

DOI: 10.20103/j.stxb.202204130990

张宇钦, 周广胜, 吕晓敏, 武炳义. 升温、光周期和氮添加变化对兴安落叶松幼苗叶黄期的影响. 生态学报, 2024, 44(1): 306-316.

Zhang Y Q, Zhou G S, Lü X M, Wu B Y. Impacts of temperature rising, photoperiod and nitrogen addition changes on leaf yellow phenology of *Larix gmelini* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(1): 306-316.

升温、光周期和氮添加变化对兴安落叶松幼苗叶黄期的影响

张宇钦^{1,2}, 周广胜^{2,3,4,*}, 吕晓敏^{2,3}, 武炳义¹

1 复旦大学大气与海洋科学系, 上海 200048

2 中国气象科学研究院, 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

4 河北固城农业气象国家野外科学观测研究站, 保定 072656

摘要:物候是气候变化敏感指标,是陆地生态系统模型的关键参数。目前关于气候变化对物候影响的研究较多,但关于多环境因子交互作用对秋季物候影响的研究尚不充分,制约着物候变化机制的认知与模型发展。以兴安落叶松幼苗叶黄期为研究对象,采用控制实验研究叶黄期对升温、光周期和氮添加变化及其交互作用的响应。结果表明:(1)升温对兴安落叶松幼苗叶黄期的影响较显著,升温使叶黄始期和叶黄普期显著提前,完全变色期不显著推迟;(2)光周期变化对叶黄期的影响极显著,光周期延长使叶黄始期和叶黄普期显著提前,完全变色期显著推迟;(3)叶黄期与氮添加量相关性不显著;(4)升温、光周期和氮添加变化双因子交互作用对叶黄始期和叶黄普期的影响均极显著且均存在极值,但对完全变色期的影响均不显著;升温与光周期延长交互作用使叶黄始期和叶黄普期提前,且在升温 1.5°C、光周期 14h 时最显著;光周期延长与氮添加交互作用使叶黄始期和叶黄普期提前,且在施低氮(5g N m⁻² a⁻¹)、光周期 10h 时最显著;升温与氮添加交互作用使叶黄始期和叶黄普期提前,且在施高氮(20g N m⁻² a⁻¹)、升温 1.5°C 时最显著;(5)升温、光周期和氮添加变化交互作用对叶黄始期和叶黄普期影响极显著,对完全变色期的影响不显著。这表明,升温、光周期延长和氮添加将延长兴安落叶松幼苗叶黄期,从而增加兴安落叶松幼苗的固碳时间。研究结果可为物候模型发展以及森林生态系统碳估算提供依据。

关键词:兴安落叶松幼苗;叶黄期;升温;光周期;氮添加

Impacts of temperature rising, photoperiod and nitrogen addition changes on leaf yellow phenology of *Larix gmelini* seedlings

ZHANG Yuqin^{1,2}, ZHOU Guangsheng^{2,3,4,*}, LÜ Xiaomin^{2,3}, WU Bingyi¹

1 Department of Atmospheric and Oceanic Sciences, Fudan University, Shanghai 200048, China

2 Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China

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

4 Hebei Gucheng Agricultural Meteorology National Observation and Research Station, Baoding 072656, China

Abstract: Phenology is a sensitive indicator of climate change and a key parameter of terrestrial ecosystem model. At present, there are many studies on the impact of climate change on phenology, but there are still few studies on the synergistic effects of climate change and air pollution on leaf yellow phenology, which restricts the cognition of phenological mechanism and model development. In this article, *Larix gmelini* seedlings with three years old were taken as the research objects by using the controlled experiment to study the response of its leaf yellow period to the changes of temperature,

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

收稿日期:2022-04-13; **网络出版日期:**2023-07-06

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

photoperiod, nitrogen addition and their interaction. The results showed that: (1) temperature rising had a significant effect on the leaf yellow stage. Rising temperature significantly advanced initial and common stages of leaf yellow, but did not significantly delay leaf complete discoloration stage. (2) The effect of photoperiod on the leaf yellow stage was very significant. Extension of photoperiod significantly advanced initial and common stages of the leaf yellow, and significantly delayed leaf complete discoloration stage. (3) The correlation between the stage of leaf yellow and nitrogen addition amount was not significant. (4) The interactive effects between temperature, photoperiod, and nitrogen addition on initial and common stages of leaf yellow were extremely significant and had extreme values, but the effects on leaf complete discoloration stage were not significant. The interaction between temperature rising and photoperiodic extension advanced initial and common stages of leaf yellow, and the most significant effect happened at temperature rising of 1.5°C and photoperiod of 14h. The interaction between photoperiodic extension and nitrogen addition advanced initial and common stages of leaf yellow, and the most significant effect happened at low nitrogen addition (5g N m⁻² a⁻¹) and photoperiod of 10h. The interaction between temperature rising and nitrogen addition advanced initial and common stages of yellow leaf, and the most significant effect happened at high nitrogen addition (20g N m⁻² a⁻¹) and temperature rising of 1.5°C. (5) The interactive effects among temperature rising, photoperiod, and nitrogen addition were very significant on initial and common stages of leaf yellow, and not significant on leaf complete discoloration. It indicates that the changes of temperature, photoperiod, and nitrogen addition would prolong the duration of leaf yellow of *Larix gmelini* seedlings, as a result, the duration of carbon sequestration would prolong. These results can provide a basis for developing phenological models and estimating carbon sequestration of forest ecosystems.

