树轮-气候“分异问题”形成机制的研究进展

盖学瑞[1,2] 于大炮[1] 王守乐[1,2] 贾 翔[3] 吴 健[1,2] 周旺明[1] 周 莉[1] 代力民[1*]
([1]中国科学院森林生态与管理重点实验室(沈阳应用生态研究所), 沈阳 110016; [2]中国科学院大学, 北京 100049; [3]长白山科学研究院, 长白山生物资源与生物多样性联合重点实验室, 吉林二道白河 133613)

摘 要 “分异问题”(divergence problem)最早出现于20世纪90年代。树木年轮学者在阿拉斯加的高山林线研究中,发现树木径向生长对温度敏感性降低,随后在诸多北半球中高纬度地带均有类似报道。这一发现动摇了树轮年代学建立的基本前提假设——“均一性原理”,并对基于年轮指数构建数据的科学性提出了挑战。目前,国内外关于“分异问题”形成的原因和机制还存在诸多争论。本文梳理了文献报道的“分异问题”发生的地点、涉及的树种及驱动因子,同时也分析了研究方法等可能引起的误判,以期阐明“分异问题”形成的气候机制。结果表明,“分异问题”主要涉及生长在中高纬度、高海拔地区、对水分和温度要求严格的树种,主要原因是由于气候暖干化加剧土壤水分亏缺(超出水分阈值)或温度升高致使树木生理机能发生改变(超过了正常生长或休眠的温度阈值),导致了树木的气候敏感性降低或者生长衰退。尽管目前关于“分异问题”形成机制的假说还包括:大气 CO_2 浓度变化、人类活动的影响等,但“分异问题”形成的最可能解释是“阈值假说”。

关键词 年轮; 分异问题; 驱动因子; 形成机制; 阈值假说

A review of formation mechanism on the 'divergence problem' of tree growth-climate relationship. GAI Xue-rui[1,2], YU Da-pao[1], WANG Shou-le[1,2], JIA Xiang[3], WU Jian[1,2], ZHOU Wang-ming[1], ZHOU-Li[1], DAI Li-min[1*] ([1]*Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang* 110016, *China*; [2] *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*; [3]*Changbai Mountain Academy of Sciences, Associated Key Laboratory of Biological Resources and Biological Diversity in Changbai Mountains, Erdaobaihe* 133613, *Jilin, China*).

Abstract: The "divergence problem" of tree radial growth-climate relationship arose in the 1990s. Initially, tree-ring researchers found the phenomenon that the temperature sensitivity of tree's radial growth decreased at Alaska's alpine timberline. Then, similar reports appeared in many regions of the mid- and high latitudes in the northern hemisphere. This discovery raises a challenge to the established basic hypothesis in dendrochronology-"uniformity principle" of relationship of radial growth-climate, and to the scientificity of data derived from ring index based on the hypothesis. Despite extensive research published, there are lots of arguments about the causes and mechanisms of the formation of "divergence problem". To clarify the formation mechanism of "divergence problem", this review sorted the related research in the literature into location, tree species, driving factors and analyzed the misjudgment induced by research methods. The results showed that the tree species involved in "divergence problem" are growing mainly in the regions of mid-high latitude and high altitude, and sensitive to moisture and temperature. The climate warming and drying in these regions resulted in soil water deficit (exceeding the water threshold) or temperature-induced physiological changes of trees (exceeding the temperature threshold of normal growth or dormancy). Consequently, climate sensitivity or tree growth decreased. There are some other explanations for the formation mechanism, including the change of atmospheric

国家自然科学基金项目(41371124)资助。
收稿日期: 2016-12-29 接受日期: 2017-05-23
*通讯作者 E-mail: lmdai@iae.ac.cn

CO_2 concentration, the influence of anthropogenic activities; however, the threshold hypothesis is the most possible explanation for the formation mechanism of "divergence problem".

Key words: tree ring; divergence problem; driving factors; formation mechanism; threshold hypothesis.

20世纪90年代,许多研究者在高纬度的北方森林的研究中,陆续发现了原本径向生长受温度限制的树木,在气候变暖以后其生长对气候的敏感性下降或生长减缓(D'Arrigo *et al.*,1992;Wilmking *et al.*,2004),即气候"分异问题"的出现。这一发现对以"均一性"原理为基本前提假设的树轮宽度气候响应关系的准确性,及树木年代学的模型模拟和气候重建的科学性提出了挑战。全球升温已成为不争的事实(IPCC,2013),在此背景下,如果不探明气候"分异问题"形成的机制,不但根据当前器测数据重建古代气候变化的准确性很难确定(Briffa *et al.*,1998),而且也为预测在气候变暖背景下植被的变化动态带来诸多不确定性。

当前国内外关于气候"分异问题"的研究日益增多(Yu *et al.*,2013;Salzer *et al.*,2014;Martin-Benito *et al.*,2015;Babst *et al.*,2016),但有关其形成的原因和机制还没有达成明确的共识。然而,目前在世界范围内针对这一问题出现的地点、形成原因和驱动机制等研究报道还不多见(王婷等,2003;D'Arrigo *et al.*,2008;高琳琳等,2011),这给树轮研究者科学理解"分异问题"带来了诸多不便。本文系统地梳理和分析了国内外报道的"分异问题"及其影响因素,以期为相关的研究提供参考。

