

DOI: 10.5846/stxb202203230724

苏伟峰, 周广胜, 宋兴阳, 吕晓敏. 增温和光周期变化对东北地区兴安落叶松主要物候期的影响. 生态学报, 2023, 43(6): 2546-2554.

Su W F, Zhou G S, Song X Y, Lü X M. Effects of warming and photoperiod change on main phenological phases of *Larix gmelinii* in Northeast China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(6): 2546-2554.

增温和光周期变化对东北地区兴安落叶松主要物候期的影响

苏伟峰^{1,3}, 周广胜^{2,3,*}, 宋兴阳², 吕晓敏^{2,3}

1 郑州大学地球科学与技术学院, 郑州 450001

2 中国气象科学研究院灾害天气国家重点实验室, 北京 100081

3 中国气象科学研究院 郑州大学生态气象联合实验室, 郑州 450001

摘要:兴安落叶松在东北地区森林生态系统的结构与功能中起着重要作用, 气候变化背景下东北地区气温增加且光照缩短必将影响兴安落叶松的变化, 特别是物候这一气候变化的敏感指标。弄清其物候对气候变化的响应有助于揭示兴安落叶松的变化趋势。但是, 当前关于兴安落叶松物候对温度、光周期及其协同作用的响应机制仍不清楚。针对东北地区温度剧增、日照时数减少的特点, 2019 年 4 月至 11 月开展了 3 年生兴安落叶松幼苗主要物候期响应温度和光周期变化的大型人工气候室模拟控制实验。结果表明: (1) 不同程度的增温对兴安落叶松生长周期(展叶始期至完全变色期)无显著影响, 但显著缩短生长盛期(展叶盛期至叶变色普期), 且增温 2.0℃ 较增温 1.5℃ 对生长盛期影响更大。(2) 长光照显著增加兴安落叶松的生长周期(9.25 d), 短光照对兴安落叶松生长周期的影响不显著, 且长光照和短光照均使兴安落叶松生长盛期缩短, 二者对兴安落叶松生长盛期影响表现一致。(3) 长光照、短光照分别与增温协同作用均使兴安落叶松生长盛期缩短, 其中增温 2.0℃ 与长光照协同作用对生长盛期缩短更显著(34.67 d)。(4) 与生长始期(展叶始期)和末期(完全变色期)相比, 兴安落叶松生长盛期对温度响应更敏感, 除叶变色普期外, 兴安落叶松物候温度敏感度均随温度升高而降低。不同增温条件下, 光照减少降低叶变色始期的温度敏感度, 但增温 1.5℃ 时光照减少降低展叶盛期的温度敏感度, 增加叶变色普期的温度敏感度; 增温 2.0℃ 则相反。东北地区气候变化不利于兴安落叶松生长, 且增温 2.0℃ 较增温 1.5℃ 更为不利。研究结果可为理解东北地区生态系统结构与功能变化提供依据。

关键词:东北地区; 增温; 光周期; 兴安落叶松; 物候

Effects of warming and photoperiod change on main phenological phases of *Larix gmelinii* in Northeast China

SU Weifeng^{1,3}, ZHOU Guangsheng^{2,3,*}, SONG Xingyang², LÜ Xiaomin^{2,3}

1 School of Earth Science and Technology, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China

2 State Key Laboratory of Severe Weather, Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China

3 Joint Laboratory of Eco-Meteorology, Chinese Academy of Meteorological Sciences, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China

Abstract: *Larix gmelinii* forest plays an important role in the structure and function of forest ecosystem in Northeast China. In the context of climate change, the increase of temperature and the decrease of light in Northeast China will affect the change of *Larix gmelinii* forest, especially its phenology, a sensitive index of climate change. Understanding the response of phenology to climate change is helpful to reveal the change trend of *Larix gmelinii*. However, the response mechanism of

基金项目:国家重点研究计划项目(2018YFA0606103); 国家自然科学基金重点项目(42130514)

收稿日期:2022-03-23; **网络出版日期:**2022-11-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhousg@cma.gov.cn

Larix gmelini phenology to temperature, photoperiod and its synergistic effect is still unclear. According to the fact of increasing temperature and decreasing sunshine duration in Northeast China, a large-scale artificial climate chamber simulation experiment was conducted from April to November 2019 to understand the response of main phenological stages of *Larix gmelinii* seedlings with 3-year old to the changes of temperature and sunshine duration. The results indicate that: (1) Different degrees of warming had no significant effect on the growth cycle of *Larix gmelinii* (from the first stage of leaf unfolding to the complete discoloration stage), but significantly shortened the peak growth period (from the peak stage of leaf unfolding to the leaf discoloration in general). The effect of 2.0 °C warming on the growth peak was greater than that of 1.5 °C warming. (2) The growth cycle of *Larix gmelinii* significantly increased (9.25 days) with long sunshine duration, but the effect of short sunshine duration on the growth cycle of *Larix gmelinii* was not significant, and both long and short sunshine duration shortened the peak growth period of *Larix gmelinii*, and had the same effect on the peak growth period of *Larix gmelinii*. (3) The interaction between sunshine duration and increasing temperature shortened the peak growth period of *Larix gmelinii*, and the interaction between 2.0 °C warming and long sunshine duration had more significant to shorten the peak period of growth (34.67 days). (4) Compared with the initial growth stage (the first stage of leaf unfolding) and the final growth stage (complete discoloration stage), the peak growth stage of *Larix gmelinii* was more sensitive to temperature. The temperature sensitivity of phenology of *Larix gmelinii* decreased with the increase of temperature except the leaf discoloration in general. Under the conditions of different increasing temperatures, the decrease of sunshine duration decreased the temperature sensitivity at the leaf discoloration onset, however, when the temperature increased by 1.5 °C, the decrease of sunshine duration decreased the temperature sensitivity at the peak stage of leaf unfolding and increased the temperature sensitivity at the leaf discoloration in general, while it was the opposite under 2.0 °C warming. This indicates that climate change in Northeast China is not conducive to the growth of *Larix gmelinii*, and that 2.0 °C warming is more unfavorable than 1.5 °C warming. The results can provide a basis for understanding the changes of ecosystem structure and function in Northeast China.

