森林树木死亡的判定方法及其应用综述

鲁芮伶^{1,2}, 杜莹^{1,2}, 晏黎明^{1,2}, 夏建阳^{1,2*}

1. 华东师范大学生态与环境科学学院, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241;

2. 华东师范大学全球变化与生态预测研究中心, 上海 200241

* 联系人, E-mail: jyxia@des.ecnu.edu.cn

2019-03-11 收稿, 2019-06-27 修回, 2019-06-28 接受, 2019-08-07 网络版发表

国家自然科学基金(31722009)和国家重点研发专项(2017YFA0604600)资助

摘要 森林覆盖了地球陆地面积的30%左右, 约占全球陆地生态系统碳储存总量的45%。因此, 森林植被的生长与死亡动态对全球物质循环与能量流动具有重要的调控作用。近年来, 气候变化与其他干扰因子的耦合作用加剧了树木死亡和森林衰退, 对森林生态系统造成了多方面的影响。目前, 从个体、生态系统、区域到全球等不同尺度进行控制实验、长期监测以及计算机建模是研究树木死亡的主要手段。然而, 几乎所有对树木死亡的研究都涉及一个基本问题, 即如何判定树木是否死亡。考虑到树木死亡的复杂性、特殊性以及调控机理的跨学科性, 目前仍未形成对树木死亡的统一定义和判定标准。本文旨在整合表观诊断、遥感监测与模型模拟等研究中采用的树木死亡判定方法, 并归纳总结各类方法的优缺点, 以期为未来开展树木死亡的观测与预测研究提供参考。

关键词 树木死亡, 森林消失, 判断方法, 水力失衡, 碳饥饿, 气候变化

个体树木的死亡是森林中非常重要且必然发生的事件^[1]。扩散限制^[2]、竞争^[3]、易感基因的影响^[4]等均有可能导致森林群落中个体树木的自然死亡。然而, 当今极端气候事件和病虫害等生物干扰发生频率的上升^[5]增大了树木的死亡风险, 从而使很多森林生态系统的结构与功能受到了严重的威胁^[5~7]。例如, 在过去近一个世纪中, 高温和干旱导致北美西部地区的森林死亡率急速上升^[5,8]。据估计, 加州仅2016年就有约3600万株树死亡, 并在过去十年内死亡树木累计达到约1.02亿株^[9]。不仅如此, 高温和干旱事件经常与生物干扰(例如, 真菌、虫害等)对森林树木的衰老与死亡过程产生交互作用^[10]。例如, Negrón等人^[11]与Gaylord等人^[12]通过野外实验发现气候变化与病虫害爆发的同时发生使松属植物的死亡率迅速攀升。由于全球气候变化将导致全球大部分地区出现更长期和更频繁的高温

与干旱事件^[13], 因此我们可以预见将来区域性的森林树木死亡事件^[14,15]与树木死亡率^[16]将持续增加。

大范围的树木死亡不仅会改变森林的覆盖面积、林龄结构和空间分布, 还将对整个生态系统的功能和服务(例如碳固持)造成严重后果^[17,18]。有研究表明, 干旱与高温胁迫对高大老龄树木的影响尤为严重^[19], 导致整个森林群落的平均树龄以及平均植株大小显著降低。另外, 树木死亡还会带来物种更替加速^[20]与森林碳汇能力降低^[20]等方面的影响。自20世纪90年代以来, 气候变化导致的树木死亡现象已经引起生态学家的广泛关注与研究。通过控制实验、长期监测和计算机建模等一系列手段, 国内外的相关领域已经发表了大量研究论文, 重点探究了从个体到全球水平的树木死亡的原因、机理及其所引发的后果^[21]。然而, 这些研究工作中对树木死亡的定义与判定标准都较为混乱, 因此目前

引用格式: 鲁芮伶, 杜莹, 晏黎明, 等. 森林树木死亡的判定方法及其应用综述. 科学通报, 2019, 64: 2395–2409

Lu R L, Du Y, Yan L M, et al. A methodological review on identification of tree mortality and their applications (in Chinese). Chin Sci Bull, 2019, 64: 2395–2409, doi: [10.1360/N972019-00199](https://doi.org/10.1360/N972019-00199)

尚难以对不同研究案例的结果进行有效的对比与整合分析。

树木死亡是一个十分复杂而特殊的过程^[22]。一方面,即使植物体内的器官或组织已经死亡,其个体仍然能够存活。现有研究发现植物能够依赖独立的水力器官存活数千年^[23]。另一方面,区别于动物,植物的分生细胞始终保持分化能力,即使成熟后也可以重新分裂分化,甚至可以复制整个生物体^[24]。此外,树木的死亡过程涉及多学科的研究内容,因此不同领域的科学家对树木死亡的理解可能存在比较多的模糊边界,导致不同学科之间对树木死亡的定义有所差异。例如,植物生理学领域通常以有无暗呼吸作用作为判定标准^[25],而生态系统学领域则利用生产力持续出现零增长或地上生物量(如树枝和茎)为零计算死亡率^[26]。基于以上原因,迄今为止还未形成树木死亡的统一概念。本文将总结以往研究中有效可行的树木死亡判定方法,归纳指示树木死亡的早期预警信号。在此基础上,本文也将探讨针对树木死亡率进行计算机建模方面的研究进展,这对准确预测森林生态系统响应与反馈未来气候变化具有重要意义。

1 材料和方法

本研究基于ISI Web of Science数据库和谷歌学术(Google Scholar)系统,搜索了自2000年以来有关树木死亡的文献。个别数据来自加州政府网站^[27]。检索的关键词包括树(tree)、森林(forest)、死亡(death, die-off, mortality, dieback)、森林损失(forest loss, forest decline)。在搜索到的文献中,进一步筛选出能够有效比较和实际运用的判定方法。判定树木死亡的指标随研究尺度和研究目标等变化。本文提取的具体信息包括:(1) 植被类型;(2) 研究手段(控制实验、森林清查、模型模拟);(3) 研究尺度(地方、区域、全球);(4) 树木死亡的判定指标;(5) 死亡的直接及间接原因。此外,本研究以浙江天童国家森林公园为研究对象,分析了天童国家森林公园树木生长死亡分布格局,并利用CLM4.5模型模拟了2005年全球树木死亡生物量的全球分布情况。

2 树木死亡的判定指标

通过查阅已发表文献,本文将判定树木死亡方法划分为表观特征、生长变化与生理特征三大类。表1归纳总结了各大类判定方法的优缺点,以及它们在目前研究中采用的具体指标。

2.1 表观特征指示树木死亡

观察树木的表观特征是否有生命迹象是一种快速诊断树木是否死亡的方法。主要的死亡特征包括腐烂的树干折断倒下^[28,29](图1)或完全消失^[30];树木顶冠层枯损,无活性的叶或芽^[25,27,28,31];茎干持续零增长^[29]或茎上未观察到活组织^[30]。落叶树种在生长季结束、温度骤降时期叶会全部凋落,但会在枝条上形成冬芽等绿色结构以满足生命活动的正常进行。当常绿树或处于生长季的落叶树表现出不正常枯萎或大面积落叶时,树木死亡概率增加^[32]。连续监测树冠的损失情况,树冠损失百分率达到100%时宣告个体死亡^[12,32,33]。图2展示了浙江楠(*Phoebe chekiangensis*)在不同水分条件下的健康状况。浙江楠水分亏缺导致叶片迅速枯萎,最终引发个体死亡。针叶树还可结合叶片的颜色变化特征综合判断。健康的针叶树的树冠变色是循序渐进的,先变色后落叶,并重新长出新的绿色结构。若树全冠在同一时刻变色意味着个体死亡^[32]。

