

DOI: 10.5846/stxb201809302131

徐韵佳, 葛全胜, 戴君虎, 王焕炯. 近 50 年中国典型木本植物展叶始期温度敏感度变化及原因. 生态学报, 2019, 39(21): - .

Xu Y J, Ge Q S, Dai J H, Wang H J. Variations in temperature sensitivity of leaf unfolding date and their influencing factors for typical woody plants in China over the past 50 years. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(21): - .

近 50 年中国典型木本植物展叶始期温度敏感度变化及原因

徐韵佳^{1,2}, 葛全胜¹, 戴君虎^{1,2}, 王焕炯^{1,*}

1 中国科学院地理科学与资源研究所, 陆地表层格局与模拟重点实验室, 北京 100101

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 展叶始期的温度敏感度是指气温每变化 1℃, 物候期变化的天数。展叶始期对温度响应更敏感的植物能够在生长季初期占据更多的资源从而在种间竞争中占据优势, 因此研究展叶始期的温度敏感度变化有助于评估植物对气候变化的适应能力。本文选择 1963—2014 年 10 个站点 163 种植物的展叶始期资料, 利用滑动分析法计算了每 15 年各植物的展叶始期温度敏感度。在此基础上, 分析了温度敏感度的变化趋势及空间格局, 并讨论了导致展叶始期温度敏感度变化的可能原因。主要结论为: 在全部 313 条展叶始期时间序列中, 60.1% 的序列温度敏感度呈升高趋势, 其中显著升高的占 40.0% ($P < 0.05$); 39.9% 的序列温度敏感度降低, 其中显著降低的占 28.4%。在空间分布上, 温带地区的 6 个站点展叶始期温度敏感度平均呈升高趋势。其中, 北京地区植物展叶始期温度敏感度升高最为普遍, 显著升高的物种比例达到 75.0% ($P < 0.05$)。而亚热带站点 (除合肥外) 的展叶始期温度敏感度主要呈降低趋势。其中, 长沙植物展叶始期温度敏感度显著降低的物种比例最高, 达 68.4%。冬季冷刺激和春季气温变率是影响植物展叶始期温度敏感度随时间变化的主要因素。冬季冷刺激降低将导致植物展叶始期温度敏感度降低, 而春季气温变率降低将导致植物展叶始期温度敏感度升高。

关键词: 物候; 温度敏感度; 展叶始期; 气候因子; 中国

Variations in temperature sensitivity of leaf unfolding date and their influencing factors for typical woody plants in China over the past 50 years

XU Yunjia^{1,2}, GE Quansheng¹, DAI Junhu^{1,2}, WANG Huanjiong^{1,*}

1 Key Laboratory of Land Surface Pattern and Simulation, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Temperature sensitivity (S_T) of the leaf unfolding date (LUD), which was defined as the shift of LUD per unit change in pre-season temperature, was widely used to quantify phenological response to climate change. Species whose LUD responding to temperature more sensitively tended to have an earlier growing season, thus occupying more resources and obtaining competitive advantages in the community. Therefore, S_T could be used to assess the ability of species to cope with climate change. The temporal change in S_T and their driving forces have been studied for several plant species in Europe, but the long-term variation of S_T in China is still unclear. In this study, we selected the LUD data for 163 woody plants at 10 sites in China from the China Phenology Observation Network (CPON), as well as the corresponding meteorological data from the China Meteorological Data Service Center. First, S_T was calculated as the slope of the regression between LUD and

基金项目: 国家重点研发计划 (2018YFA0606102); 国家自然科学基金 (41601047, 41871032); 中国科学院青年创新促进会项目 (2018070); 中科院地理资源所可桢杰出青年学者计划 (2018RC101)

收稿日期: 2018-09-30; 网络出版日期: 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wanghj@igsnrr.ac.cn

the mean temperature during the optimum preseason, for each 15-year moving window during the period 1963—2014 for each species at each site. Second, we analyzed the temporal trends in S_T and calculated the average trend of S_T for each site to test the spatial patterns of S_T . Finally, we discussed the possible reasons for the changes in S_T . The conclusions were as follows: (1) Out of 313 LUD time series, 60.1% displayed increasing S_T , with 40.0% significantly ($P < 0.05$). S_T for the other 39.9% of time series exhibited a decreasing trend, with 28.4% significantly. (2) In terms of the spatial patterns, S_T of LUD showed increasing trends at 6 sites of temperate region. The most obvious one was Beijing, with 75% of species exhibiting significantly increasing S_T . On the contrary, S_T of LUD decreased over the past several decades at 4 sites of subtropical region except for Hefei. The most obvious one was Changsha, with 68.4% of species exhibiting significantly decreasing S_T . (3) Both the winter chilling and spring temperature variance affected the temporal variation in S_T . Reduced chilling days could lead to a lower S_T , while lower spring temperature variance could lead to a higher S_T .

