minor European broadleaved tree species are more drought-tolerant than *Fagus sylvatica* but not more tolerant than *Quercus petraea*. Forest Ecology and Management, 2018, 414: 15-27.
- [44] Wigley T M L, Briffa K R, Jones P D. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. Journal of Climate and Applied Meteorology, 1984, 23(2): 201-213.
- [45] 吴普, 王丽丽, 邵雪梅. 采用高山松最大密度重建川西高原 1917—2002 年夏季气温. 地理学报, 2008, 2: 201-210.
- [46] 吴燕良, 甘森, 于瑞德, 杨美琳, 郭艳飞, 赵鹏. 基于树轮生理模型的雪岭云杉径向生长的模拟研究. 干旱区地理, 2020, 43(1): 64-71.
- [47] 张先亮, 崔明星, 马艳军, 吴涛, 陈振举, 丁玮航. 大兴安岭库都尔地区兴安落叶松年轮宽度年表及其与气候变化的关系. 应用生态学报, 2010, 21(10): 2501-2507.
- [48] 秦莉, 袁玉江, 喻树龙, 尚华明, 陈峰, 范子昂, 张同文, 童忠. 利用树轮宽度资料重建天山东段近 443 年相对湿度变化. 地球环境学报, 2012, 3(3): 908-914.
- [49] 薛盼盼, 缪宁, 王东, 张远东. 川西亚高山林线岷江冷杉和红杉对气候变化的响应. 生态学报, 2022, 42(23): 9701-9711.
- [50] 程志光. 北京东灵山地区辽东栎林生态系统健康评价体系的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2001.
- [51] 何佳宁, 宁才文, 张闻涛, 玉米提·哈力克, 沈泽昊. 东天山北坡雪岭云杉种群结构动态的海拔格局. 生态学报, 2024, 44(12): 5389-5398.
- [52] 童跃伟, 屈利利, 符庆响, 陈雨蓓, 项小燕, 朱卫东, 齐光, 代力民. 大别山南坡森林植物群落物种多样性及其与海拔因子的关系. 生态学报, 2024, 44(12): 5307-5317.
- [53] Sakschewski B, von Bloh W, Boit A, Poorter L, Peña-Claros M, Heinke J, Joshi J, Thonicke K. Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. Nature Climate Change, 2016, 6: 1032-1036.
- [54] Lyu L X, Zhang Q B, Pellatt M G, Buntgen U, Li M H, Cherubini P. Drought limitation on tree growth at the Northern Hemisphere's highest tree line. Dendrochronologia, 2019, 53: 40-47.
- [55] Lucash M S, Scheller R M, J Gustafson E, R Sturtevant B. Spatial resilience of forested landscapes under climate change and management. Landscape Ecology, 2017, 32(5): 953-969.
- [56] 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.
- [57] 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.
- [58] 董满宇, 江源, 王明昌, 丁新原. 中国高山林线树木径向生长研究进展. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2017, 53(6): 698-704.
- [59] 郭昊, 赵厚本, 高亿波, 冯慧芳, 周光益, 李兆佳, 宝音满达, 皮志豪, 王旭. 南岭中段森林优势树种及其生态位随海拔梯度变化特征. 植物科学学报, 2024, 42(5): 582-594.
- [60] 彭钟通, 郭明明, 张远东, 顾峰雪, 邵辉, 刘世荣. 升温突变对川西道孚林线川西云杉和鳞皮冷杉生长的影响. 生态学报, 2021, 41(20): 8202-8211.
- [61] 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.
- [62] Myers I H, Elmendorf S C, Beck P S A, Wilmking M, Hallinger M, Blok D, Tape K D, Rayback S A, Macias-Fauria M, Forbes B C. Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome. Nature Climate Change, 2015, 5(9): 887-891.
- [63] Gazol A, Camarero J J, Vicente-Serrano S M, Sánchez-Salguero R, Gutiérrez E, de Luis M, Sangüesa-Barreda G, Novak K, Rozas V, Tiscar 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, Diego Galván J. Forest resilience to drought varies across biomes. Global Change Biology, 2018, 24(5): 2143-2158.
- [64] Oliver T H, Heard M S, Isaac N J B, Roy D B, Procter D, Eigenbrod F, Freckleton R, Hector A, David L Orme C, Petchey O L, Proença V, Raffaelli D, Blake Suttle K, Mace G M, Martín-López B, Woodcock B A, Bullock J M. Biodiversity and resilience of ecosystem functions. Trends in Ecology & Evolution, 2015, 30(11): 673-684.
- [65] Fang O Y, Zhang Q B, Vitasse Y, Zweifel R, Cherubini P. The frequency and severity of past droughts shape the drought sensitivity of juniper trees on the Tibetan Plateau. Forest Ecology and Management, 2021, 486: 1181968.