

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

宋小艳^{1,2} 王根绪^{1*} 冉飞¹ 杨燕¹ 张莉^{1,2} 肖瑶^{1,2}

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 为了揭示暖干化气候变化趋势对演替初期泰加林灌草层植物开花物候和生长的影响, 以东北大兴安岭演替初期泰加林灌草层(高度<50 cm)植物为研究对象, 根据植物生活史, 选择典型的早花植物圆锥藁草(*Carex diandra*)和水葡萄茶藨子(*Ribes procumbens*), 中花植物杜香(*Ledum palustre*)及晚花植物齿叶风毛菊(*Saussurea neoserrata*), 监测模拟增温和排水处理2年后其完整的开花物候及生长状况, 以期认识气候变化下泰加林火后植被恢复演替提供依据。结果显示: 1)模拟增温和排水处理后, 早花植物开花温度限制的提前解除使其花期提前, 而水分限制使得晚花植物花期呈延后趋势, 这可能为中花植物提供更大的生态位空隙, 使其开花数量趋向于增加, 花期提前且呈延长趋势; 2)模拟增温和排水处理后, 圆锥藁草、杜香和齿叶风毛菊的盖度和频度均呈增加的趋势, 以杜香最显著, 而水葡萄茶藨子的盖度和频度均下降; 3)模拟增温与排水处理对植物开花物候的影响无显著交互作用, 但土壤水分降低影响部分植物生长对增温的响应。研究结果表明, 植物开花物候对暖干化气候的响应表现出明显的种间差异, 因植物开花功能群而异。早、中花植物花期趋于提前, 晚花期植物花期趋于延后, 一方面可能导致群落生态位变化, 对种间竞争产生潜在影响, 引发群落组成和结构改变; 另一方面可能成为群落调节其整体物候, 以适应气候变化的重要途径。

关键词 繁殖物候; 恢复更新; 模拟增温; 土壤水分降低; 火烧迹地

宋小艳, 王根绪, 冉飞, 杨燕, 张莉, 肖瑶 (2018). 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, 42, 539–549. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0042

Flowering phenology and growth of typical shrub grass plants in response to simulated warmer and drier climate in early succession Taiga forests in the Da Hinggan Ling of north-east China

SONG Xiao-Yan^{1,2}, WANG Gen-Xu^{1*}, RAN Fei¹, YANG Yan¹, ZHANG Li^{1,2}, and XIAO Yao^{1,2}

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 flowering phenology and growth of four typical shrub grass plants (*Carex diandra*, *Ribes procumbens*, *Ledum palustre*, *Saussurea neoserrata*) with different life histories in the Da Hinggan Ling of north-east China to explore changes of flowering phenology and growth of early succession Taiga forests and to learn about the post-fire succession of the Taiga forests in warmer and drier climate.

Methods Open-top chambers (OTCs) and artificial drainage ditches were used to simulate the warmer and drier climate in the field. After two years of experimental warming and drainage, we recorded the flowering phenology and growth indices of four typical shrub grass plants. Flowering phenology included the first flowering date, peak flowering date, last flowering date, flowering duration and maximum flowering number. The growth indices of plants included height, coverage, frequency and above-ground biomass.

Important findings Our results revealed that: 1) Under experimental warming and drainage treatment, the first flowering dates for *Carex diandra* and *Ribes procumbens* were advanced due to early elimination of the temperature limit, which for *Saussurea neoserrata* were delayed by the water stress. Moreover, the *Ledum palustre* had longer flowering duration and more followers under the experimental warming and drainage because of the

收稿日期Received: 2018-02-13 接受日期Accepted: 2018-05-09

基金项目: 中国科学院前沿科学重点项目(QY2DJJ-SSW-DQC006)。Supported by the Key Research Projects of Frontier Sciences of Chinese Academy of Sciences (QY2DJJ-SSW-DQC006)。

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

adverse shift in flowering phenology of the earlier flowering plant and the later flowering plant. 2) The *Carex diandra*, *Saussurea neoserrata* and *Ledum palustre* had higher coverage and frequency under experimental warming and drainage, especially in *Ledum palustre*, while the coverage and frequency of *Ribes procumbens* were declined. 3) There was no significant interaction effect between the warming and drainage on plant flowering phenology, but the responses of plant growth characteristics to warming were affected by drainage. These results indicated that species respond differently to warmer and drier climate due to different flower functional groups they belong to. The first flowering date of the early flowering plants had been progressed, and that of the late flowering plants was delayed. On the one hand, these changes can change niches in the community and inter-specific competition and further alter the composition and structure of the community. On the other hand, these changes could be a way for the community to regulate community phenology to adapt climate change.

Key words reproductive phenology; restoration; simulated warming; soil moisture decreasing; fire scar

Song XY, Wang GX, Ran F, Yang Y, Zhang L, Xiao Y (2018). Flowering phenology and growth of typical shrub grass plants in response to simulated warmer and drier climate in early succession Taiga forests in the Da Hinggan Ling of northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 539–549. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0042

气候变暖已成为不争的事实, 且在高纬度冻土区表现尤为明显(IPCC, 2013)。作为高纬度冻土区重要植被类型的泰加林, 其面积占全球森林面积的35%, 其土壤碳储量占到全球陆地生态系统有机碳储量的1/3, 在全球碳平衡中起到重要作用(Kim & Tanaka, 2003)。近30年来, 泰加林带正经历着2倍于全球平均水平的增温, 同时伴随着冻土融化、水分条件改变和火干扰增强等复杂的气候变化过程(Yu *et al.*, 2008; Brown *et al.*, 2015; Abbott *et al.*, 2016)。泰加林巨大的森林面积和生态系统碳储量, 及其较高的敏感性, 使其对气候变化响应的研究成为生态领域关注的焦点。