Key Words: phenology; temperature sensitivity; leaf unfolding date; climatic factors; China

近几十年来,北半球温带地区大部分植物春季物候期明显提前,而秋季物候期的变化空间差异较大^[1-3]。与其他气候因素(日照、降水量等)相比,温度升高是造成木本植物春季物候期提前的最主要因素^[4-5]。因此,春季物候期对温度变化的响应程度受到广泛关注。温度每升高 1℃,植物物候期变化的天数定义为温度敏感度^[6-7]。研究表明,春季物候温度敏感度高的物种,在群落中的覆盖度和生物量占据优势^[8]。因此,研究物候的温度敏感度变化有助于评估不同植物对气候变化的响应与适应能力,从而掌握未来生态系统中的种群动态^[8-9]。

很多学者研究了植物春季物候温度敏感度在不同时期的变化特征。例如,在瑞士地区的研究表明,植物春季物候的温度敏感度在过去 300 年总体呈升高态势,而在 1890—1950 和 1970—2007 年两个典型暖期出现了降低趋势^[10]。在中国,Dai 等^[11]分析了牡丹江地区 40 个木本植物 1978—2014 年春季展叶始期温度敏感度的变化特征,发现 75% 的植物温度敏感度呈上升趋势,25% 呈降低趋势。在欧洲地区,Fu 等^[6]分析了 1980—1994 年和 1999—2013 年两个时段 7 种广泛分布的木本植物展叶始期对温度的敏感度变化,发现后时段段的平均温度敏感度相较于前时段下降了 40%。但当比较 30 年变化时,两时段(1951—1980 年和 1984—2013 年)温度敏感度不存在显著差异^[12]。

造成上述温度敏感度时间变化的原因仍有争议。一些学者认为植物春季物候期温度敏感度变化与植物在冬季受到的冷激量有关^[6,13]。当冬季温度升高时,植物所经历的冷激量降低,从而使萌芽所需的积温量增加,降低春季物候期的温度敏感度^[14-16]。也有学者认为光周期与植物春季物候期温度敏感度有关。一些树种对日照长度较为敏感,当展叶始期提前到一定程度,达到了植物开始发育昼长的临界值,展叶始期将不再提前^[17]。另外,有研究表明春季气温变率与植物展叶始期的敏感度有关^[18-20]。春季气温变率较大的地区更易发生霜冻害事件^[21],植物通过降低温度敏感度这一适应策略来避免遭受霜冻灾害^[22-23]。

国内对温度敏感度的研究主要集中在个别站点的种间差异和时间变化特征^[11,24-25]或少数物种的空间差异方面^[26-27],而对于中国近 50 年温度敏感度的变化情况尚无系统报导。为增强对未来物候变化的预测能力,亟需对过去 50 年来中国地区植物春季物候期的温度敏感度变化特征及影响因素进行深入研究。本文选择 1963—2014 年中国中东部地区 10 个站点 163 种植物的展叶始期资料,利用滑动分析法计算了每 15 年各植物的展叶始期温度敏感度。在此基础上,分析了温度敏感度的变化趋势及空间格局,并探讨了导致展叶始期温度敏感度变化的可能原因。

1 数据与方法

1.1 物候与气象数据

本文所用物候观测数据来自“中国物候观测网”(China Phenological Observation Network, <http://www.>

apon.ac.cn/)。根据观测序列较为连续、物种较丰富的原则,研究选取了中东部地区哈尔滨、北京、长沙等 10 个站点(表 1)。物候数据时间跨度为 1963—2014 年,各站点观测年数在 21 至 43 年之间。为研究温度敏感度的时间变化,筛选出各站点观测年数超过 20 年的木本植物,共计 163 种、313 条序列。这些植物隶属 48 个科,103 个属,包括 66 种灌木,97 种乔木。由于观测中断,1969—1972 和 1997—2002 年两时段的物候数据缺失,所选序列主要分布于 1963—1968、1973—1996 和 2003—2014 年(图 1)。各观测站点对应的气象资料从中国气象数据网(<http://data.cma.gov.cn/>)获取,包括 1963—2014 年的逐日平均气温数据。对由于迁站等原因造成气温数据不均一的站点(如贵阳、西安等),使用中国气象数据网提供的“中国近 50 年均一化历史气温数据集”。

表 1 研究站点地理位置及物候资料概况
Table 1 Summary of phenological data and observation sites investigated in this study

气候带 Climate zone	站点 Sites	纬度(°N) Latitude/°	经度(°E) Longitude/°	海拔/m Elevation/m	物种数量 Number of species	平均观测年数 Number of observed years	观测时段 Observation period
温带 Temperate zone	哈尔滨	45.75	126.63	146	30	25	1964—2014
	牡丹江	44.43	129.67	300	38	30	1978—2014
	长春	43.88	125.35	215	28	21	1986—2014
	沈阳	41.80	123.38	42	23	21	1966—2014
	北京	40.02	116.33	55	28	43	1963—2014
	西安	34.21	108.96	436	44	32	1963—2014
亚热带 Subtropical zone	合肥	31.83	117.25	75	17	29	1965—2014
	武汉	30.48	114.36	30	17	21	1963—2014
	长沙	28.14	112.99	46	19	22	1963—2014
	贵阳	26.42	106.67	1121	70	25	1963—2014

