



天山西部雪岭云杉生态胁迫记忆形成特征

林冰雪 李思杰 秦莉 张瑞波 高露双

Ecological stress memory formation characteristics of *Picea schrenkiana* in the western Tianshan Mountains

Lin Bingxue, Li Sijie, Qin Li, Zhang Ruibo, Gao Lushuang

引用本文:

林冰雪, 李思杰, 秦莉, 张瑞波, 高露双. 天山西部雪岭云杉生态胁迫记忆形成特征[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(9):121–129. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260373

Lin Bingxue, Li Sijie, Qin Li, Zhang Ruibo, Gao Lushuang. Ecological stress memory formation characteristics of *Picea schrenkiana* in the western Tianshan Mountains[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2026, 48(9):121–129. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260373

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260373>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

贺兰山植被GPP对干旱的非线性响应

Nonlinear response of vegetation GPP to drought in the Helan Mountains of northwestern China

北京林业大学学报, 2025, 47(10): 19–31. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250147>

基于贝叶斯法的新疆天山云杉树高胸径模型研究

Tree height–DBH model for *Picea schrenkiana* in Tianshan Mountain, Xinjiang of northwestern China based on Bayesian method

北京林业大学学报, 2023, 45(1): 11–20. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220318>

天山云杉天然林优势高估计方法

Estimation methods for dominant height in natural forest of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica*

北京林业大学学报, 2025, 47(12): 48–55. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250299>

基于不同立地等级的天山云杉天然林碳汇潜力

Carbon sink potential of natural forests of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* based on different site grades

北京林业大学学报, 2025, 47(4): 74–81. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240337>

林隙大小对天山云杉幼树更新的影响

Effects of gap size on regeneration of saplings in *Picea schrenkiana* in Xinjiang of northwestern China

北京林业大学学报, 2023, 45(11): 23–32. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230116>

沙棘形态和光合系统对干旱、盐碱及其复合胁迫的响应

Response of *Hippophae rhamnoides* morphology and photosynthetic system to drought, salt alkali and their combined stress

北京林业大学学报, 2026, 48(1): 88–101. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250090>

DOI:10.12171/j.1000-1522.20260373

天山西部雪岭云杉生态胁迫记忆形成特征

林冰雪¹ 李思杰² 秦 莉³ 张瑞波³ 高露双¹

(1. 北京林业大学林学院, 北京 100083; 2. 辽宁省林业调查规划监测院, 辽宁 沈阳 110122; 3. 中国气象局乌鲁木齐沙漠气象研究所/
中国气象局树木年轮理化研究重点开放实验室/新疆树木年轮生态重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830002)

摘要:【目的】生态胁迫记忆(ESM)是树木适应重复干旱的重要机制,但全球变化背景下干旱频发,雪岭云杉 ESM 的形成特征及驱动因素尚不明确。本研究旨在明确雪岭云杉是否形成 ESM,并探究雪岭云杉形成 ESM 的特征与影响因素,为全球变化下天山雪岭云杉林的保护与适应性经营提供科学依据。【方法】本研究以新疆天山西部不同海拔的雪岭云杉为对象,利用雪岭云杉生长季帕尔默干旱指数(PDSI)判定干旱事件,基于抵抗力差值(ΔR_t)和 Wilcoxon 配对符号秩检验判定 ESM 是否显著存在,并通过相关分析和广义估计方程(GEE)探讨 ESM 驱动因素。【结果】(1)雪岭云杉 ESM 的形成具有明显的干旱等级依赖性,其中中度干旱($-3 \leq \text{PDSI} < -2$)下 ΔR_t 最高(0.121),而重度干旱($-4 \leq \text{PDSI} < -3$)下 ΔR_t 中位数最低(-0.422),表现为显著的负向遗留效应;当干旱由轻度增强至中度、或由中度增强至重度时,抵抗力差值 ΔR_t 升高,雪岭云杉形成 ESM。(2)海拔所反映的环境梯度是影响 ESM 形成的重要空间因子,ESM 发生率随海拔升高显著降低($P < 0.001$),低、中、高海拔样地 ESM 发生率分别为 100%、66.7% 和 33.3%。(3)胸径和生长速率等个体属性对雪岭云杉是否会形成 ESM 的影响较弱,而年龄的树内效应与其呈正向关联,同一株树木随年龄增长及干旱经历不断积累,其 ESM 呈持续增强趋势。【结论】雪岭云杉 ESM 的形成受干旱强度与海拔所反映的环境梯度共同调控,个体属性具有一定的调节作用。研究结果丰富了树木生长胁迫记忆理论,可为天山雪岭云杉林气候适应性经营提供重要科学依据。

关键词: 雪岭云杉; 生态胁迫记忆; 海拔; 个体属性; 干旱事件

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2026)09-0121-09

引文格式: 林冰雪, 李思杰, 秦莉, 等. 天山西部雪岭云杉生态胁迫记忆形成特征 [J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(9): 121-129. Lin Bingxue, Li Sijie, Qin Li, et al. Ecological stress memory formation characteristics of *Picea schrenkiana* in the western Tianshan Mountains [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(9): 121-129.

Ecological stress memory formation characteristics of *Picea schrenkiana* in the western Tianshan Mountains

Lin Bingxue¹ Li Sijie² Qin Li³ Zhang Ruibo³ Gao Lushuang¹

(1. College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Liaoning Provincial Forest Inventory, Planning and Monitoring Institute, Shenyang 110122, Liaoning, China;

3. Key Laboratory of Tree-Ring Physical and Chemical Research (CMA)/Xinjiang Key Laboratory of Tree-Ring Ecology,
Institute of Desert Meteorology, China Meteorological Administration, Urumqi 830002,
Xinjiang Uygur Autonomous Region, China)

Abstract: [Objective] Ecological stress memory (ESM) is an important mechanism by which trees adapt to recurrent drought. However, against the backdrop of increasingly frequent drought events driven by global climate change, the characteristics and drivers of ESM formation in *Picea schrenkiana* remain unclear. This study aims to determine whether *Picea schrenkiana* forms ESM, and to investigate the characteristics and

收稿日期: 2026-07-29 修回日期: 2026-08-13

基金项目: 新疆维吾尔自治区天山创新团队计划(2025D14004), 新疆维吾尔自治区天山英才培养计划(2024TSYCCX0041), 新疆维吾尔自治区杰出青年科学基金项目。