Key Words: *Larix gmelini* seedlings; leaf yellow phenology; temperature rising; photoperiod; nitrogen addition

物候是生物长期适应自然环境出现的以年为周期的周期性生长发育节律^[1],反映了植物的季节性生长周期。植物物候包括发芽、展叶、开花、叶变色和落叶期等,其变化直接影响到植物的生存繁衍和生物多样性维持^[1],进而影响陆地生态系统的生产力、碳平衡和水文循环。政府间气候变化专门委员会(IPCC)第五次评估报告指出,气候系统的变暖是明确无疑的^[2]。全球气候变化背景下,物候研究不仅能够更好地理解植被对气候变化响应的过程,而且能够提高大气与植被之间物质与能量交换、陆地生态系统的生产力与碳收支的模拟准确性。正因为如此,物候的研究成为气候学家和生态学家共同关注的热点^[3-4]。

植物物候受多生态因子共同影响,分为直接影响和间接影响,其中温度是植物物候的直接影响因子,其他生态因子对物候的影响也是以主导因子-温度的节律性变化为实质改变温度得以实现的^[5]。温度升高可提高植物光合酶的活性,促进植物的光合作用,从而加快植物的物候进程^[2,6]。另外,植物物候的温度敏感性也受光周期调控。光周期可以通过调整木本植物物候积温需求和冷激需求的非线性关系,进而调整其物候的发生时间,以达到最优的生长策略^[7]。最近研究发现,植物叶片的温度敏感性在过去几十年间显著降低^[8],这可能与光周期有关^[9-10]。同时,氮素是陆地生态系统重要的营养元素,在植物的生长发育和新陈代谢中起着重要作用^[11],土壤氮含量的增加不仅影响植物物候,也影响生态系统的生产力和碳平衡。

物候在碳循环、水循环等生态过程中扮演重要角色,特别是秋季物候期,对生长周期的影响比春季物候期更大^[12]。然而,现有物候研究侧重于植物春季物候,对秋季物候研究相对较少。研究表明,温度是影响植物春季物候的主要因子,全球变暖背景下气温升高将导致温带和亚寒带植物的春季物候期明显提前。春季1°C的升温会使植物春季的展叶和开花时间提前2.5—6.7d^[13]。在秋季物候中,温度同样起着重要的作用,但是影响秋季物候的因子更复杂,温度与其它因子交互作用控制秋季物候^[18-20],且在不同物种和实验条件下影响秋季物候的主导因子差异较大^[14-17]。研究发现,9月平均气温每升高1°C,兴安落叶松完全变色期推迟4.7d^[14];秋季降水量每增加1mm,黄土高原苹果叶变色末期将提前0.07—0.40d,落叶末期将推迟0.12—0.55d^[16];也有研究发现,日照增加有利于叶黄素的生成,促进叶色变黄,使叶黄期提前^[17]。

另外,现有研究对植物物候响应气候单因子或双因子变化的研究较多^[21-24],并已经建立了一些叶片枯黄或凋落的经验模型^[25-27]。但是,关于多环境因子交互作用影响物候的研究尚不充分。因此,迫切需要开展多环境因子交互作用影响植物秋季物候的研究,以增进气候变化对植物物候影响的认知,并为物候模型的建立提供依据。

东北地区以兴安落叶松为建群种、集中分布在寒温带针叶林区北端的地带性植被对气候变化较为敏感,且兴安落叶松作为欧亚北方森林的优势树种,在全球变化和区域碳平衡研究中具有重要指示作用^[23,28-29]。但是,目前针对兴安落叶松的物候期及其对气候变化响应的研究仍较少。为此,本研究试图以兴安落叶松幼苗叶黄期为研究对象,在河北固城农业气象国家野外科学观测研究站大型人工气候室采用控制实验方法研究兴安落叶松幼苗叶黄期对升温、光周期和氮添加变化及其交互作用的响应,以增进环境变化对兴安落叶松叶黄期影响的理解,助推物候模型的发展,为准确估算生态系统固碳提供依据。

1 材料和方法

1.1 实验设计

实验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20cm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15d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15.2m)开展。

实验共设3个光周期处理(L3短日照10h,L2对照,L1长日照18h)、3个温度处理(T1对照、T2+1.5℃、T3+2.0℃)和4个氮添加处理(尿素施用量分别为+0.0%(N1对照0g N m⁻² a⁻¹)+50.0%(N2低氮5g N m⁻² a⁻¹)+100.0%(N3中氮10g N m⁻² a⁻¹)+200.0%(N4高氮20g N m⁻² a⁻¹),共36个处理,每个处理4个重复,共144盆。其中,每月对照温度为兴安落叶松幼苗生长地近30年该月的平均气温(表1),增温处理是在对照温度基础上分别升温1.5℃和2.0℃;对照光照14h为兴安落叶松生长地近30年生长季的每日平均日长,光周期处理是在对照光周期基础上分别增加4h和减少4h;对照氮添加量为0,氮添加处理是在对照氮添加量基础上分别增加5g N m⁻² a⁻¹、10g N m⁻² a⁻¹、20g N m⁻² a⁻¹。每月空气相对湿度为兴安落叶松生长地近30年该月的平均相对湿度,CO₂浓度为(400±20)μmol/mol,每3天浇水一次,每月灌溉量依据生长季近30年该月的平均降水量确定,确保幼苗存活。每个环境因子均在每月初进行调整,从上一个月的平均值调整为下一个月的平均值。

表1 人工气候室的温度、湿度和灌溉量

Table 1 Settings of temperature, humidity, irrigation amount in the artificial climate chamber

月份 Month	月平均气温 Monthly average temperature/°C	月相对湿度 Monthly relative humidity/%	月降水量 Monthly precipitation/mm	每3天浇水量 Water every 3 days/mL
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	-

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), 观测的物候期包括展叶始期、展叶盛期、叶黄始期、叶黄普期和完全变色期。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黄始期; 叶黄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 (如叶黄普期—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 数据处理

