

DOI: 10.5846/stxb201808221782

李晓婷, 郭伟, 倪向南, 卫晓依高寒草甸植物物候对温度变化的响应. 生态学报, 2019, 39(18): - .

Li X T, Guo W, Ni X N, Wei X Y. Plant phenological responses to temperature variation in an alpine meadow. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): - .

## 高寒草甸植物物候对温度变化的响应

李晓婷<sup>1</sup>, 郭伟<sup>1,2,\*</sup>, 倪向南<sup>1</sup>, 卫晓依<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 西安交通大学地球环境科学系, 西安 710049

<sup>2</sup> 西安交通大学全球环境变化研究院, 西安 710049

**摘要:** 植物物候是植物为适应其生长环境而呈现的规律性变化, 是气候变化的指示器。为了解高寒植物物候对温度变化的响应, 利用 1997—2010 年青海湖海北高寒草原生态监测站群落优势种矮嵩草物候观测资料和同时段的气象资料, 应用偏最小二乘(PLS)回归定量分析了植物物候期变化特征、趋势及其与气温间的相互关系。结果表明: ①1997—2010 年青海湖地区年均温度总体上升, 倾向率为 0.5°C/10a, 其中年均最高温度和最低温度呈现出非对称型变化, 最低温度显著升高且高于年均温升幅, 倾向率为 0.7°C/10a ( $P < 0.05$ ), 而年均最高温度无明显变化。②1997—2010 年间, 矮嵩草平均返青期和枯黄期分别为 4 月 18 日和 10 月 2 日, 矮嵩草返青期推迟, 枯黄期提前, 生长季长度缩短。③影响矮嵩草返青的关键时期为每年的 1 月和 3—4 月, 1 月温度升高影响植物休眠进程进而延迟返青, 而 3—4 月温度升高有利于热量积累使返青提前; 影响矮嵩草枯黄的关键时期为 7 月上中旬和 8 月, 期间温度升高使枯黄期提前。④根据 PLS 分析和相关分析, 最低温度在各关键时期内显著影响植物物候, 而最高温度仅在 8 月对枯黄期影响通过显著性检验, 因此最低温度是影响高寒草甸矮嵩草物候期的关键因子。

**关键词:** 植物物候; 温度; 高寒草甸; 矮嵩草

## Plant phenological responses to temperature variation in an alpine meadow

LI Xiaoting<sup>1</sup>, GUO Wei<sup>1,2,\*</sup>, NI Xiangnan<sup>1</sup>, WEI Xiaoyi<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Department of Earth and Environmental Sciences, Xi'an Jiaotong University, Xi'an 710049

<sup>2</sup> Institute of Global Environmental Change, Xi'an Jiaotong University, Xi'an 710049

**Abstract:** Vegetation phenology, considered as an ideal indicator of climate change, is a key aspect of plant life strategy that determines the ability to capture seasonally variable resources. As an important climatic factor, temperature substantially impacts vegetation phenology in many parts of the world and shows dominant effects in the plateau area particularly. During the past few decades, warming in Tibetan Plateau is believed to have been higher than that for the rest of the globe, particularly in the trend that daily minimum temperature ( $T_{\min}$ ) increased significantly faster than daily maximum temperature ( $T_{\max}$ ). However, the alpine vegetation phenological response to asymmetric increases in  $T_{\min}$  and  $T_{\max}$  is unknown. The underlying mechanism provides the novel insight that asymmetric changes in  $T_{\min}$  and  $T_{\max}$  should be explicitly considered in dynamic global vegetation models to elucidate the effects of climate change on vegetation phenology. Owing to the lack of *in-situ* observations, assessments of vegetation phenological changes in the Tibetan Plateau are mainly dependent on remote sensing data. However, because of relatively coarse spatial and temporal resolutions, as well as many other factors (data sources, retrieval methods), remote sensing information introduces great uncertainty to vegetation phenology determinations. Great controversy has arisen about the satellite-based delayed trend of spring phenology induced by current global warming in the Tibetan Plateau, as there is an absence of adequate field observations. Hence, based on

**基金项目:** 国家自然科学基金(41301007); 中央高校基本科研业务费专项资金(xzy012019008); 黄土与第四纪地质国家重点实验室开放基金(SKLLQG1809); 国家科技支撑计划项目(2012BAH31B03)

**收稿日期:** 2018-08-22; **网络出版日期:** 2019-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: williamguo@xjtu.edu.cn

*in-situ* observations of the dominant species *Kobresia humilis* in the Qinghai Lake region, the largest inlet lake in the northeastern part of the Tibetan Plateau, we use partial least squares (PLS) regression to reveal the characteristics of plants phenology and their variations, as well as the potential response mechanisms of alpine plants to asymmetric increases in  $T_{\min}$  and  $T_{\max}$  on a daily scale. The results indicated that (1) from 1997 to 2010, the mean temperature increased in the Qinghai Lake area at a rate of  $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ a}$ , the mean minimum temperature also significantly increased at a rate of  $0.7\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ a}$  ( $P < 0.05$ ), and the mean maximum temperature showed no obvious change. (2) From 1997 to 2010, the average green-up and leaf coloring dates of *Kobresia humilis* were April 18th and October 2<sup>nd</sup>, respectively. With delayed green-up date and early coloring date, the length of the growing season decreased. (3) The critical periods of temperature for the green-up dates of *Kobresia humilis* were January and March-April. To be specific, warming in January postponed the fulfillment of chilling requirement during the dormant period and consequently delayed the vegetation green-up date. In contrast, temperature increases in March-April accelerated the accumulation of heat and thus resulted in an early onset of spring green-up. In terms of the end of growing season, the critical periods of temperature for coloring dates were early- to mid-July and August. Specifically, warming in these periods shifted the vegetation coloring date to occur earlier. (4) Based on the results of PLS regression and correlation analysis,  $T_{\min}$  significantly impacted plants phenology during each critical period; however,  $T_{\max}$  only showed a significant impact on the coloring dates in August. Conclusively,  $T_{\min}$  played a dominant role in controlling the phenology of *Kobresia humilis* in the Tibetan Plateau.