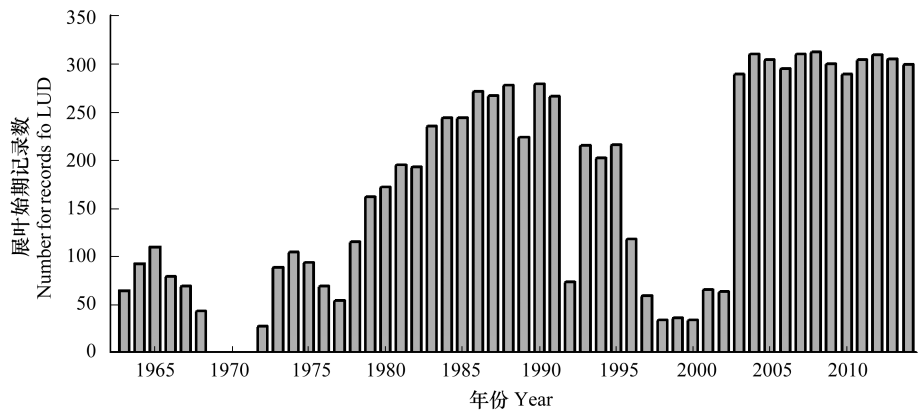


图 1 1963—2014 年中国 10 个站点展叶始期逐年观测记录数量
Fig.1 The number of the observation records for leaf unfolding date (LUD) at 10 sites of China from 1963 to 2014

1.2 研究方法

1.2.1 温度敏感度计算方法

为估计温度敏感度,首先需要确定温度对植物展叶始期影响最为显著的时段^[28-29],即在多年平均展叶始期前一段时间内,以 15 天为单位滑动计算每一时段(即展叶始期前 15 天,展叶始期前 30 天,直至前 120 天)的平均温度与展叶始期的相关系数,相关系数绝对值最大的时段作为响应时段。展叶始期与响应时段内平均气温的回归方程斜率,可用来表示展叶始期对温度变化响应的敏感度。

为评估展叶始期温度敏感度的变化趋势,本研究首先选择连续的 15 年时间窗口(例如 1963—1977,

1974—1988, ..., 2000—2014), 然后对时间窗口内展叶始期序列与响应时段平均气温进行线性回归分析, 回归系数用来表征每 15 年植物的展叶始期温度敏感度^[6]。当某一时间窗口内观测年数不足 8 年时, 不予计算。其次, 对温度敏感度与时间窗口的终止年份进行线性回归分析, 回归系数即为该物种展叶始期温度敏感度的变化速率。由于温度敏感度在大多数情况下为负值, 因此温度敏感度在数值上越小意味着绝对值越大, 敏感度越高。

1.2.2 温度敏感度变化的归因分析

根据引言部分的文献综述, 植物展叶始期温度敏感度可能与 3 个因子有关: 植物在冬季受到的冷激量, 光周期和春季气温变率。本研究分别用以下变量来表征这 3 个因子:

(1) 冷激天数(CD), 用前一年 11 月 1 日至平均展叶始期间的平均温度介于 0 到 5℃ 之间的日数总和来表示^[30]。根据本研究的假设, 植物在冬季接受的冷激天数降低会导致植物展叶始期温度敏感度降低。

(2) 平均展叶始期(LUD)。在固定站点, 昼夜长短只与日期有关。当物候期提前到一定日期, 昼长缩短, 展叶可能受到限制而不再提前。因此, 可以用植物平均展叶始期这一变量来表征植物物候发生时的光周期情况。根据本研究的假设, 植物展叶始期提前会导致温度敏感度降低。

(3) 春季气温标准差(SD), 通过计算响应时段内气温标准差的多年平均值来计算^[18,20]。根据本研究的假设, 春季气温标准差增大, 植物温度敏感度降低。

对每条展叶始期序列采用随机抽样法进行归因分析。具体做法是: 对每条序列随机选择 15 年形成一组春季物候期和温度序列, 计算该随机序列的温度敏感度以及 3 个变量(CD, LUD 和 SD)。将随机抽样实验重复 1000 次, 对随机形成的各时段温度敏感度和各变量进行 Pearson 偏相关分析。通过分析偏相关系数的显著度和正负号, 来判断各因子对温度敏感度的影响是否具有显著性和一致性。

