

DOI: 10.20103/j.stxb.202210313103

许驭丹, 李帅, 董世魁, 沈豪, 周秉荣, 李甫. 气候变化背景下青藏高原东部猪毛蒿物候的变化规律和影响因素. 生态学报, 2024, 44(4): 1671-1679.
Xu Y D, Li S, Dong S K, Shen H, Zhou B R, Li F. Drivers in shaping the phenological dynamics of *Artemisia scoparia* on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau under climate change. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(4): 1671-1679.

气候变化背景下青藏高原东部猪毛蒿物候的变化规律和影响因素

许驭丹¹, 李 帅², 董世魁^{3,*}, 沈 豪³, 周秉荣⁴, 李 甫⁴

1 山西农业大学草业学院, 太谷 030801

2 山西农业大学资源环境学院, 太谷 030801

3 北京林业大学草业与草原学院, 北京 100083

4 青海省气象科学研究所, 西宁 810001

摘要: 近几十年来青藏高原正经历着广泛而深远的气候变化, 这种变化对当地物种的物候及分布格局产生了显著影响。猪毛蒿作为干旱半干旱地区的优势物种和影响群落稳定性的关键物种, 青藏高原东缘是其重要的分布区域之一, 然而其物候将如何应对气候变化目前我们尚不清楚。为此, 基于青海省东部连续 20 年的气象数据和原位物候观测实验, 探讨猪毛蒿物候的变化规律及量化不同气候因子的相对贡献率。结果表明: 1) 过去 20 年间年均温和年均每日日照时长分别呈现出显著的上升和下降趋势, 而年降水和年均每日最大风速没有显著的变化; 2) 20 年间猪毛蒿返青-开花的时间间隔和开花-结果的时间间隔并未表现出显著的变化趋势, 结果-枯黄的时间间隔显著缩短; 3) 所有气候因子均对猪毛蒿不同物候的时间间隔有显著影响, 其中最大风速是影响猪毛蒿物候时间间隔最重要的气候因子。这一研究发现可以为气候变化情景下青藏高原高寒植物的保护和利用提供理论依据。

关键词: 气候因子; 青藏高原; 物候时间间隔; 原位实验; 猪毛蒿

Drivers in shaping the phenological dynamics of *Artemisia scoparia* on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau under climate change

XU Yudan¹, LI Shuai², DONG Shikui^{3,*}, SHEN Hao³, ZHOU Bingrong⁴, LI Fu⁴

1 College of Grassland Science, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China

2 College of Resource and Environment, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China

3 School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

4 Qinghai Institute of Meteorological Sciences, Xining 810001, China

Abstract: In recent decades, the Qinghai-Tibetan Plateau (QTP) has been experiencing extensive and profound climate change, which would significantly affect phenology and distribution pattern of local species. *Artemisia scoparia* is a dominant species and key species affecting community stability in arid and semi-arid areas. The eastern edge of QTP is one of its important distribution areas. How the phenology of *Artemisia scoparia* responds to climate change is still an unsettled question. Therefore, the meteorological data and in-situ phenological observation experiments of 20 consecutive years on the eastern QTP were conducted to explore the dynamics of phenology of *Artemisia selengensis* and quantify the relative importance of different climatic factors. The results showed that: 1) In the past 20 years, the average annual temperature

基金项目: 国家自然科学基金 (32201389, U20A2007-01); 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK0307); 山西农业大学“优青培育工程”项目 (2023YQPYGC06)

收稿日期: 2022-10-31; **网络出版日期:** 2023-11-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dongshikui@sina.com

and average annual daily sunshine duration presented significantly upward and downward trends respectively, while annual precipitation and average annual daily maximum wind speed did not change significantly; 2) The intervals from greening-up to flowering and from flowering to fruiting of *Artemisia selengensis* did not show any significant trends in the past 20 years, while the interval from fruiting to withering was significantly shortened; 3) All climatic factors had significant effects on the intervals of different phenology of *Artemisia selengensis*, and the maximum wind speed was the most important climatic factor affecting the phenology of *Artemisia selengensis*. The study could provide a theoretical basis for the protection and utilization of alpine plants on the QTP under climate change.

Key Words: climatic factors; Qinghai-Tibetan Plateau; phenological interval; in-situ experiment; *Artemisia scoparia*

植物物候是植物在长期适应周围环境过程中所形成的以年为周期的自然现象,其作为气候变化最敏感的生物学指标^[1],会对生态系统结构、过程 and 功能的诸多关键参数产生影响^[2-3],因而受到了学者们的高度关注。传统植物物候的研究主要侧重于单个物候事件,比如植物返青时间、开花时间、结果时间以及枯黄时间对于气候变化的响应^[1,4]。然而近年来的研究发现:相较于单个物候事件,植物两个物候事件对于气候变化的异步性响应,会改变植物之间的竞争关系和多营养级的食物链结构,进而对生态系统的能量流动和物质循环产生影响^[5-6]。因此,关注植物不同物候事件之间的时间间隔(如返青-开花,开花-结果,结果-枯黄)有助于更加全面的洞察气候因子对植物物候的影响^[7]。此外,不同物候之间的时间间隔也可以反映植物的生存策略,如开花和返青标志着植物的繁殖生长和营养生长的开始,更早的返青意味着植物有更长的时间积累生物量,更早的开花则可以为植物繁殖争取到更多的时间,开花和返青对气候变化的响应差异会对植物的繁殖成功、营养分配、水分胁迫以及种间竞争产生重要影响,进而改变陆地生态系统的结构和功能^[8-9]。因此,将植物的整个生活史纳入考虑(即包括返青-开花、开花-结果、结果-枯黄物候事件的时间间隔)有助于更加系统的探究植物物候对于气候变化的响应。

