

# 草地植物物候研究进展及其存在的问题

包晓影<sup>1</sup> 崔树娟<sup>1,2</sup> 王 奇<sup>1,2</sup> 李博文<sup>1,2</sup> 孟凡栋<sup>1,2</sup> 斯确多吉<sup>2,3</sup> 崔晓勇<sup>1\*</sup> 汪诗平<sup>2,3\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049; <sup>2</sup>中国科学院青藏高原研究所高寒生态学和生物多样性重点实验室, 北京 100101; <sup>3</sup>中国科学院青藏高原地球科学卓越创新中心, 北京 100101)

**摘 要** 植物物候是随环境变化表现出的周期性节律变化的事件, 对环境变化非常敏感。多数研究发现, 增温改变了单个物候事件, 如提前了返青期和开花期, 推迟了枯黄期; 特别是近期发现相对于其他物候序列而言, 结实期保持相对稳定, 并且物候序列持续期的反应存在等级关系。不同植物个体物候对环境变化的响应模式不同, 因而依据植物个体物候很难准确预测群落物候对环境变化的响应模式, 所以应该加强群落物候的地面观测研究。尽管放牧是天然草地的主要利用方式, 但目前仍然缺乏放牧如何影响气候变化对物候序列影响的研究; 尤其是由于研究方法和技术等限制, 也缺乏未来气候变化条件下地上与地下物候同步性、物候变化非线性及其机理的研究。

**关键词** 植物物候序列; 气候变化; 增温和降温; 根系生长物候; 非线性; 非对称性; 等级变化

**Phenology of grassland plants: A mini review.** BAO Xiao-ying<sup>1</sup>, CUI Shu-juan<sup>1,2</sup>, WANG Qi<sup>1,2</sup>, LI Bo-wen<sup>1,2</sup>, MENG Fan-dong<sup>1,2</sup>, Tsechoe Dorji<sup>2,3</sup>, CUI Xiao-yong<sup>1\*</sup>, WANG Shi-ping<sup>2,3\*</sup> (<sup>1</sup> College of Life Science, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>2</sup> Key Laboratory of Alpine Ecology and Biodiversity, Institute of Tibetan Plateau Research, Beijing 100101, Chinese Academy of Sciences, China; <sup>3</sup> CAS Center for Excellence in Tibetan Plateau Earth Sciences, Beijing 100101, China).

**Abstract:** Plant phenology is a periodic event with environmental change, being much sensitive to environmental change. Most of the studies have observed that warming advanced onsets of green-up and flowering, but delayed completely leaf coloring. However, fruiting-set kept relative stable under temperature change compared with other phenological sequences. There were hierarchical responses of phenological sequences in duration to temperature change (i.e. warming and cooling). In particular, more attention should be paid to observation of community phenology under future climate change because the response of individual plant phenology to climate change could not predict the response of the community phenology due to different responses from different plants. Although grazing is a major land use for natural grasslands, how grazing affects the effects of climate change on plant and community phenology is still unclear. Meanwhile, few studies have been performed on the synchrony of aboveground and root phenology, non-linear change of phenological sequences and its mechanisms due to experimental method and technology limitations under future climate change.

**Key words:** plant phenological sequence; climate change; warming and cooling; phenology of root production; non-linear; asymmetry; hierarchical response.

植物物候是指植物受生物因子和非生物因子, 如气候、水文、土壤等影响而出现的以年为周期的自

然现象, 它是植物为了适应气候条件的节律性变化而形成与此相应的植物发育节律(竺可桢等, 1980)。由于植物物候对气候变化的高度敏感性, 近年来由于气候变化对陆地生态系统产生了深刻的影响, 很多学者利用不同的研究方法对不同区域植

