中国科学: 地球科学 2023 年 第 53 卷 第 10 期: 2217 ~ 2230
SCIENTIA SINICA Terrae earthcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
论 文

全球变暖背景下中国森林春季木质部物候提前的模拟证据

薛惠鸿[1,2], 史锋[1,3*], Fabio GENNARETTI[4], 付永硕[5], 何斌[6], 吴秀臣[6], 郭正堂[1,2,3]

1. 中国科学院地质与地球物理研究所, 中国科学院新生代地质与环境重点实验室, 北京 100029;
2. 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049;
3. 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 北京 100044;
4. Institut de Recherche sur les Forêts, Groupe de Recherche en Écologie de la MRC-Abitibi, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Amos J9T 2L8, Canada;
5. 北京师范大学水科学研究院, 北京 100875;
6. 北京师范大学地理科学学部, 北京 100875
* 通讯作者, E-mail: shifeng@mail.iggcas.ac.cn

收稿日期: 2022-11-30; 收修改稿日期: 2023-07-04; 接受日期: 2023-07-24; 网络版发表日期: 2023-09-18
国家自然科学基金项目(批准号: 41888101和42077406)、中国科学院战略性科技先导专项项目(编号: XDB26020000)、中国科学院地质与地球物理研究所重点部署项目(编号: IGGCAS-201905)、中国科学院青年创新促进会、加拿大自然科学与工程研究理事会发现资助计划项目(编号: RGPIN-2021-03553)、加拿大树木生态学和气候学首席科学家计划项目(编号: CRC-2021-00368)资助

摘要 植被物候对当前和未来全球气候变暖的响应, 直接影响森林生态系统初级生产力的变化. 然而, 由于树木木质部物候的监测数据十分稀少, 学界较少关注树木木质部物候的变化, 这阻碍了对森林大空间尺度碳收支的评估和预测. 本研究使用基于生理生态过程的树轮生长模型(Vaganov-Shashkin模型)模拟1962~2016年中国森林站点春季树木木质部物候(木质部生长季开始时间)的时空变化. 使用实测树轮宽度序列(70条)对树轮生长模型模拟结果进行校正, 校正后的模拟结果与已有独立的微树芯监测结果显著相关. 模拟结果发现, 全球变暖背景下春季木质部物候在1962~2016年期间显著提前, 其提前速率在20世纪90年代后显著增快, 平均每年提前0.25天. 生长季前的日均温与大多数站点(71%)的生长季开始时间显著相关, 表明其可能是中国树轮站点春季木质部物候的主要气候驱动因子. 春季增暖的气温允许树木生长的热量需求更早达到, 因此导致春季木质部物候显著提前. 生长季前日均温每升高1℃, 春季物候提前6~7天, 这将有益于偏冷湿环境下树木的径向生长. 模拟的春季树木木质部物候与遥感物候间存在显著正相关, 表明全球增暖背景下树木初生生长和次生生长可能受到气温主控而同步变化. 基于生理过程的树木模拟能够提供长时间和大空间尺度上树木木质部的时空变化, 为中国树木木质部物候对气候变化的响应提供长期视角.

关键词 树木年轮, 树木木质部, 物候, Vaganov-Shashkin模型, 中国

中文引用格式: 薛惠鸿, 史锋, Gennaretti F, 付永硕, 何斌, 吴秀臣, 郭正堂. 2023. 全球变暖背景下中国森林春季木质部物候提前的模拟证据. 中国科学: 地球科学, 53(10): 2217–2230, doi: 10.1360/N072022-0348
英文引用格式: Xue H, Shi F, Gennaretti F, Fu Y, He B, Wu X, Guo Z. 2023. Evidence of advancing spring xylem phenology in Chinese forests under global warming. Science China Earth Sciences, 66(10): 2187–2199, https://doi.org/10.1007/s11430-022-1149-x

© 2023 《中国科学》杂志社

1 引言

在全球变暖背景下全球植被物候发生显著变化, 其对植被生长(Myneni等, 1997)、陆地生态系统碳平衡(Piao等, 2007)和气候变化植被反馈(Bonan, 2008)产生深远影响. 已有研究主要基于实地观测和卫星遥感, 探讨植被芽、叶、花等初生组织的物候变化(Chen等, 2005; Fu等, 2015b; Zhang等, 2015; Wu等, 2018). 然而, 树木通过光合作用获得的碳水化合物主要被树木形成层活动所消耗, 并固存在木质部中, 用于完成树木的径向生长(Hansen和Beck, 1990; Deslauriers等, 2009). 因此, 研究木质部物候对于全面理解森林生态系统的生长动态及其碳汇能力至关重要.

目前对形成层活动和木质部分化的直接观测仅限于少数站点和最近十几年很短的时间段, 这阻碍了在区域和全球尺度上量化树木物候对长期气候变率的响应(Deslauriers等, 2008; He等, 2016; Rossi等, 2016). 而基于生理生态过程的树木/树轮生长模型可通过模拟形成层活动和木质部分化的季节变化, 获取长时间和大空间尺度木质部物候的变化(Guiot等, 2014). 在年际尺度上, 基于生理过程的树木生长模型已用于识别限制树木生长的气候因子(Breitenmoser等, 2014; Sánchez-Salguero等, 2017; Tumajer等, 2017; Rezsöhazy等, 2020, 2021), 确定窄轮形成的气候条件(He等, 2017; Tychkov等, 2019), 分离各气候要素对树轮宽度变化的贡献(Rydval等, 2016). 在年内尺度上, 树木生长模型已用来揭示木质部生长的季节变化模式(Touchan等, 2012; Gennaretti等, 2017; Gea-Izquierdo等, 2017), 重建和预测树轮形成的物候变化(Yang等, 2017; He等, 2018a, 2019; Tumajer等, 2021).

中国树轮资源丰富、生态环境多样, 为木质部物候研究提供了理想场景. 已有基于中国青藏高原及其周边地区的木质部研究得到的物候变化趋势存在明显区域差异(Yang等, 2017; He等, 2019), 迄今为止仍缺乏中国树木木质部物候变化整体特征的认识. 本文使用基于形成层过程的日分辨率Vaganov-Shashkin模型(简称V-S模型)(Vaganov等, 2006; Anchukaitis等, 2020)模拟过去60年中国70个树轮站点的木质部物候变化, 重点关注全球气候变暖背景下中国树木木质部生长季开始时间(Start Of the growing Season of Xylem, 简称SOS_x)变化的主要特征及其主要气候驱动因子.

2 材料和方法

2.1 树轮和气候数据

从国际树轮数据库(http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/treering)和最近2000年古全球变化研究网络(PAGES2k network)古温度代用记录数据库(PAGES2k Consortium, 2017)中收集了中国115个站点的树轮宽度年表. 使用三次平滑样条去趋势方法, 去除树木年轮的生长趋势(Cook和Peters, 1981; Holmes, 1983; Cook和Peters, 1997). 在对树轮年表进行处理的过程中, 仅保留样本数量大于5个样本的年表.

气象观测日值数据(日均温度、日最低温度、日最高温度以及降水量)来自中国气象数据共享服务网(http://cdc.cma.gov.cn). 本文提取距离树轮站点最近且与实测树轮宽度具有显著相关的气象数据, 进行后续模拟和分析. 由于气象站点和树轮站点间存在海拔差异, 使用垂直递减率(0.5℃/100m)(Yang等, 2017)对器测温度数据进行校正. 在后续的分析中, 排除公共时段(1962~2016年)内气象记录缺测超过3年的气象站点, 以及海拔信息缺失的树轮站点. 最后, 经过筛选保留70个树轮年表(网络版附表S1, http://earthcn.scichina.com).

1962~2016年, 站点平均的年均温呈现出显著(p<0.05)变暖趋势, 平均每十年增暖0.35℃(网络版附图S1, http://earthcn.scichina.com); 站点平均的降水量没有显著变化趋势(网络版附图S2). 此外, 为了便于比较不同气候条件下的物候变化, 本文根据多年平均气温和降水量, 利用K-means聚类方法(Hartigan和Wong, 1979), 将树轮站点划分为6个类别(网络版附图S3).

