

DOI: 10.20103/j.stxb.202501100084

陈一鸣, 张琪, 程婉莹, 丛楠, 梁航琪, 赵红芳. 北半球温带植被春季物候对前一年气候的直接与间接响应. 生态学报, 2025, 45(16): - .

Chen Y M, Zhang Q, Cheng W Y, Cong N, Liang H Q, Zhao H F. Direct and indirect responses of temperate vegetation spring phenology to the previous year's climate in the Northern Hemisphere. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(16): - .

北半球温带植被春季物候对前一年气候的直接与间接响应

陈一鸣¹, 张琪¹, 程婉莹¹, 丛楠², 梁航琪¹, 赵红芳^{1,*}

1 华东师范大学地理科学学院, 上海 200241

2 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101

摘要: 在全球气候变化的背景下, 北半球温带植被春季物候广泛提前, 这一现象已被证实与前一年的气候变化密切相关。此外, 前一年气候变暖延长了温带植被的生长季以及促进了净光合速率, 进而增加了植被净初级生产力, 从而间接导致次年春季物候的提前。然而, 前一年气候对次年春季物候的直接影响和间接影响的相对强度尚不明确。因此, 研究基于北半球温带植被多年春季物候数据 (Start of Growing Season, SOS)、净初级生产力数据 (Net Primary Productivity, NPP) 和气象数据, 结合偏相关分析、结构方程模型等方法, 探究前一年生长季气候对北半球温带植被春季物候的直接影响, 以及通过植被生产力变化对次年春季物候的间接影响强度并进行比较。研究发现: (1) 北半球温带植被生长季长度对植被 NPP 的影响作用最强, 在超过 50% 的区域上对 NPP 变化起主导作用。 (2) 1983—2014 年间, 北半球温带植被 SOS 平均以每 10 年 1.6d 的速度提前。季前温度对 SOS 的解释强度最大, 平均能解释 52.5% 的 SOS 变化, 前一年 NPP 对 SOS 的解释强度能达到其 17%—50%, 与次年春季降水和辐射的解释强度相当。 (3) 前一年生长季气候不仅能通过 NPP 对次年 SOS 产生间接影响, 解释了 10.5% 的 SOS 变化, 也直接影响了次年 SOS, 解释了 19.7% 的 SOS 变化, 直接影响强度相当于间接影响的两倍。这些结果强调了前一年气候变化与植被生产力对次年春季物候的影响的重要性, 为未来准确预测春季物候提供了参考。

关键词: 春季物候; 气候变化; 净初级生产力; 北半球温带植被

Direct and indirect responses of temperate vegetation spring phenology to the previous year's climate in the Northern Hemisphere

CHEN Yiming¹, ZHANG Qi¹, CHENG Wanying¹, CONG Nan², LIANG Hangqi¹, ZHAO Hongfang^{1,*}

1 School of Geographical Science, East China Normal University, Shanghai 200241, China

2 Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: In the context of global climate change, the widespread advance of spring phenology in temperate vegetation of the Northern Hemisphere has been shown to be closely related to climate change in the previous year. Moreover, the previous year's warming climate has been shown to extend the growing season of temperate vegetation and enhance net photosynthetic rates, thereby increasing net primary productivity (NPP) and indirectly leading to the advancement of spring phenology in the subsequent year. However, the relative intensity of the direct and indirect impacts of the previous year's climate on the subsequent spring phenology remains unclear. This study utilized long-term datasets on the start of the growing season (SOS), NPP, and meteorological variables for temperate vegetation in the Northern Hemisphere. By employing partial correlation analysis and structural equation modeling, we investigated both the direct influence of the

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目 (41801057); 国家自然科学基金面上项目 (42171106)

收稿日期: 2025-01-10; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hfzhao@geo.ecnu.edu.cn

previous year's growing season climate on SOS and its indirect effects mediated through changes in vegetation productivity. The findings revealed that: (1) The length of the growing season played a predominant role in influencing vegetation NPP, being the dominant factor of NPP changes in over 50% of the areas studied. (2) Over the period from 1983 to 2014, the SOS of temperate vegetation in the Northern Hemisphere advanced at an average rate of 1.6 days per decade. Pre-season temperature had the greatest explanatory power for SOS, accounting for an average of 52.5% of its variation. The explanatory power of the previous year's NPP on SOS ranged from 17% to 50%, comparable to that of spring precipitation and radiation in the subsequent year. (3) The previous year's growing season climate not only indirectly influenced the subsequent SOS through NPP changes, accounting for 10.5% of the SOS variation, but also directly impacted the SOS in the subsequent year, explaining 19.7% of its variation. The direct impact was twice that of the indirect effect. These results highlight the significance of the previous year's climate change and vegetation productivity on subsequent spring phenology, providing valuable insights for future accurate predictions of spring phenological events.

Key Words: spring phenology; climate change; net primary productivity; temperate vegetation of the Northern Hemisphere

春季物候对全球气候变化的响应受到越来越多的关注^[1]。一方面春季物候是历史气候重建的重要依据,其对温度变化高度敏感,可以反映气候变化的长期趋势^[2];另一方面,春季物候在理解陆地生态系统对气候变化的响应方面有重要意义,是自然界中响应气候变化的最敏感和最容易观察到的特征之一,可以作为气候变化对陆地生态系统的长期生物影响的指标^[3]。此外,春季物候的变化还会通过影响生长季长度进而影响植被生产力^[4];通过改变反照率、地表粗糙度和蒸散发来调节生物物理环境^[5];对整个生态系统的碳平衡也起着关键作用^[6]。鉴于春季物候在气候变化、植被活动、碳平衡以及未来气候预测等方面的关键作用,对春季物候及其机理过程的研究具有极大的理论和现实意义。

在全球变暖的背景下,北半球温带植被春季物候存在广泛提前的趋势^[7],相关研究利用欧洲地区展叶始期数据和相应的气象数据发现,在 1980 至 2014 年,研究区内 4 种植物的展叶始每 10 年提前 3.3—7.5d^[8];另外,美国国家物候观测网络的 43 个物候观测站点的叶期也在 1982—2011 年期间呈现出每 10 年提前 0.9d^[7]。总体上,北半球植被的春季物候有 75% 的区域提前 0—4d^[7]。在气候持续变化的背景下,目前的物候模型仍不足以完全解释近几十年春季物候的变化^[9],变暖引起的春季物候提前背后的生理机制仍然缺乏全面、准确的理解,这在很大程度上阻碍了在持续变暖的大背景下春季物候的预测。

生长季节开始时间(Start of Growing Season, SOS)是春季物候的常用指标,对气候变暖非常敏感^[10]。研究发现与次年春季的气候条件相比,前一年生长季的气候状态对后续植被生长甚至次年展叶都有不可忽略的贡献^[11]。除了气候因素的直接影响,已有研究证明,前一年生长季气候可能会通过影响前一个生长季节积累的碳水化合物间接影响 SOS^[12]。在过去几十年,随着生长季气候变暖和时间的延长,净光合速率增加^[13],导致生长季节光合碳吸收增加。充足的养分可以在早春重新激活或修复植被导管的运输能力,从而调节源(根、茎)和汇(芽、叶)之间的发育^[11]。此外,植物生长发育早期主要依赖内部资源,通常北方森林在进入休眠之前,需要在前一个生长季节吸收和储存足够的碳水化合物,以抵御冬季的低温并支持春季的生长恢复^[14]。然而,北半球生产力的提高对 SOS 的影响强度和地位如何,以及气候对 SOS 的直接影响和通过提高生产力产生的间接影响之间的强度对比如何,尚缺乏定量研究的验证。

因此,本研究基于北半球温带自然植被,利用春季物候(SOS)数据、净初级生产力(NPP)数据和气象数据,探究北半球温带植被 NPP 对气候变化的响应及其对次年 SOS 的影响。具体研究目标为:(1)研究生长季气候变化对北半球温带植被 NPP 的影响;(2)对比北半球温带植被前一年 NPP 和季前气候对春季物候的影响强度;(3)纳入 NPP 作为中间变量,对比北半球温带植被前一年生长季气候对次年春季物候变化的直接影响与间接影响。

1 研究数据与研究方法

1.1 研究区概况

本研究以北纬 30°N 以北的温带区域自然植被作为研究对象,排除了热带、亚热带区域的植被季节性动态不明确^[15]的影响。在植被类型方面,按照全球土地覆盖联合产品(SYNMAP)^[16],叠加 MODIS 土地分类产品(IGBP)^[17],剔除了季节周期在很大程度上受人类活动影响的农田区域、裸地、稀疏植被以及积雪覆盖的区域,将北半球温带地区的植被类型划分为 18 种(图 1),每种植被类型取英文首字母缩写命名。