2 结果分析

2.1 展叶始期温度敏感度变化的总体趋势

从植物展叶始期温度敏感度变化的总体趋势来看, 温度敏感度升高的序列明显多于降低的序列。313 条展叶始期温度敏感度变化序列中, 60.1% 的序列呈升高趋势, 其中显著的占 40.0% ($P < 0.05$); 39.9% 的温度敏感度序列降低, 其中显著降低的占 28.4% ($P < 0.05$) (图 2)。就变化幅度而言, 展叶始期温度敏感度的变化趋势在 $-7.03\text{d}/^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ (武汉的马尾松 *Pinus massoniana*) 到 $4.96\text{d}/^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ (长沙的枫香树 *Liquidambar formosana*) 之间, 中值为 $-0.15\text{d}/^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ 。但 81.2% 的序列温度敏感度变化趋势绝对值小于 $1\text{d}/^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ (图 2)。

通过对所有展叶始期序列在各个时间窗口内的统计分析发现, 1977—2014 年展叶始期温度敏感度的平均值和中值呈波动变化。2004 年以前主要呈升高趋势, 温度敏感度中值从 $-2.43\text{d}/^{\circ}\text{C}$ 增加至 $-4.08\text{d}/^{\circ}\text{C}$ 。2004 年后主要呈降低趋势, 中值重新降低到约 $-3.46\text{d}/^{\circ}\text{C}$ (图 3)。从线性趋势来看, 所有展叶始期序列温度敏感度的中值显著降低, 但变化速率较小, 仅 $-0.3\text{d}/^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ ($R^2 = 0.64$, $P < 0.05$)。

2.2 展叶始期温度敏感度变化的站点差异

从植物展叶始期温度敏感度变化的空间格局来看, 分布在温带地区的 6 个站点温度敏感度升高的物种数

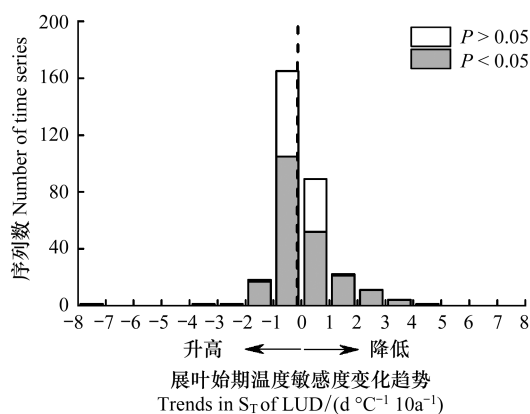


图 2 中国地区 313 条展叶始期序列温度敏感度变化趋势的频率分布 (1963—2014 年)

Fig. 2 Frequency distribution of the trends in temperature sensitivity (S_T) for 313 time series of leaf unfolding date (LUD) in China (1963—2014)

虚线表示变化趋势的中值 ($-0.15\text{d}/^{\circ}\text{C}/10\text{a}$)

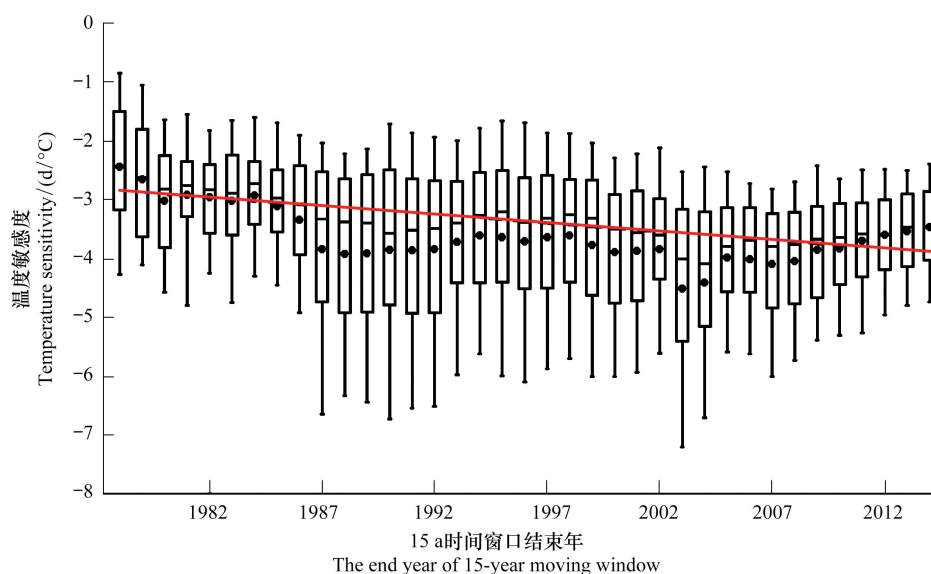


图 3 1977—2014 年中国地区 313 条展叶始期序列 15 年滑动温度敏感度变化

Fig.3 Temperature sensitivity of leaf unfolding date for each 15-year moving window of 313 time series in China (1977—2014)

箱底部和顶部代表四分位数;箱内横线代表中值;箱内圆点代表平均值;上下两个须的终端分别代表 10 和 90 分位数;红线为中值的线性拟合线; $y = -0.03x + 53.8$, $R^2 = 0.64$, $P < 0.05$