物候是研究生态系统响应气候变化机制的重要途径, 且对气候变化响应迅速, 被称为气候变化的“指纹”(Walther *et al.*, 2002; Badeck *et al.*, 2004; Gugger *et al.*, 2015)。物候与环境因子之间的关系具有重要的生态意义和进化意义。已有研究普遍表明, 气候变暖使得植物春季物候提前, 秋季物候延迟, 生长季时间延长(Badeck *et al.*, 2004; Peñuelas *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2014b; Meng *et al.*, 2016)。但对增温后植物花期及繁殖速率变化的研究却未得出一致的结论(Amano *et al.*, 2010; Wolkovich *et al.*, 2012; Dorji *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2014a)。该结论的不一致主要来源于以下3个方面: 首先, 不同物种繁殖物候对增温的响应(变化方向及敏感性)存在差异(Cleland *et al.*, 2007, 2012; Sherry *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2016; Meng *et al.*, 2017); 其次, 增温过程是多因子耦合变化的过程, 繁殖物候对增温的响应可能受到其他共变因子的干扰(Jorgenson *et al.*, 2001); 另外, 植被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), 通过研究单个发育阶段来描述繁殖物候对气候变暖的响应存在局限性(Post *et al.*, 2008; Wolkovich *et al.*, 2012)。为此, 目前的研究多采用较完整的物候序列来反映繁殖物候的改变。但是, 对于增温造成的其他共变因子(如土壤水分降低)对繁殖物候的影响并未得到充分的认识, 使气候变化下植物繁殖物候的预测存在诸多不确定性(Forrest & Miller-Rushing, 2010)。

植物物候不仅与环境条件有关, 而且很大程度上取决于植物的生长状况、生活型以及对资源的需求(Ackerly, 2003; 叶鑫等, 2014)。草本植物群落开花物候特征中表现出来的“越顶策略”(overtopping strategy)(Kochmer & Handel, 1986), 即高度较低的植物在周围植物高度超过其之前就完成传粉散布, 从而避免了由于周围植物较高而产生的物理上的传粉障碍或传粉者竞争, 是非常典型的开花物候受植物高度影响的例子。同时, 研究发现, 植物开花物候对环境变化的响应(方向及程度)会因开花功能群(早花、中花和晚花植物类型)而异(Ackerly, 2003; Sherry *et al.*, 2007; Meng *et al.*, 2016, 2017)。这种差异带来的花期物候偏移将导致群落生态位变化, 降低/增加群落物候补偿, 增强/减弱功能群间对限制性资源的竞争, 从而可能对种间竞争产生潜在影响, 引发群落组成改变, 对生态和进化产生深远影响(Ackerly, 2003; Cleland *et al.*, 2007; Sherry *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2016)。因此, 就整个群落而言, 可以通过改变不同开花功能群在气候变化后的盖度, 从而调节群落物候对温度变化的响应(Meng *et al.*, 2017)。反过来, 物候对环境变化的敏感性反映了物

种个体响应环境变化的能力(Cleland *et al.*, 2012), 这种能力的强弱又会影响植物生长性状。有研究发现, 在增温条件下, 没有出现物候提前的物种, 其性状特征(生物量、相对盖度、开花数目)相对降低了; 而物候提前较多的物种, 在丰富度和生态幅上有较大的提高(Hulme, 2011)。植物高度、盖度、频度及生物量累积的改变是植物适应气候变化的又一重要方面, 它反映了植物对环境变化的适应及表型可塑性(Peñuelas *et al.*, 2007)。因此, 结合植物生长特征和开花物候的研究可以较好地认识气候变化下群落发展动态及适应策略。

由于气候变暖使得火干扰对泰加林的影响进一步增强, 将会有更大比例的泰加林变成火烧迹地, 处于演替初级阶段(Yu *et al.*, 2008; Abbott *et al.*, 2016)。同时, 火烧迹地发生着普遍的冻土退化问题(Brown *et al.*, 2015), 冻土融化后土壤水分的剧变强烈地影响着群落动态, 甚至影响泰加林的生态演替过程(王绪高等, 2004; 孙明学, 2011)。物候是一个对环境变化快速响应的指标(Badeck *et al.*, 2004), 泰加林演替进程的改变可能首先体现在植被生长和繁殖物候上。因此, 演替初期泰加林植被生长和繁殖物候对气候变暖及土壤水分状态改变的响应研究具有重要的价值和意义, 有助于认识气候变化下泰加林的生态演替过程。本研究以演替初期泰加林为研究对象, 跟踪调查模拟增温和排水处理2年后灌草层4种典型物种的开花物候和生长性状, 旨在阐明以下3个问题: (1)暖干化气候变化趋势将对泰加林群落演替产生何种影响? (2)不同物种繁殖物候与生长对暖干化气候变化的响应是否存在种间差异? (3)排水处理是否影响植被繁殖物候与生长对气候变暖的响应? 该研究将有助于更好地认识泰加林的生态演替过程, 同时弥补繁殖物候对增温及其共变环境因子响应研究的缺失, 为多年冻土区泰加林响应未来气候变暖的模型研究提供基础数据和理论依据, 也为人类应对未来气候变化提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区(51.89° N, 121.92° E, 海拔691 m)位于大兴安岭多年冻土区泰加林带, 距离内蒙古根河市约175 km。年平均气温-3.6 °C, 8月平均气温最高(18.1 °C), 1月平均气温最低(-29.8 °C)。年

降水量约500 mm, 60%以上集中在6-8月。该区域受火干扰影响严重, 2008年的一场雷击大火, 导致约478 hm²的森林被烧毁, 植物全部死亡, 并且烧掉约5 cm厚的地被物。火干扰后自然恢复, 无人干扰。研究样地位于该火烧迹地内, 2016年开展植物生长和物候调查时生态系统已自然恢复8年, 大量植被恢复。恢复植物主要包括: 较高大的灌木柴桦(*Betula fruticosa*)和辽东桤木(*Alnus hirsuta*), 平均高度分别为(1.7 ± 0.1) m和(2.2 ± 0.1) m, 平均盖度分别为21%和55%, 以及平均高度<50 cm的主要由杜香(*Ledum palustre*)、藁草属(*Carex*)、拂子茅属(*Calamagrostis*)及风毛菊属(*Saussurea*)植物组成的灌草层, 还有覆盖于部分阴湿地面的泥炭藓(*Sphagnum*)等。

1.2 试验设计

模拟增温采用国际冻原计划所采用的被动式增温方法, 即开顶式增温罩(OTCs)。为了对样地内灌木进行更好的增温模拟, 本研究采用的OTCs高度较高, 约2 m, 底部和顶部均为4 m²的正方形。排水处理通过挖掘排水沟(3条)实现, 排水沟深度和宽度约40 cm, 长度约100 m。在200 m × 100 m的样地内按照裂区设计法布置各样方。首先将样地分为2个100 m × 100 m的区域, 随机选择其中一个区域进行排水处理, 形成排水与不排水两个小区, 排水与不排水区域之间距离约50 m。然后, 在排水和不排水两个小区内分别随机设置增温和不增温样方各8个, 样方大小50 cm × 50 cm, 距离3-5 m, 即总共形成4种处理(增温+排水, WD; 增温, W; 排水, D; 对照, CK), 32个样方。试验样地用围栏封育, 样方布置于2014年6月初完成。