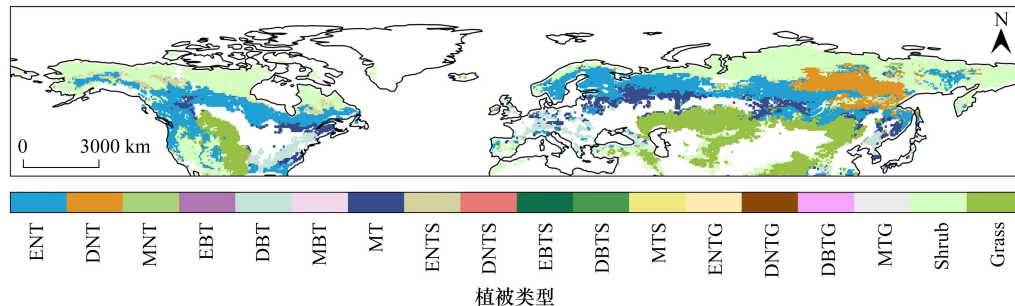


图 1 北半球温带植被类型分布

Fig.1 Northern Hemisphere Temperate Vegetation Types

ENT:常绿针叶树,DNT:落叶针叶树,MNT:混交针叶树,EBT:常绿阔叶树,DBT:落叶阔叶树,MBT:混交阔叶树,MT:混交树,ENTS:常绿针叶树和灌丛,DNTS:落叶针叶树和灌丛,EBTS:常绿阔叶树和灌丛,DBTS:落叶阔叶树和灌丛,MTS:混交树和灌丛,ENTG:常绿针叶树和草地,DNTG:落叶针叶树和草地,DBTG:落叶阔叶树和草地,MTG:混交树和草地,Shrubs:灌丛,Grasses:草地

1.2 数据来源及介绍

1.2.1 NDVI 数据

归一化植被指数(Normalized Difference Vegetation Index, NDVI),是近红外波段反射率与红光波段反射率之差与两者之和的比值,通常用作植被绿度和光合活性的代表,其季节性曲线可用于确定物候事件的时间(例如,生长季节的开始),是一个广泛用于提取植被春季物候的植被指数^[18-19]。本研究中采用来自 NASA 的 GIMMS 项目^[20, 21]的 1982—2014 年的 NDVI 数据,空间分辨率为 0.083333°。多年平均 NDVI 值低于 0.1 的植被稀疏地区被排除在研究范围之外^[22]。

1.2.2 气象数据

本研究采用的气象数据集来自欧洲中期天气预报中心(ECMWF)提供的第五套大气再分析数据(ERA5)^[23],空间分辨率为 0.25°。ERA5 是 ECMWF 产生的最新的最先进的再分析数据集,已被广泛用于北半球春季物候的研究^[24, 25]。本研究从 ERA5 气象数据中提取 1982—2014 年的月平均温度、总降水、总辐射数据。

1.2.3 净初级生产力数据

本研究采用的净初级生产力(Net Primary Productivity, NPP)数据集是一套多源遥感数据驱动的机理性的陆地生态系统模型(Boreal Ecosystem Productivity Simulator, BEPS)输出数据产品^[26]。该模型主要利用遥感数据、气象数据和 CO₂浓度来驱动,使用从叶子到冠层的双叶尺度方案来模拟日时间步长的光合作用、能量平衡以及水文和土壤生物地球化学过程,生成全球有植被覆盖区域的逐日 NPP 数据。产品的空间分辨率为 0.072727°,时间分辨率为日尺度。该产品已经得到验证并被广泛使用^[15, 27-29]。本研究使用了 1982—2013 年的年累积 NPP 数据。

1.2.4 CO₂数据

大气中 CO₂浓度的变化会改变光合作用、植物生长和水分利用效率,进而改变气候条件和陆地碳

汇^[30, 31], 因此, 本研究在探讨气候变量与 NPP 之间的关系时, 也会考虑 CO₂ 浓度的作用, 具体采用了 CMIP 第 6 阶段 (CMIP6) 提供的历史月度大气 CO₂ 分布数据集。该数据集覆盖全球, 空间分辨率为 1°, 时间分辨率为月尺度, 已经被广泛应用在大气科学、陆地植被生长的相关研究中^[32]。本研究使用了 1982—2013 年的年累积 CO₂ 浓度数据。

1.3 研究方法

1.3.1 植被物候的提取

我们依据全球每日地表冻融状态数据集^[33, 34]来确定植被生长的可用期, 该数据集通过微波传感器, 将地面分为冰冻和非冰冻状态。通过检测相对 NDVI 变化率达到最大值且状态为非冰冻状态的时间确定物候时间^[35]。在物候提取方法上, 首先在每个像元位置上计算多年平均的日尺度 NDVI 值, 分别用 HANTS^[36, 37]、Polyfit^[38]、Double-logistic^[39]以及 Piecewise-logistic^[40]这四种方法对多年平均的日尺度 NDVI 序列进行处理, 依据最大变化率方法提取物候并取平均得到基准物候日期, 并以基准物候日期 $\pm 60\text{d}$ 的时间区间作为判断逐年的物候日期的有效范围。然后, 在每个像元位置上对每年日尺度的 NDVI 序列以同样的方法逐年计算物候值, 并与有效范围进行对比, 若所得物候的计算结果未落在有效范围内则判定为无效值。按照以上方法, 从 1982—2014 年的 GIMMS NDVI3g 数据集中提取物候数据, 空间分辨率为 0.083333°。以同样的方法和时空分辨率得到秋季物候数据。

1.3.2 春季物候的变化趋势分析

研究中采用线性最小二乘回归, 估算了 1983—2014 年期间春季物候的年际趋势, 其中线性回归系数的计算公式如下:

$$b = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i Y_i) - n \bar{X} \bar{Y}}{\sum_{i=1}^n X_i^2 - n \bar{X}^2} \quad (1)$$

式中, b 为回归系数, 表示自变量对因变量的影响程度, n 为样本数量, 在本研究中即为时间序列的年份数, X 为自变量, Y 为因变量。

通常情况下, 线性回归的系数要进行显著性检验, 在计算显著性之前首先要计算 t 值。 t 值的计算公式如下:

$$t = \frac{b}{\sqrt{\frac{1-b^2}{n-2}}} \quad (2)$$

式中, b 为回归系数, n 为样本数量, 在本研究中即为时间序列的年份数。

通过 t 值计算 P 值, $P < 0.05$ 代表自变量对因变量有显著影响。

1.3.3 季前均温、总降水、总辐射的计算

季前为多年春季物候发生的前一段时间, 本研究在每个像元位置上以多年平均春季物候的日期为节点, 取该节点当月的月均温及前 5 个月的月均温, 以一个月为步长, 排除同期降水和辐射的影响, 温度与春季物候之间在 1983—2014 年期间偏相关系数最高的值所对应的步长时段, 即为温度影响春季物候的最佳季前长度, 该时段所对应的平均温度, 即为季前最佳温度 (表明该时段的温度对春季物候影响最大)^[41]。利用同样的方法, 计算影响春季物候的季前累积辐射、季前累积降水。

1.3.4 生长季均温、总降水、总辐射的计算

生长季长度指北半球温带生态系统中, 植物进行光合作用和生长的时间。然而, 生长季的长度与温度、降水、辐射等气候因素存在相互关系, 比如总体温度越高, 植物的生长季往往就越长^[13]。因此, 本研究在计算生长季气候指标时, 在每个像元位置上, 多年平均春季物候日期和秋季物候日期之间的时段被固定为生长季, 计算该时段的平均温度、累积降水量和累积总辐射作为生长季气候指标。

1.3.5 偏相关分析

逐像元位置计算生长季温度、降水、辐射以及生长季长度和 NPP 之间的年际偏相关系数,研究 NPP 对全球气候变化的响应格局。相应地,通过计算前一年 NPP 和 SOS 之间的年际偏相关系数,研究前一年 NPP 与次年 SOS 的相互关系。

