



气候变暖下干旱对森林生态系统的影响



作者简介:周国逸,男,博士,教授,博士生导师,南京信息工程大学应用气象学院院长,研究方向为生态系统生态学、全球变化生态学和生态水文学。长期从事生态系统生态学与生态水文学研究,以第一作者或通信作者在 *Science*、*Nature Communications*、*National Science Review*、*PNAS*、*Global Change Biology*、*Water Resource Research* 等顶级期刊发表 SCI 论文 150 多篇,国内核心期刊论文 200 多篇,论文总他引 18 000 多次,被 SCI 引用超过 5 000 次。获得过国家杰出青年科学基金以及中科院“百人计划”、广东省“南粤百杰工程”等人才项目。以第一完成人获国家自然科学基金二等奖 1 项,省部级自然科学一等奖 2 项,成果被评为 2006 年度中国基础研究十大新闻。

E-mail:gyzhou@scib.ac.cn

摘要

人类活动显著影响着全球大气循环格局,全球平均温度升高导致干旱事件发生幅度、频度和持续时间增加,这对森林生态系统带来更多的负面影响。本文基于已有研究,系统总结了干旱事件对森林生态系统地理分布格局、群落结构重建、植物生长和生理特性、死亡和灭绝、植物生产力以及碳循环功能的影响及其机理,并对未来干旱事件对森林生态系统长期效应以及在不同时间尺度上作用机理的研究提出建议。本研究对开展全球变化背景下森林生态系统对干旱事件响应机制的研究具有重要指导意义。

关键词

碳循环;群落结构;干旱;初级生产力;地理分布格局;植物死亡;物种灭绝

中图分类号 P227

文献标志码 A

0 引言

自工业革命以来,人类活动的加剧显著改变了全球的大气格局,大气中温室气体浓度急剧增加,导致平均温度升高,而平均温度小幅度升高显著增加了极端气候事件发生的幅度和频率^[1-2]。《管理极端事件和灾害风险,推进气候变化适应特别报告》(SREX)展示了从气候变化与极端气候之间的关系到这些事件对社会和可持续发展的影响等一系列问题的科学主题探讨(图 1)^[3-4]。由于陆地生态系统的适应能力有限,气候变化导致极端气候事件增加包括干旱、高温热浪、强降雨、霜冻和台风等^[5]很可能对陆地生态系统造成更严重、更持久且不可恢复的破坏^[6]。尤其是全球气候变暖导致干旱事件逐年增加,对森林生态系统造成了巨大的负面影响。一些国际期刊(*Nature*、*Science*、*PNAS*、*Nature Climate Change* 等)关于干旱对森林生态系统影响方面已有大量的研究和讨论^[7-11]。可见,全面、准确认识和评估干旱事件对森林生态系统的影响和不确定性不仅具有重要的科学意义,也能为提高人类社会应对和适应气候变化的能力提供重要科学依据。

森林生态系统是地球陆地生态系统的主体,它具有调节气候、涵养水源、碳固存、生物多样性保育等不可替代的服务功能^[12]。全球森林面积占地球陆地面积约 26%,碳储量占整个陆地植被碳储量的 80%以上,森林每年的碳固定量约占整个陆地生物碳固定量的 2/3^[13]。在全球变化背景下,森林的巨大碳汇功能及其在减缓气候变化中的

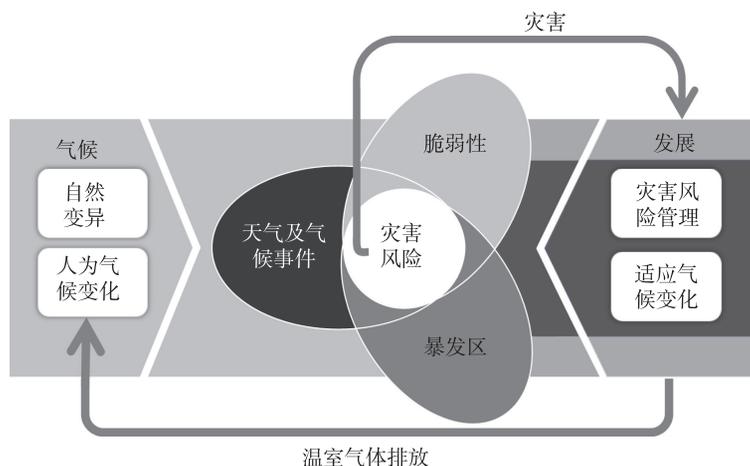
收稿日期 2019-08-26

基金项目 南京信息工程大学人才启动经费(2019r040)