1.3 供试材料

根据样方内物种始花期的时间分布, 选择不同开花功能群(Sherry *et al.*, 2007)的4种代表性植物为主要观测对象, 即早花植物圆锥藁草(*Carex diandra*)和水葡萄茶藨子(*Ribes procumbens*), 始花期分别为5月25日(儒略日(145 ± 2)天)和5月30日(儒略日(150 ± 1)天); 中花植物杜香, 始花期平均为6月27日(儒略日(178 ± 1)天); 晚花植物齿叶风毛菊(*Saussurea neoserrata*), 始花期平均为8月2日(儒略日(214 ± 4)天)。

1.4 数据收集

样地内各气象要素, 由研究区中心设置的微型

气象站提供。同时,在排水和不排水区域分别随机选择一个OTCs,在其内外布设数据采集器EM50 (Decagon Devices, Pullman, USA),收集空气温度、湿度及太阳辐射强度等数据(距离地面约1 m)。每个样方内的土壤温度(5 cm)和土壤体积含水量(0–10 cm)由便携式仪器MST3000+ (STEP Systems GmbH, Essen, Germany)测量,与物候观测同步进行。

本研究采用固定样方,实地观测植物开花物候。2016年5月至9月,通过连续记录各样方内,群落中目标物种处于各开花物候阶段的花的数量,计算关键的生殖物候指标。在野外观测期间,分别记录目标物种处于各物候阶段的花的数量和日期(以该年1月1日为第一天,将记录日期转化为儒略日),记录频度约1周一次,开花集中期增加到1周2次。本研究观测的开花物候包括:(1)开花初始期(始花期),即记录到第一朵花开花(非禾草状植物花萼和花瓣完全张开;禾草状植物花药可见)的日期。(2)开花峰值期,即记录到开花数量最大的日期。(3)开花结束期,即记录到最后一朵花凋谢的日期。(4)开花持续时间,即开花结束期与开花初始期的间隔时间。(5)最大开花数量,即开花峰值期所记录到的开花数量。

在8月上旬,群落地上净初级生产力达到峰值时,调查目标物种的高度、盖度和频度(每个样方分为25个小格,目标物种出现的小格数量所占比例)。在物候观测结束后,将植物体齐地剪下,分种收集所有地上部分。将收集到的各物种的地上部分装入牛皮纸袋,带回实验室,于干燥箱中65 °C烘干48 h至恒质量,然后称量,记录质量。

1.5 数据分析

首先通过Excel整理数据并初步分析。然后在SPSS 19.0中利用广义线性混合模型(GLME)检验模拟增温和排水及其交互作用是否对各物候和生长指标产生显著影响。检验中以各物候和生长指标为响

应变变量,增温与排水处理为固定效应,样方所在的小区为随机效应。最后,需要图形表示的结果在Origin 9.0中完成作图。

2 结果

2.1 增温和排水处理后环境因子变化

本研究中,OTCs对其内空气温度具有明显的增温作用,使得空气温度在排水与不排水区域内分别增加了0.99和0.74 °C,对土壤温度($p < 0.05$)和土壤含水量($p < 0.05$)均有显著的影响(表1)。排水对土壤环境因子的影响较大,表现为土壤温度显著升高($p < 0.01$),土壤水分显著降低($p < 0.01$),生长季平均水位降低(表1)。同时,排水显著降低了土壤最大融化深度($p < 0.01$;表1)。

2.2 植物开花物候对增温和排水处理的响应

对于早花植物圆锥藁草,由于在CK和D样方内未监测到圆锥藁草开花,因此该部分开花物候缺失(图1A)。而在W和WD处理下监测到了圆锥藁草开花,说明模拟增温可能影响其开花。对于早花植物水葡萄茶藨子,增温和排水处理后表现为开花初始期、结束期及峰值期均不同程度提前,但花期持续时期没有显著变化(图1B)。具体而言,W、D和WD处理下水葡萄茶藨子的开花初始期比CK分别提前了1天、0天和3天;开花峰值期比CK分别提前了7天、7天和9天;开花结束期比CK分别提前了5天、5天和6天(图1)。

对于中花植物杜香,模拟增温和排水处理使其开花初始期及峰值期提前,开花结束期延后,表现为开花持续时间延长(图1C),同时开花数量增加(图2)。具体而言,W、D和WD处理下杜香的开花初始期比CK分别提前了9天、8天和10天;开花峰值期比CK分别提前了5天、2天和9天;开花结束期比CK分别延后2天、1天和2天;开花持续时间比CK分别延

表1 模拟增温和排水处理对生长季主要环境因子的影响(平均值或平均值±标准误差)

Table 1 Simulative warming and drainage effects on the most important environmental factors (mean or mean ± SE)

	对照 Control	增温 Warming	排水 Drainage	增温+排水 Warming + Drainage
空气温度 Air temperature (°C)	7.62	8.36	7.69	8.68
土壤温度 Soil temperature at 5 cm (°C) ^{W,D}	5.37 ± 0.14	5.38 ± 0.14	5.97 ± 0.04	5.91 ± 0.13
土壤水分 Soil moisture at 0–10 cm (%) ^{W,D}	45.52 ± 2.31	38.16 ± 6.82	25.36 ± 2.47	19.52 ± 1.05
最大融化深度 Maximun thaw depth (cm) ^D	62.4 ± 1.2	65.1 ± 1.2	57.5 ± 1.8	55.2 ± 1.6
生长季平均水位 Mean water table (cm)	-20.0	ND	-26.3	ND

W和D分别代表模拟增温在 $p < 0.05$ 和排水处理在 $p < 0.01$ 水平上对该指标具有显著影响;ND,未监测。

W and D indicate significant effects on the corresponding indicator at $p < 0.05$ level (warming) and $p < 0.01$ level (drainage); ND, not detected.