**Key Words:** plant phenology; temperature; alpine meadow; *Kobresia humilis*

植物物候及其对气候变化的响应一直是全球变化研究的热点。植物物候是指植物为适应其生长环境而呈现的规律性变化<sup>[1]</sup>, 被视为全球变化的“诊断指纹”<sup>[2]</sup>。植物对气候变化的响应首先表现为物候期的提前或推迟, 带来物种水平上植物生长期的改变, 进而驱动物种分布和群落组合<sup>[3]</sup>, 影响陆地生态系统的结构和功能。生态系统的物质能量变化过程, 如碳循环(植物生长及其生产力)、水循环(蒸发蒸腾和径流)和养分循环(分解和矿化)等也直接或间接受到植物物候变化的影响<sup>[4-6]</sup>。因此, 研究植物物候与气候变化之间的关系对认识全球变化区域响应以及指导地方农牧业可持续发展都有着重要的科学价值和实际意义。

尽管植物物候对气候要素变化的响应呈现出地域性和个体差异性, 温度变化仍是影响全球植物物候的主导因素, 尤其在高原山地气候区<sup>[7]</sup>。物候变化反映植物生理过程对温度变化的响应机制, 在不同温度区间, 种子发育速率对温度的响应不同, 一般认为, 低温区间发育速率呈现指数型增长, 适中温度区间为线性增长, 而接近高温区间的极限温度阈值时, 植物发育速率迅速下降<sup>[8]</sup>。因此, 气候变暖背景下, 全球范围内大多数植物返青提前, 如北美<sup>[9-12]</sup>、欧洲<sup>[13-14]</sup>、中国<sup>[15-19]</sup>等, 植被枯黄期对气候变化响应无明显一致性趋势<sup>[20-22]</sup>。然而, 植物滞育或休眠的结束不仅与早春的热量积累有关, 而且与冬季的低温有关, 研究表明冬季低温有利于诱导植物自然休眠和低温需冷量的积累<sup>[23-26]</sup>。虽然温暖的冬季可以减少许多植物的越冬死亡率, 但它通常也减少了打破休眠的低温需冷量的积累, 从而延迟了进入热量积累的时间使得返青推迟。近年来, 研究表明植物物候响应温度升高的变化趋势逐渐减缓, 甚至出现相反的变化。例如内蒙古克氏针茅草原植被返青普遍推迟<sup>[27]</sup>, 青藏高原高寒植被出现返青推迟、枯黄提前的现象<sup>[28-29]</sup>, 北京果树开花也受冬季温度升高而推迟<sup>[30]</sup>, 这表明冬季温度升高同样对春季物候产生了显著的影响。此外, 随着对植物生长发育过程的认识, 植物物候模型由线性模型逐渐发展为更精确的非线性物候过程模型, 不同研究基于模型应用定量分析了冬季低温对植物返青的影响<sup>[24, 31]</sup>。如 Shi 等对比不同物候模型, 发现考虑低温需冷积累显著提高了对樱花开花期的模拟精度, 冬季最低温度升高延迟樱花树开花, 但同时随后极度低温日数的减少又会抵消升温带来的推迟效应<sup>[24]</sup>。因此, 有必要区别讨论冬季低温与春季高温对植物物候的影响。目前, 已有研究发现植物物候受临近月份的温度变化的影响最为强烈<sup>[32]</sup>, 其中昼夜温度对植物物候的作用也存在差异<sup>[33-35]</sup>, 但基于站点监测研究高寒植物物候对冬春季最低最高温度变化的响应很少, 这同时也限制了高寒地区植物物候模型的发展。

高寒草地在陆地生态系统中占据重要地位,草地植物生长发育受到温度的强烈限制。青海湖地区孕育于特殊的高寒干旱环境,属于全球变化的敏感区和生态系统典型脆弱地区。近 50 年来,青海湖地区温度显著升高,并且日最高最低温度变化并非同步,其中日最低温度升高程度更加剧烈<sup>[36]</sup>。在此背景下,对比研究高原植物物候如何响应最高最低温度的变化,可以进一步提高对高寒植物物候与温度变化相互关系的认识。目前,青藏高原地区植物物候研究主要集中于实测或遥感反演的植物物候变化与环境因子相关分析方面<sup>[37-39]</sup>,其中环境因子大多考虑年、月均温,较少研究从日分辨率上考虑最高最低温度变化对高寒植物物候的作用,也较少在植物生理层面研究其对气候变化的响应机理,导致物候在未来预测上存在很大的不确定性。因此,本文以青藏高原东北部青海湖地区高寒草甸优势种矮嵩草为研究对象,结合青海湖海北牧业气象站物候实地观测数据和同步气象监测数据,运用偏最小二乘(PLS)回归等数理统计方法定量分析 1997—2010 年植物物候期(返青期和枯黄期)变化规律及其与温度的关系,以期:(1)查明温度影响高寒矮嵩草物候变化的关键时期;(2)分析关键时期内矮嵩草物候对温度变化的响应规律。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区域选择为青藏高原东部青海海北牧业气象站(海北站,(36.98°N, 100.98°E))。海北站地处高寒地区,海拔约 3200 m,属于典型的高原大陆性气候,气象监测数据显示 1995 年至 2013 年,年平均气温 1.4℃,冬季寒冷而漫长,霜冻情况严重,年平均降水量 418.9 mm,降水集中在植物生长季(5—9 月)。研究区域年蒸发量为 1439.7 mm,约为年降水量的 3 倍。研究区域优势种为典型的矮嵩草草甸,主要由多年生草本植物组成,优势种为矮嵩草(*Kobresia humilis*),次优势种有羊茅(*Festuca ovina*)、异针茅(*Stipa aliena*)和垂穗披碱草(*Elymus nutans*)等<sup>[40]</sup>。

### 1.2 资料来源及方法

本研究气象数据来自青海湖海北牧业气象站,包含 1997—2010 年日均温( $T_{\text{mean}}$ )、日最高气温( $T_{\text{max}}$ )、日最低气温( $T_{\text{min}}$ )等气象数据。高山矮嵩草物候人工观测包括返青、花序形成、开花、果实成熟和枯黄等植物生长关键时期。物候观测按照《中国物候观测方法》进行,并按照植物物候现象出现比例确定某一物候现象的始、盛、末期。对得到的 1997—2010 年矮嵩草物候观测结果进行儒略历(Julian days)日序换算<sup>[41]</sup>,统计矮嵩草各物候发生日期。

本研究应用偏最小二乘法(Partial Least Squares, PLS)分析植物物候与温度的相关关系。PLS 回归分析在处理样本数远小于变量数而自变量存在严重多重相关性的问题时具有明显优势<sup>[42]</sup>,近年来在生态和气象统计等方面已发挥重要作用<sup>[43-44]</sup>。PLS 分析主要的两项输出即为变量投影重要性指标 VIP (Variable Importance in Projection)和标准化模型系数。变量投影重要性指标 VIP 反映自变量对因变量的解释能力,其阈值通常设置为 0.8,表示自变量对于因变量具有显著的解释意义<sup>[45]</sup>。而标准化模型系数指示每个变量在 PLS 模型中的影响的强度和方向。本文采用 PLS 回归方法实现高原植物矮嵩草与 1997—2010 年气温的回归分析,具体通过 R 语言(R i386 3.3.2)<sup>[46]</sup>加载 pls<sup>[47]</sup>和 chillR<sup>[48]</sup>扩展包编程实现。进一步相关分析及显著性检验通过 SPSS 24.0 计算实现。