1 "分异问题"的发现

研究证明,生长在树种分布的南界或山地森林下界、干旱半干旱地区的针叶树,其径向生长一般受到降水的限制,对降水变化敏感(Chen *et al.*,2012);而在树种分布的北界(纬度梯度上)或者上界(海拔梯度上),树木生长主要受温度的限制(Rochefort *et al.*,1994;于大炮等,2005;郑永宏等,2008),即,随着气候变暖生长在其分布海拔上界和纬度北界的树种,生长将加快。然而,在阿拉斯加的高山林线的研究发现,在接近白云杉(*Picea glauca*)分布最北端采集的树芯,年轮宽度近几十年来持续下降,树木生长健康,无虫害等其他外因干扰(D'Arrigo *et al.*,1992)。随后,在这一区域树木径向生长对温度敏感性降低的现象被陆续发现(Wilmking *et al.*,2005b),并逐渐在其他中高纬度地区发现了该现象的存在(Frank *et al.*,2005;李广起等,2011)。生长在原本受温度限制区域的树木,并没有随着气候变暖而呈现径向生长增加的趋势,一些树种甚至出现生长减缓的现象,被称为气候"分异问题"(divergence problem)(D'Arrigo *et al.*,2008)。"分异问题"对模型模拟树木生长的准确性以及年轮气候重建的科学性提出了挑战,并逐步成为树轮研究的热点话题,受到人们广泛的关注。

1.1 "分异问题"出现的地点

"分异问题"主要出现在:(1)中高纬度的高寒地带(40°N—60°N),如美国阿拉斯加地区(Jacoby *et al.*,1995)、俄罗斯西伯利亚地区(Jacoby *et al.*,2000),中国内蒙古大兴安岭地区(Wang *et al.*,2009)等;(2)中纬度地区的高海拔地带,如美国落基山(Berkelhammer *et al.*,2012)、欧洲阿尔卑斯山(Frank *et al.*,2005)、地中海地区(Galván *et al.*,2015)、日本中部(Yonenobu *et al.*,2006)、蒙古国塔尔巴哈台山(Jacoby *et al.*,1996),以及中国的东北长白山(Yu *et al.*,2013)、青藏高原(Zhang *et al.*,2010)、新疆天山(Jiao *et al.*,2015)、川西山地(Li *et al.*,2012)、祁连山和贺兰山(Zhang *et al.*,2008)等。

因此,"分异问题"主要集中在气候寒冷,树木生长明显受到低温的限制,气候暖干化严重的区域:气候变暖引起的环境暖干化降低了温度的限制效应(Kurz-Besson *et al.*,2016),加剧了树木生长的水分亏缺,从而引起气候"分异问题"。

1.2 "分异问题"涉及的树种

研究表明,发生"分异问题"的树种多为浅根性针叶树种,如云杉(Yu *et al.*,2006)、冷杉(Hart *et al.*,2013)、落叶松(Jiao *et al.*,2015)、柏树(Liang *et al.*,2006)和红松(Yu *et al.*,2013)等,阔叶树种中,只见橡树有少量的报道(Martin-Benito *et al.*,2015)。这些针叶树种要么生长在高寒地带——耐低温,要么生长在高海拔林线处——喜冷湿,对土壤水分和温度有很高的要求。气候暖干化,耐低温的树种非生长季节呼吸作用加强,过度消耗体内积累的养分,导致下一年生长缓慢(姚启超等,2015);而对于喜

冷湿的树种,在过去的三四十年里,生长季的温度上升而降水减少,加大了土壤水分的亏缺(Suarez *et al.*,2015),而树木的蒸腾作用在加大,超出水分亏缺的临界点,引起树木生长的减缓,“分异问题”随之发生。

2 “分异问题”的形成机制

2.1 暖干化导致的水分亏缺

暖干化导致水分亏缺加剧,水分的限制使温度-水分的共同限制作用增强而温度的单独限制作用减弱(张先亮等,2011),引发树木径向生长对于温度敏感性的下降。Jacoby 等(1995)在阿拉斯加及附近地区的研究发现,树木生长与温度具有很好的相关性,但近几十年来随着温度的升高,树轮指数的温度信号变弱,使用 Kalman filter 分析树轮宽度指数与降水量的关系,结果发现,与降水的相关性从 1970 年开始增强(图 1),结合同期降雨量减少的事实,从理论上印证了关于这一现象可能由干旱胁迫所导致的推测。

D'Arrigo 等(2008)对 Jacoby 等(1995)的数据进行了更新,并重新进行年表合成和分析,其结果与 Jacoby 等(1995)的完全一致(图 2),即干旱胁迫诱导了“分异问题”的发生,即使是在阿拉斯加降水量相对充足的地区,“分异问题”产生的诱因依旧是干旱胁迫,并且速生树种表现的更为明显(Barber *et al.*,2000)。

