DOI: 10.20103/j.stxb.202411292930

李雅妮,梁海斌,温海瑞,刘文栩,王佩将,李宗善.气候变化和人类活动驱动的森林衰退特征及机制.生态学报,2025,45(12):6081-6094. Li Y N, Liang H B, Wen H R, Liu W X, Wang P J, Li Z S. Characteristics and mechanisms of forest decline driven by climate change and human activities. Acta Ecologica Sinica,2025,45(12):6081-6094.

气候变化和人类活动驱动的森林衰退特征及机制

李雅妮1,梁海斌1,2,*,温海瑞1,刘文栩3,王佩将1,李宗善2

1 太原师范学院地理科学学院, 汾河流域地表过程与资源生态安全山西省重点实验室, 晋中 030619

2 中国科学院生态环境研究中心区域与城市生态安全全国重点实验室,北京 100085

3 山西大学黄土高原研究所,黄土高原生态恢复山西省重点实验室,太原 030032

摘要:21世纪以来,全球森林植被正面临由气候变化加剧、干旱胁迫频发及人类活动干扰等多重压力共同导致的系统性衰退。 通过文献分析与多学科证据整合,全面评述了当前森林衰退的表现特征及成因机制。结果表明:(1)森林衰退的量化评估呈现 多尺度特征,其中生物多样性、土壤含水率、碳储量、热响应、蒸散量及营养元素(磷、钾、铁、铜)浓度等指标均与衰退程度呈负 相关,而地表温度则表现为显著正响应;(2)衰退机制可归纳为内源生理机制(如干旱诱导的水力失衡、碳饥饿及遗传机制)与 外源胁迫机制(包括病虫害爆发、地质灾害、人类活动及种间竞争)的共同作用,其中水力失效与碳代谢紊乱的交互效应被证实 为干旱环境森林衰退的主导路径。进一步指出当前研究的局限:①多尺度模型耦合能力不足;②水力学失效机制多基于均质化 假设,未区分不同植物类型对栓塞的响应差异;③人为干扰与自然胁迫的定量分离仍存挑战。未来研究需重点关注全球变化背 景下森林衰退的临界阈值判定、早期干旱预警系统构建及干旱后森林恢复力探索等。本研究为理解森林退化过程的级联效应 及制定适应性管理策略提供了理论框架。

关键词:气候变化;森林衰退;机制成因;水力失衡;碳饥饿

Characteristics and mechanisms of forest decline driven by climate change and human activities

LI Yani¹, LIANG Haibin^{1,2,*}, WEN Hairui¹, LIU Wenxu³, WANG Peijiang¹, LI Zongshan²

- 1 Institute of Geographical Science/ Shanxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecological Security in Fenhe River Basin, Taiyuan Normal University, Jinzhong 030619, China
- 2 State Key Laboratory of Regional and Urban Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China
- 3 Institute of Loess Plateau/ Shanxi Key Laboratory for Ecological Restoration of Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan 030032, China

Abstract: Since the 21st century, global forest ecosystems have experienced systemic decline driven by multifaceted stressors, including escalating climate change, increasing drought frequency, and severe anthropogenic disturbances. To elucidate the characteristics and underlying mechanisms of forest decline, this study conducted a systematic literature review and synthesized multidisciplinary evidence to comprehensively assess its current manifestations and causative factors. The key findings were as follows: (1) Quantitative evaluations of forest decline exhibited multiscale patterns, with core indicators—such as biodiversity, soil moisture content, carbon sequestration capacity, thermal response, evapotranspiration efficiency, and nutrient concentrations (e.g., phosphorus, potassium, iron, and copper)—demonstrating significant negative correlations with decline severity, whereas land surface temperature showed a pronounced positive response. (2)

基金项目:国家自然科学基金(42101104, 42071125);山西省基础研发计划项目(202403021211203);国家重点研发计划项目(2022YFF0801802) 收稿日期:2024-11-29; 采用日期:2025-05-15

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lhb1011@126.com

The mechanistic drivers of decline could be attributed to the synergistic interplay of endogenous physiological processes (e. g., drought-induced hydraulic dysfunction, carbon starvation, and genetic adaptation constraints) and exogenous stressors (including pest and disease outbreaks, geohazards, anthropogenic pressures, and interspecific competition). Notably, the coupled effects of hydraulic failure and carbon metabolism disruption have been identified as the predominant pathway driving forest decline in arid environments. This review further highlighted critical limitations in current research: (1) Integration of multiscale modeling frameworks was inadequate; (2) The assumptions in hydraulic failure mechanisms were oversimplified, which often neglected interspecific variability in embolism resistance among plant functional types; and (3) Persistent challenges were still existed in quantitatively disentangling anthropogenic impacts from natural stressors. Therefore, future research should prioritize defining critical thresholds for forest decline under global change scenarios, developing early-warning systems for drought-induced decline, and exploring forest resilience after drought. By consolidating existing knowledge, this study provides a theoretical foundation for understanding the cascading effects of forest decline and informs adaptive management strategies to mitigate ecosystem decline.

Key Words: climate change; forest decline; mechanism cause; hydraulic failure; carbon starvation

地表植被作为陆地生态系统的重要组成部分,不但是衔接陆地、海洋和水体的"纽带",更是研究气候变 化和全球生态系统变化的关键指示器^[1-2]。近年来,全球范围内(尤其是旱区)干旱发生频率及强度正在进 一步增大,造成水资源供需失衡,进而使森林生态系统受干旱胁迫影响增强,导致植被衰退现象频发。全球变 化背景下,人类活动正以前所未有的强度重塑植被分布格局与群落结构(图1)。不合理土地利用方式通过改 变植被分布范围、类型及其空间配置,导致生态系统功能退化。这种人为干扰引发的植被结构变化,往往伴随 着植被数量锐减、生产力下降、植物生长迟缓、衰退死亡或物种消亡等典型森林衰退问题,进而形成"干扰-衰 退-环境恶化"的正反馈循环。当前,这一由多重驱动因素共同作用的森林衰退过程,已成为全球变化生态学 研究的重要议题^[1]。现有研究普遍认为,阐明森林衰退的响应特征及其驱动因子,不仅能够为生物多样性保 护提供理论支撑,更可为退化森林生态系统的恢复与可持续管理实践提供科学依据。



Fig.1 The process of forest vegetation decline driven by climate change and human activities

森林是全球最具活力的生态系统,既是许多植物和动物最主要的生境,也是重要的"水库""钱库""粮

库""碳库"和"种库"^[3],具有高度的完整性和丰富的动植物物种。然而最新监测数据显示,全球仅有 12%的 原始森林保持完整生态功能,其余均呈现不同程度的退化特征^[4]。这种退化阻碍了一系列生态系统服务功 能的发挥^[5],同时还威胁人类福祉^[6]。现有研究表明,气候变化与人类活动是造成森林衰退的主要驱动因 素,并呈现出多样的表现特征。因此,从全球尺度来看,人类活动对森林生态系统的影响还有待去深入探 索^[5],基于其表征特性开展森林衰退机制研究仍是重点。21 世纪以来,在气候变化与人类活动的双重胁迫 下,全球森林在生长发育过程中普遍表现出生理功能降低,生长发育迟缓,生产力降低甚至衰退死亡等状 况^[7-8]。尽管各国通过一系列生态工程使森林植被结构和功能总体得到显著改善,但局部区域的衰退现象仍 需要更深入的机理解析。

基于此,本文通过系统整合,分别从生物多样性、土壤含水率、森林碳储量、热响应指数、森林蒸散量(ET)、地表温度(LST)和降水量(P)以及营养元素(P、K、Fe和Cu)等方面来揭示其衰退特征,并从森林植被的内源生理机制(水力失效、碳饥饿、遗传基因)及外源胁迫机制(病虫害、地质灾害、人类活动和种群竞争)两方面综合剖析,以期为未来推动森林生态系统更好应对全球变化提供决策依据。