## 2 结果与分析

### 2.1 矮嵩草物候变化特征

矮嵩草是高寒草甸中的早花植物,返青时间较早,生长季为 4 月至 10 月。1997—2010 年,矮嵩草平均返青期、枯黄期分别为 4 月 18 日和 10 月 2 日(表 1),平均生长季长度为 166 天。就 14 年总体来看,矮嵩草返青期 2010 年较 1997 年推迟 8 天,而矮嵩草枯黄期提前 12 天。由于矮嵩草返青期推迟,枯黄期提前,生长季长度出现缩短趋势。1997—2010 年内,返青期主要集中于 4 月中下旬,仅在 2007 年于 4 月上旬最早发生;枯黄

期主要集中于 10 月上旬,仅在 2010 年于 9 月中旬提前结束。总体来看,矮嵩草返青和枯黄出现的最早和最晚日期相差约 1 个月,返青期最早和最晚发生时枯黄期同向提前和推迟,而枯黄期最早和最晚发生时对应的返青期反向推迟和提前,造成生长季长度在 14 年中差异最大值达 23 天。

表 1 矮嵩草物候期特征值

Table 1 Characteristic value of *Kobresia humilis* phenophases

	返青期 Green-up date	枯黄期 Coloring date
平均 Average	04-18	10-02
最早 Earliest	04-08(2007)	09-16(2010)
最晚 Latest	04-27(2001)	10-14(2008)

对矮嵩草物候期年际变化特征进一步分析发现(图 1),返青期在 2002 年前后均呈现推迟趋势,且 2002 年之后推迟趋势减缓,在 1997—2010 年整体上返青期呈微弱推迟趋势(0.37d/10a);1997—2010 年矮嵩草枯黄期整体呈现提前趋势(8.1d/10a),枯黄期也在 2002 年出现转折,1997—2002 年矮嵩草枯黄期显著推迟( $P < 0.05$ ),而 2002 年之后枯黄期整体呈现出提前的趋势。植物返青和枯黄的年际变化带来生长季长度的改变,1997—2002 年,返青期和枯黄期均表现为推迟,其中枯黄期显著推迟,使矮嵩草生长季长度略微延长;而 2002—2010 年返青期推迟,枯黄期提前,造成生长季逐渐缩短;整体上,1997—2010 年矮嵩草返青期推迟,枯黄期提前,生长季长度呈缩短趋势(8.4d/10a)。

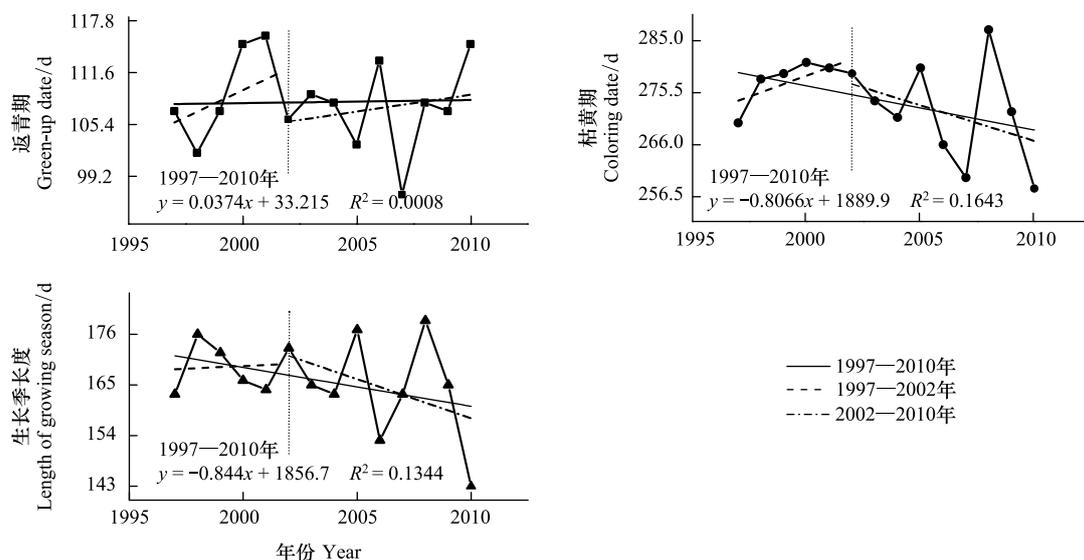


图 1 1997—2010 年植物物候及生长季长度变化趋势

Fig.1 Temporal variation of vegetation phenology and the length of growing season from 1997 to 2010

## 2.2 研究区温度变化特征

研究区域 1997—2010 年平均气温总体上升,倾向率为  $0.5^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ ,与整个全球和青藏高原气候变暖的大背景相一致。最低气温呈现显著升高趋势,倾向率为  $0.7^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ ,而最高气温在波动中呈现略微升高趋势(图 2)。进一步分析发现,研究区气温同样存在阶段性变化特征,1997—2002 年,平均气温、最低气温和最高气温均无明显变化趋势,而 2002 年之后,平均气温、最低气温和最高气温均呈现出明显上升趋势,其中平均气温显著上升( $1.2^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ ,  $P < 0.05$ ),最高气温和最低气温也逐步升高。由此可见,研究区域最高温度和最低温度呈现出非对称型变化,最低气温升高是该地区增温的关键。

以 2002 年作为矮嵩草物候期和区域气温变化趋势节点分段,进一步分析年际温度与矮嵩草物候期的相关关系(图 3),结果表明仅 2002—2010 年年均最高温度与矮嵩草枯黄期显著负相关,因此年际温度变化对矮