温度、降水和光周期通常被认为是决定植物物候的主要气候因子^[1]。温度是影响春季植物物候的主要因子,其主要通过冷激效应和热量积累产生影响^[10]。在全球气候变暖背景下,学者们对植物返青期变化的认识并不一致。孟凡栋等^[11]认为青藏高原温度的上升使得植物返青期提前,而 Li 等^[12]认为温度的升高会降低植物返青时冷激效应的需求,进而推迟高寒植物的返青时间。植物繁殖期是对水分需求较高的时期^[13],但影响青藏高原植物繁殖物候的主要因子并非降水,而是温度和光周期^[14]。相比于繁殖物候和春季物候,秋季物候对于气候变化的响应更为复杂^[2],温度、降水和太阳辐射均可能对秋季植物物候产生影响^[11,15-16]。此外,最新的研究表明风可能会通过影响高纬度地区植物叶片的气体交换和热交换,进而对植物物候产生影响^[17]。相较于温度和降水对于植物物候的影响,目前关于风对于物候的研究非常缺乏。事实上,风是影响植物生长发育的重要环境因子之一,植物物候可能受到包括风在内的多种气候因子的共同调控,因此将多种气候因子纳入考虑并量化其相对重要性可能有助于我们解答上述疑问。

青藏高原作为“世界第三极”,是我国重要的生态安全屏障和全球的“气候灶”和“气候变化预警区”,对中国乃至全世界的生态环境具有重要影响^[18-19]。近几十年来青藏高原的气候发生了广泛而深远的变化,其增温速率达到 $0.02\text{ }^{\circ}\text{C/a}$ ^[20],显著高于全球平均增温速率;同时青藏高原的降水量也略有增加且在时空尺度上呈现出明显的异质性^[18]。作为全球独特的地理单元,青藏高原因其显著的气候变化和对气候变化的高度敏感性成为研究植物物候变化的理想区域^[4,11]。猪毛蒿 (*Artemisia scoparia*) 为菊科 (Compositae) 蒿属 (*Artemisia*) 植物,在高寒草地、亚高山草甸和荒漠草原等地均有分布,因具有较强的适应恶劣环境的能力和竞争能力,成为干旱半干旱地区的优势物种和影响群落稳定性的关键物种,青藏高原东缘是猪毛蒿重要的分布区域之一^[21]。干旱半干旱地区的控制性实验表明猪毛蒿的繁殖物候主要受水分的限制^[21-22],然而分布于高海拔地区的猪毛蒿物候对气候因子的响应与低海拔地区相比可能存在差异。同时,青藏高原植物物候对风的响应与高纬度地区是否呈现出相似的规律,长时间野外观测实验的结果与控制性实验和遥感观测的结果往往

有所差别^[23]。基于上述问题,本研究基于青藏高原东部 20 年(1997—2016 年)的气象数据和野外物候观测实验,分析不同气候因子(温度、降水、日照时长和最大风速)对猪毛蒿物候的影响,为未来气候变化情景下青藏高原高寒植物的保护和利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于青藏高原东部,青海省海北藏族自治州海晏县西海镇(100°57'N,36°56'E),海拔 3100 m。该地区年均温约 1.4℃,年降水量 330—370 mm,年潜在蒸发量约 1400 mm。研究区主要植被类型为高寒草甸,优势种包括线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)和猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)等;研究区主要土壤类型为沙壤土。

1.2 实验设计

于 1997 年在研究区设置长期固定监测样地,样地面积为 100 m×100 m,将样地划分为 4 个 50 m×50 m 的大样方,每个大样方等分为 4 个 25 m×25 m 的小样方。该样地在生长季进行围封处理,非生长季进行适度放牧处理。每年从每个大样方中随机选取 1 个小样方(共 4 个小样方,相当于 4 个重复)的猪毛蒿进行标记,从返青开始每隔 2 天进行物候观测,50%以上的标记植物发生明显物候变化的时间节点(包括返青、开花、结果和枯黄)视为猪毛蒿物候事件的发生日期。物候观测实验从 1997 年到 2016 年持续观测 20 年,其中 2000 年猪毛蒿只有 1 个小样方的物候观测数据。

气候数据来自于海晏县气象站,气象数据包括 20 年间每天的温度、降水、日照时长和最大风速数据。

1.3 统计分析

本研究中,基于 20 年间每日的温度、降水、日照时长和最大风速数据计算出每年的年均温、年降水、年均每日日照时长和年均每日最大风速。猪毛蒿物候的时间间隔定义为从返青-开花、开花-结果、结果-枯黄的持续天数。采用一般线性模型拟合气候因子和猪毛蒿不同物候时间间隔在 20 年间的变化趋势;采用双因素方差分析探究不同物候期和年份对物候间隔时间的影响。