第一作者: 林冰雪。主要研究方向: 森林可持续经营。Email: lin041212@qq.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。

责任作者: 高露双, 教授。主要研究方向: 森林可持续经营。Email: gaolushuang@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <https://j.bjfu.edu.cn>; <https://journal.bjfu.edu.cn>

influencing factors of ESM, thereby providing a scientific basis for the conservation and adaptive management of *Picea schrenkiana* forests in the context of global change. [Method] This study investigated *P. schrenkiana* at different elevations in the western Tianshan Mountains of Xinjiang. Drought events were identified using the Palmer drought severity index (PDSI) during the tree growing season. The existence of ESM was assessed based on the difference in resistance (ΔR_t) and the Wilcoxon paired signed-rank test, and correlation analysis and generalized estimating equations (GEE) were used to investigate the driving factors of ESM. [Result] (1) The formation of ESM in *P. schrenkiana* showed a clear dependence on drought severity. The ΔR_t was highest (0.121) under moderate drought ($-3 \leq \text{PDSI} < -2$), whereas its median value was lowest (-0.422) under severe drought ($-4 \leq \text{PDSI} < -3$), indicating a significant negative legacy effect. As drought severity increased from mild to moderate or from moderate to severe, the resistance difference (ΔR_t) increased, indicating the formation of ESM in *P. schrenkiana*. (2) The environmental gradient represented by elevation is an important spatial factor influencing ESM formation, with the ESM occurrence rate decreasing significantly with increasing elevation ($P < 0.001$). The ESM occurrence rates at low-, middle-, and high-elevation sites were 100%, 66.7%, and 33.3%, respectively. (3) Individual traits such as diameter at breast height (DBH) and growth rate had relatively weak effects on whether snow spruce developed ESM, whereas the within-tree effect of age was positively associated with ESM, indicating that ESM tended to increase continuously within the same tree as age and cumulative drought experience increased. [Conclusion] The formation of ESM in *P. schrenkiana* is jointly regulated by drought intensity and the environmental gradient represented by elevation, with individual traits exerting a certain moderating effect. These findings enrich the theory of growth stress memory in trees and provide an important scientific basis for climate-adaptive management of *P. schrenkiana* forests in the Tianshan Mountains.

Key words: *Picea schrenkiana*; ecological stress memory; elevational; individual attributes; drought events

全球气候变暖背景下,干旱发生频率、持续时间和程度均呈增加趋势,尤其是在中亚干旱区,升温导致蒸散增强、大气水分亏缺加剧,森林生态系统面临更加频繁和持续的干旱胁迫^[1-2]。相比单次干旱,连续干旱更容易导致树木水力系统持续功能障碍和碳收支失衡,并可能产生长期的生长遗留效应,进而削弱森林生态系统的稳定性与恢复能力^[3-6]。然而,近年来越来越多的生态学证据表明,植物在经历多次环境胁迫后并非完全被动受损,反而可能形成一种积极的“生态胁迫记忆”(ecological stress memory, ESM),即通过保存早期胁迫的生理或生化信息,在再次遭遇相似胁迫时表现出更强的抵抗能力^[7-10]。那么,在中亚干旱区的天山森林生态系统中,多次干旱究竟是单向地降低生态系统的恢复能力,还是也可能刺激树木形成有益的胁迫记忆,从而在长期尺度上提升其适应能力?目前尚缺乏清晰答案。

Mu 等^[11]利用青藏高原杜松(*Juniperus rigida*)树轮资料首次从树木年轮角度提供了 ESM 的长期证据。然而,关于 ESM 的形成与表达如何受树木生长状态与气候背景的共同调控,目前尚未形成统一认识^[11-12]。区域环境变量(如温度、降水、大气干燥度)以及极端事件的频率、强度和持续时间,共同驱动

了 ESM 的区域差异^[13-14];不同树种甚至同一树种的不同个体(如优势木与非优势木)在恢复潜力上均存在显著差异,忽视个体特征与环境差异可能导致对气候变化效应的认知偏差^[12-13]。Klesse 等^[15]强调在时间序列分析中需区分正向记忆与负向遗留以避免统计偏差,Gazol 等^[13]发现不同树种在不同气候条件下的恢复潜力差异显著。Jiang 等^[16]基于纬度梯度样点分析进一步指出,全球变暖导致兴安落叶松(*Larix gmelinii*)等针叶树种的生长限制因子由低温胁迫转变为水分亏缺,从而改变了驱动记忆形成的主导环境压力。可见,ESM 的形成并非单一因素决定,而是一个受树种特性、个体状态、胁迫历史及环境背景多重交互调控的复杂过程。

雪岭云杉(*Picea schrenkiana*)是天山森林生态系统中唯一的建群种,是我国西北生态安全屏障的重要组成部分^[17-19]。作为典型干旱半干旱山地森林树种,雪岭云杉径向生长对水分变化高度敏感,是显著受气候变化威胁的森林类型之一^[5,20-22],并且不同海拔林分的限制因子存在明显差异。高海拔地区雪岭云杉径向生长主要受温度和水分共同限制,而中低海拔逐渐转变为水分限制^[23-24]。此外,雪岭云杉对极端干旱具有明显的生长遗留效应(legacy

effect), 且遗留效应持续时间、恢复速度及恢复能力均表现出显著海拔差异, 低海拔林分遗留效应持续时间更长, 恢复力和弹力较低, 而高海拔林分恢复较快^[5]。那么, 不同海拔雪岭云杉的干旱适应策略差异是否也与 ESM 的形成有关? 针对这一问题, 本研究将重点分析 ESM 在不同海拔的表达特征, 并检验海拔作为驱动因子的相对重要性。

目前有关 ESM 的研究仍主要集中于青藏高原杜松(*Juniperus rigida*)、欧洲云杉(*Picea abies*)及兴安落叶松等少数树种, 对我国西北干旱区典型森林树种的研究仍十分有限。因此, 本研究以天山雪岭云杉为研究对象, 利用树轮宽度序列识别连续干旱事件, 基于抵抗力定量评估 ESM 特征, 重点解决以下问题: (1) 雪岭云杉 ESM 的形成是否具有干旱强度依赖性? (2) 不同海拔之间 ESM 是否存在系统性差异? (3) 个体属性特征(胸径、年龄、生长速率)对 ESM 是否具有调控作用? 研究结果将为全球变化背景下天山雪岭云杉林的保护、适应性经营和生态系统稳定性维持提供科学依据。