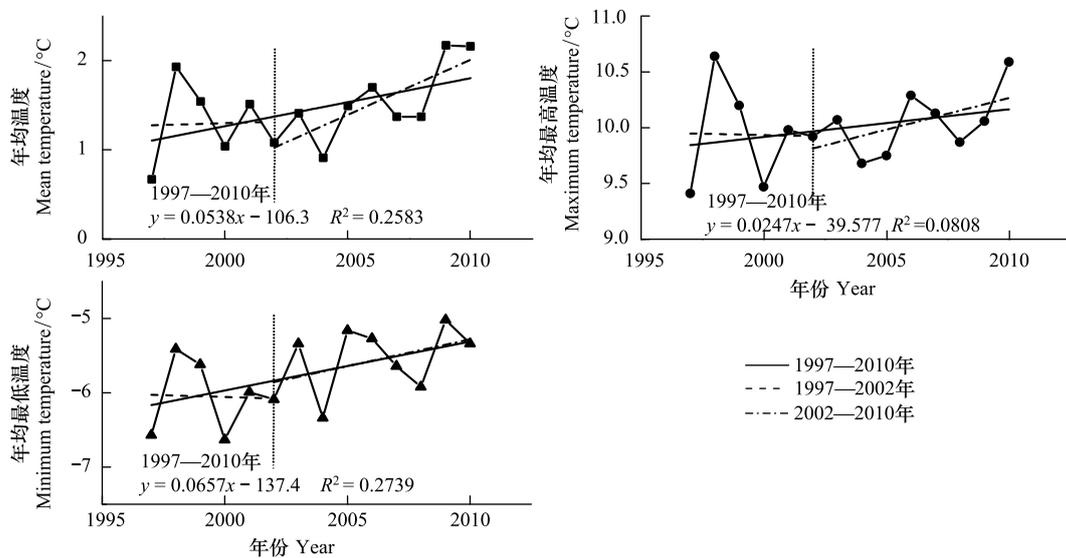


图 2 1997—2010 年气温变化特征

Fig.2 Temporal variations of temperature from 1997 to 2010

嵩草返青期和枯黄期影响并不显著,本研究利用 PLS 回归在日分辨率尺度上研究影响矮嵩草物候期的关键时期,以及植物物候响应期间温度变化的规律。

### 2.3 矮嵩草返青期对温度变化的响应

运用偏最小二乘(PLS)回归法对植物返青期和上年度 5 月和下年度 4 月之间的 365 日气温回归(图 4),所得均方根误差(RMSE)为 1.07(日最高温)和 1.09 天(日最低温),表明模型对数据是适用的。基于变量投影重要性指标(VIP)和标准化模型系数,可以确定温度变化与矮嵩草返青日期具有显著相关性的关键时期分别为 1 月和 3—4 月。

1 月最高温度、最低温度与返青期回归模型系数大部分为正值且重要性指标超过 0.8(变量投影重要性指标阈值),表明温度越高矮嵩草返青期越晚的关系。

3—4 月最低温度与返青期回归模型系数绝大部分为负值且重要性指标超过 0.8(变量投影重要性指标阈值),表明最低温度越高矮嵩草返青期越早的关系,最低温度升高表现出对返青的促进作用。然而,3—4 月最高温度与返青期无显著相关关系,期间最高温度变化对矮嵩草返青的影响无连续和统一的作用。

矮嵩草返青期响应关键时期气温变化的敏感系数见表 2。1 月的平均最低温度与返青期呈显著正相关,1 月平均最低温度每升高 1℃,返青期显著推迟 1.7 天;而 3 月至 4 月平均最低温度与返青期呈极显著负相关,最低温度每升高 1℃,返青期显著提前 3.9 天。而关键时期内最高温度对矮嵩草春季返青的影响均未通过显著性检验。由此可见,最低温度变化是影响高寒草地优势种矮嵩草返青变化的关键因子。

综上,1 月和 3—4 月是影响高寒草地植物矮嵩草返青变化的关键时期,期间最低温度变化是影响返青变化的关键因子。回归分析发现 1 月和 3 月至 4 月平均最低温度变化对返青期存在相反作用,1 月最低温度升高不利于矮嵩草返青,而 3—4 月的升温反而促进返青的发生。

### 2.4 矮嵩草枯黄期对温度变化的响应

运用偏最小二乘回归法对植物枯黄期和上年度 11 月和下年度 10 月之间的 365 日气温回归(图 4),所得均方根误差(RMSE)为 1.55(日最高温)和 2.83 天(日最低温),表明模型对数据是适用的。本研究仅考虑相应物候期发生前临近月份的影响,且变量投影重要性指标(VIP)需要在一定连续影响天数(>15 天)中超过 0.8,因此确定 7 月上中旬和 8 月是影响矮嵩草枯黄期的关键时期。