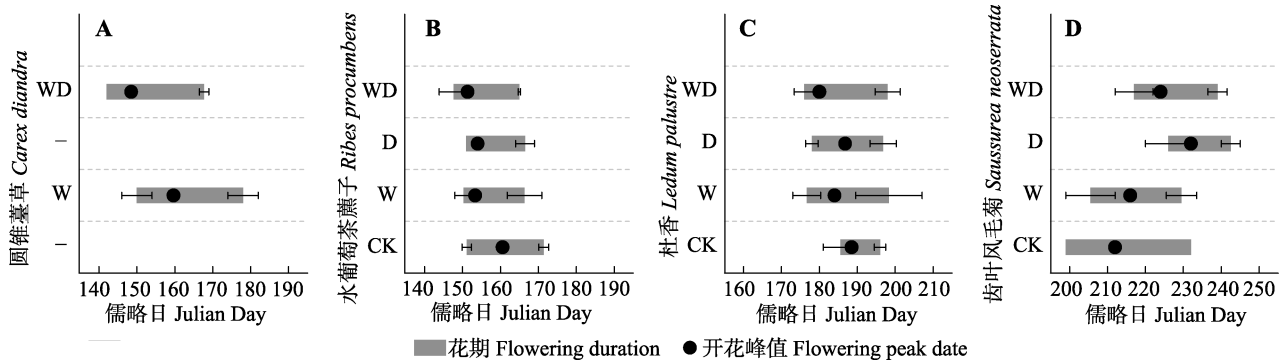


图1 模拟增温和排水处理对灌草层代表性物种开花物候的影响(平均值±标准误差)。CK、W、D和WD分别代表对照、增温、排水和增温+排水处理。

Fig. 1 Simulated warming and drainage effects on the flowering phenology of the typical shrub-grass species (mean ± SE). CK, control; W, warming; D, drainage; WD, warming + drainage.

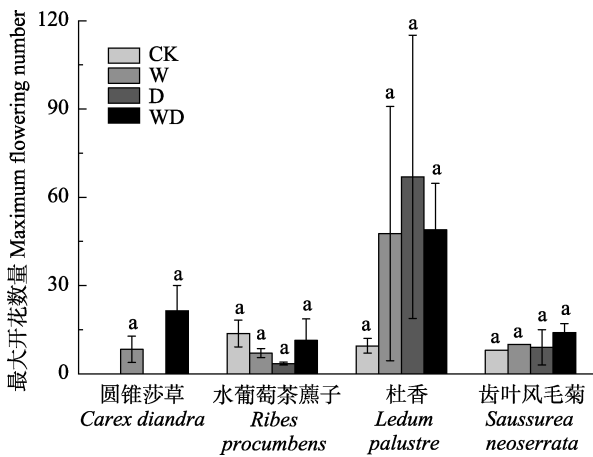


图2 模拟增温和排水处理对灌草层代表性物种最大开花数量的影响(平均值±标准误差)。相同物种内不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。CK、W、D和WD分别代表对照、增温、排水和增温+排水处理。

Fig. 2 Simulated warming and drainage effects on maximum flowering number of typical shrub grass species (mean ± SE). Different small letters in the same species indicated significant difference among different treatments ($p < 0.05$). CK, control; W, warming; D, drainage; WD, warming + drainage.

长了11天、8天和12天;最大开花数量比CK分别增加了38朵、58朵和40朵。

对于晚花植物齿叶风毛菊,模拟增温和排水处理使其开花初始期、结束期和峰值期都不同程度延后,同时开花时间缩短(图1D)。具体而言,W、D和WD处理下齿叶风毛菊的开花初始期比CK分别延后了7天、27天和18天;开花峰值期比CK分别延后了4天、20天和12天;开花结束期比CK分别延后-3天、11天和7天;而开花持续时间比CK分别缩短了9天、17天和11天(图1)。

但由于标准差较大, GLME仅检验到部分显著,即排水处理使得圆锥藁草开花结束期显著提前($p <$

0.01)及增温使得杜香开花峰值期显著提前($p < 0.05$;附录I;图1)。模拟增温和排水处理对植物开花物候的影响没有显著的交互作用(附录I)。

2.3 植物生长对增温和排水处理的响应

植物生长对增温和土壤水分降低具有敏感的反应,且不同物种响应方式不同。增温和排水处理后圆锥藁草、杜香和齿叶风毛菊的盖度和频度均呈增加的趋势(图3)。GLME结果表明,模拟增温显著增加了杜香的高度和盖度(附录I;图3),但排水处理影响模拟增温对杜香高度、频度以及圆锥藁草高度的作用,表现出交互效应(附录I;图3)。增温和排水处理后,圆锥藁草、水葡萄茶藨子、杜香和齿叶风毛菊地上生物量均无明显的改变(附录I;图3)。

3 讨论

3.1 植物开花物候对模拟暖干化气候的响应

不同物种具有不同的繁殖物候期,这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(Dudgeon *et al.*, 1999; Cleland *et al.*, 2006)。本研究发现,不同物种的开花物候对气候变化(增温及土壤水分降低)的响应也表现出明显的种间差异,尤其体现在不同开花功能群间。这与Sherry等(2007)和Meng等(2016, 2017)的研究结果一致。对于早花植物,模拟增温及排水处理使其开花初始期、峰值期和结束期呈提前趋势。增温使早花期植物始花期提前得到了较为普遍的验证(Sherry *et al.*, 2007; 吴瑞芬等, 2009; CaraDonna *et al.*, 2014),它是植物适应性进化的结果(Anderson *et al.*, 2012)。植物始花期受控于其前期温度积累(吴瑞芬等, 2009; Wang *et al.*, 2014a),