Key Words: Northeast China; warming; photoperiod; *Larix gmelinii*; phenology

植物物候反映了植物的季节性生长周期,对温度、光周期以及其他环境因子引起的环境变化非常敏感^[1],可指示陆地生态系统对环境变化的响应^[2]。植物物候的变化将显著影响生态系统生产力和群落结构,如叶片展开和脱落决定生长季的长度,进而影响陆地生态系统的生产力、碳平衡和水文循环^[3-4]。因此,植物物候研究越来越受到气候变化研究者的重视。

温度和光周期是影响温带植物物候的主要环境因子^[5]。温度对植物春季物候具有双重作用,植物需要低温诱导满足冷激需求从而打破生理休眠期进入生态休眠期,高温会促使细胞分裂使植物从生态休眠期转为生长期^[6-7]。气候变暖使冬季温度升高,植物无法满足冷激需求,从而延迟春季物候^[8]。温度对植物春季物候的影响因植物种类而存在差异,相对于亚热带常绿树种,增温显著促进落叶树种春季物候提前^[9],大针茅和羊草则随温升使返青期推迟^[10],与寒冷地区相比,温暖地区的植物开花期对温度升高表现出更大的敏感度^[11]。温度对植物秋季物候的影响也存在差异,北半球中纬度草原植被生长季结束与温度呈负相关关系^[12],增温对杉木秋季物候影响不显著^[13],而温度的升高对4种落叶乔木(毛白杨、杜梨、七叶树和灯台树)叶全变色期的推迟起主导作用^[14]。长光照可以弥补植物生理休眠期对低温的需求,进而促进春季物候^[15],短光照可以抑制叶片展开来降低霜冻风险^[16]。短光照还可诱导叶片衰老并进入休眠^[17]。不同光照时长对植物的影响不同,16 h光周期更有利于香樟幼苗生长^[18],茅苍术根茎生长期在9 h光照条件下生长会受到抑制^[19],11 h光周期可加速菊花花瓣展开^[20]。研究表明,植物物候对温度、光周期的响应因植物种类存在差异,但是关于兴安落叶松物候对温度、光周期以及协同作用的响应机制仍不清楚。

1961—2010年中国年均气温呈明显的增加趋势(0.275 °C/10a)、年日照时数呈显著减小趋势(-45.014 h/

10a)、年降水量变化不显著(0.254 mm/10a);东北地区增温趋势尤其显著,年均气温增加达 0.343℃/10a、年日照时数减小达 41.856 h/10a、年降水呈弱减少趋势,为-4.448 mm/10a^[21]。兴安落叶松(*Larix gmelinii*)是中国东北大兴安岭地区的主要乔木树种,对气候变化较敏感^[22]。气候是影响植物分布的最主要因素^[23],在全球气候变暖的背景下,东北地区气候呈暖干化趋势发展^[24],兴安落叶松的地理分布范围也将逐渐北移,甚至从中国消失^[25]。兴安落叶松是强喜光树种,不同光环境将影响其物候期^[26]。东北地区温度剧增及其日照时数的显著减少必将影响其优势树种兴安落叶松的物候变化,进而改变该地区生态系统的结构与功能。为减轻气候变化风险,《联合国气候变化框架公约》近 200 个缔约方一致同意通过《巴黎协定》,为将全球平均气温较工业化前水平升高控制在 2.0℃之内,并为控制在 1.5℃内努力^[27-29]。对此,联合国气候变化框架公约委托政府间气候变化专门委员会(IPCC)于 2018 年发布关于全球升温 1.5℃的特别报告,以促进学界就全球升温 1.5℃对自然生态系统和人类社会经济的影响进行系统预估。为此,本研究基于 3 年生兴安落叶松幼苗对不同程度的增温、光周期及其协同作用的大型人工气候室模拟实验资料,探讨温度、光周期变化及其协同作用对兴安落叶松主要物候期的影响,以增进气候变化对兴安落叶松物候影响的理解,并为理解东北地区生态系统结构与功能变化提供依据。

1 材料与方法

1.1 实验设计

以东北地区主要树种兴安落叶松为实验材料。所选兴安落叶松幼苗产自黑龙江省齐齐哈尔市拜泉县林场,树龄为 3 年。将生长良好、发育基本一致的幼苗移栽至直径和高度均为 20 cm 的塑料盆中。每盆 1 株,所用土壤为当地黑土。2019 年 3 月中旬对产地的兴安落叶松幼苗进行装土,在大型人工气候室适应 15 d 后开展模拟实验。实验于 2019 年 4 月至 11 月在河北固城农业气象国家野外科学观测研究站(39°08'N,115°40'E,海拔高度 15.2 m)开展。