1 南京信息工程大学 应用气象学院,南京,210044

2 中国科学院华南植物园,广州,510650

3 中国科学院大学,北京,100049

图1 SREX的核心关系示意图(引自IPCC,2013)^[3]Fig. 1 Illustration of the core concepts of SREX(IPCC,2013)^[3]

作用显得愈加重要^[14-15]。

全球变化增加了干旱的发生频率、强度和持续时间,森林生态系统如何对干旱响应和适应一直是极端气候事件研究中的焦点问题,本文系统综述了干旱事件对森林地理分布格局、群落结构和组成、植物生长和生理特性、死亡和灭绝、植物生产力以及碳循环功能的潜在影响,指出这一领域从理论和应用方面应重点关注的科学问题,以此激发进一步的研究与讨论。

1 干旱改变森林生态系统的地理分布格局

过去半个世纪的气候变化改变了世界上许多物种的物候、地理范围和种群数量^[16]。有研究预测了在人类引起的降水和温度状况下,植被分布正在以前所未有的速度进行着大规模生物地理格局变化^[17]。模型模拟预测了未来气候情景下森林分布与现在比较,发现各种森林类型都将发生大范围的转移^[18-19]。全球范围内森林生态系统的分布格局与气候变化密切相关,尤其是干旱对植被生长的影响机制仍存在较大争议^[20]。干旱限定了植物生长的适应阈限和耐受范围,决定了在不同海拔、纬度或景观下的森林类型以及分布范围^[21]。

干旱造成森林火灾频发和病虫害暴发,严重改变了不同森林类型的立木度、更新率、死亡率和生物量,使许多地区的森林面积和生物地理分布都在时间和空间上发生了根本性变化^[22-23]。区域变暖和干旱胁迫减少了树木胸径生长和生物量积累^[17,24-25],使得温带森林树木死亡率和热带森林的树木周转率增加,从而在一些过渡带发生植被分布生物地理变

化^[8,26-28]。全球气候变暖加速了热带雨林的更新,并将热带雨林侵入亚热带或温带地区,从而雨林面积将会增加^[15],而由于温度升高导致干旱频率、强度和持续时间的增加,有些地区降雨减少加速了季雨林和干旱森林向热带稀树草原的转变,温带森林景观向草原和荒漠景观的转变且面积不断缩小^[15,19]。干旱加剧改变土地覆盖和土地利用,加剧森林片段化分布或面积缩小,改变植被分布格局。总体上,气候变化使地球植被分布在地理范围和幅度的变化上仍有很大的不确定性。因此,必须制定环境管理和政策战略以应对气候变化和其他环境变化给森林健康带来的压力^[29]。

2 干旱对森林群落结构和组成的影响

在区域和全球尺度上,不同群落适应所处的环境而拥有各自独特的生理生态特征、物种组成和群落结构,快速的环境变化将改变这种结构与动态变化节律^[30]。特别地,干旱能够在短时间内使群落结构发生根本性变化^[11]。

随着喜马拉雅冰川的融化导致热效应,每年的连续无降雨、少雨日和强降水频率事件增多,导致森林区域气候以更频发的极端降雨和干旱事件为特征^[31-32],森林群落结构变化和物种重建对干旱事件响应变得更加敏感。Esquivel-Muelbert等^[33]研究表明,区域和局部尺度上的干旱敏感性差异决定了热带森林中物种的分布特征,而土壤水分的有效性是热带物种间生态位分化的直接因素,全球气候变化和森林破碎化引起的土壤水分有效性差异可能改变热带物种分布、群落组成和多样性,增加相对更耐旱

