

模拟增温改变川西高山草甸优势植物繁殖物候序列特征

张莉^{1,2} 王根绪¹ 冉飞¹ 彭阿辉^{1,2} 肖瑶^{1,2} 杨阳¹ 杨燕^{1*}

¹中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 以西南横断山区高山草甸优势植物种珠芽拳参(*Polygonum viviparum*)和银叶委陵菜(*Potentilla leuconota*)为研究对象, 将其物候分为花芽期、开花期、凋谢期和种子成熟期4个阶段, 每个阶段又分为开始、峰值和结束3个状态。采用开顶式增温箱进行模拟增温, 连续增温4年后, 于增温第5年的2016年生长季跟踪调查了模拟增温对珠芽拳参和银叶委陵菜的繁殖物候序列的影响, 以探讨高山植物群落对气候变化的响应过程。结果显示, 模拟增温后: 1) 珠芽拳参各物候阶段的持续时间缩短; 除凋谢阶段起始、结束期延迟外, 其他状态均有不同程度的提前; 各阶段的过渡期有不同程度的缩短, 繁殖周期缩短; 2) 银叶委陵菜各物候阶段的持续时间延长; 凋谢期结束前各状态(除开花峰值外)表现为不同程度的提前; 各阶段过渡期对增温的响应不一致, 繁殖周期延长。结果表明: 完整的繁殖物候序列能更准确地反映植物物候对气候变暖的响应; 植物对环境变化的响应和应对策略存在种间差异, 这种差异可能会进一步改变植物群落组成和结构。

关键词 高山草甸; 气候变化; 开顶式增温箱; 珠芽拳参; 银叶委陵菜; 繁殖物候

张莉, 王根绪, 冉飞, 彭阿辉, 肖瑶, 杨阳, 杨燕 (2018). 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, 42, 20–27. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0133

Experimental warming changed plants' phenological sequences of two dominant species in an alpine meadow, western of Sichuan

ZHANG Li^{1,2}, WANG Gen-Xu¹, RAN Fei¹, PENG A-Hui^{1,2}, XIAO Yao^{1,2}, YANG Yang¹, and YANG Yan^{1*}

¹Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims We studied phenological sequences of two dominant plants (*Polygonum viviparum* and *Potentilla leuconota*) in an alpine meadow of the Hengduan Mt., western of Sichuan to explore the alpine plants responses on climate change.

Methods Open-top chambers (OTCs) chosen by ITEX were used to monitor the warming in the field. After a four-year experimental warming, in the 5th growing season we recorded the phenological sequences of two dominant species, focusing on plant responses on warming. The sequence was divided into four stages: budding, flowering, withering and ripe seeds. Each stage had three events: first, peak, and last.

Important findings Our results showed that: 1) For *P. viviparum*, experimental warming elicited a shortening of the duration of each stage, advanced all of the phenological events but the first of withering and ripe seeds, shortened the period of each stage and reduced the duration of entire reproduction. 2) For *P. leuconota*, experimental warming extended the duration of every stage. All phenological events before the end of withering occurred earlier on experimental warming but the peak of flowering. The period of each stage had inconsistent responses on warming and warming prolonged the duration of entire reproduction. The present results indicated that not all phenological events were equally responsive to experimental warming and an entire sequence could be a more accurate way to evaluate the responses on environmental variation. Therefore, the plastic responses to warming of different species would have effects on community composition and structure.

Key words alpine meadow; climate change; open-top chamber; *Polygonum viviparum*; *Potentilla leuconota*; reproductive phenology

收稿日期Received: 2017-05-30 接受日期Accepted: 2017-11-14

基金项目 中国科学院前沿科学重点研究计划(QYZDJ-SSW-DQC006)、国家重点研发计划(2017YFC0504900)和国家自然科学基金(31100323和31300416)。Supported by the Key Research Program of Frontier Sciences, Chinese Academy of Sciences (QYZDJ-SSW-DQC006), the National Key Research and Development Project of China (2017YFC0504900), and the National Natural Science Foundation of China (31100323 and 31300416).

* 通信作者Corresponding author (yyang@imde.ac.cn)

Zhang L, Wang GX, Ran F, Peng AH, Xiao Y, Yang Y, Yang Y (2018). Experimental warming changed plants' phenological sequences of two dominant species in an alpine meadow, western of Sichuan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 20–27. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0133

联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)第五次评估报告显示, 1901–2012年, 地球表面平均温度上升了0.89 °C (IPCC, 2013)。中国地表气温也发生了显著的变化, 近百年来增温总量和增温趋势皆高于全球平均水平, 气候变暖明显(丁一汇和王会军, 2015)。横断山区是我国西南纵向岭谷区的主要组成部分, 是世界范围内生物多样性最为关键的核心区域, 随着气候变化与人类活动的相互作用, 横断山区年平均气温、季风期及非季风期气温均逐年升高(李宗省等, 2010)。