1 研究区概况

研究区位于新疆伊犁哈萨克自治州察布查尔县白石峰(43°09'00" ~ 43°33'36"N, 81°07'48" ~ 81°49'48"E, 海拔范围 1 500 ~ 2 800 m), 地处天山西部山地森林分布区(表 1)。该区域属于大陆性北温带温和半干旱气候背景下的山地气候, 年均气温为 2.8 ~ 9.2 °C, 年均降水量 200 ~ 1 000 mm^[25]。研究区为雪岭云杉纯林, 呈斑块状分布于中山带, 另伴生少量的密叶杨(*Populus talassica*)、桦木属(*Betula*)等乔木; 林下灌木主要有山柳(*Salix pseudotangii*)、忍冬(*Lonicera japonica*)、伊犁小檗(*Berberis iliensis*)、山楂(*Crataegus pinnatifida*)等, 草本植物则以天山羽

衣草(*Alchemilla tianschanica*)、羊角芹(*Aegopodium podagraria*)等为主^[26-28]。

2 研究方法

2.1 气候数据来源以及干旱事件判定

本研究选用荷兰皇家气象研究所 Climate Explorer 数据平台上的英国东安格利亚大学气候研究中心发布的 CRU TS 4.08 格点数据, 空间分辨率为 0.5° × 0.5°。由于雪岭云杉的生长与帕尔默干旱指数(Palmer drought severity index, PDSI)相关性较高, 因此, 通过下载得到研究区降水等基础气候要素数据, 计算得到月尺度 PDSI 数据, 以此判定研究区的干旱事件。

帕尔默干旱指数(PDSI)主要基于区域水分供需平衡计算, 通过降水、潜在蒸散、土壤水分供给和需求之间的差异表征区域干湿状况^[29]。其计算可表示为

$$d_i = P_i - P_{0i} \quad (1)$$

$$Z_i = K_i d_i \quad (2)$$

$$\text{PDSI}_i = 0.897\text{PDSI}_{i-1} + Z_i/3 \quad (3)$$

式中: i 表示时间序列中的第 i 个月或第 i 年; P_i 为实际降水量; P_{0i} 为根据区域气候适宜条件估算的需水量或适宜降水量; d_i 为水分距平; K_i 为气候特征系数; Z_i 为水分异常指数。

依据树木生长特性, 本研究计算每年 5—9 月生长季平均 PDSI 作为干旱评价指标。根据 Palmer 提出的 PDSI 干旱等级标准, 将干旱划分为轻度($-2 \leq \text{PDSI} < -1$)、中度($-3 \leq \text{PDSI} < -2$)、重度($-4 \leq \text{PDSI} < -3$)和极端($\text{PDSI} < -4$)4 个等级^[5,29-31]。

在干旱事件划分上, 将单年生长季平均 PDSI < -1 的年份定义为干旱年。考虑到连续多年干旱对

表 1 研究区样地基础信息表

Tab. 1 Basic information of sample plots in the study areas

样地号	经纬度	海拔/m	坡向	胸径/cm	年龄/a	样木株数
BSL01	43°27'48"N, 81°07'27"E	2 110	北坡	20.8	53.5	30
BSL05	43°26'38"N, 81°05'19"E	2 110	北坡	29.9	86.8	19
BSL06	43°26'38"N, 81°05'19"E	2 076	北坡	25.9	61.2	22
BSM07	43°26'26"N, 81°04'31"E	2 281	北坡	52.0	103.6	16
BSM08	43°25'43"N, 81°04'35"E	2 326	北坡	53.5	154.5	13
BSM09	43°26'26"N, 81°04'31"E	2 281	北坡	56.7	100.1	9
BSU02	43°25'10"N, 81°02'13"E	2 501	北坡	24.0	37.4	25
BSU03	43°25'24"N, 81°02'15"E	2 496	北坡	31.2	143.0	21
BSU04	43°25'36"N, 81°02'22"E	2 462	北坡	30.2	73.5	19

注: 表中数值为各样地内全部采样单木胸径和树轮年龄的算术平均值。

树木形成的是一次持续生态胁迫而非多次独立事件^[32-34],干旱后的恢复也具有跨年度持续性。当2次达到相同阈值的干旱年份之间间隔不足2年时,认为其恢复过程尚未结束,视为一次连续干旱事件,其持续时间定义为首个干旱年至最后一个干旱年之间的全部年份,事件平均强度采用持续期内所有年份PDSI的平均值;若间隔>2年,则划分为两个独立干旱事件^[11,33]。

2.2 树轮数据来源

2022年7月,在新疆天山西部伊犁河流域察布查尔县白石峰附近,于未干扰的雪岭云杉天然林内选取低(海拔约2100 m,以下简称BSL)、中(海拔约2300 m,BSM)和高(海拔约2500 m,BSU)3个海拔梯度,每个海拔设置3个样地,共9个20 m×20 m的调查样地,每个样地间距约100 m,对样地内胸径≥5 cm的乔木进行每木检尺,调查单木胸径(diameter at breast height, DBH)、树高和坐标信息,采集174根样芯。

样芯按照国际树木年轮学通用方法进行干燥、固定、打磨后,用LINTAB测量系统测定年轮宽度,测量精度为0.001 mm。再利用COFECHA软件进行交叉定年,对存在漏轮、假轮及测量误差的样品进行校正,确保所有样品具有准确年代序列。对每个样地采用R语言dplR程序包进行负指数函数去趋势,并结合Signal-free方法建立标准化年表,同时保留各单木标准化序列,用于计算每株树在不同干旱事件中的抵抗力(resistance, R_t),以便后续计算单木水平和样地水平的生态胁迫记忆(ESM)。采用平均样本相关系数(Rbar)和总体样本代表性(expressed population signal, EPS)评价年表质量。

2.3 干旱事件抗性计算

采用Lloret等^[32]提出的抵抗力(R_t)计算方法。根据连续干旱事件识别结果,分别计算每株树在各干旱事件中的抵抗力。其公式如下

$$R_t = D/D_{Pre} \quad (4)$$

式中: D 是干扰期生长量, D_{Pre} 是干扰前期(干扰前2年内的)生长量。

2.4 生态胁迫记忆量化

对连续两次干旱事件,计算抵抗力差值。

$$\Delta R_t = R_{t_s} - R_{t_p} \quad (5)$$

式中: ΔR_t 为连续两次干旱事件之间的抵抗力差值, R_{t_p} 为前一次干旱事件的抵抗力, R_{t_s} 为后一次干旱事件的抵抗力。

以各样地内树木的 ΔR_t 序列为Wilcoxon配对符号秩检验结果,当 $P < 0.05$ 且后次事件抵抗力相

对前次事件的中位差大于0时,说明树木在后续干旱中维持径向生长的能力提高,可解释为正向生态胁迫记忆,即该样地存在ESM;当 $P < 0.05$ 且中位差小于0时,则判定该样地在后次干旱中抵抗力显著下降,更倾向于反映负向干旱遗留效应或损伤累积。由于同一株树可能经历多个事件,因此首先计算树木尺度所有事件对ESM,并求其平均值作为该树ESM^[20,33]。