模拟实验控制的气候因子为温度和光周期。设置 3 个温度处理×3 个光周期处理,共 9 个处理,每个处理 4 个重复。其中,温度处理分别为对照(T1)、增温 1.5℃(T2)和增温 2.0℃(T3),其中对照温度为兴安落叶松幼苗生长地相应月份近 30 年的平均气温,增温处理是在对照温度基础上分别增温 1.5℃和 2.0℃。光周期处理分别为对照组 14 h(L2)、短光照 10 h(L3)和长光照 18 h(L1),其中 14 h 为兴安落叶松幼苗生长地近 30 年生长季平均日照长度。空气相对湿度为兴安落叶松幼苗生长地相应月份近 30 年的月平均相对湿度,CO₂浓度为(400±20) μmol/mol,每 3d 浇水一次,灌溉量依据生长季相应月份近 30 年的平均降水量确定,确保幼苗存活(表 1)。

表 1 模拟实验的温度、空气湿度和灌水量

Table 1 Temperature, air humidity and irrigation amount in the simulation experiment

月份 Month	月平均气温/℃ Monthly average temperature	月相对湿度/% Monthly relative humidity	月降水量/mm Monthly precipitation	每 3 天浇水量/mL Water every 3 days
4	5.65	50.94	19.51	55
5	14.02	51.41	37.64	107
6	19.96	65.16	87.04	247
7	22.33	76.87	155.24	440
8	20.28	78.68	113.22	321
9	13.61	69.75	54.45	154
10	4.45	61.76	20.16	57
11	-8.2	73.11	5.27	—

相应月份气温、空气相对湿度和降水数据均来源于中国气象数据网

1.2 物候观测方法

按照《中国物候观测方法》^[30]进行人工观测并记录兴安落叶松幼苗达到各物候的日期,将记录的日期转

化为序日 (Julian days), 观测的物候包括展叶始期、展叶盛期、叶变色始期、叶变色普期和完全变色期。当观测幼苗伸出的小叶开始分开时, 认为其到达展叶始期; 当新叶长出的长度达到老针叶一半的时候记录为展叶盛期。当针叶开始明显变黄时认为其到达叶变色始期; 叶变色普期和完全变色期分别以 50% 叶子变色和所有的叶子完全变色作为判断标准。对物候变化较快的阶段 (如叶变色普期-完全变色期) 每天上午和下午各观测一次, 物候变化较慢的阶段 (如展叶始期-展叶盛期) 每两天观测一次。

1.3 温度敏感度

植物物候温度敏感度指植物物候在不同温度变化下的响应速率^[31], 在增温实验中通常表示为温度每变化 1℃, 物候期提前或延迟的天数^[32] (温度敏感度正值表示与对照相比推迟, 负值表示与对照相比提前。文中温度敏感度大小比较指的是绝对值), 可计算如下:

$$P_{\text{sens}} = (D_{\text{eg}} - D_{\text{cg}}) / (T_i - T_1)$$

式中, P_{sens} 为物候温度敏感度 (d/℃), D_{eg} 为实验组各物候发生的日序; D_{cg} 为对照组各物候发生的日序; T_i 为实验组空气温度 (℃), i 依据实验组取值为 2 或 3; T_1 为对照组空气温度 (℃)。

1.4 数据处理

采用双因素方差分析方法研究不同增温、光周期及其协同作用下兴安落叶松幼苗不同物候期以及持续时间的影响, 并进一步采用 LSD 多重比较检验实验组与对照组物候之间的差异, 用 Duncan 多重比较方法分析不同处理间物候持续时间的差异。所用数据分析软件为 SPSS 26.0, 利用 Origin 2021 软件完成绘图。

2 结果与分析

2.1 温度、光周期及其协同作用对主要物候期的影响

与对照相比, 不同增温对兴安落叶松展叶始期和完全变色期的影响不显著 (图 1)。增温 1.5℃ 使展叶盛期显著推迟 8 d, 但增温 2.0℃ 对展叶盛期推迟无显著影响。增温均使叶变色始期和叶变色普期显著提前, 其中增温处理均使叶变色始期提前 18 d, 增温 1.5℃ 和 2.0℃ 分别提前叶变色普期 6.33 d 和 24.33 d。这表明, 增温并不显著改变兴安落叶松的生长周期 (展叶始期至完全变色期), 但对兴安落叶松的生长盛期 (展叶盛期至叶变色普期) 发育有显著影响。

长光照使兴安落叶松展叶始期和叶变色始期显著提前 5.75 d 和 18 d, 但使完全变色期显著推迟 3.50 d (图 1), 短光照对展叶始期、叶变色始期和完全变色期影响不显著。短光照显著推迟展叶盛期 10 d, 但长光照对展叶盛期影响不显著。不同光周期均使叶变色普期显著提前, 长光照和短光照分别使叶变色普期提前 22.33 d 和 8.33 d。这表明, 不同光周期均显著影响兴安落叶松生长盛期发育, 但仅长光照对兴安落叶松的生长周期有显著影响。

增温 1.5℃ 条件下, 兴安落叶松展叶始期仅在长光照处理下显著提前 4 d, 展叶盛期仅在短光照处理下显著推迟 6 d (图 1)。增温 2.0℃ 与光周期协同对展叶始期影响不显著 (图 1), 但均显著推迟展叶盛期, 长光照和短光照分别使展叶盛期推迟 9.33 d 和 5.33 d。增温与光周期协同均使叶变色始期和叶变色普期显著提前, 但对完全变色期无显著影响, 其中增温 1.5℃ 与长光照、增温 1.5℃ 与短光照、增温 2.0℃ 与长光照、增温 2.0℃ 与短光照协同使叶变色始期提前 17.25 d、17 d、18 d 和 12 d, 使叶变色普期提前 11.67 d、12.67 d、25.33 d 和 9.33 d。这表明, 增温与光周期协同作用显著影响兴安落叶松生长盛期发育, 但仅增温 1.5℃ 与长光照协同作用对兴安落叶松的生长周期有显著影响。