为了分析气候因子对猪毛蒿物候时间间隔的影响,本研究采用偏相关分析计算每个小样方的各个气候因子在最佳季前时长时的效应值。最佳季前时长是指物候节点发生变化之前气候因子对其具有最高偏相关系数的天数。以返青-开花为例,以每年猪毛蒿开花时间为起点,所有年份返青-开花的平均间隔时间为最少天数,以 2 天为步长逐步向前推,计算每个气候因子相较于其他 3 个气候因子的最大偏相关系数,对应的天数即为最佳季前时长^[2]。为了分析各个气候因子对于猪毛蒿物候时间间隔的相对贡献率,本研究对 4 个重复小样方的各个气候因子的偏相关系数的绝对值进行方差分析,确定影响猪毛蒿各个物候间隔最重要的气候因子。

本研究的统计分析基于 R 4.0.3 完成^[24],线性拟合模型运用“ggpmisc”包完成,方差分析运用“Rmisc”包完成,偏相关分析运用“ppcor”完成,出图运用“ggplot2”包完成。

2 结果

2.1 20 年间的气候变化趋势

在过去 20 年间,研究区年均温呈现出显著的上升趋势(0.04℃/a, $P<0.05$),年均每日日照时长呈现出显著的下降趋势(0.04 h/d, $P<0.05$)。与此同时,年降水和年均每日最大风速均未表现出明显的变化趋势($P>0.05$,图 1)。

2.2 20 年间猪毛蒿物候时间间隔的变化趋势

1997—2016 年的任一年份中,返青-开花的时间间隔最长,开花-结果的时间间隔次之,结果-枯黄的时间间隔最短,且猪毛蒿物候的时间间隔在不同年份间存在一定的差异($P<0.05$,图 2)。一般线性拟合模型的结果表明:过去 20 年间猪毛蒿返青-开花的时间间隔和开花-结果的时间间隔并未表现出显著的变化趋势($P>$

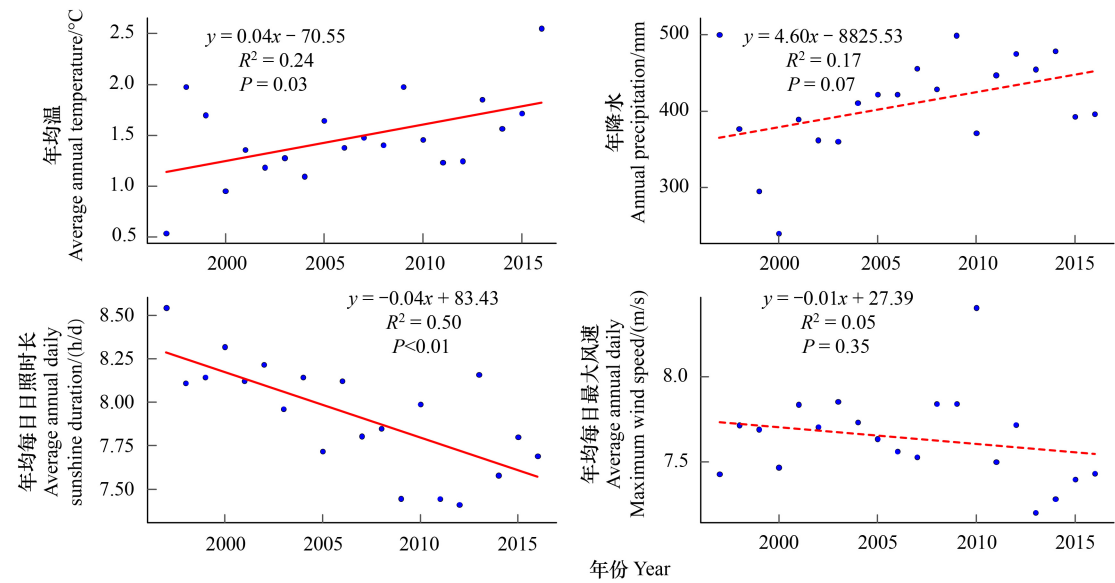


图1 1997—2016 年间年均温、年降雨、年均每日日照时长和年均每日最大风速的变化趋势

Fig.1 Trend of average annual temperature, annual precipitation, average annual daily sunshine duration and average annual daily maximum wind speed from 1997 to 2016

