DOI: 10.20103/j.stxb.202504020762

孙镇,刘顺,陈健,史作民,冯哲,许格希,贾磊,余美霓.川西亚高山岷江冷杉与川滇冷杉径向生长的大气水热变化响应和干旱适应策略.生态学报,2026,46(2):983-996.

Sun Z, Liu S, Chen J, Shi Z M, Feng Z, Xu G X, Jia L, Yu M N.Atmospheric hydrothermal response and drought adaptation strategies of radial growth in *Abies fargesii* var. *faxoniana* and *Abies forrestii* in subalpine western Sichuan, China.Acta Ecologica Sinica,2026,46(2):983-996.

川西亚高山岷江冷杉与川滇冷杉径向生长的大气水热变化响应和干旱适应策略

孙 镇[1,2],刘 顺[1,2],陈 健[1,2],史作民[1,2,3,*],冯 哲[1,2],许格希[1,2],贾 磊[1,2],余美霓[1,2]

1 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所国家林业和草原局森林生态环境重点实验室,北京 100091

2 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所四川米亚罗森林生态系统定位观测研究站,阿坝藏族羌族自治州 623100

3 南京林业大学南方现代林业协同创新中心,南京 210037

摘要:气候变化导致高海拔树木生长与大气水热条件的关系更加复杂,树木生长对水热变化响应与干旱适应性的认识仍然不足。为此,以四川省西北部的岷江冷杉和西南部的川滇冷杉为研究对象,利用树木年轮学方法提取树木的径向生长数据,将其与气候因子建立联系,探究树木径向生长对水热条件的响应。同时,量化其在极端干旱年的抵抗力与恢复力,分析树木对干旱事件的适应特征与策略。结果表明:1970—2010 年间西北部干旱加剧(标准化降水蒸散指数(SPEI)下降速率 0.02/a)而岷江冷杉生长速率保持稳定,西南部水分改善(SPEI 上升速率 0.02/a)伴随川滇冷杉生长速率显著提升(增速 0.03/a)。两树种的径向生长均与冬季(上年 10 月—当年 2 月)温度和生长季(当年 5 月—9 月)水热条件显著相关($P<0.05$)。川滇冷杉在更强干旱胁迫(平均 SPEI=-1.63)下保持与岷江冷杉(平均 SPEI=-1.36)相当的抵抗力以及相对较低的恢复力,相比之下,二者分别呈现“高抗性-低恢复”和“低抗性-高恢复”的适应策略,且岷江冷杉抗性-恢复的线性权衡关系($k=-0.9$)比川滇冷杉($k=-0.26$)更接近完全恢复弹力线。冬季温度和生长季水热平衡共同驱动了树木的径向生长,然而极端干旱事件可能重塑树木的适应策略,进而影响其长期的生长动态。研究结果为高海拔森林适应性管理提供更精准的理论支撑。

关键词:水热变化;干旱适应策略;抵抗力;恢复力;岷江冷杉;川滇冷杉

Atmospheric hydrothermal response and drought adaptation strategies of radial growth in *Abies fargesii* var. *faxoniana* and *Abies forrestii* in subalpine western Sichuan, China

SUN Zhen[1,2], LIU Shun[1,2], CHEN Jian[1,2], SHI Zuomin[1,2,3,*], FENG Zhe[1,2], XU Gexi[1,2], JIA Lei[1,2], YU Meini[1,2]

1 *Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing* 100091, *China*

2 *Sichuan Miyaluo Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Aba Tibetan and Qiang Autonomous Prefecture* 623100, *China*

3 *Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing* 210037, *China*

Abstract: Under the context of climate change, the relationship between high-altitude tree growth and atmospheric hydrothermal conditions became increasingly complex, while our understanding of tree growth responses to hydrothermal variations and drought adaptation strategies remained insufficient. The subalpine region of western Sichuan, as a critical

基金项目:国家重点研发计划项目(2023YFD2200404-03, 2021YFD2200405);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(CAFYBB2021ZA002-2,CAFYBB2022QC002)

收稿日期:2025-04-02; **网络出版日期**:2025-10-15

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: shizm@caf.ac.cn

component of the eastern Tibetan Plateau and a key water conservation area in the upper Yangtze and Yellow River basins, provides an ideal area for studying tree growth-climate relationships. To address this research gap, we analyzed radial growth data from *Abies fargesii* var. *faxoniana* at 6 sites in northwestern Sichuan and *Abies forrestii* at 4 sites in southwestern Sichuan using dendrochronological methods with 514 tree-core samples. After confirming chronology robustness based on key statistical parameters of tree-ring chronology (expressed population signal >0.85), we established correlations via Pearson analysis with climatic factors to investigate growth responses to atmospheric hydrothermal conditions, integrated SPEI with tree-growth trends to define and identify 18 past extreme drought events across these sites, and quantified tree resistance and recovery during these events to assess adaptive strategies. The results demonstrated that: From 1970 to 2010, drought intensified in the northwest (SPEI declined at 0.02/a) while *A. fargesii* var. *faxoniana* maintained stable growth rates; in contrast, moisture improved in the southwest (SPEI increased at 0.02/a) with significant growth acceleration in *A. forrestii* (growth rate increased by 0.03/a), suggesting long-term water balance dictates growth trends. Radial growth of both species was significantly correlated ($P<0.05$) with winter temperatures (October-February) and growing-season hydrothermal conditions (May-September), particularly minimum temperature and diurnal temperature range, indicating these as key limiting factors. Under stronger drought stress (mean SPEI = −1.63), *A. forrestii* exhibited resistance comparable to *A. fargesii* var. *faxoniana* (mean SPEI = −1.36) but significantly lower recovery ($P<0.001$), with only 35.8% of individuals achieving line of full resilience within 4 years versus 58.2% for *A. fargesii* var. *faxoniana*, reflecting distinct "high resistance-low recovery" and "low resistance-high recovery" strategies. The linear resistance-recovery trade-off of *A. fargesii* var. *faxoniana* ($k=-0.9$) approached closer to the line of full resilience than that of *A. forrestii* ($k=-0.26$), implying increased drought severity disrupts species-specific trade-off balances. Winter temperatures and growing-season hydrothermal balance jointly drove radial growth, yet extreme droughts reshaped adaptation strategies, particularly under asymmetric diurnal warming, thereby influencing long-term growth dynamics. Consequently, this comparative study on the two *Abies* species (*A. fargesii* var. *faxoniana* and *A. forrestii*) in western Sichuan provides a species-specific theoretical foundation for precision adaptive management of high-altitude forests under climate change.

Key Words: hydrothermal changes; drought adaptation strategy; resistance; recovery; *Abies fargesii* var. *faxoniana*; *Abies forrestii*

气候变化深刻影响着森林的结构与功能[1—3]。一方面,气候变暖与降水格局改变重塑了大气水热条件,导致树木生长对水热变化响应的敏感性呈现显著的非线性特征[4]。例如,Anderson-Teixeira 等[5]发现,降水对树木径向生长的促进效应随干旱强度增加而减弱,而高温胁迫的抑制作用在干旱事件中呈指数上升,这种响应因树种耐旱性和林分结构差异而显著分异。另一方面,更频发和严重的干旱事件通过引发树木的"水力失败"或"碳饥饿",加剧了树木生长衰退与死亡率,威胁森林生态系统的稳定性[6—10]。面对气候胁迫,树木并非被动响应,而是通过调节水分利用、碳分配等生理过程来积极地应对,并体现在树木的径向生长上[11—12]。基于树木径向生长便可以量化其面对干扰时的生态弹性,包含抵抗力与恢复力[13—16]。树木的生态弹性并非恒定,在经历极端干旱事件后,树木可能根据过去的"记忆"调整未来的干旱适应策略[17—18]。Li 等[19]发现,在 1950—2009 年间,全球针叶树抵抗力下降了 11%,恢复力提升了 16%。揭示了在树木在长期的生长发育过程中,抵抗力与恢复力在时间上的权衡关系[20]。这种权衡关系不仅决定着树木适应极端气候的能力,还深刻影响着森林生态系统的长期稳定。

川西亚高山地区作为长江、黄河上游水源涵养核心区及青藏高原生态屏障的东缘门户,承载着维系区域水文平衡与生物多样性的双重功能[21—24]。然而,自该区域 20 世纪 80、90 年代的升温突变以来[25—26],大量研究表明树木径向生长对水热变化的响应的敏感性产生变化,从而产生"分异现象"[27—29]。例如,该区域多种针叶树种的径向生长因增温导致的生长期延长而得到促进[30—33],但却受不同季节的水热变化或干旱胁迫的