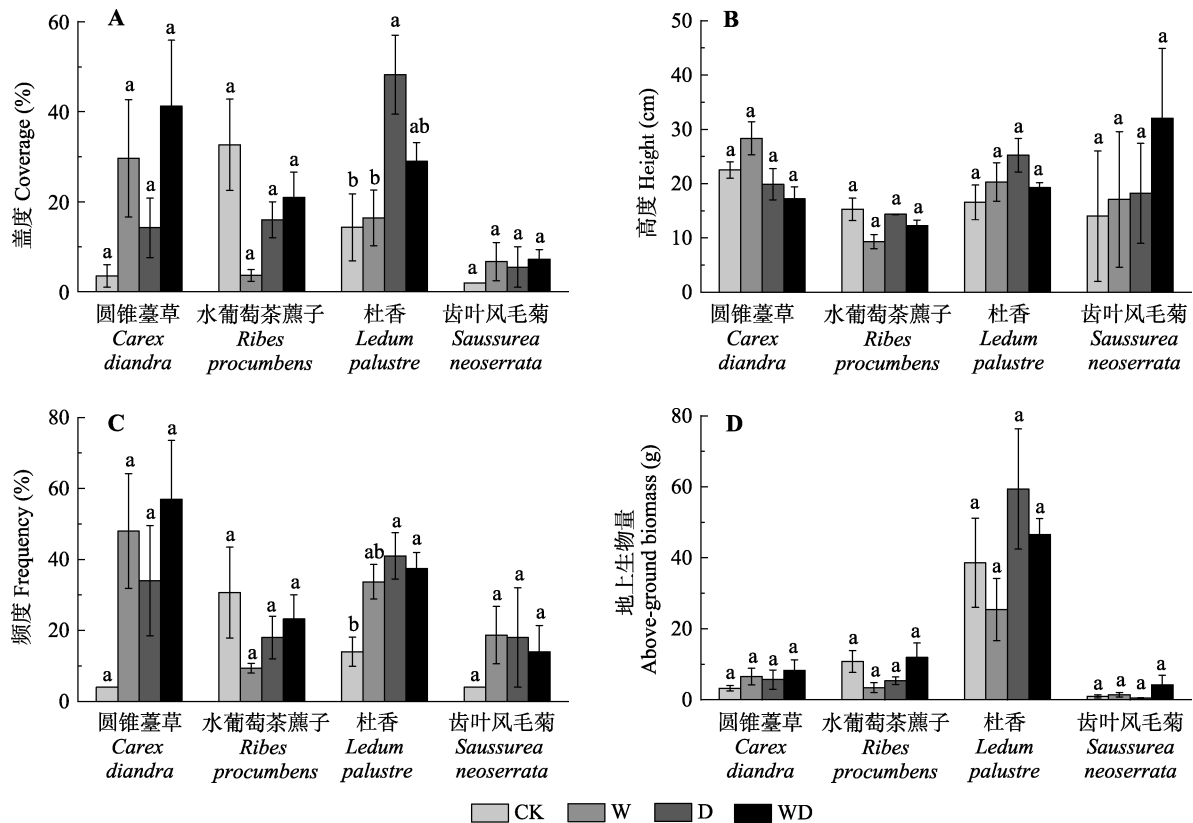


图3 模拟增温和排水处理对灌草层代表性物种的盖度(A)、高度(B)、频度(C)及地上生物量(D)的影响(平均值±标准误差)。相同物种内不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。CK、W、D和WD分别代表对照、增温、排水和增温+排水处理。
Fig. 3 Simulated warming and drainage effects on coverage (A), height (B), frequency (C) and above-ground biomass (D) of the shrub-grass typical species (mean ± SE). Different small letters in the same species indicated significant difference among different treatments ($p < 0.05$). CK, control; W, warming; D, drainage; WD, warming + drainage.

增温使其温度积累提前达到要求从而提前植物始花期。同时, Schemske等(1978)认为, 因为温带森林较低的早春季节温度对植物生长和昆虫活动产生限制作用, 温度成为植物繁殖物候的重要限制因素, 增温对温度限制的解除也可能促使植物始花期提前。此外, 在受冻土强烈影响的该区域, 气候变化还可能通过加速春季冻土融化进程, 而影响早花植物始花期(Dorji *et al.*, 2013)。本研究中, 由于开花结束期也相应地提前, 植物花期时长并没有发生显著改变。也就是说, 早花植物的花期产生了一个整体的向前推移, 但持续时间保持不变。

由于普遍的认识是早花植物比晚花植物对气候变暖更加敏感(Meng *et al.*, 2016), 因此对早花植物的关注较多, 而对晚花植物开花物候的增温响应还缺乏足够的认识。但就植物群落而言, 各种植物开花次第进行且相互间存在重叠, 各物种开花物候组成了群落开花物候, 这是一个复杂的过程, 只关注始花期较早的植物对气候变化的响应不能科学地反

映植物物候的变化。因此, 本研究观测了晚花植物齿叶风毛菊对气候变化的响应。与Sherry等(2007)的研究结果类似, 本研究结果表明, 增温及排水条件下, 晚花植物齿叶风毛菊呈始花期延后, 花期缩短趋势。这可能是由于晚花植物始花期在盛夏, 不再像早花植物受低温限制, 增温反而可能导致繁殖限制, 从而使其开花初始期延后。虽然研究表明, 降雨增加对植物开花和结果物候无显著影响(Sherry *et al.*, 2007), 但是增雨对物候的影响与其发生的时间和量有关系(叶鑫等, 2014)。本研究中, 模拟增温和排水处理下, 齿叶风毛菊在大量降雨到来, 土壤水分充足后进入花期, 说明模拟增温和排水处理导致的土壤含水量降低(表1), 可能使盛夏开花的齿叶风毛菊因水分限制而推迟开花。植物物候是一系列循环发生的连续的季节性生物事件, 各物候阶段存在此消彼长的密切联系(Post *et al.*, 2008)。晚花植物的齿叶风毛菊更长的营养生长时间及花蕾阶段可使其花期延后。同时, 增温和排水处理缩短了晚花植物

齿叶风毛菊的开花持续时间, 这可能对其遗传变异及进化适应产生选择压力(Sherry *et al.*, 2007)。

植物开花物候是环境、生物和遗传因子综合选择的结果(Sherry *et al.*, 2007; Menzel *et al.*, 2011), 其对气候变化的反应, 因其开花功能群而异(Sherry *et al.*, 2007; Meng *et al.*, 2016, 2017)。群落面临增温气候条件后, 早花植物花期提前, 晚花植物花期延后。这种花期物候的反方向变化导致群落生态位变化, 可以增加不同功能群对资源的有效利用(Ackerly, 2003; Cleland *et al.*, 2007; Sherry *et al.*, 2007), 可能为中花植物提供更多生态位空隙。本研究中, 中花植物杜香开花峰值期显著提前, 且花期呈延长趋势, 开花数量呈增加趋势, 支持了以上推测。群落利用不同开花功能群植物对气候变化的响应差异来调节群落整体物候变化, 可能是群落适应气候变化的重要途径(Meng *et al.*, 2016, 2017)。进一步看, 不同开花功能群植物对气候变化响应的差异可能为物种入侵或对群落结构变化提供了生态位间隙, 从而可能对种间竞争产生潜在影响, 引发群落组成改变, 对生态和进化产生深远影响(Ackerly, 2003; Cleland *et al.*, 2007; Sherry *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2016)。