2.2 模拟树木木质部生长

本文使用基于生理生态过程的V-S模型, 模拟日分辨率的树木径向生长. V-S模型是一个由气候要素驱动的树轮生长模型, 已被广泛用于模拟温带和高纬地区的树轮宽度, 如美国东部、地中海和青藏高原区域(Anchukaitis等, 2006; Touchan等, 2012; Yang等, 2017). V-S模型能够输出标准化的树轮宽度年表、树木的日生长速率以及木质部物候和树轮形成的关键日期(如木质部细胞分裂和成熟的时间). 相比木质部生长季结束时间(秋季物候), V-S模型在模拟生长季开始时间(春季物候)上表现更好(Hartmann等, 2017; Furze

等, 2019; Tumajer等, 2021). 本研究使用V-S模型的MATLAB版本(https://github.com/kanchukaitis/vsm)(Anchukaitis等, 2020)对树轮生长进行大样本集合模拟, 优化模型参数, 从而获得可靠的春季木质部物候模拟.

V-S模型的第一个模块(环境模块)基于日值的气象数据(包括温度、降水和日照时数(根据站点的纬度计算得到)), 使用非线性响应函数确定了由外部环境条件限制的树木生长速率(Vaganov等, 2006; Anchukaitis等, 2020). 该模型的第二个模块(形成层模块)模拟了形成层中的细胞分裂和新管胞的分化. 在一年中, 当热量积累超过某一阈值时, 形成层开始生长. 根据第一个模块得出的树木日生长速率及细胞在形成层中的位置, 可以估算出形成层中某个细胞的具体生长速率. 在生长开始后, 形成层细胞直径增加, 直到发生分裂. 当形成层中的细胞生长速率因位置等原因而低于细胞分裂的最低阈值时, 细胞会离开形成层, 进入细胞增大期, 开始分化成为木质部管胞(Vaganov等, 2006; Anchukaitis等, 2020). 本研究用第一个形成层细胞开始分化(细胞开始进入增大期)的日期, 来代表每年树木SOS_x, 即春季木质部物候.

此外, 模型参数设置对V-S模型的模拟结果有很大影响. V-S模型所需要的参数主要包括: 环境模块中的10个参数, 形成层模块中的12个参数和7个用于确定土壤水分状况的参数(Vaganov等, 2006). 使用V-S模型的默认参数对中国的树轮站点进行模拟得到的结果与实测记录相比差异很大. 在这里, 我们对每个树轮站点的模拟参数进行循环迭代, 直到其模拟结果与观测树轮宽度年表显著相关. 具体做法是: 首先根据已有微树芯监测的木质部数据(Rossi等, 2008; Li等, 2016b, 2017)和以往模拟经验(Vaganov等, 2006; Zhang等, 2011; Zhang等, 2016; Yang等, 2017), 选择对环境模块和土壤水分敏感的17个参数, 为它们设定各自可能的取值范围; 其次, 在这个范围内进行1000次以上随机抽样, 得到参数组合集合. 在采样过程中, 使用拉丁超立方体抽样方法(Stein, 1987)生成温度-生长函数和土壤水分-生长函数参数组合. 其中确定温度-生长函数的四个参数(包括树木生长最低温度(T_{min})、最适温度的下限(T_{opt1})和上限(T_{opt2})以及最高温度(T_{max})), 它们之间的关系需要遵循$T_{min}<T_{opt1}<T_{opt2}<T_{max}$(Anchukaitis等, 2020). 计算1000多组参数的模拟结果与观测树轮宽度年表的相关系数, 选择最高相关系数所对应的参数组合作为最优参数. 为了减少模型初始化的影响, 在模拟和实测比较过程中排除第一个模拟年, 详细参数设置见网络版附表S2. 此外, 由于形成层模块的参数对模拟结果变化的敏感性较低, 所以没有对其进行调整(Vaganov等, 2006; Yang等, 2017). 除了用年分辨率的树轮宽度年表对模拟结果进行校准, 也使用6个已发表的微树芯观测的木质部物候数据, 对参数的合理性进行了检验(Jiang等, 2015; Ren等, 2015; Li等, 2016a, 2016b, 2017; Liu等, 2018; Zeng等, 2018)(网络版附表S3).

2.3　春季木质部物候的时间趋势和气候驱动因子

我们计算了SOS_x的线性趋势, 显著性水平用*Student's t*检验来确定. 为了研究SOS_x对气候变化的响应, 我们定义"Preseason"为一年中SOS_x和SOS_x前气候因子的相关(绝对值)最高的月份, 以确定一年中对SOS_x具有最大气候影响的月份(Fu等, 2015b). 其具体计算方法为: 首先对每个月的气候因子进行平均, 然后依次计算SOS_x与SOS_x前月平均气候因子的偏相关系数. 当比较1962~1992年和1992~2016年的气候因子与SOS_x的关系时, 我们在两个时段分别确定Preseason.

使用偏相关分析方法研究SOS_x和Preseason时段气象要素的关系, 包括日均温、积温、日最低温度、日最高温度和降水(Peng等, 2013). Preseason时段的积温用生长度日(Growing Degree Days, 简称GDD)来量化(式(1)).

$$\mathrm{GDD}=\int\left(T(d)-T_{\mathrm{base}}\right)\mathrm{d}t, \tag{1}$$

其中, d为一日; T为日均温; T_{base}为4℃; 在Preseason时段中, 对$T(d)>T_{base}$的天数进行积分. 对于SOS_x与日均温、SOS_x与积温的偏相关分析, 去除降水对SOS_x的影响; 对于SOS_x与降水的偏相关分析, 去除温度对SOS_x的影响; 对于SOS_x与日最低(最高)温度的偏相关分析, 去除日最高(最低)温度和降水对SOS_x的影响.

此外, 本文提取了1962~2016年的极端气候事件, 用于研究春季树木木质部物候对极端气候事件的响应. 极端气候事件的确定方法是: (1) 去除每个站点Preseason时段日均温和降水时间序列的长期趋势; (2) 根据式(2)计算所有气象站点每年监测的Preseason时段的气温和降水与气候态间的离差值(He等, 2018b).

$$D_j = \frac{\sum\left(X_{ij} - \overline{X_i}\right)}{n}, \quad (2)$$

其中, D_j是第j年的气候离差值, X_{ij}是i站点j年的平均气温或降水量, $\overline{X_i}$是i站点1962~2016年气温或降水的平均值, n是站点的数量. 气候离差值落在10th和90th百分位数之外的年份被确定为极端气候年份. 此外, 用15th和85th百分位数确定的极端年份也被用于测试结果的可靠性. 最终筛选出四类极端事件(冷、暖、干、湿)(网络版附图S4).

2.4 提取植被初生组织的物候

卫星遥感观测可用于探测植被初生组织(芽、叶、花等)的物候(Piao等, 2006; Ma和Zhou, 2012; Piao等, 2015). 我们选用NASA GIMMS(Global Inventory Modeling and Mapping Studies)小组最新发布的归一化差异植被指数(Normalized Difference Vegetation Index, NDVI)数据集($NDVI3_{g.v1}$), 提取植被初生组织的生长季开始时间, 它的空间分辨率为1/12°经度×1/12°纬度, 时间跨度为1982~2015年(Pinzon和Tucker, 2014). 本文应用HANTS算法估计树轮站点所在格点的生长季开始日期(Jakubauskas等, 2001). 为了减少裸土和植被稀疏的格点对NDVI提取的物候变化趋势的影响, 排除多年平均NDVI小于0.1的格点, 最后共保留38个树轮站点附近的卫星格点数据用于比较.

3 结果

3.1 树轮宽度及春季木质部物候模拟的可靠性

基于最优估计的参数设置, V-S模型模拟和实测的树轮宽度年表在95%的置信水平上显著正相关, 相关系数的范围为0.32~0.84. 其中, 有67%的站点的相关系数超过0.5(图1a). 此外, 模拟的SOS_x与已有微芯监测的木质部生长季开始时间具有显著正相关关系(图1b, 网络版附表S3), 表明经过参数优化后的V-S模型对于中国树轮站点的春季木质部物候具有良好的模拟能力.

3.2 春季木质部物候的时空分布

模拟的SOS_x的空间分布沿纬度和海拔梯度发生变化. SOS_x平均最早发生在中国东南地区(3月中旬), 最晚发生在青藏高原东北部(7月初)(图2a). 平均而言, 海拔每升高100m, SOS_x推迟2.1天(图2b).

1962~2016年, 全国平均和5类树轮站点的SOS_x呈显著(p<0.01)提前趋势(图2c、网络版附图S5a~S5c、S5e~S5f). SOS_x平均每年提前0.22天(图2c), 这一提前趋势可在全国96%的站点中检测到, 在54%的站点中是显著的(p<0.1)(图2d). 此外, 在1992年前后, 全部站点平均和3类树轮站点的SOS_x的提前速率出现显著(p<0.05)转变(图2c、网络版附图S5a~S5c、S6). 相对于1962~1992年, 在1992~2016年期间, 站点平均春季树木木质部物候的提前速率显著增快, 64%的站点和所有的6类树轮站点也表现出更快的提前速率(图2c、2e、网络版附图S5).