影响[34—35]。这种生长响应分异直接影响区域森林生态系统的碳汇能力和水源涵养功能。尽管目前该研究区已有大量研究探讨了树木径向生长在不同情境下对水热条件的响应,但其对干旱胁迫的适应策略,尤其是抵抗力与恢复力之间的权衡关系尚不明确,亟需加强气候变化背景下树木对水热变化响应与极端干旱适应性的认识。

本研究以四川西北部的岷江冷杉(*Abies fargesii* var. *faxoniana*)与西南部的川滇冷杉(*Abies forrestii*)为对象,采用树木年轮学的方法,探讨高海拔地区树木生长对大气水热变化的响应,并揭示树木抵抗力与恢复力之间的权衡关系。本研究旨在回答以下科学问题:(1)水热变化如何影响两树种的径向生长?(2)面对极端干旱事件,两树种的抗性-恢复权衡策略存在怎样的差异?研究结果为高海拔森林适应性管理提供更精准的理论支撑。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究区位于川西亚高山地区,包括四川省西北部蜂桶寨(FTZ)、白水河(BSH)、三达古(SDG)和弓杠岭(GGL)的 6 个样点(29.51°—33.33°N,102.67°—103.84°E),以及西南部稻城(DC)和理塘(LT)的 4 个样点(28.37°—30.87°N,99.03°—100.28°E)。其中,西北部样点分布的海拔范围在 3094—3614m,年均气温3.47℃(0.89—5.86℃),年降水量 757mm(716—864mm)。西南部的海拔分布范围为 3539—4150m,年均气温 1.00℃(-2.51—4.53℃),年降水量 633mm(619—643mm)。受东亚和南亚季风的影响,两区域均具有雨热同期的气候特点[23](图 1)。

1.2　年轮资料

四川西北部的研究对象为岷江冷杉,其年轮资料来自实地采集的树芯样本。采样原则遵循树轮年代学的一般标准,随机选取生长状况良好的树木为研究对象,使用内径为 5.15mm 的生长锥在其平行于坡向的胸高位置(1.3m)钻取树芯至髓心。将样品带回实验室,待其自然风干后固定于 U 型木槽内,并用越来越细的砂纸逐级打磨至年轮清晰可见,再使用 Lintab 6 年轮测量系统(精度 0.001 mm)测量树木年轮宽度。四川西南部的研究对象为川滇冷杉,其年轮资料获取自国际树木年轮数据库(ITRDB;https://www1.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/treering/)[21,36]。最终共得到 514 个树芯样本的生长数据。所有年轮宽度数据通过 COFECHA 程序进行交叉定年和验证[37],并通过 R 包“*dplR*”的 *Spline* 功能,使用 50%截止频率的三次平滑样条方法进行去年龄趋势[38],生成每一棵树的年轮宽度指数(RWI)序列。同时,采用双权重平均法建立样点水平的年表,得到关键的年表统计参数(表 1),并用 R 包“*corrplot*”分析了年表间的 Pearson 相关性。考虑到不同样点年轮序列的时间跨度不同,本研究仅以 1970—2010 年之间的跨度为目标研究时段,以确保样本区间的可靠性。

1.3　气候资料

本研究考虑的气象变量除了逐月最高气温(Tmax)、最低气温(Tmin)、平均气温(Tmean)、降水量(PREC)以及 1 个月时间尺度的标准化降水蒸散指数(SPEI)等常见气候因子,还考虑了气温日较差(DTR),因为在一些研究中发现 DTR 也与树木生长之间存在关联[22,39]。其中,Tmax、Tmin、Tmean 和 PREC 的数据来自国家青藏高原数据中心[40—43](https://data.tpdc.ac.cn/),空间分辨率约为 1km,而 DTR 和 SPEI 数据分别来源于 CRU TS v4.07 数据集[44](https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/hrg/cru_ts_4.07/)和 SPEIbase v.2.3 数据集[45](https://digital.csic.es/handle/10261/104742),空间分辨率约为 55km。考虑气候对树木生长的“滞后效应”,选择前一年 10 月至当前年 9 月的逐月气候数据[46—47]。由于植物活动的低温阈值往往在 5℃附近,树木可测生长也一般发生在日均温度高于 5℃时[48]。因此,本研究以 5℃为温度阈值(图 1 的红线),将生长季节开始和结束定义为月平均气温超过或低于阈值温度的时期,即当年的 5 月至 9 月,与郭滨德等[31]对岷江冷杉生长季的划分结果一致。为了研究树木径向生长与气候变量之间的关系,在 RWI 与这些逐月气候因子间使用 R 包“*stats*”的 *cor* 功能进行 Pearson 相关分析的计算。

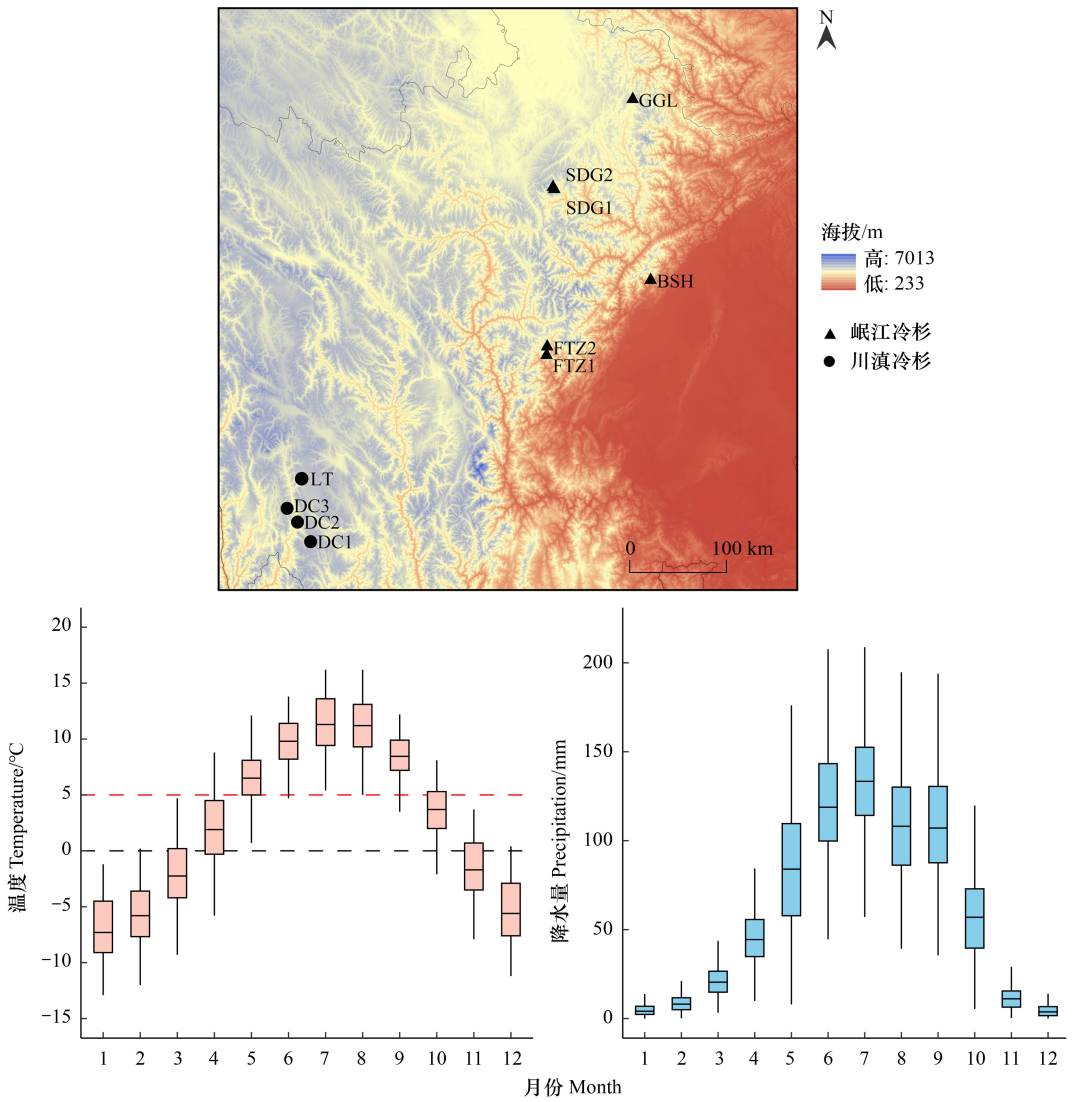

图 1 样点位置及其逐月水热条件变化(1970—2010 年)

Fig.1 Sampling site locations and monthly variations in hydrothermal conditions (1970—2010)

FTZ:蜂桶寨;BSH:白水河;SDG:三达古;GGL:弓杠岭;LT:理塘;DC:稻城;缩写名后的数字用于区分来自同一地区的不同样点;红色虚线表示识别生长季时 5℃的温度阈值