3.2 植物生长特征对模拟暖干化气候的响应

植物生长变化是群落响应气候变化的又一重要途径(Peñuelas *et al.*, 2007)。本研究发现植物生长对模拟增温和排水处理具有敏感的反应, 且不同物种间响应方式存在差异。增温和排水处理后圆锥藁草、杜香和齿叶风毛菊的盖度和频度都呈增加的趋势, 其中杜香的高度和盖度在增温后显著增加(图3; 附录I)。但对于水葡萄茶藨子, 增温及排水处理后其高度、盖度和频度均呈下降趋势(图3)。不同物种的生长对气候变化的响应与其生长特性及其对环境的适应性有关(Peñuelas *et al.*, 2007)。水葡萄茶藨子多生长于林下阴湿处及河岸旁, 是对水分要求较高的喜阴植物。因此, 模拟增温和排水处理后土壤水分的降低对水葡萄茶藨子生长产生不利的影响。相反, 圆锥藁草、杜香和齿叶风毛菊则表现出对模拟增温和排水处理的积极响应。由于不利的环境条件及群落种间竞争的压力, 增温及排水处理后水葡萄茶藨子的各性状特征表现为下降趋势。就本研究中选取的4种代表性物种来推测, 演替初期泰加林群落应对短期的暖干化气候变化, 将可能会通过物种间对

生境的适应能力, 改变种间竞争关系, 从而影响群落组成和结构(Peñuelas *et al.*, 2002)。

3.3 排水处理对植物开花物候和生长的影响

温度可以直接控制生物物候事件开始的时间, 被称为生物原始的“生物钟”(Ausín *et al.*, 2005; Forrest & Miller-Rushing, 2010)。在众多影响物候的环境因子中, 温度所起的作用最大(Wolkovich *et al.*, 2012)。但是, 本研究中排水处理(D)对植物开花物候的影响表现出与模拟增温(W)相似的效果, 说明排水处理会在一定程度上影响植物开花物候。研究表明, 土壤水分降低对植物开花物候具有复杂的影响(Galen *et al.*, 1999; Peñuelas & Filella, 2001; Wang *et al.*, 2014b)。干旱一般会通过缩短植物花期来减少因开花而增加的水分丧失量(Peñuelas & Filella, 2001)。同时, 低水分状况可以减缓花芽和结实的过程(Galen *et al.*, 1999), 但也研究得出相反的结果(Wang *et al.*, 2014b)。此外, 本研究中, 排水处理使得土壤表层温度有明显的升高, 这可能对植物根系物候产生影响(Sullivan & Welker, 2005; Steinaker *et al.*, 2010)。有研究发现, 浅层根系与地上物候保持较好的同步性(Brouwer, 1983), 土壤水分降低则有可能通过根系物候对地上物候产生影响。本研究中, 模拟增温和排水处理对植物开花物候的影响并未表现出显著的交互效应, 说明土壤水分降低并不会影响植物开花物候对模拟增温的响应。该结果与本研究样地较高的土壤水分有关, 在受水分限制的生态系统则可能出现不同的结果, 这有待进一步探索。

土壤水分作为植物生命活动的重要基础, 对植物生长产生重要的直接影响。在本研究中, 土壤水分充足, 模拟土壤水分降低对圆锥藁草、杜香和齿叶风毛菊的生长(高度、盖度、频度)产生一定的促进作用, 对水葡萄茶藨子产生一定的抑制作用, 但均未达显著水平。然而, 模拟土壤水分降低显著影响模拟增温对杜香高度、频度以及圆锥藁草高度的作用(附录I; 图3)。该结果说明, 模拟增温对杜香和圆锥藁草生长的促进作用可能受到土壤水分降低的限制。

3.4 模拟暖干化气候条件下的群落演替倾向

本研究中, 杜香是灌草层的优势物种, 其生物量占群落总生物量(高度<50 cm的灌草层)的(46.0 ± 4.2)%。在增温和土壤水分降低的气候条件下, 属于中花植物的杜香开花峰值期显著提前, 且花期呈延

长趋势, 开花数量呈增加趋势。更长的花期使得杜香的花期与其传粉动物的活动期不一致的可能性降低, 增加了杜香的繁殖成功率。延长的花期和增加的开花数量还可以增加配型, 使基因多样化, 利于杜香的进化。同时, 植物个体开花物候对环境变化的响应与其生长性状紧密相连。有研究表明, 在增温条件下, 物候提前较多的物种, 在丰富度和生态幅上有较大的提高, 反之, 其性状特征(生物量、相对盖度、开花数目)则相对降低(Hulme, 2011)。与此一致, 本研究中模拟增温使杜香开花峰值期显著提前, 虽然其生物量没有显著变化, 但作为主要性状特征的高度和盖度均显著提高(附录I; 图3)。综上, 说明在短期增温条件下, 杜香可以通过调整开花物候和生长性状, 使其生态幅增加, 而在群落中的优势地位更加明显。

根据孙明学(2011)的研究, 在大兴安岭泰加林的火后演替过程中, 起初灌木层中频度高的物种很少, 随着时间的推移, 灌木层中植被对资源和空间的竞争将日益加剧, 随着乔木层林冠逐渐恢复, 灌木层利用资源和空间的压力也急剧上升, 从而又对一些阳性灌木进行淘汰, 最终使灌木层物种数量减少, 使优势灌木种的频度显著提高。同样, 草本层也经历这样的过程, 随着演替时间的推移, 草本层物种数量大幅下降, 从而使高频物种占据优势。因此, 火后灌草层植被的演替过程, 是一个优势物种逐渐淘汰其他物种, 最终占据主导地位的过程(王绪高等, 2004; 孙明学, 2011)。短期来看, 模拟增温和土壤水分降低促使作为优势物种的杜香更具繁殖优势, 且占有更宽的生态幅, 使其在灌草层的优势地位更加明显, 这与泰加林火后恢复中灌草层的演替路径非常一致(王绪高等, 2004; 孙明学, 2011)。因此, 我们可以在一定程度上推测, 短期内增温和土壤水分降低可能加速演替初期泰加林灌草层的火后演替进程。由于高频物种所占比例的增加是有利于群落稳定发展的, 能为乔木的更新创造良好的生态环境(孙明学, 2011)。因此, 增温和土壤水分降低可能形成有利于泰加林恢复的生态环境, 加快泰加林恢复更新。