1.3.6 植被物候影响强度的量化分析

结构方程模型(Structural Equation Model, SEM)是生态系统研究中重要的工具,它是一种路径分析形式,可以用来解决一组相互关联的变量之间的复杂多变量关系。基于本研究的假设,几个关键的生长季气候因素对 NPP 产生贡献,而 NPP 可能促进次年 SOS 提前。除了季前气候的强烈影响,生长季气候因素会对次年春季物候产生直接影响,也可能通过 NPP 对次年春季物候产生间接影响。因此,本研究将 NPP 作为一个中间变量,对每个植被类型,将其各个像元位置上逐年的数据以时空混合的样本作为输入,构建结构方程模型,探讨北半球温带植被春季物候变化的内在机制。通过分析路径系数,将 NPP 对 SOS 的影响程度与季前气候进行比较,并将前一年生长季气候对次年 SOS 的直接影响及通过 NPP 对次年 SOS 产生的间接影响进行比较。在模型中,前一年生长季气候对物候直接影响的程度通过路径系数来确定;间接影响程度则是将前一年生长季气候对中间变量 NPP 的路径系数乘以其到目标变量 SOS 的路径系数确定。

2 结果与分析

2.1 北半球温带植被生长季气候和生长季长度对 NPP 的影响

分析结果表明(图 2),生长季均温对 NPP 具有明显的促进作用。排除其它气候变量,生长季均温与 NPP 在总体上的相关性为 0.13 ± 0.23 。在 72% 的研究区域内,NPP 与生长季均温呈正相关,表示生长季的温度升高促进了 NPP 的积累,其中 26% 的区域具有显著的统计学意义。部分区域生长季均温与 NPP 呈负相关,可能是因为温度超过适宜范围,酶的活性下降导致的^[42]。此外,在高纬度、高海拔(北美洲西部山系)较寒冷的区域,温度升高对 NPP 有较强的正向作用,表明较冷的生态系统中的净初级生产力比较暖的生态系统对变暖表现出更强的正响应。

生长季总降水量对 NPP 总体上有较微弱的促进作用,55% 的研究区域呈现正的相关性,45% 的区域呈现负的相关性。近几十年降水的年际变率较大^[43],变化趋势均不显著,具有较大的不确定性,因此,可能对 NPP 产生复杂和不确定的影响。生长季总辐射在总体上对 NPP 产生微弱的正向作用,辐射对 NPP 的影响是复杂的,有较大的空间差异性,因此,在研究和预测 NPP 时,也不能忽略辐射的作用。

生长季长度对 NPP 有较强的促进作用,整体的相关性为 0.25 ± 0.26 。83% 的研究区域,生长季长度与 NPP 呈现正的相关性,其中 47% 的区域具有显著的统计学意义。在温暖的环境中,植物可以在较长的生长季内进行光合作用,从而产生更多的 NPP。生长季长度对 NPP 的重要影响反映了气候的间接影响的重要性,因为生长季长度不直接影响生理过程速率,而是影响着生理过程进行的可用时间。

此外,本研究还在每个像元尺度上提取了对 NPP 的作用最大的气候变量。结果表明,生长季长度和温度是 NPP 的主要控制因素,降水和辐射仅在小范围内对 NPP 起主要作用。在 27% 的研究区域,主要在高海拔和高纬度地区,生长季均温占主导地位;而在更大范围的 52% 研究区域,生长季长度起主导作用,由此表明,生长季长度比其它因素更能捕捉到气候对 NPP 的影响。

2.2 北半球温带植被前一年 NPP 对次年 SOS 的影响

通过对 SOS 的进行趋势变化分析,本研究发现在 1983—2014 年期间,SOS 在 75% 的研究区域是提前的,其中 49% 的区域显著提前(图 3)。SOS 提前的区域主要分布在亚洲中高纬度地区(50°N 以北)、中国、欧洲、北美洲东部和北部地区。仅有少部分区域显示 SOS 延迟,集中分布在北美洲西部,这与已有的研究结果一致^[7],可能与当地自 1980 年代后期以来春季气温明显下降有关^[44]。总体上,北半球温带 SOS 提前趋势明显,SOS 每十年约提前 1.9 天。

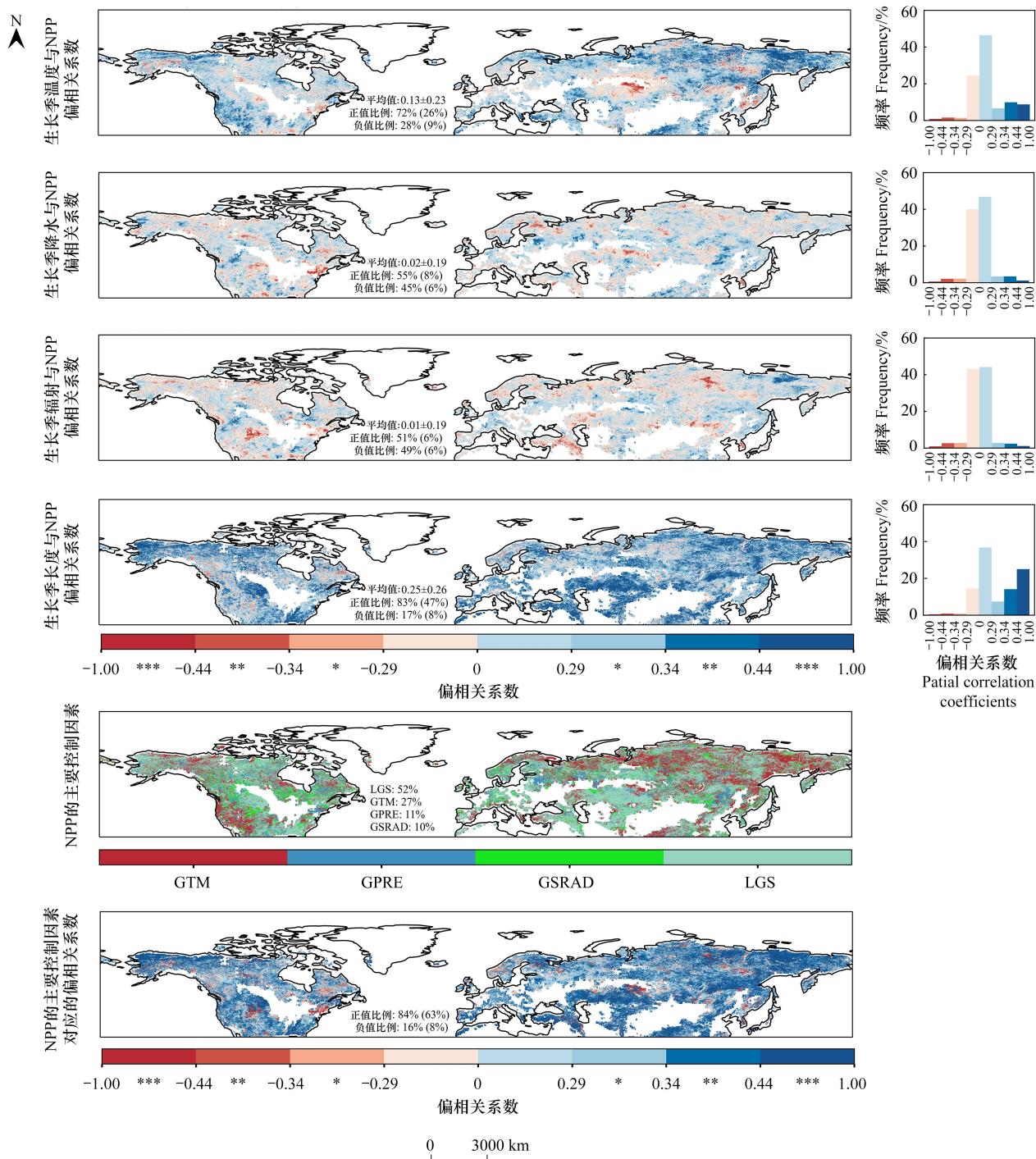


图2 北半球温带植被 NPP 与生长季气候和生长季长度的偏相关系数格局

Fig.2 Patterns of Partial Correlation Coefficients between NPP and Growing Season Climate of Temperate Vegetation in the Northern Hemisphere

生长季长度:LGS,生长季均温:GTM,生长季总降水:GPPE,生长季总辐射:GSRAD;柱状图为偏相关系数频率分布。括号内数值表示显著 ($P < 0.05$) 所占的比例;***表示 $P < 0.01$, **表示 $P < 0.05$, *表示 $P < 0.1$

为了验证前一年生长季气候会通过影响养分可用性情况对 SOS 产生间接影响,本研究计算了 1982—2013 年的 NPP 与 1983—2014 年的 SOS 偏相关系数。结果发现,近 70%的研究区域,SOS 与前一年的 NPP 存在负相关关系,总体上前一年 NPP 与次年 SOS 的偏相关系数为 -0.14 ± 0.22 ,意味着前一年光合碳同化较多