1.4 树木抵抗力和恢复力的量化

SPEI 代表了年际干旱条件,负值越大表示越干旱,反之越湿润[49]。本文用于识别干旱年的 SPEI 使用了代表年际水平衡的 12 个月尺度的 SPEI,其时间步长与年轮数据一致[19,50—51]。将 1970—2010 年期间的 SPEI 数据按升序排列,将干旱年份定义为 SPEI 值低于第 10 个百分位的年份。同时,为避免干旱和湿润事件对树木生长的影响,将正常年份定义为 SPEI 值介于其分布的下四分位数和上四分位数之间的年份。在定义干旱事件时,为确保其与树木生长响应的有效关联,结合样点水平的年轮数据,仅保留 RWI 在干旱年下降以及样地平均 RWI 较低的年份,且在上一个干旱事件结束后,4 年内不应出现新的干旱事件,与后续量化抵抗力和恢复力时的参考年一致,规避相邻干旱事件间的生态响应重叠问题[51]。

基于 RWI 数据和识别的干旱事件,量化每次干旱事件中树木的抵抗力和恢复力。近期的全球研究表明,大多树木的恢复通常在两年内即可完成[3,19],但既往研究在本区域量化树木抗旱性时,普遍采用 4 年的恢复参考期[17,33],以确保其有足够的时间恢复,并同以往的研究进行比较。本研究选择了 4 年的参考期,计算方

法如下[50,51]:

$$Rt=\frac{\mathrm{RWI}_n}{\mathrm{RWI}_n-\mathrm{RWI}_d}$$

$$Rc=\frac{\mathrm{RWI}_{d+4}-\mathrm{RWI}_d}{\mathrm{RWI}_n}$$

式中,*Rt* 和 *Rc* 分别是树木的抵抗力和恢复力,RWI_n、RWI_d和 RWI_{d+4}分别是正常年、干旱年和干旱结束后 4 年的 RWI 平均值。$Rt\leqslant 0$ 意味着树木没有在干旱事件中表现出生长下降,而 $Rc\leqslant 0$ 则表明树木不仅没有从干旱中恢复,反而生长的更差,可能发生了生长衰退。本研究仅考虑干旱期间出现生长下降并在干旱结束后恢复的树木。此外,因 *Rt* 和 *Rc* 数据不符合正态分布(Shapiro-Wilk 检验,$P<0.05$),采用 Wilcoxon 秩和检验分析了二者间的差异。

此外,还计算了整体的完全恢复百分比和个体的恢复速率,以评估树木恢复到正常生长水平的能力[52]。基于 Schwarz 等[53]提出的"完全恢复弹力线"(Line of full resilience)理论与 Lloret 等[13]提出的弹力(*Rs*)等于抵抗力与恢复力的乘积,即 $Rs=Rt\times Rc$。我们假设树木的径向生长能够在干旱后完全恢复,并补偿恢复干旱期间造成的生长损失,即达到 $\mathrm{RWI}_{d+4}=\mathrm{RWI}_n$的理想状态时,*Rt* 与 *Rc* 之间的关系满足:$\ln(Rt)+\ln(Rc)=0$。利用 R 包"*stats*"的 *cor* 功能在抵抗力与恢复力之间进行线性回归,以分析二者间的权衡关系,以便与代表理想恢复条件的完全恢复弹力线进行比较。

2　结果与分析

2.1　树木年轮年表特征与径向生长趋势

总体来看,岷江冷杉年表的时间跨度(1690—2019 年)总体小于川滇冷杉(1380—2007 年)。两个年表的平均敏感度(0.16—0.37)均表明年表对气候的响应具有较好的响应敏感性。较高的信噪比(8.70—60.05)表明了年轮生长主要受气候信号的控制,能够较好地反映区域性的气候信息。一阶自相关(0.59—0.85)暗示了前一年径向生长对当年生长的影响较为显著。平均序列相关性(0.39—0.74)表明每个样点内的树木年轮系列的相关性较强。所有研究点的样本量均超过 30,样本总体代表性值均大于 0.85[54],表明这些年轮数据在时间序列上具有较强的重复性和可靠性,可用于下一步的分析研究(表 1)。

表 1　树木年轮年表统计参数信息

Table 1　Statistical parameters of tree-ring chronology

区域 Zone	样点 Site	样芯数量 No.cores	时间跨度 Time span	平均敏感度 Mean sensitivity	信噪比 Signal-to-noise ratio	一阶自相关 First-order autocorrelation	平均相关系数 Mean correlation coefficient	样本总体代表性 Expressed population signal
四川西北部	FTZ1	56	1838—2019 年	0.22	12.13	0.66	0.58	0.92
Northwestern	FTZ2	63	1829—2019 年	0.20	34.96	0.72	0.61	0.97
Sichuan	BSH	35	1886—2019 年	0.21	17.51	0.74	0.56	0.95
	SDG1	37	1920—2019 年	0.21	13.94	0.59	0.56	0.93
	SDG2	46	1826—2019 年	0.19	39.59	0.80	0.68	0.98
	GGL	62	1690—2019 年	0.18	52.48	0.70	0.70	0.98
四川西南部	DC1	48	1380—2007 年	0.16	8.70	0.85	0.39	0.90
Southwestern	DC2	50	1498—2013 年	0.37	60.05	0.63	0.74	0.98
Sichuan	DC3	61	1540—2006 年	0.17	14.35	0.82	0.49	0.94
	LT1	56	1509—2006 年	0.28	41.92	0.72	0.71	0.98

FTZ:蜂桶寨;BSH:白水河;SDG:三达古;GGL:弓杠岭;LT:理塘;DC:稻城;缩写名后的数字用于区分来自同一地区的不同样点

在 1970—2010 年间,两区域内的树木年轮年表间相关性表现出普遍的显著正相关($P<0.05$)关系(图 2)。具体来说,西北样点年表间的相关系数范围为 0.29—0.86,显示出较好的整体生长一致性;而西南样点年表间

的相关系数为 0.72—0.95,其生长一致性更强。区域间年表的相关性较弱或呈负相关(−0.43—0.46),表明两区域的气候条件存在显著差异,可能导致树木生长模式的差异。

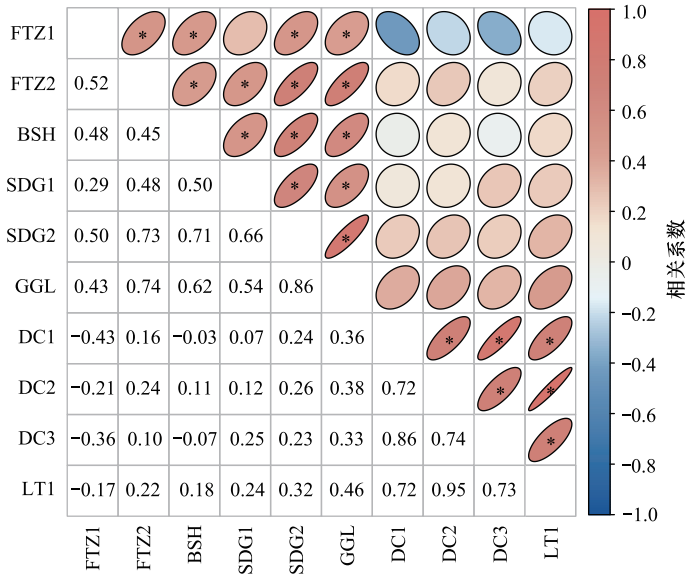

图 2 树木年轮年表间的相关性(1970—2010 年)

Fig.2 The correlation between tree-ring chronologies (1970—2010)

* $P<0.05$

1970—2010 年间,西北部的 SPEI 呈显著下降趋势($k=-0.02$,$P<0.05$),但岷江冷杉 RWI 未呈现显著变化($k=0.01$,$P=0.12$)。与之相反,西南部的 SPEI 显著上升($k=0.02$,$P<0.05$),川滇冷杉 RWI 同步加速增长($k=0.03$,$P<0.001$),表明水分平衡改善可能直接驱动该区域生长提升(图 3)。