物候被认为是气候变化的“指纹”(Root *et al.*, 2003), 是响应温度变化最敏感、最容易观察到的特征(Badeck *et al.*, 2004), 也是研究生态系统响应气候变化机制的重要途径(Jonasson *et al.*, 1993)。受气候变化的影响, 陆地区域植物物候呈现出不同程度的春季物候提前和秋季物候延迟(Schwartz & Reiter, 2000; Peñuelas & Filella, 2001; Menzel *et al.*, 2006)。繁殖物候作为植物物候的重要组成部分, 在全球变暖背景下的植物物候研究中备受关注, 然而关于植物繁殖物候对温度变化响应的研究并未得出一致的结论(Wolkovich *et al.*, 2012)。部分研究表明, 在温度升高的情况下, 植物花期呈现出不同程度的提前(Beaubien & Freeland, 2000; Cleland *et al.*, 2006; Amano *et al.*, 2010)。也有研究显示, 温度升高也可能对植物繁殖物候不产生影响(Hollister *et al.*, 2005), 甚至增温会导致植物繁殖物候的延迟(Dorji *et al.*, 2013)。植物繁殖物候速率是繁殖物候特征的重要部分, 对增温的响应也呈现不同的结果。有研究认为增温在改变植物繁殖物候各个状态的同时, 也加快了植物繁殖生长的速率, 最终表现为缩短的繁殖物候期(Post *et al.*, 2008; Gugger *et al.*, 2015)。也有研究表明, 增温后, 植物花期和果期的长度不发生改变(Price & Waser, 1998), 繁殖物候期总的长度也未发生明显变化(Post *et al.*, 2008), 即增温虽然能够提前繁殖物候的各个阶段, 并不改变植物繁殖的速率。这些矛盾的繁殖物候的研究都是使用单个的发育阶段作为评估物候对气候变化响应的指标, 而植物发育是一个连续的过程, 早期的发育阶段会对后期的发育阶段产生一定的限制作用(Post *et al.*, 2008), 甚

至可能影响后期阶段对气候变化的响应。因此, 使用单个的物候阶段作为观测指标并不能准确地反映植物物候对气候变化的响应(Wolkovich *et al.*, 2012; Iler *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2014)。

在全球变暖的背景下, 普遍认为高海拔和高纬度地区增温幅度更大(Thomas *et al.*, 2004), 高山生态系统对温度升高的响应也更加迅速和敏感(Pepin *et al.*, 2015)。很多研究发现, 增温显著降低了高寒草甸物种多样性(Klein *et al.*, 2004; Yang *et al.*, 2015), 改变了群落中物种的繁殖物候(Liu *et al.*, 2011; Dorji *et al.*, 2013), 且不同的物种显示出不同的物候增温效应, 这种效应又可能反过来影响植物群落的结构和组成。但是这些研究大部分集中在青藏高原典型的高寒草地生态系统, 基于高山生态系统的高寒草甸物候特征的相关研究鲜见报道。横断山区是青藏高原的重要组成部分, 也是全球中低纬度重要的山系, 研究该地区生态系统对气候变化的响应对研究全球变暖问题有着重要意义。本研究以横断山中段贡嘎山地区的高山草甸为研究对象, 采用开顶式增温箱(OTC)模拟气候变暖, 跟踪调查增温4年后两种优势物种——银叶委陵菜(*Potentilla leuconota*)和珠芽拳参(*Polygonum viviparum*)物候序列特征, 旨在阐明以下两个科学问题: (1)单个的繁殖物候阶段是否能真实准确地刻画高寒植物的物候特征对气候变暖的响应? (2)高山植物的繁殖物候对气候变暖的响应是否存在种间差异? 本研究的结论不仅可为全球变暖背景下高山生态系统种子资源利用与保护提供理论数据, 同时也可为高山草甸响应未来气候变暖的模型研究提供基础数据和理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

贡嘎山(29.33°–30.33° N和101.50°–102.25° E)位于青藏高原的东南缘, 横断山区大雪山脉的中南段, 该地区属于亚热带温暖湿润季风区与青藏高原东部高原温带半湿润区的过渡带上, 年平均气温4 °C, 年空气湿度90%左右, 每年5–10月为明显的雨季, 雨季降水量超过年降水量的80%。研究区域位于贡嘎山东坡雅加埂峡谷内, 群落物种组成丰富,

土壤发育为高山草甸土, 年降水量为1 100 mm。

1.2 试验设计

本实验以分布在贡嘎山东坡雅加埂林线以上的高山草甸为研究对象(29.89° N, 102.02° E, 海拔3 850 m), 研究样地面积为20 m × 20 m, 样地在7月气温达到最高, 80%降水集中在生长季。研究样地草本层主要以多年生草本为主, 优势种为银叶委陵菜、珠芽拳参, 伴生藁草属(*Carex*)、风毛菊属(*Saussurea*)植物以及禾本科植物。模拟增温采用国际冻原计划所采用的被动式增温方法, 即开顶式增温箱(OTC), 在样地内建立开顶式小暖室。箱体高40 cm, 底部和顶部均为正六边形, 上部开口边长为60 cm, 斜边与地面的夹角均为60°。整个样地分为7个小区, 每个小区内设置对照和OTC增温样方, 对照和增温样方大小均为25 cm × 25 cm, 小区之间距离3–5 m。实验样地用围栏封育, 在2012年6月初完成整个实验样方的布置。