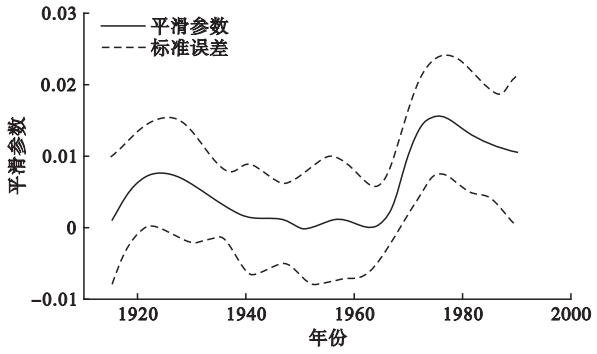


图 1 卡尔曼滤波分析结果(来自 Jacoby *et al.*, 1995)
Fig.1 Results of Kalman filter analysis composite (Source: Jacoby *et al.*, 1995)

另外,气候变暖导致冬季积雪覆盖和冻土层的减少,导致生长季初期树木生长可利用水分的减少从而可能引发气候“分异问题”。地中海地区的落叶松等乔木树种近 20 年生长呈下降趋势,是由于局部积雪覆盖持续时间发生了变化(Pellizzari *et al.*, 2016);在冻土分布地区,研究发现,同一树种在东南坡的生长速率大于谷底,但当气候变暖,冻土层消失后,东南坡树木生长速率小于谷底,这是由于冻土隔水层的保护作用消失后,土壤水分滞留作用减弱(李奕等,2011),土壤中可利用的水分减少,引发

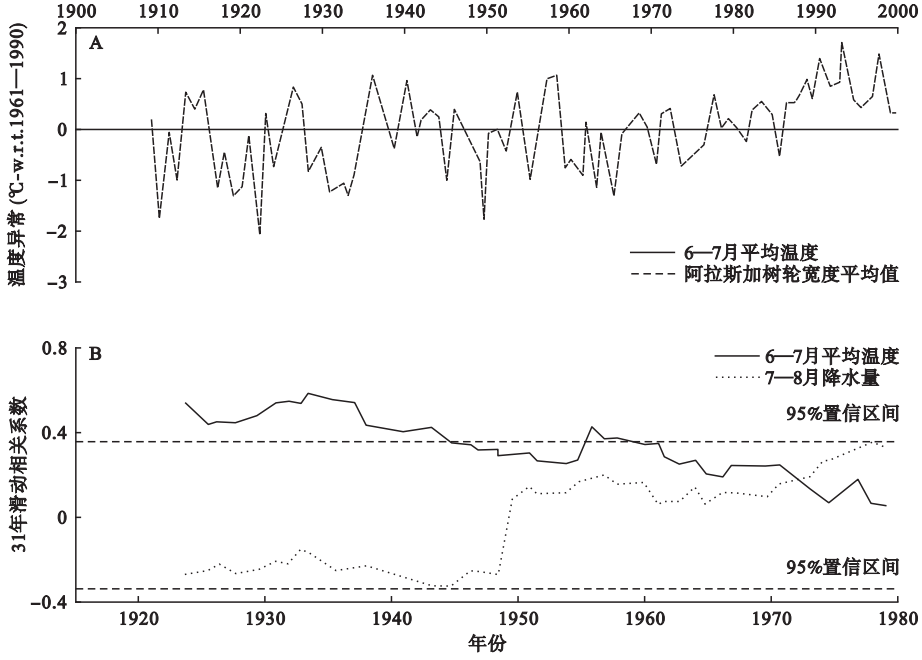


图 2 合成的树轮序列与阿拉斯加 6—7 月温度做 31 年的相关分析(A, B)
Fig.2 Running 31-year correlation between the tree-ring and Alaskan mean June−July temperatures (A, B)
来自 D'Arrigo *et al.*, 2008。

树木水分亏缺(白学平等,2016)。

气候暖干化导致的干旱胁迫,由于超过了喜湿树种能够忍受的绝对阈值范围,导致生长-气候关系的非线性变异(Jacoby *et al.*,1995),另外气候暖干化引起植物的竞争或昆虫取食关系的变化,叠加或改变了生长-气候的线性关系(Hogg *et al.*,1995),从而表现出“气候分异”问题。

尽管暖干化导致的树木生长-气候关系分异的原因很多,但最重要的原因是气温升高以后直接或间接导致的树木生长可利用水分的变化,从而导致树木生长由温度限制转变为水分限制,引发气候“分异问题”。

2.2 温度阈值(耐低温的针叶树种)

树木年轮学研究的理论基础是基于树木径向生长-气候存在正线性相关关系(Jacoby *et al.*,1995),然而,树木生理学研究早已证实,树木生长对温度的响应存在一个倒 U 型而非持续的线性关系,即“温度阈值效应”(Kramer *et al.*,1979)。

20 世纪 80 年代,红云杉(*Picea rubens*)发生不明原因的生长下降和死亡,Cook 等(1989)认为这可能是树木生理阈值对于温度升高的响应,随后关于阈值的报道日渐增多。加拿大育空地区(Yukon Territory)林线处的树轮数据与夏季温度一直显著正相关(Jacoby *et al.*,1981)(图 3a),但 1965 年以后变为显著负相关(图 3b),研究后发现这一地区树木生长最适宜的月平均温度(阈值)为 11.3 ℃(图 3c),树轮宽度下降的原因是温度超出了这一阈值(D'Arrigo *et al.*,2004)。在阿拉斯加地区林线处,1950 年之后树木径向生长波动很频繁,研究发现,树木生长对于暖春呈正相关,在 7 月份温度阈值为 ~16 ℃(图 4)(Wilmking *et al.*,2004);也有研究运用非线性的多元自适应回归样条函数(MARS)检验恩格尔曼氏云杉(*Picea engelmannii*)的生长和滞后变量 7 月份温度的关系,结果表明 13.7~16.8 ℃时负相关,高于 16.8 ℃时变为正相关,即阈值为 13.7 ℃(Hart *et al.*,2013)。