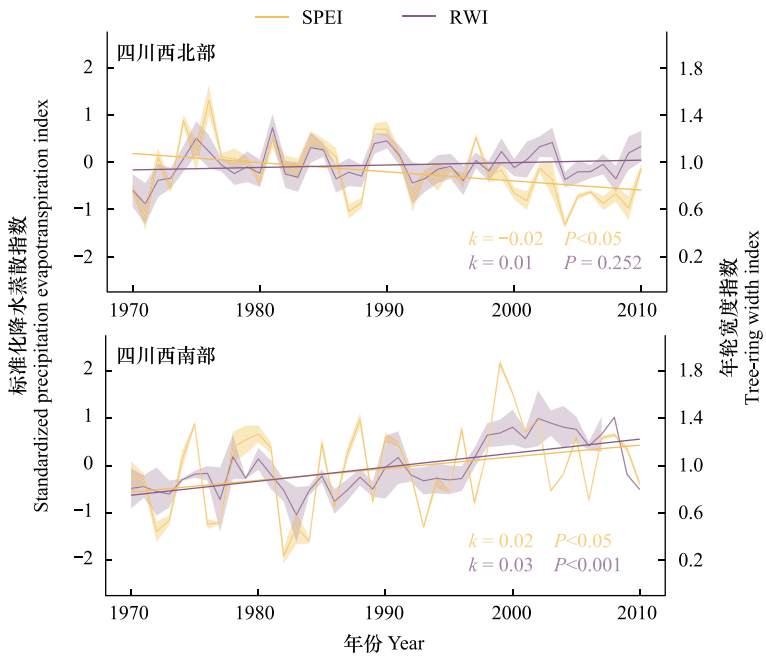

图 3 区域水平的 SPEI 和树木年轮年表的年际变化趋势(1970—2010 年)

Fig.3 Interannual variation trends of regional SPEI and tree-ring chronologies (1970—2010)

黄色和紫色阴影区域分别表示 SPEI 和 RWI 的标准误差区间;SPEI:标准化降水蒸散指数;RWI:年轮宽度指数

2.2　树木径向生长对大气水热变化的响应

基于 Pearson 相关性分析,树木径向生长(RWI)与气候因子的关系呈现显著时空异质性(图 4)。温度因子中,上一年晚秋和冬季(P10—C2)及当年生长季中期(C6—C8)的温度因子(Tmax、Tmin、Tmean)与 RWI 呈显著正相关(P<0.05),尤其是最低温度,而气温日较差(DTR)则显示显著负相关(P<0.05),表明冬季休眠和生长季的温度对树木径向生长具有重要影响。降水量(PREC)对生长有显著的促进作用,尤其体现在上一年 10 月和当年生长季(C5—C9),这种水分平衡机制进一步通过 SPEI 指数得到验证,其与 RWI 的显著正相关集中出现在上一年 10 月、生长季初期(C4—C6)及 8 月,与降水响应模式类似。而区域对比显示温度响应存在地理分异:岷江冷杉的生长受上一年 10 月、11 月、当年 2 月以及生长季中期(C6—C8)温度的显著促进作用;而川滇冷杉则对冬季(P11—C2)和当年 8 月的温度最为敏感,尤其是最低温度(图 4)。

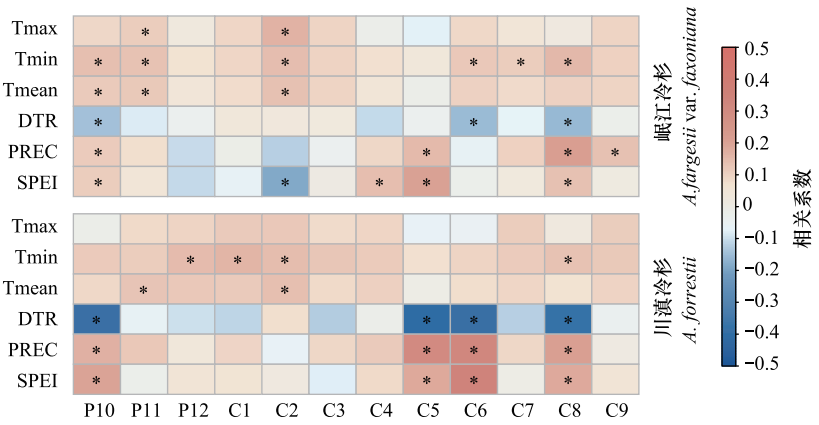

图 4　区域水平的树木径向生长与气候因子的相关性(1970—2010 年)

Fig.4　Region-level correlation between tree radial growth and climatic factors (1970—2010)

Tmax:最高温度;Tmin:最低温度;Tmean:平均温度;DTR:气温日较差;PREC:降水量;SPEI:标准化降水蒸散指数;月份中的前缀“P”和“C”分别代表上一年和当年的月份

值得注意的是,尽管样点间局部气候存在差异,但树木径向生长与主要气候变量的相关性模式在样点尺度呈现较高的一致性(图 5),这种空间格局的趋同性提示区域尺度气候驱动机制对树木生长的主导作用。气候驱动的径向生长特征可能为树木抗旱策略提供生理基础。

2.3　树木径向生长对极端干旱的适应策略

根据筛选条件,最终共识别出 18 次干旱事件,包含西北部的 10 次(平均 SPEI = −1.36)和西南部的 8 次(平均 SPEI = −1.63)干旱事件(图 6)。其中,西北部岷江冷杉所经历的干旱事件较为离散,干旱强度相对较低。而西南部川滇冷杉经历的干旱事件较为集中,干旱强度总体相对较高,且连年干旱事件较多。

在筛选出的干旱事件中,西南部的干旱严重程度(Mean SPEI = −1.63)高于西北部(Mean SPEI = −1.36)。在不同的极端干旱条件下,对应的两个树种展现出相似的抵抗力(P>0.05),说明川滇冷杉实际的抵抗力可能更强。而岷江冷杉的恢复力显著(P<0.05)高于川滇冷杉(图 7)。相比之下,二者呈现出不同的干旱适应模式,如果面对同等干旱胁迫,岷江冷杉的干旱应对策略应为“低抵抗-高恢复”,而川滇冷杉为“高抵抗-低恢复”。

两区域树木的抗性-恢复权衡斜率分别为−0.9 和−0.26,均呈负相关关系,表明了抵抗力和恢复力的负向权衡关系,且这种关系在岷江冷杉上更明显。从干旱的严重程度来看,圆形散点多靠近中部区域,三角形散点多分布在左上或左侧,表明树木在面临较弱干旱时通常表现出较低的抵抗力和较强的恢复力,而对较严重的干旱则反之。在树木的恢复速率方面,岷江冷杉在 4 年后约有 58.2%的树木恢复到了正常年时的生长水平,43.4%的散点超越了完全恢复弹力线,表明这些树完全从干旱中恢复并补全了干旱期间的生长损失。相比之

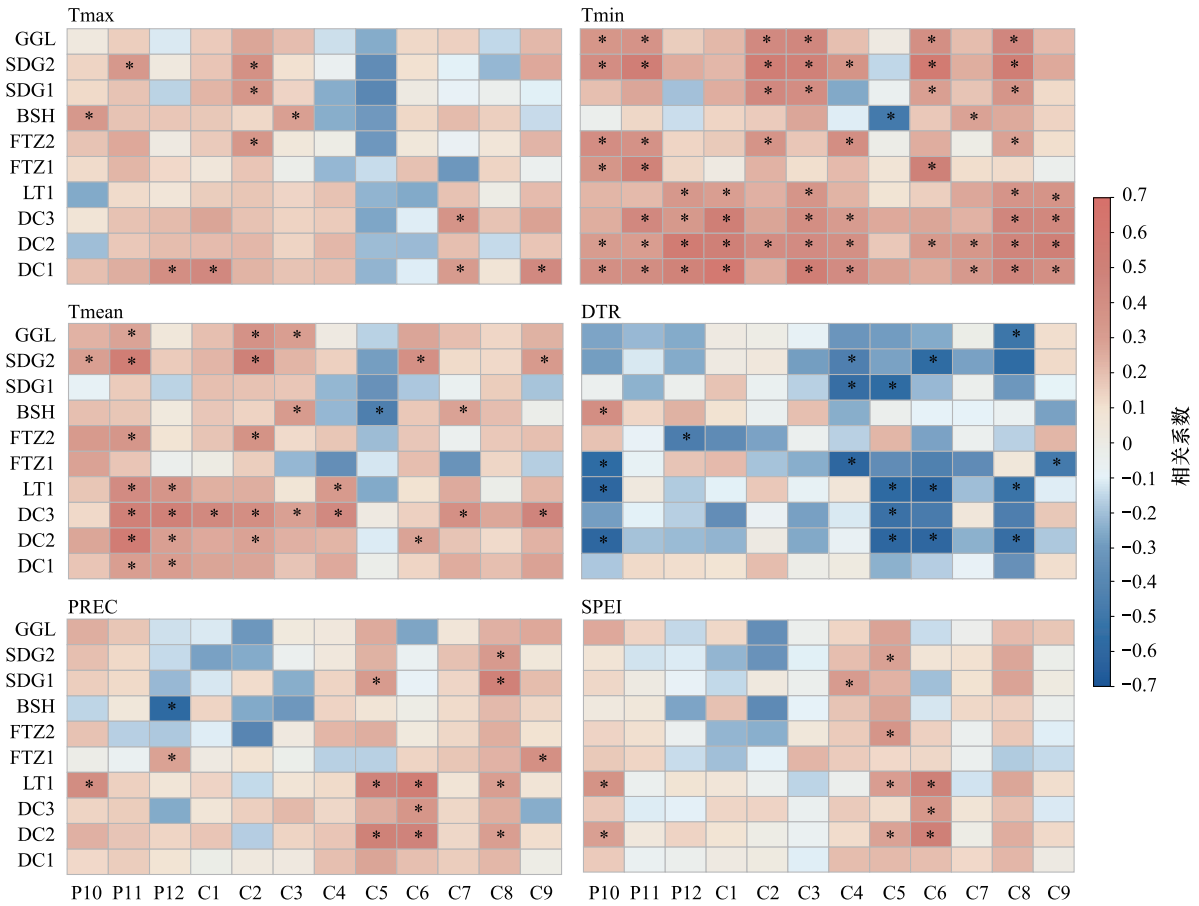

图 5 样点水平的树木径向生长与气候因子的相关性(1970—2010 年)