2.2 温度、光周期及其协同作用对生长周期和生长盛期的影响

对照组生长周期和生长盛期持续时间分别为 190.50 d 和 160.67 d (图 2)。增温、短光照及其协同作用均对兴安落叶松生长周期无显著影响, 但长光照使兴安落叶松的生长周期显著延长 9.25 d, 增温 1.5℃ 与长光照协同作用使生长周期显著延长 5.75 d。增温、光周期及其协同作用均使兴安落叶松的生长盛期显著缩短, 其中增温 1.5℃、增温 2.0℃、长光照、短光照、增温 1.5℃ 与长光照、增温 1.5℃ 与短光照、增温 2.0℃ 与长光照、增温

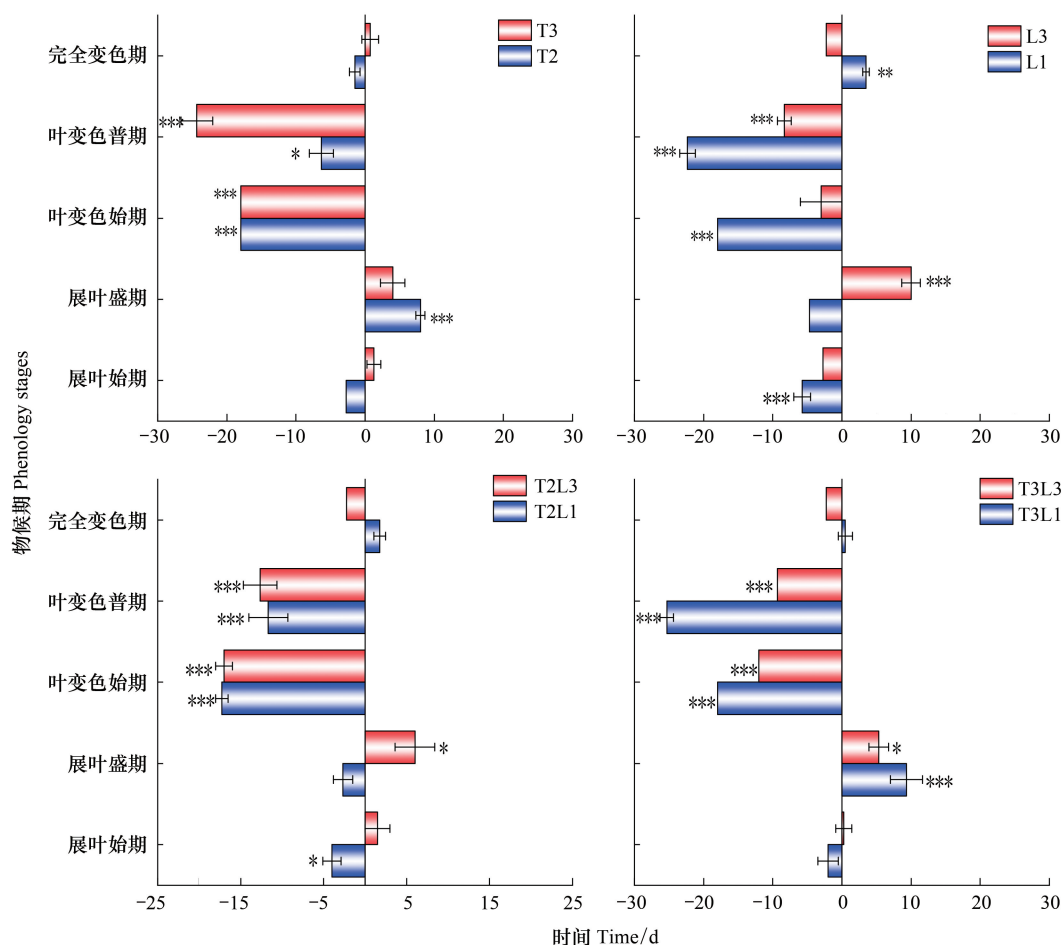


图1 温度、光周期及其协同作用对兴安落叶松主要物候期的影响(平均值 $\pm$ 标准误差)

Fig.1 Effects of warming, sunshine duration and their interaction on main phenological stages of *Larix gmelinii* (Mean $\pm$ SE)

正值表示与对照相比推迟,负值表示与对照相比提前; *、** 和 *** 分别代表实验组与对照组相比在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.005$ 水平显著

2.0℃与短光照协同分别使生长盛期缩短 14.33 d、28.33 d、17.67 d、18.33 d、9 d、18.67 d、34.67 d 和 14.67 d。

2.3 兴安落叶松主要物候期的温度敏感度

增温 1.5℃条件下(图 3),兴安落叶松展叶始期、展叶盛期、叶变色始期、叶变色普期和完全变色期温度敏感度分别为 -1.83 d/℃、 5.33 d/℃、 -12 d/℃、 -4.22 d/℃ 和 -1 d/℃,增温 2.0℃条件下分别为 0.63 d/℃、 2 d/℃、 -9 d/℃、 -12.17 d/℃ 和 0.38 d/℃。这表明与增温 1.5℃相比,除叶变色普期外,增温 2.0℃使兴安落叶松其余物候期的温度敏感度均随温度升高而降低,且不同增温条件下兴安落叶松生长盛期各物候期的温度敏感度均大于生长始期(展叶始期)和末期(完全变色期)。