国家重大科学研究计划项目(2013CB956000)和国家自然科学基金项目(41230750, 31672470, 31470524)资助。

收稿日期: 2016-12-19 接受日期: 2017-05-02

\* 通讯作者 E-mail: wangsp@itpcas.ac.cn; cuixy@ucas.ac.cn

物物候的影响开展了深入研究。我国对温性草原主要植物物候对气候变化的研究相对较早较多(张峰等,2008;陈效逑等,2009;常兆丰等,2009;顾润源等,2012;李夏子等,2013),然而由于各种原因,在青藏高原的相关研究却相对滞后(Ma *et al.*,2012;王常顺等,2013;孟凡栋等,2014;Shen *et al.*,2015a)。高海拔高纬度地区由于低温限制了生长季的长度,所以增温对高寒植物物候的影响可能更大(Walker *et al.*,2006;Dorji *et al.*,2013)。与其他地区的研究相比,青藏高原以前大多数依靠遥感等技术开展研究(Shen *et al.*,2015a),而增温控制试验研究很少(Dorji *et al.*,2013;Wang *et al.*,2014a,2014b;Jiang *et al.*,2016;Li *et al.*,2016;Meng *et al.*,2016a,2016b)。正是在该背景下,本文拟对国内外有关草地植物物候对气候变化响应的相关研究进展进行扼要综述,以期在此基础上,探讨目前相关研究存在的科学问题,以便进一步推动我国草地植物物候的研究。

## 1 植物个体物候对气候变化的响应

无论是长期观测研究(Wolkovich *et al.*,2012)还是增温控制试验研究(Walker *et al.*,2006;Sherry *et al.*,2007;Wang *et al.*,2014a;Jiang *et al.*,2016),大多数结果都表明,增温显著提前了植物的返青期或开花期,推迟了枯黄期(常兆丰等,2009;李夏子等,2013;Wolkovich *et al.*,2012;Jiang *et al.*,2016)。然而,张峰等(2008)发现,增温推迟了内蒙古克氏针茅草原的返青期,但提前了其他物候;也有人发现,增温同时提前了羊草的返青期和枯黄期(陈效逑等,2009)。不同开花功能群的植物对温度变化的反应不完全相同,如早花植物比晚花植物对增温的敏感性更高(Sherry *et al.*,2007;Pau *et al.*,2011;Marín *et al.*,2011;Wolkovich *et al.*,2012;Richardson *et al.*,2013),但也有研究得出相反的结果(Wang *et al.*,2014a),特别是发现不同开花功能群植物的初花期对增温和降温的敏感性不同,如早花植物对降温的敏感性高于对增温的敏感性,相反中花植物对增温敏感性高于对降温的敏感性(Wang *et al.*,2014a)。

目前多数研究是从单个物候初始期的变化进行研究的,很少从生活史不同物候序列开展研究(Wang *et al.*,2014b;Jiang *et al.*,2016)。而一些研究表明,植物往往会根据前一个物候的变化来调整后一个物候的时间(Post *et al.*,2008a,2008b;Haggerty *et al.*,2011;Dorji *et al.*,2013;Wang *et al.*,

2014b;Jiang *et al.*,2016),例如,尽管增温提前了高寒植物的前期物候(返青期、现蕾期和初花期)、推迟了初黄期和枯黄期,降温的效应与增温的效应相反,但与果实期有关的物候对增温和降温的反应则保持相对稳定(Jiang *et al.*,2016)。但也有研究表明,开花物候的改变将改变果实的成熟期(Sherry *et al.*,2007;Post *et al.*,2008a,2008b;Haggerty *et al.*,2011;Dorji *et al.*,2013;Wang *et al.*,2014b)。

物候的起始时间及其持续期是物候的两个基本特征(Post *et al.*,2008;Haggerty *et al.*,2011;Wang *et al.*,2014b;Li *et al.*,2016),相对于起始时间变化的研究而言,对于每个物候的持续时间如何响应气候变化的研究更少(Sherry *et al.*,2007;Wang *et al.*,2014b)。有研究表明,植物繁殖物候起始时间的变化比其持续时间的变化对气候变化的响应程度更大(Post *et al.*,2008a,2008b;Haggerty *et al.*,2011;Wang *et al.*,2014b)。另外,繁殖期和营养期长度变化对气候变化的响应存在权衡(Li *et al.*,2016),因为这些变化决定了植物的进化方向和过程。有研究表明,在增温条件下高寒植物主要通过延长开花期而延长其繁殖期,进而延长其整个生长季,而降温主要通过缩短果后营养期而缩短营养期,进而缩短整个生长季,说明植物物候对增温和降温的响应是非镜像关系,而且物候的反应存在等级关系(Li *et al.*,2016)。但也有研究表明,增温缩短了羊草的生长季长度(陈效逑等,2009)。