使用 Microsoft Excel 软件对实验数据进行预处理, 使用 DPS 数据分析软件和 IBM SPSS Statistics 24 软件对相关实验数据进行 Pearson 相关分析、Spearman 相关分析、偏相关分析, 登录 SPSSAU 网站绘制各环境因子不同梯度下兴安落叶松幼苗叶黄各时期平均值及其 95% 置信区间的条形图, 并用 Adobe Acrobat DC 软件对条形图进行 PDF 图片编辑, 在 Matlab 软件上采用多元线性回归法对兴安落叶松幼苗叶黄期各物候期和温度、光周期、氮添加量等环境因子进行回归关系拟合, 使用 IBM SPSS Statistics 24 分析软件分析温度、光周期、氮添加量变化及其交互作用对兴安落叶松幼苗叶黄各时期的影响, 并对数据进行三因素方差分析和多重比较。

2 结果与分析

2.1 环境因子对兴安落叶松幼苗叶黄始期的影响

兴安落叶松幼苗的叶黄始期与温度和光周期均呈极显著的负相关关系 (表 2), 且与光周期相关性更强, 表明升温和光周期延长均使兴安落叶松幼苗叶黄始期显著提前, 兴安落叶松幼苗叶黄始期与氮添加量的相关性不显著。

表 2 兴安落叶松幼苗叶黄始期与单环境因子的相关性

Table 2 Correlation between leaf yellow initial stage of *Larix gmelini* seedlings and single environmental factor

环境因子 Environmental factors	Pearson 相关分析 Pearson correlation analysis		Spearman 相关分析 Spearman correlation analysis		偏相关分析 Partial correlation analysis	
	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance
温度 Temperature	-0.316 **	0.000	-0.280 **	0.001	-0.407 **	0.000
光周期 Photoperiod	-0.690 **	0.000	-0.727 **	0.000	-0.719 **	0.000
氮添加量 Nitrogen addition	0.036	0.349	0.079	0.196	0.075	0.209

* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$

根据不同升温、光周期、氮添加水平下兴安落叶松幼苗叶黄始期的平均值及其 95% 置信区间统计 (图 1) 可知, 升温和光周期延长均使兴安落叶松幼苗叶黄始期显著提前, 而氮添加量增加对兴安落叶松幼苗叶黄始期影响不显著, 与相关性分析得出的结论一致。

基于多元线性回归拟合的叶黄始期与温度 (T)、光周期 (L)、氮添加量 (N) 的多元回归多项式为 $Y = -0.294T - 0.682L + 0.050N$, 其中除 N 因子外, 其它因子回归系数显著性均小于 0.01, 模型 $R^2 = 0.565$, $F = 50.245$, $P < 0.001$ 。在全部 120 个样本中, 除个别数据外, 残差均接近于零点, 且残差的置信区间均包含零点, 说明模型拟合效果较好。温度、光周期和氮添加量的变化可解释叶黄始期变化的 56.5%。

该回归关系达到极显著水平, 且兴安落叶松幼苗叶黄始期对温度、光周期、氮添加量变化的响应关系与相关分析的结果一致, 表明升温和光周期延长均使兴安落叶松幼苗叶黄始期显著提前, 且兴安落叶松幼苗叶黄始期与光周期的相关性更强; 但兴安落叶松幼苗叶黄始期与氮添加量的相关性不显著。

兴安落叶松幼苗叶黄始期对温度、光周期、氮添加量交互作用的响应极显著 (表 3)。

光温交互作用对叶黄始期影响极显著 (表 3)。不同光周期下, 升温使叶黄始期的提前程度不同, 且在光周期 14h 时最显著; 不同温度下, 光周期延长对叶黄始期的提前程度无显著差异, 且均达到极显著水平。温氮交互作用对叶黄始期影响极显著。不同氮添加下, 升温使叶黄始期的提前程度不同, 且在施高氮 ($20\text{g N m}^{-2} \text{a}^{-1}$) 时最

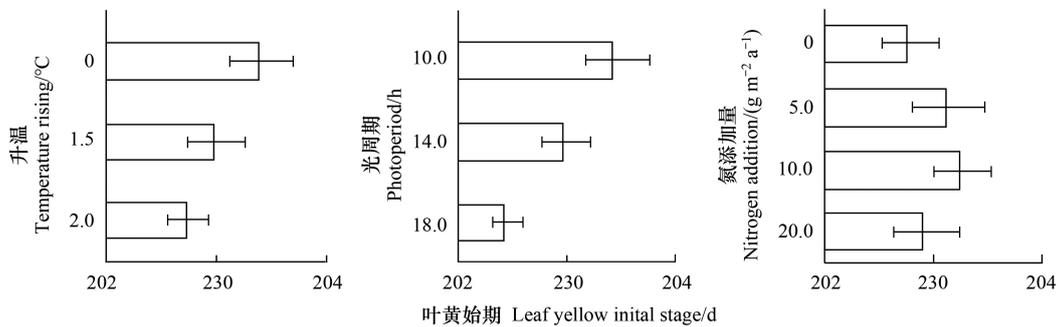


图1 不同升温、光周期、氮添加水平下兴安落叶松幼苗叶黄始期的平均值及其95%置信区间

Fig.1 Mean values and 95% confidence intervals of leaf yellow initial stage of *Larix gmelini* seedlings under different levels of temperature rise, photoperiod and nitrogen addition

显著。不同温度下,氮添加使叶黄始期的推迟程度不同,且在升温 1.5°C 时最显著。光氮交互作用对叶黄始期影响极显著。不同氮添加下,光周期延长对叶黄始期的提前程度不同,且在施低氮(5g N m⁻² a⁻¹)或高氮(20g N m⁻² a⁻¹)时最显著。不同光周期下,氮添加对叶黄始期的推迟程度不同,且在光周期 10h 时最显著。光温氮交互作用对叶黄始期的影响达到极显著水平。

表3 兴安落叶松幼苗叶黄始期与多环境因子交互作用的三因素方差分析

Table 3 Three-factor analysis of variance between leaf yellow initial stage of *Larix gmelini* seedlings and interactive environmental factors