1 森林衰退的表现特征

1.1 森林生物多样性降低

森林生物多样性是生态系统稳定和可持续发展的基础^[9–10]。然而,人类活动引发的森林退化正导致生物多样性持续下降,甚至加速物种灭绝,对全球生态安全构成严峻挑战^[11]。据 FAO(2020)统计,全球每年因农业扩张和伐木损失约 1000 万 hm²森林,并造成生物栖息地破坏,致使生物多样性显著降低。研究表明,过去 35 年,加拿大老龄森林因过度采伐而衰退减少,造成超 66%的鸟类物种栖息地减少^[11–12];澳大利亚墨尔本市的山地白蜡树林由于人类高强度的皆伐作业和森林野火的影响,导致白蜡树林衰退,树栖有袋动物数量下降了 50%—80%,生物多样性受到极大影响^[13]。亚马逊是全球大部分植物和动物的进化源泉,拥有地球上三分之一的已知物种^[14–16],然而 Albert 等^[17]发现 1995 年至 2017 年间,17%的亚马逊雨林因伐木、火灾、筑坝或道路扩建而退化,在区域森林砍伐和全球气候变化的共同压力下,亚马逊地区正迅速从自然景观转变为退化或人为改造景观^[18–19],生物栖息地遭到破坏,生物多样性锐减乃至丧失。同时,刘兵^[20]和陈永强^[21]均得出由于人类活动(农业扩张、采矿、基础设施建设等)的过度干扰,致使森林发生退化或消失,生物多样性受到严重威胁,诸多物种濒临灭绝。因此,随着森林退化程度的进一步加剧,生物多样性表现出了降低特征。

森林土壤含水率是森林群落生产力评价的重要指标,是植物生长不可或缺的组成部分。森林土壤中水分 含量多少可以反映植被生长茂密程度,当森林发生退化时,土壤含水率表现出相应的变化特征。基于森林退 化评定指标^[22],张欢等^[23]对张北地区不同退化程度小叶杨样地土壤水分利用情况的量化结果表明,未退化 林分树木生长状况良好,枝叶茂盛,土壤含水率高达9.7%,大约是重度退化森林土壤含水率(4.8%)的2倍, 因此,干旱胁迫下,土壤水分亏缺是造成杨树防护林退化的主要原因。除此之外,针对三北防护林退化林的土 壤水分问题,国内学者相继开展了相关研究,如苗博等^[24]基于稳定氢同位素与热扩散法,选取供水量与蒸腾 耗水量指标,定量分析了张北地区未退化和退化杨树之间的水分关系;Liang 等^[25]以三北防护林中健康小叶 杨为对照,分析了轻度退化、中度退化、重度退化和死亡等不同退化程度下小叶杨林地剖面土壤水分动态和土 壤干层特征;Liu等^[26]利用稳定同位素示踪技术预测了张北地区杨树水分利用规律,以上研究均得出与张欢 等人相似的结论,即随着退化程度的增加,土壤含水量呈现出降低的变化趋势。

1.3 森林碳储量降低

森林是全球碳循环的关键区域,总体碳库为214.39×10⁸ t,其中林木碳库约为87.9×10⁸ t,约占总体碳库的40%^[27],但森林砍伐和森林退化致使木材碳储量显著下降^[28-29]。全球变暖背景下,森林碳库研究成为当前国际热点^[30],准确估计退化森林碳储量亦对区域和全球尺度森林碳循环具有重要意义^[31]。

McNicol 等^[32]量化了 2007—2010 年南非林地地上木质碳储量变化,发现森林退化造成大量碳损失,在 17.0%的退化森林中,人为因素造成的碳损失占比达 66%,约占总碳损失率的 55%。同时涂宏涛等^[33]在天然 乔木林和人工乔木林碳密度的对比研究中发现,天然乔木林碳储量为 9.07×10⁸ t,占乔木林总碳储量的 90.76%,其平均碳密度接近人工乔木林的三倍,这主要是由于天然林生长所受扰动较小,具有良好的林分结 构,退化程度较低,固碳效果好,积聚了较多的碳库,因而具有更高的碳储量和碳密度。这与我国黑龙江^[34]、 西藏^[35]等地区森林植被碳储量所得研究结果相似,即受人类影响较小的防护林退化程度低,碳储量大;反之, 受人类活动干扰、疾病害虫影响较大的用材林、薪炭林等退化严重,碳储量显著降低。

1.4 森林热响应降低

在森林生态系统中,生化、生理和生物地理过程受温度影响,同时也会受到热环境的干扰^[36],其中以日净 辐射总量除以日温差计算所得的热响应数(TRN,即改变一个单位的表面温度所需的净辐射量)可以用于量 化森林退化程度^[37],并随林地退化程度发生相应改变。总体上,TRN 随纬度增加而增加,但不同植被类型的 TRN 随纬度变化存在差异。其中,成熟林的热缓冲效应显著高于干扰林和人工林,其热响应数最优。因此, 将当地成熟林的 TRN 作为最优 TRN(TRN_{opt}),当森林受到显著干扰时,TRN_{opt}会低于 75%,热响应数即可预警 森林退化风险。与此同时,Lin 等^[38]在探究热缓冲能力(TBA)时将 10 作为森林与非森林阈值,得出相似的结 论,即受到严重干扰的森林,TBA 明显减少,并且干扰程度越大,森林植被退化越严重,其热缓冲能力越低。 **1.5** 森林生态系统服务指标(ESI)发生变化

素散量(ET)、地表温度(LST)和降水量(P)是影响森林植被生长的重要因素,随着森林退化程度的加剧, 素散量(ET)、地表温度(LST)和降水量(P)亦会发生相应的变化。亚马逊森林的相关研究已经证明,森林砍 伐显著降低了蒸散量^[39-40],从而增加地表温度^[41]和减少降水量^[42],但上述指标受森林退化影响的研究仍较 少。为此,Reygadas等^[43]通过计算不同森林条件以及干扰区(退化或砍伐)和周围缓冲区的年度和月度生态 系统服务指标(ESI)差异,定量评估了2003—2020年期间森林砍伐和森林退化对西南亚地区像元和流域水平 ESI趋势的影响,得出不同林分条件下 ESI 差异显著,且在旱季更为明显。与原始林相比,在干扰条件下,月 降水率均降低约25%;而在过度退化和森林砍伐地区,蒸散量分别降低15%和48%,LST 则分别上升1.6℃和 4.4℃。Baker等^[44]对亚马逊地区2000年至2013年间完整森林景观被逐步砍伐后的气候响应评估结果也得 出一致结论,即蒸散量随退化程度加剧而降低,蒸散量减少可能会减少并重新分配降水,同时较低的蒸散量减 少了潜热流动,造成平滑的下垫面抑制能量从陆地向大气的动荡转移,最终导致地表温度增加。因此,随着退 化的加剧,亦会造成蒸散量、地表温度和降水量等指标发生相应改变。

1.6 森林营养元素(P、K、Fe和Cu)浓度下降

宏量营养元素(N、P、K、Ca、S、Mg)以及微量元素(Fe、Mn、Zn、Cu)等对植物的生长、繁殖和存活起着关键 作用^[45]。这些养分元素能够调控光合作用、水分利用、生物量分配、抗氧化、气孔开放及渗透调节等一系列生 理生态过程,进而影响植物对干旱胁迫的适应性及抗旱性^[46]。普遍认为,因干旱致死的树木,其营养成分含 量偏低^[47],这是由于严重的水资源短缺,对树木获取、输送和分配养分产生了不利影响^[48]。干旱条件下,土 壤中营养物质的迁移受限,影响植物对营养元素的吸收^[49]。钾对缓解树木干旱胁迫作用显著,能改善气孔调 节、光合作用等,缺钾会导致组织干燥甚至死亡^[46,50–52]。磷元素能有效提升水分利用效率^[46],磷缺乏则会抑 制生长并影响碳代谢过程^[53–54]。铁和铜虽为必需微量元素,但迁移性差,干旱时吸收受阻^[55],铁有效性受氧 化态影响^[56],铜则因难溶性而吸收不足^[46]。相关研究表明,干旱诱导的衰退树比健康树具有更低的营养浓 度^[47],随着衰退程度的加剧,树木组织中的磷(-0.13088)、钾(-0.64749)、铁(-0.24829)、铜(-0.31482)元素 的浓度会显著下降。