Fig.5 Site-level correlation between tree radial growth and climatic factors (1970—2010)

下,川滇冷杉的恢复状况较差,在 4 年后仅有 35.8%的树木恢复到了正常年时的生长水平,仅 25%的树完全恢复并补全生长损失,超过了完全恢复弹力线(图 8)。

3 讨论

3.1 大气水热变化对树木径向生长的调控作用

川西亚高山的树木径向生长主要受水分平衡和温度变化的共同影响,两区域的树木径向生长对气候因子的响应有相似之处,但也在不同季节中存在差异(图 4)。从径向生长的变化来看,在 1970—2010 年间,西北部 SPEI 的下降趋势在一定程度上表明了该区域气候的暖干化现象,其径向生长趋势与川西马尔康和米亚罗的岷江冷杉类似[27,34]。相较而言,尽管西南部的年均温和年降水量低于西北部,但川滇冷杉的径向生长随 SPEI 的上升趋势同步增长,与横断山脉中部和亚丁自然保护区的川滇冷杉一致[55—56]。表明了水分平衡在树木生长过程中发挥的重要作用。

两区域树木径向生长均与上一年 10 月的多种气候因子以及与冬季温度的显著相关($P<0.05$)关系和多项对川西地区冷杉属树种相关研究的结果类似[26,55,57]。10 月处于上一年生长季的结束时期,气温开始明显下降,树木需要为过冬做准备,此时适宜的水热条件有助于光合产物的积累。在高山森林中,温度的昼夜变化幅度很大[58],而干旱区的树木可能在 DTR 较大时受到的生长损失更为显著[39],这可能因为树木的生长主要发生在夜间[59]。较低的 DTR 意味着较暖的夜间温度,有利于树木更好地保持水分,并合成非结构性碳水化合物和其他有机物质,确保它们有足够的时间完成芽的形成并发展抗寒性而进入休眠[60],同时缓解因干旱或

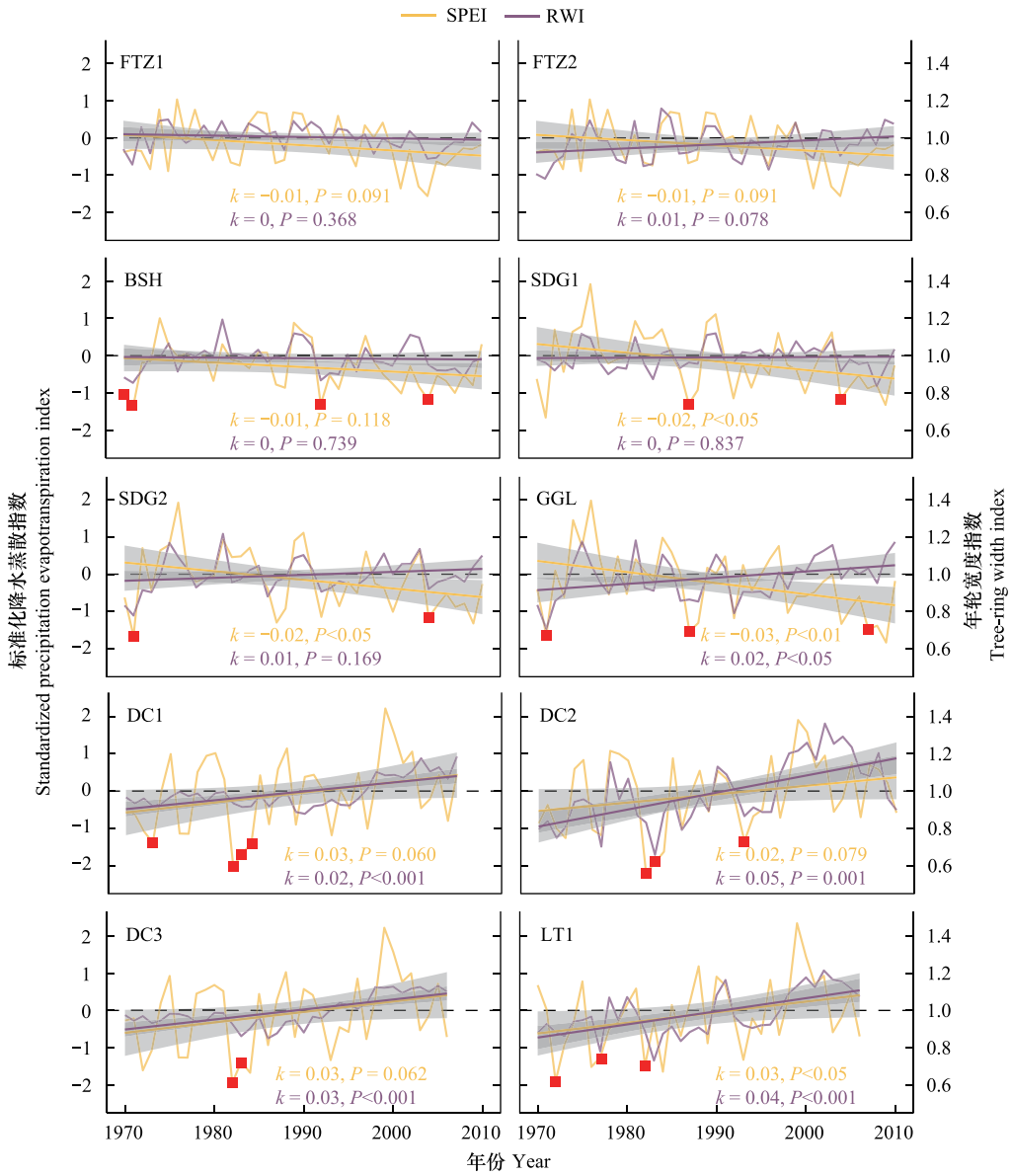

图 6　基于样点 SPEI-RWI 关系的干旱事件时空筛选结果

Fig.6　Spatiotemporal screening of drought events based on SPEI-RWI relationships across sampling sites

红色正方形表示各样点保留干旱事件的发生年份

严寒而引起的水分胁迫[25,61]。正式进入冬季后,温度成为树木生长的主要限制因子(图 5、图 6)。在青藏高原区,较暖的冬季温度往往对高海拔地区的树木生长具有积极作用[62]。较低的温度则不利于树木维持生理活动,且易使其面临霜冻风险[22]。为了减少低温冻害对组织的损伤,树木可能选择减缓生长速率[63]。

树木的径向生长与夏季(C6—C8)的最低温度呈显著正相关($P<0.05$),同川西地区冷杉属树种的多项研究结果类似[33,55,64]。较高的最低温度可能通过延长树木的生长时间和提高光合作用效率来促进树木的生长[65—66]。两区域树木的径向生长还与当年生长季多个月份 DTR 的显著负相关($P<0.05$),表明较大的昼夜温差会抑制树木的径向生长。昼夜温差影响着高山树木的光合作用过程和利用光合产物的能力[67]。具体来说,较高的 DTR 通常意味着白天的高温或夜晚的低温,白天高温导致蒸腾作用增加,使树木水分快速流失,树木可能通过关闭部分气孔来减缓树木的碳同化能力[9,60,68]。当 DTR 显著升高时,白天高温引发的水分亏缺及其累积的生理损伤可能超出夜间低温的修复能力,最终通过限制有效生长期时长抑制树木生长[59]。树木