增温与长光照协同作用下(图 4),展叶始期温度敏感度均为负值,缩短光照后展叶始期温度敏感度为正值,完全变色期则相反。与增温 1.5℃相比,增温 1.5℃条件下,光周期变化均降低了展叶盛期和叶变色始期的温度敏感度,增加了叶变色普期的温度敏感度,其中长光照下展叶盛期的温度敏感度最小(-1.78 d/℃)。与增温 2.0℃相比,增温 2.0℃条件下,不同光周期均增加展叶盛期的温度敏感度,延长光照对叶变色始期无显著影响,但增加叶变色普期的温度敏感度(-12.67 d/℃),缩短光照均减少叶变色始期和叶变色普期的温度敏感度(-6 d/℃ 和 -4.67 d/℃)。

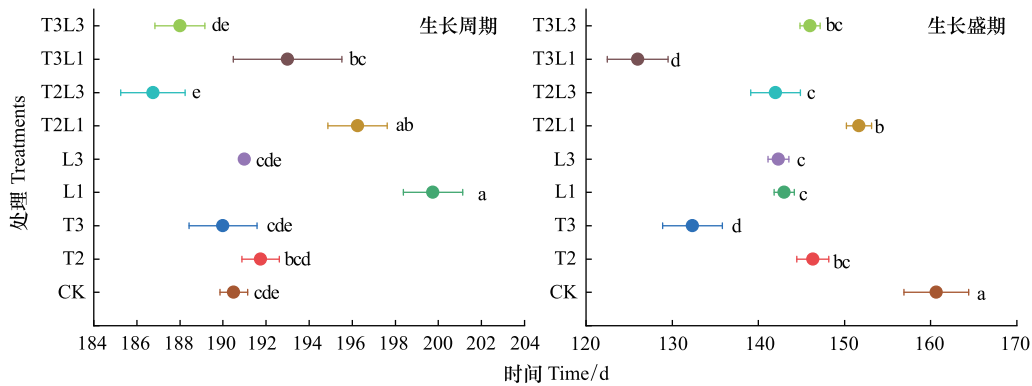


图2 温度、光周期及其协同作用对兴安落叶松生长周期和生长盛期持续时间的影响(平均值±标准误差)

Fig.2 Effects of warming, sunshine duration and their interaction on the growth duration and the peak period of *Larix gmelinii* (Mean±SE)

不同字母代表处理间差异显著。CK:对照处理 Control treatments; T2:增温 1.5 °C Temperature increase by 1.5 °C; T3: 增温 2.0 °C Temperature increase by 2.0 °C; L1:长光照 Long sunshine duration; L3:短光照 Short sunshine duration

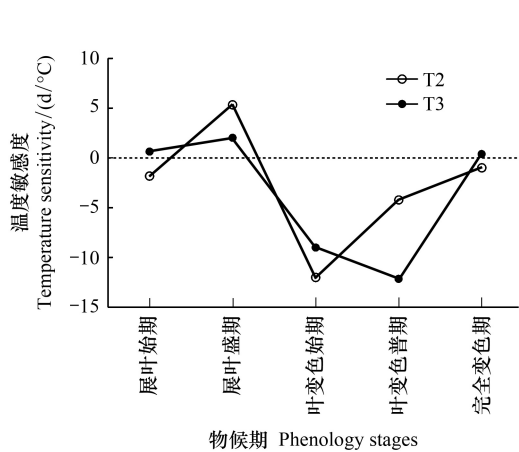


图3 不同增温条件下兴安落叶松主要物候期的温度敏感度

Fig.3 Temperature sensitivity of main phenological stages of *Larix gmelinii* under different degrees of warming

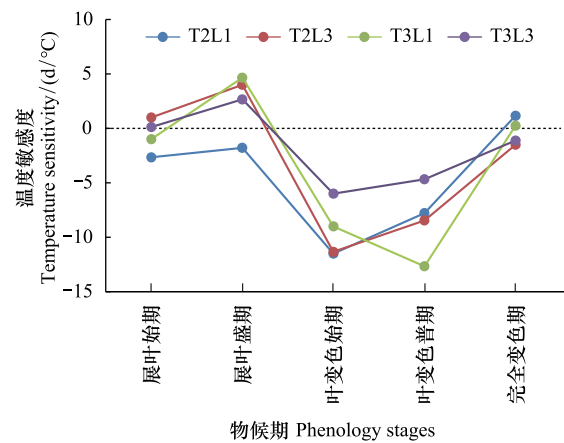


图4 增温与光周期协同作用下兴安落叶松主要物候期的温度敏感度

Fig.4 Temperature sensitivity of main phenological stages of *Larix gmelinii* under interaction between warming and sunshine duration

3 讨论

研究表明,温度升高时,青海湖地区矮嵩草的生长季(返青期至枯黄期)长度缩短^[33],但尧都区和安泽地区的木本植物生长季(展叶始期至落叶末期)延长,隰县木本植物生长季变化则不明显^[34],与本研究不同增温对兴安落叶松生长周期无显著影响结果一致,这表明不同植物生长周期对气候变化响应存在差异。黑果枸杞花期持续时间在增温处理下缩短 16.25 d,开花模式由“多重高峰模式”变为“集中开花模式”^[35],齿叶风毛菊在增温处理下花期持续时间缩短 9 d,在增温减水处理下缩短 11 d,而杜香花期持续时间延长从而成为该群落的优势种^[36]。增温使珠芽拳参的花芽期、开花期和凋谢期持续时间分别缩短 12 d、2 d 和 1 d^[37]。气候暖干化条件下,辽东栎展叶期推迟 5.53 d/10a,叶变色期提前 10.77 d/10a^[38],与本研究增温显著缩短兴安落叶松生长盛期结果一致。研究表明,干旱使高寒草甸植物繁殖期缩短,从而抑制群落生物量积累,生产力降低^[39]。这表明环境变化使植物采取不同的生存策略,从而使群落结构发生变化,因此,未来气候变暖将使东北地区森林生态系统结构发生改变。增温 1.5 °C 或 2 °C 将增加极端天气事件发生的概率,进而影响生态系统,