7 月上中旬仅最低温度与枯黄期回归模型系数大部分为负值且重要性指标超过 0.8,最高温度与枯黄期

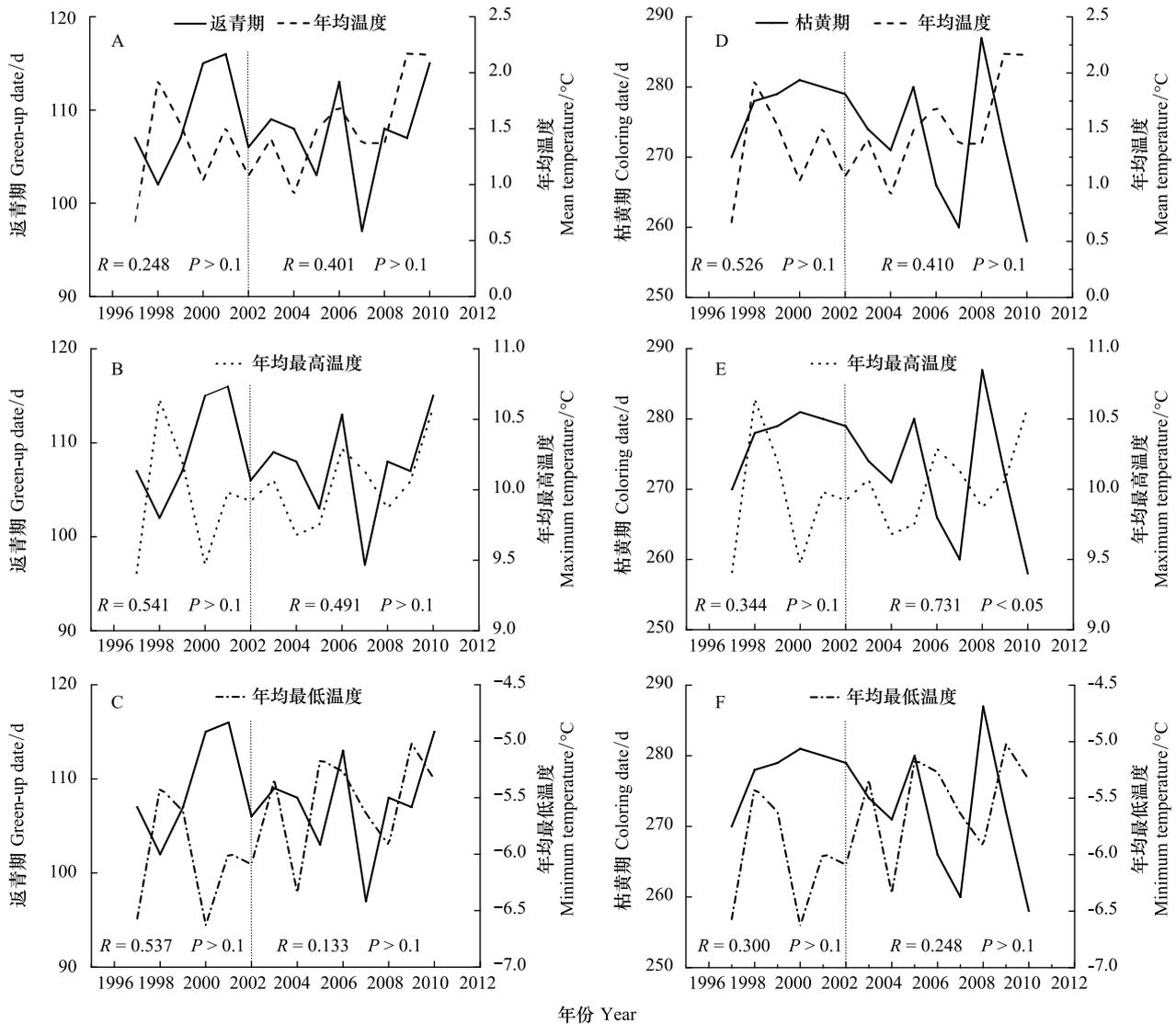


图3 1997—2002年矮嵩草物候期与同期温度的变化趋势

Fig.3 Changing trends of vegetation phenology and temperature from 1997 to 2010

回归无明显相关性。8月最高温度、最低温度与枯黄期回归模型系数大部分为负值且重要性指标超过0.8(变量投影重要性指标阈值),表明温度越高矮嵩草枯黄期越早的关系。

进一步分析关键时期内矮嵩草枯黄期对温度变化的响应发现,7月上中旬的平均最低温度与枯黄期呈显著负相关,最低温度每升高 $1^{\circ}\text{C}$ ,枯黄期显著提前2.9天;而期间平均最高温度对枯黄期的影响未通过显著性检验。8月平均最低温度和最高温度每升高 $1^{\circ}\text{C}$ ,枯黄期显著提前3.8天( $p = 0.016$ )、5.6天( $p = 0.03$ ),最低温度升高对枯黄期提前的影响更显著(表2)。由此可见,关键时期内最低温度是影响高寒草地矮嵩草枯黄变化的关键因子。

7、8月是夏末秋初时期,增温可能导致的土壤水分蒸发和植物蒸腾作用提高,导致土壤水分胁迫增强,因此植物可能无法有效利用长时段的温热条件,可利用水分减少,7、8月温度升高使植物加快进入枯黄。结合温度变化来看,本文研究区域7月上中旬和8月温度14年来呈现出上升趋势,升高速率分别为 $1.3^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ 和 $1.1^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ ,气温越高,植株散失水分越快,则矮嵩草进入枯黄期就越早。

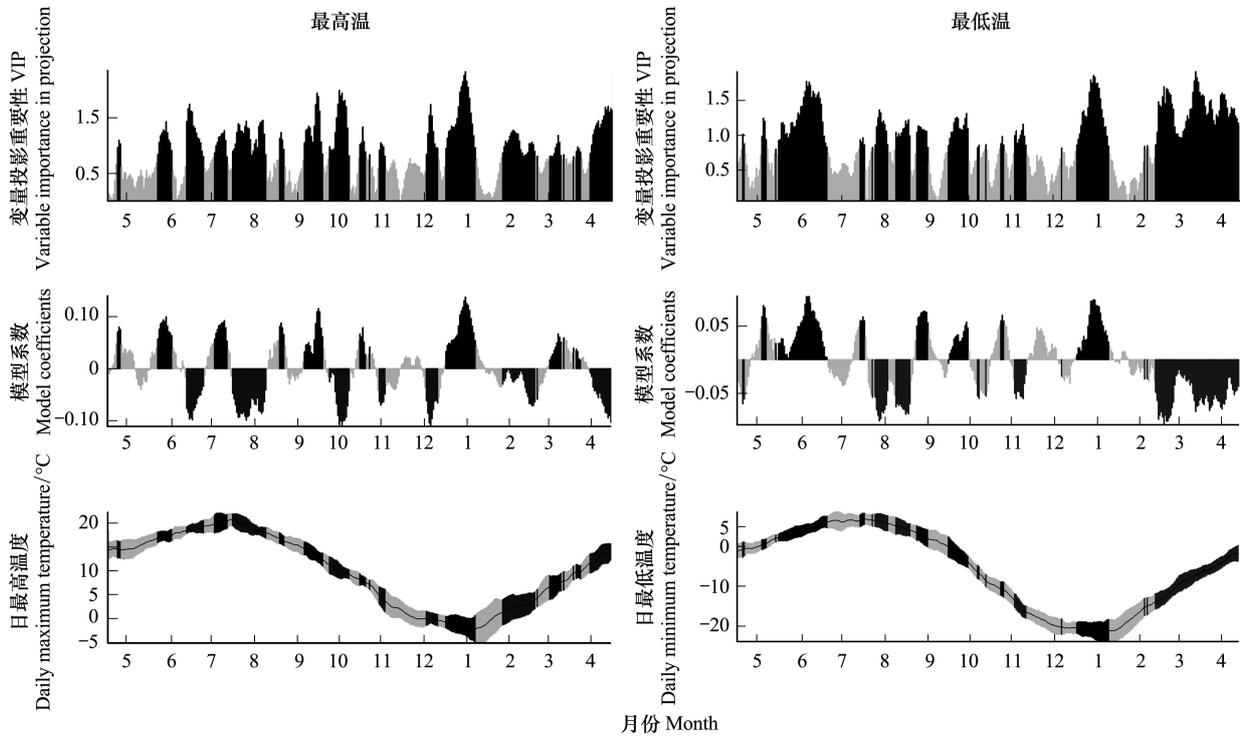


图 4 1997—2011 年矮嵩草返青期与 15 日滑动平均气温 PLS 回归

Fig.4 The results of Partial Least Squares (PLS) regression correlating green-up dates for *Kobresia humilis* in Qinghai lake basin with 15-day average daily air temperature from May to April

上图黑色代表变量投影重要性指标(VIP)超过 0.8; 中图黑色代表相应的标准化模型系数; 下图黑色曲线代表温度均值, 灰色和黑色区域代表每日温度标准偏差

表 2 矮嵩草物候期对关键时期最高温和最低温变化的敏感系数

Table 2 The sensitivity factor of *Kobresia humilis* phenology in response to temperature variations in crucial periods

		最低温度	最高温度
		Minimum temperature	Maximum temperature
返青期 Green-up date	1 月 January	1.7 **	1.7
	3—4 月 March to April	-3.9 ***	-1.7
枯黄期 Coloring date	7 月上中旬 Early to mid-July	-2.9 **	1.3
	8 月 August	-3.8 **	-5.6 **

显著性: \*\*\*、\*\* 分别代表显著性水平通过 0.01 和 0.05。无星号标记表示未通过显著性检验 ( $P>0.10$ )