树木生长除了对平均温度存在阈值以外,对于最低和最高温度也有着不同的响应(Franceschini *et al.*,2013),高海拔更多的是受最低温度的影响(于大炮等,2005)。平均最高温度的增加,加剧了土壤水分亏缺,树木吸收和运输养分的能力下降,导致生长减缓。最低温度的显著升高,导致生长季昼夜温差变小,呼吸消耗增加,光合作用积累的物质减少;或在非生长季,温度升高导致树木呼吸作用加剧,体

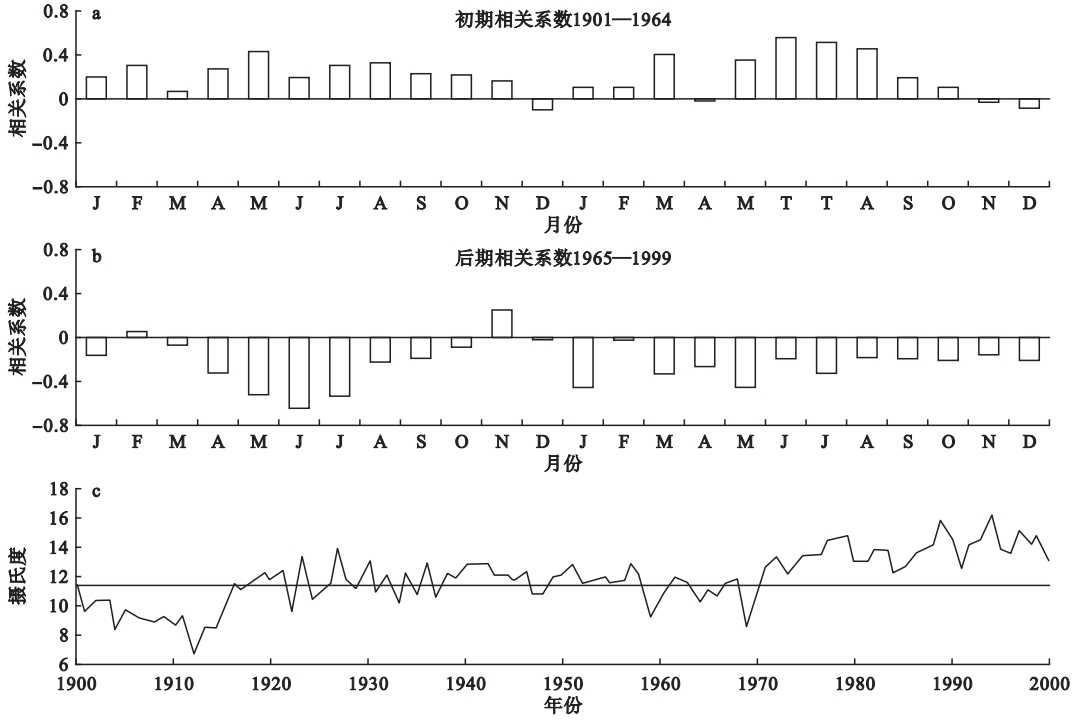


图 3 气候-生长的关系

Fig.3 Relationship of climate with growth

图 a, b 为树轮宽度年表与每月温度做相关,在 1964—1965 年出现拐点;图 c 粗实线为器测 7—8 月平均温度(来自 D'Arrigo *et al.*, 2004)。