将增温控制在 1.5℃ 以内将规避气候变化对生态系统造成的影响^[40]。本研究表明,增温 2.0℃ 比增温 1.5℃ 使兴安落叶松生长盛期缩短更显著。平均每增温 1℃,栎树展叶时间提前 1.6 d,但樟树展叶延迟 0.6 d^[9],与本研究增温处理下兴安落叶松展叶始期对温度的响应一致。木本植物芽期物候在不同增温处理下温度敏感度随温度的升高而减弱^[41],本研究也表明与增温 1.5℃ 相比,除叶变色普期外,增温 2.0℃ 使兴安落叶松其余物候温度敏感度随温度升高而减小。增温对苜蓿分枝期、现蕾期和初花期的提前影响大于苗期和盛花期^[42],本研究也发现兴安落叶松生长盛期对温度的响应大于生长始期和末期。增温背景下,降水减少将使克氏针茅枯黄期提前^[43],与本研究增温导致兴安落叶松叶变色始期和叶变色普期提前结果一致,出现该现象可能是由于土壤水分缺失造成暖干化,干旱会对植物的生长发育造成影响^[44],轻度土壤水分胁迫加快植物物候进程使物候期提前^[45]。研究也表明,内蒙古植被枯黄期提前将降低秋季植被生产力^[46]。因此,未来研究应考虑土壤水分对兴安落叶松物候的影响。

光周期是控制非洲植被生长季开始和结束的主导因素^[47]。本研究表明,光周期对兴安落叶松各个物候期均有显著影响,长光照可以延长兴安落叶松的生长周期。增温环境下缩短光照将延迟兴安落叶松展叶盛期,该结果与蒙古栎春季物候表现一致^[48]。光照越好,克氏针茅枯黄期越提前^[49]。本研究表明,光周期处理、增温 2.0℃ 与光周期协同作用下,长光照对兴安落叶松叶变色始期和叶变色普期的提前作用均大于短光照,可能是由于兴安落叶松对光周期较敏感导致,也可能是植物权衡氮和碳需求的结果:植物过早进入衰老将会以牺牲光合产量为代价回收氮,短光照使植物光合时间较长光照处理大大缩短,因此需要较长光照推迟物候来补偿光照时间的不足以实现最大程度的碳累积^[50]。增温 2.0℃ 条件下,与长光照相比,短光照均降低兴安落叶松展叶始期、展叶盛期、叶变色始期和叶变色普期的温度敏感度。研究指出,短光照降低欧洲山毛榉叶片展开期的温度敏感度,而对光周期不敏感的七叶树则无显著影响^[51]。因此,在没有充分考虑光周期效应时,陆地生态系统过程对气候变暖的响应可能被高估^[52]。葡萄和桑树在短日照条件下均会进入休眠期^[53-54],本研究表明延长光照将使兴安落叶松完全变色期推迟,可能是由于长光照对兴安落叶松的休眠起到抑制作用。

已有研究大多将叶子展开的时间确定为生长季节的开始日期。研究发现,春季、冬季以及全年变暖会显著延长萌芽期至展叶期的时间,萌芽时间可以作为生长季节开始的指标会延长生长季节的长度^[55]。因此,同一物种物候指标选取不同可能会得出不同的结论。兴安落叶松幼苗物候对环境变化响应复杂,未来仍需开展更长时间的模拟实验,并从生理生态机制去研究环境变化对兴安落叶松物候的影响,以完善环境变化对兴安落叶松物候的响应机制。

4 结论

(1) 增温未显著改变兴安落叶松的生长周期(展叶始期至完全变色期),但均使叶变色始期和叶变色普期显著提前,即增温缩短兴安落叶松的生长盛期(展叶盛期至叶变色普期),且增温 2.0℃ 较增温 1.5℃ 使生长盛期更短。

(2) 光周期变化均使兴安落叶松叶变色普期显著提前,导致生长盛期缩短,长光照使兴安落叶松展叶始期显著提前、完全变色期显著推迟,显著增加兴安落叶松的生长周期,短光照并未显著改变兴安落叶松的生长周期。

(3) 长光照、短光照分别与增温协同均使兴安落叶松叶变色始期和叶变色普期显著提前,即缩短兴安落叶松生长盛期,其中增温 2.0℃ 与长光照协同使生长盛期缩短更显著。

(4) 兴安落叶松物候温度敏感度除叶变色普期外,均随温度升高而降低,且生长盛期对温度响应更敏感。

(5) 光周期影响兴安落叶松物候的温度敏感度。增温 1.5℃ 条件下,短光照均降低了展叶盛期和叶变色始期的温度敏感度,增加了叶变色普期的温度敏感度,增温 2.0℃ 条件下,短光照增加了展叶盛期的温度敏感度,减少了叶变色始期和叶变色普期的温度敏感度。

参考文献(References):