4 结论和展望

未来暖干化气候条件将改变植物开花物候, 且这种改变因植物开花功能群而异。早花植物由于开

花温度限制的提早解除而花期提前; 晚花植物由于开花受水分限制, 花期呈延后趋势; 早花植物和晚花植物开花物候的反方向变化可能为中花植物提供更大的生态位空隙, 使其开花数量趋向于增加, 花期提前且呈延长趋势。暖干化气候变化导致的开花物候改变可能为物种入侵或对群落结构变化提供生态位间隙, 从而可能对种间竞争产生潜在影响, 引发群落组成改变, 对生态和进化产生深远影响。同时, 群落通过不同开花功能群植物对气候变化的响应不同, 而调节群落整体物候变化, 可能是群落适应气候变化的重要途径。开展群落物候对气候变化的响应研究是气候变化下物候研究的重要方向。本研究只观测了4种代表性植物的生长与开花物候, 可能无法表征群落整体的响应。但在一定程度上, 我们可以推测短期的暖干化气候变化可能加速演替初期泰加林灌草层的火后演替进程, 促进泰加林的恢复更新。另外, 本研究区域水分充足, 土壤水分降低仅影响了部分物种生长对增温的响应, 并未影响植物开花物候对增温的响应。但在受水分限制的生态系统中, 土壤水分降低是否影响植物物候对增温的响应仍是需要明确的重要问题。

致谢 感谢中国科学院沈阳应用生态研究所胡远满研究员、黄彦青研究员、布仁仓研究员、常禹研究员和郭金停博士等在植物鉴定工作中给予的帮助。

参考文献

- Abbott BW, Jones JB, Schuur EAG, Iii FSC, Bowden WB, Bretharte MS, Epstein HE, Flannigan MD, Harms TK, Hollingsworth TN (2016). Biomass offsets little or none of permafrost carbon release from soils, streams, and wildfire: An expert assessment. *Environmental Research Letters*, 11, 034014. DOI: 10.1088/17489326/11/3/034014.
- Ackerly DD (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164(Suppl. 3), S165–S184.
- 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 B*, 277, 2451–2457.
- Anderson JT, Inouye DW, McKinney AM, Colautti RI, Mitchell-Olds T (2012). Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 3843–3852.
- Ausín I, Alonso-Blanco C, Martínez-Zapater JM (2005). Envi-

- ronmental regulation of flowering. *International Journal of Developmental Biology*, 49, 689–705.
- 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.
- Brouwer R (1983). Functional equilibrium: Sense or nonsense. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 31, 335–348.
- Brown DRN, Torre JM, Douglas TA, Romanovsky VE, Knut K, Christopher H, Euskirchen ES, Ruess RW (2015). Interactive effects of wildfire and climate on permafrost degradation in Alaskan lowland forests. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, 120, 1619–1637.
- 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, Allen JM, Crimmins TM, Dunne JA, Pau S, Travers SE, Zavaleta ES, Wolkovich EM (2012). Phenological tracking enables positive species responses to climate change. *Ecology*, 93, 1765–1771.
- 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.
- Cleland EE, Chuine I, Menzel A, Mooney HA, Schwartz MD (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 357–365.
- Dorji T, Totland O, 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. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 3101–3112.
- Galen C, Sheery 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.
- Gugger S, Kesselring H, Stöcklin 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.
- Hulme PE (2011). Contrasting impacts of climate-driven flowering phenology on changes in alien and native plant species distributions. *New Phytologist*, 189, 272–281.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). *The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, New York.
- Jorgenson MT, Racine CH, Walters JC, Osterkamp TE (2001). Permafrost degradation and ecological changes associated with a warming climate in central Alaska. *Climatic Change*, 48, 551–579.
- Kim Y, Tanaka N (2003). Effect of forest fire on the fluxes of CO₂, CH₄ and N₂O in boreal forest soils, interior Alaska. *Journal of Geophysical Research*, 108, 8154. DOI: 10.1029/2001JD000663.
- Kochmer JP, Handel SN (1986). Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs*, 56, 303–325.
- Li X, Jiang L, Meng F, Wang S, Niu H, Iler AM, Duan J, Zhang Z, Luo C, Cui S, Zhang L, Li Y, Wang Q, Zhou Y, Bao X, Doriji T, Li Y, Peñuelas J, Du M, Zhao X, Zhao L, Wang G (2016). Responses of sequential and hierarchical phenological events to warming and cooling in alpine meadows. *Nature Communications*, 7, 12489. DOI: 10.1038/ncomms12489.
- Meng F, Cui S, Wang S, Duan J, Jiang L, Zhang Z, Luo C, Wang Q, Zhou Y, Li X (2016). 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, Cui SJ, Duan JC, Wang SP, Luo CY, Wang Q, Zhou Y, Li XE, Zhang LR, Li BW, Dorij T, Li YN, Du MY (2017). Changes in flowering functional group affect responses of community phenological sequences to temperature change. *Ecology*, 98, 734–740.
- Menzel A, Seifert H, Eatrella N (2011). Effects of recent warm and cold spells on European plant phenology. *International Journal of Biometeorology*, 55, 921–932.
- Peñuelas J, Filella I (2001). Phenology: Responses to a warming world. *Science*, 294, 793–795.
- 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.
- Peñuelas J, Prieto P, Beier C, Cesaraccio C, de Angelis P, de Dato G, Emmett BA, Estiarte M, Garadnai J, Gorissen A (2007). Response of plant species richness and primary productivity in shrublands along a north-south gradient in Europe to seven years of experimental warming and drought: Reductions in primary productivity in the heat and drought year of 2003. *Global Change Biology*, 13, 2563–2581.
- Peñuelas J, Rutishauser T, Filella I (2009). Phenology feedbacks on climate change. *Science*, 324, 887–888.
- Post ES, Pedersen C, Wilmers CC, Forchhammer MC (2008).

