

# 树木年轮揭示的东灵山主要树种间 干旱耐受性差异

肖健宇<sup>1,2</sup> 张文艳<sup>1,2</sup> 牟玉梅<sup>1,2</sup> 吕利新<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室,北京 100093; <sup>2</sup>中国科学院大学,北京 100049)

**摘要** 近年来北京地区的森林随极端干旱加剧表现出脆弱性特征,为了解气候变化下不同树种的干旱耐受性,选择北京东灵山森林内3个乔木树种(华北落叶松、油松和辽东栎),利用树木年轮生态学方法分析了径向生长与气候的关系,以及对极端干旱事件的抵抗力和弹性。结果表明:华北落叶松和油松与5—6月气温呈显著负相关,辽东栎与5月气温呈显著负相关;华北落叶松与6月降水量、5—6月和8—9月相对湿度呈显著正相关,油松与6—8月降水量和相对湿度呈显著正相关,辽东栎与2月和5月降水量、5月相对湿度呈显著正相关;所有树种均与当年5—7月标准化降水蒸散指数(SPEI)呈显著正相关。华北落叶松是干旱耐受性最弱的树种,径向生长在所选极端干旱事件中(1994年、2001—2002年和2007年)下降幅度最大(46.6%~69.6%),抵抗力(0.534、0.304、0.530)和弹性(0.686、0.570、0.753)显著低于辽东栎和油松,辽东栎在2007年抵抗力显著高于油松,弹性无显著差异。生长季持续的高温或降水减少引起的极端干旱是树木径向生长下降的主要原因,树种间各异的生理生态策略是干旱耐受性差异的可能原因。研究结果可为未来造林树种选择和森林管护措施制定提供新依据,以在气候压力持续增加背景下维持森林生态系统功能和服务。

**关键词** 气候变化; 极端干旱; 树木年轮生态学; 抵抗力; 弹性

**Differences of drought tolerance of the main tree species in Dongling Mountain, Beijing, China as indicated by tree rings.** XIAO Jian-yu<sup>1,2</sup>, ZHANG Wen-yan<sup>1,2</sup>, MOU Yu-mei<sup>1,2</sup>, LYU Li-xin<sup>1\*</sup> (<sup>1</sup>State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

**Abstract:** Forests in Beijing exhibit vulnerability to increasing stress of extreme drought in recent years. To investigate the drought tolerance of different tree species, we chose three tree species (*Larix principis-rupprechtii*, *Pinus tabulaeformis*, and *Quercus wutaishanica*) from the forest of Dongling Mountain in Beijing and used dendroecological method to analyze the relationship between radial growth and climate, as well as their resistance and resilience to extreme drought events. Our results showed that the radial growth of *L. principis-rupprechtii* and *P. tabulaeformis* was significantly negatively correlated with monthly mean temperature from May to June, but that of *Q. wutaishanica* was significantly negatively correlated with monthly mean temperature only in May. The radial growth of *L. principis-rupprechtii* was significantly positively correlated with monthly mean precipitation in June, monthly mean relative humidity from May to June and August to September. The radial growth of *P. tabulaeformis* was significantly positively correlated with monthly mean precipitation and monthly mean relative humidity from June to August. The radial growth of *Q. wutaishanica* was significantly positively correlated with monthly mean precipitation in February and May, and monthly mean relative humidity in May. The radial growth of all the three species was significantly positively correlated with monthly mean SPEI (standardized precipitation evapotranspiration index) from May

本文由国家自然科学基金项目(31870460 A1771060)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31870460, 41771060).

2020-11-04 Received, 2021-03-13 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lixinb@ibcas.ac.cn

to July. *L. principis-rupprechtii* was least drought tolerant, as indicated by the greatest growth reduction (46.6%–69.6%), lowest resistance (0.534, 0.304, 0.530) and resilience (0.686, 0.570, 0.753) during the three extreme drought events occurred in the 1994, 2001–2002, and 2007. In contrast, tree growth of *Q. wutaishanica* showed the highest drought resistance in 2007, whereas no significant differences were observed between other two species. Extreme drought events caused by continuous high temperature and reduced precipitation during the growing season accounted for the reduction in tree radial growth. The various physiological and ecological strategies of tree species were the possible reasons for the difference in drought tolerance. Our results could provide a basis for the selection of suitable afforestation tree species and the formulation of forest protection measures to maintain forest ecosystem functions and services under the background of undergoing climate change.

**Key words:** climate change; extreme drought; dendroecology; resistance; resilience.

华北地区气温预计未来几十年持续上升,极端干旱事件频率和强度也将随之增加<sup>[1]</sup>,森林由于高需水量和树木的生理特性成为最脆弱的生态系统类型之一。极端干旱伴随的高温 and 干旱直接通过“水力破坏”和“碳饥饿”途径导致木质部栓塞、气孔关闭和光合作用降低等限制森林树木生长,或者间接增加病虫害和病原体来降低森林生产力,影响森林生态系统功能和碳平衡<sup>[2]</sup>。这些负面影响可对经济树种造成危害,森林经营需考虑气候压力增加背景下树种水平的耐旱性或极端气候的适应能力。

树木抵抗和适应极端干旱胁迫的能力来源于各种生理生态策略,如叶面积控制、气孔调节、生物量的分配等<sup>[3]</sup>。这些策略使得一些树种在极端干旱事件中具有一定抵抗能力,干旱事件过去后气候条件适宜时树木就会快速恢复生长,表现出明显的干旱耐受性<sup>[4]</sup>。东灵山位于北京市门头沟区清水镇,主要森林类型包括暖温带落叶阔叶林和针阔混交林,华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)和辽东栎(*Quercus wutaishanica*)等树种生长于此,近期该地森林在气候暖干化趋势下表现出脆弱性特征,树木总体死亡率增加,森林生产力下降<sup>[5]</sup>,这与基于生物观测资料预测未来气候变化情景下森林生态系统生物量增加的研究结果相悖<sup>[6–7]</sup>,尚不清楚是模拟忽略了极端干旱对森林树木生长的抑制作用,或是该地森林中某些耐受性差的树种特别易受干旱影响。树种间干旱耐受性差异会间接推动树种的分布格局变化,该区森林以次生植被和人工林为主,树种丰度和景观破碎化程度高<sup>[8]</sup>。未来极端干旱事件持续增多背景下,易感树种面临替代风险大,了解东灵山不同树种间的干旱耐受性有助于评估物种分布和植被动态,为营林规划和森林保护提供重要依据。