2 森林衰退的内源生理机制

全球干旱胁迫背景下,干旱导致森林衰退的现象越来越普遍,但干旱造成森林衰退的确切驱动机制仍是

研究的重点。目前,主流观点认为导致森林衰退的几种内在驱动机制包括水力失衡、碳饥饿、植物自身遗传基因组成等。

2.1 水力失衡驱动森林衰退

水力失败假说认为,土壤水分供应的减少加上高蒸发需求导致木质部导管和根际空穴化(充满空气),进 而造成植物水分运输受阻而发生干化^[57]。同所有的维管植物一样,树木需要一条有效的长距离水分运输通 道将水分从根系输送到叶片,以满足蒸腾和呼吸等生理活动的水分需求^[58]。该通道是由木质部中空细胞(导 管或管胞)组成的输水管道系统。木质部组织为植物生理活动功能的各个方面提供水分,包括光合作用等生 理活动以及生长和繁殖等。根据 Dixon 提出的内聚力-张力学说,在植物顶部的蒸腾过程中,会形成强大的负 静水压(即蒸腾拉力),以促使导管水分向上输送^[57,59]。但是,蒸腾存在上限,即当导管内的水为负压时,溶于 水的气体则被释放出来,在负压作用下,空气从侧壁纹孔进入导管或管胞的几率增大,当气体进入后,导管或 管胞中即会出现空穴或小气泡,最终形成空穴现象或栓塞^[59]。栓塞使水柱的连续性中断,并阻止水分在木质 部中向上运输。若木质部中连续的水柱被打断,且得不到及时修补,植物的水分运输就会终止,植物终因缺水 而死亡^[59]。引起木质部栓塞的原因较多,目前研究多认为是由于季节性干旱、冻融、物候期改变、病原菌入侵 以及火灾等原因所致^[57]。

当前,"气种假说"被认为是木质部在干旱胁迫下形成栓塞的主要机制^[58]。当干旱发生时,随着土壤含 水量的降低或蒸腾速度的加快,木质部导管水分张力增加,在较大的拉力作用下,导管内极易发生气穴栓塞, 由此导致木质部功能紊乱,水分传输受阻,进而造成植物叶水势下降和气孔关闭,最终导致植物衰退死 亡^[60-61]。不同植物发生严重气穴化栓塞的木质部张力阈值存在显著差异。为量化植物的气穴化栓塞抵抗力 (即木质部水分传导安全性),通常采用严重栓塞发生时的木质部临界水势(P50 和 P88)作为衡量指标。其 中,裸子植物以水力传导损失 50%(P50)为阈值,而被子植物则以水力传导损失 88%(P88)为临界点^[62]。

与干旱栓塞不同,冻融栓塞主要发生在木质部多次冻融循环过程中^[63-64]。根据"融化扩张"假说,当木 质部水分结冰后,原溶解于水中的气体由于冰中溶解度极低而散逸到导管中^[65],但随着冰层的消融,导管中 残留的气体会再次溶解(气泡压大于大气压时)^[66],或因冰冻压力的解除(冰融化后体积变小)导致导管内气 体膨胀^[67],如此经过多次反复冻融循环后,导管内的气体则会继续增多膨胀,最终形成冻融栓塞。冻融栓塞 的形成受木质部导管直径、冻融动态及温度条件的共同调控^[68]。研究表明,较大直径的导管在负压融化过程 中更易发生气泡膨胀,而缓慢的冻结过程会促进气泡通过气体分离形成^[69]。快速解冻则因缩短气泡溶解时 间而加剧栓塞风险^[70]。如温带雨林中,藤本植物(导管直径平均51.3 μm)的冻融栓塞发生率为29.9%,显著 高于乔木(导管直径23.2 μm,栓塞率12.8%),藤本植物的比水导率是乔木的18倍,表明导管直径越大,冻融 栓塞风险越高^[71]。此外,冻融循环次数的增加会促使气泡累积扩大,而极端低温通过改变水力分配和冰水势 进一步加剧栓塞^[72-73],这些因素的相互作用共同决定了植物木质部对冻融栓塞的敏感性。因此,冻融栓塞阻 碍了植物从土壤向叶片的水分运输,造成叶片光合能力下降,进而植物生产力下降甚至衰退死亡。

除干旱和冻融引起的栓塞外,其他诱因如病原菌侵入和火灾等也会造成植被栓塞。病原菌通过降解、堵 塞管腔或改变汁液特性,阻断树木内部水分传输。如松材线虫病原菌,在侵染松树过程中,会生成和积聚比纯 水表面张力更低的疏水性挥发萜类化合物,进而造成木质部导管空化和栓塞^[74]。火灾可引起木质部功能损 伤,使树木汁液流通密度降低^[75]。火致高温使树液表面张力下降,引起细胞壁质软化和木质部结构改变,增 加树木栓塞脆弱性^[76]。此外,木质部的机械损坏,如落叶、根系老化、风暴、火灾、动物啃噬等,甚至植物自身 生长所引起的原生木质破裂产生气种也会造成栓塞风险^[77]。这些由病原菌、火灾或木质部机械损坏引发的 栓塞过程,最终均可导致水力失败。现有研究已经定量地将水力失败发生的阈值与植物的死亡率联系起 来^[78-79],水力失败也被证实是自然干旱事件中大量冠层枝条枯死或整株死亡的主要原因^[80-82]。

2.2 碳饥饿驱动森林衰退

碳饥饿是指植物呼吸消耗、生长发育和抗逆防御所用的碳超过其通过光合作用所获得的碳和体内可调动

6086

的非结构性碳水化合物(non-structural carbonhydrate; NSC)时引起的碳供需失衡现象^[83]。碳水化合物是植物 光合作用的主要产物,为生长、繁殖和生存提供能量,包括结构性和非结构性碳水化合物(NSC)。NSC 是植物 在碳过剩时的临时贮存,其含量能反映碳供需平衡、生长发育状况及抗逆能力,即使植物因碳饥饿而死亡, NSC 也可能不会耗尽,仅表明碳需求低于供给^[84—86]。针对这一观点,He 等^[87]提出了长期严重干旱可能引发 树木碳饥饿,但关于 NSC 是否最终耗尽仍存在争议。总体而言,树木死亡时往往伴随 NSC 浓度的显著下降, 这种现象在裸子植物中更为普遍(如云杉幼苗根系 NSC 浓度低于 1%时死亡)^[88—90]。相关研究表明,在干旱 期间,并非所有碳水化合物均能被利用,非零碳水化合物含量下的植被死亡也可能是碳饥饿造成的结果,因为 干旱期间糖分的使用提高了渗透平衡,而这些糖分对其他新陈代新的维持可能是无效的^[91—93]。所以在干旱 导致水力失衡背景下,NSC 运输受阻,致使用于代谢和抵抗病虫害的 NSC 下降,最终诱导植物死亡。因此,未 来研究需重点确定维持树木基本代谢和防御功能的最低 NSC 阈值浓度,并量化碳饥饿持续时间,这对阐明树 木死亡机制具有关键意义。

除水力衰竭造成碳饥饿导致植物死亡外,干旱期间韧皮部运输失败也可能加剧碳饥饿而促进植物死亡。 干旱可能通过多种机制减少韧皮部运输,例如降低碳水化合物的装载和卸载,或通过增加汁液粘度来降低韧 皮部导度^[91,94]。虽然韧皮部运输失败不太可能直接导致植物的死亡,却有可能在引起碳饥饿或其他致死过 程中发挥重要作用。例如,若光合作用降低至近于0,或韧皮部运输在 3.0 MPa 时突然停止,则可能会导致碳 饥饿。当植物体内贮存的碳水化合物、养分对生存至关重要(若植物体内储存的水分不足以抵抗干旱),或者 需要运输来减少叶面渗透胁迫,韧皮部运输失败也会诱发干旱导致植物的死亡^[92]。

2.3 植物的遗传机制驱动森林衰退

气候变化导致的干旱缺水已成为全球森林衰退的重要诱因,提升树木抗旱性对维持森林生态系统稳定性 至关重要^[95-96]。森林生态系统通过表型可塑性等适应机制响应环境变化,该机制通过表型调整增强生存适 应性,是触发基因表达调控的分子修饰结果^[97-98]。其中,表观遗传修饰在不改变 DNA 序列的前提下调控基 因表达,结合基因组改造与选择技术,可优化树木对干旱的生理生态响应,为培育抗旱树种提供新 途径^[99-100]。