红色实线表示 $P < 0.05$, 红色虚线表示 $P > 0.05$

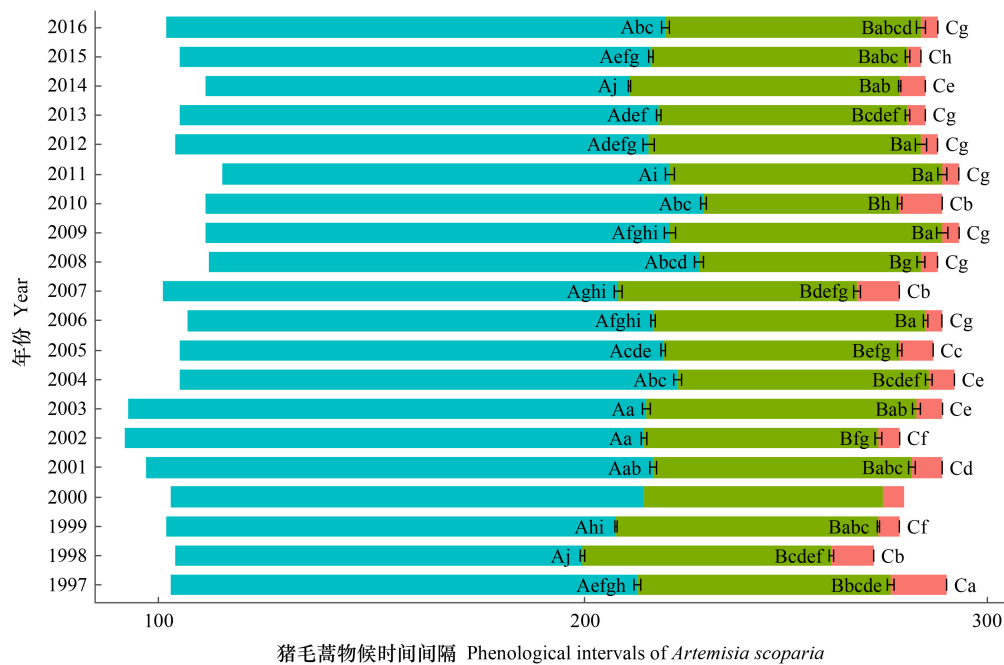


图2 不同物候期和年份对猪毛蒿物候时间间隔的影响

Fig.2 Effects of phenological periods and years on phenological intervals of *Artemisia scoparia*

蓝色、绿色和粉线分别代表返青-开花、开花-结果和结果-枯黄的时间间隔。不同的大写字母代表物候时间间隔在同一年份不同物候期之间存在显著差异 ($P < 0.05$), 不同的小写字母代表物候时间间隔在同一物候期不同年份之间存在显著差异 ($P < 0.05$)

0.05); 结果-枯黄的时间间隔显著缩短, 缩减幅度为 0.26 d/a ($P < 0.05$, 图 3)。

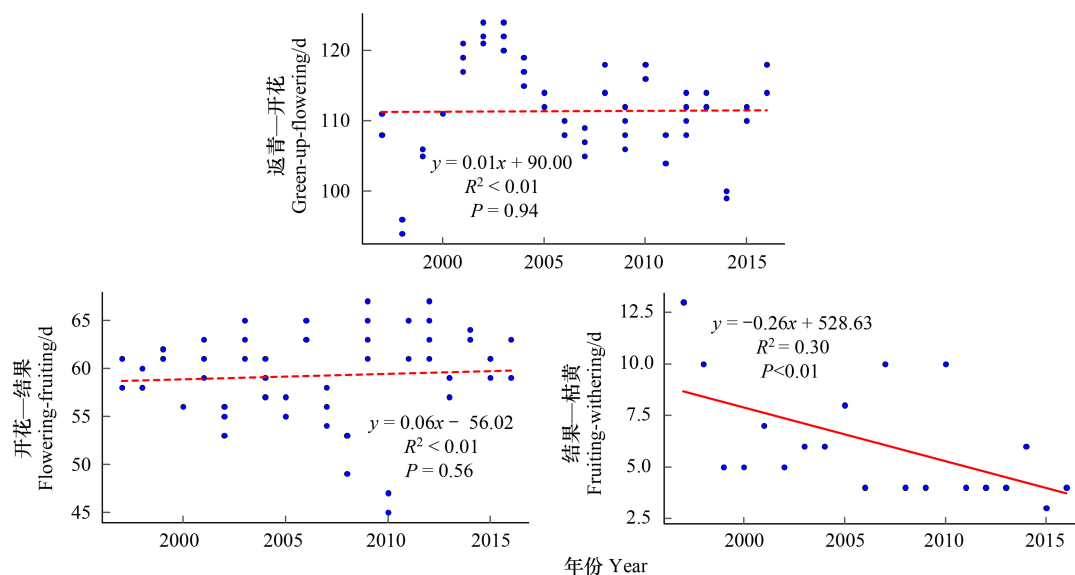


图3 1997—2016年间猪毛蒿物候时间间隔的变化趋势

Fig.3 Trends of phenological intervals of *Artemisia scoparia* from 1997 to 2016红色实线表示 $P < 0.05$, 红色虚线表示 $P > 0.05$

2.3 气候因子对猪毛蒿物候时间间隔的影响

所有气候因子对猪毛蒿的物候时间间隔(返青-开花、开花-结果、结果-枯黄)均有显著影响($P < 0.05$)。其中最大风速对所有物候时间间隔均具有最大的绝对效应值(效应值的绝对值)且均为正相关关系,只有对于猪毛蒿开花-结果时间间隔中降水与最大风速的绝对效应值同等重要。具体而言,对于猪毛蒿返青-开花的时间间隔,最大风速的绝对效应值显著大于温度、降水和日照时长,其他三者之间没有显著差异,其中降水和最大风速延长了返青-开花的时间间隔,而温度和日照时长与其表现为负相关关系。对于猪毛蒿开花-结果的时间间隔,降水和最大风速的绝对效应值显著高于温度和日照时长,除了最大风速外其他三者均与开花-结果时间间隔表现为负相关关系。对于猪毛蒿结果-枯黄的时间间隔,绝对效应值大小依次为:最大风速、降水、温度和日照时长,其中日照时长和最大风速与结果-枯黄时间间隔表现为正相关关系,温度和降水与其表现为负相关关系(图4)。