不同树种的耐旱能力主要取决于木质部组织的水力结构,干旱条件下空化引起的栓塞会抑制木质部的导水率,降低水分从树根至叶片的运输能力<sup>[9]</sup>。虽然直接评估抗栓塞性来获知抗旱性具有挑战,但是通过树木年轮生态学方法获得的径向生长能作为评估干旱耐受性的可靠指标<sup>[10]</sup>。树木径向生长对极端干旱的响应以抵抗力、弹性等耐受性成分来评估,抵抗力和弹性的变化体现了树木对干旱事件的应对能力,是评价树木生存及其适应气候变化的关键指标<sup>[11–12]</sup>。本研究依托北京东灵山森林中3个主要树种华北落叶松、油松和辽东栎的树木年轮宽度数据,分析了各树种径向生长与气候因子的关系及其对极端干旱的响应规律,揭示了不同树种对气候因子的响应特征,并比较各树种在干旱事件中的耐受性差异。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

本研究区位于北京市门头沟区的东灵山(40°00′–40°02′N, 115°26′–115°30′E),平均海拔1100 m,属暖温带大陆性季风气候,四季分明,冬季寒冷干燥、夏季温暖湿润,年平均气温(5.0±0.45)℃,年平均降水量(567.6±119.8) mm,降水主要集中在夏季<sup>[6–7]</sup>。东灵山的地带性植被为暖温带落叶阔叶林,原生植被因人为干扰已消失殆尽,现存植被只有人工针叶林和天然次生林,人工针叶林以油松、华北落叶松为主,辽东栎作为研究区顶极植被类型的优势树种,组建了天然次生林的代表林型,辽东栎林内还生长棘皮桦(*Betula dahurica*)、五角枫(*Acer pictum* subsp. *mono*)、蒙椴(*Tilia mongolica*)等树种,其他次生林包括白桦(*Betula platyphylla*)林和山杨(*Populus davidiana*)林等<sup>[8]</sup>。

### 1.2 样品采集和年表建立

基于研究目的和树种在群落中的优势地位,选择华北落叶松、油松和辽东栎 3 个乔木树种作为研究对象。采样点(图 1)位于北京市门头沟区东灵山小龙门国家森林公园附近的森林中,取样对象为成熟且分布相对稀疏的健康树木。2019 年 8 月,使用直径为 5.15 mm 的生长锥在树木胸高处(1.3 m)钻取树木年轮样品。每棵立木采集 1 个树芯,3 个树种共收集了 173 个树芯样品。待树芯样品自然风干后,在年轮实验室内依次用 240、320、400 和 600 目的磨砂纸打磨抛光,采用骨架图法分别对研究树种的样芯进行交叉定年以鉴别出伪年轮和缺轮,确定样品上每个年轮都准确对应实际的生长年份,然后使用精度为 0.001 mm 的 LINTAB 测量仪逐年测量每个年轮的宽度,最后利用 COFECHA 程序对测量和定年结果进行检验和校准。轮宽序列包含与树龄相关的生长趋势和个体间竞争等导致的非气候信号,去趋势处理可凸显树木年轮的年际变化和减少非气候噪声。样条函数法是一种应用广泛的去趋势方法,它无需假定树木生长趋势的变化形式,以连续光滑插值对具有持续性生长及种间竞争产生非同步扰动的树木进行生长趋势拟合,适用于研究区的半湿润气候<sup>[13]</sup>。本研究采用 1/2 年龄作为步长的样条函数法对每棵树芯进行了去趋势处理,按照标准树木年轮学方法使用 R 语言的 dplR 包为每个树种建立了年表<sup>[14]</sup>。

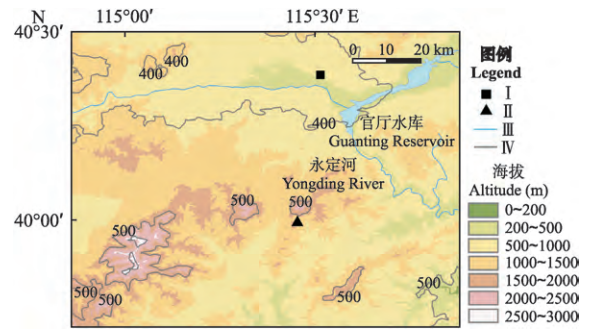


图 1 采样点和气象站位置  
Fig.1 Locations of the sampling site and weather station.

I: 气象站 Weather station; II: 采样点 Sampling site; III: 河流 River; IV: 降水等值线 Precipitation contour.

### 1.3 气候资料 and 统计分析

本次研究选择中国国家气象信息中心(<http://data.cma.cn/>)距离采样点最近的气象站怀来县气象局(40°25' N, 115°30' E)的数据,选择的气候因子有月总降水量、月平均相对湿度、月平均气温。1970—2018 年间的气象序列显示,该地气候以每十年增加 0.31 °C 的速率变暖( $P < 0.01$ ),年降水量和相对湿度则无显著变化趋势(图 2)。标准化降水蒸散指数(SPEI)可按月汇总以研究短期至长期干旱,评估干旱对温带树木生长的影响时主要关注季节周期内的干旱<sup>[12]</sup>。本研究根据气象站内的降水量和温度数据使用 R 语言的 SPEI 包计算了时间尺度为 3 个月的 SPEI。3 个树种年表的最大公共时段(1982—2018 年)内树木径向生长与前一年 10 月至当年