2.5 生态胁迫记忆关键驱动因素分析

为分析影响雪岭云杉生态胁迫记忆形成的关键因素,以每对连续干旱事件计算得到的 ΔR_t 正值作为响应变量。原始数据包含1525个事件对,选取包括重度干旱程度及以上样地平均ESM呈现分异的1068个事件对,因43个事件对在前5年生长速率计算窗口不完整,最终将1025个事件对、174个样芯和9个样地纳入分析。时间分布上,20世纪50年代以前占27.71%,20世纪70—90年代占55.71%,21世纪初占16.59%,各时期均有代表性;空间分布上,低、中、高海拔样地分别贡献33.17%、32.88%和33.95%的事件对,各海拔梯度样本量基本均衡。

本文从两个方面的变量分析雪岭云杉ESM的关键驱动因素:空间解释变量包括样地海拔、纬度和经度;个体解释变量包括前一干旱事件起始年对应的估算胸径、年龄和径向生长速率。本研究使用前一事件起始年前5个完整年份的径向生长速率的平均年表值作为径向生长速率参与计算。

由于海拔、纬度和经度在样地内恒定,且同一株树可对应多个干旱事件对,因此事件对和单木观测均不能作为空间变量分析的独立统计重复。为避免伪重复,首先对每株树所有有效干旱事件对的 ΔR_t 求平均,得到单木平均ESM;随后对同一样地内各单木平均ESM求算术平均,得到样地平均ESM。最终以9个样地作为独立统计单位,分别分析样地平均ESM与海拔、纬度和经度的Pearson和Spearman相关关系。鉴于样地数量较少($n=9$),采用精确置换检验评估相关系数的显著性,即固定空间变量不变,将9个样地的ESM值在样地间进行全排列,每次重新计算相关系数,并根据置换相关系数绝对值不小于观测值的比例计算双侧 P 值。采用方差膨胀因子和主成分分析评估空间变量共线性^[35]。

采用高斯分布、恒等连接函数的广义估计方程(GEE)分析胸径、年龄和生长速率的影响,以样芯为聚类单元、事件顺序为时间变量,设置AR(1)工作相关结构并采用稳健标准误^[36],模型中加入样地固定效应以控制样地间背景差异。如果变量的系数显著不为0,则该变量是ESM的显著影响因素。

随后将每个生物因子分解为树间分量(单株木相关生长指标的总平均值)和树内分量(一株树内各干旱事件期间相对总平均值的偏离),用于区分同一树种不同单木之间的差异与某一株单木随时间变化的差异。多重检验采用 Benjamini-Hochberg 方法控制错误发现率(false discovery rate, FDR)。考虑 ESM 分布厚尾,同时对因变量实施 1% 和 99% 缩尾敏感性分析,显著性水平设为 0.05。同时,随机森林用于检验潜在非线性和交互结构,通过置换法计算 RMSE 增加量,对 GEE 结果进行交叉验证^[37-38]。

以上数据分析均在 R4.4.2 上完成。

3 结果与分析

3.1 干旱严重程度对雪岭云杉 ESM 的影响

雪岭云杉 ESM 的形成具有明显的干旱强度依赖性(图 1a)。中度干旱事件(926 对)的 ΔR_t 中位数最高(0.121);极端干旱(128 对)下 ΔR_t 中位数为 0.098;轻度干旱(279 对)下 ΔR_t 中位数为-0.144;重度干旱(192 对)下 ΔR_t 中位数最低(-0.422)。从干旱强度变化方向来看,不同的干旱强度变化下树木的抵抗力存在明显差异:当干旱强度从轻度增强至中度时, ΔR_t 中位数为 0.23, 77% 的事件对表现为抵抗力提高;当中度干旱继续增强至重度时, ΔR_t 中位数为 0.21, 81% 的事件对表现为正向变化。当干旱强度从重度减弱至中度时, ΔR_t 中位数为-0.58, 仅 8% 的事件对表现为正向变化;从重度减弱至轻度时, ΔR_t 中位数为 0.35, 80% 的事件对表现为正向变化。当干旱强度从轻度直接跃升至重度时, ΔR_t 中位数为-0.50, 仅 9% 的事件对表现为正向变化(图 1b)。上述结果表明,ESM 的形成不仅取决于单次干旱的绝对强度,更与相邻两次干旱时间强度的变化方式密切相关。

3.2 不同海拔生态胁迫记忆特征

海拔与经度的 Pearson 相关系数为-0.964,海拔与纬度为-0.840,纬度与经度为 0.886。海拔、纬度和经度的 VIF 分别为 16.28、5.83 和 22.98,即海拔和经度达到严重共线水平。海拔所反映的复合环境梯度与 ESM 显著负相关($r = -0.814$, $\rho = -0.933$, $P < 0.05$),且与经纬度共线,但综合反映了沿海拔梯度变化的温度、水分和生长季长度等环境胁迫(图 2)。不同海拔雪岭云杉 ESM 表现出明显的空间异质性。低海拔 3 个样地中雪岭云杉均形成了显著的 ESM(发生率 100%);中海拔 3 个样地中,BSM1 和 BSM2 中的雪岭云杉形成了显著 ESM,而 BSM3 未达显著水平(发生率降至 66.7%);高海拔 3 个样地中,仅 BSU3 形成了显著 ESM(发生率 33.3%)(图 3)。随海拔升高,雪岭云杉 ESM 形成能力呈现明显递减趋势。