3 讨论

本研究发现研究区 20 年间温度的上升幅度为 $0.04^{\circ}\text{C}/\text{a}$, 高于 Chen 等^[20] 的 $0.02^{\circ}\text{C}/\text{a}$, 表明青藏高原东部的增温幅度高于青藏高原的平均增温幅度。本研究表明年降雨量没有显著的增加, 这与 Chen 等^[20] 和 Shen 等^[4] 的结论有所差异, 再次证实了青藏高原的降水格局呈现出明显的空间异质性^[25-26]。本研究还发现青藏高原东部的每日日照时长有显著下降, 而每日最大风速没有明显变化, 这一结果与高纬度地区风力下降的结果有所差异^[17]。

植物返青-开花的时间间隔代表着植物营养生长的时间, 而植物在开花-结果的时间间隔代表植物在繁殖上的投入, 是表征植物生殖生长的主要物候事件^[7,27]。本研究发现 20 年间猪毛蒿返青-开花的时间间隔没有显著的变化趋势, 说明猪毛蒿的返青和开花对于气候变化的响应呈现出同步的变化趋势^[5-6]。相比于返青-开花, 关于开花-结果物候时间间隔的相关研究相对较少。本研究发现猪毛蒿开花-结果的时间间隔在过去 20 年间也没有发生明显变化, 这与孟凡栋等^[11] 的研究结果一致, 而与 Shen 等^[4] 的结果有所差异, 表明青藏高原植物的繁殖物候事件作为植物长期进化和适应的结果, 几十年的气候变化不足以使得植物调整其繁殖物候变化。近年来植物的秋季物候也得到越来越多学者的关注, 我们的研究表明猪毛蒿结果-枯黄的时间间隔在过

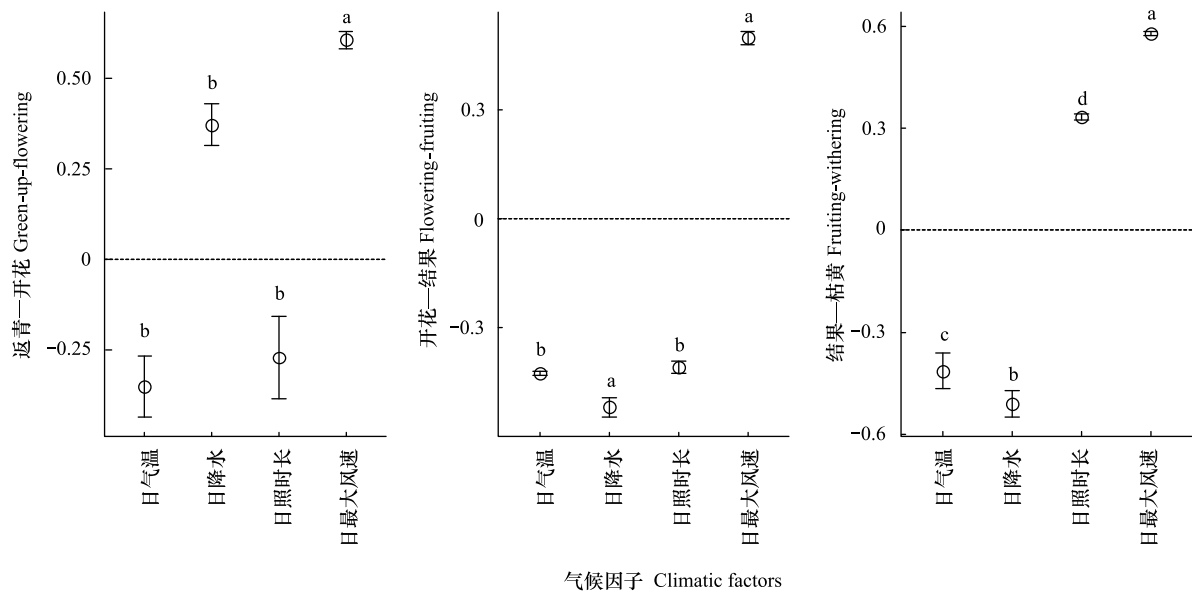


图4 不同气候因子对猪毛蒿物候时间间隔的效应(偏相关系数)

Fig.4 Effects (i.e. partial correlation coefficient) of different climatic factors on phenological intervals of *Artemisia scoparia*

气候因子的效应值采用均值与95%的置信区间表示,与零值没有相交表示具有显著的效应;不同字母表示绝对效应值(效应值的绝对值)之间存在显著差异($P < 0.05$)

去20年间以0.26 d/a的速度减少,这说明猪毛蒿在气候变暖的背景下并没有延长其生长季长度,与Xie等^[28]的观点有所差异。这在一定程度上证实了秋季物候由于受到温度、降水和光周期等因子的综合影响,其变化规律相较于春季物候更为复杂^[1]。