### 3 讨论

本研究以典型高寒草地优势种矮嵩草为研究对象, 基于实地观测物候数据, 分析了 1997—2010 年矮嵩草物候期对日最低气温、最高气温的响应特征, 研究发现近 14 年来青海湖地区矮嵩草返青期推迟, 枯黄期提前, 生长季长度缩短, 这与全球气候变化下北半球高纬地区植被物候变化趋势相反<sup>[49-50]</sup>。然而在青藏高原这一高海拔地区, 已有研究发现在 1998 年左右, 青藏高原植被返青期提前趋势减弱甚至推迟<sup>[51-52]</sup>, 不同学者结合遥感数据研究植被物候变化特征也发现在青藏高原地区植被枯黄提前<sup>[22, 28]</sup>。这一发现表明, 温度升高并不总是有利于植物生长季长度延长, 在不同时期温度对植物关键物候期的影响机制存在差异。

本研究发现 3—4 月份温度升高有利于矮嵩草返青, 而 1 月份温度升高反而使矮嵩草返青推迟, 冬春两季温度对植物休眠进程和种子发育阶段的相反效应在高寒草甸植物中也得到证实。具体来说, 1 月正处于青海

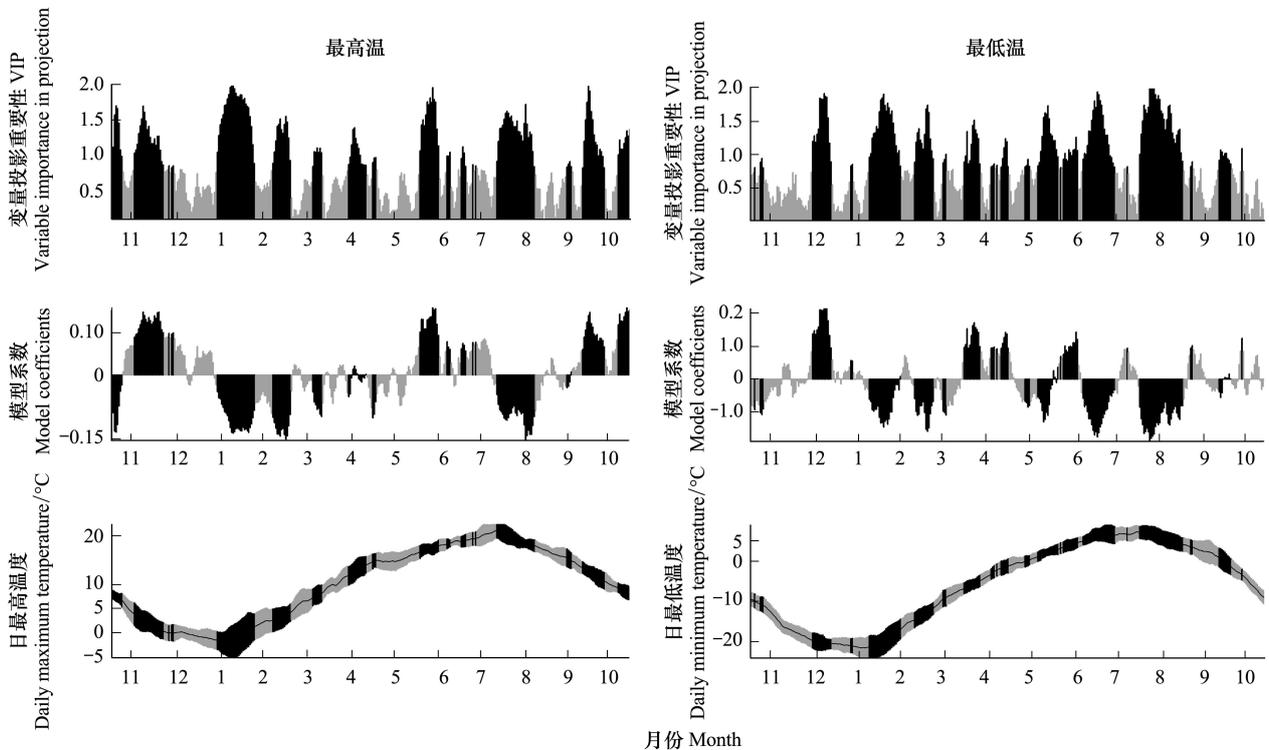


图5 1997—2011年矮嵩草枯黄期与15日滑动平均气温PLS回归

Fig.5 The results of Partial Least Squares (PLS) regression correlating coloring dates for *Kobresia humilis* in Qinghai lake basin with 15-day average daily air temperature from November to October

上图黑色代表变量投影重要性指标(VIP)超过0.8;中图黑色代表相应的标准化模型系数;下图黑色曲线代表温度均值,灰色和黑色区域代表每日温度标准偏差

湖地区隆冬时期,最低气温极低,高寒植物为避免霜冻损害进入休眠期。因此1月正处于矮嵩草休眠期低温积累时期,此时温度升高不利于矮嵩草返青需冷量的积累,使得低温积累阶段时间延长,从而推迟返青期的到来。而接下来3月至4月土壤表面解冻,植物进入热量累积阶段准备复苏。此时温度升高有利于矮嵩草积累热量打破休眠并恢复生长,温度表现出对植物返青的促进作用。因此,高寒草甸植物返青同样不仅与早春的热量积累有关,而且与冬季的低温有关。以往研究多利用遥感数据反演青藏高原地区植被物候变化趋势,发现青藏高原植被返青在1998年左右发生转折,由显著提前趋势转变为微弱推迟趋势<sup>[22,51-52]</sup>,但由于应用不同方法对不同类型遥感数据提取物候期的不确定性,目前,关于青藏高原植物初期物候指标转折之后趋势仍具有较大争议。本研究基于14年实地监测植物物候数据,发现1997年之后高寒植物返青期在隆冬温度和春季温度综合影响下仅呈现自然波动,无明显提前或推迟趋势。因此,未来植物返青期的变化趋势很大程度取决于隆冬和春季温度变化对植物生长的综合影响,而这一影响随着两季温度变化的相关性可以表现为抵消作用(冬春两季温度变化正相关)或同向作用(冬春两季温度变化负相关)。

对于生长季末期物候指标,本研究发现7月上中旬、8月是影响矮嵩草枯黄期到来的关键时期。7、8月是植物生长旺盛期,在这一时期结束后植物开始枯黄,因此期间温度变化是影响植物枯黄期变化的最相关月份。与中国温带植物秋季物候对夏秋季升温的响应相反<sup>[21,53]</sup>,本研究发现青藏高原高寒草甸优势种矮嵩草随夏季(7月上中旬、8月)温度升高,枯黄期提前。因此,夏秋季升温对植物秋季物候的影响表现出地理差异性,其推迟效应在青藏高原高寒地区更为明显。7、8月是夏末秋初时期,增温可能导致土壤水分胁迫增强,而有研究表明青藏高原年平均降水量在减少,尤其是夏季降水量显著减少<sup>[54]</sup>,植物可利用水分减少可能加速其进入枯黄期。而在青藏高原植被秋季物候对水分的响应较为复杂,有研究表明8月限制植物生长的主要因素为