1.3 数据收集

样地附近建立气象站(HOBO, Onset, Boston, USA), 它可以提供整个样地的各种气象要素参数, 包括降水量、空气温度以及地下5 cm和20 cm的温度和土壤含水量; 同时, OTC内外布设传感器和数据采集器(MG-EM50, Decagon, Pullman, USA), 监测对照和增温箱内外的空气和土壤的温湿度, 每10 min采集一次数据。

物候数据的收集: 选择该区域两种优势物种——银叶委陵菜和珠芽拳参跟踪调查繁殖物候, 其中珠芽拳参不记录胎生花序。银叶委陵菜花和珠芽拳参属于多年生草本植物, 银叶委陵菜平均花芽萌发期为6月13日(儒略日: 166 ± 17 天), 珠芽拳参平均花芽萌发期为6月22日(儒略日: 176 ± 4 天), 属于中花期植物类型。将物候分为花芽期、开花期、凋谢期和种子成熟期4个阶段, 每个阶段又分为开始、峰值和结束3个状态。花芽期指从花芽形成可见到完全开放前的阶段; 开花期指花冠完全开放的持续阶段; 凋谢期指从花冠枯萎到果实完全成熟之前的阶段; 果实成熟期, 银叶委陵菜是果实变红并膨大的持续阶段, 珠芽拳参是指果实开始凋落到完全掉落的阶段。在野外观测期间, 分别观测记录两个物种处于各物候阶段繁殖单位的数量, 以该年的1月1日为第一天, 将记录日期转化为儒略日。每个物候阶段的开始日期为首次记录到该阶段的日期, 峰值日期为

该物候阶段记录数量达到最大值的日期, 结束日期为该物候阶段最后一次记录日期, 同时各个物候阶段从开始到结束日期的持续天数记作该阶段的持续时间。相邻两阶段峰值之间相差的天数定义为阶段间过渡时间。调查时间从2016年5月下旬到9月底, 每周进行一次观测记录。由于物种的个体差异性, 在对照和增温样方的野外观测中, 分别只有4个小区中能观测到两物种的繁殖物候数据。

1.4 数据分析

所有数据用Excel进行整理, R软件(R 3.3.2, <http://www.R-project.org/>)进行分析和作图。利用广义混合线性模型检验增温与对照之间各指标的差异显著性, 其中, 对于物候序列, 将各状态所在的儒略日作为响应变量; 对于各物候阶段长度、过渡状态及整个繁殖周期长度, 将指标的天数作为响应变量, 增温处理为固定效应, 样方所在的小区为随机效应。

2 结果

2.1 OTC的增温效应

OTC的应用, 使得温室内微气候趋于暖干化。植物生长季内, 箱体内空气温度升高1.53–2.79 °C, 5 cm土层温度和20 cm土层温度分别比对照升高0.66–1.58 °C和0.27–0.75 °C, 5 cm土层含水量和20 cm土层含水量分别比对照减少15.8%–17.7%和25.6%–26.7% (图1)。

2.2 物候序列对增温的响应

不同物种物候序列对模拟增温的响应方式(提前或推迟)和敏感程度存在一定差异(图2)。随着温度增加, 珠芽拳参花芽期长度缩短12天($p < 0.05$), 同时其起始、峰值和结束日期分别提前1天、1.5天和11天; 开花期长度不变, 其起始、峰值和结束日期分别提前3天、2天和–2天; 凋谢期长度不变, 起始、峰值和结束日期分别提前–4天、0天和–1天; 种子成熟期起始、峰值和结束日期分别提前6天、5天和7天, 差异不显著(表1)。银叶委陵菜花芽期长度不变, 同时其起始、峰值和结束日期分别提前5.5天、9.5天和2天; 开花期长度不变, 其起始、峰值和结束日期分别提前11天、–3天和6天; 凋谢期长度不变, 其起始、峰值和结束日期分别提前9天、6天和–9天; 种子成熟期起始、峰值和结束日期分别延迟4天、5天和3天, 差异不显著(表1)。