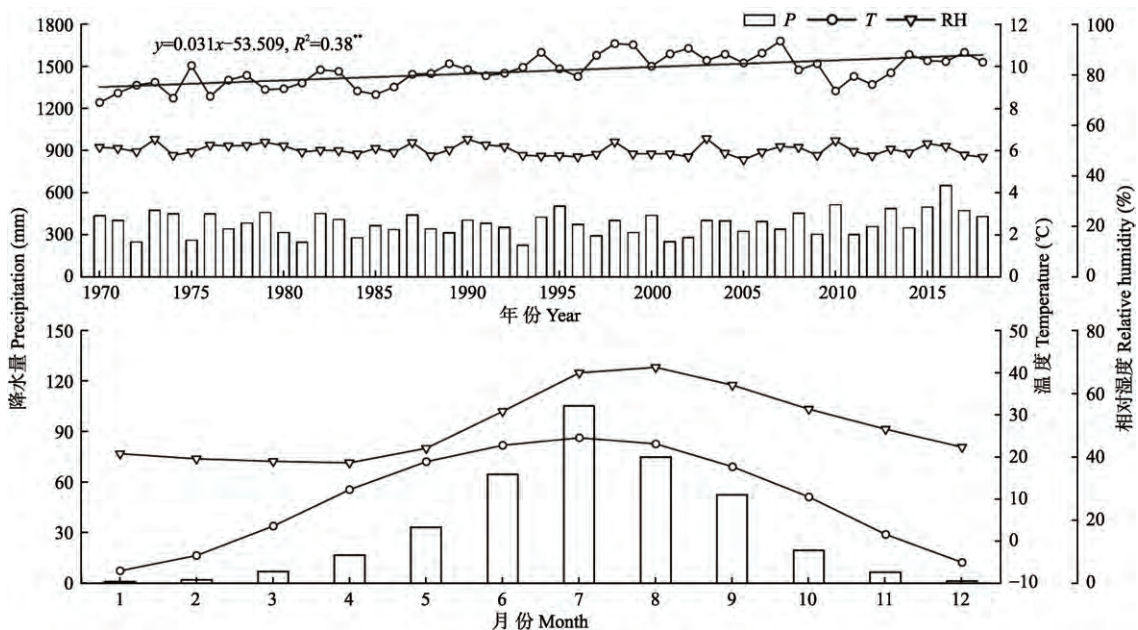


图 2 怀来气象站 1970—2018 年气象资料

Fig.2 Meteorological data of Huailai meteorological station from 1970 to 2018.

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ . P: 降水量 Precipitation; T: 温度 Temperature; RH: 相对湿度 Relative humidity. 下同 The same below.

9 月气候因子及 SPEI 之间的关系由 Pearson 相关分析进行检验。

#### 1.4 树木径向生长对极端干旱事件的响应分析

为了比较东灵山地区不同树种径向生长对干旱胁迫的响应,使用 Lloret 等<sup>[11]</sup>提出的公式量化了干旱耐性成分抵抗力(resistance,  $R_s$ )和弹性(resilience,  $R_1$ ):  $R_s = D_r / PreD_r$ ;  $R_1 = PostD_r / PreD_r$ 。其中,  $PreD_r$ 和  $PostD_r$ 分别为树木在干旱事件发生前后 4 年的树轮宽度平均值,  $D_r$ 为干旱年内的树轮宽度。抵抗力量化了树木在干旱年( $D_r$ )中相对于干旱年前( $PreD_r$ )生长抑制的强度,表征树木抵抗干旱胁迫的能力<sup>[10]</sup>。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 代表树木在干旱事件期间生长下降。弹性被定义为干旱年后树木生长( $PostD_r$ )和干旱年前( $PreD_r$ )的比率,反映树木恢复至干扰前水平的能力<sup>[11]</sup>。弹性为 1 时表示树木能完全达到干旱前生长水平,小于 1 表示干旱事件后恢复能力较低,径向生长下降。综合考虑树木经历干旱后的“遗留效应”和邻近干旱事件干扰或生长异常的影响<sup>[15]</sup>,本研究将干旱前后的参考期长度定为 4 年。使用 R 语言程序中的 PointRes 包计算出不同树种在干旱事件中的抵抗力和弹性<sup>[16]</sup>,再通过 Tukey 事后检验法分别比较它们在树种之间的差异。

## 2 结果与分析

### 2.1 树轮样本的年表统计特征

经过对树轮样本的交叉定年、精密测量和检验校正,共 173 条年龄准确的树轮序列可供分析。各树种年表统计特征见表 1,年表见图 3,华北落叶松年表长

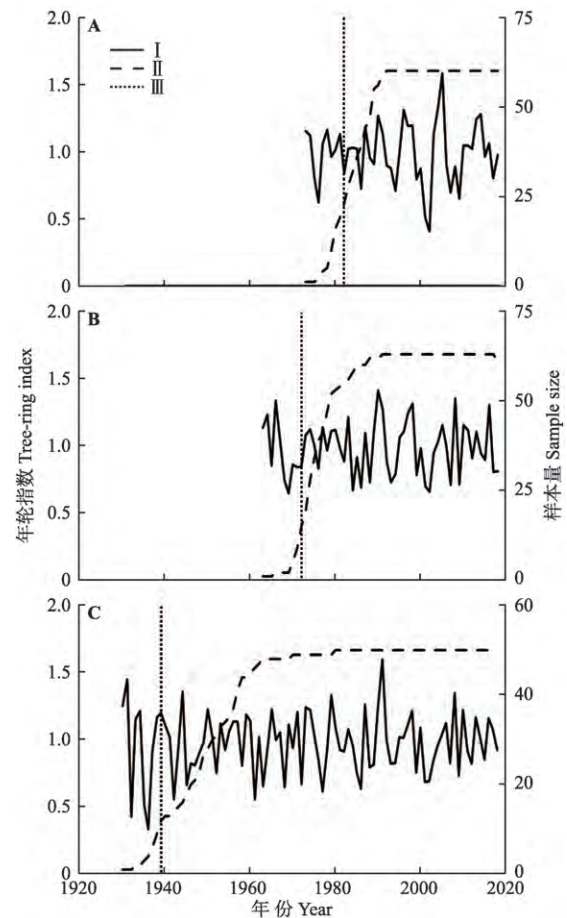


图 3 研究区 3 个树种的年轮宽度标准年表

Fig.3 Standard ring width chronology of three tree species.