Wolkovich 等(2012)认为,与长期观测试验相比,控制增温试验低估了植物早期物候对增温的反应。然而,有研究表明,这种差异因物种而异(Wang *et al.*,2014a),主要是由研究方法和物候敏感性计算方法的不同造成。如前者通过长期监测数据利用回归方程的斜率作为温度敏感性指标,在该过程中包括了气候增温和降温的波动信息,而后者主要是利用与对照不增温处理的差值来计算温度敏感性,更多的体现了增温的效应(Wolkovich *et al.*,2012)。特别是,有研究发现,植物物候对增温和降温的反应是非对称的(Wang *et al.*,2014a)以及非线性的(Sparks *et al.*,2000,2009;Iler *et al.*,2013;Meng *et al.*,2016a,2016b)。上述因素可能是导致不同研究方法观测结果差异的主要原因。

## 2 植物群落物候对气候变化的响应

上述综述表明,目前多数研究更多的关注植物

个体单个物候或物候序列对气候变化的响应,而对群落物候的研究主要是利用遥感技术开展的(Yu *et al.*, 2010; Piao *et al.*, 2011a, 2011b; Shen *et al.*, 2011)。虽然遥感具有观测大尺度和长时间序列地面数据的优势,但它只能够获取地面植被的返青期和枯黄期,并且遥感图像往往会受云层、气溶胶以及传感器的影响(Zhang *et al.*, 2013),使得不同人员利用相同的遥感数据往往得出不同的甚至得出相反的结论(Piao *et al.*, 2006; Yu *et al.*, 2010; Shen *et al.*, 2011, 2013; Zhang *et al.*, 2013)。由于缺乏长期的地面群落物候变化的观测数据,使得这些结果很难得到校正和验证。有研究表明,由于不同植物对温度变化的敏感性不同(Sherry *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2014a, 2014b; Jiang *et al.*, 2016),所以物种尺度的物候变化很难预测群落物候的变化(Meng *et al.*, 2016a, 2017)。因为天然草地植物群落通常包含了不同的花期功能群植物(包括早花、中花和晚花植物),早花功能群植物要比中花和晚花植物对气候变化的响应更敏感(Sherry *et al.*, 2007; Pau *et al.*, 2011; Wolkovich *et al.*, 2012; Richardson *et al.*, 2013),加之不同开花功能群植物对增温和降温的非对称反应(Wang *et al.*, 2014a),所以,群落物候的变化往往受温度变化以及由其诱导的不同开花期的植物种类组成变化的双重影响(Meng *et al.*, 2016a, 2017)。有人认为,增温背景下植被返青期提前的程度大于枯黄期推迟的程度,不同植物群落枯黄期的年际变化不太明显,生长季的延长主要受返青期提前影响(宋春桥等, 2011)。然而,也有人发现,无论是增温还是降温,植物返青期和枯黄期的变化基本相当(Jiang *et al.*, 2016),不同季节温度增加对物候的效应存在差异,其中春季的影响最大,春季的增温会使得返青期提前,春季降温则会使返青期延后(Piao *et al.*, 2011b),返青期与冬季增温相关性不大(Shen *et al.*, 2011);但也有有人认为,冬季增温降低了植物“春化”作用所需要的低温需求而延迟了植物返青(Yu *et al.*, 2010)。

### 3 植物根系生长物候对气候变化的响应

尽管已经有很多研究表明,气候变化对植物地上部分的物候产生了显著影响,然而对根系物候的研究极少(Abramoff *et al.*, 2015)。最新研究表明,占整个高寒草地群落生物量的80%甚至更高的地下根系物候(特别是细根物候)对气候响应的程度

与地上部分的反应并不同步(McCormack *et al.*, 2014; Abramoff *et al.*, 2015; Blume-Werry *et al.*, 2015),但目前这方面的研究仍然很少(Blume-Werry *et al.*, 2015)。而在模型模拟北极冻原生态过程对气候变化的响应时要么不考虑根系物候、要么认为根系物候与叶片物候的反应是一样的(Iversen *et al.*, 2015)。从目前较少的研究结果发现,地上和根系物候在温带是同步的,但在地中海或北方寒带是不同步的(Abramoff *et al.*, 2015)。有人发现,根系生长滞后地上生长几周时间,因为空气温度上升比土壤更快(Steinaker *et al.*, 2008);但也发现有相反的结果(Broschat, 1998),取决于不同的植物(McCormack *et al.*, 2014)。温度和土壤水分与地上和根系生长均呈正相关,表明环境因子直接和间接地影响了根系的物候(Abramoff *et al.*, 2015)。因此,为了更全面地了解草地生态系统的生态过程对气候变化的响应,对根系物候如何响应气候变化以及与地上部分物候的关系如何就成为草地植物物候学研究急需回答的关键科学问题之一。