已有研究表明,DNA 甲基化作为关键表观遗传机制,介导植物对环境胁迫的跨代适应^[10]-102]。胁迫诱导的甲基化修饰可通过不完全重置实现遗传,使后代保持环境适应能力;反之若被清除,则显著增加衰退风险^[102]。这一发现为理解森林衰退的遗传机制提供了新视角。表观遗传修饰在植物环境适应中起关键调控作用,其中组蛋白 H3 第4 位赖氨酸的三甲基化(H3K4me3)修饰通过激活干旱应答基因显著增强植物耐旱性。Zhang 等^[103]研究表明,杨树 PtrSWRA 复合体(PtrSDG2-1-WDR5a-1-RbBP5-1-ASH2-2)通过催化 H3K4me3 修饰维持耐旱性,其缺失会导致 H3K4me3 水平下降和耐旱性降低。在干旱胁迫下,转录因子 PtrAREB1 与 PtrSWRA 复合体形成蛋白五聚体,靶向结合干旱应答基因启动子的 ABRE 元件,通过 H3K4me3 修饰激活 PtrHoxs 等基因表达,促进木质部导管形态优化(数量增加、孔径缩小),从而降低栓塞风险并提高水 分传输效率^[103],这表明 PtrSWRA 复合体功能缺失可能是杨树林衰退的重要诱因。同时,亦有研究明确了杨 树中组蛋白乙酰化酶复合体 GCN5-ADA2 和转录因子 AREB1 之间的互作关系及其对共同靶基因的调控作用,揭示了表观遗传修饰与转录因子协同调控树木次生生长适应干旱胁迫的分子机理^[104],得出表观遗传修 饰在森林衰退中的重要性,但其调控机制仍需深入解析。

3 森林衰退的外源胁迫机制

3.1 病虫害驱动森林衰退

旱灾是世界上影响最大的一种自然灾害,有证据显示,干旱和高温能诱发虫害的爆发,且干旱后的树木更 易受到害虫的侵袭,使树木死亡风险增加^[105–106]。虫害叶受损会导致树木光合产物减少,同时也会导致非结 构性碳(NSC)消耗增多,使树木体内碳储备降低,生长放缓^[107],当 NSC 储量下降到临界值时,树木就会因为 碳的缺乏而死亡。虫害叶受损前的碳储量(尤其是根的碳储量)多对叶损失后树木碳的生长和恢复起重要作用,因为叶损失后树木倾向于先进行地上部的生长,因此根只能依赖先前储存的碳来维持其对水分和养分的吸收^[108-109]。然而,根际碳储量的恢复比冠层碳库的恢复需要更久的时间,若根部的 NSC 储量不够,叶损失将使根系对水分和营养的吸收能力下降,进而加重植物的木质栓塞性,使植物面临严重的碳饥饿^[110-111],最终导致植物衰败死亡。路伟伟等^[112]发现松毛虫灾害发生时,部分樟子松林分中约 70%的针叶被松针幼虫取食蛀空,致使樟子松生长下降,继而引起松枯梢病,造成大面积樟子松人工林出现严重退化。Davis 等^[113]也证明香脂毛茸茸(BWA)虫害会导致北美冷杉林受损,并造成其大面积衰退死亡。

3.2 地质灾害驱动森林衰退

植被不仅受到病虫害的影响,同时地质灾害,如地震、滑坡、泥石流、火山喷发等也会对植被造成破坏^[114]。Wang等^[115]研究表明,地质灾害发生后13 d内,植被覆盖度会明显下降,并且受灾点周围 500 m 范围内的所有植物都会受其影响而迅速萎缩;随距受灾点距离的增加,植被受影响程度逐渐降低。如汶川大地震诱发的滑坡、泥石流、崩塌等灾害给当地森林带来巨大破坏,造成受灾区域地表植被退化^[115]。此外,火山喷发及其产生的环境效应也会导致森林衰退。如 1815 年 Tambora 火山爆发造成喜马拉雅中部山区植被遭受严重旱灾影响^[116];树轮碳、氧同位素表明 1887 年智利 Lonquimay 火山喷发也使邻近地区植被存在明显缺水迹象^[117];距今千年之久的长白山火山喷发几乎摧毁了该地的全部森林^[118–120]。尽管现有研究中很少考虑到地质灾害对植被衰退的影响,但它确是造成森林衰败的一种机理,且是不容忽视的。

3.3 人类活动驱动森林衰退

随着人类对资源利用强度的不断加深,包括采伐、放牧、开垦、人为火灾等在内的人为干扰成为影响森林 生态系统稳定性的最重要外部因素。人为干扰改变光照、温度、水分和养分等物理环境,进而改变森林生态系 统的物种结构、生物多样性和稳定性,最终造成了森林植被的衰退与死亡。当前,有关人类活动对森林退化的 影响已有大量的研究,如有学者提出在城市化水平较高、人口密度较大、人为活动干扰强烈的区域,植被覆盖 率不断降低,植被退化程度较气候变化更为严重^[121-122]。西双版纳地区受经济发展、人口增长、基础设施建 设等的综合影响,人为扰动日益严重,2000—2010年造成41.34 hm²林地面积损失^[123-124]。葛利玲等^[125]得出 城市化对黄土高原地区植被存在明显负面效应,刘亚娇等^[126]通过分析内蒙古中西部 NDVI,得出人类活动驱 使下的城市化过程中,15.42%的地表植被出现了衰退现象。总之,人类活动对森林的作用是一个长期过程, 随时间的推移,其内部结构会受到一定程度的破坏,从而导致森林生态系统功能下降乃至消失。因此,研究人 类活动对森林退化的作用具有重要意义。

3.4 种群竞争驱动森林衰退

在森林生态系统中,植物种群间的资源竞争是导致树木生长衰退或死亡的关键因素之一^[127-128]。竞争 通过抑制弱势个体的生长速率、存活率及繁殖能力,促使优势种占据资源(如光照、水分和养分),尤其在资源 有限时,竞争加剧可能导致弱势个体死亡,进而影响群落结构与动态演变^[129-131]。如王玉涛等^[132]研究得出, 在竞争激烈的辽东、辽西林分中,油松人工林胸径生长量分布范围分别为0.15—2.15 cm 和0.11—4.38 cm,而 北京地区由于管理较好,资源充足,油松人工林生长最优(生长量范围为1—5.1 cm),说明受周围树木的竞争 影响,树木的生长会被抑制,表现为胸径生长下降,尤其在资源匮乏的情况下,个体之间的资源竞争也会变得 更加激烈,导致植被出现生长迟缓甚至停滞现象,从而增加其衰退死亡风险。同时,对内蒙古大兴安岭兴安落 叶松^[133],赣南马尾松高密度纯林^[134]及地中海区域樟子松、比利牛斯栎和葡萄牙栎^[135]等的种间竞争及其与 树木生长和气候变化的相互关系研究得出,种群竞争亦是影响森林衰退甚至死亡的重要因素。

4 结论及展望

通过梳理 20 年来森林生态系统生长衰退研究的相关进展,本文归纳总结了森林衰退的表现特征及其形成机理(图 2)。



图 2 森林衰退的表现特征及其形成机制 Fig.2 The characteristics of forest decline and its formation mechanism

森林植被衰退是一个多维度、多机制驱动的生态过程,国内外学者已从生物多样性、土壤含水率、碳储量、 热响应、生态系统服务指标以及营养元素浓度等多个方面揭示其表现特征。总体而言,森林植被衰退程度受 内源生理机制和外源胁迫机制的综合制约,如干旱、冻融、病原菌侵入和火灾引起栓塞,阻碍水分运输,造成水 力失调,最终导致树木衰败死亡;干旱胁迫下,NSC储备不能满足正常生长需求,长期的碳失衡造成碳饥饿,从 而导致植物最终死亡;以及非生物胁迫下,植物表型发生变异,在表观遗传的影响下,可能会导致植物在环境 刺激下发生衰退。此外,病虫害、地质灾害、人类活动、种群竞争等在内的外在因素都可能会造成森林植被的 衰退与死亡。然而,森林衰退的生理生态学机理并不限于上述机制,而是多因素综合影响的复杂过程,这种复 杂性在气候变化和人类活动协同驱动的背景下表现得尤为突出。

在此背景下,森林退化呈现加剧趋势。气候变化通过诱发干旱、高温及极端天气事件,显著削弱了森林生态系统的恢复力,导致其生态阈值发生位移。具体表现为:在干旱条件下,森林对采伐和农业开垦等人类干扰的抵抗能力降低,从而加剧了其退化风险。同时,人类活动(道路建设、耕地侵占等)导致的森林破碎化阻碍了物种迁移和流动,制约了其通过自然演替对气候变化的适应性;同时,毁林释放大量碳汇,进一步加剧全球变暖,形成"气候-退化"正反馈循环,二者的交互驱动使森林退化呈现出加速发展态势。尽管对干旱胁迫下森林衰退已有大量研究,但是其具体的生理机制尚不明确。已有研究存在不足,甚至有很大争议,目前对这一问题的系统性研究仍需通过进一步综合研究和野外试验来验证。未来关于内源生理机制的研究应着重加强以下几个方面的探索:

(1)水力功能障碍机理需要进一步系统解析。现有研究主要集中于干旱栓塞和冻融栓塞两大类型,对病 原菌侵染、火灾等特殊胁迫下形成的栓塞机制认识仍较薄弱,水力学功能障碍的机理尚有争议,亟待多尺度深 入研究予以阐明;

(2)植物类型的响应需进一步考虑。首先,现有森林植被衰退机制(如干旱诱导的栓塞、碳饥饿、人类活动等)在天然林与人工林中均普遍存在,未来需进一步区分人工林与天然林的衰退机制差异,重点对比二者 在驱动因素(如人为干预 vs 自然干扰)、生理阈值(如水力安全边际、碳储备效率)及恢复策略(如人工补植 vs 自然更新)上的差异,以制定更具针对性的森林管理方案,为全球变化背景下的植被恢复提供理论支撑;其次,现有研究未区分不同类型植被(如耐旱型和避旱型)对栓塞的响应差异,也忽视了管胞(裸子植物)与导管(被子植物)两类水力结构在栓塞敏感性上的本质区别,亟需建立包含植物功能型和水力结构类型的二维研究框架;

(3)栓塞修复能力亟待深入研究。现有研究发现,低栓塞性植物可通过导管修复提高自身的自愈能力^[136],这可能是其应对水力失调风险的一种补偿机制,这种补偿机制在干旱适应中的生态意义亟待量化评估;而裸子植物因缺乏导管,其栓塞修复能力弱于被子植物,既不能通过根压或气孔调节主动修复栓塞,也难以通过形成新的木质部以恢复水分运输功能^[95,137]。由此引发了两个关键科学问题:①裸子植物是否完全丧失栓塞修复基因? ②全球干旱化是否会因修复能力缺失而加速裸子植物衰退? 这些问题的解答需要整合比较基因组学、生理生态学等多学科方法;

(4)在碳饥饿机制中,水分亏缺导致的碳饥饿研究较为充足,但对干旱胁迫下韧皮部向木质部转运的调 控机制尚不清楚。同时,当前研究尚未建立统一的"碳饥饿"判定标准,导致"碳饥饿"与"碳安全"的生理阈 值难以界定,这直接制约着植物碳平衡状态的准确评估。未来研究应着重开发基于多尺度整合(从细胞代谢 组到整株生理)的碳饥饿诊断体系,量化碳分配失衡与死亡风险间的关系,从而为植物抗旱性评估提供更精 准的碳代谢理论基础;

(5)干旱胁迫诱导的组蛋白修饰可跨代传递,但其表观遗传记忆的持久性(如多代传递的半衰期)及其对 自然选择压力的动态响应仍缺乏定量研究。目前证据表明,这类表观遗传调控在第三代左右可能显著衰减, 但其在长期适应性进化中的作用尚不明确。此外,表观遗传机制如何通过调控碳代谢途径影响植物的长期环 境适应能力,仍是一个亟待探索的关键科学问题。未来研究需整合多组学手段与跨代胁迫实验,量化表观遗 传变异的选择效率及其对碳代谢网络的长期调控效应,以揭示植物适应气候变化的表观遗传-代谢协同机制。

植被对环境具有一定的适应性,但怎样应对或适应日益频繁和严重的极端干旱是当前亟待解决的热点问题。全球气候变化背景下,极端干旱事件的加剧显著提升了植被衰退与死亡的风险阈值。深入解析森林衰退的多尺度表现特征及其生存适应机制,不仅有助于阐明植物应对干旱胁迫的生理生态学基础,更能为预测森林生态系统对气候变化的响应格局、制定适应性管理策略提供关键理论支撑。未来研究亟需整合多学科方法,在气候变化情景下定量评估植被的适应能力及其对环境胁迫的恢复能力,以应对日益严峻的生态安全挑战。

参考文献(References):

- [1] Cui L L, Shi J. Temporal and spatial response of vegetation NDVI to temperature and precipitation in Eastern China. Journal of Geographical Sciences, 2010, 20(2): 163-176.
- [2] Bohovic R, Dobrovolny P, Klein D. The spatial and temporal dynamics of remotely-sensed vegetation phenology in central Asia in the 1982—2011 period. European Journal of Remote Sensing, 2016, 49(1): 279-299.
- [3] 于贵瑞,杨萌,郝天象.统筹生态系统五库功能,筑牢国家生态基础设施——新时代我国生态建设理念、任务和目标.中国科学院院刊, 2022, 37(11):1534-1538.
- [4] Zhang X, Liu J Y, Zeng J Y, Yin J B, Volchak A, Zhang X, Gu X H, Nam W H, Terfa B K, Niyogi D, Chen N C. Impact of drought-induced forest mortality on terrestrial carbon cycle from remote sensing perspective. The Innovation Geoscience, 2024, 2(1): 100057.
- [5] Potapov P, Hansen M C, Laestadius L, Turubanova S, Yaroshenko A, Thies C, Smith W, Zhuravleva I, Komarova A, Minnemeyer S, Esipova E. The last frontiers of wilderness: tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013. Science Advances, 2017, 3(1): e1600821.
- [6] Li W, Guo W Y, Pasgaard M, Niu Z, Wang L, Chen F, Qin Y C, Svenning J C. Human fingerprint on structural density of forests globally. Nature Sustainability, 2023, 6(4): 368-379.
- [7] Watson J E M, Evans T, Venter O, Williams B, Tulloch A, Stewart C, Thompson I, Ray J C, Murray K, Salazar A, McAlpine C, Potapov P, Walston J, Robinson J G, Painter M, Wilkie D, Filardi C, Laurance W F, Houghton R A, Maxwell S, Grantham H, Samper C, Wang S, Laestadius L, Runting R K, Silva-Chúvez G A, Ervin J, Lindenmayer D. The exceptional value of intact forest ecosystems. Nature Ecology & Evolution, 2018, 2(4): 599-610.