3.3 春季木质部物候的气候驱动因子

在中国63%的站点, 生长季节前两个月的日均温对春季树木木质部物候的变化影响最大(网络版附图S7). 在超过71%的树轮站点, SOS_x与Preseason日均温之间具有显著(p<0.05)的负偏相关(图3a、3f). Preseason时段日均温每增加1℃, SOS_x约提前6.75天. 在70%的站点, Preseason时段的积温(用GDD来量化)与SOS_x显著相关(p<0.05), 积温每增加100℃, SOS_x约提前8.4天(图3b、3g). 我们发现, 在SOS_x与日均温显著相关的站点中, 有98%的站点与生长季前的积温在95%的置信水平下也显著相关, 表明日均温升高通过增加Preseason时段的积温使SOS_x显著提前.

其他气候因子与SOS_x展现出显著相关的站点在全国不超过30%, 只有23%站点的SOS_x与Preseason时段降水具有显著相关性(图3c、3h), 14%站点的SOS_x受日最低气温显著影响(图3d、3i), 30%站点的SOS_x受日最高气温显著影响(图3e、3j). 当根据其他气候因子(日最高、最低气温和降水)确定Preseason时段时, 日均温与SOS_x之间依然保持最显著的相关关系(网络版附图S8), 表明归因分析结果对确定Presrason的气候因子选择不敏感.

1962~2016年, SOS_x与日均温之间具有显著(p<0.05)负偏相关的站点比例从39%(1962~1992年)增加到57%(1992~2016年)(网络版附图S9a、S9e), 而其他气候因子与SOS_x具有显著相关的站点比例没有随时间增加(降水: 从25%到13%; 日最低温度: 从10%到8%; 日最高温度: 从17%到10%)(网络版附图S9b~S9d、S9f~S9h). 这表明在过去三十年, 日均温度

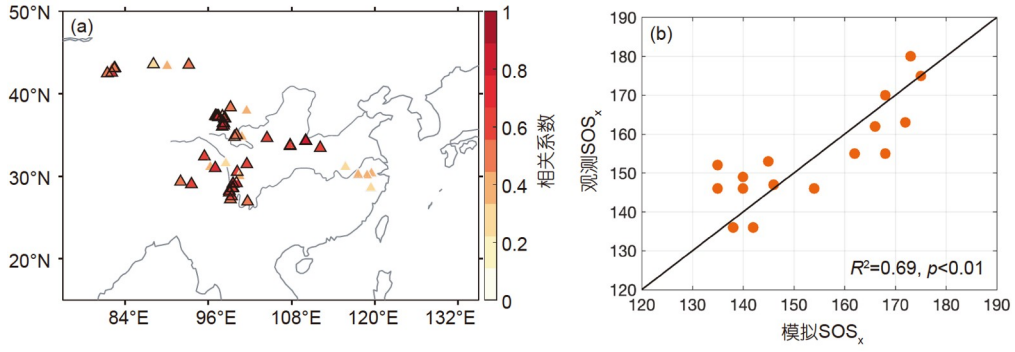

图 1　比较模拟与实测的树轮宽度和SOS_x

(a) 模拟和实测的树轮宽度年表间相关系数的空间分布图, 三角形边为粗体的站点表示两者间相关系数大于0.5的站点. (b)模拟和实测SOS_x的比较, 实测的SOS_x来自6个树轮站点附近的微树芯监测结果

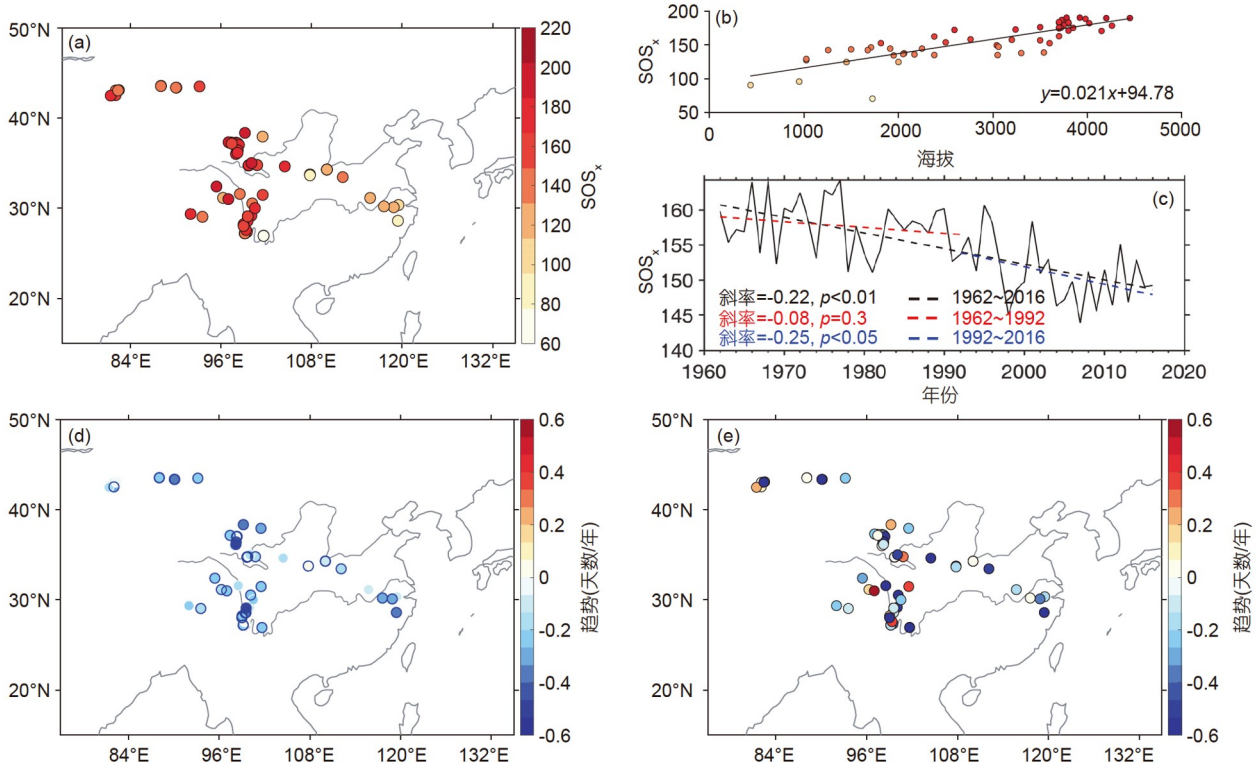

图 2　1962~2016年SOS_x的空间分布和趋势变化

(a) 年平均SOS_x的空间分布. (b) 年平均SOS_x随海拔的分布. (c) 站点平均SOS_x的时间趋势, 实线表示站点平均的SOS_x的变化, 虚线表示SOS_x在1962~2016年(黑线)、1962~1992年(红线)和1992~2016年(蓝线)的线性趋势. (d) 1962~2016年SOS_x趋势的空间分布, 蓝色圆圈标出的站点是提前趋势显著(p<0.1)的树轮站点. (e) 1992~2016年与1962~1992年SOS_x趋势差异的空间分布(1992~2016年减去1962~1992年)

对SOS_x的调制作用增强.

3.4　气候极端事件对春季木质部物候的影响

选择极端气候年(以10th和90th百分位数作为标准)进行合成分析发现, 在极端温暖的年份, 77.1%站点的SOS_x显著提前, 平均提前5.94天(图4a); 72.9%站点在极端寒冷的年份推迟, 平均推迟4.8天(图4b). 我们也发现在极端干旱年份, 68.6%站点的SOS_x显著推迟,