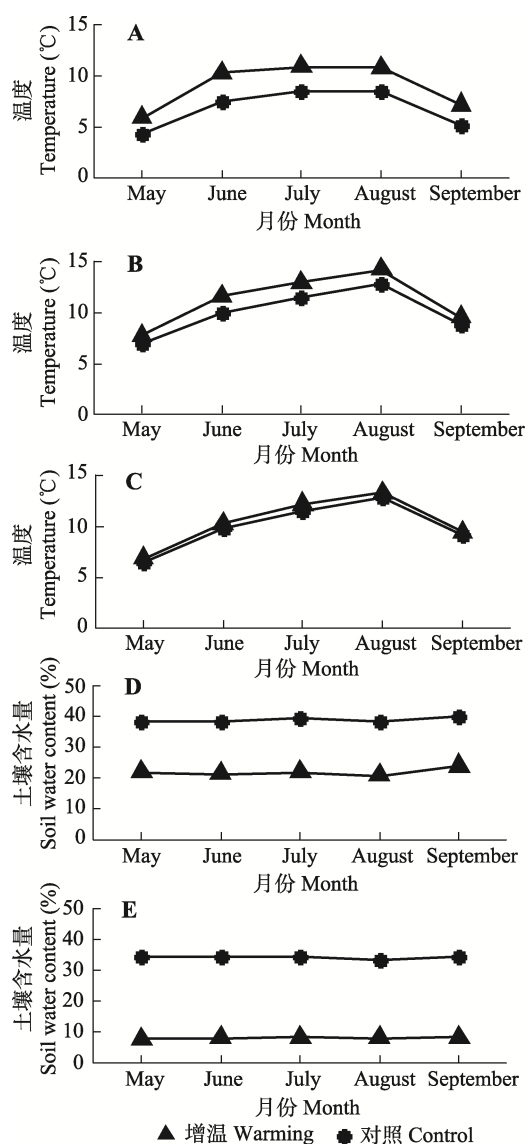


图1 生长季开顶式增温箱内外空气和土壤的月平均温度、月平均含水量。A, 月平均气温。B, 土壤5 cm深月平均温度。C, 土壤20 cm深月平均温度。D, 土壤5 cm深月平均含水量。E, 土壤20 cm深月平均含水量。

Fig. 1 Monthly mean air temperature, soil temperature, and soil water content inside and outside the open-top chambers during the growing season. A, Monthly mean air temperature. B, Monthly mean soil temperature at 5 cm soil depth. C, Monthly mean soil temperature at 20 cm soil depth. D, Monthly mean soil water content at 5 cm soil depth. E, Monthly mean soil water content at 20 cm soil depth.

2.3 各个物候阶段持续时间对增温的响应

增温导致珠芽拳参各物候持续时段缩短, 银叶委陵菜延长, 两物种物候持续时段对增温的响应行为相反, 且银叶委陵菜对增温的响应更为强烈(图3)。模拟增温后, 珠芽拳参的花芽期、开花期和凋谢期持续时间分别缩短了12天($p < 0.05$)、2天和1天, 而银叶委陵菜的花芽期、开花期和凋谢期持续时间分别延长了8天、5天和17天($p > 0.05$)。

2.4 各个物候阶段间过渡时间对增温的响应

模拟增温导致珠芽拳参各阶段的过渡期不同程度地缩短, 银叶委陵菜的响应却不一致(图4)。其中, 珠芽拳参从花芽期到开花期长度、开花期到凋谢期长度、凋谢期到种子成熟期长度不发生改变。银叶委陵菜从花芽期到开花期长度不变, 开花期到凋谢期缩短了8天($p < 0.05$), 凋谢期到种子成熟期长度延长11天($p < 0.05$)。

2.5 繁殖周期对增温的响应

增温导致珠芽拳参繁殖周期缩短、银叶委陵菜繁殖周期延长。增温使得珠芽拳参的花芽期起始时

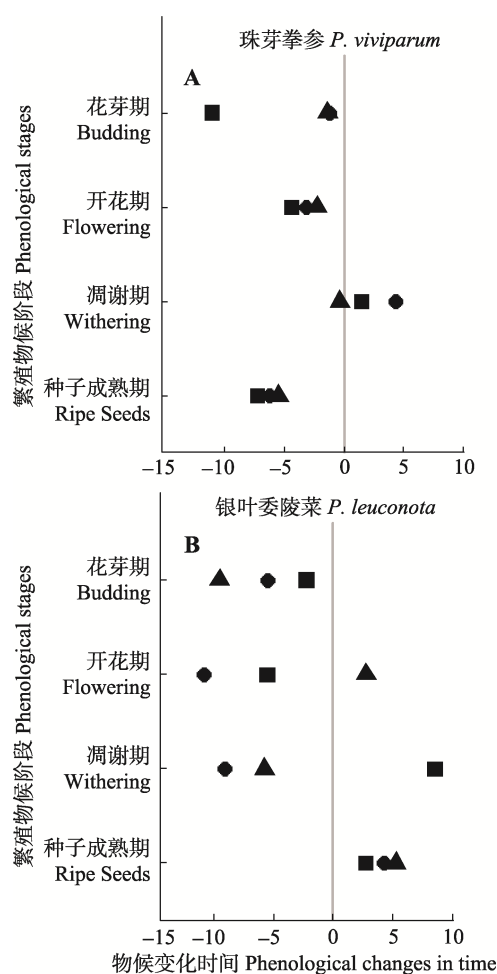


图2 珠芽拳参(A)和银叶委陵菜(B)物候序列变化。■、▲和●分别表示各个阶段的起始、峰值和结束状态。负值表示处理与对照相比提前的天数, 正值表示与对照相比延迟的天数。

Fig. 2 Phenological shifts at the sequence of *Polygonum viviparum* (A) and *Potentilla leuconota* (B). ■, ▲ and ● symbol represent a phenological shift of first, peak, and last of the four stages, respectively. Negative value represents earlier stations than control in days, and the positive value represents delayed stations than control in days. OTCs, open-top chambers.