- [8] 徐欢,李美丽,梁海斌,李宗善,伍星.退化森林生态系统评价指标体系研究进展.生态学报,2018,38(24):9034-9042.
- [9] 彭峰. 法国《生物多样性法令》的革新. 环境保护, 2016, 44(18): 73-76.
- [10] Lovell R, Wheeler B W, Higgins S L, Irvine K N, Depledge M H. A systematic review of the health and well-being benefits of biodiverse environments. Journal of Toxicology and Environmental Health, Part B, 2014, 17(1): 1-20.
- [11] Betts M G, Yang Z Q, Gunn J S, Healey S P. Congruent long-term declines in carbon and biodiversity are a signature of forest degradation. Global Change Biology, 2024, 30(11): e17541.
- [12] Betts M G, Yang Z Q, Hadley A S, Smith A C, Rousseau J S, Northrup J M, Nocera J J, Gorelick N, Gerber B D. Forest degradation drives widespread avian habitat and population declines. Nature Ecology & Evolution, 2022, 6(6): 709-719.
- [13] Lindenmayer D B. Forest biodiversity declines and extinctions linked with forest degradation: a case study from Australian tall, wet forests. Land, 2023, 12(3): 528.
- [14] Alexandre A, Alexander Z, Antunes F C, Ruud S, Christine D B, Daniele S, Fabien L C. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(23): 6034-6039.
- [15] Meseguer A S, Antoine P O, Fouquet A, Delsuc F, Condamine F L. The role of the Neotropics as a source of world tetrapod biodiversity. Global Ecology and Biogeography, 2020, 29(9): 1565-1578.
- [16] Raven P H, Gereau R E, Phillipson P B, Chatelain C, Jenkins C N, Ulloa C U. The distribution of biodiversity richness in the tropics. Science Advances, 2020, 6(37): eabc6228.
- [17] Albert J S, Carnaval A C, Flantua S G A, Lohmann L G, Ribas C C, Riff D, Carrillo J D, Fan Y, Figueiredo J J P, Guayasamin J M, Hoorn C, de Melo G H, Nascimento N, Quesada C A, Ulloa Ulloa C, Val P, Arieira J, Encalada A C, Nobre C A. Human impacts outpace natural processes in the Amazon. Science, 2023, 379(6630): eabo5003.
- [18] Boulton C A, Lenton T M, Boers N. Pronounced loss of Amazon rainforest resilience since the early 2000s. Nature Climate Change, 2022, 12(3): 271-278.
- [19] da Cruz D C, Benayas J M R, Ferreira G C, Santos S R, Schwartz G. An overview of forest loss and restoration in the Brazilian Amazon. New Forests, 2021, 52(1): 1-16.
- [20] 刘兵. 全球森林退化下的生物多样性危机. 世界环境, 2009(3): 23-25.
- [21] 陈永强. 我国森林生物多样性保护存在问题及对策. 乡村科技, 2022, 13(11): 105-107.
- [22] 史凯航. "三北"防护林退化及指标分析. 辽宁林业科技, 2015(5): 57-59.
- [23] 张欢,曹俊,王化冰,宋波,贾国栋,刘自强,余新晓,曾佳.张北地区退化杨树防护林的水分利用特征.应用生态学报,2018,29(5): 1381-1388.
- [24] 苗博, 孟平, 张劲松, 何方杰, 孙守家. 基于稳定同位素和热扩散技术的张北杨树水分关系差异. 应用生态学报, 2017, 28(7): 2111-2118.
- [25] Liang X Y, Xin Z B, Shen H Y, Yan T F. Deep soil water deficit causes *Populus simonii* Carr degradation in the three north shelterbelt region of China. Journal of Hydrology, 2022, 612: 128201.
- [26] Liu Z H, Jia G D, Yu X X, Lu W W, Sun L B, Wang Y S, Zierdie B. Morphological trait as a determining factor for *Populus simonii* Carr. to survive from drought in semi-arid region. Agricultural Water Management, 2021, 253: 106943.
- [27] 张颖,李晓格,温亚利.碳达峰碳中和背景下中国森林碳汇潜力分析研究.北京林业大学学报,2022,44(1):38-47.
- [28] Baccini A, Goetz S J, Walker W S, Laporte N T, Sun M, Sulla-Menashe D, Hackler J, Beck P S A, Dubayah R, Friedl M A, Samanta S, Houghton R A. Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. Nature Climate Change, 2012, 2 (3): 182-185.
- [29] Hansen M C, Potapov P V, Moore R, Hancher M, Turubanova S A, Tyukavina A, Thau D, Stehman S V, Goetz S J, Loveland T R, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice C O, Townshend J G. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. Science, 2013, 342(6160): 850-853.
- [30] 刘国华,傅伯杰,方精云.中国森林碳动态及其对全球碳平衡的贡献.生态学报,2000,20(5):733-740.
- [31] 李海奎, 雷渊才, 曾伟生. 基于森林清查资料的中国森林植被碳储量. 林业科学, 2011, 47(7): 7-12.
- [32] McNicol I M, Ryan C M, Mitchard E T A. Carbon losses from deforestation and widespread degradation offset by extensive growth in African woodlands. Nature Communications, 2018, 9: 3045.
- [33] 涂宏涛,周红斌,马国强,张蓉,杨书宇.基于第九次森林资源清查的云南森林碳储量特征研究.西北林学院学报,2023,38(3): 185-193.
- [34] 考青云,李家欣,欧兴浪,宋玥.黑龙江省森林植被碳储量时间变化及其影响因素的探究.中国林业经济,2022(4):73-79.
- [35] 刘淑琴,夏朝宗,冯薇,张克斌,马莉,刘建康.西藏森林植被乔木层碳储量与碳密度估算.应用生态学报,2017,28(10):3127-3134.

- [36] Buckley L B, Huey R B. How extreme temperatures impact organisms and the evolution of their thermal tolerance. Integrative and Comparative Biology, 2016, 56(1): 98-109.
- [37] Lin H, Chen Y J, Song Q H, Fu P L, Cleverly J, Magliulo V, Law B E, Gough C M, Hörtnagl L, Di Gennaro F, Matteucci G, Montagnani L, Duce P, Shao C L, Kato T, Bonal D, Paul-Limoges E, Beringer J, Grace J, Fan Z X. Quantifying deforestation and forest degradation with thermal response. Science of The Total Environment, 2017, 607/608: 1286-1292.
- [38] Lin H, Tu C Y, Fang J Y, Gioli B, Loubet B, Gruening C, Zhou G Y, Beringer J, Huang J G, Dušek J, Liddell M, Buysse P, Shi P L, Song Q H, Han S J, Magliulo V, Li Y N, Grace J. Forests buffer thermal fluctuation better than non-forests. Agricultural and Forest Meteorology, 2020, 288: 107994.
- [39] da Silva H J F, Gonçalves W A, Bezerra B G. Comparative analyzes and use of evapotranspiration obtained through remote sensing to identify deforested areas in the Amazon. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 2019, 78: 163-174.
- [40] de Oliveira J V, da Silva Ferreira D B, Sahoo P K, Sodré G R C, de Souza E B, Queiroz J C B. Differences in precipitation and evapotranspiration between forested and deforested areas in the Amazon rainforest using remote sensing data. Environmental Earth Sciences, 2018, 77(6); 239.
- [41] Lejeune Q, Davin E L, Guillod B P, Seneviratne S I. Influence of Amazonian deforestation on the future evolution of regional surface fluxes, circulation, surface temperature and precipitation. Climate Dynamics, 2015, 44(9): 2769-2786.
- [42] Silva R M D, Lopes A G, Santos C A G. Deforestation and fires in the Brazilian Amazon from 2001 to 2020: impacts on rainfall variability and land surface temperature. Journal of Environmental Management, 2023, 326(Pt A): 116664.
- [43] Reygadas Y, Spera S A, Salisbury D S. Effects of deforestation and forest degradation on ecosystem service indicators across the Southwestern Amazon. Ecological Indicators, 2023, 147: 109996.
- [44] Baker J C A, Spracklen D V. Climate benefits of intact Amazon forests and the biophysical consequences of disturbance. Frontiers in Forests and Global Change, 2019, 2: 47.
- [45] Marschner P, Rengel Z. Chapter 12—Nutrient availability in soils. In P. Marschner (Ed.), Marschner's mineral nutrition of higher plants (3rd ed.). Academic Press, 2012.
- [46] Silva E C, Nogueira R M, da Silva M A, Albuquerque M B. Drought stress and plant nutrition. Plant Stress, 2011, 5(1), 32-41.
- [47] He P, Sardans J, Wang X Y, Ma C C, Man L, Peñuelas J, Han X G, Jiang Y, Li M H. Nutritional changes in trees during drought-induced mortality: a comprehensive meta-analysis and a field study. Global Change Biology, 2024, 30(1): e17133.
- [48] Kreuzwieser J, Gessler A. Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. Tree Physiology, 2010, 30(9): 1221-1234.
- [49] Rengel Z, Marschner P. Nutrient availability and management in the rhizosphere: exploiting genotypic differences. New Phytologist, 2005, 168 (2): 305-312.
- [50] Cornut I, Le Maire G, Laclau J P, Guillemot J, Mareschal L, Nouvellon Y, Delpierre N. Potassium limitation of wood productivity: a review of elementary processes and ways forward to modelling illustrated by *Eucalyptus* plantations. Forest Ecology and Management, 2021, 494: 119275.
- [51] Hu Y C, Schmidhalter U. Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of plants. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2005, 168(4): 541-549.
- [52] Sardans J, Peñuelas J. Potassium: a neglected nutrient in global change. Global Ecology and Biogeography, 2015, 24(3): 261-275.
- [53] Gessler A, Schaub M, McDowell N G. The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. New Phytologist, 2017, 214(2): 513-520.
- [54] He P, Fontana S, Sardans J, Peñuelas J, Gessler A, Schaub M, Rigling A, Li H, Jiang Y, Li M H. The biogeochemical niche shifts of *Pinus sylvestris* var. mongolica along an environmental gradient. Environmental and Experimental Botany, 2019, 167: 103825.
- [55] Meharg A. Marschner's mineral nutrition of higher plants. Experimental Agriculture, 2012, 48(2): 305.
- [56] Sardans J, Peñuelas J, Ogaya R. Drought's impact on Ca, Fe, Mg, Mo and S concentration and accumulation patterns in the plants and soil of a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* forest. Biogeochemistry, 2008, 87(1): 49-69.
- [57] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, Breshears D D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D G, Yepez E A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought New Phytologist, 2008, 178(4): 719-739.
- [58] Melvin T T, Zimmermann M H. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer, Berlin, Heidelberg.
- [59] 周云龙, 刘全儒. 植物生物学. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2016.
- [60] Tyree M T. The ascent of water. Nature, 423: 923.
- [61] 金鹰, 王传宽, 周正虎. 木本植物木质部栓塞修复机制: 研究进展与问题. 植物生态学报, 2016, 40(8): 834-846.
- [62] Kursar T A, Engelbrecht B M J, Burke A, Tyree M T, EI 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.