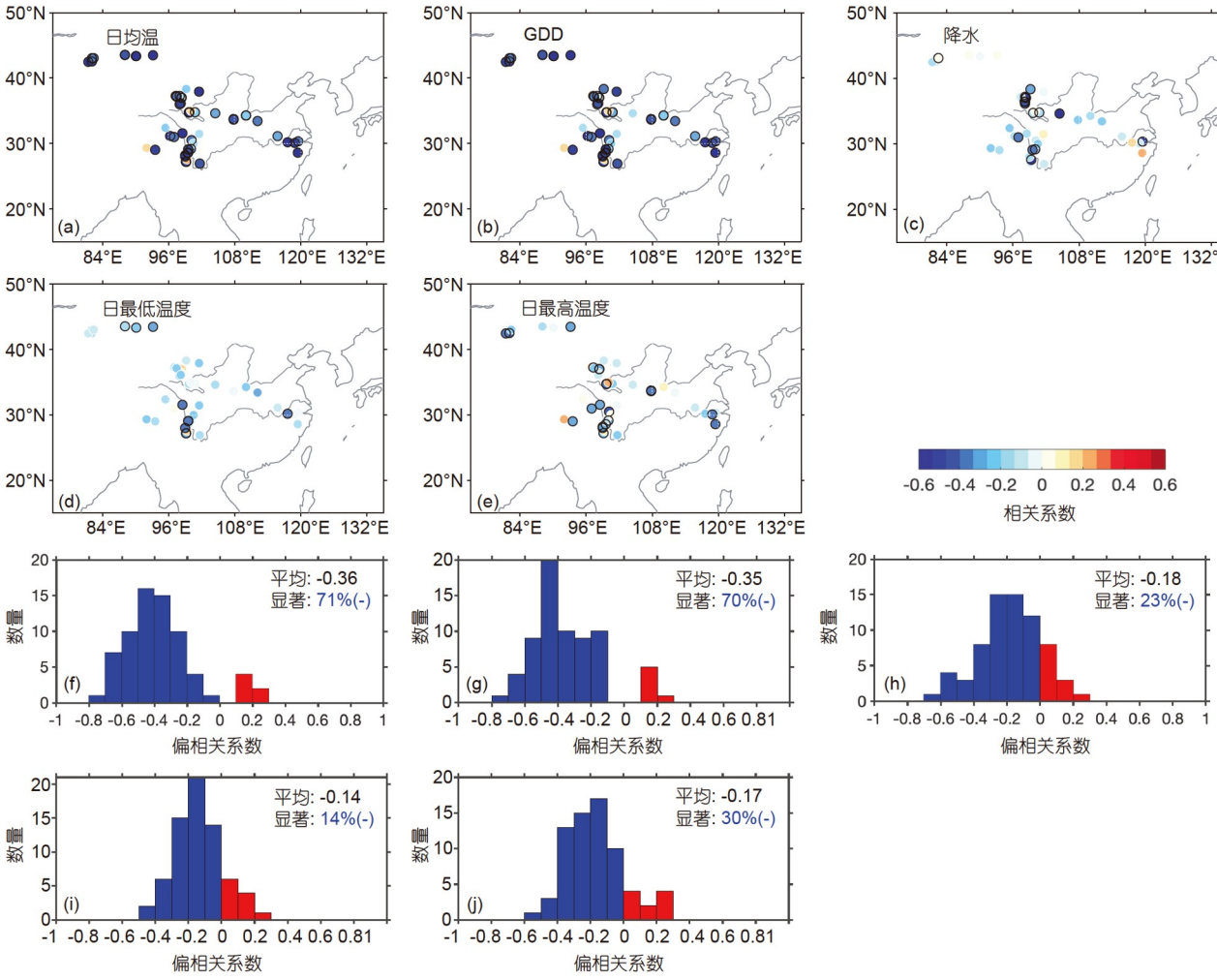

图 3　1962~2016年SOS_x对Preseason时段气候因子的响应

(a)~(e) SOS_x与Preseason时段日均温(a)、生长度日(GDD, (b))、降水(c)、日最低气温(d)和日最高气温(e)之间偏相关的空间分布, 黑色圆圈标记的站点为在95%的置信水平下显著负偏相关的站点. (f)~(j) SOS_x与Preseason日均温(f)、GDD(g)、降水(h)、日最低气温(i)和日最高气温(j)之间偏相关系数的频率分布图, 子图右上角的标注为偏相关系数的站点平均值和显著负偏相关的站点比例

平均推迟3.3天(图4d); 然而, 在极端湿润年份, SOS_x没有出现显著响应(图4c). 这些结果与使用15th和85th百分位数作为标准挑选的极端事件年的合成结果一致(网络版附图S10).

3.5　春季木质部物候对树木径向生长的影响

中国大部分区域, 观测的树轮宽度与模拟的SOS_x为负相关, 26%站点表现出显著的(p<0.1)负相关关系(图5a), 表明这些站点的SOS_x有利于树木径向生长. 按照SOS_x与树木径向生长之间的关系, 将所有树轮站点分为两类, 一类为SOS_x提前有利于树木径向生长的站点(37%, r<−0.2), 一类为SOS_x提前不利于树木径向生长或对树木径向生长影响很小的站点(r≥−0.2). 比较两类站点的气候特征发现, 对于第一类站点, 生长季开始后两个月的积温显著低于第二类站点, 而累积降水显著高于第二类站点(图5b~5c), 表明SOS_x提前更倾向使相对冷湿区域生长的树木受益.

3.6　比较木质部物候与树木初生组织的物候

平均而言, 基于遥感观测的初生组织的生长季开始时间比木质部的生长季开始时间早21~45天. 在1982~2015年期间(NDVI数据所覆盖的时段), 站点平

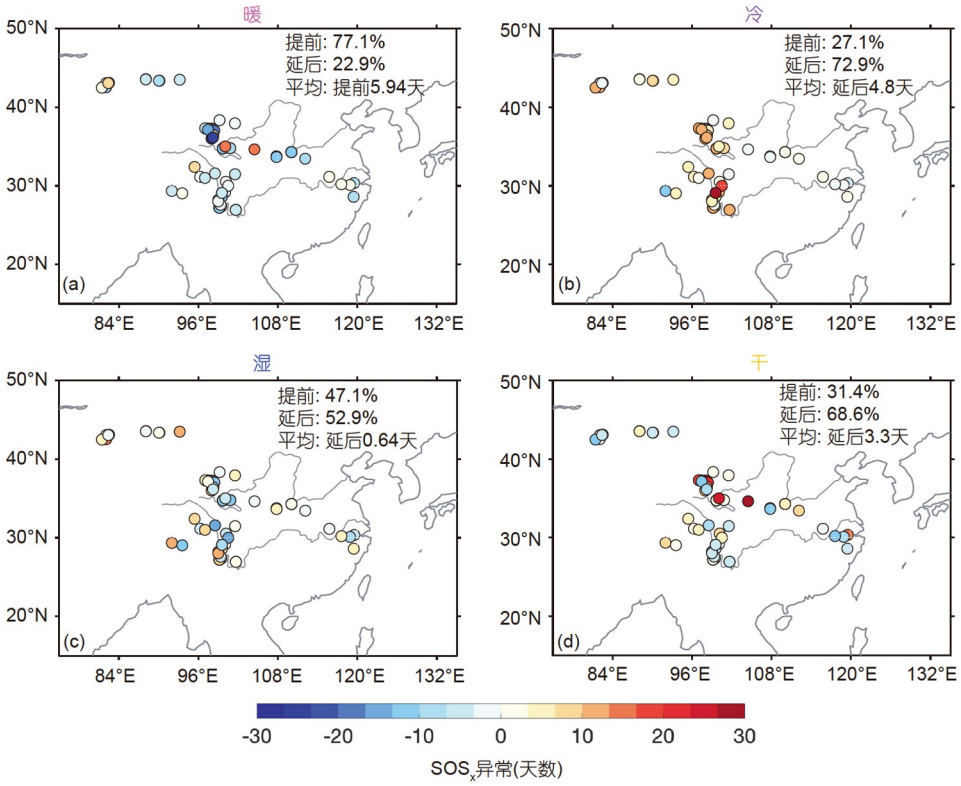

图 4　SOS_x对气候极端事件的响应

(a)~(d) 极端暖(a)、冷(b)、湿(c)和干(d)年份的SOS_x异常. 极端年份以1962~2016年的年均温和降水的10th和90th百分位数为标准选出. 极端温暖的年份是1969、1981、1998和1999年, 极端寒冷的年份是1977、1983、1989、1990和1993年, 极端湿润的年份是1985、2002、2010和2016年, 极端干旱的年份是1979、1995、1997和2001年. 子图右上角的标注为SOS_x显著提前和延后的站点比例以及站点平均的SOS_x异常

均的SOS_x序列与其附近格点的遥感观测物候具有显著的(p<0.01)相关性和相似的振幅(SOS_x的标准差为5.76; 遥感观测物候的标准差为5.43)(图6a). 在对两者进行去趋势处理后, 其相关系数有所下降, 但仍通过了95%置信水平检验(图6b), 表明中国春季树木木质部物候与初生组织物候(遥感物候)的变化具有显著的一致性.

在过去30年, 木质部物候与遥感物候间均展示出显著的提前趋势, 但两者的提前速率略有差异(基于遥感的初生组织的物候: 0.4天/年; 木质部物候: 0.26天/年)(图6a). 此外, 中国春季木质部物候在某些年份(1995年、1998年和2001年)表现出比遥感观测物候更强烈的极端变化(网络版附图S11).