表1 各物候指标对模拟增温响应的参数统计

Table 1 Parameter estimates of GLME models investigating phenological sequences responses to experimental warming

阶段 Stage	状态 Station		银叶委陵菜 <i>Potentilla leuconota</i>			珠芽拳参 <i>Polygonum viviparum</i>		
			N	截距 Intercept		N	截距 Intercept	
				OTCs			OTCs	
花芽期 Budding	开始 First	6	5.11***	-0.03	13	5.19***	0.01	
	峰值 Peak	6	5.17***	-0.05	13	5.19***	0.01	
	结束 Last	6	5.23***	-0.01	13	5.28***	0.02	
开花期 Flowering	开始 First	8	5.17***	-0.06	10	5.28***	-0.02	
	峰值 Peak	8	5.18***	0.02	10	5.30***	-0.01	
	结束 Last	8	5.27***	-0.02	10	5.33***	-0.02	
凋谢期 Withering	开始 First	8	5.18***	-0.05	13	5.25***	0.02	
	峰值 Peak	8	5.27***	-0.03	13	5.30***	0.01	
	结束 Last	8	5.36***	0.04	13	5.33***	0.01	
种子成熟期 Ripe seeds	开始 First	8	5.23***	0.02	12	5.36***	-0.02	
	峰值 Peak	8	5.37***	0.02	12	5.38***	-0.02	
	结束 Last	8	5.47***	0.01	12	5.41***	-0.03	

***, $p < 0.001$; N, 观测样方数; OTCs, 开顶式增温箱。

***, $p < 0.001$; N, observed plot number; OTCs, open-top chambers.

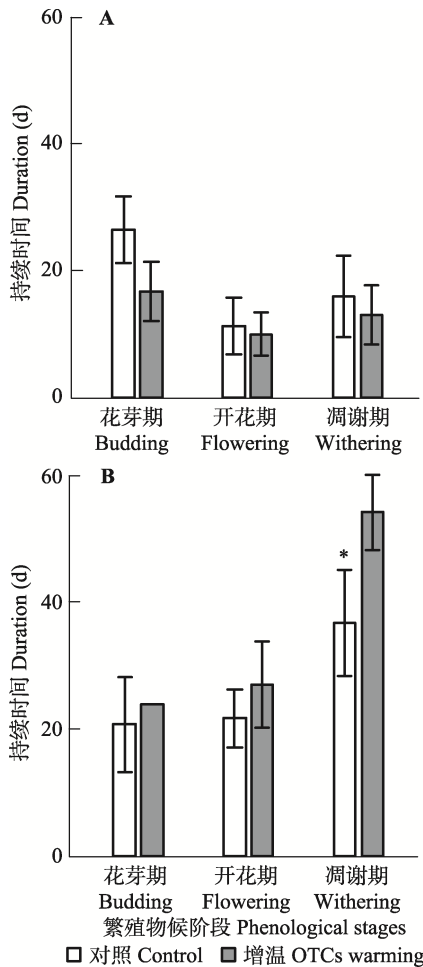


图3 开顶式增温箱模拟增温对珠芽拳参(A)和银叶委陵菜(B)各阶段持续时间长度的影响(平均值±标准误差)。

Fig. 3 Effects of open-top chambers (OTCs) warming on the duration of each stage of *Polygonum viviparum* (A) and *Potentilla leuconota* (B)(mean ± SE).

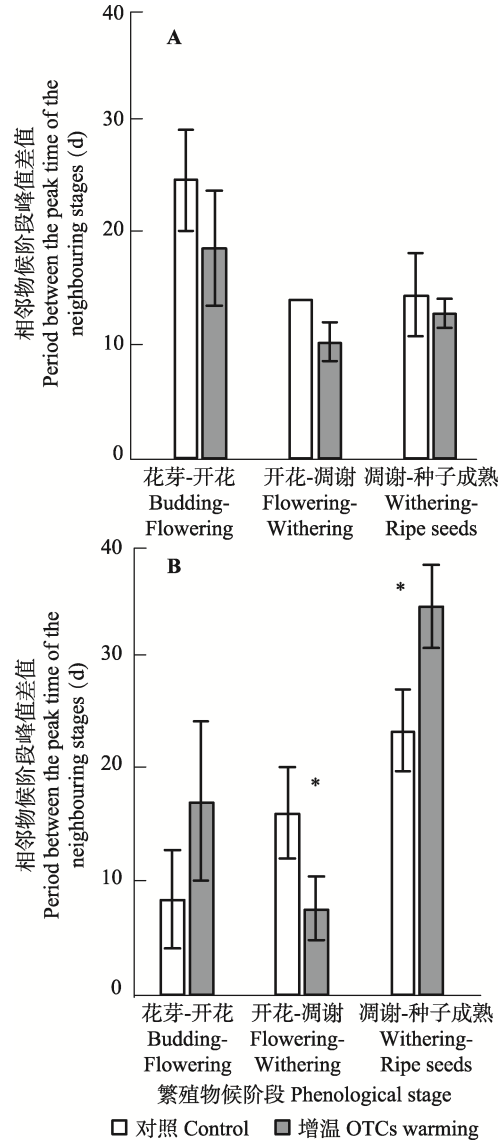


图4 开顶式增温箱模拟增温对珠芽拳参(A)和银叶委陵菜(B)相邻物候阶段峰值期相差天数的影响(平均值±标准误差)。

Fig. 4 Effects of open-top chambers (OTCs) warming on the period between the peak time of the neighboring stages of *Polygonum viviparum* (A) and *Potentilla leuconota* (B) (mean ± SE).