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0042

- Phenological sequences reveal aggregate life history response to climatic warming. *Ecology*, 89, 363–370.
- Schemske DW, Willson MF, Melampy MN, Miller LJ, Verner L, Schemske KM, Best LB (1978). Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology*, 59, 351–366.
- Sherry RA, Zhou X, Gu S, Arnone JA, Schimel DS, Verburg PS, Wallace LL, Luo Y (2007). Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 198–202.
- Steinaker DF, Wilson SD, Peltzer DA (2010). Asynchronicity in root and shoot phenology in grass and woody plants. *Global Change Biology*, 16, 2241–2251.
- Sullivan PF, Welker JM (2005). Warming chambers stimulate early season growth of an arctic sedge: Results of a minirhizotron field study. *Oecologia*, 142, 616–626.
- Sun MX (2011). *The Impacts on Soil Properties and Revegetation from Forest in Tahe Forest Region*. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. [孙明学 (2011). 塔河林区林火对土壤性质与植被恢复的影响. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJ, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- Wang S, Meng F, Duan J, Wang Y, Cui X, Piao S, Niu H, Xu G, Luo C, Zhang Z (2014a). Asymmetric sensitivity of first flowering date to warming and cooling in alpine plants. *Ecology*, 95, 3387–3398.
- Wang S, Wang C, Duan J, Zhu X, Xu G, Luo C, Zhang Z, Meng F, Li Y, Du M (2014b). Timing and duration of phenological sequences of alpine plants along an elevation gradient on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 189, 220–228.
- Wang XG, Li XZ, He HS, Leng WF, Wen QC (2004). Postfire succession of larch forest in the northern slope of Daxinganling. *Chinese Journal of Ecology*, 23, 35–41. [王绪高, 李秀珍, 贺红士, 冷文芳, 问青春 (2004). 大兴安岭北坡落叶松林火后植被演替过程研究. 生态学杂志, 23, 35–41.]
- Wolkovich EM, Cook BI, Allen JM, Crimmins TM, Betancourt JL, Travers SE, Pau S, Regetz J, Davies TJ, Kraft NJ (2012). Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, 485, 494–497.
- Wu RF, Huo ZG, Cao YF, Yan WX (2009). Phenophase change of typical herbaceous plants in Inner Mongolia in spring and its response to climate warming. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 1470–1475. [吴瑞芬, 霍治国, 曹艳芳, 闫伟兄 (2009). 内蒙古典型草本植物春季物候变化及其对气候变暖的响应. 生态学杂志, 28, 1470–1475.]
- Ye X, Zhou HK, Liu GH, Yao BQ, Zhao XQ (2014). Responses of phenological characteristics of major plants to nutrient and water additions in *Kobresia humilis* alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 147–158. [叶鑫, 周华坤, 刘国华, 姚步青, 赵新全 (2014). 高寒矮生嵩草草甸主要植物物候特征对养分和水分添加的响应. 植物生态学报, 38, 147–158.]
- Yu C, He HS, Hu Y, Bu R, Li X (2008). Historic and current fire regimes in the Great Xing'an Mountains, northeastern China: Implications for long-term forest management. *Forest Ecology and Management*, 254, 445–453.

责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 李 敏



附录I 广义线性混合模型统计结果
Supplement I Results of GLME model

物种 Species	<i>n</i>	增温 Warming		排水 Drainage		增温 × 排水 Warming × Drainage		
		系数 Coefficient	显著性 Significance	系数 Coefficient	显著性 Significance	系数 Coefficient	显著性 Significance	
圆锥藁草 <i>Carex diandra</i>	高度 Height	13	4.073	0.085	13.212	0.082	-12.960	0.007
	盖度 Coverage	13	-27.000	0.108	-11.583	0.725	0.833	0.974
	频度 Frequency	13	-14.015	0.385	-18.246	0.671	-30.882	0.268
	地上生物量 Above-ground biomass	13	-2.692	0.362	-1.731	0.774	-0.322	0.934
	开花初始期 First flowering date	7	-	-	8.000	0.210	-	-
	开花结束期 Last flowering date	7	-	-	10.250	0.009	-	-
	开花峰值期 Flowering peak date	7	-	-	11.167	0.076	-	-
	开花持续时间 Flowering duration	7	-	-	2.250	0.727	-	-
	最大开花数量 Maximum flowering number	7	-	-	-13.167	0.496	-	-
	水葡萄茶藨子 <i>Ribes procumbens</i>	高度 Height	16	2.070	0.512	-2.947	0.550	3.880
盖度 Coverage		16	-5.000	0.741	-17.333	0.468	34.000	0.105
频度 Frequency		16	-5.200	0.785	-13.867	0.641	26.533	0.298
地上生物量 Above-ground biomass		16	-6.507	0.263	-8.738	0.299	10.792	0.138
开花初始期 First flowering date		15	1.727	0.449	1.382	0.799	-2.524	0.604
开花结束期 Last flowering date		15	3.788	0.097	3.164	0.542	3.595	0.434
开花峰值期 Flowering peak date		15	5.576	0.104	4.327	0.581	4.571	0.512
开花持续时间 Flowering duration		15	2.061	0.418	1.782	0.768	6.119	0.247
最大开花数量 Maximum flowering number		15	1.424	0.813	3.073	0.832	14.548	0.252
杜香 <i>Ledum palustre</i>		高度 Height	29	6.000	0.040	1.223	0.870	-10.108
	盖度 Coverage	29	19.250	0.025	-11.590	0.541	-21.502	0.089
	频度 Frequency	29	3.500	0.591	-3.088	0.832	-23.450	0.023
	地上生物量 Above-ground biomass	29	12.999	0.249	-20.981	0.579	5.287	0.824
	开花初始期 First flowering date	16	4.088	0.177	3.514	0.642	6.933	0.241
	开花结束期 Last flowering date	16	-1.546	0.642	-0.139	0.987	-0.039	0.996
	开花峰值期 Flowering peak date	16	6.097	0.043	3.042	0.671	-3.051	0.457
	开花持续时间 Flowering duration	16	-5.634	0.243	-3.653	0.763	-7.315	0.470
	最大开花数量 Maximum flowering number	16	0.838	0.982	-24.736	0.796	-52.318	0.493
	齿叶风毛菊 <i>Saussurea neoserrata</i>	高度 Height	11	-9.412	0.614	-12.858	0.759	5.733
盖度 Coverage		11	-1.914	0.671	-1.052	0.918	-1.315	0.837
频度 Frequency		11	4.000	0.757	4.667	0.866	-18.667	0.336
地上生物量 Above-ground biomass		11	-3.670	0.186	-3.098	0.438	3.361	0.326
开花初始期 First flowering date		8	3.464	0.623	-17.036	0.289	-15.500	0.311
开花结束期 Last flowering date		8	3.143	0.447	-9.857	0.287	-1.000	0.916
开花峰值期 Flowering peak date		8	3.714	0.448	-12.284	0.265	-12.201	0.235
开花持续时间 Flowering duration		8	-0.321	0.943	7.179	0.477	14.500	0.105
最大开花数量 Maximum flowering number		8	-3.929	0.344	-2.929	0.734	3.000	0.746