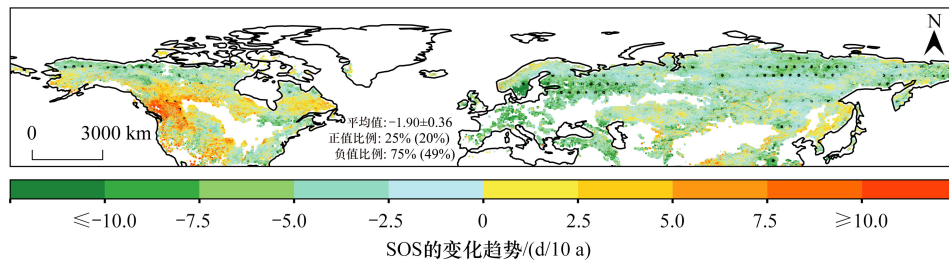


图3 1983—2014 年北半球温带植被 SOS 的趋势变化

Fig.3 Spatial distribution of changes of SOS from 1983 to 2014

图中黑点分布区代表显著 ($P < 0.05$) 的区域。括号内数值表示显著 ($P < 0.05$) 所占的比例

时,会促进次年 SOS 的提前(图4)。

偏相关为负的区域主要分布在偏高纬度较寒冷地区,这可能归因于高纬度寒冷地区水和养分的可用性有限^[45]。寒冷地区由于气温较低、光照时间短等因素,植被生长受到限制,因此植物通常会在生长季节存储更多的养分,以在冬季和次年春季中维持其生命活动。同时,这些植物通常有更多的储存细胞和组织,以便存储更多的养分^[46]。

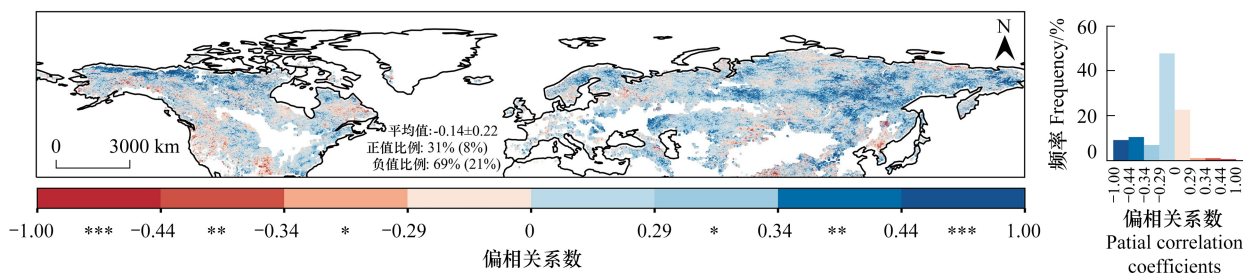


图4 北半球温带植被 SOS 与前一年 NPP 的偏相关系数格局与频率分布

Fig.4 Patterns and Frequency Distribution of Partial Correlation Coefficients between SOS and Previous Year's NPP of Temperate Vegetation in the Northern Hemisphere

括号内数值表示显著 ($P < 0.05$) 所占的比例; *** 表示 $P < 0.01$, ** 表示 $P < 0.05$, * 表示 $P < 0.1$

2.3 量化各因素对春季物候的影响

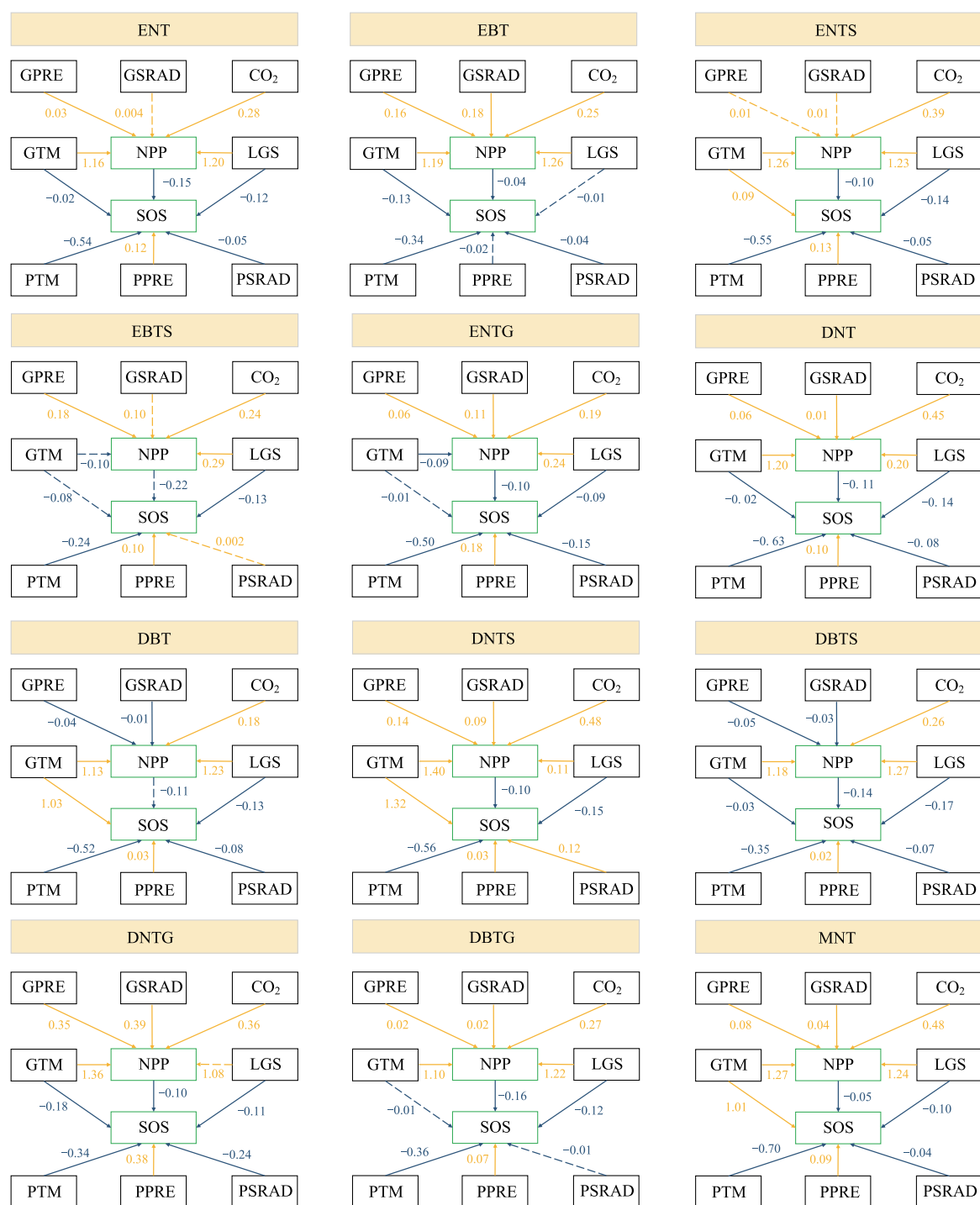
2.3.1 前一年 NPP 与季前气候对 SOS 的影响强度对比

基于生长季气候、NPP、季前气候以及 SOS 之间相互关系的机理框架,本研究在各植被类型尺度构建了结构方程模型(图5),通过路径系数结果可得,季前温度对 SOS 的触发影响很大,平均能解释 52.5% 的 SOS 变化,前一年 NPP 也在提前次年 SOS 的发生上起到了不可忽视的贡献,平均能解释 11.8% 的 SOS 变化。为了更清晰明了地呈现季前气候因素与前一年 NPP 对 SOS 影响强度的对比,本研究将季前气候因素及前一年 NPP 对 SOS 的路径系数集中展示在了累积柱状图(图6)中。通过对比季前气候因素和前一年 NPP 对 SOS 的贡献程度,研究发现各要素中,季前温度对 SOS 的解释强度最大。大多数植物的 NPP 对 SOS 的作用程度与季前降水和辐射相当,与季前温度因素相比,作用程度相当于其 17%—50%,表明了前一年 NPP 在解释次年 SOS 变化上也有重要地位。