A: 华北落叶松 *Larix principis-rupprechtii*; B: 油松 *Pinus tabuliformis*; C: 辽东栎 *Quercus wutaishanica*. 下同 The same below. I: 标准年表 Standard chronology; II: 样本量 Sample size; III: 子样本信号强度 >85% 起始年 Year since sub-sample signal strength >85%.

度为 46 年(1973—2018 年),油松为 56 年(1963—2018 年),辽东栎为 89 年(1930—2018 年)。

根据气象站记录数据的时间长度和各物种子样

表 1 各树种标准年表的统计特征

Table 1 Statistic characteristics of standard tree-ring chronologies of three tree species

统计特征 Statistic characteristics	华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i>	油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>
树木数量 Number of trees	60	64	49
有效树芯数 Number of cores	60	64	49
平均年龄 Average age	35	43	70
年表长度 Chronology length	1973—2018	1963—2018	1930—2018
子样本信号强度>85%起始年 Year since SSS (Sub-sample signal strength) >85%	1982	1972	1939
公共时间段 Common interval	1982—2018	1982—2018	1982—2018
平均敏感度 Mean sensitivity	0.26	0.19	0.38
标准差 Standard deviation	0.24	0.25	0.23
序列间平均相关系数 Series intercorrelation	0.55	0.61	0.69
一阶自相关系数 First order autocorrelation	0.21	0.06	0.17
信噪比 Signal-to-noise ratio	45.50	50.75	46.14
群体表达信号 Expressed population signal	0.98	0.98	0.98



本信号强度大于 85% 的起始年份, 1982—2018 年作为进一步分析 3 个树种的公共时间段。各树种年表的信噪比较高、群体表达信号均大于 0.85 表示所有年表质量高, 包含丰富的环境信息。较高的序列间平均相关系数 (0.55~0.69) 说明各树种树轮序列之间相关性高并表达了共同的气候信号。油松的平均敏感度 (0.19) 低于其他 2 个树种 (0.26~0.38), 径向生长年际变化相对较小。华北落叶松的一阶自相关系数 (0.21) 高于辽东栎 (0.17) 和油松 (0.06), 说明华北落叶松径向生长更容易受到前一年气候条件的影响。

### 2.2 树木年表与气候因子的关系

根据各树种标准年表与气象因子响应分析 (图 4) 华北落叶松与当年 6 月的降水量呈显著正相关 ( $r=0.47$ ), 与当年 5—6 月和 8—9 月的相对湿度呈显著正相关 ( $r=0.33\sim 0.46$ ); 油松与当年 6—8 月的降水量 ( $r=0.34\sim 0.53$ ) 以及 6—8 月的相对湿度 ( $r=0.32\sim 0.41$ ) 呈显著正相关, 辽东栎与当年 2 月和 5 月降水量 ( $r=0.32\sim 0.38$ )、5 月相对湿度 ( $r=0.34$ ) 呈显著正相关。