树种的比例。Breshears 等^[34]研究表明干旱导致树木落叶、顶梢枯死等现象,也会影响森林生态系统的结构和物种组成。

干旱降低森林群落的物种多样性。由于耐旱物种密度相对增加而其他物种减少,明显改变群落的种间关系,优势物种向耐旱性物种过渡,其他物种不能生存,使得群落物种单一、林分层次结构简单。物种的生命周期发生改变也将加速物种的老化和死亡,使有害物种入侵,导致森林生态系统不同程度地退化,这些都将改变原有森林群落的结构和物种组成。

3 干旱对树木生长和生理特性的影响

植物生长对干旱胁迫的反应程度与适应能力是长期进化的结果,因植物种类而异。干旱胁迫导致植物发生不同程度生长缓慢、物候提前、地上/地下生物量分配比例改变、萎蔫或死亡加剧等诸多树木生长特性的变化。干旱一方面通过促进植物根系生长,改变根表面积、侧根数、根冠比等调整地下生物量积累和分配^[35-36],另一方面诱导植株变矮、早期衰老以及发芽和花期延迟等形态结构的变化^[37-38]。由于一些植物的抗旱性较强,在干旱胁迫下存活而不死亡,因而植物的应答机制可能是多种形态、生理、生化和分子适应等多种机制共同作用的结果^[35,39]。

目前关于植物对于干旱的响应机制尚不十分清楚,相关研究表明植物适应干旱环境的能力,不仅与本身形态结构特征有关,同时也取决于植物内部的多种生理生化特征。对生理效应的改变会直接影响植物的生长,如干旱胁迫引起植物气孔导度和密度降低,导致光合和蒸腾速率降低,水分利用效率和植物适应能力下降^[40]。为了增加抗旱能力,植物抗氧化酶活性被主动或被动激活来增加抗氧化物质的积累,防止膜脂过氧化^[41]。干旱也会严重影响植物的代谢活动,损伤叶绿体^[42]。由于蛋白质休克、细胞脱水,导致渗透胁迫和活性氧的积累而造成氧胁迫^[43]。植物通过渗透调节的改变来维持正常的生长发育、生理生化反应、光合作用和呼吸作用及物质代谢运输等过程以尽量降低伤害^[44],在激活对于干旱的反应机制后,植物会重建体内平衡以保护和修复受损的蛋白质和细胞膜增强耐旱压力^[45]。因此,在进行干旱对植物各方面功能系统的研究时,应结合分子生物学、水分运输、信号转导过程以及日益成熟的基因组、转录组以及蛋白质技术,全面理解森林物种对于

干旱的响应以及对抗旱植物的培育。

4 干旱对森林树木死亡和灭绝的影响

全球升温已造成大量林木死亡的事件,在不同尺度上对森林生态系统造成了严重影响^[46]。林木死亡已广泛存在于所有群落类型和生物群落中^[47]。许多模型表明任何森林树木死亡率发生较小的变化,都可能对森林的生产力、碳循环、结构组成和生态系统服务功能造成重大影响^[48-49],大尺度的森林死亡还可能改变当地、区域以及全球原有碳收支进而影响碳平衡^[34]。

根据对未来气候变化的预测,干旱可能严重威胁植物存活状态,预计将导致树木死亡率在全球范围内增加^[22,26-27]。Kurz 等^[50]发现干旱导致松甲虫爆发,使加拿大森林近几十年的死亡率显著增加。干旱不仅会增加病虫害爆发的频率、强度和持续时间,而且可能会改变植物对病虫害的抗性。Philips 等^[27]研究表明亚马孙流域森林死亡率显著上升的原因主要是干旱导致的。Peng 等^[51]发现加拿大北方森林在1963到2008年期间,树木死亡率总体平均增长4.7%,其中西部地区的死亡率高于东部地区,区域干旱造成的水分胁迫可能是这些树木死亡率增加的主要原因。目前对于干旱胁迫导致森林死亡的解释主要是“水力失衡”(hydraulic failure)和“碳饥饿”假说(carbon starvation),其相对重要性取决于干旱胁迫的强度和持续时间^[52-63]。