降水,降水增多促进生长季末期物候指标推迟<sup>[22]</sup>,也有研究通过人工增雪实验发现矮生嵩草对水分添加的响应不明显<sup>[55]</sup>。由于本实验主要研究温度对高原植物物候的影响,降水和土壤水分对植物物候尤其是枯黄期的影响会在后续实验和观测研究中继续深入。

本研究发现最低温度是影响高寒草甸植物物候的关键因子,最低温度的变化显著影响矮嵩草的返青与枯黄。海北站位于青藏高原东北部,是典型的高寒干旱半干旱地区,此地植物生长发育处于生物极限水平的水热条件,因此高寒植物对温度变化尤其是低温的扰动可能更为敏感。极低的夜间最低温度和霜冻灾害威胁着高寒植物的生长,也对植物返青前的休眠解除、发芽和展叶等生理过程起到抑制作用<sup>[56]</sup>。在鲜有降水的冬季,高寒植物返青所需水分主要依靠土壤融雪解冻,而较高的最低温度有利于土壤解冻,从而为植物返青创造有利的水热条件<sup>[57-58]</sup>。而适应常年低温的高寒植物对夏秋季最低温度的变化同样更敏感。此外,对研究区域温度年际变化趋势分析发现,青海湖流域 14 年来温度年际、月份变化基本呈现上升趋势,但仅全年平均最低温度、1 月、7 月、9 月最低温度呈现显著升高趋势,而最高温度均无显著变化,这与 Liu 等<sup>[36]</sup>对青藏高原近 50 年来最高温度、最低温度变化特征认识一致,最低温度的变化较最高温度明显,对高寒植物物候潜在影响更大。

#### 4 结论

温度对高寒草甸植物物候的影响十分复杂,温度升高并非总是有利于植物返青、延缓枯黄和生长季延长。本研究发现,1 月和 3—4 月的温度变化对高寒草甸优势种矮嵩草返青的作用方向不同,1 月温度升高影响高寒植物休眠进程进而延迟返青,而 3—4 月温度升高有利于热量积累使返青提前。这说明植物春季物候对冬春两季温度升高的响应机制具有普适性,高寒地区植物返青也遵循低温积累和高温积累两段时期的温度调控。此外,影响矮嵩草枯黄的关键时期为 7 月上中旬和 8 月,期间温度升高使矮嵩草枯黄期提前。最低温度是影响高寒植物矮嵩草物候期的关键因子,其变化对高寒草甸植物物候潜在影响更为显著,这将提高对高寒植物物候影响因子的认识,优化物候过程模型的预测精度。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 王连喜,陈怀亮,李琪,余卫东. 植物物候与气候研究进展. 生态学报, 2010, 20(2): 447-454.
- [ 2 ] 葛全胜,戴君虎,郑景云. 物候学研究进展及中国现代物候学面临的挑战. 中国科学院院刊, 2010, 25(3): 310-316.
- [ 3 ] Chuine I. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365 (1555): 3149-3160.
- [ 4 ] 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.
- [ 5 ] Liu F S, Chen Y, Shi W J, Zhang S A, Tao F L, Ge Q S. Influences of agricultural phenology dynamic on land surface biophysical process and climate feedback. *Journal of Geographical Sciences*, 2017, 27(9): 1085-1099.
- [ 6 ] Chen M, Griffis T J, Baker J, Wood J D, Xiao K. Simulating crop phenology in the Community Land Model and its impact on energy and carbon fluxes. *Journal of Geophysical Research*, 2015, 120(2): 310-325.
- [ 7 ] 李晓婷,陈骥,郭伟. 不同气候类型下植物物候的影响因素综述. 地球环境学报, 2018, 9(1): 16-27.
- [ 8 ] Lin S Y, Shao L J, Hui C, Sandhu H S, Fan T T, Zhang L, Li F, Ding Y L, Shi P J. The effect of temperature on the developmental rates of seedling emergence and leaf-unfolding in two dwarf bamboo species. *Trees*, 2018, 32(3): 751-763.
- [ 9 ] Sherry R A, Zhou X H, Gu S L, Arnone III J A, Schimel D S, Verburg P S, Wallace L L, Luo Y Q. Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(1): 198-202.
- [ 10 ] Linkosalo T, Häkkinen R, Terhivuo J, Tuomenvirta H, Hari P. The time series of flowering and leaf bud burst of boreal trees (1846-2005) support the direct temperature observations of climatic warming. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, 149(3/4): 453-461.
- [ 11 ] Jeong S J, Ho C H, Gim H J, Brown M E. Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982-2008. *Global Change Biology*, 2011, 17(7): 2385-2399.
- [ 12 ] 赵晶晶,刘良云. 物候变化对北美温带落叶阔叶林生态系统生产力的影响. 植物生态学报, 2012, 36(5): 363-371.