2.3.2 前一年生长季气候对 SOS 的直接与间接影响强度对比

通过前面的研究发现,前一年生长季的气候对 NPP 的累积有明显的影 响,而 NPP 的增加又会对次年 SOS 有不可忽视的作用,这就构成了前一年生长季气候对 SOS 的间接影响路径。为了进一步探究前一年生长季气候对次年春季物候的全面影响,本研究将前一年生长季气候对次年 SOS 的直接影响及通过 NPP 产生的间接影

响强度进行了量化对比。通过计算可得,前一年生长季气候通过时空气候变化对 SOS 产生的直接影响能解释平均 19.7% 的 SOS 变化,前一年生长季气候通过影响 NPP 对次年 SOS 产生的间接影响解释了平均 10.5% 的 SOS 变化。通过对比前一年生长季气候对 SOS 的直接和间接影响的路径系数,发现在绝大多数植被类型中,前一年生长季气候对次年春季物候的直接影响显著强于间接影响,总体上,直接影响的强度能达到间接影响的两倍。在超过 80% 的植被类型中,间接影响强度能达到直接影响强度的 1/3,说明前一年生长季气候通过 NPP 对次年 SOS 产生的间接影响也是不容忽视的(图 7)。



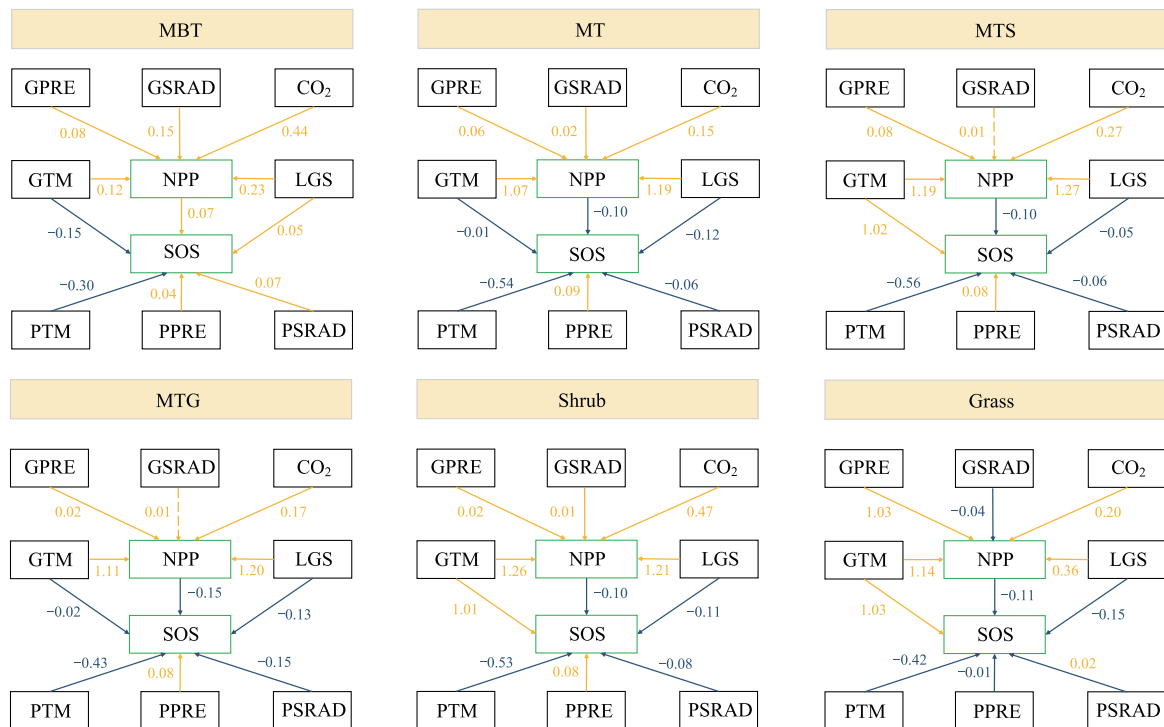


图5 以NPP为中间变量的18种植被类型结构方程模型

Fig.5 Structural Equation Model of 18 Vegetation Types with NPP as the Mediating Variable

植被类型缩写含义见图1;各因子缩写含义为 GTM:前一年生长季均温,GP:前一年生长季总降水,GS:前一年生长季总辐射,LGS:前一年生长季长度,PTM:季前温度,PP:季前降水,PS:季前辐射,NPP:前一年净初级生产力,CO₂:前一年二氧化碳浓度;绿线表示负面影响,橙色线表示正面影响;实线表示变量之间存在显著关系($P < 0.05$),而虚线表示变量之间不存在显著关系($P > 0.05$)

3 讨论

3.1 生长季温度和生长季长度对 NPP 的显著影响

本研究发现生长季温度升高对植被生产力提高有明显的促进作用,这与相关研究发现的结果一致^[12, 47]。在高纬度和高海拔地区,温度对植被生产力的促进作用更强。这是因为在这些地区,温度限制植物叶片物候、光合作用、土壤分解等生物过程,植被对气候变暖非常敏感^[48],温度升高能促进植物光合活性增强,进而促进 NPP 增加^[42]。此外,在高纬度和高海拔地区,植物生长通常受到很多限制,比如水分和养分限制,温度升高有利于促进植物的水分和养分利用效率,进而对 NPP 产生积极影响^[49]。

相较于温度,本研究发现生长季长度在更大范围对 NPP 起关键作用,这与 Piao 等人的研究一致,植被生长季节持续时间的延长是自 1980 年代以来在北部生态系统中观察到的植被生产力增加的主要原因^[50]。目前已有许多研究证明,在过去几十年中,植被生长季节持续时间的延长能促进北方生态系统植被生产力的提高^[51–54]。尽管生长季变长对不同植被群落的生产力的影响不同,但整体上对全球范围内的植被生产力呈现正向作用,生长季长度每延长 1 天,净初级生产力每天增加 $2.8 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ^[50]。此外,在过去几十年间的平均温度范围内,陆地生态系统的总体碳吸收量呈现出持续增加的趋势,尤其是在温带和寒带的生态系统中,碳吸收的上限尚未达到^[55]。虽然生长季延长也会增加植被的呼吸作用,但在近几十年历史时期的平均温度范围下,总体光合作用吸收的碳量显著高于呼吸作用消耗的碳量^[55],植被的净碳吸收为正,充当“碳汇作用”,从而表现为生长季的延长促进净初级生产力的累积增加。

生长季长度对 NPP 的影响大于生长季均温,可能有两个原因,一是植物的生命周期普遍受到生长季

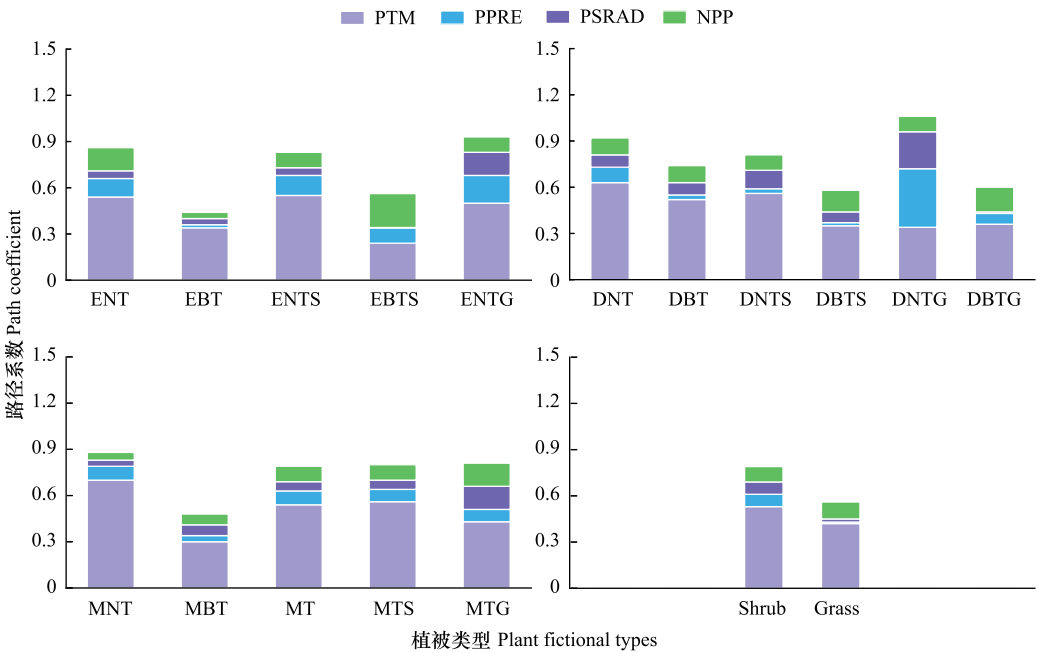


图 6 植被类型上的季前气候和 NPP 对 SOS 的个体贡献

Fig.6 Individual Contributions of Preseason Climate and NPP on SOS across Vegetation Types