本来物种灭绝是一个自然过程,但是由于人类活动和气候变暖的强烈干扰,近百年来在人类干预下的物种灭绝比自然速度快了100~1000倍,其中高等植物就有20000多种濒于灭绝,还有大量物种被列为濒临灭绝的红色名单,生物多样性遭受巨大破坏。Thomas 等^[54]研究表明到2050年在中等气候变暖的条件下将有15%~37%的物种濒临灭绝。Malcolm 等^[55]研究了25个主要生物多样性热点地区,发现在最坏的情况下,地方性物种的灭绝可能达到39%~43%,有56000种地方性植物存在潜在灭绝。干旱频率增加,加剧植物的死亡,直接增加了物种灭绝的可能性;由于干旱造成的地表覆盖和土地利用变化也将间接影响森林植物的灭绝。

5 干旱对森林植被生产力的影响

干旱是植物生长和存活主要的限制因子之一。关于干旱对生产力的影响,学者们已经进行了较为

深入的研究.有研究表明干旱对不同地带的森林植被和森林类型的生产力影响存在一定的差异.例如,温带大部分地区受干旱影响导致植被生长显著下降,但对热带植被生长的影响仍存在较大争议^[56-57].由于光合作用是植被生产力的来源,干旱抑制光合作用,降低植被生长速率,使森林生态系统的生产力降低^[6,58].研究发现干旱胁迫通常导致光合作用比呼吸作用先下降,因此光合作用可能比呼吸作用具有更高的干旱敏感性.呼吸作用下降也间接降低森林植被生产力.当然,不同树种的生产力受干旱影响下降的程度是不同的,植被生产力受干旱影响的程度也有所不同^[59].

干旱对森林群落干扰形式、频率和强度也会很大程度减少森林植被的生产力.例如,干旱增加森林死亡、火灾、虫害和疾病的强度和频率,导致森林生态系统生产力降低.厄尔尼诺南部振荡(El Niño-Southern Oscillation)引发亚马孙流域、东南亚和墨西哥地区严重干旱,这场干旱耗尽了大片森林地区的

土壤水分,导致约4万 km²的亚马孙森林失火,对森林生态系统的 NPP(净初级生产力)和碳存储产生了影响^[60].干旱和火灾导致的树木死亡进一步增加了森林的可燃性,形成正反馈效应,加剧这些地区的土地贫瘠^[60-61].Nepstad 等^[62]研究表明亚马孙流域热带森林的严重干旱增加了易燃性和树木死亡,抑制了植物生长,从而导致生产力大量减少和碳排放增加.总之,大量的研究一致认为,干旱事件将会直接降低森林生态系统的生产力,虽然其影响强度和机制目前还存在较大争议.

6 干旱对森林生态系统碳循环的影响

陆地生态系统碳循环对干旱的响应方式被认为是最不确定的(图2)^[63].森林生态系统储存了陆地生态系统中近一半的碳^[13],因此森林生长和死亡对极端干旱的反应在预测陆地碳循环反馈机制中也存在很大的不确定性^[11].当前,干旱显著地改变了长时间陆地生态系统的碳平衡,也是陆地生态系统碳汇