由上可知,所有存活的树木都具有进行生命活动的结构,树皮无生命迹象面临着较大的死亡风险^[28]。为更好地观察树皮的健康状况,可轻轻剥开小部分树皮观察内侧的韧皮部和形成层。韧皮部具有运输养分的功能,缺少它植物会因为营养不良死去。形成层是介于木质部和韧皮部之间的一层分裂旺盛的细胞,失去形成层的树木会停止生长。因此,韧皮部或形成层功能丧失则判定树木死亡^[25,34,35]。从外观来看,健康针叶树的韧皮部是黄色偏白且湿润的,而死亡个体的则为棕色且呈干燥状态或腐烂。树木失去形成层的部分会由于生长突然终止而形成伤疤。值得注意的是,树心可能因真菌侵袭腐烂而变空形成树洞。但只要韧皮部良好,运输功能未遭受严重伤害,空心树依然可以继续生长。对于受到火干扰的树而言,可依据烧伤程度来判断其存活状况。韧皮部、根部或冠层烧伤严重的个体死亡风险增大^[36]。依据表观特征诊断树木死亡能够直接对个体死亡事件进行系统识别和归因,适合应用于森林清查。但是,由于该方法需要耗费大量的人力物力,成本较高,难以在区域和全球尺度开展。

2.2 生长变化指示树木死亡

依据树木活力和生长的非线性阈值理解树木死亡为我们判定和预测死亡提供了新的角度。这种非线性阈值具有可变性和不可逆性。Dakos等人^[49]提出在到达

表 1 树木死亡的判定方法以及优缺点

Table 1 Available approaches for identifying forest and tree mortality and their advantages and disadvantages

判定方法	已应用的具体指标	优点	缺点
表观特征	无活性的叶或芽 ^[25,27,28,31] 在无生命迹象的情况下倒下或完全消失 ^[28,29] 茎干持续零增长或茎上未观察到活组织 ^[29,30] 树冠不正常枯萎或大面积脱落, 损失率达100% ^[12,32,33] 树全冠同时变色 ^[32] 树皮无生命迹象 ^[27] 韧皮部或形成层功能丧失 ^[25,34,35] 韧皮部、根部或冠层烧伤严重 ^[36]	简单直接, 能够对单个树木死亡事件进行系统识别和归因, 适用于森林清查	需要花费大量的人力物力, 无法在区域和全球尺度开展
生长变化	径向生长速率、基底面积生长速率或相对基底面积生长速率增长率突然下降, 较低的平均生长速率以及生长自相关和方差增加 ^[31,37~39]	树木年轮数据易采集, 覆盖时间跨度长、空间分布广 定年准确, 具有高分辨率和连续性的特征 能够提取树木生长信息	最古老的木质碎片衰减, 年轮可能会缺失, 难以用树木年代学的方法来确定死亡日期
	生产力持续的零增长或地上生物量为零 ^[26]	适合群落水平的死亡调查	个体死亡的原因不可知晓
生理特征	植物体内的水通量或碳通量持续急剧减小趋于零 ^[25,26,40] , 或无暗呼吸 ^[25] 新兴的X射线微型计算机断层扫描和磁共振成像等非侵入性成像技术 ^[41,42]	实验量化树木死亡, 普遍适用于所有个体 在不干扰树木结构内部结构的前提下获取各器官木质部气穴栓塞的三维立体图像, 比较一定时间序列内栓塞形成和扩散情况	需要进行长期树木监测实验 仪器设备价格高, 难以普及
	置于水中切断木质部测量气穴栓塞 ^[43]	实验量化树木死亡的常用方法, 保持木质部水力的连续性	气穴栓塞测量中可能会人为引入栓塞
	测量木质部水势, 建立特定物种的脆弱性曲线确定水力阈值(P_{50} , P_{88}) ^[44,45]	所得到的阈值可应用于模型预测	水力阈值的确定还存在争议, 发展这种指标需要进行长期树木监测实验
	计算水力安全边际 ^[46,47]	考虑了植物的水力学结构调节能力和调节策略	不同的物种的水力阈值不同, 难以统一
	单位叶面积的最低碳水化合物含量 ^[48]	所得到的阈值可应用于模型预测	碳饥饿对于干旱导致的树木死亡的贡献程度存在争议, 需要更加严谨科学标准界定碳饥饿

阈值之前可以检测到系统可变性的增加并以此作为早期预警信号。例如, 气候变暖和干旱会导致树木生长减速而引发死亡。通常情况下, 树木的活力会因为干旱等极端气候、生物干扰以及各种易诱发的遗传和环境因素逐渐降低, 直到某一摧毁性事件发生最终导致死亡^[50]。因此, 有效地分析树木生长趋势能够帮助我们获取死亡的早期预警信号。

树木的生理生态和生长特性能够反映树木生长的信息, 包括树木基部面积增量(basal area increment)、树木年轮宽度和生物量等。我们可以定量分析从重复森林清查、树木年轮和树木解剖中获取的树木生长数据, 结合应用统计学的方法寻找生长速率和死亡率之间的联系^[51~54]。目前已有的树木死亡早期预警信号包括径向生长速率和基部面积生长速率突然下降, 平均生长速率较低以及生长自相关和方差增加等^[31,37~39]。

由于应激响应所引起的树木生长速率突然下降会使得个体生长序列的条件方差将增加, 扩散将减少。Mamet等人^[53]建立了斑克松(*Pinus banksiana*)的基部面积增量序列, 并使用了非参数漂移扩散模型(drift-diffusion-jump model, DDJ)计算其方差和扩散值, 进而确定了系统中不可回归的点作为生长发生突变的死亡信号。Camarero等人^[50]在干旱胁迫导致死亡的银冷杉中也发现了类似生长模式突然变化的死亡信号。因此, 树木活力和生长突然发生改变是树木死亡的一个预警信号, 表现为其生长时间序列在死亡前突然过渡到另一种减少生长的状态。由于树木年轮易采集, 迄今为止已经积累了较长的时间尺度的数据, 覆盖地区广泛。且年轮具有定年准确、分辨率高和连续性强的特征, 我们因而能够从中提取可靠的树木生长信息, 包括滞后死亡率, 环境条件的时空变异性 and 树的活力变化等。因此, 运用树

图1 折断的死树. 图片由鲁芮伶提供, 拍摄于华东师范大学生态岛

Figure 1 A snapped dead tree in the ecological island at East China Normal University, photoed by Ruiling Lu

图2 由健康到死亡的浙江楠(*Phoebe chekiangensis*). (a) 健康的; (b) 濒临死亡的; (c) 已经死亡的浙江楠. 图片由邵均炯提供, 拍摄于华东师范大学温室基地

Figure 2 *P. chekiangensis* from health to death. (a) Healthy, (b) dying and (c) dead *P. chekiangensis* in the greenhouse at East China Normal University, phototod by Junjiong Shao

木年轮学获取生长变化信息预测树木死亡是一个普适性较强的方法.