3.3 胸径、年龄和生长速率对雪岭云杉 ESM 形成的影响

个体生物学特征对雪岭云杉 ESM 的影响存在明显差异,其中年龄表现出最稳定的树内正向关联,而胸径和生长速率总体作用较弱。总体 GEE-AR(1)模型显示,胸径和生长速率均未达到显著水平(P_{FDR} 分别为 0.184 和 0.269);年龄虽在原始检验中达到显著($\beta = 0.029$, $P = 0.034$),但经 FDR 校正后亦未保持显著($P_{\text{FDR}} = 0.102$)。整体模型中个体生物学特征对 ESM 的影响并不显著(表 2)。但是树内-树间分解后结果表明,年龄树间效应未达到显著水平($P_{\text{FDR}} = 0.300$),而树内效应达到显著水平($\beta = 0.046$, 95%CI 为 0.013 ~ 0.079, $P = 0.006$, $P_{\text{FDR}} = 0.037$),且在 1% 缩尾敏感性分析后仍保持显著($P_{\text{FDR}} = 0.029$)(表 3)。因此,在个体属性特征中,一棵树随年龄的增加,其 ESM 效应也呈现出增强的趋势;而

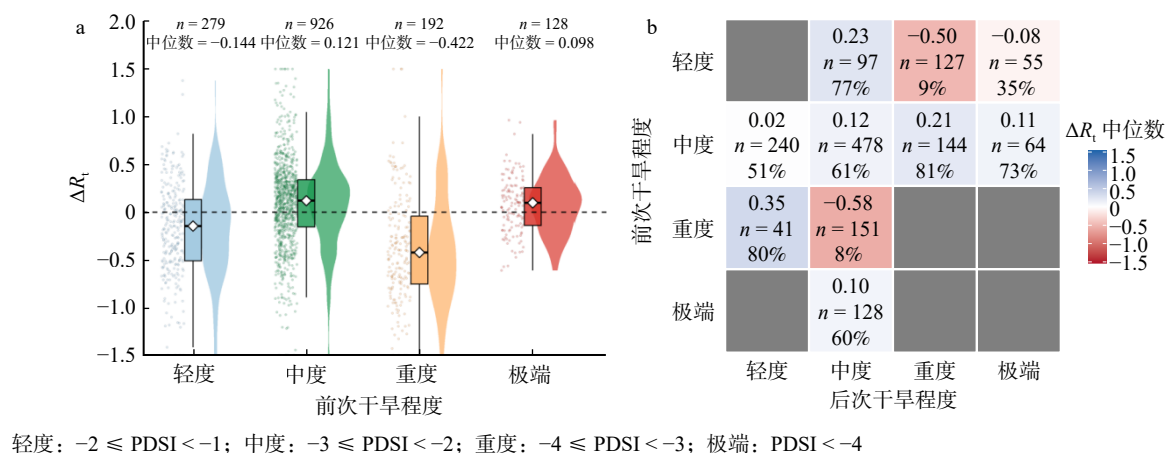


图 1 不同干旱程度下雪岭云杉抵抗力的变化

Fig. 1 Changes in the resistance of *Picea schrenkiana* under different levels of preceding drought severity

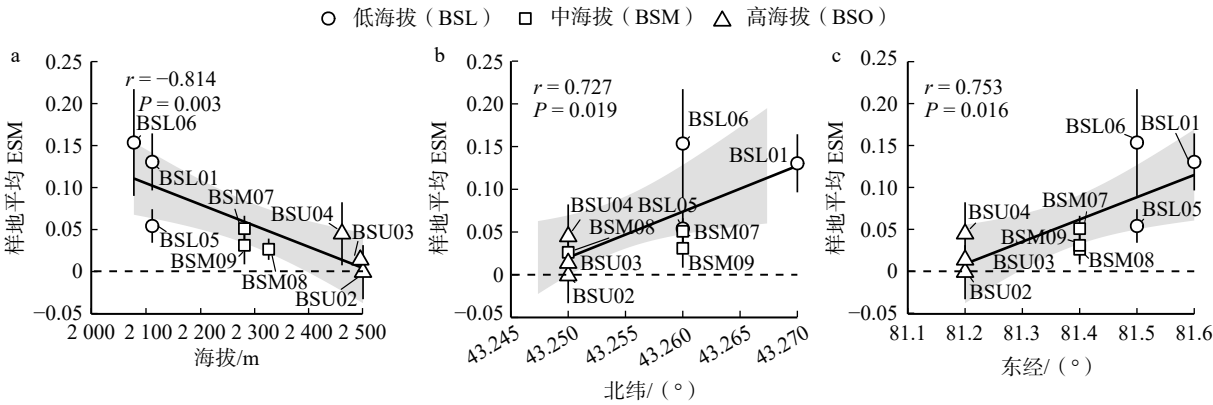


图 2 海拔(a)、纬度(b)和经度(c)与样地平均 ESM 的关系

Fig. 2 Relationships of plot-mean ESM with elevation (a), latitude (b), and longitude (c)

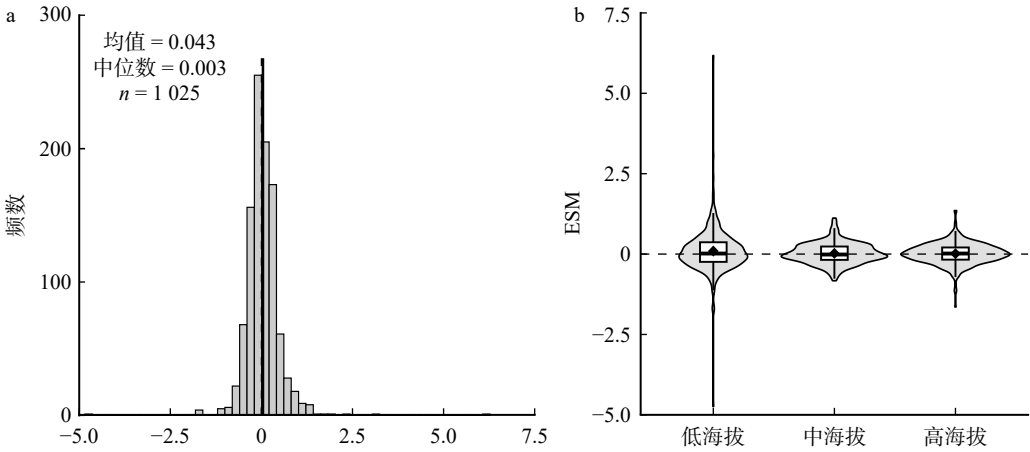


图 3 ESM 的频数分布及不同海拔梯度的分布特征

Fig. 3 Frequency distribution of ESM and its distributions among elevation classes