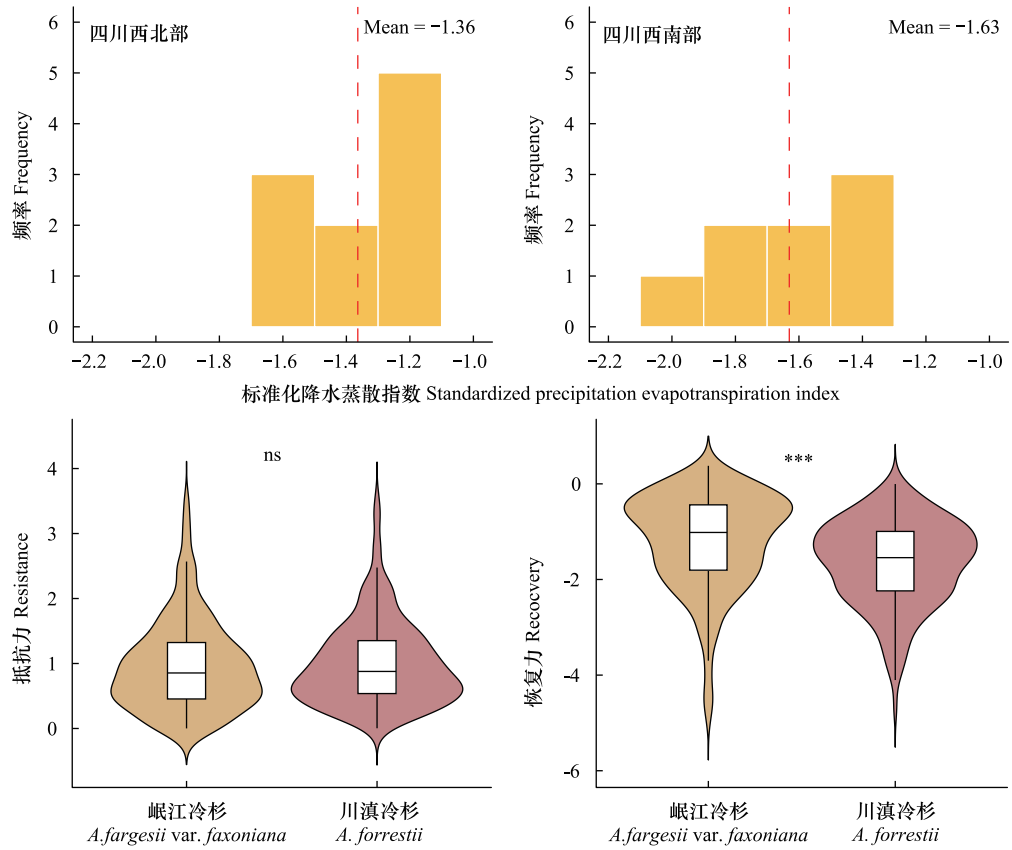

图 7 区域干旱事件的强度分布与树木的抵抗力与恢复力的比较

Fig.7 Regional drought intensity distribution and comparison of tree resistance and recovery

红色虚线表示各自区域在 1970—2010 年间所保留的干旱事件的 SPEI 平均值；ns $P>0.05$；*** $P<0.001$

径向生长还与生长季多个月份的降水和 SPEI 呈显著正相关($P<0.05$)，与天山、伯舒拉岭、梅里雪山等地的相关研究结果一致[47,69]。表明生长季的水分补充能够缓解由白天高温导致的水分胁迫，保证树木在当年生长季的生长[18]。

3.2 抗性—恢复权衡策略的干旱驱动机制

面对干旱，树木的抵抗力与恢复力可以体现在径向生长上，同样，树木的径向生长变化也调控着抗性—恢复的权衡关系。岷江冷杉和川滇冷杉的抵抗力相近($P>0.05$)，但川滇冷杉的恢复力相对较弱($P<0.001$)(图 7)。一方面，树木抵抗干旱时往往倾向于被动，其径向生长受限于生长季的大气水热条件。干旱胁迫的强度和持续时间是影响树木生长响应干旱事件的重要因素[70]，影响水分在木质部导管的运输以及水分和养分在土壤中的移动[71—72]。随干旱压力以及持续时间的增加，气孔关闭也无法完全阻止木质部压力的下降[7—8]，且持续干旱还会耗尽碳储备[73]，最终引起水力失效与碳饥饿，导致树木的径向生长受限[9—10]。例如，张鹏等[74]发现祁连山青海云杉(*Picea crassifolia*)的抵抗力随干旱强度的增加而下降。因此，面对更强的干旱却有相似的抵抗力，表明川滇冷杉的抵抗力实际上可能更强。另一方面，伴随水热条件的好转，径向生长的恢复往往是主动的。然而，恢复的快慢可能代表了不同的策略，因为树木不仅要使其径向生长从干旱中恢复至正常状态，还需通过调整适应性策略来优化其未来的生存能力[16,52]。例如，针叶树的恢复力通常弱于阔叶树[16,46,75]，这一现象反映了二者间的策略差异：快速恢复与补偿性生长虽能帮助树木在干旱后迅速占据生态位，但本质上可能是一种“短视策略”，通过透支资源、牺牲安全性换取短期收益[16]。相反，一些树木的恢复依赖其余部位的水分储备与碳汇积累作为干旱后优先恢复的重点，从而体现在径向生长上的恢复较少[16,76]。同时，木质部的脆弱性决定了植物的抗旱极限，敏感物种在干旱后依赖于形成新的木质部组织来逐步恢复水分运输能力，

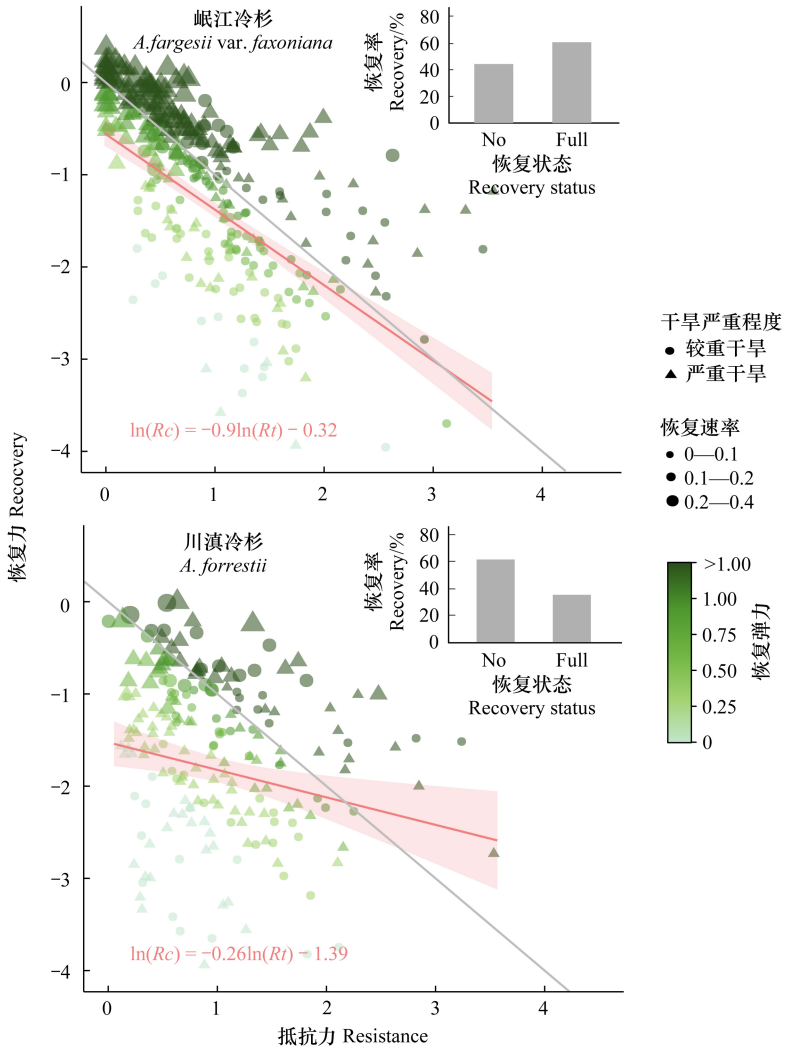

图 8　树木应对干旱时对抵抗力与恢复力的权衡

Fig.8　Trade-off between tree resistance and recovery in response to drought

灰色实线表示完全恢复弹力线;红色实线表示抵抗力和恢复力的线性回归关系,阴影区域表示 95%置信区间;*Rt*:抵抗力;*Rc*:恢复力;No:未完全恢复;Full:完全恢复;干旱严重程度的划分界限为对应区域所有筛选干旱事件的平均值