4　讨论

4.1　生长季前增暖促进春季木质部物候显著提前

我们发现温度升高是过去60年中国春季树木木质部物候显著提前的主要气候驱动, 这与已有基于青藏高原及其附近站点的研究一致(Yang等, 2017; He等, 2019). 生长季前温度升高将为树木更早生长提供所需要的热量积累, 刺激形成层和木质部更早地生长和分化(Yang等, 2017; Huang等, 2022). 此外, 暖冬和早春可能减少温度敏感树木遭受冻害的风险.

一些研究表明, 随着气候变暖, 冬季低温积累量(即冷激(Chilling))减少, 叶面展开所需要的热量阈值将增加(Fu等, 2015a; Murray等, 1989; Zhang等, 2022). 对于木质部物候, 研究也发现考虑冷激效应的积温模型可以提高对加拿大和西欧春季物候模拟的准确性(Delpierre等, 2019). 然而, 至今为止, 仍没有野外观测或实验室测量证据证实和定量化冷激效应对春季树木木质部物候的影响. 虽然V-S模型假设树木生长的热量积累阈值是恒定的(Vaganov等, 2006; Anchukaitis等, 2020), 并没有考虑冷激效应, 但是其也能够有效模拟中国春季树木木质部物候变化, 表明冷激效应对中国

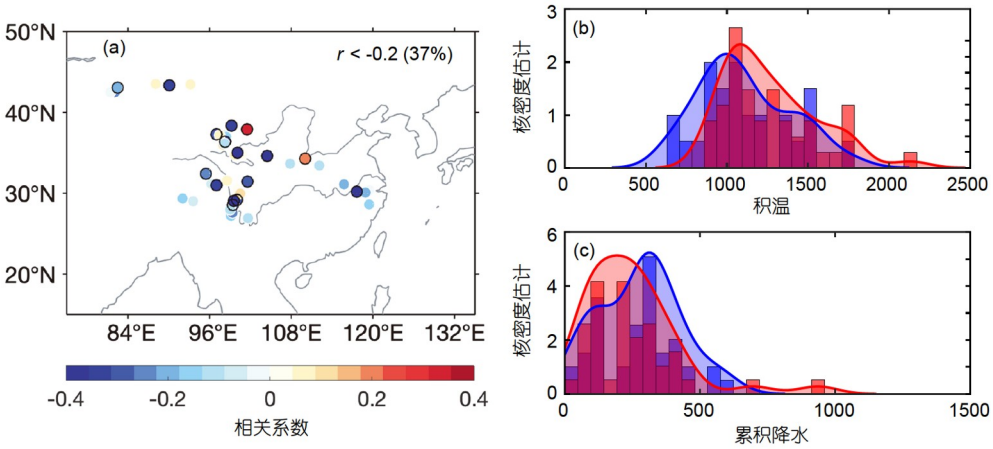

图 5　树木径向生长对SOS_x的响应

(a) SOS_x与树轮宽度的相关系数空间分布图; (b)和(c)是SOS_x后两个月积温和降水的核密度分布图. 蓝色和红色的核密度图和直方图分别代表SOS_x提前对树木径向生长有促进作用和没有促进作用的站点

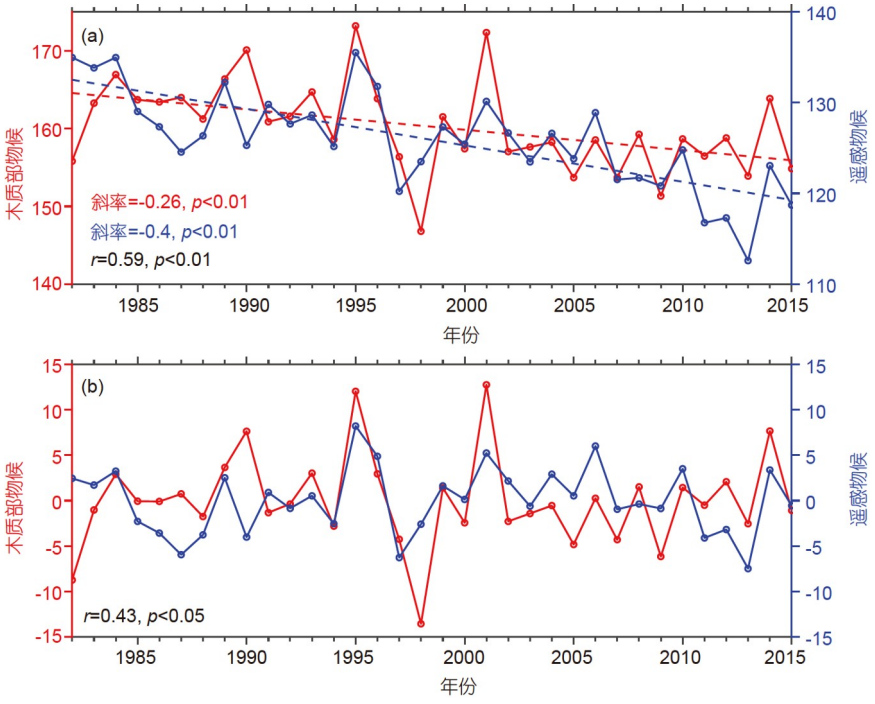

图 6　比较模拟的木质部物候与遥感获得的初生组织的物候变化

红线为站点平均的春季木质部物候序列, 蓝线为格点平均的遥感物候序列. (a)是未去趋势的结果; (b)是去除线性趋势后的结果

针叶树木质部物候的影响有限.

4.2　春季木质部物候与树木径向生长间的关系

生长季开始会直接或间接触发一系列木质化过程, 包括形成层细胞的分裂、扩大、细胞壁的增厚和成熟(Rossi等, 2012), 因此是影响树木径向生长的关键因素. 我们发现SOS_x提前将使中国26%站点的树木径向生长显著受益. SOS_x提前对树木径向生长有益的站点, 更倾向于分布在相对冷湿的环境, 而SOS_x提前对树木径向生长没有显著影响的站点, 更倾向于分布

在相对暖干的环境.

树木生长不仅受生长持续时间的影响, 也受木质部细胞生长速率的影响(Huang等, 2014; Ren等, 2019). 在水分充足但热量有限的站点, 树木生长速率较少受到水分条件限制, 而更多受到热量条件限制(Keenan和Riley, 2018). SOS_x提前有利于热量积累, 因此对树木径向生长具有促进作用. 相反, 在热量充足但水分条件有限的站点, 树木生长速率更多受水分限制(Camarero等, 2022). 温度升高使SOS_x提前的同时, 会伴随着水分蒸发的增加, 导致大气和土壤干旱(Park Williams等, 2013), 从而引起气孔关闭, 增加树木生长的水分压力, 不利于树木径向生长(Adams等, 2015). 因此, SOS_x的变化和树木径向生长之间的关系受树轮站点当地气候背景条件的调制(Camarero等, 2022; Gao等, 2022).

4.3 树木初生组织与木质部物候间的异同

研究结果表明, 全球增暖背景下中国平均春季木质部物候与初生组织物候(遥感物候)间具有显著的一致变化关系. 木质部物候和遥感物候间的一致性变化已经通过多种不同的方法得到验证, 包括卫星观测(Antonucci等, 2017)、实地观测(Huang等, 2014; Perrin等, 2017)和模型模拟(Yang等, 2017). 木质部物候与遥感物候间的一致变化是由于其共同受到温度变化的影响. 升温影响下, 叶片出现时间提前需要木质部提前发育以支持水分运输, 而木质部解剖结构的变化可能会影响叶片的水势和蒸腾速率(von Allmen等, 2015).

然而, 在提前速率和对极端事件的响应上, 两者存在差异. 初生组织和次生组织间存在的物候差异可能源于它们涉及不同的生理生态功能, 因此对某些环境因子的响应存在差异. 例如, 叶片主要负责光合作用和碳吸收, 因此叶物候对环境条件的短期变化(如温度和光周期)可能更加敏感(Cleland等, 2007; Keenan等, 2014). 对于木质部物候, 除了这些易变的环境因素, 其还受到水分供应和其他非生物因素的长期影响(Vaganov等, 1999; Gruber等, 2010; Huang等, 2020), 特别是在干旱地区或某些极端干旱年份, 木质部形成可能更易受到水分压力影响. 在本研究中, 我们也发现SOS_x在两个极端干旱的年份(1995年和2001年)表现出显著的延迟, 而遥感物候在这两年的变化并不明显.