本研究表明四类气候因子均对猪毛蒿不同物候的时间间隔产生显著影响,证实了气候因子所发挥的重要作用。大量研究表明温度升高导致了返青期提前、枯黄期退化,延长了植物的生长季^[27,29–31],然而本研究表明温度和猪毛蒿各个物候之间的时间间隔均表现为负相关关系,这与部分学者研究相一致^[32–34],这可能与以下几方面因素有关。对于春季物候而言,植物为了打破休眠期,需要进行低温冷激,而温度升高可能导致冷激效应不足,使得植物返青延迟^[1,35]。同时同一物种的物候对不同时期增温的响应也存在差异,如青藏高原3—4月份的温度升高有利于矮蒿草(*Kobresia humilis*)的返青,而1月份温度升高反而会导致其返青期推迟^[36]。对于秋季物候而言,白天和夜间的不对称增温对植物物候的影响也有所不同,夜间增温延缓了植物叶片衰老,而白天增温则加速了叶片衰老^[2]。此外,植物的某些物候期(如部分植物的叶片寿命)所需要的积温相对恒定,温度升高加速了积温条件并促进了植物的生长,促使植物提前完成生活史^[37–38]。同时温度和植物物候间隔的负相关关系可能和水热的耦合作用有关。温度升高导致土壤干化,降低了土壤可利用水分;同时温度升高提高了植物生长速率,植物需水量增加进一步加剧了土壤水分亏缺,进而导致了物候期的缩短^[39–40]。这一现象也解释了猪毛蒿返青-开花间隔与降水的正相关关系。

光照同样是影响植物物候的重要气候因子^[41],尤其是对植物秋季物候具有重要的调控作用^[42],这与本研究中日照时长与猪毛蒿结果-枯黄间隔正相关的结果相一致。光照可能通过抵御霜冻伤害、延缓叶片衰老等方式影响植物物候^[1,43],然而整体来看,我们对光照单独或者耦合其他气候因子调控植物物候的影响机制仍然缺乏足够的认识^[1,44]。

本研究发现最大风速是影响猪毛蒿各个物候时间间隔的重要气候因子,这与最新的研究结果相一致^[17],表明了风速在高纬度地区和高海拔地区发挥着重要作用。然而目前关于风对植物物候影响机制的研究非常缺乏,仅个别学者提出了相关的假说^[17]。我们推测一方面这与青藏高原高海拔、严寒多风的气候特点有关;

另一方面可能与猪毛蒿的生物学特性有关。首先,猪毛蒿薄而短柔毛的叶片和植物地上部分受风速的影响较大^[45];其次,猪毛蒿的头状花序也容易受到风的影响^[46],当瘦果成熟时在高山地区很容易被风吹散^[47];此外,最新的研究表明植物感受到的温度与测量气温之间存在一定差异,这部分差异与风有关,风可以降低其叶片温度和增加叶片蒸腾速率,进而对植物物候产生影响^[17,29]。因此,我们推测在寒冷多风的自然条件下,植物可能会通过减缓生长速率、延长生长时间的方式来完成其生活史,从而解释了风速与植物各时期物候间隔的正相关关系。

近年来,关于气候因子效应的研究尺度越来越精细化,由原来关注气候因子的年均数据细化到气候因子的生长季数据、日尺度数据甚至日间和夜间数据。更细致的气候数据分析能够更加有效的揭示植物物候的变化规律。这表明考虑气候因子的效应时不应只考虑气候因子的总体变化趋势,气候因子的变异性、生长季或非生长季气候变化、物候事件发生前一段时间的气候变化(考虑到气候影响存在滞后效应)均可能对植物物候产生重要影响^[23,48]。

植物物候作为气候变化最敏感的生物学指标^[1],不仅反映了气候变化情景下植物的适应性生存策略,还会对群落种间关系产生影响。物种的时间生态位分化是生物多样性维持的重要基础^[49],植物物候事件和间隔的变化会缓解或者加剧物种间的竞争关系,进而影响群落稳定性和物种共存^[50-51]。同时不同物种对气候变化的趋异反应会导致物候的不同步,改变植物—传粉者或动植物—寄生虫的食物营养结构,调节植物的资源分配,最终影响生态系统结构、过程和功能的稳定性^[50,52]。例如,春季增温会导致玉米物候和玉米螟物候的匹配度发生变化^[53]。因此,关注气候变化情景下植物物候间隔变化对群落种间关系、多营养级结构和生态系统功能的影响应是今后关注的重点方向。

4 结论

连续 20 年的气象数据和原位物候观测实验表明:过去 20 年间年均温和年均每日日照时长分别呈现出显著的上升和下降趋势,而年降水和年均每日最大风速没有显著的变化;20 年间猪毛蒿返青-开花的时间间隔和开花-结果的时间间隔并未表现出显著的变化趋势,结果-枯黄的时间间隔显著缩短;所有气候因子均对猪毛蒿不同物候的时间间隔有显著影响,其中最大风速是影响猪毛蒿物候时间间隔最重要的气候因子。这一研究发现可以为气候变化情景下青藏高原高寒草地关键植物的保护和利用提供理论依据。

参考文献 (References):