差异源 Source of variance	平方和 Sum of squares	df	均方 Mean square	F	显著性 Significance
截距 Intercept	6092452.081	1	6092452.081	1421572.152	0.000 **
温度 Temperature	845.466	2	422.733	98.638	0.000 **
光周期 Photoperiod	3427.863	2	1713.932	399.917	0.000 **
氮添加量 Nitrogen addition	381.967	3	127.322	29.709	0.000 **
温度×光周期 Temperature×photoperiod	73.020	4	18.255	4.260	0.003 **
温度×氮添加量 Temperature×nitrogen addition	581.440	6	96.907	22.612	0.000 **
光周期×氮添加量 Photoperiod×nitrogen addition	592.369	6	98.728	23.037	0.000 **
温度×光周期×氮添加量 Temperature×photoperiod×nitrogen addition	1558.336	12	129.861	30.301	0.000 **
残差 Residual	360.000	84	4.286		

R²: 0.955; *: P<0.05; **: P<0.01

综上所述,升温、光周期和氮添加双因子交互作用对兴安落叶松幼苗叶黄始期影响极显著且存在极值。升温与光周期延长交互作用使叶黄始期提前,且在光周期 14h 时最显著。光周期延长和氮添加交互作用使叶黄始期提前,且在施低氮(5g N m⁻² a⁻¹)或高氮(20g N m⁻² a⁻¹)、光周期 10h 时最显著。升温与氮添加交互作用使叶黄始期提前,且在施高氮(20g N m⁻² a⁻¹)、升温 1.5°C 时最显著。升温、光周期和氮添加变化交互作用对叶黄始期影响极显著。

2.2 环境因子对兴安落叶松幼苗叶黄普期的影响

兴安落叶松幼苗叶黄普期与温度和光周期均呈极显著的负相关关系(表4),且与光周期相关性更强,表明升温和光周期延长均使兴安落叶松幼苗叶黄普期显著提前。兴安落叶松幼苗叶黄普期与氮添加量呈较弱正相关,表明氮添加使兴安落叶松幼苗叶黄普期不显著推迟。

根据不同升温、光周期、氮添加水平下兴安落叶松幼苗叶黄普期的平均值及其95%置信区间统计(图2)可知,升温 1.5°C 时,兴安落叶松幼苗叶黄普期无明显变化,升温 2.0°C 时显著提前,光周期延长使兴安落叶松幼苗叶黄普期显著提前,氮添加量增加使兴安落叶松幼苗叶黄普期不显著推迟,与相关性分析得出的结论一致。

表 4 兴安落叶松幼苗叶黄普期与单环境因子的相关性

Table 4 Correlation between leaf yellow common stage of *Larix gmelini* seedlings and single environmental factor

环境因子 Environmental factors	Pearson 相关分析		Spearman 相关分析		偏相关分析	
	Pearson correlation analysis		Spearman correlation analysis		Partial correlation analysis	
	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance
温度 Temperature	-0.189**	0.025	-0.250**	0.005	-0.189**	0.026
光周期 Photoperiod	-0.674**	0.000	-0.680**	0.000	-0.672**	0.000
氮添加量 Nitrogen addition	0.128	0.094	0.154	0.056	0.117	0.117

* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$

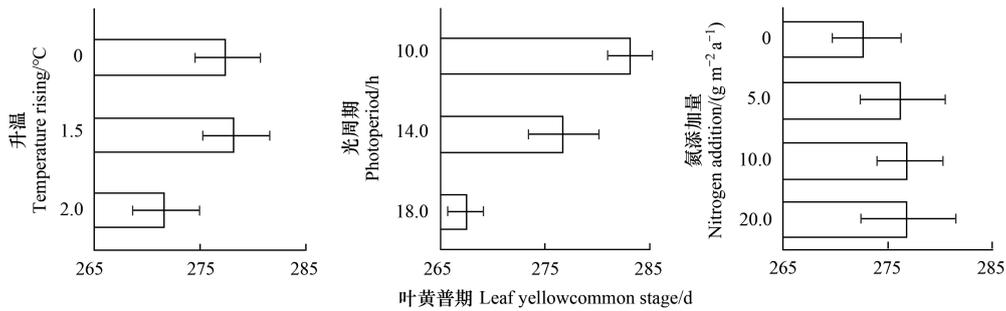


图 2 不同升温、光周期、氮添加水平下兴安落叶松幼苗叶黄普期的平均值及其 95% 置信区间

Fig.2 Mean values and 95% confidence intervals of leaf yellow common stage of *Larix gmelini* seedlings under different levels of temperature rise, photoperiod and nitrogen addition

基于多元线性回归拟合的叶黄普期与温度 (T)、光周期 (L)、氮添加量 (N) 的多元回归多项式为 $Y = -0.139T - 0.657L + 0.085N$, 其中光周期的回归系数显著性小于 0.01, 温度的回归系数显著性略小于 0.05, 模型 $R^2 = 0.480$, $F = 31.991$, $P < 0.001$ 。在全部 108 个样本中, 除个别数据外, 其余数据的残差均接近于零点, 且残差的置信区间均包含零点, 说明模型拟合效果较好。这表明, 温度、光周期和氮添加量变化可解释叶黄普期变化的 48.0%。

该回归关系达到极显著水平, 且兴安落叶松幼苗叶黄普期对温度、光周期、氮添加量各因子的响应关系与相关分析的结果一致, 表明升温 and 光周期延长均使兴安落叶松幼苗叶黄普期显著提前, 且兴安落叶松幼苗叶黄普期与光周期的相关性更强; 但氮添加量增加使兴安落叶松幼苗叶黄普期不显著推迟。