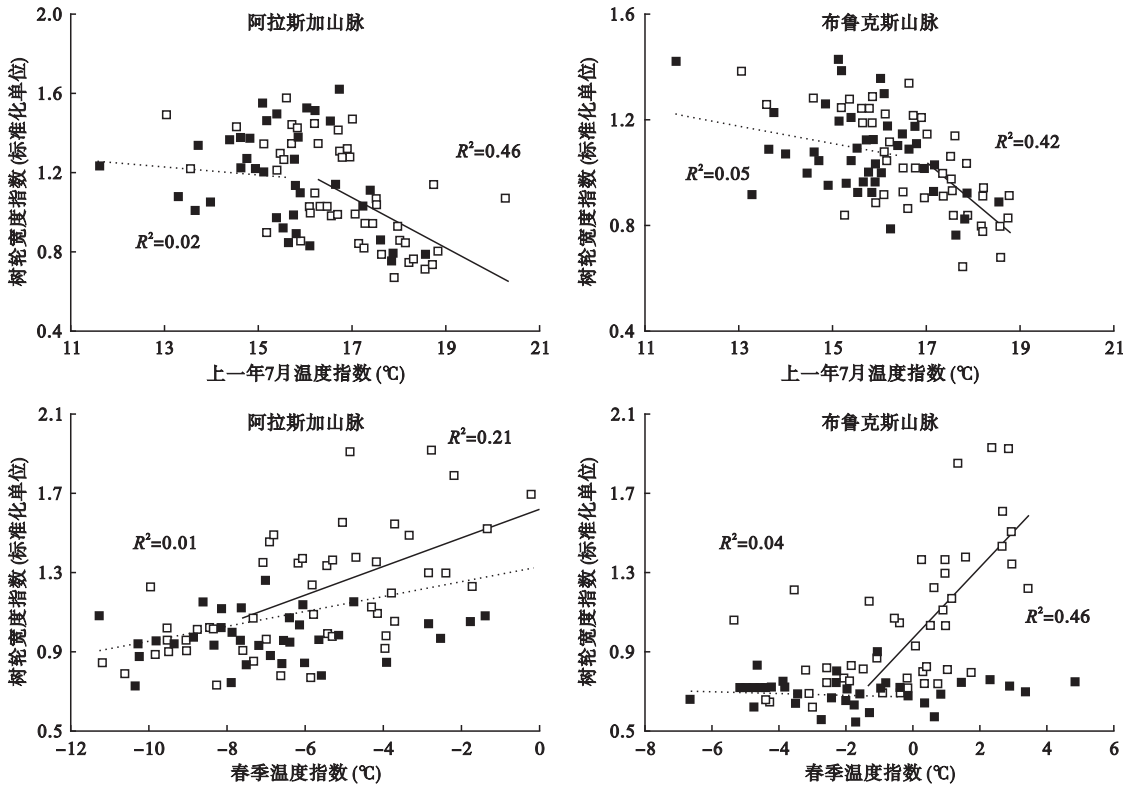


图 4 温度阈值控制着树轮宽度变化(Wilmking *et al.*, 2004)

Fig.4 Variation of ring width controlled by temperature thresholds

上一年 7 月温度指数:虚线为阈值以前,实线为阈值之后,阈值为~16 ℃。

内养分过度消耗,从而导致径向生长下降,诱导“分异问题”的发生。目前关于“分异问题”的研究绝大多数是依据平均温度的变化,但是针对最低温度和最高温度的分异机制还比较少,有待进一步研究。

2.3 大气 CO_2 浓度变化

高海拔环境中,CO_2 是制约树木生长的重要限制因素,但 19 世纪中叶以来,树木生长速率加快与“碳肥效应”有关(Lamarche *et al.*, 1984)。尽管如此,近几十年的暖干化趋势仍然导致落叶松树轮宽度以 8.2% · a^{-1}的速度显著减少,说明暖干化比“碳肥效应”的作用更加明显(张先亮等, 2010),Peñuelas 等(2011)的研究也验证了干旱胁迫等抵消了“碳肥效应”,因此,大气 CO_2 浓度的增加并没有改变树木径向生长的“分异问题”。

2.4 其他因素对“分异问题”的影响

2.4.1 树龄(或体量的大小) 树龄(或体量大小)对温度阈值的响应也不尽相同,祁连圆柏(*Sabina przewalski*)老树(大树)比幼树(小树)对气候响应更加敏感(Yu *et al.*, 2008),是因为老树生长在林冠层,受气候的直接影响较大;也有研究发现,幼树(小树)比老树(大树)对气候的响应更敏感(Mérian *et al.*, 2011),是因为气候变化对幼树的影响更大(Wang *et al.*, 2009)。因此,树木生长-气候关系可能与树冠暴露在林冠层的程度有关。研究“分异问题”时应尽量采集对气候敏感龄级的树木,以避免发生误判。

2.4.2 微环境条件的改变 微地形控制着局部的温湿度状况,这与“分异问题”的产生有某种关联(Wilmking *et al.*, 2005a),冬季降雪的增加使融雪时间延长,耽误了生长季导致树木生长对温度敏感度的下降(Vaganov *et al.*, 1999)。尤其是在水分限制地区,由于气候变暖,树木生长对小生境的细微差别会变得更加敏感,但并非所有的树木都会受到影响(Liang *et al.*, 2006)。扩大取样面积和增加样本量,可以降低传统树轮研究方法对结果的影响(Büntgen *et al.*, 2012),避免出现人为因素导致的“分异问题”。

2.4.3 去趋势的方法 在建立年表时,如果去趋势方法选择不当,会造成“尾端效应”(Cook *et al.*, 1997),这将放大近期树木径向生长下降的趋势(D'Arrigo *et al.*, 2004),从而可能误以为发生了“分异问题”。谨慎地选用和检查气象数据以及校准替

代的时间序列,可以避免这类错误(Esper *et al.*, 2010);同时,如果采用的去趋势方法没有很好地保存树木生长的低频变化,也会导致分异的发生(Esper *et al.*,2009)。所以,在去趋势时通过多种方法的对比分析,可以完全避免人为诱导的分异问题。

2.4.4 其他影响 大量温室气体的排放致使平流层的臭氧减少(Petropavlovskikh *et al.*,2005),导致到达地面紫外线辐射量的增加,损害了一些树木的光合作用进程,尤其使高纬度高海拔地区的树木生长明显下降(Ziska *et al.*,1992)。另外,大气污染导致空气中的气溶胶越来越多,太阳辐射减弱而引发全球变暗(Liepert,2002)以及人类活动排放的 SO_2(Yonenobu *et al.*,2006)等,也引起了树木生长量的变化。这些变化也可能导致"分异问题"的发生,但相关的研究还有待加强。