- [1] 付永硕,李昕熹,周轩成,耿晓君,郭亚会,张雅茹. 全球变化背景下的植物物候模型研究进展与展望. 中国科学: 地球科学, 2020, 50 (9): 1206-1218.
- [2] Chen L, Hänninen H, Rossi S, Smith N G, Pau S, Liu Z Y, Feng G Q, Gao J, Liu J Q. Leaf senescence exhibits stronger climatic responses during warm than during cold autumns. *Nature Climate Change*, 2020, 10(8): 777-780.
- [3] 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.
- [4] Shen M G, Piao S L, Dorji T, Liu Q, Cong N, Chen X Q, An S, Wang S P, Wang T, Zhang G X. Plant phenological responses to climate change on the Tibetan Plateau: research status and challenges. *National Science Review*, 2015, 2(4): 454-467.
- [5] Geng X J, Fu Y H, Piao S L, Hao F H, De Boeck H J, Zhang X A, Chen S Z, Guo Y H, Prev y J S, Vitasse Y, Pe uelas J, Janssens I A, Stenseth N C. Higher temperature sensitivity of flowering than leaf-out alters the time between phenophases across temperate tree species. *Global Ecology and Biogeography*, 2022, 31(5): 901-911.
- [6] Gougherty A V, Gougherty S W. Sequence of flower and leaf emergence in deciduous trees is linked to ecological traits, phylogenetics, and climate. *New Phytologist*, 2018, 220(1): 121-131.
- [7] Li X N, Jiang L L, Meng F D, Wang S P, Niu H S, Iler A M, Duan J C, Zhang Z H, Luo C Y, Cui S J, Zhang L R, Li Y M, Wang Q, Zhou Y, Bao X Y, Dorji T, Li Y N, Pe uelas J, Du M Y, Zhao X Q, Zhao L A, Wang G J. Responses of sequential and hierarchical phenological events to warming and cooling in alpine meadows. *Nature Communications*, 2016, 7: 12489.
- [8] Zhang G L, Zhang Y J, Dong J W, Xiao X M. Green-up dates in the Tibetan Plateau have continuously advanced from 1982 to 2011. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(11): 4309-4314.

- [9] Wang S X, Wu Z F, Gong Y F, Wang S B, Zhang W, Zhang S S, De Boeck H J, Fu Y H. Climate warming shifts the time interval between flowering and leaf unfolding depending on the warming period. *Science China Life Sciences*, 2022, 65(11): 2316-2324.
- [10] Fu Y H, Zhang X, Piao S L, Hao F H, Geng X J, Vitasse Y, Zohner C, Peñuelas J, Janssens I A. Daylength helps temperate deciduous trees to leaf-out at the optimal time. *Global Change Biology*, 2019, 25(7): 2410-2418.
- [11] 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.
- [12] Li S, Dong S K, Fu Y S, Zhou B R, Liu S L, Shen H, Xu Y D, Gao X X, Xiao J N, Wu S N, Li F. Air or soil temperature matters the responses of alpine plants in biomass accumulation to climate warming. *Science of the Total Environment*, 2022, 844: 157141.
- [13] Craine J M, Wolkovich E M, Gene Towne E, Kembel S W. Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytologist*, 2012, 193(3): 673-682.
- [14] 李兰平. 青藏高原东部高寒草甸植物开花物候研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2016.
- [15] Zavaleta E S, Thomas B D, Chiariello N R, Asner G P, Shaw M R, Field C B. Plants reverse warming effect on ecosystem water balance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(17): 9892-9893.
- [16] Zhang Q, Kong D D, Shi P J, Singh V P, Sun P. Vegetation phenology on the Qinghai-Tibetan Plateau and its response to climate change (1982-2013). *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 248: 408-417.
- [17] Wu C Y, Wang J A, Ciais P, Peñuelas J, Zhang X Y, Sonnentag O, Tian F, Wang X Y, Wang H J, Liu R G, Fu Y H, Ge Q S. Widespread decline in winds delayed autumn foliar senescence over high latitudes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(16): e2015821118.
- [18] Dong S K, Shang Z H, Gao J X, Boone R B. Enhancing sustainability of grassland ecosystems through ecological restoration and grazing management in an era of climate change on Qinghai-Tibetan Plateau. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 287: 106684.
- [19] 王根绪, 程国栋, 沈永平. 青藏高原草地土壤有机碳库及其全球意义. *冰川冻土*, 2002, 24(6): 693-700.
- [20] Chen H, Zhu Q A, Peng C H, Wu N, Wang Y F, Fang X Q, Gao Y H, Zhu D, Yang G, Tian J Q, Kang X M, Piao S L, Ouyang H, Xiang W H, Luo Z B, Jiang H, Song X Z, Zhang Y, Yu G R, Zhao X Q, Gong P, Yao T D, Wu J H. The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2013, 19(10): 2940-2955.
- [21] 陈林. 荒漠草原猪毛蒿的生态适应对策[D]. 银川: 宁夏大学, 2019.
- [22] 苏莹, 李月飞, 陈林, 祝忠有, 袁闯, 孟文婷, 朱林. 土壤类型和降雨变化对猪毛蒿种群动态的影响. *干旱区研究*, 2019, 36(5): 1175-1185.
- [23] 李帅, 刘琪源, 董世魁, 肖建南, 武胜男, 周秉荣, 李甫. 非生长季降水对青藏高原高寒草甸优势种生物量稳定性的影响. *生态学报*, 2022, 42(10): 4023-4031.
- [24] R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, 2013, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- [25] Piao S L, Ciais P, Huang Y, Shen Z H, Peng S S, Li J S, Zhou L P, Liu H Y, Ma Y C, Ding Y H, Friedlingstein P, Liu C Z, Tan K, Yu Y Q, Zhang T Y, Fang J Y. The impacts of climate change on water resources and agriculture in China. *Nature*, 2010, 467(7311): 43-51.
- [26] Xu Z X, Gong T L, Li J Y. Decadal trend of climate in the Tibetan Plateau-regional temperature and precipitation. *Hydrological Processes*, 2008, 22(16): 3056-3065.
- [27] Wang S P, Wang C S, Duan J C, Zhu X X, Xu G P, Luo C Y, Zhang Z H, Meng F D, Li Y N, Du M Y. Timing and duration of phenological sequences of alpine plants along an elevation gradient on the Tibetan plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 189/190: 220-228.
- [28] Xie Y Y, Wang X J, Jr Silander J A. Deciduous forest responses to temperature, precipitation, and drought imply complex climate change impacts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(44): 13585-13590.
- [29] Peaucelle M, Peñuelas J, Verbeeck H. Accurate phenology analyses require bud traits and energy budgets. *Nature Plants*, 2022, 8(8): 915-922.
- [30] 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.
- [31] Reich P B, Sendall K M, Rice K R, Rich R L, Stefanski A, Hobbie S E, Montgomery R A. Geographic range predicts photosynthetic and growth response to warming in co-occurring tree species. *Nature Climate Change*, 2015, 5(2): 148-152.
- [32] Shen M G, Sun Z Z, Wang S P, Zhang G X, Kong W D, Chen A P, Piao S L. No evidence of continuously advanced green-up dates in the Tibetan Plateau over the last decade. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(26): E2329.
- [33] 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.
- [34] 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.