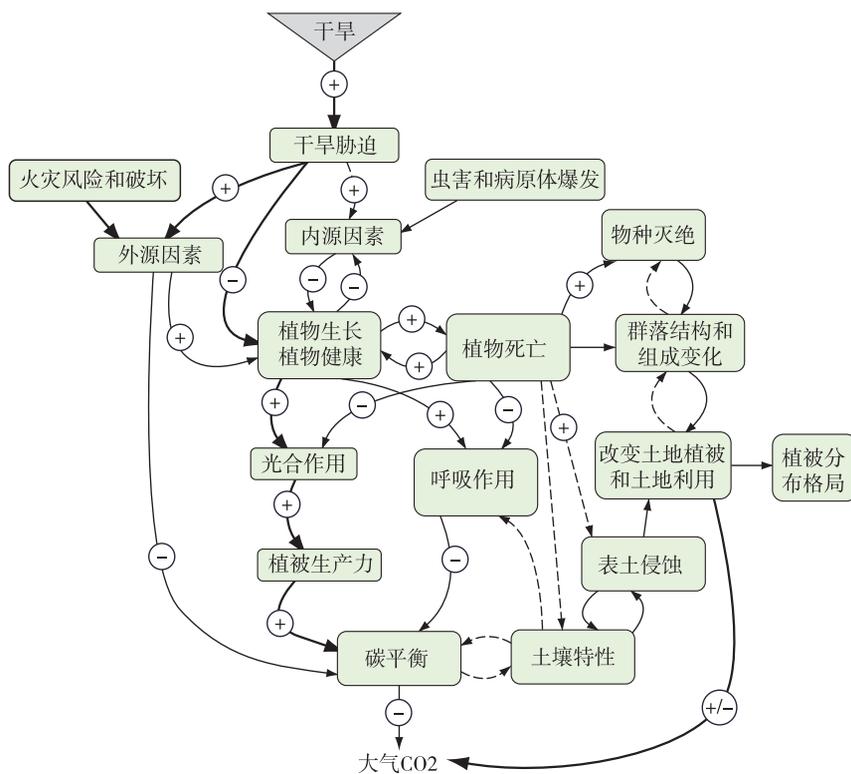


图2 干旱事件对于森林生态系统引发的过程和反馈^[63]

“+”表示正影响或增加,“-”表示负影响或减少.实线箭头表示直接影响,虚线表示间接影响.影响的相对重要性用箭头的粗细表示

Fig. 2 Process and feedbacks triggered by drought events to forest ecosystems^[63]

“+” means positive influence or increase,“-” means negative influence or decrease.Solid arrows indicate direct effects and dashed lines indicate indirect effects.The relative importance of the effect is indicated by the thickness of the arrow

功能的重要胁迫因子,对生态系统生产力和呼吸都存在抑制作用,但生产力对干旱的敏感性一般高于呼吸,从而导致陆地生态系统碳汇功能显著削弱,甚至使之变成碳源^[6,20].在干旱的生态系统中,降水的滞后对土地碳汇的年际变化具有重要作用^[64];遭遇严重干旱后的植被生长会产生遗产效应(legacy effect),树木生长会减缓1~4年;在这一时期内不太能够充当碳汇,并且这一现象在温带和寒带森林生态系统中广泛存在^[11].另一方面,干旱会导致树木碳分配的变化,减少对树干生长的分配,增加对根或叶的分配.但生长下降可能不会立即导致森林碳吸收减少,与没有滞后影响的森林生态系统相比,叶和根的快速更替仍会导致森林碳储量的总体减少^[65].Cox等^[66]利用耦合碳反馈的气候模型预测未来由于干旱导致的热带森林生产力的下降,结果显示将会有更多的碳由热带森林向大气释放,进一步加速气候变化.

在全球范围内,干旱仍被认为是影响碳平衡的最普遍因素.严重和频繁的干旱事件最近已被确定为是加速森林退化和死亡的主要因素,虽然这一过程没有导致碳立即释放到大气中,而是通过分解得到固定释放^[67-69].但任何依赖于森林生物量和森林土壤有机碳储存来减缓气候变化的策略都必须在未来发生极端事件时保持这两个碳库的稳定^[63].

7 结论和展望

近几十年来,干旱事件频发对全球和区域尺度上的森林生态系统和人类社会都有着不容忽视的影响.本文综述了干旱对森林生态系统的影响和作用机制,并认为未来在干旱事件对森林生态系统影响的观测和机理研究中,应着重关注:

1) 干旱对森林植物生长、生理、结构和功能改变的阈值或抵抗力,以及随着气候和土壤等环境要素变化的协同进化;不同时空尺度上的森林生态系统对气候变化下干旱的响应机理的耦合,以实现不同尺度和不同类型森林生态系统对干旱响应在时间和空间尺度上的融合.

2) 干旱事件对群落生产力的影响,明确森林生态系统对干旱的反馈机制,特别是关于长期形成过程的机理性研究.

3) 干旱事件对森林碳储量影响时间范围的明确界定,评估碳的直接和滞后损失或收益;预测气候变化对森林生态系统的影响时增加对极端气候事件的

考虑.