3 讨论与展望

有关"分异问题"形成机制的研究所使用的方法和得出的结论各不相同,但每一生物种的生态幅常常受某一生态因子所限制(李博,2000),"分异问题"的产生是对温度和(或)水分敏感的树种对气候异常变化的响应,阈值假说(包括温度阈值和水分阈值)可以解释暖干化诱导的"分异问题"。阈值假说的具体内容(图 5)为:树木径向生长(RWI 为仅保留气候信号的树木年轮宽度指数)和某个或某几个限制性气候因子(X)在临界值或敏感区(即低于 *X*1 或高于 *X*4)存在着线性关系,即 $RWI = aX + b$,系数 a 是一个常数,"分异问题"出现在 *X*2 和 *X*3 之间的区域内(即倒 U 型)。假定某个地区限制树木生长的气候因子为温度,则当温度低于 *X*1 时(*X*1 是某种树木的阈值温度),树木生长与温度正线性相关;当温度高于 *X*4 时(*X*4 是某种树木新的阈值温度),树木生长与温度负线性相关;而当温度处于 *X*2 与 *X*3 之间时,树木生长与温度没有显著的相关性。同时,根据树种的生物学特性,同种树木无论分布在哪个海拔或纬度,如果不考虑树种的遗传分化(实际上即使有分化,可能对 *X* 的影响也很小),*X*1 和 *X*4 应该是一个恒定的值。上述假设可以很好地解释目前树木生长-气候关系的变化规律,也可以解释目前出现的气候"分异问题"。阈值假说是"分异问题"形成机制的最可能解释。

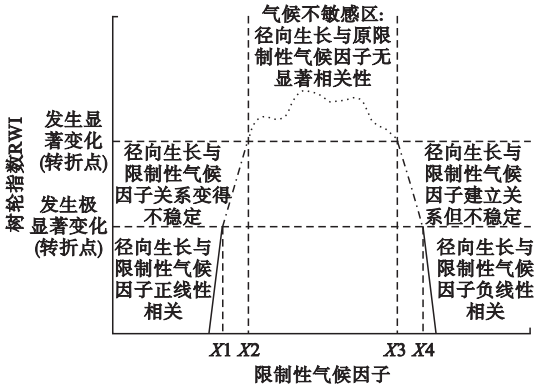


图 5 阈值假说示意图

Fig.5 Diagram of threshold hypothesis

还有一种现象也被陆续报道,随着温度的升高,同一地区或同一采样点的树木生长趋势发生分离的现象(Lloyd *et al.*,2002),称之为"分化",即"生长分异"。"分异问题"是同一植株对气候暖干化的不同响应,而"分化"是不同植株对于气候暖干化的响应。另外,有研究指出,采样时应该考虑林线处采集的树芯不应和低海拔采集的混合,同样林线处不同坡向的树芯也不应混合在一起,以免出现"淡化"(dilution)(Salzer *et al.*,2014)。"分化"和"淡化"的出现是否人为所致,还有待进一步研究探讨。处理树轮数据时,应该避免样本的树龄分化,应根据不同的树种和不同的研究目的来选择样本的树龄,还应该注意去趋势的方法。

总的来说,在探讨中高纬度气候暖干化严重地区树木-气候关系时,应该慎重,需要先对树木-气候的关系进行检测,选择树木-气候关系稳定时段的年表,即阈值假说中小于 *X*1 或大于 *X*4 时段的年表,再去进行重建或预测未来的树木生长趋势;而不稳定的时段,即线性关系发生改变或不敏感时段的数据应该弃用,这样才符合"均一性"原理的要求。目前,"分异现象"的研究主要是北半球的高纬度高海拔地区的针叶树种,中纬度的针叶树和阔叶树也应该进行大规模的取样分析,通过纬度梯度的整体研究和小范围的对比研究来揭示"分异问题"形成的机制。

参考文献

白学平, 常永兴, 张先亮, 等. 2016. 近 30 年快速升温对两种典型小地形上兴安落叶松径向生长的影响. 应用生态学报, **27**(12): 3853-3861.

高琳琳, 勾晓华, 邓 洋. 2011. 树轮气候学中分异现象的研究进展. 冰川冻土, **33**(2): 453-460.

李 博. 2000. 生态学. 北京: 高等教育出版社.