量均超过 60% (图 4)。其中,北京植物展叶始期温度敏感度升高最为普遍,升高的物种比例达到 89.3%。其中显著升高的物种占 75.0% ($P < 0.05$),平均变化速率为 $-0.43 \text{ d}/^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ 。而分布在亚热带温度带的 4 个站点,除合肥植物展叶始期温度敏感度升高 ($-0.51 \text{ d}/^{\circ}\text{C}/10\text{a}$) 外,其他站点 (武汉、长沙和贵阳) 均有超过 65% 的物种展叶始期温度敏感度降低,且显著降低的物种比例在 45.7% 到 68.4% 之间。

2.3 展叶始期温度敏感度变化的影响因子

对温带地区站点而言,有 66% 的展叶始期序列温度敏感度与冷激天数呈负相关关系,其中偏相关系数显著的序列占 58.3% ($P < 0.05$);只有 10% 的展叶始期序列温度敏感度与冷激天数呈显著正相关关系 ($P < 0.05$) (图 5d)。这表明,对温带地区大部分植物而言,当冷激天数减少时,展叶始期温度敏感度降低,符合预期假设。对亚热带地区的站点,则有超过一半 (58.9%) 的序列温度敏感度与冷激天数呈正相关关系,显著的序列达 46.8% ($P < 0.05$);只有 38.7% 序列温度敏感度与冷激天数呈显著负相关关系 ($P < 0.05$) (图 5g)。这表明,对亚热带地区大部分植物而言,随着冷激天数减少,展叶始期温度敏感度反而升高,不符合预期假设。

在温带和亚热带地区,分别有 63.7% 和 70.2% 的序列展叶始期温度敏感度与平均展叶始期呈正相关关系,其中显著的序列分别有 57.8% 和 66.1% ($P < 0.05$) (图 5e, h)。两个地区分别只有 25.1% 和 24.2% 的序列温度敏感度与平均展叶始期呈显著负相关 ($P < 0.05$)。因此,无论是在温带地区还是亚热带地区 (图 5b),对大部分植物而言,展叶始期越早,温度敏感度越高,不符合本研究的预期假设。

与气温标准差的偏相关分析表明,在温带和亚热带地区,分别有 65.8% 和 63.7% 的序列展叶始期温度敏感度与春季气温标准差呈正相关关系,其中偏相关系数显著的序列数分别有 52.4% 和 57.2% ($P < 0.05$) (图 5f, i)。两个地区分别只有 24.6% 和 25% 的序列展叶始期温度敏感度与春季气温标准差呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)。该结果表明,当春季气温变率增大时,大部分植物展叶始期温度敏感度降低,符合预期假设,并且在两个区域的结果一致。

3 讨论

本研究系统探讨了 1963—2014 年中国中东部地区 10 个站点 313 条展叶始期序列的温度敏感度变化趋

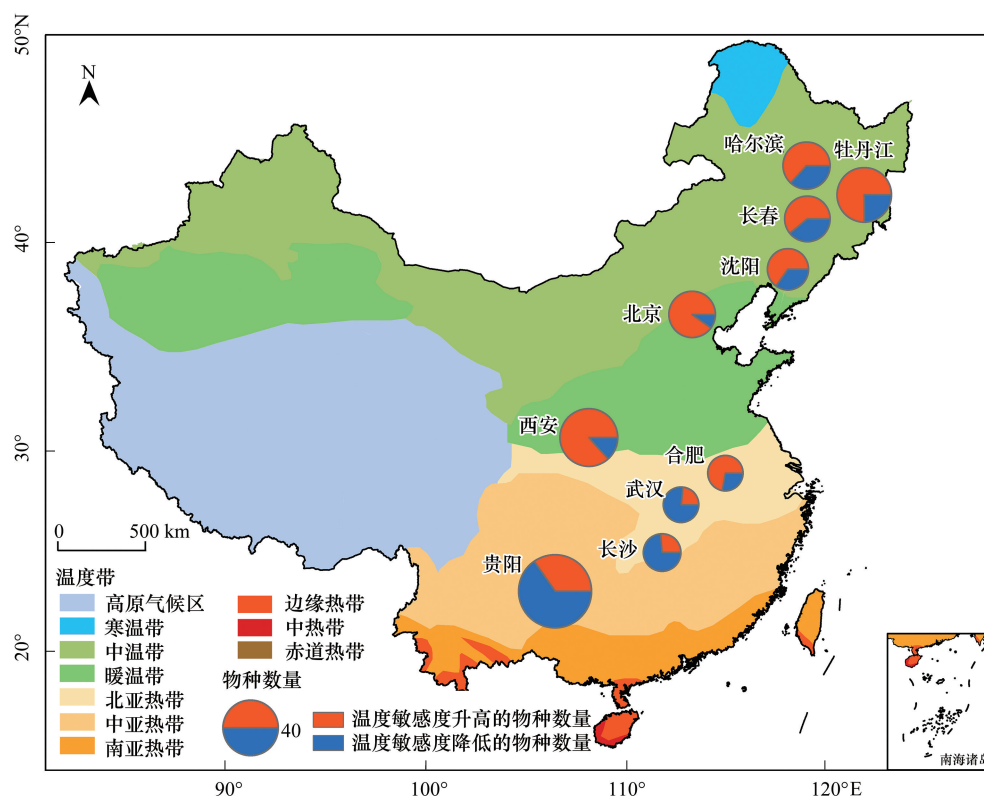


图4 中国10个站点植物展叶始期温度敏感度变化的空间分布

Fig.4 The spatial patterns of trends in temperature sensitivity of leaf unfolding date at 10 sites in China