4) 准确量化在干旱条件下,火灾、害虫和病原体爆发等干扰因子的单独和协同作用影响,评价干扰形式对森林生态系统健康的影响.

从而综合评估全球气候变化背景下干旱对森林生态系统时空变化和演替亟需解决的科学问题和关键研究内容,为国家制定减缓和适应气候变化政策,构建森林生态安全和保障体系提供科学技术支撑.

参考文献

References

- [1] Easterling D R, Meehl G A, Parmesan C, et al. Climate extremes: observations, modeling, and impacts [J]. *Science*, 2000, 289(5487): 2068-2074
- [2] IPCC. Climate change: the physical science basis [R]. Contribution of Working Group I of the IPCC, 2013: 866-871
- [3] Parry M L, Canziani O F, Palutikof J P, et al. Technical summary [R] // *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007: 23-78
- [4] Nicholls N, Alexander L. Has the climate become more variable or extreme? *Progress 1992-2006* [J]. *Prog Phys Geog*, 2007, 31(1): 77-87
- [5] Solomon S, Qin D H, Manning M, et al. *Climate change 2007: the physical science basis* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007
- [6] Ciais P, Reichstein M, Viovy N, et al. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003 [J]. *Nature*, 2005, 437(7058): 529-533
- [7] Adams H D, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford G A, et al. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(17): 7063-7066
- [8] Mantgem P J V, Stephenson N L, Byrne J C, et al. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States [J]. *Science*, 2009, 323(5913): 521-524
- [9] Williams A P, Allen C D, Macalady A K, et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality [J]. *Nature Climate Change*, 2013, 3(3): 292-297
- [10] Choat B, Jansen S, Brodribb T J, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought [J]. *Nature*, 2012, 491(7426): 752-756
- [11] Anderegg W R L, Schwalm C, Biondi F, et al. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models [J]. *Science*, 2015, 349(6247): 528-532
- [12] Trumbore S, Brando P, Hartmann H. Forest health and global change [J]. *Science*, 2015, 349(6250): 814-818
- [13] Bonan G B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests [J]. *Science*, 2008, 320(5882): 1444-1449