兴安落叶松幼苗叶黄普期对温度、光周期、氮添加量交互作用的响应极显著 (表 5)。

表 5 兴安落叶松幼苗叶黄普期与多环境因子交互作用的三因素方差分析

Table 5 Three-factor analysis of variance between leaf yellow end stage of *Larix gmelini* seedlings and interactive environmental factors

差异源 Source of variance	平方和 Sum of square	df	均方 Mean square	F	显著性 Significance
截距 Intercept	7692915.741	1	7692915.741	415391.488	0.000**
温度 Temperature	610.349	2	305.174	16.478	0.000**
光周期 Photoperiod	4330.086	2	2165.043	116.905	0.000**
氮添加量 Nitrogen addition	201.915	3	67.305	3.634	0.017*
温度×光周期 Temperature×photoperiod	1420.506	4	355.126	19.176	0.000**
温度×氮添加量 Temperature×nitrogen addition	747.835	6	124.639	6.730	0.000**
光周期×氮添加量 Photoperiod×nitrogen addition	483.722	6	80.620	4.353	0.001**
温度×光周期×氮添加量 Temperature×photoperiod×nitrogen addition	986.301	12	82.192	4.438	0.000**
残差 Residual	1333.417	72	18.520		

R^2 : 0.875; * : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$

光温交互作用对叶黄普期的影响极显著(表5)。不同光周期下,升温对叶黄普期的提前程度不同,且在光周期 14h 时最显著;不同温度下,光周期延长对叶黄普期的提前程度不同,且在升温 1.5℃ 时最显著。温氮交互作用对叶黄普期影响极显著。不同氮添加下,升温对叶黄普期的提前程度不同,且在施高氮(20g N m⁻² a⁻¹) 时最显著;不同温度下,氮添加对叶黄普期的推迟程度不同,且在升温 1.5℃ 时最显著。光氮交互作用对叶黄普期影响极显著。不同氮添加下,光周期延长对叶黄普期的提前程度不同,且在施低氮(5g N m⁻² a⁻¹) 时最显著;不同光周期下,氮添加对叶黄普期的推迟程度不同,且在光周期 10h 时最显著。光温氮交互作用对叶黄普期影响极显著。

综上所述,升温、光周期和氮添加变化双因子交互作用对兴安落叶松幼苗叶黄普期影响极显著且存在极值。升温与光周期延长交互作用使叶黄普期提前,且在光周期 14h、升温 1.5℃ 时最显著。光周期延长与氮添加交互作用使叶黄普期提前,且在施低氮(5g N m⁻² a⁻¹)、光周期 10h 时最显著。升温与氮添加交互作用使叶黄普期提前且在施高氮(20g N m⁻² a⁻¹)、升温 1.5℃ 时最显著。升温、光周期和氮添加变化交互作用对叶黄普期影响极显著。

2.3 环境因子对兴安落叶松幼苗完全变色期的影响

兴安落叶松幼苗完全变色期与温度呈较弱的正相关关系(表6),升温使兴安落叶松幼苗完全变色期不显著推迟。兴安落叶松幼苗完全变色期与光周期呈极显著的正相关关系,表明光周期延长使兴安落叶松幼苗完全变色期显著推迟。兴安落叶松幼苗完全变色期与氮添加量相关性不显著。

表 6 兴安落叶松幼苗完全变色期与单环境因子的相关性

Table 6 Correlation between complete discoloration stage of *Larix gmelini* seedlings and single environmental factor

环境因子 Environmental factors	Pearson 相关分析 Pearson correlation analysis		Spearman 相关分析 Spearman correlation analysis		偏相关分析 Partial correlation analysis	
	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance
温度 Temperature	0.099	0.119	0.122	0.072	0.111	0.094
光周期 Photoperiod	0.458 **	0.000	0.441 **	0.000	0.460 **	0.000
氮添加量 Nitrogen addition	0.009	0.459	0.011	0.448	0.010	0.454

* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$

根据不同升温、光周期、氮添加水平下兴安落叶松幼苗完全变色期的平均值及其 95% 置信区间统计(图3)可知,升温、氮添加量增加均使兴安落叶松幼苗完全变色期不显著推迟,光周期延长使兴安落叶松幼苗完全变色期显著推迟。

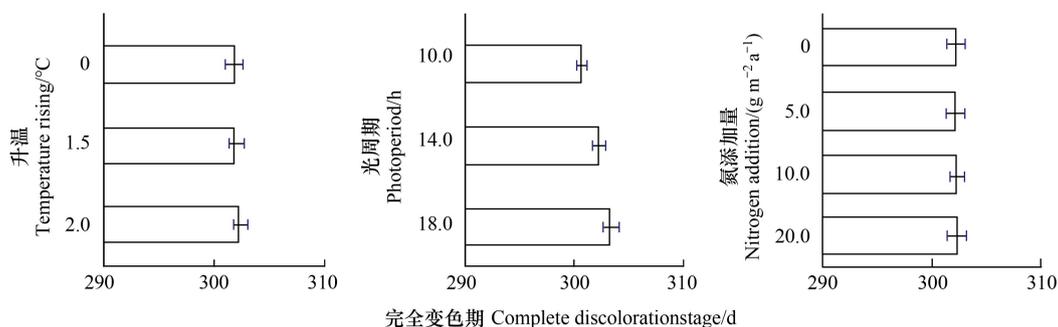


图 3 不同升温、光周期、氮添加水平下兴安落叶松幼苗完全变色期的平均值及其 95% 置信区间

Fig.3 Mean values and 95% confidence intervals of complete discoloration stage of *Larix gmelini* seedlings under different levels of temperature rise, photoperiod and nitrogen addition