### 4 影响植物物候变化的主要因子

植物物候受很多环境因素(如温度、土壤水分或降水、光周期、冬天的寒冷程度等)(Körner *et al.*, 2010; Robbirt *et al.*, 2010; Ranjitkar *et al.*, 2012)和植物生活史(Körner, 2003)以及植物的适应与进化策略(Franks *et al.*, 2007)等因素的影响。多数研究认为,温度和降水的变化是导致植物物候变化的主要原因(张峰等, 2008; 常兆丰等, 2009; 陈效逯等, 2009; 李夏子等, 2013; Wang *et al.*, 2014a, 2014b; Jiang *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2016),但一些研究表明,在高寒地区温度和融雪时间是影响植物发育的主要因素(Walker *et al.*, 2006; Dorji *et al.*, 2013),早花植物对融雪时间的响应比晚花植物更敏感(Price *et al.*, 1998)。然而,也有研究表明,土壤解冻的时间及其后期的土壤水分含量而不是融雪时间是植物物候的主要影响因素(Shen, 2011; Dorji *et al.*, 2013)。另外,不同生活史的植物物候对气候变化的响应有显著的影响,如早花植物的花芽分化往往在前一年的秋天就已经完成,而中花或晚花植物的花芽分化可能在当年开花前进行分化(Körner, 2003)。因此,温度和土壤湿度对早花植物初花期的影响比中花或晚花植物的更大(Menzel *et al.*, 2011; Cook *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2014a)。一些研究表明,增温降



低了土壤水分而阻碍了植物提前开花(Wolkovich *et al.*, 2012; Shen *et al.*, 2015b)。而 Yu 等(2010)认为,由于冬季增温减弱了春化作用而导致了春季返青期延迟;而其他人认为可能与大气污染特别是气溶胶的增加有关(Yi *et al.*, 2011);也有人认为与植被退化有关(Chen *et al.*, 2011)。因为,植被退化导致群落盖度下降,从而提高地表反射率,进而使气温降低,这种作用在春季尤为明显。由于高寒草甸多与永久冻土相联系,植被盖度下降会使冻土的融化时间提前,但同时会更加提前其冻结时间(Chen *et al.*, 2011)。因此,植被盖度下降,在冻土地区会缩短生长季长度。也有研究表明,冬春两季降水的减少是返青期推迟的主要原因,但最近研究表明,由于1997—2006年青藏高原春季温度呈下降趋势(Piao *et al.*, 2011b),从而导致了返青期推迟(Shen *et al.*, 2011)。

开花时间往往是对环境、生物和遗传因子的综合选择的结果(Sherry *et al.*, 2007; Menzel *et al.*, 2011)。许多研究表明,自然选择能够改变进化的方向(Franks *et al.*, 2007; Galloway *et al.*, 2012),其影响程度可能会补偿甚至抵消了气候变化的影响。如尽管低海拔温度较高,但由于植物开花所需要的积温也高,所以开花时间将取决于两者的净效应,即低海拔处的植物其初花期未必更早(Wang *et al.*, 2014b),可能是这些植物可以避免早开花而遭遇早春冻害的风险(Hacker *et al.*, 2011),避免冻害的机理包括耐寒和形成冰核,不同的发育阶段其过程是不同的,但这方面的研究也很少(Hacker *et al.*, 2011)。

有研究表明,高温可能加速植物的生长发育而缩短植物的生长季。然而,多数研究表明,增温延长了繁殖期和生长季(Price *et al.*, 1998; Post *et al.*, 2008a, 2008b; Wang *et al.*, 2014b; Jiang *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2016),但繁殖期和营养期对气候变化的响应程度因物种而异(Wang *et al.*, 2014b)。水分状况对繁殖期和生长季长度有显著影响,干旱一般会缩短植物的开花期,因为可以减少因开花而增加的水分丧失量(Peñuelas *et al.*, 2001),但低水分状况可以减缓花芽和结实的过程(Galen *et al.*, 1999),但也有相反的研究结果报道(Wang *et al.*, 2014b)。特别是温度和水分对地上和根系物候的影响是否相同的研究很少。