- [14] Pan Y, Birdsey R A, Fang J, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests [J]. *Science*, 2011, 333 (6045): 988-993
- [15] 刘国华, 傅伯杰. 全球气候变化对森林生态系统的影响 [J]. *自然资源学报*, 2001, 16(1): 71-78
LIU Guohua, FU Bojie. Effects of global climate change on forest ecosystems [J]. *Journal of Natural Resources*, 2001, 16(1): 71-78
- [16] Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, 37: 637-669
- [17] Zhou G Y, Houlton B Z, Wang W T, et al. Substantial reorganization of China's tropical and subtropical forests: based on the permanent plots [J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(1): 240-250
- [18] Emanuel W R, Shugart H H, Stevenson M P. Climatic change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystem complexes [J]. *Climatic Change*, 1985, 7(1): 29-43
- [19] Smith T M, Leemans R, Shugart H H. Sensitivity of terrestrial carbon storage to CO₂-induced climate change: comparison of four scenarios based on general circulation models [J]. *Climatic Change*, 1992, 21(4): 367-384
- [20] 朴世龙, 张新平, 陈安平, 等. 极端气候事件对陆地生态系统碳循环的影响 [J]. *中国科学(地球科学)*, 2019, 49: 1321-1334
PIAO Shilong, ZHANG Xinping, CHEN Anping, et al. The impacts of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: a review [J]. *Science China Earth Sciences*, 2019, 49: 1321-1334
- [21] Paaijmans K P, Heinig R L, Seliga R A, et al. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change [J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(8): 2373-2380
- [22] 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): 600-684
- [23] 岳天祥, 范泽孟. 典型陆地生态系统对气候变化响应的定量研究 [J]. *科学通报*, 2014, 59(3): 217-231
YUE Tianxiang, FAN Zemeng. A review of responses of typical terrestrial ecosystems to climate change [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(3): 217-231
- [24] Clark D A, Piper S C, Keeling C D, et al. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000 [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2003, 100(10): 5852-5857
- [25] Feeley K J, Wright S J, Supardi M N N, et al. Decelerating growth in tropical forest trees [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(6): 461-469
- [26] Breshears D D, Cobb N S, Rich P M, et al. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2005, 102(42): 15144-15148
- [27] Phillivis O, Aragao L, Lewis S, et al. Drought sensitivity of the Amazon carbon sink [J]. *Earth and Environmental Science*, 2009, 6(4), DOI: 10.1088/1755-1307/6/4/042004
- [28] Breshears D D, Myers O B, Meyer C W, et al. Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2009, 7(4): 185-189
- [29] Kirilenko A P, Solomon A M. Modeling dynamic vegetation response to rapid climate change using bioclimatic classification [J]. *Climate Change*, 1998, 38(1): 15-49
- [30] Mantgem P J V, Stephenson N L. Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(10): 909-916
- [31] Zhou G Y, Wei X H, Wu Y P, et al. Quantifying the hydrological responses to climate change in an intact forested small watershed in Southern China [J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(12): 3736-3746
- [32] Yao T D, Thompson L, Yang W, et al. Different glacier status with atmospheric circulations in Tibetan Plateau and surroundings [J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2(9): 663-667
- [33] Esquivel-Muelbert A, Baker T R, Dexter K G, et al. Compositional response of Amazon forests to climate change [J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(1): 39-56
- [34] Breshears D D, Allen C D. The importance of rapid, disturbance-induced losses in carbon management and sequestration [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2002, 11(1): 1-5
- [35] 王福祥, 肖开转, 姜身飞, 等. 干旱胁迫下植物体内活性氧的作用机制 [J]. *科学通报*, 2019, 64(17): 1765-1779
WANG Fuxiang, XIAO Kaizhuan, JIANG Shenfei, et al. Mechanisms of reactive oxygen species in plants under drought stress [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2019, 64(17): 1765-1779
- [36] 肖春旺, 周广胜, 马风云. 施水量变化对毛乌素沙地优势植物形态与生长的影响 [J]. *植物生态学报*, 2002, 26(1): 69-76
XIAO Chunwang, ZHOU Guangsheng, MA Fengyun. Effect of water supply change on morphology and growth of dominant plants in Maowusand land [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(1): 69-76
- [37] Grzesiak M T, Rzepka A, Hura T, et al. Changes in response to drought stress of triticale and maize genotypes differing in drought tolerance [J]. *Photosynthetica*, 2007, 45(2): 280-287
- [38] Jaleel C A, Manivannan P, Wahid A, et al. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition [J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2009, 11(1): 100-105
- [39] Niu S L, Luo Y Q, Li D J, et al. Plant growth and mortality under climatic extremes: an overview [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 98: 13-19
- [40] Lefi E, Medrano H, Cifre J. Water uptake dynamics, photosynthesis and water use efficiency in field-grown Mediterranean drought conditions [J]. *Annals of Applied Biology*, 2004, 144(3): 299-307