基于多元线性回归拟合的完全变色期与温度 (T)、光周期 (L)、氮添加量 (N) 的多元回归多项式为 $Y = 0.099T + 0.458L + 0.009N$, 其中仅光周期的回归系数显著性小于 0.01, 模型 $R^2 = 0.219$, $F = 13.119$, $P < 0.001$ 。在全部 144 个样本中, 除个别数据外, 其余数据的残差均接近于零点, 且残差的置信区间均包含零点。温度、光周期和氮添加量的变化只能解释完全变色期变化的 21.9%。综上所述, 升温、氮添加量增加均使兴安落叶松幼苗完全变色期不显著推迟, 光周期延长使兴安落叶松幼苗完全变色期显著推迟。

兴安落叶松幼苗完全变色期对光周期变化的响应达极显著水平, 对温度与氮添加量交互作用的响应达到极显著水平, 对其他因子交互作用的响应不显著(表 7)。

表 7 兴安落叶松幼苗完全变色期与多环境因子交互作用的三因素方差分析

Table 7 Three-factor analysis of variance between leaf yellow complete discoloration stage of *Larix gmelini* seedlings and interactive environmental factors

差异源 Source of variance	平方和 Sum of square	df	均方 Mean square	F	显著性 Significance
截距 Intercept	13134584.028	1	13134584.028	3422280.036	0.000 **
温度 Temperature	9.389	2	4.694	1.223	0.298
光周期 Photoperiod	183.181	2	91.590	23.864	0.000 **
氮添加量 Nitrogen addition	0.750	3	0.250	0.065	0.978
温度×光周期 Temperature×photoperiod	29.403	4	7.351	1.915	0.113
温度×氮添加量 Temperature×nitrogen addition	116.833	6	19.472	5.074	0.000 **
光周期×氮添加量 Photoperiod×nitrogen addition	42.042	6	7.007	1.826	0.101
温度×光周期×氮添加量 Temperature×photoperiod×nitrogen addition	69.875	12	5.823	1.517	0.129
残差 Residual	414.500	108	3.838		

R^2 : 0.521; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$

光温交互作用对完全变色期影响不显著(表 7)。不同光周期下, 升温对完全变色期均无显著影响; 不同温度下, 光周期延长对完全变色期的推迟程度不同, 且在不升温时最显著。温氮交互作用对完全变色期影响较显著。不同氮添加下, 升温对完全变色期的推迟程度不同, 且在施中氮 ($10\text{g N m}^{-2} \text{a}^{-1}$) 时最显著; 不同温度下, 氮添加对完全变色期均无显著影响。光氮交互作用对完全变色期影响不显著。不同氮添加下, 光周期延长对完全变色期的推迟程度不同, 且在不添加氮时最显著; 不同光周期下, 氮添加对完全变色期影响均无显著影响。光温氮交互作用对完全变色期影响不显著。

3 讨论

物候观测已经由标准株的定点人工观测发展到现在利用数字相机法、涡度相关法、遥感光学法等观测^[31], 并基于观测物候开展了物候与环境因子的关系研究^[32]。但是, 自然界中的气温、光照、降水、氮沉降等环境因子变化缓慢且幅度微弱^[33-34]。本研究采用模拟实验方法, 通过人工设置相差幅度较大的多梯度环境因子, 使环境因子对植物物候的影响在短时间内更显著^[30, 35]。

现有物候研究侧重于植物春季物候, 且结果相对一致, 即温度是影响植物春季物候的主要因子^[25], 关于秋季物候的研究则相对较少, 且不同物种和实验条件下的物候影响因子差异较大^[14-17]。研究表明, 在秋季物候中, 温度同样起着重要作用, 但是影响秋季物候的因子更加复杂, 温度与其它因子交互作用控制秋季物候^[18-20]。在影响兴安落叶松等树种秋季物候的主导因子中, 温度或热量因子的影响最显著, 光照因子次之^[14, 22-24]。本研究基于兴安落叶松幼苗叶黄期响应多环境因子的模拟实验表明, 光周期对兴安落叶松幼苗叶黄各时期的影响均达到极显著水平, 且较温度的影响更显著。究其原因, 可能是叶片衰老的开始受光周期调控, 升温不会明显推迟叶黄期的开始, 但会延缓叶片衰老的速率, 使完全变色期推迟^[36]。本研究中的光周期设置梯度较大, 其中光周期最大达每日 18h, 最短光周期仅为每日 10h, 前者较后者多 80%, 较大的光周期梯

度在生长季内维持,使兴安落叶松幼苗叶黄期对光周期的响应被充分展现。

同时,本研究采用多元线性回归方法分析了兴安落叶松幼苗叶黄始期、叶黄普期、完全变色期分别与温度、光周期、氮添加量之间的关系,但拟合模型的解释率并不高,表明叶黄期除受到温度、光周期、氮添加量影响外,其本身的生物学特征甚至其他环境因子可能对兴安落叶松幼苗叶黄期产生重要影响。尽管如此,回归关系的显著性均达到极显著水平,可以解释兴安落叶松幼苗叶黄期对温度、光周期、氮添加量等环境因子的响应,且相关结论与 Pearson 相关分析、Spearman 相关分析、偏相关分析得到的结果具有一致性。

根据交互作用的定义,一个自变量的效果在另一个自变量每一水平上表现不一致的现象,即某一因素的真实效应随着另一因素的改变而改变的现象,称为交互作用^[37]。本研究利用三因素方差法和方差分析的多重比较,探究了兴安落叶松幼苗叶黄期对多环境因子交互作用的响应,结果表现为某一个环境因子在不同水平下,另一个环境因子对叶黄始期、叶黄普期的提前(推迟)程度不同,且存在一个水平,提前(推迟)程度最显著,这表明升温、光周期、氮添加变化双因子交互作用对兴安落叶松幼苗叶黄始期、叶黄普期有显著影响并存在极值点,且双因子交互作用对兴安落叶松幼苗叶黄始期、叶黄普期的影响和极值点基本一致。这是对多环境因子交互作用影响物候的补充完善,不仅给出了不同环境因子交互作用对兴安落叶松幼苗叶黄期的影响,而且给出了不同环境因子交互作用影响物候的极值点。另外,三因素方差及多重比较的结论表明,升温、光周期延长和氮添加将延长兴安落叶松幼苗叶黄持续时间。植物叶片变色后,仍然具有一定的同化功能和固碳潜力,只是随叶黄程度加重而不断减弱,到完全变色期时光合能力完全消失^[38]。本研究通过叶黄期的研究揭示其变化特征与影响因素,一方面解释物候的变化机制,另一方面为更准确地估算生态系统固碳提供依据。