李 奕, 满秀玲, 蔡体久, 等. 2011. 大兴安岭山地樟子松天然林土壤水分物理性质及水源涵养功能研究. 水土保

持学报, **25**(2): 87-91.
李广起, 白 帆, 桑卫国. 2011. 长白山红松和鱼鳞云杉在分布上限的径向生长对气候变暖的不同响应. 植物生态学报, **35**(5): 500-511.
王 婷, 于 丹, 李江风, 等. 2003. 树木年轮宽度与气候变化关系研究进展. 植物生态学报, **27**(1): 23-33.
姚启超, 王晓春, 肖兴威. 2015. 小兴安岭红皮云杉年轮-气候关系及其衰退原因. 应用生态学报, **26**(7): 1935-1944.
于大炮, 王顺忠, 唐立娜, 等. 2005. 长白山北坡落叶松年轮年表及其与气候变化的关系. 应用生态学报, **16**(1): 14-20.
张先亮, 崔明星, 马艳军, 等. 2010. 大兴安岭库都尔地区兴安落叶松年轮宽度年表及其与气候变化的关系. 应用生态学报, **21**(10): 2501-2507.
张先亮, 何兴元, 陈振举, 等. 2011. 大兴安岭山地樟子松径向生长对气候变暖的响应——以满归地区为例. 应用生态学报, **22**(12): 3101-3108.
郑永宏, 梁尔源, 朱海峰, 等. 2008. 不同生境祁连圆柏径向生长对气候变化的响应. 北京林业大学学报, **30**(3): 7-12.
Babst F, Wright WE, Szejner P, *et al*. 2016. Blue intensity parameters derived from Ponderosa pine tree rings characterize intra-annual density fluctuations and reveal seasonally divergent water limitations. *Trees*, **30**: 1403-1415.
Barber VA, Juday GP, Finney BP. 2000. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, **405**: 668-673.
Berkelhammer M, Stott LD. 2012. Secular temperature trends for the southern Rocky Mountains over the last five centuries. *Geophysical Research Letters*, **39**, DOI: 10.1029/2012GL052447.
Briffa KR, Schweingruber FH, Jones PD, *et al*. 1998. Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at Northern high latitudes. *Nature*, **391**: 678-682.
Büntgen U, Tegel W, Heussner KU, *et al*. 2012. Effects of sample size in dendroclimatology. *Climate Research*, **53**: 263-269.
Chen Z, Zhang X, Cui M, *et al*. 2012. Tree-ring based precipitation reconstruction for the forest-steppe ecotone in northern Inner Mongolia, China and its linkages to the Pacific Ocean variability. *Global and Planetary Change*, **86-87**: 45-56.
Cook ER, Johnson AH. 1989. Climate change and forest decline: A review of the red spruce case. *Water, Air, and Soil Pollution*, **48**: 127-140.
Cook ER, Peters K. 1997. Calculating unbiased tree-ring indices for the study of climatic and environmental change. *The Holocene*, **7**: 361-370.
D'Arrigo R, Wilson R, Liepert B, *et al*. 2008. On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes. *Global and Planetary Change*, **60**: 289-305.
D'arrigo RD, Jacoby GC, Free RM. 1992. Tree-ring width and maximum latewood density at the North American tree line: Parameters of climatic change. *Canadian Journal of Forest Research*, **22**: 1290-1296.
D'Arrigo RD, Kaufmann RK, Davi N, *et al*. 2004. Thresholds for warming-induced growth decline at elevational tree line in the Yukon Territory, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, **18**, DOI: 10.1029/2004GB002249.
Esper J, Frank D, Büntgen U, *et al*. 2010. Trends and uncertainties in Siberian indicators of 20th century warming. *Global Change Biology*, **16**: 386-398.
Esper J, Frank D. 2009. Divergence pitfalls in tree-ring research. *Climatic Change*, **94**: 261-266.
Franceschini T, Bontemps JD, Perez V, *et al*. 2013. Divergence in latewood density response of Norway spruce to temperature is not resolved by enlarged sets of climatic predictors and their non-linearities. *Agricultural and Forest Meteorology*, **180**: 132-141.
Frank D, Esper J. 2005. Temperature reconstructions and comparisons with instrumental data from a tree-ring network for the European Alps. *International Journal of Climatology*, **25**: 1437-1454.
Galván JD, Büntgen U, Ginzler C, *et al*. 2015. Drought-induced weakening of growth-temperature associations in high-elevation Iberian pines. *Global and Planetary Change*, **124**: 95-106.
Hart SJ, Laroque CP. 2013. Searching for thresholds in climate-radial growth relationships of Engelmann spruce and subalpine fir, Jasper National Park, Alberta, Canada. *Dendrochronologia*, **31**: 9-15.
Hogg EH, Hurdle PA. 1995. The aspen parkland in western canada a dry-climate analogue for the future boreal forest? *Water, Air, and Soil Pollution*, **82**: 391-400.
IPCC. 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Ⅰ to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press.
Jacoby GC, Cook ER. 1981. Past temperature variations inferred from a 400-year tree-ring chronology from yukon territory, Canada. *Arctic and Alpine Research*, **13**: 409-418.
Jacoby GC, D'Arrigo RD, Davaajamts T. 1996. Mongolian tree rings and 20th-century warming. *Science*, **273**: 771-773.
Jacoby GC, Darrigo RD. 1995. Tree-ring width and density evidence of climatic and potential forest change in Alaska. *Global Biogeochemical Cycles*, **9**: 227-234.
Jacoby GC, Lovelius NV, Shumilov OI, *et al*. 2000. Long-term temperature trends and tree growth in the Taymir Region of Northern Siberia. *Quaternary Research*, **53**: 312-318.
Jiao L, Jiang Y, Zhang W, *et al*. 2015. Divergent responses to climate factors in the radial growth of *Larix sibirica* in the eastern Tianshan mountains, northwest China. *Trees*, **29**: 1673-1686.
Kramer PJ, Kozlowski TT. 1979. Physiology of Woody Plants. New York: Academic Press.
Kurz-Besson CB, Lousada JL, Gaspar MJ, *et al*. 2016. Effects of recent minimum temperature and water deficit increases on *Pinus pinaster* radial growth and wood density in Southern Portugal. *Frontiers in Plant Science*, **7**: 1170.
Lamarche VC, Graybill DA, Fritts HC, *et al*. 1984. Increasing

atmospheric carbon dioxide: Tree ring evidence for growth enhancement in natural vegetation. *Science*, **225**: 1019-1021.