表 2 控制样地固定效应的 GEE-AR (1) 总体生物因子效应

Tab. 2 Overall biological-factor effects from the GEE-AR(1) model controlling for plot fixed effects

生物因子	β	稳健标准误	95%置信区间	P	P_{FDR}
胸径	0.015	0.010	-0.004 ~ 0.034	0.123	0.184
年龄	0.029	0.013	0.002 ~ 0.055	0.034	0.102
生长速率	-0.008	0.007	-0.023 ~ 0.006	0.269	0.269

注: β 为标准化系数; P_{FDR} 为 Benjamini-Hochberg 校正后的 P 值。下同。

表 3 生物因子的树内与树间效应及缩尾敏感性分析

Tab. 3 Within-tree and between-tree effects of biological factors and winsorization sensitivity

生物因子	层级	β	95% CI	P	P_{FDR}	β	缩尾 P_{FDR}
胸径	树间	-0.024	-0.046 ~ -0.003	0.029	0.075	-0.027	0.029
胸径	树内	0.005	-0.027 ~ 0.037	0.752	0.752	0.005	0.744
年龄	树间	0.018	-0.010 ~ 0.046	0.200	0.300	0.020	0.203
年龄	树内	0.046	0.013 ~ 0.079	0.006	0.037	0.045	0.029
生长速率	树间	0.023	0.001 ~ 0.044	0.037	0.075	0.023	0.043
生长速率	树内	-0.008	-0.025 ~ 0.010	0.372	0.446	-0.007	0.472

注: 树间效应表示不同树长期平均水平之间的差异; 树内效应表示同一树某事件时点相对其长期平均值的偏离。缩尾分析将 ESM 限制在 1% ~ 99% 分位数范围。

胸径和生长速率未表现出对 ESM 的稳定影响。

4 讨论

4.1 雪岭云杉 ESM 的发生特征

雪岭云杉 ESM 的形成具有明确的干旱强度依赖性。轻度干旱下 ESM 发生率较低,当干旱达到中度水平($-3 \leq \text{PDSI} < -2$)时,ESM 发生率显著升高。适度环境胁迫能够诱导植物形成胁迫预激,促进抗氧化系统、渗透调节以及水分运输系统提前激活,使植物在再次遭受相似胁迫时具有更高的抵抗能力^[7,9]。这种生理记忆的形成与维持,可能与非结构性碳(non-structural carbohydrates, NSC)的动态调配相关。初次干旱后若树木能在恢复期维持一定的碳储备,则在后续干旱中可通过快速动用可溶性糖等 NSC 库来支撑渗透调节与呼吸代谢^[7,9-10,39]。中度干旱既能构成有效的胁迫预激信号,又不至于过度消耗碳储备,符合“适度胁迫促进碳优先配置于抗旱维持”的生理作用逻辑^[39]。

当干旱进一步加剧至重度($-4 \leq \text{PDSI} < -3$)乃至极端水平时,ESM 出现比例明显下降, ΔR_t 中位数为 4 个干旱程度中的最低值,干旱遗留效应显著增加,说明树木适应能力具有一定阈值。Bose 等^[12]认为,长期频繁干旱会造成树木水力系统损伤和碳储备消耗不断累积,当干旱程度超过了树木形成适应性响应的生理阈值,树木更多表现为不可逆损伤而非适应性调节,最终导致形成干旱遗留效应^[3,12,40]。重度干旱($-4 \leq \text{PDSI} < -3$)下树木可能因光合速率大幅下降而长期处于碳饥饿状态,无力维持有效的非结构性碳库,进一步加剧了负向遗留效应^[3,12,40]。

通过进一步分析不同干旱程度变化下的 ΔR_t 发现,雪岭云杉 ESM 的形成不仅受到单次干旱强度影响,更受到前后干旱事件发生程度变化方式的影响。当重度干旱后转为轻度干旱时, ΔR_t 中位数达到最高值,说明较轻的第 2 次干旱为树木恢复和发挥前期适应作用提供了条件;而重度转中度时 ΔR_t 中位数仍表现为负值,则表明第一次重度干旱造成的损伤尚未完全恢复。上述结果证明,当前一次干旱的恢复过程受到严重限制时,树木难以形成稳定的正向 ESM,更容易表现为长期遗留效应或抵抗能力下降。然而,在能够恢复生长的前提下,较高强度的初次干旱可能积累更强的生态胁迫记忆,提高树木再次遭受相似干旱时的抵抗能力^[11]。

此外,不同海拔林分的碳分配策略也存在差异:低海拔林分长期处于水分胁迫下,其碳分配重心可能已向根系和 NSC 储存倾斜,这为 ESM 的形成提供了物质条件^[5];而高海拔林分将有限资源优先配置

于当期生长维持,NSC 储备相对有限,ESM 表达因而受限^[12,24]。

4.2 海拔对雪岭云杉 ESM 的影响

海拔所反映的复合环境梯度是影响 ESM 形成的稳定的空间环境因子,且与 ESM 呈显著负相关。随海拔升高,雪岭云杉形成生态胁迫记忆的能力逐渐减弱。不同海拔雪岭云杉具有不同的干旱适应策略^[13,41-42]。低海拔雪岭云杉主要受水分限制,中海拔受气温影响,高海拔则受低温和水分共同制约^[23-24]。限制因子的差异导致树木资源分配策略分化。中低海拔林分长期处于较强的干旱选择压力下,适度干旱胁迫能够诱导胁迫预激效应,促进抗氧化系统、渗透调节及水分运输系统提前激活,形成持续较长时间的生理记忆,因而 ESM 表现显著^[8,9-11]。卢芝晓等^[5]指出,低海拔雪岭云杉具有更长的干旱遗留效应和更低的恢复力,进一步证实了其稳定的干旱适应策略。

高海拔林分在干旱事件中表现出较高的抵抗力,但其 ESM 的形成却显著弱于低海拔林分。高海拔林分则长期处于低温、短生长季的资源受限环境中,生长主要受温度控制,干旱刺激不足以构成主导性生态选择压力。在此条件下,树木将有限资源优先配置于当期生长维持与胁迫抵御,而非投资于过往胁迫信息的记忆保留。天山北坡上林线雪岭云杉抵抗力较高但恢复力较低,表明其通过降低恢复速率强化当期生存,却以牺牲长期记忆保留为代价,导致 ESM 表达受限^[11,23]。