另一个可能导致初生组织和木质部物候差异的原因是两者生长阶段持续时间的区别. 叶片出现直到掉落通常持续几周或几个月, 而木质部物候的转变通常是在月到年的尺度上. 因此, 影响叶物候的环境因素可能比影响木物候的环境因素更加易变, 也更难预测(Cleland等, 2007).

此外, 基于遥感格点数据的初生组织的物候和基于树轮模拟站点的木质部物候在空间位置上并不完全匹配. 具体来说, 某几个站点的木质部物候与一个长度约为8km的遥感格点数据进行比较, 该格点可能包括不同的植被类型, 混合了春季草本植物变绿或一年生植物发芽的信号(Piao等, 2019), 代表了立地尺度的物候变化(Antonucci等, 2017), 因此这一空间不匹配可能影响遥感物候和木质部物候的比较结果.

总的来说, 全球变暖背景下中国大多数森林区域的初生组织物候和木质部物候间具有显著的一致变化特征. 在某些年份, 两者之间的差异可能与两者在当年不同的主导环境因子、木质部物候与初生组织物候间时间尺度的差异, 以及站点-格点的比较误差有关. 综合考虑木质部物候与遥感物候有助于更全面预测树木对未来气候变化的响应.

4.4 春季树木木质部物候的长期视角

本研究基于树轮记录利用V-S模型提供了1962~2016年中国大部分森林区域的春季树木木质部物候变化. 模拟结果与观测的树轮宽度和微树芯监测的木质部物候具有显著的相关性, 证实了本次模拟结果的可靠性. 考虑到模拟和微树芯观测的树木之间存在树龄、海拔等因素的差异(Li等, 2013; Jiang等, 2015), 我们认为两者得到的木质部物候间存在的微小差异在误差范围之内. 此外, 微树芯监测的木质部数据的时间分辨率大约在一周到十天, 而V-S模型为日分辨率, 时间分辨率之间的不匹配也会增加两者比较的不确定性(Jiang等, 2015; Ren等, 2015; Li等, 2016a). 与微树芯监测数据和遥感观测数据相比, 基于树轮宽度记录和V-S模型得到的木质部物候能覆盖更长的时段, 因此能帮助评估植被物候的长期变化趋势(Yang等, 2017).

由于碳分配到树干进行碳固存, 因此木质部是树木的主要碳汇之一. 全面考虑木质部物候能够帮助理解森林碳固存及其对气候变化的响应. 最近的研究表明, 在全球气候变暖的背景下, 碳同化(光合作用的重要反应步骤)和树木生长之间存在解耦现象, 这主要是

由于木质部的直接环境限制对树木生长的控制作用加强(Cabon等, 2022). 因此, 在分析森林对全球变化的响应时, 需要考虑木质部的形成过程. 然而, 目前大多数的植被模型仅用碳同化的线性函数来代表木质部生长, 缺乏碳汇(木质部)限制的生长过程(Fatichi等, 2014, 2019; Friend等, 2019), 这阻碍了对森林生产力的准确预测. 木质部物候决定了木质部生长的持续时间, 因而显著影响木质部的形成过程(Rossi等, 2016; Chen等, 2019). 本研究利用树轮生理模型模拟了木质部物候的长期变化序列, 对当前有限的木质部数据提供了有效补充. 将长期木质部物候变化数据与遥感观测的初生组织的物候变化数据相融合将帮助考察碳源-汇在树木生长过程中的作用, 为全面理解和预测森林碳吸收及其对气候变化的响应提供数据基础(Fatichi等, 2014, 2019; Friend等, 2019).

4.5 研究的局限性与不确定性

本研究的局限和不确定性主要来自以下四方面:

(1) 中国已公开收录的树轮记录分布有限, 特别是在中国东北地区和南部热带-亚热带地区, 因此本研究结果仅代表所收集的树轮站点附近的物候变化, 无法代表中国暂时仍未有公开的树轮宽度年表的部分森林地区.

(2) V-S模型没有考虑可能影响细胞分裂和管胞分化的非气候因素(Vaganov等, 2006; Tumajer等, 2021), 因此模拟结果只能反应气候因素影响下的木质部物候变化.

(3) V-S模型没有考虑二氧化碳施肥效应, 其可能与其他气候因素相互作用, 影响树木生长(Soulé和Knapp, 2006; Martínez-Vilalta等, 2008; Gennaretti等, 2017).

(4) V-S模型的环境模块中参数范围的设置在一定程度上是主观的, 取决于已有的生理生态知识和模拟经验.

5 结论

本研究利用基于生理生态过程的树轮生长模型(V-S模型), 模拟了中国1962~2016年大部分森林区域树轮站点的树木木质部物候变化. 模拟结果表明, 在过去60年, 中国春季木质部物候持续显著提前, 其中提前速率在1992年以后显著加快. 偏相关分析表明, 日均温可能是春季木质部物候的主要气候驱动因子. 生长季前的增温为树木更早生长提供了所需的热量条件, 进而使SOS_x显著提前. 日均温每增加1℃, SOS_x提前6~7天. 在相对冷湿的环境条件下, SOS_x提前往往能够对树木径向生长产生有利影响. 此外, 研究发现模拟的木质部物候与遥感获得的初生组织物候间存在显著相关关系, 表明相同的环境因素(温度)主导着中国树木初生组织和次生组织的物候变化. 本研究对于全面理解森林对气候变化的响应以及预测未来陆地生态系统的碳固存能力具有指导意义.

致谢 中国科学院青年创新促进会资助史锋, Canadian Research Chair in dendroecology and dendroclimatology资助Fabio Gennaretti, 研究得到比利时新鲁汶大学刘威博士的帮助, 评审人提出宝贵意见, 在此一并致谢.

参考文献

Adams H D, Collins A D, Briggs S P, Vennetier M, Dickman L T, Sevanto S A, Garcia-Forner N, Powers H H, McDowell N G. 2015. Experimental drought and heat can delay phenological development and reduce foliar and shoot growth in semiarid trees. Glob Change Biol, 21: 4210–4220

Anchukaitis K J, Evans M N, Hughes M K, Vaganov E A. 2020. An interpreted language implementation of the Vaganov-Shashkin tree-ring proxy system model. Dendrochronologia, 60: 125677

Anchukaitis K J, Evans M N, Kaplan A, Vaganov E A, Hughes M K, Grissino-Mayer H D, Cane M A. 2006. Forward modeling of regional scale tree-ring patterns in the southeastern United States and the recent influence of summer drought. Geophys Res Lett, 33: L04705

Antonucci S, Rossi S, Deslauriers A, Morin H, Lombardi F, Marchetti M, Tognetti R. 2017. Large-scale estimation of xylem phenology in black spruce through remote sensing. Agric For Meteorol, 233: 92–100

Bonan G B. 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. Science, 320: 1444–1449

Breitenmoser P, Brönnimann S, Frank D. 2014. Forward modelling of tree-ring width and comparison with a global network of tree-ring chronologies. Clim Past, 10: 437–449

Cabon A, Kannenberg S A, Arain A, Babst F, Baldocchi D, Belmecheri S, Delpierre N, Guerrieri R, Maxwell J T, McKenzie S, Meinzer F C, Moore D J P, Pappas C, Rocha A V, Szejner P, Ueyama M, Ulrich D, Vincke C, Voelker S L, Wei J, Woodruff D, Anderegg W

R L. 2022. Cross-biome synthesis of source versus sink limits to tree growth. Science, 376: 758–761

Camarero J J, Campelo F, Colangelo M, Valeriano C, Knorre A, Solé G, Rubio-Cuadrado Á. 2022. Decoupled leaf-wood phenology in two pine species from contrasting climates: Longer growing seasons do not mean more radial growth. Agric For Meteorol, 327: 109223

Chen L, Rossi S, Deslauriers A, Liu J. 2019. Contrasting strategies of xylem formation between black spruce and balsam fir in Quebec, Canada. Tree Physiol, 39: 747–754

Chen X, Hu B, Yu R. 2005. Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change impacts in temperate eastern China. Glob Change Biol, 11: 1118–1130

Cleland E, Chuine I, Menzel A, Mooney H, Schwartz M. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. Trends Ecol Evol, 22: 357–365

Cook E R, Peters K. 1981. The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. Tree-Ring Bull, 41: 45–53

Cook E R, Peters K. 1997. Calculating unbiased tree-ring indices for the study of climatic and environmental change. Holocene, 7: 361–370