间提前,也使得种子成熟起始时间得以提前,最终表现为繁殖物候期缩短6天。增温导致银叶委陵菜花芽起始时间提前,种子成熟的起始时间延迟,最终表现为繁殖物候期延长8天。增温造成珠芽拳参的繁殖加快,银叶委陵菜的繁殖延缓。

3 讨论

增温改变了横断山区高山草甸珠芽拳参和银叶委陵菜的物候,且同一物种不同物候阶段(花芽、开花、凋谢和果实成熟)对增温的响应方式(提前或推迟)和响应程度存在一定的差异,甚至同一物候阶

段内不同状态(开始、峰值和结束)对增温的响应都存在差异。同一物种的不同繁殖阶段对环境变化表现出不同的响应方式和敏感性, CaraDonna等(2014)整合亚高山高寒草甸60个物种长期物候资料发现, 研究区域内植物开花阶段的各个状态在增温处理下响应出现不同程度的提前, 在温度每10年增加(0.4 ± 0.1) °C的情况下, 开花起始时间每10年提前(3.3 ± 0.24) d, 开花峰值提前(2.5 ± 0.20) d, 开花结束时间提前(1.5 ± 0.42) d。Post等(2008)对格陵兰岛西部的植物群落增温2年后发现, 在OTC增温效果为2 °C左右的情况下, 卷耳属植物*Cerastium alpinum*花芽起始时间提前2.5 d, 开花时间不变。由此可见, 植物各物候阶段对环境变化的响应存在可塑性差异。

Dorji等(2013)研究发现模拟增温对钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)的花芽起始期、开花起始期等物候指标不产生显著影响, 本研究通过银叶委陵菜和珠芽拳参的观测发现, 若仅采取与Dorji等(2013)相同的物候阶段作为响应温度变化的指标, 也可得到相同的结论, 认为模拟增温不改变两种植物的繁殖物候。但是若考虑整个繁殖序列, 则显示模拟增温显著延长了银叶委陵菜凋谢期长度、凋谢到成熟过渡期长度, 甚至显著缩短了开花到凋谢期长度。因此, 即使模拟增温对单个或几个物候阶段不产生显著影响, 也不能得出环境变化对该物种繁殖物候不产生影响的结论。同时Gugger等(2015)移位增温实验中, 以植物某一物候阶段的起始到下一物候阶段的峰值所经历的天数作为该阶段的持续时间, 结果显示增温显著缩短了植物凋谢期长度。本研究若仅使用凋谢期到成熟期过渡状态作为响应温度变化的指标, 则可以得出与Gugger (2015)类似的结论: 增温导致银叶委陵菜加速繁殖物候期; 但是若完整地记录银叶委陵菜整个繁殖物候期的长度, 则显示增温延长了银叶委陵菜的繁殖物候期($p < 0.1$), 单个的物候阶段与整个繁殖期对增温的响应呈现相反的结果, 植物繁殖物候某一阶段的响应与整个繁殖物候期的响应并不一致。因此, 在气候变化背景下对植物繁殖物候的研究中, 即使同一物种使用不同的物候指标也可能得到不同的结论, 甚至得出完全相反的结论, 单个物候阶段并不能准确地反映整个植物物候期对温度变化的响应(CaraDonna et al., 2014; Meng et al., 2016)。