势及可能原因。其中,60.1%的序列温度敏感度呈升高趋势,39.9%的温度敏感度序列呈降低趋势。该结果与欧洲地区的研究结果不同。欧洲7种广布种展叶始期平均温度敏感度1999—2013年相较于1980—1994年降低了40%^[6]。这表明植物春季物候期的温度敏感度的变化存在显著的区域差异。

研究结果表明,展叶始期温度敏感度与冷激天数的相关关系存在区域差异。在温带地区,66%的植物展叶始期序列的温度敏感度与冷激天数呈负相关关系,表明在温带地区,冷激量的变化能够解释大部分植物温度敏感度变化。然而,在亚热带地区,大部分植物可能不需要或只需要很小的冷激量即可解除芽在秋冬季的休眠^[31],冬季低温不足不会使展叶始期温度敏感度降低,表现为58.9%的序列展叶始期温度敏感度与冷激天数呈正相关关系。对于冷激条件变化的响应差异可能是导致温带和亚热带植物展叶始期温度敏感度变化趋势不同的原因。当前,冷激条件对植物叶芽发育的影响仍缺乏深刻认识,需要进一步研究。

根据光周期限制的假设,在气温较高的年份,展叶始期对光周期敏感的植物由于昼长不足的限制而停止提前。因此,展叶始期提前,温度敏感度应降低。但仅有36.4%的温带序列和29.8%的亚热带序列支持这一结论,对于其余63.7%和70.2%的序列而言,随着展叶始期提前,温度敏感度反而升高。因此,光周期限制不能解释大部分植物春季展叶始期温度敏感度的变化。可能的原因是所选植物的春季物候期对光周期变化并不敏感。另一个可能原因是在当前气候状态下,大部分植物春季展叶始期尚未受到光周期限制。在未来气候持续升温的情景下,对光周期敏感的植物可能因到达昼长的阈值而不再提前^[32]。

本研究结果还表明无论在温带还是亚热带地区,超过一半的展叶始期序列温度敏感度与春季气温标准差呈显著正相关关系,说明春季气温变率对展叶始期温度敏感度有显著影响,且区域差异性较小。可能的机制是春季温度波动较大的区域更易发生霜冻事件,植物通过降低对气候变化响应的敏感度以减小遭受霜冻灾害的风险^[18]。该结果也与温度敏感度空间分布的影响因素一致。Wang等^[18]研究发现欧洲不同站点间植物春季物候期温度敏感度与春季气温标准差存在显著正相关关系,在春季气温变率较大的地区植物春季物候敏感