4.3 个体属性对雪岭云杉 ESM 的影响

胸径和生长速率未表现出稳定的独立效应,表明 ESM 的形成并非由树木大小或当前生长状况单独决定,而更可能受到前次干旱强度、干旱后恢复过程、水力系统恢复能力以及非结构性碳储备等事件层面和生理层面因素的共同调控^[11,27]。这与 Bose 等^[12]的观点相吻合,即树木对下一次干旱的恢复能力不取决于干旱事件本身,而取决于干旱前的长期生长状态、立地条件及历史干旱经历。本研究采用的径向生长速率主要反映树木近期的生长状态,而 ESM 可能受到多年干旱经历及其累积效应的影响,二者在时间尺度上的差异可能导致生长速率难以充分解释 ESM 的形成。

值得注意的是,年龄在整体分析中虽仅表现为边缘显著,但在树内分析中始终保持稳定的正向效应,表明随着同一株树木不断经历干旱事件,其 ESM 可能逐渐积累并增强。年龄所反映的不仅是发育阶段或生理年龄,更是树木所积累的环境暴露历史和胁迫经历的总和。Mu 等^[11]指出,EMS 不是短期生理反应,而是长期生态过程,其并非单次干旱事

件即可形成,而是在树木经历多次干旱胁迫后逐步建立的一种长期生态适应机制。这意味着年龄的增长伴随更多次干旱事件的参与和恢复过程的累积,为胁迫预激效应的重复激活提供了更多机会,有利于ESM的逐步建立与巩固。Klesse等^[15]曾指出,树轮序列中部分所谓的“遗留效应”可能来源于树木固有的生物学记忆及时间序列自相关。本研究通过采用连续干旱事件配对比较并结合Wilcoxon符号秩检验判定ESM,在一定程度上降低了生物学记忆和序列自相关带来的统计偏差,使所得结果能够更加真实地反映雪岭云杉ESM的形成规律。

5 结 论

本研究明确了雪岭云杉ESM形成的最有利于旱强度区间为中度干旱($-3 \leq \text{PDSI} < -2$)。在旱强度变化方式上,旱强度由轻度增强至中度、由中度增强至重度、或由重度缓解至轻度时,均有利于ESM的诱导;而由轻度直接跃升至重度,或由重度仅小幅缓解至中度时,ESM形成受到抑制。海拔所反映的复合环境梯度是导致ESM形成差异的核心环境驱动因子;个体属性特征更多表现为辅助调节作用,其中年龄体现了ESM在个体生命周期内的渐进积累过程,而胸径和生长速率对ESM形成的直接贡献相对有限。考虑到年龄(干旱经历)积累有利于ESM形成,在不同海拔梯度下维持合理的年龄结构,有助于充分发挥雪岭云杉对极端干旱的适应潜力,从而提升天山森林生态系统的稳定性及其气候适应性。

参 考 文 献

- [1] IPCC. Climate change 2022: impacts, adaptation and vulnerability[R]//Contribution of working group II to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press, 2022.
- [2] IPCC. Climate change 2023: synthesis report [R]//Contribution of working groups I, II and III to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press, 2023.
- [3] McDowell N G, Pockman W T, Allen C D, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. *New Phytologist*, 2008, 178(4): 719–739.
- [4] Johnstone J F, Allen C D, Franklin J F, et al. Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2016, 14(7): 369–378.
- [5] 卢芝晓, 高露双, 杨智年, 等. 天山西部雪岭云杉干旱遗留效应的海拔差异 [J]. *植物生态学报*, 2026, 50(5): 1177–1186.
Lu Z X, Gao L S, Yang Z N, et al. Drought legacy of *Picea schrenkiana* across elevations in Western Tianshan [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2026, 50(5): 1177–1186.
- [6] Gazol A, Camareo J J, Vicente-Serrano S M, et al. Forest resilience to drought varies across biomes [J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(5): 2143–2158.
- [7] Walter J, Jentsch A, Beierkuhnlein C, et al. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 94: 3–8.
- [8] Crisp P A, Ganguly D, Eichten S R, et al. Reconsidering plant memory: intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics [J]. *Science Advances*, 2016, 2(2): e1501340.
- [9] Hilker M, Schmüling T. Stress priming, memory, and signalling in plants [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(3): 753–761.
- [10] Bruce T J A, Matthes M C, Napier J A, et al. Stressful “memories” of plants [J]. *Plant Science*, 2007, 173(6): 603–608.
- [11] Mu Y M, Lu L X, Li Y, et al. Tree-ring evidence of ecological stress memory [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2022, 289: 20221850.
- [12] Bose A K, Gessler A, Bolte A, et al. Growth and resilience responses of Scots pine to extreme droughts across Europe depend on predrought growth conditions [J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(8): 4521–4537.
- [13] Gazol A, Camarero J J, Anderegg W R L, et al. Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(2): 166–176.
- [14] Mirabel A, Girardin M P, Metsaranta J, et al. Increasing atmospheric dryness reduces boreal forest tree growth [J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 6901.
- [15] Klesse S, Babst F, Evans M E K, et al. Legacy effects in radial tree growth are rarely significant after accounting for biological memory [J]. *Journal of Ecology*, 2023, 111(6): 1188–1202.
- [16] Jiang Y G, Zhang J H, Han S J, et al. Radial growth response of *Larix gmelinii* to climate along a latitudinal gradient in the Greater Khingan Mountains, northeastern China [J]. *Forests*, 2016, 7(12): 295.
- [17] 田胜川, 赵善超, 郑新军, 等. 天山不同海拔雪岭云杉生长季水分来源 [J]. *干旱区研究*, 2023, 40(3): 436–444.
Tian S C, Zhao S C, Zheng X J, et al. Water source of spruce (*Picea schrenkiana*) at different altitudes in the Tianshan Mountains during the growing season [J]. *Arid Zone Research*, 2023, 40(3): 436–444.
- [18] 崔怡蕊, 姜艳, 李吉玫, 等. 天山北坡中段雪岭云杉林碳通量变化特征及其对环境因子的响应 [J]. *干旱区研究*, 2026, 43(4): 792–800.
Cui Y R, Jiang Y, Li J M, et al. Variation in carbon flux and its response to environmental factors in schrenk spruce forests on the northern slopes of the central Tianshan Mountains [J]. *Arid Zone Research*, 2026, 43(4): 792–800.
- [19] 马媛, 常顺利, 王冠正, 等. 天山北坡中段雪岭云杉人工林碳汇随林龄的动态变化 [J]. *新疆大学学报 (自然科学版)(中英文)*, 2024, 41(1): 110–120.
Ma Y, Chang S L, Wang G Z, et al. Dynamic changes of carbon