华北落叶松与当年 1—2 月 ( $r=-0.43\sim -0.41$ ) 和 5—6 月 ( $r=-0.74\sim -0.44$ ) 的平均气温呈显著

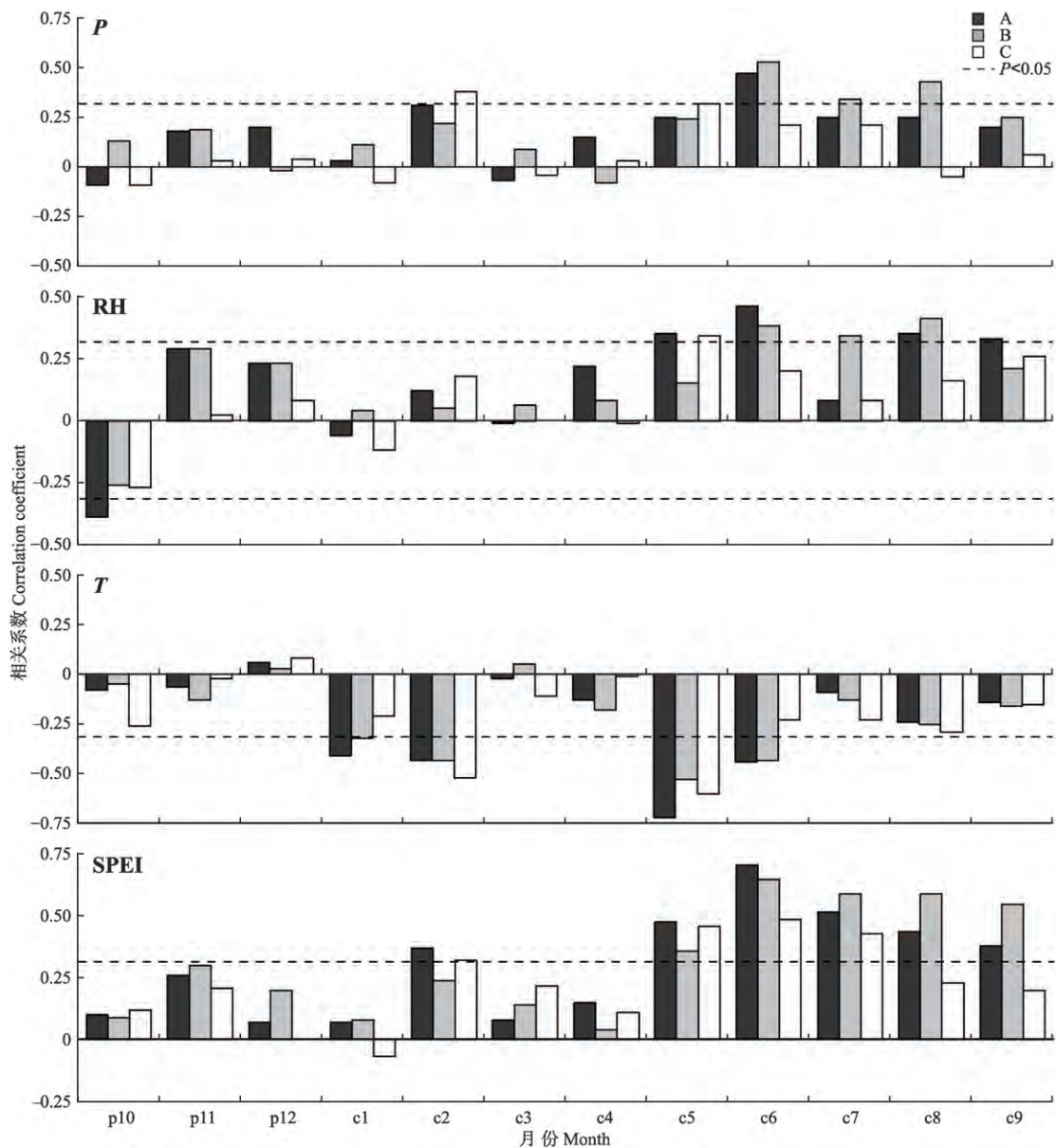


图 4 不同树种的标准年表与气候因子及标准化降水蒸散指数 (SPEI) 的相关系数

Fig.4 Correlation coefficients between standard chronology of different tree species with climate factors and standardized precipitation evapotranspiration index (SPEI).

p: 上一年 Previous year; c: 当年 Current year.

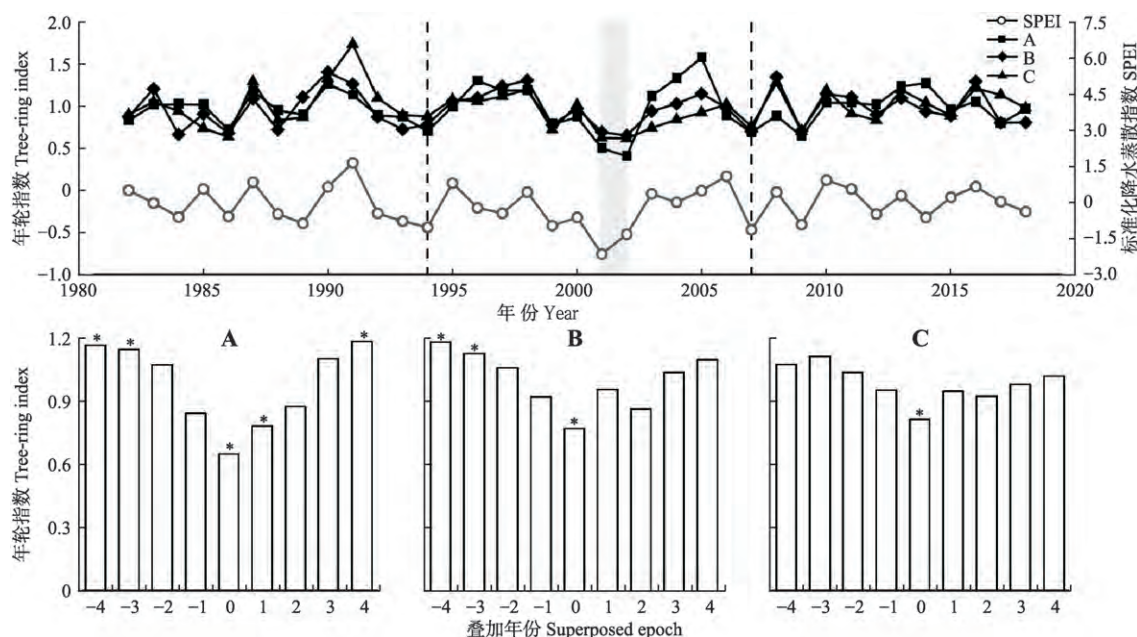


图5 干旱事件挑选及不同树种径向生长的叠加年份分析

**Fig.5** Selection of drought events and superposed epoch analysis of radial growth of different tree species.

0 表示干旱年, - 和 + 分别表示干旱事件前后的年份 0 represented the drought year, and - and + represented the years before and after the drought event, respectively.

负相关。油松分别与当年 1—2 月 ( $r = -0.43 \sim -0.32$ ) 和 5—6 月 ( $r = -0.53 \sim -0.43$ ) 的平均气温呈显著负相关。辽东栎仅与当年 2 月和 5 月 ( $r = -0.60 \sim -0.52$ ) 平均气温呈显著负相关。

研究树种均受生长季前期高温的限制, 生长季的湿润条件可促进华北落叶松和油松生长, 而辽东栎的径向生长主要得益于生长季前期的降水。从树木年表与 SPEI 的关系可知 3 个树种均与该区域当年 5—7 月的 SPEI 呈显著正相关 ( $r = 0.36 \sim 0.71$ )。

### 2.3 树木径向生长在极端干旱事件中的响应规律

依据干旱指数和树轮指数序列综合挑选极端干旱年(图5), 基于当年 5—7 月 SPEI 均值选出一些干旱年份, 再检查所有树种是否在干旱年份内均发生显著的生长下降<sup>[17]</sup>, 具体使用 SEA(叠加年份分析) 分别检验各树种在干旱年份前后 4 年的径向生长变化, 确定 1994 年、2000—2001 年以及 2007 年为 3 次极端干旱事件<sup>[12]</sup>。

研究树种在极端干旱事件中表现出的生长抑制强度不同(图5), 与干旱事件前 4 年的平均径向生长相比, 1994 年华北落叶松径向生长下降最多(46.6%), 其次是油松(36.5%) 和辽东栎(31.2%); 2001—2002 年内华北落叶松径向生长下降 69.6%, 油松和辽东栎分别下降 41.8% 和 43.0%; 2007 年事件中辽东栎径向生长下降最少(18.6%), 油松

(28.9%) 次之, 华北落叶松下降仍最多(47.0%)。3 个树种在 2001—2002 年干旱事件中的径向生长下降幅度最高, 表明连续干旱对树木生长的胁迫更强。