## 5 结论和存在的问题及未来的研究方向

### 5.1 结论

多数研究表明,总体上无论是温性草地还是高寒草地,增温均提前了主要植物的返青期和初花期,推迟了枯黄期,从而延长了生长季。然而,也有研究发现增温推迟了返青期、提前了枯黄期,从而缩短了生长季。不同的结果可能主要是因为温度与水分的互作效应的结果。在高寒草甸的研究发现,相对于其他物候相比,与结实期相关的物候初始期或结束期则保持相对稳定;且物候持续期对温度变化的反应存在等级关系,增温延长的生长季主要来源于延长的繁殖期特别是延长的花期,而降温缩短的生长季主要来源于缩短的果后营养期。

### 5.2 存在的问题及未来的研究方向

(1)缺乏气候变化和放牧互作效应的研究。放牧是天然草原最主要的利用方式,以前放牧生态学的研究主要集中在对植物种类组成、多样性、生产力以及碳、氮循环等关键过程等方面(汪诗平等, 2003),很少涉及对植物物候影响的研究。特别是由于增温和放牧将耦合作用于天然草地生态系统,甚至有研究表明两者对植物群落的作用相互抵消,或者一者改变了另一者对植物群落作用的程度和方向(Post *et al.*, 2008a, 2008b)。然而,增温和放牧如何单独影响或对植物物候序列潜在的互作影响还知之甚少,严重制约了未来气候变化情景下放牧对植物物候序列的影响以及植物群落演替方向的预测。

(2)缺乏增温梯度控制试验研究。以往的增温试验大多没有增温梯度,这样得出的物候敏感性似乎是线性的,而事实上有关研究表明其变化是非线性的(Iber *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2014a; Meng *et al.*, 2016b)。由于这些研究是在长期观测数据或梯度移栽平台上开展的,很难区分温度和降水等因素变化的作用,因而目前仍然缺乏直接的控制试验证据。

(3)缺乏地上和地下物候对气候变化响应是否同步性的研究。以前对根系季节性生长和物候的研究较少的原因主要是研究方法的制约,微根管法的广泛应用将为研究根系物候及其对气候变化的响应提供了有力的技术条件(Abramoff *et al.*, 2015; Blume-Werry *et al.*, 2015)。通过在不同处理条件下微根管的季节动态观测可以有效地回答该科学问题。

(4) 缺乏影响植物和群落物候序列变化机理的研究。以往多数研究探讨了环境因子(如温度、湿度、养分、光照等)对植物物候的表现影响,但对植物本身的生物学变化机理研究更少,因而难以定量回答早春寒流是否对提前开花的植物产生冻害及其后果(Hacker *et al.*, 2011),如在早春甚至夏季,青藏高原地区晚上的气温都有可能处于 0℃ 以下,为什么多数植物的繁殖活动依然正常进行呢?特别是增温可能使得积雪提前融化,这些无雪被覆盖的植物可能容易产生冻害影响(Hacker *et al.*, 2011),但这方面的研究很少;同时个体物候的研究结果很难与遥感等群落物候的监测结果相对应,那么不同处理条件下群落物候序列的变化主要由哪些因子影响的、不同植物的贡献如何?对于这些问题的回答,将有利于从机理上阐明草地植物耐寒的机理及其对气候变化的响应策略。

#### 参考文献

常兆丰, 邱国玉, 赵明, 等. 2009. 民勤荒漠区植物物候对气候变暖的响应. *生态学报*, **29**(10): 5195–5206.

陈效述, 李一倬. 2009. 内蒙古草原羊草物候与气象因子的关系. *生态学报*, **29**(10): 5280–5290.

顾润源, 周伟灿, 白美兰, 等. 2012. 气候变化对内蒙古草原典型植物物候的影响. *生态学报*, **32**(3): 767–776.

李夏子, 郭春燕, 韩国栋. 2013. 气候变化对内蒙古荒漠草原优势植物物候的影响. *生态环境学报*, **22**(1): 50–57.

孟凡栋, 汪诗平, 白玲. 2014. 青藏高原气候变化与高寒草地. *广西植物*, **34**(2): 269–275.