Delpierre N, Lireux S, Hartig F, Camarero J J, Cheaib A, Čufar K, Cuny H, Deslauriers A, Fonti P, Gričar J, Huang J G, Krause C, Liu G, de Luis M, Mäkinen H, del Castillo E M, Morin H, Nöjd P, Oberhuber W, Prislan P, Rossi S, Saderi S M, Treml V, Vavrick H, Rathgeber C B K. 2019. Chilling and forcing temperatures interact to predict the onset of wood formation in Northern Hemisphere conifers. Glob Change Biol, 25: 1089–1105

Deslauriers A, Giovannelli A, Rossi S, Castro G, Fragnelli G, Traversi L. 2009. Intra-annual cambial activity and carbon availability in stem of poplar. Tree Physiol, 29: 1223–1235

Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T, Saracino A. 2008. Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. Tree Physiol, 28: 863–871

Fatichi S, Leuzinger S, Körner C. 2014. Moving beyond photosynthesis: From carbon source to sink-driven vegetation modeling. New Phytol, 201: 1086–1095

Fatichi S, Pappas C, Zscheischler J, Leuzinger S. 2019. Modelling carbon sources and sinks in terrestrial vegetation. New Phytol, 221: 652–668

Friend A D, Eckes-Shephard A H, Fonti P, Rademacher T T, Rathgeber C B K, Richardson A D, Turton R H. 2019. On the need to consider wood formation processes in global vegetation models and a suggested approach. Ann For Sci, 76: 49

Fu Y H, Piao S, Vitasse Y, Zhao H, De Boeck H J, Liu Q, Yang H, Weber U, Hänninen H, Janssens I A. 2015a. Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980–2012: Effects of chilling, precipitation and insolation. Glob Change Biol, 21: 2687–2697

Fu Y H, Zhao H, Piao S, Peaucelle M, Peng S, Zhou G, Ciais P, Huang M, Menzel A, Peñuelas J, Song Y, Vitasse Y, Zeng Z, Janssens I A. 2015b. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. Nature, 526: 104–107

Furze M E, Huggett B A, Aubrecht D M, Stolz C D, Carbone M S, Richardson A D. 2019. Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species. New Phytol, 221: 1466–1477

Gao S, Liang E, Liu R, Babst F, Camarero J J, Fu Y H, Piao S, Rossi S, Shen M, Wang T, Peñuelas J. 2022. An earlier start of the thermal growing season enhances tree growth in cold humid areas but not in dry areas. Nat Ecol Evol, 6: 397–404

Gea-Izquierdo G, Nicault A, Battipaglia G, Dorado-Liñán I, Gutiérrez E, Ribas M, Guiot J. 2017. Risky future for Mediterranean forests unless they undergo extreme carbon fertilization. Glob Change Biol, 23: 2915–2927

Gennaretti F, Gea-Izquierdo G, Boucher E, Berninger F, Arseneault D, Guiot J. 2017. Ecophysiological modeling of photosynthesis and carbon allocation to the tree stem in the boreal forest. Biogeosciences, 14: 4851–4866

Gruber A, Strobl S, Veit B, Oberhuber W. 2010. Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in Pinus sylvestris. Tree Physiol, 30: 490–501

Guiot J, Boucher E, Gea-Izquierdo G. 2014. Process models and model-data fusion in dendroecology. Front Ecol Evol, 2: 52

Hansen J, Beck E. 1990. The fate and path of assimilation products in the stem of 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees. Trees, 4: 16–21

Hartigan J A, Wong M A. 1979. Algorithm AS 136: A k-means clustering algorithm. Appl Stat, 28: 100

Hartmann F P, K. Rathgeber C B, Fournier M, Moulia B. 2017. Modelling wood formation and structure: Power and limits of a morphogenetic gradient in controlling xylem cell proliferation and growth. Ann For Sci, 74: 14

He M, Shishov V, Kaparova N, Yang B, Bräuning A, Grießinger J. 2017. Process-based modeling of tree-ring formation and its relationships with climate on the Tibetan Plateau. Dendrochronologia, 42: 31–41

He M, Yang B, Rossi S, Bräuning A, Shishov V, Kang S. 2019. Simulated and predicted responses of tree stem radial growth to climate change—A case study in semi-arid north central China. Dendrochronologia, 58: 125632

He M, Yang B, Shishov V, Rossi S, Bräuning A, Ljungqvist F C,

Grießinger J. 2018a. Projections for the changes in growing season length of tree-ring formation on the Tibetan Plateau based on CMIP5 model simulations. Int J Biometeorol, 62: 631–641

He M, Yang B, Wang Z, Bräuning A, Pourtahmasi K, Oladi R. 2016. Climatic forcing of xylem formation in Qilian juniper on the northeastern Tibetan Plateau. Trees, 30: 923–933

He Z, Du J, Chen L, Zhu X, Lin P, Zhao M, Fang S. 2018b. Impacts of recent climate extremes on spring phenology in arid-mountain ecosystems in China. Agric For Meteorol, 260-261: 31–40

Holmes R. 1983. Computer assisted quality control. Tree-Ring Bull, 43: 69–78

Huang J G, Deslauriers A, Rossi S. 2014. Xylem formation can be modeled statistically as a function of primary growth and cambium activity. New Phytol, 203: 831–841

Huang J G, Zhang Y, Wang M, Yu X, Deslauriers A, Fonti P, Liang E, Mäkinen H, Oberhuber W, Rathgeber C B K, Tognetti R, Treml V, Yang B, Zhai L, Zhang J G, Antonucci S, Bergeron Y, Camarero J J, Campelo F, Čufar K, Cuny H E, De Luis M, Fajstavr M, Giovannelli A, Gričar J, Gruber A, Gryc V, Güney A, Jyske T, Kašpar J, King G, Krause C, Lemay A, Liu F, Lombardi F, del Castillo E M, Morin H, Nabais C, Nöjd P, Peters R L, Prislan P, Saracino A, Shishov V V, Swidrak I, Vavrčík H, Vieira J, Zeng Q, Liu Y, Rossi S. 2022. A critical thermal transition driving spring phenology of Northern Hemisphere conifers. Glob Change Biol, 29: 1606–1617

Huang J G, Ma Q, Rossi S, Biondi F, Deslauriers A, Fonti P, Liang E, Mäkinen H, Oberhuber W, Rathgeber C B K, Tognetti R, Treml V, Yang B, Zhang J L, Antonucci S, Bergeron Y, Camarero J J, Campelo F, Čufar K, Cuny H E, De Luis M, Giovannelli A, Gričar J, Gruber A, Gryc V, Güney A, Guo X, Huang W, Jyske T, Kašpar J, King G, Krause C, Lemay A, Liu F, Lombardi F, Martinez del Castillo E, Morin H, Nabais C, Nöjd P, Peters R L, Prislan P, Saracino A, Swidrak I, Vavrčík H, Vieira J, Yu B, Zhang S, Zeng Q, Zhang Y, Ziaco E. 2020. Photoperiod and temperature as dominant environmental drivers triggering secondary growth resumption in Northern Hemisphere conifers. Proc Natl Acad Sci USA, 117: 20645–20652

Jakubauskas M E, Legates D R, Kastens J H. 2001. Harmonic analysis of time-series AVHRR NDVI data. Photogramm Eng Remote Sens, 67: 461–470

Jiang Y, Zhang Y, Guo Y, Kang M, Wang M, Wang B. 2015. Intra-annual xylem growth of Larix principis-rupprechtii at its upper and lower distribution limits on the Luyashan mountain in north-central China. Forests, 6: 3809–3827

Keenan T F, Gray J, Friedl M A, Toomey M, Bohrer G, Hollinger D Y, Munger J W, O'Keefe J, Schmid H P, Wing I S, Yang B, Richardson A D. 2014. Net carbon uptake has increased through warming-induced changes in temperate forest phenology. Nat Clim Change, 4: 598–604

Keenan T F, Riley W J. 2018. Greening of the land surface in the world's cold regions consistent with recent warming. Nat Clim Change, 8: 825–828

Li X, Camarero J J, Case B, Liang E, Rossi S. 2016a. The onset of xylogenesis is not related to distance from the crown in Smith fir trees from the southeastern Tibetan Plateau. Can J For Res, 46: 885–889

Li X, Liang E, Gricar J, Prislan P, Rossi S, Cufar K. 2013. Age dependence of xylogenesis and its climatic sensitivity in Smith fir on the south-eastern Tibetan Plateau. Tree Physiol, 33: 48–56

Li X, Liang E, Gričar J, Rossi S, Čufar K, Ellison A M. 2017. Critical minimum temperature limits xylogenesis and maintains treelines on the southeastern Tibetan Plateau. Sci Bull, 62: 804–812

Li X, Rossi S, Liang E, Julio Camarero J. 2016b. Temperature thresholds for the onset of xylogenesis in alpine shrubs on the Tibetan Plateau. Trees, 30: 2091–2099