图6表明, 华北落叶松是干旱耐受性最弱的树

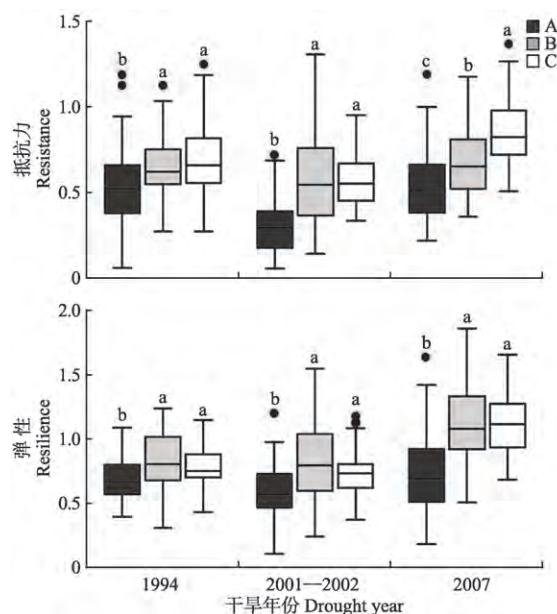


图6 不同树种在不同年份(1994、2001—2002 和 2007 年)的抵抗力和弹性

**Fig.6** Resistance and resilience of different tree species in different years (1994, 2001—2002 and 2007).

不同小写字母表示树种间差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercase letters meant significant difference among tree species at 0.05 level.

种。华北落叶松在 1994 年、2001—2002 年和 2007 年 3 次干旱事件中均表现出最低抵抗力(0.534、0.304 和 0.530), 油松和辽东栎的抵抗力在前 2 次干旱事件中无显著差异,但在 2007 年中,辽东栎的抵抗力(0.839)显著高于油松(0.667)。树木经历干旱后的生长恢复能力体现在弹性上,该指数比较了干旱事件前后的生长状况<sup>[10-11]</sup>。华北落叶松的弹性在所有极端干旱年内显著低于辽东栎和油松,而辽东栎和油松的弹性无显著差异。

### 3 讨 论

#### 3.1 不同树种径向生长对气候因子的响应差异

本研究表明,生长季较好的水分条件有利于华北落叶松和油松的径向生长,华北落叶松与 6 月降水量、5—6 月和 8—9 月相对湿度呈显著正相关,油松与 6—8 月降水量和相对湿度呈显著正相关。这段时期充足的水分可为两者的细胞生长提供必要水分,完成更多光合产物的积累<sup>[18]</sup>。辽东栎的径向生长主要得益于生长季前期降水,它与 2 月和 5 月降水量、5 月相对湿度呈显著正相关,这归结于栎属树种在春季旺盛的形成层活动,期间充足的水分能有效促进其导管以及环孔材等的生长<sup>[19]</sup>。

树木年表与温度的关系表明,各树种均受生长季前期高温限制,华北落叶松和油松与 5—6 月气温呈显著负相关,辽东栎与 5 月气温呈显著负相关。5—6 月是树木径向生长关键时期,温度升高使植物蒸腾作用加强,呼吸消耗增加而光合作用减少,阻碍形成层生长<sup>[20]</sup>。冬季温度也显著影响树木的径向生长,华北落叶松和油松径向生长与 1—2 月气温呈显著负相关,辽东栎与 2 月气温呈显著负相关,该时期降水量稀少,土壤湿度偏低,树木生长基本停滞,升温会加速土壤水分蒸发影响下一阶段的生长。

尽管各树种对温度、降水和相对湿度的响应存在差异,但所有树种均与当年 5—7 月的 SPEI 呈显著正相关,表明树木径向生长均受该地区生长季干旱制约,主要体现在水分的有效供应,这与在大兴安岭地区<sup>[21]</sup>和凉水自然保护区<sup>[22]</sup>的研究结果一致。

#### 3.2 不同树种的干旱耐受性差异

极端干旱事件(1994 年、2001—2002 年和 2007 年)中所有树种均出现了显著的生长下降,表明中国暖温带地区的树木极易遭受极端干旱的影响,与 Li 等<sup>[23]</sup>在恒山地区和张启等<sup>[24]</sup>在山西忻州地区的

研究结果相符。各树种在 2001—2002 年连续干旱年份中表现出比其他干旱事件更强的生长抑制,与 Anderegg 等<sup>[25]</sup>提出的连续干旱比单次干旱对树木造成的伤害更大的结论相符。持续干旱导致树木遭受较大的生理损伤,如木质部栓塞、储存能力下降以及害虫或病原体攻击变多等,从而使树木脆弱性增加,对干旱事件的适应能力减弱<sup>[26]</sup>。干旱胁迫导致的径向生长下降在树种间展示出特异性反应,华北落叶松在极端干旱中展示出了最高脆弱性,径向生长下降程度达 46.6%~69.6%。树木径向生长下降变化体现了应对干旱胁迫的能力,依据径向生长表现计算干旱事件发生时的抵抗力( $R_s$ )和干旱事件后的生长恢复弹性( $R_l$ )可用于树种间的干旱耐受性评估<sup>[11]</sup>。如 Vitali 等<sup>[12]</sup>发现,德国西南山区挪威云杉(*Picea abies*) 在 2003 年极端干旱事件中的抵抗力和弹性低于银杉(*Abies alba*) 和花旗松(*Pseudotsuga menziesii*),被替代的风险极高。本研究中,华北落叶松是干旱耐受性最弱的树种,在 3 次极端干旱事件中均表现出最低抵抗力,在干旱事件过后表现出显著低于油松和辽东栎的生长恢复弹性。