因此恢复较慢,但有利于后续的干旱适应能力[77]。上述恢复策略从两树种短期内的恢复状况以及长期的径向生长趋势中得以验证。

此外,生态系统难以同时具备高抵抗力和高恢复力,必须在两者之间取得平衡[20]。Schwarz 等[53]通过整合 66 项全球树轮研究的 716 组观测数据,涵盖温带至地中海气候区的 66 个树种,发现树木的干旱抵抗力与恢复力之间存在显著负相关关系(P<0.001),揭示了植物抗旱策略中内在的生理权衡机制。本研究中岷江冷杉和川滇冷杉抵抗力和恢复力的线性回归同样展示了这种关系(图 8)。欧洲温带森林的道格拉斯冷杉(*Pseudotsuga menziesii*)在经历干旱能够因水分恢复而迅速恢复部分生长,但在连续或强烈干旱的情况下,这种恢复能力受限[70];在我国秦岭,相比于更湿润的南坡,西部北坡油松(*Pinus tabuliformis*)的抵抗力和恢复力更弱[78],连年的干旱还削弱了华北地区蒙古栎(*Quercus mongolica*)的恢复力[79]。结合本研究两树种在不同干旱背景下的抗性—恢复权衡关系的差异(图 8),推测更严重的干旱可能会在一定程度上干扰抵抗力和恢复力之间的权衡关系,从而使其更加偏离完全恢复弹力线。尽管多数研究表明了树木在较严重的干旱中会降低抵抗力而提高恢复力,与本研究的结果一致,但这是高生态弹性的树木在面对可接受范围的干旱时,牺牲了一

定抵抗力后的权衡结果,这在裸子植物中尤为普遍[15,75],可能源于树木用于抵抗干旱和干旱后恢复时对已有资源分配的生理限制[11]。

4 结论

川西亚高山岷江冷杉与川滇冷杉径向生长对大气水热变化的响应表明冬季(上年 10 月—当年 2 月)温度和生长季(当年 5 月—9 月)水热条件共同驱动了树木的径向生长。在不同干旱背景下(平均 SPEI = -1.36 vs. -1.63),两树种抗性-恢复权衡关系的显著差异(k = -0.9 vs. k = -0.26)提示了干旱事件的强度与持续时间可能是影响树木到达完全恢复弹力线的重要因素。此外,岷江冷杉的“低抗性-高恢复”和川滇冷杉的“高抗性-低恢复”策略反映了它们在不同干旱胁迫下的资源分配权衡。本研究揭示了川西两种冷杉基于干旱胁迫的抗性-恢复权衡机制与适应策略分化,为高海拔森林适应性管理提供更精准的理论支撑。

参考文献(References):

[1] Chen L Z, Brun P, Buri P, Fatichi S, Gessler A, McCarthy M J, Pellicciotti F, Stocker B, Karger D N. Global increase in the occurrence and impact of multiyear droughts. Science, 2025, 387(6731): 278-284.

[2] Xu C Y, Liu H Y, Ciais P, Hartmann H, Camarero J J, Wu X C, Hammond W M, Allen C D, Chen F H. Enhanced drought exposure increasingly threatens more forests than observed. Earth's Future, 2024, 12(1): e2023EF003705.

[3] Wang X N, Xu T R, Xu C X, Liu H Y, Chen Z J, Li Z S, Li X M, Wu X C. Enhanced growth resistance but no decline in growth resilience under long-term extreme droughts. Global Change Biology, 2024, 30(1): e17038.

[4] 方克艳, 陈秋艳, 刘昶智, 曹春福, 陈亚君, 周非飞. 树木年代学的研究进展. 应用生态学报, 2014, 25(7): 1879-1888.

[5] Anderson-Teixeira K J, Herrmann V, Rollinson C R, Gonzalez B, Gonzalez-Akre E B, Pederson N, Alexander M R, Allen C D, Alfaro-Sánchez R, Awada T, Baltzer J L, Baker P J, Birch J D, Bunyavejchewin S, Cherubini P, Davies S J, Dow C, Helcoski R, Kašpar J, Lutz J A, Margolis E Q, Maxwell J T, McMahon S M, Piponiot C, Russo S E, Šamonil P, Sniderhan A E, Tepley A J, Vašíčková I, Vlam M, Zuidema P A. Joint effects of climate, tree size, and year on annual tree growth derived from tree-ring records of ten globally distributed forests. Global Change Biology, 2022, 28(1): 245-266.

[6] IPCC. Summary for policymakers. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel On Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 2021.

[7] 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.

[8] Puchi P F, Camarero J J, Battipaglia G, Carrer M. Retrospective analysis of wood anatomical traits and tree-ring isotopes suggests site-specific mechanisms triggering *Araucaria araucana* drought-induced dieback. Global Change Biology, 2021, 27(24): 6394-6408.

[9] 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 The New Phytologist, 2008, 178(4): 719-739.

[10] 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.

[11] Chapin F. The ecology and economics of storage in plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 1990, 21: 423-447.

[12] 吴祥定. 树木年轮与气候变化. 北京: 气象出版社, 1990.

[13] 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.

[14] Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 1-23.

[15] Gazol A, Camarero J J, Vicente-Serrano S M, Sánchez-Salguero R, Gutiérrez E, de Luis M, Sangüesa-Barreda G, Novak K, Rozas V, Tíscar P A, Linares J C, Martín-Hernández N, Del Castillo E M, Ribas M, García-González I, Silla F, Camisón A, Génova M, Olano J M, Longares L A, Hevia A, Tomás-Burguera M, Galván J D. Forest resilience to drought varies across biomes. Global Change Biology, 2018, 24(5): 2143-2158.

[16] Gessler A, Bottero A, Marshall J, Arend M. The way back: recovery of trees from drought and its implication for acclimation. The New Phytologist, 2020, 228(6): 1704-1709.

[17] Fang O Y, Zhang Q B. Tree resilience to drought increases in the Tibetan Plateau. Global Change Biology, 2019, 25(1): 245-253.

[18] 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: 118968.
[19] Li X Y, Piao S L, Wang K, Wang X H, Wang T, Ciais P, Chen A P, Lian X, Peng S S, Peñuelas J. Temporal trade-off between gymnosperm resistance and resilience increases forest sensitivity to extreme drought. Nature Ecology & Evolution, 2020, 4(8): 1075-1083.
[20] Lauer D A, McGuire J L. Africa′s ecosystems exhibit a tradeoff between resistance and stability following disturbances. Environmental Research Letters, 2023, 18(7): 074029.
[21] Li J B, Shi J F, Zhang D D, Yang B, Fang K Y, Yue P H. Moisture increase in response to high-altitude warming evidenced by tree-rings on the southeastern Tibetan Plateau. Climate Dynamics, 2017, 48(1): 649-660.
[22] Mu Y M, Fang O Y, Lyu L X. Nighttime warming alleviates the incidence of juniper forest growth decline on the Tibetan Plateau. Science of The Total Environment, 2021, 782: 146924.
[23] Immerzeel W W, van Beek L P H, Bierkens M F P. Climate change will affect the Asian water towers. Science, 2010, 328(5984): 1382-1385.
[24] Liu Y, Song H M, An Z S, Li Q, Leavitt S W, Büntgen U, Cai Q F, Liu R S, Fang C X, Sun C F, Treydte K, Ren M, Mo L D, Song Y, Cai W J, Zhang Q, Zhou W J, Bräuning A, Grießinger J, Chen D L, Linderholm H W, Sinha A, Cheng H, Wang L, Lei Y, Sun J Y, Gong W, Li X X, Cui L L, Ning L, Wan L F, Crowther T W, Zohner C M. Recent centennial drought on the Tibetan Plateau is outstanding within the past 3500 years. Nature Communications, 2025, 16(1): 1311.
[25] Gou X H, Chen F H, Jacoby G, Cook E, Yang M X, Peng J F, Zhang Y. Rapid tree growth with respect to the last 400 years in response to climate warming, northeastern Tibetan Plateau. International Journal of Climatology, 2007, 27(11): 1497-1503.
[26] Zhang R B, Yuan Y J, Wei W S, Gou X H, Yu S L, Shang H M, Chen F, Zhang T W, Qin L. Dendroclimatic reconstruction of autumn-winter mean minimum temperature in the eastern Tibetan Plateau since 1600 AD. Dendrochronologia, 2015, 33: 1-7.
[27] 郭明明, 张远东, 王晓春, 黄泉, 杨素香, 刘世荣. 升温突变对川西马尔康树木生长的影响. 生态学报, 2015, 35(22): 7464-7474.
[28] Zhang Y D, Guo M M, Wang X C, Gu F X, Liu S R. Divergent tree growth response to recent climate warming of*Abies faxoniana*at alpine treelines in east edge of Tibetan Plateau. Ecological Research, 2018, 33(2): 303-311.
[29] 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.
[30] 郭明明, 张远东, 王晓春, 刘世荣. 川西米亚罗林区主要树木生长对气候响应的差异. 应用生态学报, 2015, 26(8): 2237-2243.
[31] 郭滨德, 王晓春, 张远东. 阈值温度和积温对川西高原林线岷江冷杉径向生长的影响. 生态学报, 2019, 39(3): 895-904.
[32] 张萌, 石松林, 石春明, 白海, 李宗善, 彭培好. 川西高原 4 种典型针叶树径向生长对气候因子的响应. 生态学杂志, 2021, 40(7): 1947-1957.
[33] 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.
[34] 徐宁, 王晓春, 张远东, 刘世荣. 川西米亚罗林区不同海拔岷江冷杉生长对气候变化的响应. 生态学报, 2013, 33(12): 3742-3751.
[35] 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.
[36] 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.
[37] Holmes R L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. Tree-ring Bulletin. 1983, 43(1), 69-78.
[38] Cook E R, Briffa K, Shiyatov S G, Mazepa V S. Tree-ring standardization and growth-trend estimation. // Cook E R, Kairiukstis L A (Eds.). Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1990: 105-123.
[39] 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: 6916.
[40] 彭守璋. 中国 1km 分辨率逐月平均气温数据集(1901—2023). 北京: 国家青藏高原数据中心, 2019.
[41] 彭守璋. 中国 1km 分辨率月最高温度数据集(1901—2023). 北京: 国家青藏高原数据中心, 2020.
[42] 彭守璋. 中国 1km 分辨率月最低温度数据集(1901—2023). 北京: 国家青藏高原数据中心, 2020.
[43] 彭守璋. 中国 1km 分辨率逐月降水量数据集(1901—2023). 北京: 国家青藏高原数据中心, 2020.
[44] Harris I, Osborn T J, Jones P, Lister D. Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset. Scientific Data, 2020, 7: 109.
[45] Beguería S, Vicente Serrano S M. SPEIbase v.2.3. Zaragoza(ES): Digital.CSIC, 2014.
[46] Li J T, Xie Y Y, Camarero J J, Gazol A, González de Andrés E, Ying L X, Shen Z H. Optimistic growth of marginal region plantations under climate warming: Assessing divergent drought resilience. Global Change Biology, 2024, 30(8): e17459.
[47] Zheng J C, Lyu L X, Zhong Y, Yang J, Qiu H Y, Zhang Q B. Linking individualistic growth stability of trees to the complexity of understorey layers. Journal of Ecology, 2025, 113(1): 112-125.
[48] Körner C, Möhl P, Hiltbrunner E. Four ways to define the growing season. Ecology Letters, 2023, 26(8): 1277-1292.
[49] 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.
[50] Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezemer T M, Bonin C, Bruelheide H, de Luca E, Ebeling A, Griffin J N, Guo Q F, Hautier Y, Hector A, Jentsch A, Kreyling J, Lanta V, Manning P, Meyer S T, Mori A S, Naeem S, Niklaus P A, Polley H W, Reich P B, Roscher C, Seabloom E W, Smith M D, Thakur M P, Tilman D, Tracy B F, van der Putten W H, van Ruijven J, Weigelt A, Weisser