横坐标植被类型缩写含义见图 1;图例缩写含义为 PTM:季前温度,PPRE:季前降水,PSRAD:季前辐射,NPP:前一年净初级生产力

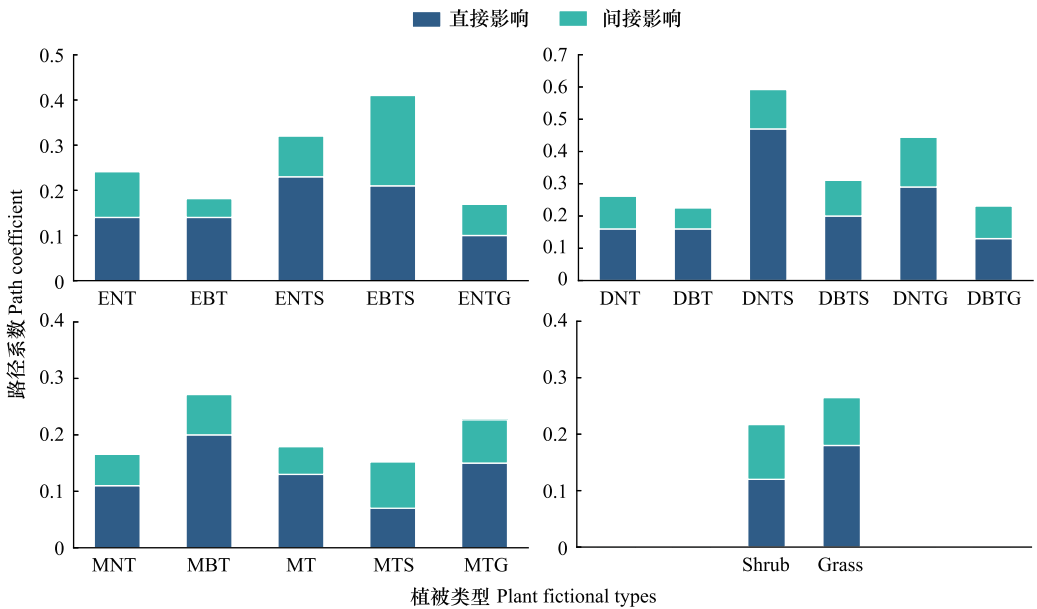


图 7 植被类型上的前一生长季气候对 SOS 的直接与间接影响强度对比

Fig.7 Comparison of the direct and indirect influence intensities of the previous growing season's climate on the SOS across different vegetation types

横坐标植被类型缩写含义见图 1

长度的影响,植物需要充分的时间进行生长和储存养分,以达到最高生产力水平,例如,生长季延长 1 天足以导致落叶林的年度总初级生产力增加 0.5%^[56]。因此,如果生长季节太短,植物的生命周期无法完成,进而会导致 NPP 降低;二是温度对 NPP 的影响在一定范围内呈线性促进作用,超过这个范围,该积极影响就会减弱^[42],而生长季长度没有类似的临界值限制,因此可以在更大范围内影响 NPP。

3.2 季前气候和前一年 NPP 对 SOS 的影响

本研究发现,1983—2014 年间季前气候中,季前温度对 SOS 的影响最大,SOS 对季前温度有强烈的负响应,这与以往的研究得出的北方植被的生长季节开始受到季前温度主要影响的结论相一致^[57]。季前温度对 SOS 的强控制作用可能是因为生长季节开始需要累积足够的热量,而季前温度升高,植物的分生组织细胞加速生长,季前时段达到一定温度的天数被量化为积温日数^[58],积温日数达到一定数值就会打破生态休眠并引发春季物候事件。此外,本研究也发现季前降水对 SOS 总体上有微弱的负向作用,其中,负相关的区域集中分布在亚洲中部干旱区域,这可能与干旱地区通常的水资源限制有关^[59, 60]。同时,本研究发现偏高纬度地区的季前降水增多会推迟 SOS。结合计算该区域的季前降水的最佳时段发现,前一年冬季的降水量对 SOS 的影响最大。这与高纬度地区潮湿的冬季增加积雪覆盖时间及地表反照率,导致更大的融雪热通量和更少的太阳辐射热量吸收有关,从而导致 SOS 的延迟^[61]。

此外,本研究发现,前一年 NPP 对 SOS 的影响相比于季前气候也不容忽视,能达到季前温度的 17%—50%,与季前降水和辐射的影响程度相当。目前也有不少研究强调了生产力的提高对次年春季物候的重要作用^[12, 62]。前一年生产力的提高能促进次年 SOS 提前,可能是因为过去几十年,北方陆地生态系统的净碳吸收量持续增加,促进了根系的发展,进而能从土壤中吸收更多的养分^[63],这种良性循环促使植被对气候波动^[64]和恶劣环境条件的抗性增强^[65],从而能在早春提前展叶;也可能是因为植物生长发育早期主要依赖内部资源^[14],在季节性寒冷的环境中,落叶被子植物的木质部导管和分生组织细胞容易被冻伤^[66]或因冷冻而产生栓塞^[67],春季需要足够的养分重新激活或修复其运输能力,导管运输能力的提高将有助于在早春调节源(根、茎)和汇(芽、叶)之间的发育^[14];此外,植物体内的碳水化合物分配会受到前一年碳存储物的多少、导管运输的速率和汇优先(汇之间对光合作用物优先供应的竞争)等因素的限制,在早春,植物需要优先分配碳水化合物以支持关键的生理过程,如呼吸、组织修复和导管发育。由于前一年积累的碳存储充足,植物可以更快地满足这些基本需求。在满足基本生理需求后,植物会迫切需要补充额外的碳水化合物以进行下一阶段的生长。因此为了后续更好的生存,植物倾向于提前展叶以在早期较好的光照条件下获益^[68]。因此,综合以上解释,本研究认为北方温带植被 NPP 的变化会通过改变自身结构、碳分配输送速率、碳分配优先原则等方面影响早春展叶。

3.3 前一年生长季气候对 SOS 的直接和间接影响

本研究发现,前一年生长季气候条件会对次年 SOS 提前产生直接影响,且影响强度明显强于通过 NPP 产生的间接影响。有相关研究强调了前一年生长季气候对植被生长的直接影响,与 SOS 同期的气候条件相比,之前生长季的气候状态对后续植被生长甚至次年展叶都有不可忽略的贡献^[11]。这种当前的植物生长状态受其过去的气候因素的强烈影响的现象被称为遗留效应^[11, 69],在其他研究中也有发现。这种时间上的依赖性使得气候变暖对植被的影响效应在各个季节累积和传播^[70],从而会对次年的 SOS 产生直接影响。此外,气候条件会影响植被生理活动的状态,植物生长的周期性特点会使得其生长的前一个状态影响到后续的生长状态,前一年的气候条件对植被的影响通过这种生物记忆传递^[64, 69],从而影响次年植被春季物候。

同时,本研究发现,上一生长季气候也会通过影响生产力对 SOS 产生间接影响,在大多数植被类型下影响程度能达到直接影响程度的 1/3。由于酶活性的变化,在一定的温度范围内,温度的升高会提高植物的光合能力^[71, 72],有利于光能转变为化学能的一系列化学反应的进行,进而提高光合效率,导致生产力的提高。此外,已有研究表明,生长季长度也对北半球温带生态系统功能和植被生产力有很大的影响,决定着植物的营养生长和繁殖成功率^[56, 73—74]。较长的生长季能让植被累积更多的有机物帮助其抵抗寒冷的恶劣环境,有利于早春的恢复。在这样的基础上,前一年生长季气候通过提高生产力效率和时间,促进植被前一年的碳同化增加,从而对次年植被提前恢复生长产生积极的间接影响。