Li ZS, Liu GH, Fu BJ, *et al*. 2012. Anomalous temperature-growth response of *Abies faxoniana* to sustained freezing stress along elevational gradients in China's Western Sichuan Province. *Trees*, **26**: 1373-1388.

Liang E, Shao XM, Eckstein D, *et al*. 2006. Topography- and species-dependent growth responses of *Sabina przewalskii* and *Picea crassifolia* to climate on the northeast Tibetan Plateau. *Forest Ecology and Management*, **236**: 268-277.

Liang J, Jiang Y, Zhang WT, *et al*. 2015. Divergent responses to climate factors in the radial growth of *Larix sibirica* in the eastern Tianshan Mountains, northwest China. *Trees*, **29**: 1673-1686.

Liepert BG. 2002. Observed reductions of surface solar radiation at sites in the United States and worldwide from 1961 to 1990. *Geophysical Research Letters*, **29**: 611-614.

Lloyd AH, Fastie CL. 2002. Spatial and temporalvariability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. *Climatic Change*, **52**: 481-509.

Martin-Benito D, Pederson N. 2015. Convergence in drought stress, but a divergence of climatic drivers across a latitudinal gradient in a temperate broadleaf forest. *Journal of Biogeography*, **42**: 925-937.

Mérian P, Lebourgeois F. 2011. Size-mediated climate-growth relationships in temperate forests: A multi-species analysis. *Forest Ecology and Management*, **261**: 1382-1391.

Pellizzari E, Camarero JJ, Gazol A, *et al*. 2016. Diverging shrub and tree growth from the polar to the Mediterranean biomes across the European continent. *Global Change Biology*, DOI:10.1111/gcb.13577.

Peñuelas J, Canadell JG, Ogaya R. 2011. Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Global Ecology and Biogeography*, **20**: 597-608.

Petropavlovskikh I, Ahn C, Bhartia PK, *et al*. 2005. Comparison and covalidation of ozone anomalies and variability observed in SBUV (/2) and Umkehr northern midlatitude ozone profile estimates. *Geophysical Research Letters*, **32**: 1-5.

Rochefort RM, Little RL, Woodward A, *et al*. 1994. Changes in subalpine tree distribution in western North America: Effects of climate and other environmental factors. *The Holocene*, **4**: 89-100.

Salzer MW, Larson ER, Bunn AG, *et al*. 2014. Changing climate response in near-treeline bristlecone pine with elevation and aspect. *Environmental Research Letters*, **9**: 1-8.

Suarez ML, Villalba R, MundoI A, *et al*. 2015. Sensitivity of *Nothofagus dombeyi* tree growth to climate changes along a precipitation gradient in northern Patagonia, Argentina. *Trees*, **29**: 1053-1067.

Vaganov EA, Hughes MK, Kirdyanov AV, *et al*. 1999. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature*, **400**: 149-151.

Wang X, Zhang Y, McRae DJ. 2009. Spatial and age-dependent tree-ring growth responses of *Larix gmelinii* to climate in northeastern China. *Trees*, **23**: 875-885.

Wilmking M, Juday GP, Barber VA, *et al*. 2004. Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds. *Global Change Biology*, **10**: 1724-1736.

Wilmking M, D'Arrigo GC, Jacoby GC. 2005a. Increased temperature sensitivity and divergent growth trends in circumpolar boreal forests. *Geophysical Research Letters*, **32**, DOI: 10.1029/2005GL023331.

Wilmking M, Juday GP. 2005b. Longitudinal variation of radial growth at Alaska's northern treeline: Recent changes and possible scenarios for the 21st century. *Global and Planetary Change*, **47**: 282-300.

Yonenobu H, Eckstein D. 2006. Reconstruction of early spring temperature for central Japan from the tree-ring widths of *Hinoki cypress* and its verification by other proxy records. *Geophysical Research Letters*, **33**: 1-5.

Yu D, Liu J, Zhou L, *et al*. 2013. Spatial variation and temporal instability in the climate-growth relationship of Korean pine in the Changbai Mountain region of Northeast China. *Forest Ecology and Management*, **300**: 96-105.

Yu D, Wang Q, Wang GG. 2006. Dendroclimatic response of *Picea jezoensis* along an altitudinal gradient in Changbai Mountains. *Science in China Series E: Technological Sciences*, **49**: 150-159.

Yu G, Liu Y, Wang X. 2008. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in Qilian juniper (*Sabina przewalskii* Kom.). *Trees*, **22**: 197-204.

Zhang Y, Wilmking M, Gou X. 2008. Changing relationships between tree growth and climate in Northwest China. *Plant Ecology*, **201**: 39-50.

Zhang Y, Wilmking M. 2010. Divergent growth responses and increasing temperature limitation of Qinghai spruce growth along an elevation gradient at the northeast Tibet Plateau. *Forest Ecology and Management*, **260**: 1076-1082.

Ziska L, Teramura A, Sullivan J. 1992. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation. *American Journal of Botany*, **79**: 863-871.

作者简介 盖学瑞,男,1976年生,博士研究生,主要从事树轮气候学的研究。E-mail: gaixuerui@163.com

责任编辑 魏中青