2.3 生理特征指示树木死亡

目前有2种树木非正常死亡的生理机制: 水力失衡和碳饥饿. 在2008年被McDowell等人^[55]正式列入水力学框架. 碳饥饿假说早在1975年被相关学者提出^[56], 它认为干旱诱导气孔关闭导致光合速率下降, 其后新陈

代谢的重新分配(例如生长和维持)导致碳可用性和碳损失之间出现不平衡. 这种负碳平衡状态的持续存在可能导致碳储备枯竭, 最终导致树木因碳饥饿而死亡. 反之, 如果树木在干旱期间保持气孔开放以继续光合作用, 低水势就会导致木质部发生不可恢复的水力破坏, 引起植物组织脱水死亡. 目前, 温室实验和野外控制实验均发现水力失衡和碳饥饿对树木死亡产生深刻的影响, 且碳水过程的协同性使两者之间存在紧密的

相互作用^[15,57,58]。基于这两个假说,可以推导出当植物体内的水通量或碳通量出现持续性的急剧减小或趋于零时,树木将死亡^[25,26,40]。该方法原则上可适用于大多数树种,目前大多应用于实验性研究。

2.3.1 水力失衡阈值

维管植物沿着木质部运输系统(导管或管胞)将连续的水柱从土壤输送到树冠。由于木质部内的液态水在负压下处于亚稳定的状态,极容易发生相变形成气泡,导致空穴化^[59]。近几年来大量研究从控制实验^[60-62]、野外监测^[15]和模型模拟^[48]等方面证明了木质部空穴化与树木死亡之间存在明显的联系。当植物水势降低至一定阈值时,木质部就会发生空穴化和栓塞,长时间持续会使得水分运输能力降低、组织活力下降,最终导致个体死亡。虽然水力失衡造成的树木死亡在自然界中极难证明,但较低的抗空穴能力^[63,64]和由于水力失衡导致的致命叶片脱水^[60]是在野外观测到的极端干旱下树木死亡的一个非常合理的机制^[55,62,65]。因此,最小水势阈值是一个具有潜在利用价值的判定预测植物死亡的有效指标。

新兴的X射线微型计算机断层扫描和磁共振成像等非侵入性成像技术^[41,42]能够在不干扰树木的前提下,获取各器官木质部气穴栓塞的三维立体图像,比较一定时间序列内栓塞形成和扩散情况,为研究植物体的水分变化以及对干旱的响应提供新的视角。然而,由于技术成本较高,上述方法目前尚未普及。传统的置于水中切断枝条木质部测量气穴栓塞的方法虽然能够保持木质部水力的连续性,但会引入人为干扰高估栓塞程度^[43],因此实时实体测量木质部栓塞以及水力失衡阈值是一个难点问题^[66]。利用水力导度损失率(percentage loss of conductance, PLC; 0~100%)与木质部水势(MPa)的函数关系,建立特定物种的脆弱性曲线(vulnerability curve),我们可以量化水力失衡阈值,从而为植物抗胁迫能力提供量化指标。Brodribb等人^[44,45]研究发现植物栓塞50%(P_{50})的水势值,是针叶树“最小可恢复水势”,而栓塞88%(P_{88})的水势是导致被子植物不可恢复的水力失衡阈值。此外,也有其他的科学家提出了其他的水力阈值。McDowell等人^[48]通过模型模拟显示水力导度持续损失超过60%时树木死亡。然而,Adams等人^[67]整合得到已有研究测量的26个物种的水力导度损失率均大于或等于60%,均值为83%,该结果与理论和模拟得到的死亡阈值一致。由于木质部结构^[68]存在明显的种间差异,因此不同树种对胁迫的耐受范围和抵抗能力

不同,进而导致植物死亡达到的低水势阈值不一样。

这方面还需要大量的野外实验来补充完善数据库。此外,Choat^[69]发现植物在自然条件下的最小水势与 P_{50} (被子植物为 P_{88})有显著的线性关系,由此将两者的差值($\psi_{\min}-\psi_{50}$, $\psi_{\min}-\psi_{80}$)定义为水力安全边际(hydraulic safety margin),用以描述水分运输的安全性。与 P_{50} 和 P_{88} 相比,水力安全边际体现了树木在干旱胁迫下调节气孔水分散失的过程^[46]。水力安全边际越大则表示植物面临水力失衡的威胁越小。Anderegg等人^[47]总结了现有研究中的475个植物物种的水力特征发现,植物的水力安全范围是预测植物非正常死亡的一个有效指标。

2.3.2 碳饥饿阈值

非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrate, NSC)是光合作用的产物,主要包括可溶性糖和淀粉,为植物新陈代谢供给能量。除了分配到植物的各个部位满足生长发育的需求外,还有一部分非结构性碳水化合物储存在植物体内作为缓冲剂补给生命活动所需^[70]。碳饥饿定义为长期零光合作用^[55],严格来讲表示非结构性碳水化合物损失100%^[71]。该假说认为,当植物体内的非结构性碳水化合物低于一定阈值甚至完全枯竭时,树木会因碳供给不足,无法继续维持膨压、支持呼吸和生长、防御外界侵袭而死亡^[72]。单位叶面积的最低碳水化合物含量的阈值可作为碳饥饿导致死亡的判定标准^[48]。

目前,已有相关的研究通过增温干旱^[73-76]遮荫^[66]、增加 CO_2 浓度^[77,78]等控制实验,证明碳饥饿机制的合理性。然而,关于碳饥饿阈值的描述并不一致,这可能与物种种类、胁迫处理的持续时间和强度以及实验方法的差异有关。例如,Mitchell等人^[73]通过极端干旱处理发现辐射松(*Pinus radiata*)死亡时全株的非结构性碳水化合物含量减少了50%。然而,Adams等人^[74]通过开展增温干旱实验,发现受干旱胁迫的可食松(*Pinus edulis*)由于较高的呼吸消耗导致体内的非结构性碳水化合物含量降低了30%,最终因碳饥饿死亡。更多的研究发现尽管临近死亡的植物体内非结构性碳水化合物的浓度有一定程度的变化,但可能并不是引发植物死亡的直接原因。例如,Anderegg等人^[75]对颤杨(*Populus tremuloides*)进行干旱处理,发现树木死亡时非结构性碳水化合物含量并未显著降低。Duan等人^[76,78]则发现经干旱处理的2种桉属植物(*Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus radiata*)体内总的非结构性碳水化合物均出现了不同程度的升高。这是因为干旱胁迫下植物体内淀粉

与可溶性糖的相对比例发生了改变,可溶性糖发生积累使得个体总的非结构性碳水化合物升高.最终两种桉树都死于水力失衡. Sevanto等人^[66]指出虽然遮荫处理下可食松(*P. edulis*)死亡个体非结构性碳水化合物含量显著降低,但自然光照下受干旱胁迫的个体死亡是由水力失衡引发的.因此,碳饥饿对于干旱导致的树木死亡的贡献程度还有待研究.对碳饥饿的界定需要更加严谨科学的标准,未来仍需要开展长期实验以及野外观测来探究干旱胁迫对生长、光合和呼吸的制约关系以及植物内部非结构性碳水化合物的动态变化.

3 树木死亡监测手段

全球树木死亡率的变化趋势是全球森林健康的有力指标^[59],监控这些趋势会得到森林变化和碳循环相关的有价值的信息.长期的森林清查和遥感技术是监测树木死亡的两种主要手段,能够提供树木死亡信息,从而补充数据库和完善森林死亡模型.森林清查通常涵盖了广泛的树种和地理区域,且能够系统识别森林树木的死亡特征,监测树木出生、生长和死亡的动态变化.美国史密森尼热带森林科学研究中心(Smithsonian Tropical Research Institute)于1980年在巴拿马建立的50公顷森林监测系统最具代表性,样地内所有DBH ≥ 1 cm的木本植物每5年进行一次复查.除基本的

监测信息外,不少学者利用固定样地平台进行了一系列的研究.例如, Nepstad等人^[79]和da Costa等人^[80]在巴西亚马逊国家森林监测样地开展了控制降雨试验,表明在干旱胁迫下树木的死亡率显著提高,尤其是大树的死亡明显升高^[79,80].中国森林类型多样且分布于多种气候带,在不同地带性森林建立监测样地为人们了解不同气候条件下森林死亡动态等相关研究提供了充足的数据.目前,国内已建立了多个大型森林动态样地,探讨了森林树木的死亡动态^[81,82].以浙江天童森林生态系统国家野外科学观测站(29°48'N, 121°47'E)为例,基于2010和2015年两次站点内20公顷样地的森林清查数据,分析了5年间样地内的树木死亡动态(图3).该森林生态系统是典型的亚热带常绿阔叶林.2010年共记录到DBH ≥ 1 cm的活茎191087条,隶属于53个科、99个属、156个种.样地内优势树种包括木荷(*Schima superba*)、栲树(*Castanopsis Fargesii*)、南酸枣(*Choerospondias axillaris*)和红楠(*Machilus thunbergii*)等.总体而言,2010~2015年间样地死亡个体共计10482株,占2015年个体数的12.72%(图4(a)).不同物种之间的死亡率存在较大差异.例如,样地内种群数量最多的红楠,死亡株数也最多,为483株,占总死亡个体的20.55%;栲树的个体数虽然较少,但是死亡率最高(图4(b)).