树种间干旱耐受性差异源于各异的生理生态策略。就抵抗力而言,华北落叶松最低主要归因于落叶松属树种应对干旱时采用非等水行为的调节策略,它在面临干旱胁迫时无法通过关闭气孔来防止木质部栓塞,持续保持较高的蒸腾速率使抗干旱风险能力减弱<sup>[27]</sup>。如欧洲落叶松(*Larix decidua*) 由于高蒸腾失水和落叶性特征而比花旗松、欧洲黑松(*Pinus nigra*) 对干旱更敏感<sup>[28]</sup>;日本落叶松(*Larix kaempferi*) 在温度升高的干旱条件下面临比赤松(*Pinus densiflora*) 更大的缺水压力<sup>[29]</sup>。华北落叶松采取减少地上部分生长、优先满足根系生长的调节策略,径向生长较易受中度及重度干旱的影响<sup>[30]</sup>。石晓东等<sup>[31]</sup>发现,华北落叶松的干旱敏感性大于油松,暖干化条件下生长季高温降低华北落叶松的适应性,即使降水量增加亦不能缓解。低资源需求和高适应特性能使广生态幅的树种具备强气候耐受性,如原产北美西部的异叶铁杉(*Tsuga heterophylla*) 在西欧部分贫瘠的森林中应对当地干旱事件时具有高抵抗力<sup>[32]</sup>。油松是一个广泛分布于中国北方缺水地区的强耐受性树种,木质部由分子小且有横壁的管胞组成,输水速度较慢,但木质部栓塞脆弱性小,不易发生气穴,应对干旱胁迫时能维持高的导水

率 拥有较高干旱抵抗能力<sup>[33]</sup>。Li 等<sup>[34]</sup>发现,内蒙地区的油松在干旱期间生长下降的风险甚至低于樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*),后者是三北防护林区沙化土地的营林树种之一。辽东栎具有显著高于华北落叶松的耐旱性,甚至在春旱相对轻微的2007年抵抗力高于油松,这与栎属树种生长的季节分配策略有关,春季该类树种积极响应降水进行形成层活动,生成大量大型导管和环孔材<sup>[19]</sup>,较弱的春旱对其径向生长影响较小,能在夏旱来临之前完成比其他树种更大的年轮宽度比例,抵抗能力更强。

树木干旱耐受性另一成分的弹性与抵抗力在树种之间的权衡并不统一,即干旱期间生长下降最多的树种不一定在干旱事件后生长恢复最快,华北落叶松的弹性在3次干旱事件中显著低于油松和辽东栎。华北落叶松年表中的一阶自相关系数(AC1)值最高,说明它当年生长受前一年干旱的影响强于其他两个树种,径向生长受气候“滞后效应”的伤害更大,加上对中度及以上干旱的高敏感性<sup>[30]</sup>,干旱事件后生长恢复速度慢,弹性保持较低水平。相反,油松和辽东栎的生长恢复所需时间相对较短而具有更强的弹性。进一步研究需考虑树龄、竞争、林分条件等影响树木干旱耐受性的其他因素<sup>[35]</sup>,结合气候资料和植物生理调控机制阐明不同树种在气候压力增加下应对干旱的机制,为东灵山地区制定森林保护措施提供科学依据。

#### 4 结 论

本研究以北京东灵山森林中的3个乔木树种(华北落叶松、油松和辽东栎)为对象,利用树木年轮生态学方法比较了它们径向生长对气候因子的响应,以及对3次极端干旱事件(1994、2001—2002和2007年)的耐受性,并对干旱耐受性种间差异的原因进行分析。研究表明,各树种均受生长季前期温度的制约,生长季较高的降水和湿度有利于华北落叶松和油松生长,而辽东栎的生长主要得益于生长季前期降水。研究树种均受明显的干旱胁迫,华北落叶松在3次极端干旱事件中均表现出最高脆弱性和最低耐受性,干旱年份内径向生长下降幅度最大,抵抗力和弹性均显著低于其他两个树种。相比之下,油松和辽东栎较高的干旱耐受性表明,它们似乎对逐渐温暖干燥的气候条件拥有更强适应性。树种间不同的生理生态调节策略是导致干旱耐受性差异

的重要因素,未来极端干旱事件强度和频率增加趋势下,森林管理应注意对研究区干旱耐受性最弱的华北落叶松林进行长期监测和保护以预防森林生产力下降,并在后期营林规划中综合考虑树种对极端气候的适应能力。

#### 参考文献

- [1] Su B, Huang J, Fischer T, et al. 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**: 10600–10605
- [2] Allen CD, Breshears DD, McDowell NG. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 2015, **6**: 129
- [3] McDowell N, Pockman WT, Allen CD, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 2008, **178**: 719–739
- [4] Granda E, Gazol A, Julio CJ. Functional diversity differently shapes growth resilience to drought for co-existing pine species. *Journal of Vegetation Science*, 2018, **29**: 265–275
- [5] Zhang X, Lei Y, Pang Y, et al. Tree mortality in response to climate change induced drought across Beijing, China. *Climatic Change*, 2014, **124**: 179–190
- [6] 刘瑞刚, 李娜, 苏宏新, 等. 北京山区3种暖温带森林生态系统未来碳平衡的模拟与分析. *植物生态学报*, 2009, **33**(3): 516–534 [Liu R-G, Li N, Su H-X, et al. Simulation and analysis on future carbon balance of three deciduous forests in Beijing mountainous area, warm temperate zone of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, **33**(3): 516–534]
- [7] 苏宏新, 李广起. 模拟蒙古栎林生态系统碳收支对非对称性升温的响应. *科学通报*, 2012, **57**(17): 1544–1552 [Su H-X, Li G-Q. Simulating the response of the *Quercus mongolica* forest ecosystem carbon budget to asymmetric warming. *Chinese Science Bulletin*, 2012, **57**(17): 1544–1552]
- [8] 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 [Ma K-M, Fu B-J. Landscape pattern and fragmentation in Donglingshan montane region. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2000, **24**(3): 320–326]
- [9] Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, et al. Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 2018, **558**: 531–539
- [10] Fang OY, Zhang QB. Tree resilience to drought increa-