- [41] Galmés J, Conesa M A, Ochogavía J M, et al. Physiological and morphological adaptations in relation to water use efficiency in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum* [J]. *Plant Cell & Environment*, 2011, 34(2):245-260
- [42] Lawlor D W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP [J]. *Annals of Botany*, 2002, 89(7):871-885
- [43] Gechev T S. Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death [J]. *Bioessays*, 2006, 28(11):1091-1101
- [44] Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(1):4-10
- [45] Vinocur B, Altman A. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2005, 16(2):123-132
- [46] Anderegg W R L, Kane J M, Anderegg L D L. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress [J]. *Nature Climate Change*, 2013, 3(1):30-36
- [47] Wyckoff P H, Clark J S. The relationship between growth and mortality for seven co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains [J]. *Journal of Ecology*, 2002, 90(4):604-615
- [48] Kobe R K, Pacala S W, Silander J A, et al. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance [J]. *Ecological Applications*, 1995, 5(2):517-532
- [49] Hartmann H. Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? How trees may cope with more frequent climate change-type drought events [J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(1):642-655
- [50] Kurz W A, Stinson G, Rampley G J, et al. Risk of natural disturbances makes future contribution of Canada's forests to the global carbon cycle highly uncertain [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(5):1551-1555
- [51] Peng C H, Ma Z H, Lei X D, et al. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests [J]. *Nature Climate Change*, 2011, 1(9):467-471
- [52] McDowell N, 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
- [53] McDowell N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality [J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(3):1051-1059
- [54] Thomas C D, Cameron A, Green R E, et al. Extinction risk from climate change [J]. *Nature*, 2004, 427(6970):145-148
- [55] Malcolm J R, Liu C R, Neilson R P, et al. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots [J]. *Conservation Biology*, 2006, 20(2):538-548
- [56] Nemani R R. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999 [J]. *Science*, 2003, 300(5625):1560-1563
- [57] Xu X T, Piao S L, Wang X H, et al. Spatio-temporal patterns of the area experiencing negative vegetation growth anomalies in China over the last three decades [J]. *Environmental Research Letters*, 2012, 7(3):035701
- [58] Waring R H, Law B E. The ponderosa pine ecosystem and environmental stress: past, present and future [J]. *Tree Physiology*, 2001, 21(5):273-274.
- [59] 段洪浪, 吴建平, 刘文飞, 等. 干旱胁迫下树木的碳水过程以及干旱死亡机理 [J]. *林业科学*, 2015, 51(11):113-120
- DUAN Honglang, WU Jianping, LIU Wenfei, et al. Water relations and carbon dynamics under drought stress and the mechanisms of drought-induced tree mortality [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, 51(11):113-120
- [60] Nepstad D C, Verssimo A, Alencar A, et al. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire [J]. *Nature*, 1999, 398(6727):505-508
- [61] Cochrane M A. Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests [J]. *Science*, 1999, 284(5421):1832-1835
- [62] Nepstad D, Lefebvre P, Da Silva U L, et al. Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis [J]. *Global Change Biology*, 2010, 10(5):704-717
- [63] Reichstein M, Bahn M, Ciais P, et al. Climate extremes and the carbon cycle [J]. *Nature*, 2013, 500(7462):287-295
- [64] Ahlstrom A, Raupach M R, Schurgers G, et al. The dominant role of semi-arid ecosystems in the trend and variability of the land CO₂ sink [J]. *Science*, 2015, 348(6237):895-899
- [65] Farrior C E, Dybzinski R, Levin S A, et al. Competition for water and light in closed-canopy forests: a tractable model of carbon allocation with implications for carbon sinks [J]. *The American Naturalist*, 2013, 181(3):314-330
- [66] Cox P M, Betts R, Jones C D, et al. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled model [J]. *Nature*, 2000, 408(6813):184-187
- [67] Reichstein M, Ciais P, Papale D, et al. Reduction of ecosystem productivity and respiration during the European summer 2003 climate anomaly: a joint flux tower, remote sensing and modeling analysis [J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(3):634-651
- [68] Granier A, Reichstein M, Bréda N, et al. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003 [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 143(1/2):123-145
- [69] Lewis S L, Brando P M, Phillips O L, et al. The 2010 Amazon drought [J]. *Science*, 2011, 331(6017):554

Effect of drought on forest ecosystem under warming climate

ZHOU Guoyi¹ LI Lin¹ WU Anchi^{2,3}

1 School of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044

2 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract Due to the intensification of human activities, the pattern of global atmospheric circulation is significantly affected. The increase of global average temperature leads to the increase of the magnitude, frequency and duration of drought events, which has a significant effect on the forest ecosystem. Based on the existing research, this paper systematically summarizes the effects of drought events on the geographical distribution pattern, community structure reconstruction, plant growth and physiological characteristics, death and extinction, plant productivity, and carbon cycle function of forest ecosystems. To this end, future research should focus on the long-term effects of drought events and the mechanisms of action at different time scales on forest ecosystems. It has important guiding significance for the research field of forest ecosystem response mechanism to drought events in the context of global change.

Key words carbon cycling; community structure; drought; primary productivity; geographical distribution pattern; plant mortality; species extinctions