宋春桥, 游松财, 柯灵红, 等. 2011. 藏北高原植被物候时空动态变化的遥感监测研究. *植物生态学报*, **35**(8): 853–863.

汪诗平, 王艳芬, 陈佐忠. 2003. 放牧生态系统管理. 北京: 科学出版社.

王常顺, 孟凡栋, 李新娥, 等. 2013. 青藏高原草地生态系统对气候变化响应. *生态学杂志*, **32**(6): 1587–1595.

张峰, 周广胜, 王玉辉. 2008. 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*, **32**(6): 1312–1322.

竺可桢, 宛敏渭. 1980. 物候学. 北京: 科学出版社.

Abramoff RZ, Finzi AC. 2015. Are above- and below-ground phenology in sync? *New Phytologist*, **205**: 1054–1061.

Blume-Werry G, Wilson SD, Kreyling J, *et al.* 2015. The hidden season: Growing season is 50% longer below than above ground along an arctic elevation gradient. *New Phytologist*, **209**: 978–986.

Broschat TK. 1998. Root and shoot growth patterns in four palm species and their relationships with air and soil temperatures. *HortScience*, **33**: 995–998.

Chen H, Zhu QA, Wu N, *et al.* 2011. Delayed spring phenology on the Tibetan Plateau may also be attributable to other factors than winter and spring warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: E93.

Cook BI, Wolkovich EM, Parmesan C. 2012. Divergent responses to spring and winter warming drive community level flowering trends. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, **109**: 9000–9005.

Dorji T, Totland Ø, Moe S, *et al.* 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.

Franks SJ, Sim S, Weis AE. 2007. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, **104**: 1278–1282.

Galen C, Sherry RA, Carroll AB. 1999. Are flowers physiological sinks or faucets? Costs and correlates of water use by flowers of *Polemonium viscosum*. *Oecologia*, **118**: 461–470.

Galloway LF, Burgess KS. 2012. Artificial selection on flowering time: Influence on reproductive phenology across natural light environments. *Journal of Ecology*, **100**: 852–861.

Hacker J, Ladinig U, Wagner J, *et al.* 2011. Inflorescences of alpine cushion plants freeze autonomously and may survive subzero temperatures by supercooling. *Plant Science*, **180**: 149–156.

Haggerty BP, Galloway LF. 2011. Response of individual components of reproductive phenology to growing season length in a monocarpic herb. *Journal of Ecology*, **99**: 242–253.

Iler AM, Hoyer TT, Inouye DW, *et al.* 2013. Nonlinear flowering responses to climate: Are species approaching their limits of phenological change? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **368**: 20120489.

Iversen CM, Sloan VL, Sullivan PF, *et al.* 2015. The unseen iceberg: Plant roots in arctic tundra. *New Phytologist*, **205**: 34–58.

Jiang LL, Meng FD, Wang SP, *et al.* 2016. Relatively stable response of fruiting stage to warming and cooling relative to other phenological events. *Ecology*, **97**: 1961–1969.

Körner C, Basler D. 2010. Phenology under global warming. *Science*, **327**: 1461–1462.

Körner C. 2003. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. New York: Springer-Verlag.

Li XE, Jiang LL, Meng FD, *et al.* 2016. Responses of sequential and hierarchical phenological events to warming and cooling in alpine meadows. *Nature Communications*, DOI: 10.1038/ncomms12489.

Ma T, Zhou C. 2012. Climate-associated changes in spring plant phenology in China. *International Journal of Biometeorology*, **56**: 269–275.

Marín IC, Loefer I, Bartetzko L, *et al.* 2011. Nitrate regulates floral induction in Arabidopsis, acting independently of light, gibberellin and autonomous pathways. *Planta*, **233**: 539–552.

McCormack LM, Adams TS, Smithwick EAH, *et al.* 2014. Variability in root production, phenology, and turnover rate among 12 temperate tree species. *Ecology*, **95**: 2224–2235.

Meng FD, Cui SJ, Wang SP, *et al.* 2016a. Changes in phenological sequences of alpine communities across a natural elevation gradient. *Agricultural and Forest Meteorology*, **224**: 11–16.