- ses in the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2019, **25**: 245–253
- [11] Lloret F, Keeling EG, Sala A. Components of tree resilience: Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 2011, **120**: 1909–1920
- [12] Vitali V, Buntgen U, Bauhus J. Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology*, 2017, **23**: 5108–5119
- [13] 李宗善, 刘国华, 傅伯杰, 等. 不同去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 [Li Z-S, Liu G-H, Fu B-J, et al. Influence of different detrending methods on climate signal in tree-ring chronologies in Wolong National Natural Reserve, western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(7): 707–721]
- [14] Campelo F, García-González I, Nabais C. DetrendeR: A graphical user interface to process and visualize tree-ring data using R. *Dendrochronologia*, 2012, **30**: 57–60
- [15] Wu X, Liu H, Li X, et al. Differentiating drought legacy effects on vegetation growth over the temperate Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, 2018, **24**: 504–516
- [16] Kunz J, Löffler G, Bauhus J. Minor European broad-leaved tree species are more drought-tolerant than *Fagus sylvatica* but not more tolerant than *Quercus petraea*. *Forest Ecology and Management*, 2018, **414**: 15–27
- [17] 李晓琴, 张凌楠, 曾小敏, 等. 黄土高原中部针叶树与灌木径向生长对气候的响应差异. *生态学报*, 2020, **40**(16): 5685–5697 [Li X-Q, Zhang L-N, Zeng X-M, et al. Different response of conifer and shrubs radial growth to climate in the middle Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(16): 5685–5697]
- [18] 韩金生, 赵慧颖, 朱良军, 等. 小兴安岭蒙古栎和黄菠萝径向生长对气候变化的响应比较. *应用生态学报*, 2019, **30**(7): 2218–2230 [Han J-S, Zhao H-Y, Zhu L-J, et al. Comparing the responses of radial growth between *Quercus mongolica* and *Phellodendron amurense* to climate change in Xiaoxing'an Mountains, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(7): 2218–2230]
- [19] Michelot A, Breda N, Damesin C, et al. Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2012, **265**: 161–171
- [20] 吕朝阳, 贡瑞鑫, 吴涛, 等. 寒温带森林白桦径向生长的海拔差异及其气候响应——以奥克里堆山为例. *应用生态学报*, 2020, **31**(6): 1889–1897 [Lyu C-Y, Yuan R-X, Wu T, et al. Altitudinal differentiation in the radial growth of *Betula platyphylla* and its response to climate in cold temperate forest: A case of Oakley Mountain, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(6): 1889–1897]
- [21] 张先亮, 崔明星, 马艳军, 等. 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 [Zhang X-L, Cui M-X, Ma Y-J, et al. *Larix gmelinii* tree-ring width chronology and its responses to climate change in Kuduer, Great Xing'an Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, **21**(10): 2501–2507]
- [22] 刘敏, 毛子军, 厉悦, 等. 凉水自然保护区不同皮型红松径向生长对气候的响应. *应用生态学报*, 2014, **25**(9): 2511–2520 [Liu M, Mao Z-J, Li Y, et al. Climatic effects on radial growth of Korean pines with different bark forms in Liangshui Natural Reserve, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, **25**(9): 2511–2520]
- [23] Li Y, Zhang QB. History of tree growth declines recorded in old trees at two sacred sites in Northern China. *Frontiers in Plant Science*, 2017, **8**: 1779
- [24] 张启, 方欧娅. 山西忻州地区 1900—2012 年典型森林的健康历史. *生态学报*, 2018, **38**(1): 236–243 [Zhang Q, Fang O-Y. History of forest health from 1900 to 2012 in Xinzhou Prefecture, Shanxi Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(1): 236–243]
- [25] Anderegg WR, Trugman AT, Badgley G, et al. Divergent forest sensitivity to repeated extreme droughts. *Nature Climate Change*, 2020, **10**: 1091–1095
- [26] Hacke UG, Stiller V, Sperry JS, et al. Cavitation fatigue: Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiology*, 2001, **125**: 779–786
- [27] Matyssek R, Kozovits AR, Wieser G, et al. Biological reactions of forests to climate change and air pollution. *European Journal of Forest Research*, 2014, **133**: 671–673
- [28] Eilmann B, Rigling A. Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree Physiology*, 2012, **32**: 178–187
- [29] Jo H, Chang H, An J, et al. Species specific physiological responses of *Pinus densiflora* and *Larix kaempferi* seedlings to open-field experimental warming and precipitation manipulation. *Forest Science and Technology*, 2019, **15**: 44–50
- [30] 高润梅, 石晓东, 王林, 等. 当年生华北落叶松幼苗的耐旱性. *林业科学*, 2015, **51**(7): 148–156 [Gao R-M, Shi X-D, Wang L, et al. Drought resistance of one-year-old seedlings of *Larix principis-rupprechtii*.

- Scientia Silvae Sinicae* , 2015 , **51**( 7) : 148–156]
- [31] 石晓东,高润梅,陈龙涛. 模拟气候变化对 2 针叶树种种子萌发和幼苗生长的影响. *中国水土保持科学* , 2016 , **14**( 5) : 66–73 [Shi X-D , Gao R-M , Chen L-T. Effects of simulated climate change on seed germination and seedling growth of two coniferous tree species. *Science of Soil and Water Conservation* , 2016 , **14**( 5) : 66–73]
- [32] Cavin L , Mountford EP , Peterken GF , *et al.* Extreme drought alters competitive dominance within and between tree species in a mixed forest stand. *Functional Ecology* , 2013 , **27**: 1424–1435
- [33] Antos JA , Filipescu CN , Negrave RW. Ecology of western redcedar ( *Thuja plicata* ) : Implications for management of a high-value multiple-use resource. *Forest Ecology and Management* , 2016 , **375**: 211–222
- [34] Li MY , Fang LD , Duan CY , *et al.* Greater risk of hydraulic failure due to increased drought threatens pine plantations in Horqin Sandy Land of northern China. *Forest Ecology and Management* , 2020 , **461**: 117980
- [35] Clark JS , Bell DM , Kwit MC , *et al.* Competition–interaction landscapes for the joint response of forests to climate change. *Global Change Biology* , 2014 , **20**: 1979–1991

---

作者简介 肖健宇,男,1996年生,硕士研究生。主要从事森林生态学研究。E-mail: xiaojy0096@163.com

责任编辑 孙 菊

---



---

肖健宇,张文艳,牟玉梅,等. 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

Xiao J-Y , Zhang W-Y , Mou Y-M , *et al.* Differences of drought tolerance of the main tree species in Dongling Mountain , Beijing , China as indicated by tree rings. *Chinese Journal of Applied Ecology* , 2021 , **32**( 10) : 3487–3496  
 (C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>