4 结论

本研究利用 1982—2013 年春季物候(SOS)数据集、净初级生产力(NPP)数据集、气象数据集等,分析了

生长季气候对 NPP 的影响以及北半球温带植被前一年 NPP 对次年 SOS 产生的影响,并以 NPP 为中间变量构建了机理模型,得到以下几个主要结论:(1)北半球温带生长季长度和生长季均温是 NPP 变化的主要控制因素,而生长季长度在 52%的研究区域对 NPP 变化起主要作用,说明生长季长度比其它因素更能捕捉到气候对 NPP 的影响;(2)1983—2014 年间,北半球温带植被 SOS 平均以每 10 年 1.9d 的速度提前,前一年 NPP 增加促进了次年 SOS 的提前,其对 SOS 变化的解释强度与季前降水和辐射相当,占季前温度影响程度的 17%—50%;(3)前一年生长季气候对次年 SOS 产生直接和间接影响。基于 SEM 结果分析,前一年生长季气候可能通过积累和传播效应对 SOS 产生直接影响(解释了 19.7%的 SOS 变化),同时,前一年生长季气候也可能通过提高 NPP 对次年 SOS 产生间接影响(解释了 10.5%的 SOS 变化)。总体上,直接影响强度相当于间接影响的两倍。这些结果厘清了前一年气候及 NPP 对物候的直接和间接作用,完善了春季物候的机理解释,为未来将其耦合到物候模型的应用中提供了量化的参考。

参考文献(References):

- [1] Meng L, Zhou Y Y, Gu L H, Richardson A D, Peñuelas J, Fu Y S, Wang Y Q, Asrar G R, De Boeck H J, Mao J F, Zhang Y G, Wang Z S. Photoperiod decelerates the advance of spring phenology of six deciduous tree species under climate warming. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2914-2927.
- [2] Rybski D, Holsten A, Kropp J P. Towards a unified characterization of phenological phases: Fluctuations and correlations with temperature. *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications*, 2011, 390(4): 680-688.
- [3] 付永硕,张晶,吴兆飞,陈首志,中国植被物候研究进展及展望. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2022, 58(3): 424-433.
- [4] Zheng J S, Xu X Y, Jia G S. Effects of shifting spring phenology on growing season carbon uptake in high latitudes. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2022, 127(12): e2022JG006900.
- [5] Richardson A D, Keenan T F, Migliavacca M, Ryu Y, Sonnentag O, Toomey M. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 169: 156-173.
- [6] 付永硕,李昕熹,周轩成,耿晓君,郭亚会,张雅茹,全球变化背景下的植物物候模型研究进展与展望. *中国科学:地球科学*, 2020, 50(9): 1206-1218.
- [7] Piao S L, Liu Q, Chen A P, Janssens I A, Fu Y S, Dai J H, Liu L L, Lian X, Shen M G, Zhu X L. Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology*, 2019, 25(6): 1922-1940.
- [8] 林少植,葛全胜,王焕炯,欧洲典型树种展叶始期的时空变化及其对气候变化的响应. *应用生态学报*, 2021, 32(3): 788-798.
- [9] Zhao H F, Fu Y H, Wang X H, Zhang Y, Liu Y W, Janssens I A. Diverging models introduce large uncertainty in future climate warming impact on spring phenology of temperate deciduous trees. *Science of the Total Environment*, 2021, 757: 143903.
- [10] 代武君,金慧颖,张玉红,周志强,刘彤,植物物候学研究进展. *生态学报*, 2020, 40(19): 6705-6719.
- [11] Lian X, Piao S L, Chen A P, Wang K, Li X Y, Buermann W, Huntingford C, Peñuelas J, Xu H, Myneni R B. Seasonal biological carryover dominates northern vegetation growth. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 983.
- [12] Gu H S, Qiao Y X, Xi Z X, Rossi S, Smith N G, Liu J Q, Chen L. Warming-induced increase in carbon uptake is linked to earlier spring phenology in temperate and boreal forests. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 3698.
- [13] Liang J Y, Xia J Y, Liu L L, Wan S Q. Global patterns of the responses of leaf-level photosynthesis and respiration in terrestrial plants to experimental warming. *Journal of Plant Ecology*, 2013, 6(6): 437-447.
- [14] Savage J A, Chuine I. Coordination of spring vascular and organ phenology in deciduous angiosperms growing in seasonally cold climates. *New Phytologist*, 2021, 230(5): 1700-1715.
- [15] Liu Q, Fu Y H, Zhu Z C, Liu Y W, Liu Z, Huang M T, Janssens I A, Piao S L. Delayed autumn phenology in the Northern Hemisphere is related to change in both climate and spring phenology. *Global Change Biology*, 2016, 22(11): 3702-3711.
- [16] Jung M, Henkel K, Herold M, Churkina G. Exploiting synergies of global land cover products for carbon cycle modeling. *Remote Sensing of Environment*, 2006, 101(4): 534-553.
- [17] Friedl M, Sulla-Menashe D, MODIS/Terra+Aqua Land Cover Type Yearly L3 Global 0.05Deg CMG V061 [Data set] NASA EOSDIS Land Processes Distributed Active Archive Center. 2022.
- [18] Buitenwerf R, Rose L, Higgins S I. Three decades of multi-dimensional change in global leaf phenology. *Nature Climate Change*, 2015, 5(4): 364-368.
- [19] Forkel M, Migliavacca M, Thonicke K, Reichstein M, Schaphoff S, Weber U, Carvalhais N. Codominant water control on global interannual variability and trends in land surface phenology and greenness. *Global Change Biology*, 2015, 21(9): 3414-3435.
- [20] Tucker C J, Pinzon J E, Brown M E, Global Inventory Modeling and Mapping Studies, NA94apr15b. n11-VIg, 2. 0, Global Land Cover Facility, University of Maryland, College Park. MD.2004.

- [21] Tucker C, Pinzón J, Brown M E, Slayback D, Pak E W, Mahoney R, Vermote E, El Saleous N. An extended AVHRR 8 - km NDVI dataset compatible with MODIS and SPOT vegetation NDVI data. *International Journal of Remote Sensing*, 2005, 26(20): 4485-4498.
- [22] Zhou L M, Tucker C J, Kaufmann R K, Slayback D, Shabanov N V, Myneni R B. Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2001, 106(D17): 20069-20083.
- [23] Hersbach H, Berrisford P. ERA5 hourly data on single levels from 1940 to present. Copernicus Climate Change Service (C3S) Climate Data Store (CDS). 2023.
- [24] Jiang N, Shen M G, Chen J, Yang W, Zhu X L, Wang X F, Peñuelas J. Continuous advance in the onset of vegetation green-up in the Northern Hemisphere, during hiatuses in spring warming. *NPJ Climate and Atmospheric Science*, 2023, 6: 7.
- [25] Shen M G, Zhu X L, Peng D L, Jiang N, Huang Y, Chen J, Wang C, Zhao W W. Greater temperature sensitivity of vegetation greenup onset date in areas with weaker temperature seasonality across the Northern Hemisphere. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 313: 108759.
- [26] 周艳莲, 1981—2019 年全球逐日 NPP 模拟数据产品国家生态科学数据中心. 2021.
- [27] Chen J M, Ju W M, Ciais P, Viovy N, Liu R G, Liu Y, Lu X H. Vegetation structural change since 1981 significantly enhanced the terrestrial carbon sink. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 4259.
- [28] Gong H B, Cao L, Duan Y F, Jiao F S, Xu X J, Zhang M Y, Wang K L, Liu H Y. Multiple effects of climate changes and human activities on NPP increase in the Three-north Shelter Forest Program area. *Forest Ecology and Management*, 2023, 529: 120732.
- [29] He Q N, Ju W M, Dai S P, He W, Song L, Wang S H, Li X C, Mao G X. Drought risk of global terrestrial gross primary productivity over the last 40 years detected by a remote sensing-driven process model. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2021, 126(6): e2020JG005944.
- [30] Fernández-Martínez M, Sardans J, Chevallier F, Ciais P, Obersteiner M, Vicca S, Canadell J G, Bastos A, Friedlingstein P, Sitch S, Piao S L, Janssens I A, Peñuelas J. Global trends in carbon sinks and their relationships with CO₂ and temperature. *Nature Climate Change*, 2019, 9(1): 73-79.
- [31] Piao S L, Wang X H, Park T, Chen C, Lian X, He Y, Bjerke J W, Chen A P, Ciais P, Tømmervik H, Nemani R R, Myneni R B. Characteristics, drivers and feedbacks of global greening. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2020, 1: 14-27.
- [32] Peng J, Dan L, Ying K R, Xu D, Tang X B. Spatially varying in CO₂ concentrations regulates carbon uptake in the Northern Hemisphere. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2022, 127(22): e2022JD037732.
- [33] Kim Y, Kimball J S, Glassy J, Du J Y. An extended global Earth system data record on daily landscape freeze-thaw status determined from satellite passive microwave remote sensing. *Earth System Science Data*, 2017, 9(1): 133-147.
- [34] Kim Y K, John D, Glassy J Y. MEaSUREs Global Record of Daily Landscape Freeze/Thaw Status, Version 5, N.N.S.a.I.D.C.D.A.A. Center, Editor. 2021.
- [35] Wang X H, Piao S L, Xu X T, Ciais P, MacBean N, Myneni R B, Li L. Has the advancing onset of spring vegetation green-up slowed down or changed abruptly over the last three decades? *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(6): 621-631.
- [36] Jakubauskas M E, Legates D R, Kastens J H. Crop identification using harmonic analysis of time-series AVHRR NDVI data. *Computers and Electronics in Agriculture*, 2002, 37(1/2/3): 127-139.
- [37] Wit A D, Su B. Deriving phenological indicators from SPOT-VGT data using the HANTS algorithm. In: 2nd international SPOT-VEGETATION user conference, Antwerp Belgium, 2005: 195-201.
- [38] Piao S L, Fang J Y, Zhou L M, Ciais P, Zhu B. Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation. *Global Change Biology*, 2006, 12(4): 672-685.
- [39] Julien Y, Sobrino J A. Global land surface phenology trends from GIMMS database. *International Journal of Remote Sensing*, 2009, 30(13): 3495-3513.
- [40] Zhang X Y, Friedl M A, Schaaf C B. Global vegetation phenology from moderate resolution imaging spectroradiometer (MODIS): evaluation of global patterns and comparison with *in situ* measurements. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2006, 111(G4): 2006JG000217.
- [41] Fu Y H, Zhao H F, Piao S L, Peaucelle M, Peng S S, Zhou G Y, Ciais P, Huang M T, Menzel A, Peñuelas J, Song Y, Vitis Y, Zeng Z Z, Janssens I A. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*, 2015, 526(7571): 104-107.
- [42] Yamori W, Hikosaka K, Way D A. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research*, 2014, 119(1/2): 101-117.
- [43] Zhang W X, Zhou T J, Wu P L. Anthropogenic amplification of precipitation variability over the past century. *Science*, 2024, 385(6707): 427-432.
- [44] Cohen J L, Furtado J C, Barlow M, Alexeev V A, Cherry J E. Asymmetric seasonal temperature trends. *Geophysical Research Letters*, 2012, 39(4): 2011GL050582.
- [45] Chen X Q, An S, Inouye D W, Schwartz M D. Temperature and snowfall trigger alpine vegetation green-up on the world's roof. *Global Change Biology*, 2015, 21(10): 3635-3646.
- [46] Lütz C. Cell physiology of plants growing in cold environments. *Protoplasma*, 2010, 244(1/2/3/4): 53-73.
- [47] 徐雨晴, 肖风劲, 於琰, 中国森林生态系统净初级生产力时空分布及其对气候变化的响应研究综述. *生态学报*, 2020, 40(14): 4710-4723.
- [48] Richardson A D, Hufkens K, Milliman T, Aubrecht D M, Furze M E, Seyedsadrollah B, Krassovski M B, Latimer J M, Robert Nettles W,