Liu S, Li X, Rossi S, Wang L, Li W, Liang E, Leavitt S W. 2018. Differences in xylogenesis between dominant and suppressed trees. Am J Bot, 105: 950–956

Ma T, Zhou C. 2012. Climate-associated changes in spring plant phenology in China. Int J Biometeorol, 56: 269–275

Martínez-Vilalta J, López B C, Adell N, Badiella L, Ninyerola M. 2008. Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. Glob Change Biol, 14: 2868–2881

Murray M B, Cannell M G R, Smith R I. 1989. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. J Appl Ecol, 26: 693–700

Myneni R B, Keeling C, Tucker C J, Asrar G, Nemani R R. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. Nature, 386: 698–702

PAGES2k Consortium. 2017. A global multiproxy database for temperature reconstructions of the Common Era. Sci Data, 4: 170088

Park Williams A, Allen C D, Macalady A K, Griffin D, Woodhouse C A, Meko D M, Swetnam T W, Rauscher S A, Seager R, Grissino-Mayer H D, Dean J S, Cook E R, Gangodagamage C, Cai M, McDowell N G. 2013. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. Nat Clim Change, 3: 292–297

Peng S, Piao S, Ciais P, Myneni R B, Chen A, Chevallier F, Dolman A J, Janssens I A, Peñuelas J, Zhang G, Vicca S, Wan S, Wang S, Zeng H. 2013. Asymmetric effects of daytime and night-time warming on Northern Hemisphere vegetation. Nature, 501: 88–92

Perrin M, Rossi S, Isabel N. 2017. Synchronisms between bud and cambium phenology in black spruce: Early-flushing provenances exhibit early xylem formation. Tree Physiol, 37: 593–603

Piao S, Fang J, Zhou L, Ciais P, Zhu B. 2006. Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation. Glob Change Biol, 12: 672–685

Piao S, Friedlingstein P, Ciais P, Viovy N, Demarty J. 2007. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. Glob Biogeochem Cycle, 21: GB3018

Piao S, Liu Q, Chen A, Janssens I A, Fu Y, Dai J, Liu L, Lian X, Shen M, Zhu X. 2019. Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. Glob Change Biol, 25: 1922–1940

Piao S, Tan J, Chen A, Fu Y H, Ciais P, Liu Q, Janssens I A, Vicca S, Zeng Z, Jeong S J, Li Y, Myneni R B, Peng S, Shen M, Peñuelas J. 2015. Leaf onset in the northern hemisphere triggered by daytime temperature. Nat Commun, 6: 6911

Pinzon J, Tucker C. 2014. A non-stationary 1981–2012 AVHRR NDVI3g time series. Remote Sens, 6: 6929–6960

Ren P, Rossi S, Gricar J, Liang E, Cufar K. 2015. Is precipitation a trigger for the onset of xylogenesis in Juniperus przewalskii on the north-eastern Tibetan Plateau? Ann Bot, 115: 629–639

Ren P, Ziaco E, Rossi S, Biondi F, Prislan P, Liang E. 2019. Growth rate rather than growing season length determines wood biomass in dry environments. Agric For Meteorol, 271: 46–53

Rezsöhazy J, Gennaretti F, Goosse H, Guiot J. 2021. Testing the performance of dendroclimatic process-based models at global scale with the PAGES2k tree-ring width database. Clim Dyn, 57: 2005–2020

Rezsöhazy J, Goosse H, Guiot J, Gennaretti F, Boucher E, André F, Jonard M. 2020. Application and evaluation of the dendroclimatic process-based model MAIDEN during the last century in Canada and Europe. Clim Past, 16: 1043–1059

Rossi S, Anfodillo T, Čufar K, Cuny H E, Deslauriers A, Fonti P, Frank D, Gričar J, Gruber A, Huang J G, Jyske T, Kašpar J, King G, Krause C, Liang E, Mäkinen H, Morin H, Nöjd P, Oberhuber W, Prislan P, Rathgeber C B K, Saracino A, Swidrak I, Treml V. 2016. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. Glob Change Biol, 22: 3804–3813

Rossi S, Deslauriers A, Griçar J, Seo J W, Rathgeber C B, Anfodillo T, Morin H, Levanic T, Oven P, Jalkanen R. 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. Glob Ecol Biogeogr, 17: 696–707

Rossi S, Morin H, Deslauriers A. 2012. Causes and correlations in cambium phenology: Towards an integrated framework of xylogenesis. J Exp Bot, 63: 2117–2126

Rydval M, Druckenbrod D, Anchukaitis K J, Wilson R. 2016. Detection and removal of disturbance trends in tree-ring series for dendroclimatology. Can J For Res, 46: 387–401

Sánchez-Salguero R, Camarero J J, Gutiérrez E, González Rouco F, Gazol A, Sangüesa-Barreda G, Andreu-Hayles L, Linares J C, Seftigen K. 2017. Assessing forest vulnerability to climate warming using a process-based model of tree growth: Bad prospects for rear-edges. Glob Change Biol, 23: 2705–2719

Soulé P T, Knapp P A. 2006. Radial growth rate increases in naturally occurring ponderosa pine trees: A late-20th century CO_2 fertilization effect? New Phytol, 171: 379–390

Stein M. 1987. Large sample properties of simulations using Latin hypercube sampling. Technometrics, 29: 143–151

Touchan R, Shishov V V, Meko D M, Nouiri I, Grachev A. 2012. Process based model sheds light on climate sensitivity of Mediterranean tree-ring width. Biogeosciences, 9: 965–972

Tumajer J, Altman J, Štěpánek P, Treml V, Doležal J, Cienciala E. 2017. Increasing moisture limitation of Norway spruce in Central Europe revealed by forward modelling of tree growth in tree-ring network. Agric For Meteorol, 247: 56–64

Tumajer J, Kašpar J, Kuželová H, Shishov V V, Tychkov I I, Popkova M I, Vaganov E A, Treml V. 2021. Forward modeling reveals multidecadal trends in cambial kinetics and phenology at Treeline. Front Plant Sci, 12: 613643

Tychkov I I, Sviderskaya I V, Babushkina E A, Popkova M I, Vaganov E A, Shishov V V. 2019. How can the parameterization of a process-based model help us understand real tree-ring growth? Trees, 33: 345–357

Vaganov E A, Hughes M K, Shashkin A V. 2006. Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environments. Berlin: Springer Science & Business Media

Vaganov E A, Hughes M K, Kirdyanov A V, Schweingruber F H, Silkin P P. 1999. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. Nature, 400: 149–151

von Allmen E I, Sperry J S, Bush S E. 2015. Contrasting whole-tree water use, hydraulics, and growth in a co-dominant diffuse-porous vs. ring-porous species pair. Trees, 29: 717–728

Wu C, Wang X, Wang H, Ciais P, Peñuelas J, Myneni R B, Desai A R, Gough C M, Gonsamo A, Black A T, Jassal R S, Ju W, Yuan W, Fu Y, Shen M, Li S, Liu R, Chen J M, Ge Q. 2018. Contrasting responses of autumn-leaf senescence to daytime and night-time warming. Nat Clim Change, 8: 1092–1096

Yang B, He M, Shishov V, Tychkov I, Vaganov E, Rossi S, Ljungqvist F C, Bräuning A, Grießinger J. 2017. New perspective on spring vegetation phenology and global climate change based on Tibetan

Plateau tree-ring data. Proc Natl Acad Sci USA, 114: 6966–6971

Zeng Q, Rossi S, Yang B. 2018. Effects of age and size on xylem phenology in two conifers of northwestern China. Front Plant Sci, 8: 2264

Zhang H, Chuine I, Regnier P, Ciais P, Yuan W. 2022. Deciphering the multiple effects of climate warming on the temporal shift of leaf unfolding. Nat Clim Chang, 12: 193–199

Zhang H, Yuan W, Liu S, Dong W, Fu Y. 2015. Sensitivity of flowering phenology to changing temperature in China. J Geophys Res-Biogeosci, 120: 1658–1665

Zhang J, Gou X, Zhang Y, Lu M, Xu X, Zhang F, Liu W, Gao L. 2016. Forward modeling analyses of Qilian Juniper (Sabina przewalskii) growth in response to climate factors in different regions of the Qilian Mountains, northwestern China. Trees, 30: 175–188

Zhang Y, Shao X, Xu Y, Wilmking M. 2011. Process-based modeling analyses of Sabina przewalskii growth response to climate factors around the northeastern Qaidam Basin. Chin Sci Bull, 56: 1518–1525

(责任编委: 朴世龙)