图3 CLM4.5模拟的2005年死亡树木生物量的分布图

Figure 3 Modelled spatial distribution of dead biomass in 2005 by CLM4.5

图 4 2010~2015年浙江天童国家森林公园内20公顷样地树木死亡动态。(a) 样地内死亡树木的分布图; (b) 主要物种的物种丰度以及死亡率

Figure 4 Mortality dynamics of the 20-hm forest dynamics plot in the Tiantong Forest Park during 2010 and 2015. (a) The spatial distribution of dead trees with 10482 observations; (b) species abundances and mortality rates of main species

森林监测样地能够精确地估计树木死亡率, 但样地所能覆盖的范围有限, 无法涵盖区域尺度的死亡过程。且由于森林清查较长的时间周期(通常为5年以上)忽略了短期干扰现象对生长-死亡关系的影响^[83]。遥感技术能够在多时空尺度上监测森林死亡及其他干扰, 并在早期得到预警信号^[24,84]。最初在20世纪90年代, 基于航空资料获取的失叶量以及冠层颜色变化可用于描述森林的死亡状况。随着卫星遥感技术的发展, 时间序列的遥感数据被广泛应用于森林死亡的动态监测。植被生产力变化是在区域和全球尺度评价树木死亡的主要指标^[33,85]。在干旱半干旱地区, 植被指数与生产力变化趋势一致, 因此遥感植被指数可以代表生产力指示森林死亡^[7,14,86-90]。以代理变量偏离长期数据为标准进行分类, 可识别大规模的森林死亡事件。例如, Bre-shears等人^[14]利用归一化植被指数(normalized differ-

ence vegetation index, NDVI)时间序列的持续性降低来反映北美西南部林地的区域性树木死亡状况, 并结合航空和实地调查证实NDVI的变化是由于树木死亡引起的。另一方面, 森林死亡可由某一个时间片段内指示变量低于设定的死亡阈值进行判定。然而, 判定不同树种、不同地区、不同季节的森林死亡阈值是当前的难点问题。雨水利用效率(rain use efficiency, RUE)是植被生产力与降水量的比值, 显示了生态系统尺度植被水分利用的能力。Huxman等人^[91]发现, RUE的变化趋势与降雨具有较强的相关性, RUE随降雨量的降低明显提高, 最终达到RUE的最大值(RUE_{max})。随后, Yan等人^[92]发现, 当RUE达到 RUE_{max} 后, 伴随着降水的持续减少, RUE呈下降趋势。Du等人^[93]利用MODIS, BESS和MPI-BGC三套GPP数据和降雨的长期观测数据, 建立了2001~2011年全球RUE数据库, 对RUE时空演变及其与降水的关系进行研究, 将极端干旱年份的 RUE_{max} 作为生态系统功能发生严重损伤的阈值, 定量研究了极端干旱条件下生态系统功能丧失的情况。我们认为, 该方法在判断树木死亡阈值方面有很好的应用前景。假设在中度和极端干旱时期, RUE随着降水的减少增加至 RUE_{max} 后, 不断增强的干旱胁迫引发的水分亏缺会超过当前植被的承受能力, 导致RUE有明显的下降的趋势, 预示着树木死亡风险增大。因此, RUE的异常点可作为判定树木死亡的阈值, 并可从其他年份RUE的偏差中获取到的信息来识别树木死亡的严重程度。以欧洲北部一个空间分辨率为 $0.5^{\circ} \times 0.5^{\circ}$ 的格点($58^{\circ}N$, $15^{\circ}E$)为例, 利用1983~2013年全球NDVI和降水的数据, 我们对该假设进行了初步探索(图5)。结果表明, 在未受到明显干扰的正常年份, RUE随降水的降低具有明显的增加趋势, 1997和2003年的RUE明显低于线性拟合95%的置信区间。该结果支持了欧洲北部在1997和2003年经历了由于干旱以及极端高温热浪^[5,94]导致的大规模森林死亡事件^[5]。因此, RUE在大尺度上确定森林死亡的阈值有很大的应用价值。

植被生产力变化是在区域和全球尺度评价树木死亡的主要指标, 还可以通过监测叶片水和NSC含量估计干旱死亡风险^[95-97]。Kumagai和Porporato^[96]指出, 叶是在大范围内最容易用于探测干旱死亡风险的指示器官。Rao等人^[98]发现, 利用被动微波遥感探测得到的植被相对含水量(relative water content, RWC)可作为树木死亡的指示因子。对于火灾或干旱驱动的树木死亡还可以使用归一化火烧指数(normalized burn ratio,

图5 利用欧洲北部一个格点(58°N, 15°E)的年降水量与雨水利用效率(RUE)的关系预测树木死亡的风险。蓝线表示年降水量与RUE的回归关系。蓝色区域表示回归的95%置信区间。低于95%置信区间的红点表示RUE异常值, 该值代表死亡阈值

Figure 5 An example of predicting mortality risks in Europe (58°N, 15°E) for 1983–2013 using NDVI and precipitation datasets. The blue line shows the relationship between annual precipitation and rain use efficiency. The blue area shows the 95% confidence intervals of the regression. The red points that fall below the lower 95% confidence intervals were regard as mortality thresholds based on the anomaly of RUE

NBR)^[99,100]和火烧面积指数(burned area index, BAI)^[100]监测树木死亡程度。例如, Clifford等人^[99]通过计算树木死亡前后NBR的差异检测了北美西部大规模松树死亡的严重程度。对于虫害导致的树木死亡, 利用卫星图像的时间序列不仅可以绘制昆虫侵袭地图, 还能够描述树木死亡率变化的幅度和方向^[101]。树木在被树皮甲虫成功攻击后, 其叶在死亡过程中的光谱反射率会发生变化, 该转变可指示虫害导致的森林死亡程度^[102,103]。例如, Coops等人^[104]证明Quickbird数据能够有效识别具有红色攻击损伤的树冠, 经过多时间分析, 其分类准确率达89%~93%^[105]。

当前广泛应用的遥感数据空间分辨率有限, 其对小尺度上个体死亡引起的森林冠层变化几乎不敏感^[106]。为准确判定树木死亡, 需结合其他工具以及实地调研综合分析。例如, 使用无人机^[107]确定森林生产力的变化是由于死亡或是树木活力下降等其他原因造成的。在未来的研究中, 我们需要不断改善遥感产品, 增加对长期观测站点(尤其是森林砍伐的热点地区)的森林死亡进行监测和评估。加强探讨气候和其他环境生物参数对树木死亡的影响, 检验各种因子对预测树