- Heiderman R R, Warren J M, Hanson P J. Ecosystem warming extends vegetation activity but heightens vulnerability to cold temperatures. *Nature*, 2018, 560(7718): 368-371.
- [49] Gerber S, Joos F, Prentice I C. Sensitivity of a dynamic global vegetation model to climate and atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, 2004, 10(8): 1223-1239.
- [50] Piao S L, Friedlingstein P, Ciais P, Viovy N, Demarty J. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles*, 2007, 21(3): 2006GB002888.
- [51] 朴世龙, 方精云, 陈安平. 我国不同季节陆地植被 NPP 对气候变化的响应 (英文). *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(3): 269-275.
- [52] Fang J Y, Piao S L, Field C B, Pan Y D, Guo Q H, Zhou L M, Peng C H, Tao S. Increasing net primary production in China from 1982 to 1999. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(6): 293-297.
- [53] Myneni R B, Keeling C D, Tucker C J, Asrar G, Nemani R R. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 1997, 386(6626): 698-702.
- [54] Nemani R R, Keeling C D, Hashimoto H, Jolly W M, Piper S C, Tucker C J, Myneni R B, Running S W. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, 2003, 300(5625): 1560-1563.
- [55] Duffy K A, Schwalm C R, Arcus V L, Koch G W, Liang L L, Schipper L A. How close are we to the temperature tipping point of the terrestrial biosphere? *Science Advances*, 2021, 7(3): eaay1052.
- [56] White M A, Running S W, Thornton P E. The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. *International Journal of Biometeorology*, 1999, 42(3): 139-145.
- [57] Shen M G, Tang Y H, Chen J, Yang X, Wang C, Cui X Y, Yang Y P, Han L J, Li L, Du J H, Zhang G X, Cong N. Earlier-season vegetation has greater temperature sensitivity of spring phenology in Northern Hemisphere. *PLoS One*, 2014, 9(2): e88178.
- [58] Hänninen H. *Boreal and Temperate Trees in a Changing Climate*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2016.
- [59] Fu Y H, Zhou X C, Li X X, Zhang Y R, Geng X J, Hao F H, Zhang X, Hanninen H, Guo Y H, De Boeck H J. Decreasing control of precipitation on grassland spring phenology in temperate China. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(2): 490-499.
- [60] Zeng Z Q, Wu W X, Ge Q S, Li Z L, Wang X Y, Zhou Y, Zhang Z T, Li Y M, Huang H, Liu G X, Peñuelas J. Legacy effects of spring phenology on vegetation growth under pre-season meteorological drought in the Northern Hemisphere. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 310: 108630.
- [61] Yun J, Jeong S J, Ho C H, Park C E, Park H, Kim J. Influence of winter precipitation on spring phenology in boreal forests. *Global Change Biology*, 2018, 24(11): 5176-5187.
- [62] Fang J, Shugart H H, Wang L B, Lutz J A, Yan X D, Liu F. Optimal representation of spring phenology on photosynthetic productivity across the Northern Hemisphere forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2024, 350: 109975.
- [63] Zhao L, Liu C, Yue X Q, Ma L, Wu Y, Yang T Y, Zhang J B. Application of CO₂-storage materials as a novel plant growth regulator to promote the growth of four vegetables. *Journal of CO₂ Utilization*, 2018, 26: 537-543.
- [64] Comas L H, Becker S R, Cruz V M V, Byrne P F, Dierig D A. Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 442.
- [65] Bernhardt-Römermann M, Gray A, Vanbergen A J, Bergès L, Böhner A, Brooker R W, De Bruyn L, De Cinti B, Dirnböck T, Grandin U, Hester A J, Kanka R, Klotz S, Loucougaray G, Lundin L, Matteucci G, Mészáros I, Oláh V, Preda E, Prévosto B, Pykälä J, Schmidt W, Taylor M E, Vadineanu A, Waldmann T, Stadler J. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: a pan-European multi-site experiment. *Journal of Ecology*, 2011, 99(3): 777-787.
- [66] Cavender-Bares J. Impacts of freezing on long distance transport in woody plants//*Vascular Transport in Plants*. Amsterdam: Elsevier, 2005: 401-424.
- [67] Cochard H, Tyree M T. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiology*, 1990, 6(4): 393-407.
- [68] Hartmann H, Adams H D, Hammond W M, Hoch G, Landhäusser S M, Wiley E, Zaehle S. Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 152: 7-18.
- [69] Ogle K, Barber J J, Barron-Gafford G A, Bentley L P, Young J M, Huxman T E, Loik M E, Tissue D T. Quantifying ecological memory in plant and ecosystem processes. *Ecology Letters*, 2015, 18(3): 221-235.
- [70] Lang W G, Zhang Y, Li X Y, Meng F D, Liu Q, Wang K, Xu H, Chen A P, Peñuelas J, Janssens I A, Piao S L. Phenological divergence between plants and animals under climate change. *Nature Ecology & Evolution*, 2025, 9(2): 261-272.
- [71] Kattge J, Knorr W. Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(9): 1176-1190.
- [72] Sage R F, Kubien D S. The temperature response of C(3) and C(4) photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(9): 1086-1106.
- [73] Kramer K, Leinonen I, Loustau D. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems; an overview. *International Journal of Biometeorology*, 2000, 44(2): 67-75.
- [74] Picard G, Quegan S, Delbart N, Lomas M R, LE Toan T, Woodward F I. Bud-burst modelling in *Siberia* and its impact on quantifying the carbon budget. *Global Change Biology*, 2005, 11(12): 2164-2176.