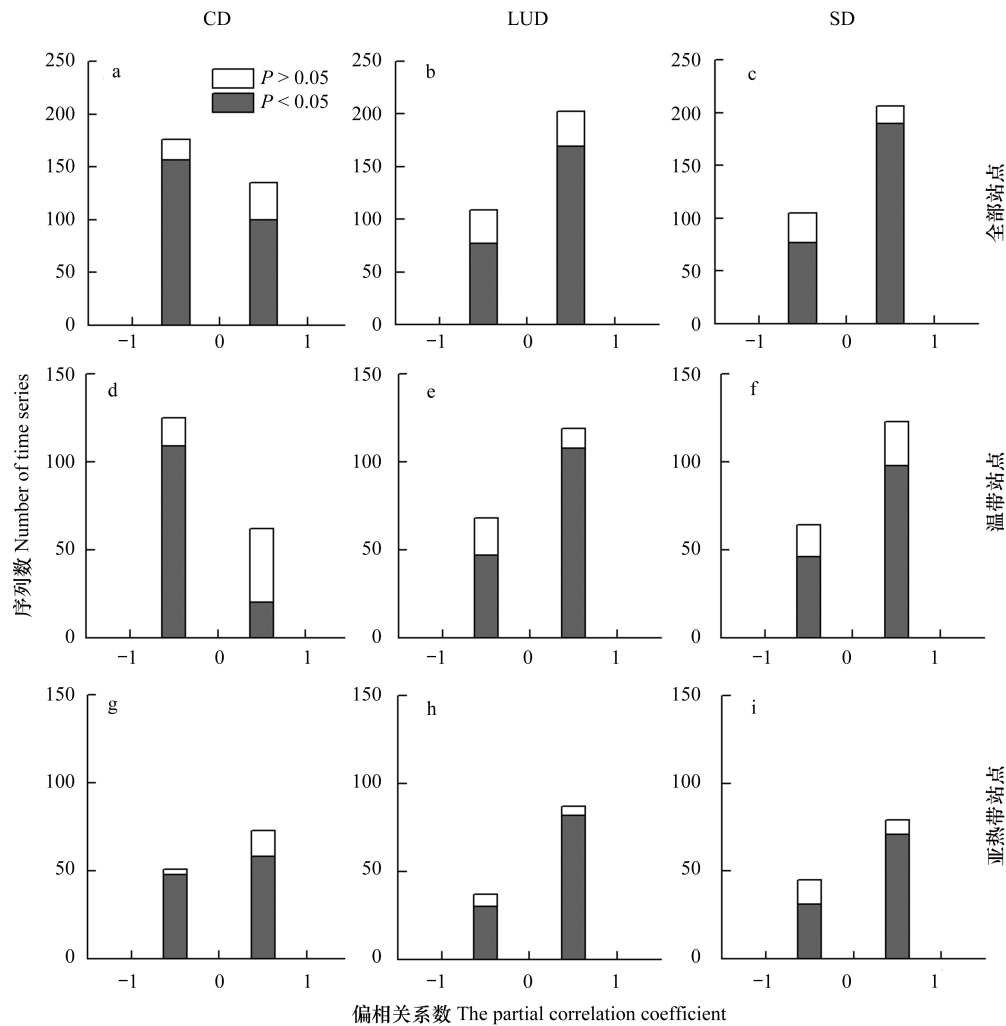


图 5 中国地区全部站点以及分区的植物展叶始期温度敏感度与 3 个因子的偏相关系数频率分布

Fig.5 Frequency distributions of the partial correlation coefficients between temperature sensitivity of leaf unfolding date and three factors

第一行:全部站点;第二行:温带站点;第三行:亚热带站点。a, d, g: 冷激天数(CD); b, e, h: 平均展叶始期(LUD); c, f, i: 春季气温标准差(SD)

度较低。Zhang 等^[20]通过分析中国 59 个站点植物花期温度敏感度分布规律也得到类似结论。

4 结论

本研究定量分析了近 50 年中国中东部地区 10 个站点 163 种植物展叶始期温度敏感度的变化趋势及空间格局,并探讨了导致展叶始期温度敏感度变化的可能原因,主要结论为:

(1) 在全部 313 条展叶始期时间序列中,60.1%的序列温度敏感度呈升高趋势,其中显著升高的占 40.0% ($P < 0.05$)。39.9%的序列温度敏感度降低,其中显著降低的占 28.4%。所有植物温度敏感度的中值在 1963—2014 年显著升高。

(2) 在空间分布上,温带地区的 6 个站点展叶始期温度敏感度平均呈升高趋势。其中,北京植物展叶始期温度敏感度升高最为普遍,显著升高的物种比例达到 75.0% ($P < 0.05$)。而亚热带站点(除合肥外)的展叶始期温度敏感度主要呈降低趋势。其中,长沙植物展叶始期温度敏感度显著降低的物种比例最高,达 68.4%。