木死亡的贡献, 进而能够利用遥感数据驱动模型, 预测未来森林消失的面积和严重程度。

4 树木死亡的模型模拟

当前全球动态植被模型(dynamic global vegetation models, DGVMs)主要依据植被生物量^[108]或树冠盖度等的变化^[108~115]来表征树木死亡。具体判定指标包括年净初级生产力小于等于零^[109~112], 单位叶面积生物量增量低于模型预先设定阈值^[109~112,116,117]等。这些模型对森林死亡的模拟采用的经验公式非常简单, 并未考虑森林死亡对气候变化的响应。近年来, 干旱、热浪和飓风等极端天气和气候的变化推动树木死亡率上升。为预测在未来气候条件下森林死亡的发展趋势, 大量模型开始考虑生物地理和气候条件对植被存活的影响(尤其是考虑极端气候对树木死亡的作用), 并以此建立经验关系预测树木死亡。比如, 将平均温度超过阈值温度的持续时间或偏离阈值温度的幅度等作为判定树木死亡的标准^[108~110,112,113,115,118]。现有研究分别建立了森林死亡对降水^[119,120]、温度^[7]、蒸汽压差^[120]以及水分亏缺值^[62,121]等气候指标的响应关系来预测森林死亡。然而, 不同物种对气候变化的响应有较大差异。虽然植物的功能特性能够解释物种间的差异性响应, 但区域和全球的研究难以使用物种特定的参数展开^[47]。

随着对树木死亡机制理解的深入, 科学家尝试用数学公式描述与死亡率风险相关的生态生理过程。水力衰竭和碳饥饿被普遍认为是干旱驱动的树木死亡的主要机制^[55,66,72], 科学家们通过寻找表征植物水分和非结构性碳库在受到胁迫后不可恢复的阈值来模拟死亡过程。碳饥饿通常是从碳平衡角度表征碳饥饿(代谢大于生产力和总碳储量), 而水力失衡则是设定水势阈值^[122]。例如, CLM-ED(community earth system model with ecosystem demography)模型则分别设置了非结构性碳储量和土壤水势阈值进行模拟(表S1)。虽然多数模型都能捕捉到干旱时期植物可用水量的减少, 但森林死亡率的模型预测仍然存在很大的不确定性, 不同模型的预测结果存在显著差异^[72,73](表S1)。有研究指出, 土壤水分的减少并不一定能准确反映植物对于干旱胁迫的响应。因为同一土壤水分条件下, 不同功能型植被对木质部空穴化、气孔关闭和光合作用的减弱等过程的响应是不同的^[105]; 且同一物种在不同水分条件下的响应也存在差异^[55,105]。另一方面, 有研究认为, 树木死亡率取决于树木遭受严重水力破坏和碳饥饿的持续时间

而非绝对阈值^[15,51]。迄今为止,我们对树木死亡机制的理解仍然非常有限^[123],无法很好地描述出干旱胁迫下植物体内的碳水动态^[72],这可能是导致模型模拟存在显著不确定的原因之一。Tai等人^[124]建立水力安全损失函数描述了植物生理对水分胁迫的响应,相比于仅用土壤含水量的算法,明显地提高了对树木死亡率的机理性理解。同时,该方法有较好的扩展性,可推广到多个物种,未来可能具有很强的应用性。因此,完善基于过程的模型模拟可能是未来模型的研究重点。

现有的陆地生态系统模型中,树木或森林的死亡过程只通过经验公式进行模拟,而非独立的模块。如表S1所示,这些模型判定死亡的指标和设置的阈值存在差异,对经验公式的选择具有较大的随机性。本文以CLM4.5 (community earth system model version 4.5)模型为例,分析了2005年森林树木死亡的全球分布格局(图4)。模型使用CRU-NCEP的驱动数据(<https://svn-ccsm-inputdata.cgd.ucar.edu/>),采用了 $1^{\circ}\times 1^{\circ}$ 的空间分辨率。研究记录得到的森林死亡率通常介于0.7%~3.0%之间。该模型植物死亡率的参数化非常简单,即假设所有植被类型的年死亡率为2%。其中包含了由于风、虫害、疾病、极端温度或干旱以及与衰老等过程导致的植物死亡。模拟的结果表明南美洲北部、非洲中西部以及东南亚经历着严重的树木死亡(图4)。然而,模拟结果并没有呈现出北美以及欧洲受干旱和高温胁迫导致的大面积森林死亡事件。基于这种简单的线性估算,CLM4.5模型对全球死亡树木生物量的估算严重依赖于植被本身生物量的分布。从其死亡算法看,并未考虑近年来由于干旱胁迫导致的大规模树木死亡事件。未来的死亡模型研究应该完善生态生理模型和决定树木和森林死亡对气候响应的生态生理机制,从而改进地球系统模式对气候变化与全球碳循环反馈关系的预测能力。

5 结论

树木死亡是森林群落动态中一个复杂而重要的过程^[22]。全球变暖以及极端气候事件频发造成大规模的树木死亡,在不同尺度上对森林生态系统造成严重的生态后果。树木死亡的定义和判定方法在很大程度上影响了相关研究的实验设计、死亡监测,最终增加了动态植被建模的不确定性^[125]。本文从不同时空尺度,针对观测、实验和模型不同的研究手段总结了可应用的判定和预测树木死亡的方法。在2000~2010年期间,

树木死亡研究更多地通过小尺度的实地调查报道树木的死亡状况。随着技术的发展以及理论知识的积累,近十年来,树木死亡研究在尺度和技术方法上均发生了明显转变。例如,研究手段由实地调查转向遥感技术的应用,研究尺度从样地尺度更多地转为更多区域与全球水平(图6)。由于技术方法与空间尺度的迅速转变,森林死亡及其对气候变化的响应研究逐渐成为全球变化生态学中一个重要的研究热点与前沿科学问题。未来的研究趋向主要包括:(1) 进一步加深对树木死亡机制的理解,包括对水力失衡、碳饥饿等科学假说的验证与完善,尤其是碳饥饿对树木死亡的量化贡献。通过温室或长期野外实验进一步确定水分亏缺对植物生

图6 2000~2019年树木死亡的研究趋势。树木死亡研究随研究手段(a)和尺度(b)的变化情况
Figure 6 Global research trends in tree mortality from 2000 to 2019. The number of articles across methods (a) and scales (b)

理的影响^[125]。(2) 加强对致命栓塞^[61]以及可利用非结构性碳水化合物的阈值研究, 从而构建和完善基于过程的树木死亡机理模型, 为准确地预测未来森林死亡变化趋势提供理论依据; (3) 构建全球监测网络, 对全

球树木死亡的热点区域开展长期观测; (4) 将植物生理生态中的达西定律(Darcy's law)运用于树木死亡风险的预测^[19]; (5) 基于生理过程挖掘死亡信息, 并从细胞尺度上探讨树木死亡的机理^[126]。

致谢 感谢华东师范大学生态与环境科学学院的沈国春博士、周健与朱辰同学分别在森林监测(提供浙江天童森林生态系统国家野外科学观测站2010~2015年森林大样地清查数据)、模型模拟和遥感应用方面(提供1983~2013年全球NDVI数据和降水数据)给予的帮助。