- [1] Singh R K, Svystun T, Aldahmash B, Jönsson A M, Bhalerao R P. Photoperiod-and temperature-mediated control of phenology in trees - a molecular perspective. *New Phytologist*, 2017, 213(2): 511-524.
- [2] Tang H, Li Z W, Zhu Z L, Chen B R, Zhang B H, Xin X P. Variability and climate change trend in vegetation phenology of recent decades in the Greater Khingan Mountain area, Northeastern China. *Remote Sensing*, 2015, 7(9): 11914-11932.
- [3] Fu Y S, Li X X, Zhou X C, Geng X J, Guo Y H, Zhang Y R. Progress in plant phenology modeling under global climate change. *Science China Earth Sciences*, 2020, 63(9): 1237-1247.
- [4] Xia J Y, Niu S L, Ciais P, Janssens I A, Chen J Q, Ammann C, Arain A, Blanken P D, Cescatti A, Bonal D, Buchmann N, Curtis P S, Chen S P, Dong J W, Flanagan L B, Frankenberg C, Georgiadis T, Gough C M, Hui D F, Kiely G, Li J W, Lund M, Magliulo V, Marcolla B, Merbold L, Montagnani L, Moors E J, Olesen J E, Piao S L, Raschi A, Rouspard O, Suyker A E, Urbaniak M, Vaccari F P, Varlagin A, Vesala T, Wilkinson M, Weng E S, Wohlfahrt G, Yan L M, Luo Y Q. Joint control of terrestrial gross primary productivity by plant phenology and physiology. *PNAS*, 2015, 112(9): 2788-2793.
- [5] Wang H J, Wang H, Ge Q S, Dai J H. The interactive effects of chilling, photoperiod, and forcing temperature on flowering phenology of temperate woody plants. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 443.
- [6] 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.
- [7] Hänninen H. Boreal and Temperate Trees in a Changing Climate. *Biometeorology*, 2016.
- [8] 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.
- [9] 代奎, 曾秀, 王鑫洋, 薛乾怀, 杜彦君. 春季增温对亚热带木本植物物候和生长的影响. *生态学杂志*, 2021, 40(12): 3881-3889.
- [10] 肖芳, 桑婧, 王海梅. 气候变化对内蒙古鄂温克旗典型草原植物物候的影响. *生态学报*, 2020, 40(8): 2784-2792.
- [11] 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.
- [12] Ren S L, Li Y T, Peichl M. Diverse effects of climate at different times on grassland phenology in mid-latitude of the Northern Hemisphere. *Ecological Indicators*, 2020, 113: 106260.
- [13] 张礼宏, 钟波元, 陈廷廷, 熊德成, 闫晓俊, 陈光水. 大气和土壤增温对杉木幼苗地上物候及生长的影响. *生态学报*, 2020, 40(12): 4146-4156.
- [14] 杨琪, 李书恒, 李家豪, 杜建峰, 王嘉川. 西安 4 种落叶乔木物候期对气候变化的响应. *生态学报*, 2022, 42(4): 1462-1473.
- [15] Way D A, Montgomery R A. Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(9): 1725-1736.
- [16] Flynn D F B, Wolkovich E M. Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community. *The New Phytologist*, 2018, 219(4): 1353-1362.
- [17] Lang W G, Chen X Q, Qian S W, Liu G H, Piao S L. A new process-based model for predicting autumn phenology: how is leaf senescence controlled by photoperiod and temperature coupling? *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 268: 124-135.
- [18] 吴芳兰, 李书玲, 杨梅, 庞伟灿, 黄靖杰, 李乾林, 樊容源. LED 光质及光周期对香樟楠幼苗生长和光合特性的影响. *广西植物*: 1-13. DOI: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20210818.1526.006.html>.
- [19] 李孟洋, 韩怡, 王玉卓. 缩短光周期对茅苍术生理生化指标的影响. *北方园艺*, 2021(14): 122-127.
- [20] 陆思宇, 杨再强. 光周期对切花菊生长及开花的调控. *中国农业气象*, 2021, 42(7): 596-605.
- [21] 矫梅燕, 周广胜, 陈振林. 农业应对气候变化蓝皮书: 气候变化对中国农业影响评估报告 No.1. 北京: 社会科学文献出版社, 2014.
- [22] Li W Q, Jiang Y, Dong M Y, Du E Z, Wu F, Zhao S D, Xu H. Species-specific growth-climate responses of Dahurian larch (*Larix gmelinii*) and Mongolian pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) in the Greater Khingan Range, northeast China. *Dendrochronologia*, 2021, 65: 125803.
- [23] Trindade W C F, Santos M H, Artoni R F. Climate change shifts the distribution of vegetation types in South Brazilian hotspots. *Regional Environmental Change*, 2020, 20(3): 1-12.
- [24] 孙风华, 杨素英, 陈鹏狮. 东北地区近 44 年的气候暖干化趋势分析及可能影响. *生态学杂志*, 2005, 24(7): 751-755, 762.
- [25] 张喜娟, 陈琛, 郜飞飞, 原树生, 韩士杰, 倪震东, 于景华. 中国东北兴安落叶松林空间分布及其对气候变化的响应. *生态学杂志*: 1-11. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202205.009.
- [26] 李金博, 曾昭文. 兴安落叶松生理指标和光合特性对不同光环境的响应. *江苏农业科学*, 2021, 49(8): 149-153.
- [27] Guiot J, Cramer W. Climate change: the 2015 Paris agreement thresholds and Mediterranean Basin ecosystems. *Science*, 2016, 354(6311): 465-468.
- [28] Peel G T, Araújo M B, Bell J D, Blanchard J, Bonebrake T C, Chen I C, Clark T D, Colwell R K, Danielsen F, Evengård B, Falconi L, Ferrier S, Frusher S, Garcia R A, Griffis R B, Hobday A J, Janion-Scheepers C, Jarzyna M A, Jennings S, Lenoir J, Linnetved H I, Martin V Y,