(3) 冬季冷激量和春季气温变率是影响植物展叶始期温度敏感度随时间变化的主要因素。冬季冷激量降低将导致植物展叶始期温度敏感度降低,而春季气温变率降低将导致植物展叶始期温度敏感度升高。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] Menzel A, Sparks T H, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-kübler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A, Chmielewski F M, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl A, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatzcak K, Måge F, Mestre A, Nordli Ø, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheffinger H, Striz M, Susni A, Van V, Arnold J H, Wielgolaski R, Zach S, Züst A. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 2006, 12(10): 1969-1976.
- [3] Liu J, Cheng H, Jiang D, Huang L. Impact of climate-related changes to the timing of autumn foliage colouration on tourism in Japan. *Tourism Management*, 2019, 70: 262-272.
- [4] 葛全胜, 郑景云, 张学霞, 郝志新. 过去 40 年中国气候与物候的变化研究. *自然科学进展*, 2003, 13(10): 1048-1053.
- [5] Walther G. Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology*, 2004, 6(3): 169-185.
- [6] 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.
- [7] Lapenis A, Henry H, Vuille M, Mower J. Climatic factors controlling plant sensitivity to warming. *Climate Change*, 2014, 122(4): 723-734.
- [8] Cleland E E, Allen J M, Crimmins T M, Dunne J A, Pau S, Travers S E, Zavaleta E S, Wolkovich E M. Phenological tracking enables positive species responses to climate change. *Ecology*, 2012, 93(8): 1765-1771.
- [9] Delucia E H, Nabity P D, Zavala J A, Berenbaum M R. Climate change: Resetting plant-insect interactions. *Plant Physiology*, 2012, 160(4): 1677-1685.
- [10] Rutishauser T, Luterbacher J, Defila C, Frank D, Wanner H. Swiss spring plant phenology 2007: Extremes, a multi-century perspective, and changes in temperature sensitivity. *Geophysical Research Letters*, 2008, 35(5): L05703.
- [11] Dai J H, Xu Y J, Wang H J, Alatalo J, Tao Z X, Ge Q S. Variations in the temperature sensitivity of spring leaf phenology from 1978 to 2014 in Mudanjiang, China. *International Journal Biometeorology*, 2019, 63(5): 569-577.
- [12] Wang H J, Rutishauser T, Tao Z X, Zhong S Y, Ge Q S, Dai J H. Impacts of global warming on phenology of spring leaf unfolding remain stable in the long run. *International Journal Biometeorology*, 2017, 61(2): 287-292.
- [13] Zhang X Y, Tarpley D, Sullivan J T. Diverse responses of vegetation phenology to a warming climate. *Geophysical Research Letters*, 2007, 34(19): 255-268.
- [14] 刘震, 王国霞, 蒋建平. 二球悬铃木冬芽休眠的温度特性. *生态学报*, 2006, 26(9): 2870-2876.
- [15] Cook B I, Wolkovich E M, Davies T J, Ault T R, Betancourt J L, Allen J M, Bolmgren K, Cleland E E, Crimmins T M, Kraft N J B, Lancaster L T, Mazer S J, McCabe G J, McGill B J, Parmesan C, Pau S, Regetz J, Salamin N, Schwartz M D, Travers S E. Sensitivity of spring phenology to warming across temporal and spatial climate gradients in two independent databases. *Ecosystems*, 2012, 15(8): 1283-1294.
- [16] Pope K S, Dose V, Da Silva D, Brown P H, Leslie C A, Dejong T M. Detecting nonlinear response of spring phenology to climate change by Bayesian analysis. *Global Change Biology*, 2013, 19(5): 1518-1525.
- [17] Basler D, Körner C. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 165(6): 73-81.
- [18] Wang T, Ottlé C, Peng S S, Janssens I A, Lin X, Poulter B, Yue C, Ciais P. The influence of local spring temperature variance on temperature sensitivity of spring phenology. *Global Change Biology*, 2014, 20(5): 1473-1480.
- [19] Wang C, Cao R Y, Chen J, Rao Y H, Tang Y H. Temperature sensitivity of spring vegetation phenology correlates to within-spring warming speed over the Northern Hemisphere. *Ecological Indicators*, 2015, 50: 62-68.
- [20] Zhang H C, Yuan W P, Liu S G, Dong W J, Fu Y. Sensitivity of flowering phenology to changing temperature in China. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2015, 120(8): 1658-1665.
- [21] Vitis Y, Lenz A, Körner C. The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 541.
- [22] Bennie J, Kubin E, Wiltshire A, Huntley B, Baxter R. Predicting spatial and temporal patterns of bud-burst and spring frost risk in north-west Europe: The implications of local adaptation to climate. *Global Change Biology*, 2010, 16(5): 1503-1514.
- [23] Vitis Y, Schneider L, Rixen C, Christen D, Rebetez M. Increase in the risk of exposure of forest and fruit trees to spring frosts at higher elevations in Switzerland over the last four decades. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 248: 60-69.
- [24] 仲舒颖, 葛全胜, 郑景云, 戴君虎, 王焕炯. 近 30 年北京自然历的主要物候期、物候季节变化及归因. *植物生态学报*, 2012, 36(12):

- 1217-1225.
- [25] 徐韵佳, 戴君虎, 王焕炯, 刘亚辰. 1985-2012 年哈尔滨自然历主要物候期变动特征及对气温变化的响应. 地理研究, 2015, 34(9): 1662-1674.
- [26] Chen X Q, Xu L. Phenological responses of *Ulmus pumila* (Siberian Elm) to climate change in the temperate zone of China. International Journal of Biometeorology, 2012, 56(4): 695-706.
- [27] Dai J H, Wang H J, Ge Q S. The spatial pattern of leaf phenology and its response to climate change in China. International Journal of Biometeorology, 2014, 58(4): 521-528.
- [28] Dai J H, Wang H J, Ge Q S. Multiple phenological responses to climate change among 42 plant species in Xi'an, China. International Journal of Biometeorology, 2013, 57(5): 749-758.
- [29] Matsumoto K, Ohta T, Irasawa M, Nakamura T. Climate change and extension of the *Ginkgo biloba*, L. growing season in Japan. Global Change Biology, 2003, 9(11): 1634-1642.
- [30] Fu Y H, Campioli M, Deckmyn G, Janssens I A. Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 181: 125-132.
- [31] Larcher W. Altitudinal variation in flowering time of lilac (*Syringa vulgaris* L.) in the Alps in relation to temperatures. Sitzungsberichte und Anzeiger, 2006, 212: 3-18.
- [32] Morin X, Roy J, Sonié L, Chuine I. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. New Phytologist, 2010, 186(4): 900-910.