- [63] Sperry J S, Sullivan J E. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. Plant Physiology, 1992, 100(2): 605-613.
- [64] Feild T S, Brodribb T. Stem water transport and freeze-thaw xylem embolism in conifers and angiosperms in a Tasmanian treeline heath. Oecologia, 2001, 127(3): 314-320.
- [65] Lintunen A, Lindfors L, Kolari P, Juurola E, Nikinmaa E, Hölttä T. Bursts of CO₂ released during freezing offer a new perspective on avoidance of winter embolism in trees. Annals of Botany, 2014, 114(8): 1711-1718.
- [66] Hacke U G, Sperry J S. Functional and ecological xylem anatomy. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2001, 4(2): 97-115.
- [67] Pittermann J, Sperry J S. Analysis of freeze-thaw embolism in conifers. The interaction between cavitation pressure and tracheid size. Plant Physiology, 2006, 140(1): 374-382.
- [68] Davis S D, Sperry J S, Hacke U G. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. American Journal of Botany, 1999, 86(10): 1367-1372.
- [69] Sevanto S, Holbrook N M, Ball M C. Freeze/thaw-induced embolism: probability of critical bubble formation depends on speed of ice formation. Frontiers in Plant Science, 2012, 3: 107.
- [70] Langan S J, Ewers F W, Davis S D. Xylem dysfunction caused by water stress and freezing in two species of co-occurring chaparral shrubs. Plant, Cell & Environment, 1997, 20(4): 425-437.
- [71] Jiménez-Castillo M, Lusk C H. Vascular performance of woody plants in a temperate rain forest: lianas suffer higher levels of freeze-thaw embolism than associated trees. Functional Ecology, 2013, 27(2): 403-412.
- [72] Mayr S, Sperry J S. Freeze-thaw-induced embolism in *Pinus contorta*: centrifuge experiments validate the 'thaw-expansion hypothesis' but conflict with ultrasonic emission data. New Phytologist, 2010, 185(4): 1016-1024.
- [73] Charrier G, Charra-Vaskou K, Kasuga J, Cochard H, Mayr S, Améglio T. Freeze-thaw stress: effects of temperature on hydraulic conductivity and ultrasonic activity in ten woody angiosperms. Plant Physiology, 2014, 164(2): 992-998.
- [74] Wang Z, Wang C Y, Fang Z M, Zhang D L, Liu L, Lee M R, Li Z, Li J J, Sung C K. Advances in research of pathogenic mechanism of pine wilt disease. African Journal of Microbiology Research, 2010, 4(6): 437-442.
- [75] Balfour D A, Midgley J J. Fire induced stem death in an African Acacia is not caused by canopy scorching. Austral Ecology, 2006, 31(7): 892-896.
- [76] Michaletz S T, Johnson E A, Tyree M T. Moving beyond the cambium necrosis hypothesis of post-fire tree mortality: cavitation and deformation of xylem in forest fires. New Phytologist, 2012, 194(1): 254-263.
- [77] Venturas M D, Sperry J S, Hacke U G. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. Journal of Integrative Plant Biology, 2017, 59(6): 356-389.
- [78] Urli M, Porté A J, Cochard H, Guengant Y, Burlett R, Delzon S. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. Tree Physiology, 2013, 33(7): 672-683.
- [79] 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.
- [80] Venturas M D, MacKinnon E D, Dario H L, Jacobsen A L, Pratt R B, Davis S D. Chaparral shrub hydraulic traits, size, and life history types relate to species mortality during California's historic drought of 2014. PLoS One, 2016, 11(7): e0159145.
- [81] Nardini A, Battistuzzo M, Savi T. Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. New Phytologist, 2013, 200(2): 322-329.
- [82] Anderegg W R L, Berry J A, Smith D D, Sperry J S, Anderegg L D L, Field C B. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climateinduced forest die-off. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(1): 233-237.
- [83] McDowell N G, Beerling D J, Breshears D D, Fisher R A, Raffa K F, Stitt M. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. Trends in Ecology & Evolution, 2011, 26(10): 523-532.
- [84] Kozlowski T T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. The Botanical Review, 1992, 58(2): 107-222.
- [85] Würth M K R, Peláez-Riedl S, Wright S J, Körner C. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. Oecologia, 2005, 143(1): 11-24.
- [86] Myers J A, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. Journal of Ecology, 2007, 95 (2): 383-395.
- [87] He W Q, Liu H Y, Qi Y, Liu F, Zhu X R. Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration. Global Change Biology, 2020, 26(6): 3627-3638.
- [88] Adams H D, Zeppel M J B, Anderegg W R L, Hartmann H, Landhäusser S M, Tissue D T, Huxman T E, Hudson P J, Franz T E, Allen C D, Anderegg L D L, Barron-Gafford G A, Beerling D J, Breshears D D, Brodribb T J, Bugmann H, Cobb R C, Collins A D, Dickman L T, Duan H

L, Ewers B E, Galiano L, Galvez D A, Garcia-Forner N, Gaylord M L, Germino M J, Gessler A, Hacke U G, Hakamada R, Hector A, Jenkins M W, Kane J M, Kolb T E, Law D J, Lewis J D, Limousin J M, Love D M, Macalady A K, Martínez-Vilalta J, Mencuccini M, Mitchell P J, Muss J D, O'Brien M J, O'Grady A P, Pangle R E, Pinkard E A, Piper F I, Plaut J A, Pockman W T, Quirk J, Reinhardt K, Ripullone F, Ryan M G, Sala A N, Sevanto S, Sperry J S, Vargas R, Vennetier M, Way D A, Xu C G, Yepez E A, McDowell N G. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. Nature Ecology & Evolution, 2017, 1(9): 1285-1291.