尽管如此,本研究仅基于兴安落叶松幼苗一年的模拟实验资料,没有考虑前期热量、光能积累等的影响以及植物的生理生态机制^[39];另外,本研究的模拟实验采用的是拜泉的三年生幼苗,幼苗和成熟树由于其本身生理条件的不同,在响应环境因子变化上可能出现分化;同时,盆栽到森林存在空间尺度的跨越,控制盆栽研究对于森林生态系统从幼苗到成年树的过程和机制的解析存在不确定性,受控盆栽研究的结果不能直接推广到树木^[40]。原位控制实验的研究可以实现从人工实验到推广至树木的效果,然而其成本高,难以实现多环境因素控制^[41]。因此,对以兴安落叶松为建群种、集中分布在寒温带的兴安落叶松林研究固然重要,但通过苗木开展物候研究揭示其变化机制有助于增进兴安落叶松林对气候变化响应的理解。国内外研究均提出了盆栽苗研究与实际野外观测结果有一定差异,但仍可以揭示其变化机制,有助于增进植物物候响应多环境因子变化的机理与过程的理解^[42]。气候变化对兴安落叶松的影响机制复杂^[43],未来仍需开展更多环境因子交互作用、更长时间的模拟实验研究,同时加强原位控制实验研究,以完善兴安落叶松各物候期对气候变化响应的理解^[44-45]。

4 结论

本研究基于大型人工气候室的物候对多环境因子响应模拟实验资料,分析研究了升温、光周期和氮添加变化及其交互作用对兴安落叶松幼苗叶黄期的影响。主要结论如下:

(1) 升温对兴安落叶松幼苗叶黄期的影响较显著,升温使兴安落叶松幼苗叶黄始期和叶黄普期显著提前,使完全变色期不显著推迟;

(2) 光周期变化对兴安落叶松幼苗叶黄期的影响极显著,光周期延长使兴安落叶松幼苗叶黄始期和叶黄普期显著提前,并使完全变色期显著推迟;

(3) 氮添加变化对兴安落叶松幼苗叶黄期影响不显著;

(4) 升温、光周期和氮添加变化双因子交互作用对叶黄始期和叶黄普期的影响均极显著且均存在极值,但对完全变色期的影响均不显著。升温与光周期延长交互作用使叶黄始期和叶黄普期提前,且在升温 1.5℃、光周期 14h 时最显著。光周期延长与氮添加交互作用使叶黄始期和叶黄普期提前,且在施低氮(5g N m⁻² a⁻¹)、光周期 10h 时最显著。升温与氮添加交互作用使叶黄始期和叶黄普期提前,且在施高氮(20g N m⁻² a⁻¹)、升温

1.5℃时最显著;

(5) 升温、光周期和氮添加变化交互作用对叶黄始期和叶黄普期影响极显著,但对完全变色期的影响不显著。这表明,升温、光周期延长和氮添加将延长兴安落叶松幼苗叶黄期,延长植物固碳时间。研究结果可为物候模型发展以及森林生态系统碳估算提供依据。

致谢:感谢参与物候模拟实验的周怀林、宋兴阳、周梦子、周莉、刘二华、于鸿莹、顾文杰。

参考文献(References):