- [13] Menzel A, Fabian P. Growing season extended in Europe. *Nature*, 1999, 397(6721): 659.
- [14] Cleland E E, Chuine I, Menzel A, Mooney H A, Schwartz M D. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(7): 357-365.
- [15] 余振, 孙鹏森, 刘世荣. 中国东部南北样带主要植被类型物候期的变化. *植物生态学报*, 2010, 34(3): 316-329.
- [16] 顾润源, 周伟灿, 白美兰, 李喜仓, 邸瑞琦, 杨晶. 气候变化对内蒙古草原典型植物物候的影响. *生态学报*, 2012, 32(3): 767-776.
- [17] Ge Q S, Wang H J, Rutishauser T, Dai J H. Phenological response to climate change in China: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2015, 21(1): 265-274.
- [18] 俎佳星, 杨健. 东北地区植被物候时序变化. *生态学报*, 2016, 36(7): 2015-2023.
- [19] 邓晨晖, 白红英, 翟丹平, 高山, 黄晓月, 孟清, 贺映娜. 气候变化背景下 1964—2015 年秦岭植物物候变化. *生态学报*, 2017, 37(23): 7882-7893.
- [20] Bjorkman A D, Elmendorf S C, Beamish A L, Vellend M, Henry G H R. Contrasting effects of warming and increased snowfall on Arctic tundra plant phenology over the past two decades. *Global Change Biology*, 2015, 21(12): 4651-4661.
- [21] Liu Q, Fu Y H, Zeng Z Z, Huang M T, Li X R, Piao S L. Temperature, precipitation, and insolation effects on autumn vegetation phenology in temperate China. *Global Change Biology*, 2016, 22(2): 644-655.
- [22] 孔冬冬, 张强, 黄文琳, 顾西辉. 1982—2013 年青藏高原植被物候变化及气象因素影响. *地理学报*, 2017, 72(1): 39-52.
- [23] Delpierre N, Vitasse Y, Chuine I, Guillemot J, Bazot S, Rutishauser T, Rathgeber C B K. Temperate and boreal forest tree phenology: from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Annals of Forest Science*, 2016, 73(1): 5-25.
- [24] Shi P J, Chen Z H, Reddy G V P, Hui C, Huang J G, Xiao M. Timing of cherry tree blooming: contrasting effects of rising winter low temperatures and early spring temperatures. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 240-241: 78-89.
- [25] Luedeling E, Guo L, Dai J H, Leslie C, Blanke M M. Differential responses of trees to temperature variation during the chilling and forcing phases. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 181: 33-42.
- [26] 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, Vitasse Y, Zeng Z Z, Janssens I A. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*, 2015, 526(7571): 104-107.
- [27] 张峰, 周广胜, 王玉辉. 内蒙古克氏针茅草原植物物候及其与气候因子关系. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1312-1322.
- [28] Yu H Y, Luedeling E, Xu J C. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(51): 22151-22156.
- [29] Zhu W Q, Jiang N, Chen G S, Zhang D H, Zheng Z T, Fan D Q. Divergent shifts and responses of plant autumn phenology to climate change on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 239: 166-175.
- [30] Guo L, Dai J H, Ranjekar S, Xu J C, Luedeling E. Response of chestnut phenology in China to climate variation and change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 180: 164-172.
- [31] Chen X Q, Wang L X, Inouye D. Delayed response of spring phenology to global warming in subtropics and tropics. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 234-235: 222-235.
- [32] 张晓东, 朱文博, 张静静, 朱连奇, 赵芳, 崔耀平. 伏牛山地森林植被物候及其对气候变化的响应. *地理学报*, 2018, 73(1): 41-53.
- [33] Piao S L, Tan J G, Chen A P, Fu Y H, Ciais P, Liu Q, Janssens I A, Vicca S, Zeng Z Z, Jeong S J, Li Y, Myneni R B, Peng S S, Shen M G, Peñuelas J. Leaf onset in the northern hemisphere triggered by daytime temperature. *Nature Communications*, 2015, 6: 6911.
- [34] Fu Y H, Liu Y J, De Boeck H J, Menzel A, Nijs I, Peaucelle M, Peñuelas J, Piao S L, Janssens I A. Three times greater weight of daytime than of night-time temperature on leaf unfolding phenology in temperate trees. *New Phytologist*, 2016, 212(3): 590-597.
- [35] Shen M G, Piao S L, Chen X Q, An S A, Fu Y H, Wang S P, Cong N, Janssens I A. Strong impacts of daily minimum temperature on the green-up date and summer greenness of the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2016, 22(9): 3057-3066.
- [36] Liu X D, Yin Z Y, Shao X M, Qin N S. Temporal trends and variability of daily maximum and minimum, extreme temperature events, and growing season length over the eastern and central Tibetan Plateau during 1961-2003. *Journal of Geophysical Research*, 2006, 111(D19): D19109.
- [37] 李红梅, 马玉寿, 王彦龙. 气候变暖对青海高原地区植物物候期的影响. *应用气象学报*, 2010, 21(4): 500-505.
- [38] 宋春桥, 游松财, 柯灵红, 刘高焕, 钟新科. 藏北高原植被物候时空动态变化的遥感监测研究. *植物生态学报*, 2011, 35(8): 853-863.
- [39] 李广泳, 李小雁, 赵国琴, 张志华, 李岳坦. 青海湖流域草地植被动态变化趋势下的物候时空特征. *生态学报*, 2014, 34(11): 3038-3047.
- [40] 易现峰. 封育后矮嵩草草甸群落生长冗余及补偿的分析. *草地学报*, 2000, 8(1): 37-40.
- [41] Rabinowitz D, Rapp J K, Sork V L, Rathcke B J, Reese G A, Weaver J C. Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants. *Ecology*, 1981, 62(1): 49-56.
- [42] Luedeling E, Gassner A. Partial Least Squares Regression for analyzing walnut phenology in California. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012,

- 158-159; 43-52.
- [43] 张正健, 刘志红, 郭艳芬, 韩建宁, 李扬. 偏最小二乘在遥感监测西藏草地生物量上的应用. 草地学报, 2009, 17(6): 735-739.
- [44] 侯美亭, 胡伟, 乔海龙, 李伟光, 延晓冬. 偏最小二乘(PLS)回归方法在中国东部植被变化归因研究中的应用. 自然资源学报, 2015, 30(3): 409-422.
- [45] Martínez-Lüscher J, Hadley P, Ordidge M, Xu X M, Luedeling E. Delayed chilling appears to counteract flowering advances of apricot in southern UK. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 237-238:209-218.
- [46] R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria; R Foundation for Statistical Computing, 2016. <https://www.R-project.org/>.
- [47] Mevik B H, Wehrens R. The pls Package: Principal Component and Partial Least Squares Regression in R. *Journal of Statistical Software*, 2007, 18(2): 1-23.
- [48] Luedeling E, Kunz A, Blanke M. Identification of chilling and heat requirements of cherry trees - a statistical approach. *International Journal of Biometeorology*, 2013, 57: 679-689.
- [49] Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421(6918): 37-42.
- [50] 丛楠, 沈妙根. 1982—2009 年基于卫星数据的北半球中高纬地区植被春季物候动态及其与气候的关系. *应用生态学报*, 2016, 27(9): 2737-2746.
- [51] Shen M G. Spring phenology was not consistently related to winter warming on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(19): E91-E92.
- [52] Piao S L, Cui M D, Chen A P, Wang X H, Ciais P, Liu J, Tang Y H. Altitude and temperature dependence of change in the spring vegetation green-up date from 1982 to 2006 in the Qinghai-Xizang Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(12): 1599-1608.
- [53] Yang Y T, Guan H D, Shen M G, Liang W, Jiang L. Changes in autumn vegetation dormancy onset date and the climate controls across temperate ecosystems in China from 1982 to 2010. *Global Change Biology*, 2015, 21(2): 652-665.
- [54] 王谋, 李勇, 黄润秋, 李亚林. 气候变暖对青藏高原腹地高寒植被的影响. *生态学报*, 2005, 25(6): 1275-1281.
- [55] 叶鑫, 周华坤, 刘国华, 姚步青, 赵新全. 高寒矮生嵩草草甸主要植物物候特征对养分和水分添加的响应. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 147-158.
- [56] Horvath D P, Anderson J V, Chao W S, Foley M E. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. *Trends in Plant Science*, 2003, 8(11): 534-540.
- [57] Yang K, Qin J, Zhao L, Chen Y Y, Tang W J, Han M L, Zhu L, Chen Z Q, Lv N, Ding B H, Wu H, Lin C G. A multiscale soil moisture and freeze-thaw monitoring network on the third pole. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2013, 94(12): 1907-1916.
- [58] Yi S, Li N, Xiang B, Wang X, Ye B, McGuire A D. Representing the effects of alpine grassland vegetation cover on the simulation of soil thermal dynamics by ecosystem models applied to the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Geophysical Research*, 2013, 118(3): 1186-1199.