- [89] Dai Y X, Wang L, Wan X C. Relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality caused by drought. AoB Plants, 2018, 10(1): plx069.
- [90] Han Y G, Deng J J, Zhou W M, Wang Q W, Yu D P. Seasonal responses of hydraulic function and carbon dynamics in spruce seedlings to continuous drought. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 868108.
- [91] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. Functional Plant Biology, 2003, $30(3) \cdot 239-264.$
- [92] Bartels D, Sunkar R. Drought and salt tolerance in plants. Critical Reviews in Plant Sciences, 2005, 24(1): 23-58.
- [93] Sala A, Piper F, Hoch G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. New Phytologist, 2010, 186 (2): 274-281.
- [94] Hölttä T, Mencuccini M, Nikinmaa E. Linking phloem function to structure: analysis with a coupled xylem-phloem transport model. Journal of Theoretical Biology, 2009, 259(2): 325-337.
- [95] 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(7426): 752-755.
- [96] Clark J S, Iverson L, Woodall C W, Allen C D, Bell D M, Bragg D C, D'Amato A W, Davis F W, Hersh M H, Ibanez I, Jackson S T, Matthews S, Pederson N, Peters M, Schwartz M W, Waring K M, Zimmermann N E. The impacts of increasing drought on forest dynamics, structure, and biodiversity in the United States. Global Change Biology, 2016, 22(7): 2329-2352.
- [97] Petit R J, Hampe A. Some evolutionary consequences of being a tree. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2006, 37: 187-214.
- [98] West-Eberhard M J. "Phenotypic Plasticity," in Encyclopedia of Ecology, eds S. Erik Jørgensen and B. D. Fath (Cambridge: Academic Press), 2008, 2701-2707.
- [99] Iwasaki M, Paszkowski J. Epigenetic memory in plants. Embo Journal, 2014, 33, 1-12.
- [100] Rapp R A, Wendel J F. Epigenetics and plant evolution. New Phytologist, 2005, 168(1): 81-91.
- [101] Mouginot P, Luviano Aparicio N, Gourcilleau D, Latutrie M, Marin S, Hemptinne J L, Grunau C, Pujol B. Phenotypic response to light versus shade associated with DNA methylation changes in snapdragon plants (Antirrhinum majus). Genes, 2021, 12(2): 227.
- [102] Zhao J G, Lu Z G, Wang L, Jin B. Plant responses to heat stress: physiology, transcription, noncoding RNAs, and epigenetics. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(1): 117.
- [103] Zhang B F, Wang Z W, Dai X F, Gao J H, Zhao J F, Ma R, Chen Y J, Sun Y, Ma H Y, Li S, Zhou C G, Wang J P, Li W. A COMPASS histone H3K4 trimethyltransferase pentamer transactivates drought tolerance and growth/biomass production in Populus trichocarpa. New Phytologist, 2024, 241(5): 1950-1972.
- [104] Chen H, Wang J P, Liu H Z, Li H Y, Lin Y J, Shi R, Yang C M, Gao J H, Zhou C G, Li Q Z, Sederoff R R, Li W, Chiang V L. Hierarchical transcription factor and chromatin binding network for wood formation in black cottonwood (*Populus trichocarpa*). The Plant Cell, 2019, 31(3): 602-626
- [105] Kurz W A, Stinson G, Rampley G J, Dymond C C, Neilson E T. Risk of natural disturbances makes future contribution of Canada's forests to the global carbon cycle highly uncertain. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105 (5); 1551-1555.
- [106] Gaylord M L, Kolb T E, Pockman W T, Plaut J A, Yepez E A, Macalady A K, Pangle R E, McDowell N G. Drought predisposes piñon-juniper woodlands to insect attacks and mortality. New Phytologist, 2013, 198(2): 567-578.
- [107] Anderegg W R L, Callaway E S. Infestation and hydraulic consequences of induced carbon starvation. Plant Physiology, 2012, 159(4): 1866-1874.
- [108] Eyles A, Pinkard E A, Mohammed C. Shifts in biomass and resource allocation patterns following defoliation in Eucalyptus globulus growing with varying water and nutrient supplies. Tree Physiology, 2009, 29(6): 753-764.
- [109] Canham C D, Kobe R K, Latty E F, Chazdon R L. Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. Oecologia, 1999, 121(1): 1-11.
- [110] Bryant J P, Reichardt P B, Clausen T P, Werner R A. Effects of mineral nutrition on delayed inducible resistance in Alaska paper birch.

12 期

Ecology, 1993, 74(7): 2072-2084.

- [111] Landhäusser S M, Lieffers V J. Defoliation increases risk of carbon starvation in root systems of mature aspen. Trees, 2012, 26(2): 653-661.
- [112] 路伟伟,吴波,白建华,宋晓东,时忠杰,党宏忠,李瀚之,尹明宇.樟子松人工林退化原因及研究展望.科学通报,2023,68(11): 1286-1297.
- [113] Davis G A, Lowrey L, Eckberg T, Hicke J A, Smirnova E. Characterizing balsam woolly adelgid infestations and associated tree mortality in Idaho. Journal of Forestry, 2022, 120(4); 361-378.
- [114] 张群艳,黄金燕,周世强,刘巅,郭桢杉,李登飞,向姣,黄尤优,张晋东.地震灾害体不同基质类型坡面植被恢复动态特征.西部林业 科学,2023,52(3):85-94.
- [115] Wang Q, Yao Y, Zhao L, Yang C H, Zhao Y C, Zhang Q P. Enhancing resilience against geological hazards and soil erosion through sustainable vegetation management; a case study in Shaanxi Province. Journal of Cleaner Production, 2023, 423; 138687.
- [116] Liang E Y, Dawadi B, Pederson N, Piao S L, Zhu H F, Sigdel S R, Chen D L. Strong link between large tropical volcanic eruptions and severe droughts prior to monsoon in the central Himalayas revealed by tree-ring records. Science Bulletin, 2019, 64(14): 1018-1023.
- [117] Tognetti R, Lombardi F, Lasserre B, Battipaglia G, Saurer M, Cherubini P, Marchetti M. Tree-ring responses in Araucaria araucana to two major eruptions of Lonquimay Volcano (Chile). Trees, 2012, 26(6): 1805-1819.
- [118] 刘若新,魏海泉,李继泰.长白山天池火山近代喷发.北京:科学出版社,1998:1-159.
- [119] Iacovino K, Ju-Song K, Sisson T, Lowenstern J, Kuk-Hun R, Jong-Nam J, Kun-Ho S, Song-Hwan H, Oppenheimer C, Hammond J O S, Donovan A, Liu K W, Kum-Ran R. Quantifying gas emissions from the "millennium eruption" of paektu volcano, democratic people's republic of Korea/China. Science Advances, 2016, 2(11): e1600913.
- [120] Gill J, Dunlap C, Mccurry M. Large-volume, mid- latitude, Cl-rich volcanic eruption during 600—1000 AD, Baitoushan, China. Climate, Volcanism and Global Change American Geophysical Union Chapman Conference. Hito, Hawaii, USA, 1992: 1-10.
- [121] Xu Y, Dai Q Y, Zou B, Xu M, Feng Y X. Tracing climatic and human disturbance in diverse vegetation zones in China: Over 20 years of NDVI observations. Ecological Indicators, 2023, 156: 111170.
- [122] Jiang M C, He Y X, Song C H, Pan Y P, Qiu T, Tian S F. Disaggregating climatic and anthropogenic influences on vegetation changes in Beijing-Tianjin-Hebei region of China. Science of The Total Environment, 2021, 786; 147574.
- [123] 周岩,刘世梁,谢苗苗,孙永秀,安毅.人类活动干扰下区域植被动态变化——以西双版纳为例.生态学报,2021,41(2):565-574.
- [124] 刘晓娜,封志明,姜鲁光,张景华.西双版纳土地利用/土地覆被变化时空格局分析.资源科学,2014,36(2):233-244.
- [125] 葛利玲, 焦轶恒, 张旭飞, 方士军. 基于气候变化和人为因素的黄土高原植被覆盖变化特征及归因. 河南理工大学学报: 自然科学版, 2024: 1-17. (2024-09-12). https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx filename=JGXB20240911001&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ.
- [126] 刘亚娇,张保龙,赵宇新. 气候变化及人类活动对内蒙古中西部植被覆盖变化的影响. 陕西林业科技, 2024, 52(4): 6-11.
- [127] Cao J, Liu H Y, Zhao B, Li Z S, Liang B Y, Shi L, Wu L, Cressey E L, Quine T A. High forest stand density exacerbates growth decline of conifers driven by warming but not broad-leaved trees in temperate mixed forest in northeast Asia. Science of The Total Environment, 2021, 795: 148875.
- [128] Das A, Battles J, Stephenson N L, van Mantgem P J. The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. Forest Ecology and Management, 2011, 261(7): 1203-1213.
- [129] 薛立,傅静丹.影响植物竞争的因子.中南林业科技大学学报,2012,32(2):6-15.
- [130] 李博,陈家宽, A.R.沃金森. 植物竞争研究进展. 植物学通报, 1998, 33(4): 18-29.
- [131] 张忠华, 胡刚, 秦川, 何炎, 李玉芳. 青秀山风景区优势种大叶栎种内与种间的竞争关系. 中南林业科技大学学报, 2016, 36(1): 67-71, 85.
- [132] 王玉涛, 刘平, 魏忠平. 油松人工林单木胸径生长量与竞争因子的关系. 沈阳农业大学学报, 2016, 47(3): 299-306.
- [133] 田育红,刘怡青,吴秀臣,颜孟萱,刘凤花,栾静雅.内蒙古东北段森林衰退现状及种群竞争对其生长的影响.生态学报,2022,42 (17):7222-7233.
- [134] 邹贵武. 竞争影响马尾松(Pinus massoniana)生长的生态学机制研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2022.
- [135] Fernández-de-Uña L, Cañellas I, Gea-Izquierdo G. Stand competition determines how different tree species will cope with a warming climate. PLoS One, 2015, 10(3): e0122255.
- [136] Ogasa M, Miki N H, Murakami Y, Yoshikawa K. Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. Tree Physiology, 2013, 33(4): 335-344.
- [137] Brodribb T J, McAdam S A M. Passive origins of stomatal control in vascular plants. Science, 2011, 331(6017): 582-585.