W W, Wilsey B, Eisenhauer N. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. Nature, 2015, 526(7574): 574-577.

[51] Bai Y H, Tang Z Y. Enhanced effects of species richness on resistance and resilience of global tree growth to prolonged drought. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2024, 121(39): e2410467121.

[52] Ingrisch J, Bahn M. Towards a comparable quantification of resilience. Trends in Ecology & Evolution, 2018, 33(4): 251-259.

[53] Schwarz J, Skiadaresis G, Kohler M, Kunz J, Schnabel F, Vitali V, Bauhus J. Quantifying growth responses of trees to drought—a critique of commonly used resilience indices and recommendations for future studies. Current Forestry Reports, 2020, 6(3): 185-200.

[54] 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 Applied Meteorology, 1984, 23(2): 201-213.

[55] 于健, 陈佳佳, 周光, 刘国华, 王永平, 李俊清, 刘琪璟. 横断山脉中部川滇冷杉和丽江云杉径向生长对气象因子的响应. 林业科学, 2020, 56(12): 28-38.

[56] 刘泽, 李君, 石松林, 杨睿, 罗雯文, 马熠霖, 别小娟, 王国严. 四川亚丁自然保护区不同林线树种径向生长对气候变化的响应. 应用生态学报, 2024, 35(5): 1177-1186.

[57] 赵志江, 郭文霞, 康东伟, 崔莉, 赵联军, 李俊清. 川西亚高山岷江冷杉和紫果云杉径向生长对气候因子的响应. 林业科学, 2019, 55(7): 1-16.

[58] Körner C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. Oecologia, 1998, 115(4): 445-459.

[59] Zweifel R, Sterck F, Braun S, Buchmann N, Eugster W, Gessler A, Häni M, Peters R L, Walthert L, Wilhelm M, Ziemińska K, Etzold S. Why trees grow at night. New Phytologist, 2021, 231(6): 2174-2185.

[60] Nilsson O. Winter dormancy in trees. Current Biology, 2022, 32(12): R630-R634.

[61] Jiang P, Liu H Y, Wu X C, Wang H Y. Tree-ring-based SPEI reconstruction in central Tianshan Mountains of China since A.D. 1820 and links to westerly circulation. International Journal of Climatology, 2017, 37(6): 2863-2872.

[62] Fan Z X, Bräuning A, Cao K F, Zhu S D. Growth-climate responses of high-elevation conifers in the central Hengduan Mountains, southwestern China. Forest Ecology and Management, 2009, 258(3): 306-313.

[63] Vitasse Y, Lenz A, Körner C. The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 541.

[64] 李宗善, 刘国华, 张齐兵, 胡婵娟, 罗淑政, 刘兴良, 何飞. 利用树木年轮宽度资料重建川西卧龙地区过去 159 年夏季温度的变化. 植物生态学报, 2010, 34(6): 628-641.

[65] Fritts H C. Tree rings and climate. Academic Press, 1976.

[66] 邵雪梅, 范金梅. 树轮宽资料所指示的川西过去气候变化. 第四纪研究, 1999, 19(1): 81-89.

[67] Pregitzer K S, King J S, Burton A J, Brown S E. Responses of tree fine roots to temperature. New Phytologist, 2000, 147(1): 105-115.

[68] Qiao Y X, Gu H S, Xu H F, Ma Q M, Zhang X, Yan Q, Gao J, Yang Y C, Rossi S, Smith N G, Liu J Q, Chen L. Accelerating effects of growing-season warming on tree seasonal activities are progressively disappearing. Current Biology, 2023, 33(17): 3625-3633.e3.

[69] 周小东, 常顺利, 王冠正, 孙雪娇, 张毓涛, 李翔. 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.

[70] Guisset C, Dendoncker M, Vincke C, Ponette Q. Drought timing, intensity, and consecutiveness have more influence on Douglas fir growth response than site conditions and stand density in European temperate climate. Forest Ecology and Management, 2024, 569: 122177.

[71] Hevia A, Sánchez-Salguero R, Camarero J J, Querejeta J I, Sangüesa-Barreda G, Gazol A. Long-term nutrient imbalances linked to drought-triggered forest dieback. Science of The Total Environment, 2019, 690: 1254-1267.

[72] Mira E, Cochard H, Evette A, Dulormne M. Growth, xylem vulnerability to cavitation and leaf cell response to dehydration in tree seedlings of the Caribbean dry forest. Forests, 2023, 14(4): 697.

[73] Martínez-Sancho E, Treydte K, Lehmann M M, Rigling A, Fonti P. Drought impacts on tree carbon sequestration and water use-evidence from intra-annual tree-ring characteristics. New Phytologist, 2022, 236(1): 58-70.

[74] 张鹏, 焦亮, 薛儒鸿, 魏梦圆, 杜达石, 吴璇, 王旭鸽, 李倩. 干旱强度影响祁连山西段不同海拔青海云杉的生长恢复. 植物生态学报, 2024, 48(8): 977-987.

[75] Vitasse Y, Bottero A, Cailleret M, Bigler C, Fonti P, Gessler A, Lévesque M, Rohner B, Weber P, Rigling A, Wohlgemuth T. Contrasting resistance and resilience to extreme drought and late spring frost in five major European tree species. Global Change Biology, 2019, 25(11): 3781-3792.

[76] Hagedorn F, Joseph J, Peter M, Luster J, Pritsch K, Geppert U, Kerner R, Molinier V, Egli S, Schaub M, Liu J F, Li M H, Sever K, Weiler M, Siegwolf R T W, Gessler A, Arend M. Recovery of trees from drought depends on belowground sink control. Nature Plants, 2016, 2: 16111.

[77] Brodribb T J, Bowman D J M S, Nichols S, Delzon S, Burlett R. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. New Phytologist, 2010, 188(2): 533-542.

[78] 杨锰如, 张茗珊, 张凌楠, 路强强, 洪艺雪, 刘晓宏. 秦岭中西部油松径向生长对气候因子的响应差异研究. 生态学报, 2022, 42(4): 1474-1486.

[79] Lv P C, Rademacher T, Huang X R, Zhang B Y, Zhang X L. Prolonged drought duration, not intensity, reduces growth recovery and prevents compensatory growth of oak trees. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 326: 109183.