- [1] 翟佳, 袁凤辉, 吴家兵. 植物物候变化研究进展. 生态学杂志, 2015, 34(11): 3237-3243.
- [2] 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.
- [3] 竺可桢. 中国近五千年来气候变迁的初步研究. 考古学报, 1972(1): 15-38.
- [4] 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.
- [5] 李雪建. 基于遥感反演的竹林物候时空变异及其对碳循环影响机制研究.[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2021.
- [6] 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, 30(2): 447-454.
- [7] Fu Y H, Piao S L, Zhou X C, Geng X J, Hao F H, Vitis 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.
- [8] Fu Y H, Zhao H F, Piao S L, Peaucelle M, Peng S S, Zhou 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.
- [9] Fu Y H, Piao S L, Vitis Y, Zhao H F, De Boeck H J, Liu Q, Yang H, Weber U, Hänninen H, Janssens I A. Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980-2012: effects of chilling, precipitation and insolation. *Global Change Biology*, 2015, 21(7): 2687-2697.
- [10] Asse D, Chuine I, Vitis Y, Yoccoz Ng, Delpierre N, Badeau V, Delestrade A, Randin C F. Warmer winters reduce the advance of tree spring phenology induced by warmer springs in the Alps. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 252: 220-230.
- [11] 段娜, 李清河, 多普增, 汪季. 植物响应大气氮沉降研究进展. 世界林业研究, 2019, 32(4): 6-11.
- [12] 胡植, 王焕炯, 戴君虎, 葛全胜. 利用控制实验研究植物物候对气候变化的响应综述. 生态学报, 2021, 41(23): 9119-9129.
- [13] 郑景云, 葛全胜, 郝志新. 气候增暖对我国近 40 年植物物候变化的影响. 科学通报, 2002(20): 1582-1587.
- [14] 杨丽萍, 秦艳, 张存厚, 冯旭宇, 杨丽. 气候变化对大兴安岭兴安落叶松物候期的影响. 干旱区研究, 2016, 33(3): 577-583.
- [15] Estiarte M, Peñuelas J. Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in winter deciduous species by climate change: effects on nutrient proficiency. *Global Change Biology*, 2015, 21(3): 1005-1017.
- [16] 刘璐, 王景红, 柏秦凤, 张维敏, 张焘. 气候变化对黄土高原苹果主产地物候期的影响. 果树学报, 2020, 37(3): 330-338.
- [17] 韩永增, 高亚敏. 科尔沁沙地榆树物候期变化初探. 林业科技, 2017, 42(4): 13-16.
- [18] 范德芹, 赵学胜, 朱文泉, 郑周涛. 植物物候遥感监测精度影响因素研究综述. 地理科学进展, 2016, 35(3): 304-319.
- [19] 赵国强. 我国北方典型生态区气候变化对农田、森林和草地生态的影响研究.[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2008.
- [20] 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.
- [21] 罗青红, 宁虎森, 何苗, 吉小敏, 雷春英. 5 种沙地灌木对干旱胁迫的生理生态响应. 林业科学, 2017, 53(11): 29-42.
- [22] 徐振锋, 胡庭兴, 张力, 张远彬, 鲜骏仁, 王开运. 模拟增温对川西亚高山林线交错带绵穗柳生长、叶物候和叶性状的影响. 应用生态学报, 2009, 20(1): 7-12.
- [23] 全先奎, 王传宽. 兴安落叶松光合特性对环境的适应及其影响因素. 科学通报, 2016, 61(20): 2273-2286.
- [24] 杨扬, 罗贤, 李荣平, 王莹, 温日红, 杨桂娟, 焦敏, 张琪, 张晓月. 气象要素对植物物候影响及其驱动机制研究进展. 气象与环境学报, 2016, 32(5): 154-159.
- [25] 周玉科. 利用经验模态分解的近地面植被指数时序数据重构研究. 测绘与空间地理信息, 2019, 42(6): 1-3.
- [26] 龚元, 张银龙. 基于物候模型的气温对温带落叶阔叶林生态系统物候过程的影响. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2020, 49(5): 621-630.
- [27] Czernecki B, Nowosad J, Jabłońska K. Machine learning modeling of plant phenology based on coupling satellite and gridded meteorological dataset. *International Journal of Biometeorology*, 2018, 62(7): 1297-1309.
- [28] Du E Z, Fang J Y. Linking belowground and aboveground phenology in two boreal forests in Northeast China. *Oecologia*, 2014, 176(3): 883-892.

- [29] 张静, 张宏俊, 刘光, 孟长柱, 薛振平, 徐永波, 王洪彬, 武国忠. 兴安落叶松种子园花期防冻措施的研究. 林业科技, 1992, 17(2): 1-4.
- [30] Guo Y, Wu W, Liu Y, Wu Z, Geng X, Zhang Y, Bryant C R, Fu Y. Impacts of Climate and Phenology on the Yields of Early Mature Rice in China. Sustainability, 2020, 12(23): 10133.
- [31] Barka I, Bucha T, Molnár T, Móricz N, Somogyi Z, Koreň M. Suitability of MODIS-based NDVI index for forest monitoring and its seasonal applications in Central Europe. Central European Forestry Journal, 2019, 65(3/4): 206-217.
- [32] Zhidyokhina T, Tsukanova E. Response of black currant plants to abnormalities in water and temperature regime 2020. E3S Web of Conferences, 2021, 254: 02021.
- [33] Goodwin P, Cael B B. Bayesian estimation of Earth's climate sensitivity and transient climate response from observational warming and heat content datasets. Earth System Dynamics, 2021, 12(2): 709-723.
- [34] Greve P, Gudmundsson L, Seneviratne S I. Regional scaling of annual mean precipitation and water availability with global temperature change. Earth System Dynamics, 2018, 9(1): 227-240.
- [35] Zhou Z X, Li Y, Song J, Ru J Y, Lei L J, Zhong M X, Zheng M M, Zhang A, Hui D F, Wan S Q. Growth controls over flowering phenology response to climate change in three temperate steppes along a precipitation gradient. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 274: 51-60.
- [36] Fracheboud Y, Luquez V, Björkén L, Sjödin A, Tuominen H, Jansson S. The control of autumn senescence in European aspen. Plant Physiology, 2009, 149(4): 1982-1991.
- [37] 刘玮琦. 东北亚植被 NDVI 变化特征及其对气候因子的响应[D]. 延吉: 延边大学, 2021.
- [38] 崔西甜, 袁凤辉, 王安志, 关德新, 吴家兵, 金昌杰. 蒙古栎叶片光合作用随叶龄的变化及其与叶片功能性状的关系. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3160-3167.
- [39] Sharma D, Chandra P, Mamrutha H M, Singh R, Singh N K, Singh P, Rane J, Tiwari R. Genotype-phenotype relationships for high-temperature tolerance: an integrated method for minimizing phenotyping constraints in wheat. Crop Science, 2019, 59(5): 1973-1982.
- [40] 常笑超. 施肥对毛白杨雄株栽植当年及盆栽苗生长的影响.[D]. 北京: 北京林业大学, 2017.
- [41] 刘虹. 沉积物中污染物释放原位控制实验研究.[D]. 西安: 西安建筑科技大学, 2010.
- [42] 王继永. 乌拉尔甘草栽培营养的研究.[D]. 北京: 北京林业大学, 2003.
- [43] 王千雪, 刘灵, 张吉利, 申方圆. 冻土之上的兴安落叶松林研究进展. 林业科技通讯, 2018(2): 12-17.
- [44] Yun J, Jeong S J, Ho C H, Park C E, Park H, Kim J. Influence of winter precipitation on spring phenology in boreal forests. Global Change Biology, 2018, 24(11): 5176-5187.
- [45] Wenden B, Mariadassou M, Chmielewski F M, Vitasse Y. Shifts in the temperature-sensitive periods for spring phenology in European beech and pedunculate oak clones across latitudes and over recent decades. Global Change Biology, 2020, 26(3): 1808-1819.