参考文献

- Franklin J F, Shugart H H, Harmon M E. Tree death as an ecological process. *BioScience*, 1987, 37: 550–556
- Pigot A L, Leather S R. Invertebrate predators drive distance-dependent patterns of seedling mortality in a temperate tree *Acer pseudoplatanus*. *Oikos*, 2008, 117: 521–530
- Peet R K, Christensen N L. Competition and tree death. *BioScience*, 1987, 37: 586–595
- Voltas J, Camarero J J, Carulla D, et al. A retrospective, dual-isotope approach reveals individual predispositions to winter-drought induced tree dieback in the southernmost distribution limit of Scots pine. *Plant Cell Environ*, 2013, 36: 1435–1448
- 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. *For Ecol Manag*, 2010, 259: 660–684
- Phillips O L, Aragão L E O C, Lewis S L, et al. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, 2009, 323: 1344–1347
- Williams A P, Allen C D, Macalady A K, et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nat Clim Change*, 2013, 3: 292–297
- Allen C D, Breshears D D, McDowell N G. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the anthropocene. *Ecosphere*, 2015, 6: art129
- USDA Forest Service Pacific Southwest Region. Aerial Detection Surveys Report: Summary for May 15–19 Report No. fseprd506698 (USDA Forest Service, 2016)
- Brando P M, Balch J K, Nepstad D C, et al. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought-fire interactions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 6347–6352
- Negrón J F, McMillin J D, Anhold J A, et al. Bark beetle-caused mortality in a drought-affected ponderosa pine landscape in Arizona, USA. *Forest Ecol Manag*, 2009, 257: 1353–1362
- Gaylord M L, Kolb T E, Pockman W T, et al. Drought predisposes piñon-juniper woodlands to insect attacks and mortality. *New Phytol*, 2013, 198: 567–578
- Parry M, Parry M L, Canziani O, et al. Climate Change 2007-Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge: Cambridge University Press, 2007
- Breshears D D, Cobb N S, Rich P M, et al. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 15144–15148
- 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. *Front Ecol Environ*, 2009, 7: 185–189
- van Mantgem P J, Stephenson N L. Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecol Lett*, 2007, 10: 909–916
- National Research Council. Understanding Multiple Environmental Stresses. Washington, DC: National Academies Press, 2007
- Fang J Y, Zhu J L, Shi Y. The responses of ecosystems to global warming (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2018, 63: 136–140 [方精云, 朱江玲, 石岳. 生态系统对全球变暖的响应. 科学通报, 2018, 63: 136–140]
- McDowell N G, Allen C D. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nat Clim Change*, 2015, 5: 669–672
- Lewis S L, Brando P M, Phillips O L, et al. The 2010 Amazon drought. *Science*, 2011, 331: 554
- Hartmann H, Schuldt B, Sanders T G M, et al. Monitoring global tree mortality patterns and trends. Report from the VW symposium “Crossing scales and disciplines to identify global trends of tree mortality as indicators of forest health”. *New Phytol*, 2018, 217: 984–987
- van Mantgem P J, Stephenson N L, Byrne J C, et al. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science*, 2009, 323: 521–524

- 23 Larson D W. The paradox of great longevity in a short-lived tree species. *Exp Gerontol*, 2001, 36: 651–673
- 24 Trumbore S, Brando P, Hartmann H. Forest health and global change. *Science*, 2015, 349: 814–818
- 25 Hartmann H, Ziegler W, Kolle O, et al. Thirst beats hunger-declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. *New Phytol*, 2013, 200: 340–349
- 26 Anderegg W R L, Martinez-Vilalta J, Cailleret M, et al. When a tree dies in the forest: Scaling climate-driven tree mortality to ecosystem water and carbon fluxes. *Ecosystems*, 2016, 19: 1133–1147
- 27 Don O. Identifying dead and dying conifers on private land in California, 2015. http://www.fire.ca.gov/downloads/tree_notes/treenote30.pdf
- 28 Zuleta D, Duque A, Cardenas D, et al. Drought-induced mortality patterns and rapid biomass recovery in a terra firme forest in the Colombian Amazon. *Ecology*, 2017, 98: 2538–2546
- 29 Rowland L, da Costa A C L, Galbraith D R, et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*, 2015, 528: 119–122
- 30 Chazdon R L, Redondo B A, Vilchez Alvarado B. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests. *Ecology*, 2005, 86: 1808–1815
- 31 Vanoni M, Bugmann H, Nötzli M, et al. Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. *For Ecol Manag*, 2016, 382: 51–63
- 32 Guada G, Camarero J J, Sánchez-Salguero R, et al. Limited growth recovery after drought-induced forest dieback in very defoliated trees of two pine species. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 12
- 33 Neumann M, Mues V, Moreno A, et al. Climate variability drives recent tree mortality in Europe. *Glob Change Biol*, 2017, 23: 4788–4797
- 34 Barlow J, Peres C A, Lagan B O, et al. Large tree mortality and the decline of forest biomass following Amazonian wildfires. *Ecol Lett*, 2003, 6: 6–8
- 35 Li S, Feifel M, Karimi Z, et al. Leaf gas exchange performance and the lethal water potential of five European species during drought. *Tree Physiol*, 2015, 36: 179–192
- 36 Rogers B M, Soja A J, Goulden M L, et al. Influence of tree species on continental differences in boreal fires and climate feedbacks. *Nat Geosci*, 2015, 8: 2284–2303
- 37 Cailleret M, Bigler C, Bugmann H, et al. Towards a common methodology for developing logistic tree mortality models based on ring-width data. *Ecol Appl*, 2016, 26: 1827–1841
- 38 Bigler C, Bugmann H. Predicting the time of tree death using dendrochronological data. *Ecol Appl*, 2004, 14: 902–914
- 39 Wyckoff P H, Clark J S. Predicting tree mortality from diameter growth: A comparison of maximum likelihood and bayesian approaches. *Can J For Res*, 2000, 30: 156–167
- 40 McDowell N G, Williams A, Xu C, et al. Multi-scale predictions of massive conifer mortality due to chronic temperature rise. *Nat Clim Change*, 2016, 6: 295–301
- 41 Brodribb T J, Skelton R P, McAdam S A M, et al. Visual quantification of embolism reveals leaf vulnerability to hydraulic failure. *New Phytol*, 2016, 209: 1403–1409
- 42 Torres-Ruiz J M, Jansen S, Choat B, et al. Direct x-ray microtomography observation confirms the induction of embolism upon xylem cutting under tension. *Plant Physiol*, 2015, 167: 40–43
- 43 Wheeler J K, Huggett B A, Tofte A N, et al. Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. *Plant Cell Environ*, 2013, 36: 1938–1949
- 44 Brodribb T J, Bowman D J, Nichols S, et al. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytol*, 2010, 188: 533–542
- 45 Brodribb T J, Cochard H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiol*, 2009, 149: 575–584
- 46 Meinzer F C, Johnson D M, Lachenbruch B, et al. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Funct Ecol*, 2009, 23: 922–930
- 47 Anderegg W R L, Klein T, Bartlett M, et al. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 5024–5029
- 48 McDowell N G, Fisher R A, Xu C, et al. Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel-experiment framework. *New Phytol*, 2013, 200: 304–321
- 49 Dakos V, Carpenter S R, Brock W A, et al. Methods for detecting early warnings of critical transitions in time series illustrated using simulated ecological data. *PLoS One*, 2012, 7: e41010
- 50 Camarero J J, Gazol A, Sangüesa-Barreda G, et al. To die or not to die: Early warnings of tree dieback in response to a severe drought. *J Ecol*, 2015, 103: 44–57
- 51 Bond-Lamberty B, Rocha A V, Calvin K, et al. Disturbance legacies and climate jointly drive tree growth and mortality in an intensively studied