不同物种对增温的响应方式(提前或推迟)和敏

感程度存在一定差异。不同繁殖阶段对增温响应的差异还引起植物各物候阶段的持续时间、过渡时间以及繁殖周期发生了变化。Inouye (2008)发现在生长季会出现霜冻的地区, 霜冻会使得该地区提前开花植物的花遭受不同程度的损失, 因此植物会选择缩短繁殖期以提高繁殖成功率。Post等(2008)对3种植物的模拟增温研究中也发现, 增温后每种植物至少有一个繁殖阶段表现为加速。本研究发现增温后, 植物繁殖物候期表现为不变或延长。这可能是增温后不同的植物表现出不同的响应方式, 例如, Totland和Schulte-Herbrüggen (2003)研究发现增温4年并不改变卷耳属(*Cerastium*)植物开花的持续时间。Arft等(1999)的meta分析结果显示模拟增温2年后植物对增温的响应开始减弱, 本研究是在增温后的第5年开始观测记录繁殖物候, 因此无法判断物种繁殖物候在增温初期植物繁殖周期对增温的响应。同时, 植物繁殖物候特征对增温响应的种间差异, 可能是植物个体为避免对土壤中水分和养分利用效率竞争、营养生长期的过度重叠, 以及植物叶片对光照需求的竞争, 最大化利用资源的一种适应环境的结果(Tilman et al., 1997; Dudgeon et al., 1999; Forrest & Miller-Rushing, 2010)。这种植物繁殖物候期的种间差异是物种长期进化过程中不断适应环境的结果, 也是植物降低种间竞争并维持群落水平物种共存的重要机制(Cleland et al., 2006)。本研究在群落地上净初级生产力达到峰值的8月初, 对样方内两物种的垂直高度和盖度进行了调查, 单因素方差分析的结果显示, 增温对珠芽拳参垂直高度和盖度没有显著影响, 而银叶委陵菜的盖度显著降低($p < 0.05$), 垂直高度增加不显著(附件I), 垂直高度和盖度的变化表明两种植物在应对环境变化中采取了不同的响应策略。优势物种在群落中高度、盖度的不同变化可能会改变物种之间的竞争力(Peñuelas et al., 2002), 引起物种物候繁殖策略的改变, 进而导致种群动态波动(Price & Waser, 1998)和植物与传粉者之间关系的变化(Memmott et al., 2007), 最终直接或间接地影响群落的结构和功能(Peñuelas & Filella, 2009)。

综上所述, 完整的物候序列比单个物候阶段更能准确地评估植物繁殖物候对气候变暖的响应, 建议在相关模型的运用中考虑完整的繁殖物候序列。同时, 增温改变了高山草甸群落中两优势物种的繁

植物候时间和繁殖速率, 且在对增温的响应程度及方式上存在物种间的差异。可见, 高山生态系统植物候对气候变化的响应并不是单一地朝着一个方向变化, 而是存在不同繁殖阶段的响应差异以及显著的种间差异, 这些物候差异为研究高山植物群落应对气候变化的响应格局和方向提供了可能的内在机制解释, 为该区域山地物种保育和生态系统功能研究提供了理论依据, 同时为准确地评估区域陆地生态系统应对气候变化的模型预估提供了基础数据和理论支持。

致谢 中国科学院贡嘎山高山生态系统观测试验站对本研究提供便利条件, 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所“一三五”方向性项目(SDS-135-1707)支持, 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所山地表生过程与生态调控重点实验室重点基金支持, 一并致谢。

参考文献

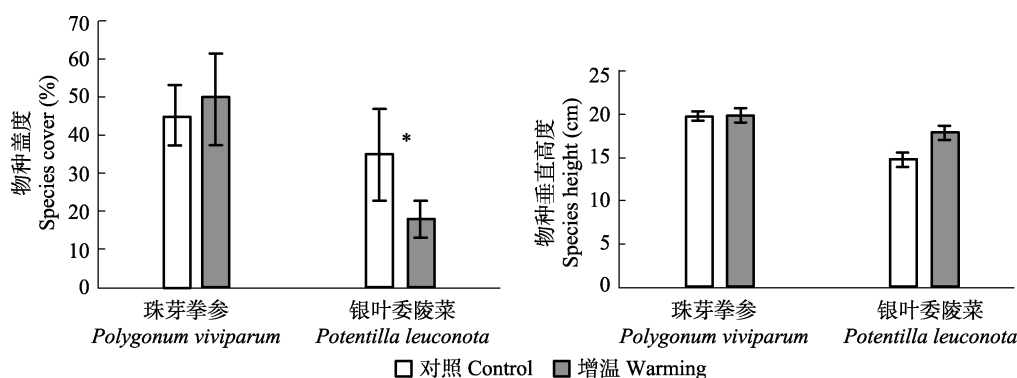
- Amano T, Smithers RJ, Sparks TH, Sutherland WJ (2010). A 250-year index of first flowering dates and its response to temperature changes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, 2451–2457.
- Arft A, Walker M, Gurevitch J, Alatalo J, Bret-Harte M, Dale M, Diemer M, Gugerli F, Henry G, Jones M (1999). Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, 69, 491–511.
- Badeck FW, Bondeau A, Böttcher K, Doktor D, Lucht W, Schaber J, Sitch S (2004). Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, 162, 295–309.
- Beaubien E, Freeland H (2000). Spring phenology trends in Alberta, Canada: Links to ocean temperature. *International Journal of Biometeorology*, 44, 53–59.
- CaraDonna PJ, Iler AM, Inouye DW (2014). Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 4916–4921.
- Cleland EE, Chiariello NR, Loarie SR, Mooney HA, Field CB (2006). Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 13740–13744.
- Ding YH, Wang HJ (2015). Newly acquired knowledge on the scientific issues related to climate change over the recent 100 years in China. *Chinese Science Bulletin*, 61, 1029–1041. [丁一汇, 王会军 (2015). 近百年中国气候变化科学问题的新认识. *科学通报*, 61, 1029–1041.]
- Dorji T, Totland Ø, Moe SR, Hopping KA, Pan J, Klein JA (2013). Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental warming and snow addition in Tibet. *Global Change Biology*, 19, 459–472.
- Dudgeon SR, Steneck RS, Davison IR, Vadas RL (1999). Coexistence of similar species in a space-limited intertidal zone. *Ecological Monographs*, 69, 331–352.
- Forrest J, Miller-Rushing AJ (2010). Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *The Royal Society*, 365, 3101–3112.
- Gugger S, Kesselring H, Stocklin J, Hamann E (2015). Lower plasticity exhibited by high-versus mid-elevation species in their phenological responses to manipulated temperature and drought. *Annals of Botany*, 116, 953–962.
- Hollister RD, Webber PJ, Bay C (2005). Plant response to temperature in northern Alaska: Implications for predicting vegetation change. *Ecology*, 86, 1562–1570.
- Iler AM, Høye TT, Inouye DW, Schmidt NM (2013). Nonlinear flowering responses to climate: Are species approaching their limits of phenological change? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 368, 20120489, doi:10.1098/rstb.2012.0489.
- Inouye DW (2008). Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology*, 89, 353–362.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013): Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on climate change. In: Stocker TF, Qin DH, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM eds. *Climate Change in 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jonasson S, Havström M, Jensen M, Callaghan TV (1993). *In situ* mineralization of nitrogen and phosphorus of arctic soils after perturbations simulating climate change. *Oecologia*, 95, 179–186.
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ (2004). Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 7, 1170–1179.
- Li ZX, He YQ, Xin HJ, Wang CF, Jia WX, Zhang W, Liu J (2010). Spatio-temporal variations of temperature and precipitation in Mts. Hengduan Region during 1960–2008. *Acta Geographica Sinica*, 65, 563–579. [李宗省, 何元庆, 辛惠娟, 王春风, 贾文雄, 张蔚, 刘婧 (2010). 我国横断山区1960–2008年气温和降水时空变化特征. *地理学报*, 65, 563–579.]
- Liu YZ, Reich PB, Li GY, Sun SC (2011). Shifting phenology and abundance under experimental warming alters trophic relationships and plant reproductive capacity. *Ecology*, 92, 1201–1207.

- Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price MV (2007). Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10, 710–717.
- Meng FD, Cui SJ, Wang SP, Duan JC, Jiang LL, Zhang ZH, Luo CY, Wang Q, Zhou Y, Li XN, Zhang LR, Dorji T, Li YN, Du MY, Wang GJ (2016). Changes in phenological sequences of alpine communities across a natural elevation gradient. *Agricultural and Forest Meteorology*, 224, 11–16.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kubler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12, 1969–1976.
- Peñuelas J, Filella I (2001). Responses to a warming world. *Science*, 294, 793–795.
- Peñuelas J, Filella I (2009). Phenology feedbacks on climate change. *Science*, 324, 887–888.
- Peñuelas J, Filella I, Comas P (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 8, 531–544.
- Pepin N, Bradley RS, Diaz HF, Baraer M, Caceres EB, Forsythe N, Fowler H, Greenwood G, Hashmi MZ, Liu XD, Miller JR, Ning L, Ohmura A, Palazzi E, Rangwala I, Schöner W, Severskiy I, Shahgedanova M, Wang MB, Williamson SN, Yang DQ (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 5, 424–430.
- Post ES, Pedersen C, Wilmsers CC, Forchhammer MC (2008). Phenological sequences reveal aggregate life history response to climatic warming. *Ecology*, 89, 363–370.
- Price MV, Waser NM (1998). Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology*, 79, 1261–1271.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57–60.
- Schwartz MD, Reiter BE (2000). Changes in North American spring. *International Journal of Climatology*, 20, 929–932.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BF, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 1857–1861.
- Totland Ø, Schulte-Herbrüggen B (2003). Breeding system, insect flower visitation, and floral traits of two alpine *Cerastium* species in Norway. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35, 242–247.
- Wang SP, Meng FD, Duan JC, Wang YF, Cui XY, Piao SL, Niu HS, Xu GP, Luo CY, Zhang ZH (2014). Asymmetric sensitivity of first flowering date to warming and cooling in alpine plants. *Ecology*, 95, 3387–3398.
- Wolkovich EM, Cook BI, Allen JM, Crimmins TM, Betancourt JL, Travers SE, Pau S, Regetz J, Davies TJ, Kraft NJ (2012). Warming experiments under predict plant phenological responses to climate change. *Nature*, 485, 494–497.
- Yang Y, Wang GX, Klanderud K, Wang JF, Liu GS (2015). Plant community responses to five years of simulated climate warming in an alpine fen of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant Ecology & Diversity*, 8, 211–218.

责任编委: 冯兆忠 责任编辑: 王 薇

附件I 增温后物种盖度和垂直高度的变化(平均值±标准误差)

Appendix I Changes in coverage and height of the two species under experimental warming (mean ± SE). *, $p < 0.05$



扫码加入读者圈
听语音, 看问答

DOI: 10.17521/cjpe.2017.0133