- McCormack P C, McDonald J, Mitchell N J, Mustonen T, Pandolfi J M, Pettoelli N, Popova E, Robinson S A, Scheffers B R, Shaw J D, Sorte C J B, Strugnelli J M, Sunday J M, Tuanmu M N, Vergés A, Villanueva C, Wernberg T, Wapstra E, Williams S E. Biodiversity redistribution under climate change: impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 2017, 355(6332): eaai9214.
- [29] He Q J, Zhou G S, Lü X, Zhou M Z. Climatic suitability and spatial distribution for summer maize cultivation in China at 1.5 and 2.0 °C global warming. *Science Bulletin*, 2019, 64(10): 690-697.
- [30] 宛敏渭, 刘秀珍著. 中国物候观测方法. 北京: 科学出版社, 1979.
- [31] 孟凡栋, 周阳, 崔树娟, 王奇, 斯确多吉, 汪诗平. 气候变化对高寒区域植物物候的影响. *中国科学院大学学报*, 2017, 34(4): 498-507.
- [32] 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.
- [33] 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): 6670-6680.
- [34] 吕爱丽, 霍治国, 杨建莹. 晋南地区不同海拔高度典型木本植物物候特征及其对气候变化的响应. *中国农业气象*, 2020, 41(2): 65-75.
- [35] 刘娜, 李金霞, 朱亚男, 陈年来. 黑果枸杞开花物候对增温和补灌的响应. *干旱区研究*, 2020, 37(4): 1035-1047.
- [36] 宋小艳, 王根绪, 冉飞, 杨燕, 张莉, 肖瑶. 东北大兴安岭演替初期泰加林灌草层典型植物开花物候与生长对模拟暖干化气候的响应. *植物生态学报*, 2018, 42(5): 539-549.
- [37] 张莉, 王根绪, 冉飞, 彭阿辉, 肖瑶, 杨阳, 杨燕. 模拟增温改变川西高山草甸优势植物繁殖物候序列特征. *植物生态学报*, 2018, 42(1): 20-27.
- [38] 王明, 桑卫国. 暖温带乔木和灌木物候变化及对气候变化的响应. *生态科学*, 2020, 39(1): 164-175.
- [39] 罗文蓉, 胡国铮, 于珠扎布, 高清竹, 李岩, 葛怡情, 李钰, 何世丞, 旦久罗布. 模拟干旱对藏北高寒草甸植物物候期和生产力影响. *草业学报*, 2021, 30(2): 82-92.
- [40] 翟盘茂, 余荣, 周伯铨, 陈阳, 郭建平, 卢燕宇. 1.5 °C 增暖对全球和区域影响的研究进展. *气候变化研究进展*, 2017, 13(5): 465-472.
- [41] Wang H, Tao Z X, Wang H J, Ge Q S. Varying temperature sensitivity of bud-burst date at different temperature conditions. *International Journal of Biometeorology*, 2021, 65(3): 357-367.
- [42] 张丽霞, 朱莉莉, 于梦洋. 增温对苜蓿物候和产草量的影响. *河南农业科学*, 2015, 44(11): 62-66.
- [43] 王思琪, 周广胜, 周梦子, 吕晓敏, 周莉, 汲玉河. 增温背景下克氏针茅枯黄期物候对降水响应的光合生理机制. *应用生态学报*, 2021, 32(3): 845-852.
- [44] 胡明新, 周广胜. 拔节期干旱和复水对春玉米物候的影响及其生理生态机制. *生态学报*, 2020, 40(1): 274-283.
- [45] Kazan K, Lyons R. The link between flowering time and stress tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 67(1): 47-60.
- [46] 乌日汗, 红雨, 包刚. 2001—2016 年内蒙古植被物候变化及其对生产力的影响. *草地学报*, 2019, 27(6): 1685-1693.
- [47] Adole T, Dash J, Rodriguez-Galiano V, Atkinson P M. Photoperiod controls vegetation phenology across Africa. *Communications Biology*, 2019, 2: 391.
- [48] 胡明新, 周广胜, 吕晓敏, 王思琪, 张世雅. 温度和光周期协同作用对蒙古栎幼苗春季物候的影响. *生态学报*, 2021, 41(7): 2816-2825.
- [49] 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.
- [50] Bucher S F, Römermann C. The timing of leaf senescence relates to flowering phenology and functional traits in 17 herbaceous species along elevational gradients. *Journal of Ecology*, 2021, 109(3): 1537-1548.
- [51] Fu Y H, Piao S L, Zhou X C, Geng X J, Hao F H, Vitasse Y, Janssens I A. Short photoperiod reduces the temperature sensitivity of leaf-out in saplings of *Fagus sylvatica* but not in horse chestnut. *Global Change Biology*, 2019, 25(5): 1696-1703.
- [52] Meng L, Zhou Y Y, Gu L H, Richardson A D, Peñuelas J, Fu Y S, Wang Y Q, Asrar G R, De Boeck H J, Mao J F, Zhang Y G, Wang Z S. Photoperiod decelerates the advance of spring phenology of six deciduous tree species under climate warming. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2914-2927.
- [53] George I S, Fennell A Y, Haynes P A. Shotgun proteomic analysis of photoperiod regulated dormancy induction in grapevine. *Journal of Proteomics*, 2018, 187: 13-24.
- [54] 简令成, 卢存福, 邓江明, 李积宏, LIPaul H. 木本植物休眠的诱导因子及其细胞内 Ca^{2+} 水平的调节作用. *应用与环境生物学报*, 2004, 10(1): 1-6.
- [55] Yan T, Song H H, Zeng H. Spring phenophases of larch are more sensitive to spring warming than to year-round warming: results of a seasonally asymmetric warming experiment. *Forest Ecology and Management*, 2020, 474: 118368.