- boreal forest. *Glob Change Biol*, 2014, 20: 216–227
- 52 Berdanier A B, Clark J S. Multiyear drought-induced morbidity preceding tree death in southeastern U.S. forests. *Ecol Appl*, 2016, 26: 17–23
- 53 Mamet S D, Chun K P, Metsaranta J M, et al. Tree rings provide early warning signals of jack pine mortality across a moisture gradient in the southern boreal forest. *Environ Res Lett*, 2015, 10: 084021
- 54 Pellizzari E, Camarero J J, Gazol A, et al. Wood anatomy and carbon-isotope discrimination support long-term hydraulic deterioration as a major cause of drought-induced dieback. *Glob Change Biol*, 2016, 22: 2125–2137
- 55 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? *New Phytol*, 2008, 178: 719–739
- 56 Parker J, Patton R L. Effects of drought and defoliation on some metabolites in roots of black oak seedlings. *Can J For Res*, 1975, 5: 457–463
- 57 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. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 7063–7066
- 58 Hartmann H, Ziegler W, Trumbore S. Lethal drought leads to reduction in nonstructural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. *Funct Ecol*, 2013, 27: 413–427
- 59 Choat B, Brodribb T J, Brodersen C R, et al. Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 2018, 558: 531–539
- 60 Kursar T A, Engelbrecht B M J, Burke A, et al. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Funct Ecol*, 2009, 23: 93–102
- 61 Urli M, Porté A J, Cochard H, et al. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiol*, 2013, 33: 672–683
- 62 Anderegg W R L, Flint A, Huang C Y, et al. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nat Geosci*, 2015, 8: 367–371
- 63 Rice K J, Matzner S L, Byer W, et al. Patterns of tree dieback in queensland, australia: The importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia*, 2004, 139: 190–198
- 64 Pratt R B, Jacobsen A L, Mohla R, et al. Linkage between water stress tolerance and life history type in seedlings of nine chaparral species (rhmnaceae). *J Ecol*, 2008, 96: 1252–1265
- 65 Venturas M D, MacKinnon E D, Dario H L, et al. Chaparral shrub hydraulic traits, size, and life history types relate to species mortality during California’s historic drought of 2014. *PLoS One*, 2014, 11: e0159145
- 66 Sevanto S, McDowell N G, Dickman L T, et al. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant Cell Environ*, 2014, 37: 153–161
- 67 Adams H D, Zeppel M J B, Anderegg W R L, et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nat Ecol Evol*, 2017, 1: 1285–1291
- 68 Choat B. Predicting thresholds of drought-induced mortality in woody plant species. *Tree Physiol*, 2013, 33: 669–671
- 69 Choat B, Jansen S, Brodribb T J, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 2012, 491: 752–755
- 70 Hartmann H, Trumbore S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees-from what we can measure to what we want to know. *New Phytol*, 2016, 211: 386–403
- 71 Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: Feast or famine? *Tree Physiol*, 2012, 32: 764–775
- 72 McDowell N G, Beerling D J, Breshears D D, et al. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol Evol*, 2011, 26: 523–532
- 73 Mitchell P J, O’Grady A P, Tissue D T, et al. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytol*, 2013, 197: 862–872
- 74 Adams H D, Germino M J, Breshears D D, et al. Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal role for carbon metabolism in mortality mechanism. *New Phytol*, 2013, 197: 1142–1151
- 75 Anderegg W R L, Berry J A, Smith D D, et al. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 233–237
- 76 Duan H, Duursma R A, Huang G, et al. Elevated [CO₂] does not ameliorate the negative effects of elevated temperature on drought-induced mortality in *Eucalyptus radiata* seedlings. *Plant Cell Environ*, 2014, 37: 1598–1613
- 77 Quirk J, McDowell N G, Leake J R, et al. Increased susceptibility to drought-induced mortality in *Sequoia sempervirens* (Cupressaceae) trees under Cenozoic atmospheric carbon dioxide starvation. *Am J Bot*, 2013, 100: 582–591
- 78 Duan H, Amthor J S, Duursma R A, et al. Carbon dynamics of eucalypt seedlings exposed to progressive drought in elevated [CO₂] and elevated temperature. *Tree Physiol*, 2013, 33: 779–792
- 79 Nepstad D C, Tohver I M, Ray D, et al. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, 2007, 88: 2259–2269
- 80 da Costa A C L, Galbraith D, Almeida S, et al. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern

- Amazonian rainforest. *New Phytol*, 2010, 187: 579–591
- 81 Wang L W, Li B H, Ye J, et al. Dynamics of short-term tree mortality in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in the Changbai Mountains (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2011, 19: 260–270 [王利伟, 李步杭, 叶吉, 等. 长白山阔叶红松林树木短期死亡动态. 生物多样性, 2011, 19: 260–270]
 - 82 Zhang C, Huang Z L, Shi J H, et al. Dynamics and causes of woody plant death in the monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan nature reserve (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2006, 26: 2458–2462 [张池, 黄忠良, 史军辉, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林木本植物个体死亡动态. 生态学报, 2006, 26: 2458–2462]
 - 83 Biondi F. Comparing tree-ring chronologies and repeated timber inventories as forest monitoring tools. *Ecol Appl*, 1999, 9: 216–227
 - 84 McDowell N G, Coops N C, Beck P S A, et al. Global satellite monitoring of climate-induced vegetation disturbances. *Trends Plant Sci*, 2015, 20: 114–123
 - 85 Dakos V, Scheffer M, van Nes E H, et al. Slowing down as an early warning signal for abrupt climate change. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 14308–14312
 - 86 Meddens A J H, Hicke J A, Vierling L A, et al. Evaluating methods to detect bark beetle-caused tree mortality using single-date and multi-date landsat imagery. *Remote Sens Environ*, 2013, 132: 49–58
 - 87 Verbesselt J, Robinson A, Stone C, et al. Forecasting tree mortality using change metrics derived from MODIS satellite data. *For Ecol Manag*, 2009, 258: 1166–1173
 - 88 Byer S, Jin Y. Detecting drought-induced tree mortality in Sierra Nevada forests with time series of satellite data. *Remote Sens*, 2017, 9: 929–951
 - 89 Tane Z, Roberts D, Koltunov A, et al. A framework for detecting conifer mortality across an ecoregion using high spatial resolution spaceborne imaging spectroscopy. *Remote Sens Environ*, 2018, 209: 195–210
 - 90 Rogers B M, Solvik K, Hogg E H, et al. Detecting early warning signals of tree mortality in boreal North America using multiscale satellite data. *Glob Change Biol*, 2018, 24: 2284–2304
 - 91 Huxman T E, Smith M D, Fay P A, et al. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature*, 2004, 429: 651–654
 - 92 Yan L, Luo Y, Sherry R A, et al. Rain use efficiency as affected by climate warming and biofuel harvest: Results from a 12-year field experiment. *GCB Bioenergy*, 2014, 6: 556–565
 - 93 Du L, Mikle N, Zou Z, et al. Global patterns of extreme drought-induced loss in land primary production: Identifying ecological extremes from rain-use efficiency. *Sci Total Environ*, 2018, 628–629: 611–620
 - 94 Ciais P, Reichstein M, Viovy N, et al. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 2005, 437: 529–533
 - 95 Asner G P, Brodrick P G, Anderson C B, et al. Progressive forest canopy water loss during the 2012–2015 California drought. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: E249–E255
 - 96 Kumagai T O, Porporato A. Strategies of a bornean tropical rainforest water use as a function of rainfall regime: Isohydic or anisohydic? *Plant Cell Environ*, 2012, 35: 61–71
 - 97 Meir P, Mencuccini M, Dewar R C. Drought-related tree mortality: Addressing the gaps in understanding and prediction. *New Phytol*, 2015, 207: 28–33
 - 98 Rao K, Anderegg W R L, Sala A, et al. Satellite-based vegetation optical depth as an indicator of drought-driven tree mortality. *Remote Sens Environ*, 2019, 227: 125–136
 - 99 Clifford M J, Royer P D, Cobb N S, et al. Precipitation thresholds and drought-induced tree die-off: Insights from patterns of *Pinus edulis* mortality along an environmental stress gradient. *New Phytol*, 2013, 200: 413–421
 - 100 Quintano C, Fernández-Manso A, Stein A, et al. Estimation of area burned by forest fires in Mediterranean countries: A remote sensing data mining perspective. *For Ecol Manag*, 2011, 262: 1597–1607
 - 101 Goodwin N R, Coops N C, Wulder M A, et al. Estimation of insect infestation dynamics using a temporal sequence of landsat data. *Remote Sens Environ*, 2008, 112: 3680–3689
 - 102 Ahern F J. The effects of bark beetle stress on the foliar spectral reflectance of lodgepole pine. *Int J Remote Sens*, 1988, 9: 1451–1468
 - 103 Meddens A J H, Hicke J A, Vierling L A. Evaluating the potential of multispectral imagery to map multiple stages of tree mortality. *Remote Sens Environ*, 2011, 115: 1632–1642
 - 104 Coops N C, Johnson M, Wulder M A, et al. Assessment of quickbird high spatial resolution imagery to detect red attack damage due to mountain pine beetle infestation. *Remote Sens Environ*, 2006, 103: 67–80
 - 105 Hogg E H T, Brandt J P, Michaelian M. Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen forests. *Can J For Res*, 2008, 38: 1373–1384
 - 106 Marvin D C, Asner G P. Branchfall dominates annual carbon flux across lowland Amazonian forests. *Environ Res Lett*, 2016, 11: 094027
 - 107 Dash J P, Watt M S, Pearse G D, et al. Assessing very high resolution UAV imagery for monitoring forest health during a simulated disease