- sink of *Picea schrenkiana* plantation with forest age in middle section of northern slope of Tianshan Mountains [J]. *Journal of Xinjiang University (Natural Science Edition in Chinese and English)*, 2024, 41(1): 110–120.
- [20] 喻树龙, 郭冬, 姜盛夏, 等. 天山北坡西部雪岭云杉海拔梯度生态弹性变化 [J]. *沙漠与绿洲气象*, 2024, 18(5): 82–90.
- Yu S L, Guo D, Jiang S X, et al. Ecological resilience of *Picea schrenkiana* along altitude gradients in the western section of the northern slope of Tianshan Mountains, China [J]. *Desert and Oasis Meteorology*, 2024, 18(5): 82–90.
- [21] 周小东, 常顺利, 王冠正, 等. 天山雪岭云杉径向生长响应气候变化的海拔分异 [J]. *林业科学*, 2024, 60(3): 45–56.
- Zhou X D, Chang S L, Wang G Z, et al. Altitude differentiation of radial growth of *Picea schrenkiana* in response to climate change in Tianshan Mountains [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2024, 60(3): 45–56.
- [22] 苟晓霞, 张同文, 喻树龙, 等. 天山山区不同海拔高度雪岭云杉径向生长对气候变化的响应 [J]. *地球环境学报*, 2025, 16(4): 418–432.
- Gou X X, Zhang T W, Yu S L, et al. Climate change alters the radial growth of *Picea schrenkiana* along an elevational gradient in the Tianshan Mountains [J]. *Journal of Earth Environment*, 2025, 16(4): 418–432.
- [23] 周小东. 天山北坡中段雪岭云杉径向生长响应气候变化的海拔分异规律 [D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2023.
- Zhou X D. Altitude differentiation of radial growth of *Picea schrenkiana* in response to climate change in the middle section of northern slope of Tianshan Mountains [D]. Urumqi: Xinjiang University, 2023.
- [24] 侯天皓. 呼图壁河流域白杨沟地区不同海拔雪岭云杉径向生长气候响应研究 [D]. 乌鲁木齐: 新疆师范大学, 2024.
- Hou T H. Response of *Picea schrenkiana* to climate at different elevations in the Baiyanggou area of Changji [D]. Urumqi: Xinjiang Normal University, 2024.
- [25] 张昕宇, 高露双, 刘可祥, 等. 新疆天山西部伊犁河流域不同海拔雪岭云杉生长衰退特征 [J]. *应用生态学报*, 2024, 35(5): 1196–1204.
- Zhang X Y, Gao L S, Liu K X, et al. Growth decline characteristics of *Picea schrenkiana* at different altitudes in Yili River Basin, western Tianshan Mountains, Xinjiang, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(5): 1196–1204.
- [26] 四季更迭中的生态画卷: 新疆乌鲁木齐天山国家森林公园 [J]. *新疆林业*, 2025(4): 2, 49.
- Ecological picture scroll in the changing seasons: Tianshan National Forest Park in Urumqi, Xinjiang [J]. *Xinjiang Forestry*, 2025(4): 2, 49.
- [27] 葛瑶, 王振锡. 天山云杉林不同林型物种多样性对土壤因子的响应 [J]. *新疆农业科学*, 2022, 59(1): 134–144.
- Ge Y, Wang Z X. Soil factors effects on herbaceous species diversity in *Picea schrenkiana* forest of different forest type [J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2022, 59(1): 134–144.
- [28] 张震, 刘萍, 丁易, 等. 天山云杉林群落结构及物种组成 [J]. *河北农业科学*, 2009, 13(12): 31–34, 82.
- Zhang Z, Liu P, Ding Y, et al. Community structure and species composition of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* forest [J]. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2009, 13(12): 31–34, 82.
- [29] Palmer W C. Meteorological drought [R]. Washington, D. C.: Department of Commerce, Weather Bureau, 1965.
- [30] GB/T 20481—2017 气象干旱等级 [S].
- GB/T 20481—2017 Grades of meteorological drought [S].
- [31] Mishra A A K, Singh V P. A review of drought concepts [J]. *Journal of Hydrology*, 2010, 391(1–2): 202–216.
- [32] Lloret F, Keeling E G, Sala A. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests [J]. *Oikos*, 2011, 120(12): 1909–1920.
- [33] 李思杰, 卢芝晓, 韩新宇, 等. 不同干旱胁迫区兴安落叶松生态胁迫记忆特征 [J]. *生态学报*, 2025, 45(15): 7660–7669.
- Li S J, Lu Z X, Han X Y, et al. The study of ecological stress memory characteristics of *Larix gmelinii* in different drought stress zones [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(15): 7660–7669.
- [34] Wan Y F, Yu P T, Wang Y H, et al. More tree growth reduction due to consecutive drought and its legacy effect for a semiarid larch plantation in Northwest China [J]. *Journal of Forestry Research*, 2024, 35(1): 35–39.
- [35] Dormann C F, Elith J, Bacher S, et al. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance [J]. *Ecography*, 2013, 36(1): 27–46.
- [36] Liang K Y, Zeger S L. Longitudinal data analysis using generalized linear models [J]. *Biometrika*, 1986, 73(1): 13–22.
- [37] Breiman L. Random forests [J]. *Machine Learning*, 2001, 45: 5–32.
- [38] Strobl C, Boulesteix A L, Zeileis A, et al. Bias in random forest variable importance measures: illustrations, sources and a solution [J]. *BMC Bioinformatics*, 2007, 8(1): 25.
- [39] Martínez-Vilalta J, Sala A, Asensio D, et al. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis [J]. *Ecological Monographs*, 2016, 86(4): 495–516.
- [40] Allen C D, Macalady A K, Chenchouni H, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(4): 660–684.
- [41] Lei J P, Feng X H, Shi Z, et al. Climate-growth relationship stability of *Picea crassifolia* on an elevation gradient, Qilian Mountain, Northwest China [J]. *Journal of Mountain Science*, 2016, 13(4): 734–743.
- [42] Fan X C, Gheyret G. Altitudinal variation in drought resilience of Tianshan spruce (*Picea schrenkiana*) in the Middle Tianshan Mountains, China [J]. *Forest Ecosystems*, 2026, 16: 100439.

(责任编辑 范娟
责任编委 臧润国)