- [35] Hart R, Salick J, Ranjitkar S, Xu J C. Herbarium specimens show contrasting phenological responses to Himalayan climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(29): 10615-10619.
- [36] 魏瑶, 马志远, 周佳颖, 张振华. 模拟增温改变青藏高原植物繁殖物候及植株高度. *植物生态学报*, 2022, 46(9): 995-1004.
- [37] Worrall J. Phenology and the changing seasons. *Nature*, 1999, 399(6732): 101.
- [38] 陈效述, 李惊. 内蒙古草原羊草物候与气象因子的关系. *生态学报*, 2009, 29(10): 5280-5290.
- [39] Dorji T, Totland O, Moe S R, Hopping K A, Pan J B, Klein J A. Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental warming and snow addition in Tibet. *Global Change Biology*, 2013, 19(2): 459-472.
- [40] 孟凡栋, 斯确多吉, 崔树娟, 王奇, 李博文, 汪诗平. 青藏高原植物物候的变化及其影响. *自然杂志*, 2017, 39(3): 184-190.
- [41] Flynn D F B, Wolkovich E M. Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community. *New Phytologist*, 2018, 219(4): 1353-1362.
- [42] 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.
- [43] Körner C, Basler D. Plant science. Phenology under global warming. *Science*, 2010, 327(5972): 1461-1462.
- [44] 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.
- [45] Fukuyo S, Kurihara M, Nakashinden I, Kimura K, Iijima Y, Kobayashi Y, Masuzawa T, Yamamoto S, Morimoto M, Kouyama T, Kobayashi S, Yamamoto T, Mizuno K, Machida H. Short-term effects of wind shield on phenology and growth of alpine plants in mount kiso-komagatake, central Japan (19th symposium on polar biology). *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology*, 1998, 11: 147-158.
- [46] Marchetto K M, Williams M B, Jongejans E, Auhl R, Shea K. Applications of particle image velocimetry for seed release studies. *Ecology*, 2010, 91(8): 2485-2492.
- [47] Holway J G, Ward R T. Phenology of alpine plants in northern Colorado. *Ecology*, 1965, 46(1/2): 73-83.
- [48] Hoepfner S S, Dukes J S. Interactive responses of old-field plant growth and composition to warming and precipitation. *Global Change Biology*, 2012, 18(5): 1754-1768.
- [49] Usinowicz J, Chang-Yang C H, Chen Y Y, Clark J S, Fletcher C, Garwood N C, Hao Z Q, Johnstone J, Lin Y, Metz M R, Masaki T, Nakashizuka T, Sun I F, Valencia R, Wang Y Y, Zimmerman J K, Ives A R, Wright S J. Temporal coexistence mechanisms contribute to the latitudinal gradient in forest diversity. *Nature*, 2017, 550(7674): 105-108.
- [50] Geng X J, Fu Y H, Hao F H, Zhou X C, Zhang X A, Yin G D, Vitasse Y, Piao S L, Niu K C, De Boeck H J, Menzel A, Peñuelas J. Climate warming increases spring phenological differences among temperate trees. *Global Change Biology*, 2020, 26(10): 5979-5987.
- [51] 付永硕, 张晶, 吴兆飞, 陈首志. 中国植被物候研究进展及展望. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 2022, 58(3): 424-433.
- [52] Duchenne F, Thébaud E, Michez D, Elias M, Drake M, Persson M, Rousseau-Piot J S, Pollet M, Vanormelingen P, Fontaine C. Phenological shifts alter the seasonal structure of pollinator assemblages in Europe. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(1): 115-121.
- [53] 王姝心, 郭亚会, 付永硕, 刘玉梅. 夏玉米和亚洲玉米螟物候同步性研究. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51(4): 462-471.