Meng FD, Jiang LL, Zhang ZH, *et al.* 2017. Changes in flower-

- ing functional group affect responses of community phenological sequences to temperature change on the Tibetan plateau. *Ecology*, **98**: 734–740.
- Meng FD, Zhou Y, Wang SP, *et al.* 2016b. Temperature sensitivity thresholds to warming and cooling in phenophases of alpine plants. *Climate Change*, **139**: 579–590.
- Menzel A, Seifert H, Estrella N. 2011. Effects of recent warm and cold spells on European plant phenology. *International Journal of Biometeorology*, **55**: 921–932.
- Pau S, Wolkovich EM, Cook BI, *et al.* 2011. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology*, **17**: 3633–3643.
- Peñuelas J, Filella I. 2001. Phenology: Responses to a warming world. *Science*, **294**: 793–795.
- Piao S, Cui M, Chen A, *et al.* 2011a. Altitude and temperature dependence of change in the spring vegetation green-up date from 1982 to 2006 in the Qinghai-Xizang Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**: 1599–1608.
- Piao SL, Fang JY, Zhou LM, *et al.* 2006. Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation. *Global Change Biology*, **12**: 672–685.
- Piao SL, Wang XH, Ciais P, *et al.* 2011b. Changes in satellite-derived vegetation growth trend in temperate and boreal Eurasia from 1982 to 2006. *Global Change Biology*, **17**: 3228–3239.
- Post ES, Pedersen C. 2008a. Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**: 12353–12358.
- Post ES, Pedersen C, Wilms CC, *et al.* 2008b. 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.
- Ranjitkar S, Luedeling E, Shrestha KK, *et al.* 2012. Flowering phenology of tree rhododendron along an elevation gradient in two sites in the Eastern Himalayas. *International Journal of Biometeorology*, **57**: 225–240.
- Richardson AD, Keenan TF, Migliavacca M, *et al.* 2013. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agriculture and Forest Meteorology*, **169**: 156–173.
- Robbitt KM, Davy AJ, Hutchings MJ, *et al.* 2010. Validation of biological collections as a source of phenological data for use in climate change studies: A case study with the orchid *Ophrys sphegodes*. *Journal of Ecology*, **99**: 235–241.
- Shen M, Tang YH, Chen J, *et al.* 2011. Influences of temperature and precipitation before the growing season on spring phenology in grasslands of the central and eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**: 1711–1722.
- Shen M. 2011. Spring phenology was not consistently related to winter warming on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: E91–E92.
- Shen MG, Piao SL, Dorji T, *et al.* 2015a. Plant phenological responses to climate change on the Tibetan Plateau: Research status and challenges. *National Science Review*, **2**: 454–467.
- Shen MG, Piao SL, Nan C, *et al.* 2015b. Precipitation impacts on vegetation spring phenology on the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, **21**: 3647–3656.
- Shen MG, Sun ZZ, Wang SP, *et al.* 2013. 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*, **110**: E2329.
- Sherry RA, Zhou X, Gu S, *et al.* 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 198–202.
- Sparks TH, Jaroszewicz B, Krawczyk M, *et al.* 2009. Advancing phenology in Europe's last lowland primeval forest: Non-linear temperature response. *Climate Research*, **39**: 221–226.
- Sparks TH, Jeffree EP, Jeffree CE. 2000. An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK. *International Journal of Biometeorology*, **44**: 82–87.
- Steinaker DF, Wilson SD. 2008. Phenology of fine roots and leaves in forest and grassland. *Journal of Ecology*, **96**: 1222–1229.
- Walker MD, Wahren CH, Hollister RD. 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**: 1342–1346.
- Wang SP, Meng FD, Duan JC, *et al.* 2014a. Asymmetric sensitivity of first flowering date to warming and cooling in alpine plants. *Ecology*, **95**: 3387–3398.
- Wang SP, Wang CS, Duan JC, *et al.* 2014b. Timing and duration of phenological sequences of alpine plants along an elevation gradient on the Tibetan plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, **189–190**: 220–228.
- Wolkovich EM, Cook BI, Allen JM, *et al.* 2012. Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, **485**: 494–497.
- Yi S, Zhou Z. 2011. Increasing contamination might have delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: E94.
- Yu H, Luedeling E, Xu J. 2010. 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*, **107**: 22151–22156.
- Zhang G, Zhang Y, Dong J, *et al.* 2013. 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*, **110**: 4309–4314.

作者简介 包晓影,女,1981年生,博士研究生,主要从事全球变化与草地生态学研究。E-mail: baoxiaoying\_98@163.com  
责任编辑 魏中青