- outbreak. *ISPRS J Photogr*, 2017, 131: 1–14
- 108 Cox P M. Description of the “TRIFFID” Dynamic Global Vegetation Model, Hadley Centre Technical Note No. 24, 2001
- 109 Sitch S, Smith B, Prentice I C, et al. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Glob Change Biol*, 2003, 9: 161–185
- 110 Levis S, Bonan B, Vertenstein M, et al. The Community Land Model’s Dynamic Global Vegetation Model (CLM-DGVM): Technical Description and User’s Guide, 2004
- 111 Krinner G, Viovy N, de Noblet-Ducoudré N, et al. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. *Global Biogeochem Cycle*, 2005, 19: GB1015
- 112 Sato H, Itoh A, Kohyama T. SEIB-DGVM: A new Dynamic Global Vegetation Model using a spatially explicit individual-based approach. *Ecol Model*, 2007, 200: 279–307
- 113 Medvigy D, Wofsy S, Munger J, et al. Mechanistic scaling of ecosystem function and dynamics in space and time: Ecosystem demography model version 2. *J Geophys Res-Biogeosci*, 2009, 114: G01002
- 114 Fisher R, McDowell N, Purves D, et al. Assessing uncertainties in a second-generation dynamic vegetation model caused by ecological scale limitations. *New Phytol*, 2010, 187: 666–681
- 115 Moorcroft P R, Hurtt G C, Pacala S W. A method for scaling vegetation dynamics: The ecosystem demography model (ED). *Ecol Monogr*, 2001, 71: 557–586
- 116 Randerson J T, Hoffman F M, Thornton P E, et al. Systematic assessment of terrestrial biogeochemistry in coupled climate-carbon models. *Glob Change Biol*, 2009, 15: 2462–2484
- 117 Woodward F I, Lomas M R. Vegetation dynamics-simulating responses to climatic change. *Biol Rev*, 2004, 79: 643–670
- 118 Arora V K, Boer G J. Simulating competition and coexistence between plant functional types in a dynamic vegetation model. *Earth Interact*, 2006, 10: 1–30
- 119 Greenwood S, Ruiz-Benito P, Martínez-Vilalta J, et al. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecol Lett*, 2017, 20: 539–553
- 120 Schwalm C R, Anderegg W R L, Michalak A M, et al. Global patterns of drought recovery. *Nature*, 2017, 548: 202–205
- 121 Young D J N, Stevens J T, Earles J M, et al. Long-term climate and competition explain forest mortality patterns under extreme drought. *Ecol Lett*, 2017, 20: 78–86
- 122 Anderegg W R, Kane J M, Anderegg L D. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nat Clim Change*, 2013, 3: 30
- 123 Sala A, Piper F, Hoch G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytol*, 2010, 186: 274–281
- 124 Tai X, Mackay D S, Anderegg W R L, et al. Plant hydraulics improves and topography mediates prediction of aspen mortality in southwestern USA. *New Phytol*, 2017, 213: 113–127
- 125 Anderegg W R L, Berry J A, Field C B. Linking definitions, mechanisms, and modeling of drought-induced tree death. *Trends Plant Sci*, 2012, 17: 693–700
- 126 Hartmann H, Moura C F, Anderegg W R L, et al. Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. *New Phytol*, 2018, 218: 15–28

补充材料

表S1 5种包含树木死亡算法的模型描述

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “森林树木死亡的判定方法及其应用综述”

A methodological review on identification of tree mortality and their applications

Ruiling Lu^{1,2}, Ying Du^{1,2}, Liming Yan^{1,2} & Jianyang Xia^{1,2*}

¹ Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Shanghai Key Lab for Urban Ecological Processes and Eco-Restoration, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China;

² Research Center for Global Change and Ecological Forecasting, East China Normal University, Shanghai 200241, China

* Corresponding author, E-mail: jyxia@des.ecnu.edu.cn

About 30% of global land areas are covered by forests, which account for nearly 45% of terrestrial ecosystem carbon stock. Thus, the dynamics of forest growth and mortality are critical for regulating the global cycling of matter and energy. In the past years, climate change and its associated disturbance events have profoundly accelerated forest mortality and degradation, leading to negative impacts on ecosystem functions in global forests. Currently, the key approaches to study forest or tree mortality include manipulative experiments, *in-situ* observations, and ecological modeling. These approaches have been applied from individual, ecosystem, regional to global scales. However, almost all of these approaches have to identify forest or tree mortality based on certain criteria. Unfortunately, due to the complexity of the mortality process, a unified definition or identical criterion for forest and tree mortality is still lack. Thus, it is necessary to summarize which methods have been used to define and identify forest and tree mortality in ecological studies.

In this synthesis, we provide a methodological review of different approaches which have been widely used in field investigation, field long-term monitoring, remote-sensing studies, and ecological modeling. For field investigation, tree mortality can be directly identified via tree vigor and defoliation conditions. Two inter-related hypotheses, including hydraulic failure and carbon starvation, are proposed to be the major mechanisms associated with drought-induced mortality. Despite the strong debate over the contribution of carbon starvation during drought-induced tree mortality, the bulk of manipulative experiments and field observations has highlighted the importance of understanding the carbon dynamics and interaction of hydraulic failure and carbon starvation during drought mortality. Forest inventory plots and remote sensing are the two powerful tools to monitor forest and tree mortality on the regional scale. Many countries have established forest inventory plots that allow detailed measurements of demographic process, including mortality. Satellite data are available to map forest mortality by detecting changes in forest vegetation productivity at broad spatiotemporal scales. In global carbon-cycle models, the tree mortality has been represented by diverse algorithms. In general, the mortality algorithms in current models are relatively simple. For example, tree mortality in CLM4.5 is parameterized as a constant proportion of total biomass.

In summary, this review synthesizes the available methods for identifying forest and tree mortality based on the published literatures. These methods have been developed for different purposes and their applications are scale dependent. There is an urgent need of explicitly simulating tree mortality in Earth system models. Thus, this study calls for a better understanding on the underlying mechanisms of tree mortality and more research efforts on improving mortality algorithms in global carbon-cycle models.

tree mortality, forest decline, methodology, hydraulic failure, carbon starvation, global change

doi: [10.1360/N972019-00199](https://doi.org/10.1360/N972019-00199)