

# 青藏高原草地植物花期物候的变化及其对水热的响应研究进展

蒋育昊<sup>1</sup>, 楚天舒<sup>2,3\*</sup>, 刘樯漪<sup>1</sup>, 秦立厚<sup>1</sup>, 王凡<sup>1</sup>, 张乔<sup>1</sup>, 牛利伟<sup>4</sup>, 赵林林<sup>1,5</sup>,  
董建儿<sup>1</sup>, 董斯齐<sup>1</sup>

(1. 国家林业和草原局林草调查规划院, 北京 100714; 2. 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193; 3. 国家生态科学数据中心, 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 4. 河北省洪崖山国有林场, 河北 保定 074299; 5. 中国地质大学(武汉)国家地理信息系统工程技术研究中心, 湖北 武汉 430074)

**摘要:** 青藏高原的草地植物开花是植物繁殖过程中的一个重要环节, 它通过作用于传粉、种子扩散以及种子萌发和幼苗定居而影响植物个体的适合度, 所以植物的花期物候是生态系统重要的指示器, 而温度和水分则是影响花期物候的重要因素, 明晰水热变化对青藏高原草地植物花期物候的影响机理, 有助于理解生物在复杂的气候和环境条件下的适应和扩散机制, 对于探求植被对全球气候变化的响应规律有重要的实践意义。本文概述了青藏高原草地植物花期物候的近期研究趋势、研究内容和研究进展, 内容主要包括: (1) 花期物候观测; (2) 花期物候变化; (3) 花期物候对水热变化的响应; (4) 花期物候变化的相关机制解释。此外, 本文也对现有研究成果进行了评述, 探讨了不同研究成果存在的主要问题, 最后提出了未来青藏高原草地植物花期物候研究的发展方向。

**关键词:** 草地; 花期物候; 水热变化; 青藏高原; 研究进展

**中图分类号:** S812 **文献标志码:** A **文章编号:** 1009-5500(2023)03-0156-13

**DOI:** 10.13817/j.cnki.cyycp.2023.03.020



青藏高原是世界海拔最高的高原, 被称为“世界屋脊”、“第三极”, 平均海拔在4 000 m以上, 具有对气候变化十分敏感的独特而又典型的高寒生态系统, 在全球气候变化及植被响应研究中具有重要的地位<sup>[1-2]</sup>。近50年来, 青藏高原升温十分明显<sup>[3]</sup>, 同时这种变化已经显著改变了该地区的植物生物量、物种组成等<sup>[4-5]</sup>。因此, 青藏高原植被对气候变化的响应研究, 已经成为全球关注的科学热点<sup>[6]</sup>。

植物物候是指植物受生物因子(种内关系和种间关系)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, 它包括植物的发芽、展叶、开花、结果、落叶等<sup>[7-8]</sup>。花期物候指当花的各部分发育成熟时, 从花朵开放, 雌、雄蕊从花被中暴露出来, 完成传粉和受精作用, 直至花朵凋谢的一段时期<sup>[7]</sup>。作为描述植物生命周期的重要参数之一, 植物的花期物候不仅可以用于检测植物是否正常生长生殖, 也可以反映地球生物圈对气候与水文系统的响应<sup>[7]</sup>, 是指示气候变化对生物圈影响的重要生物变量<sup>[9-10]</sup>。花期物候改变着植物营养生长期和果实形成期的长短, 从而导致果实或籽粒干物质积累量的变化<sup>[11]</sup>, 最终影响植物的繁殖及改变其在群落中的竞争能力<sup>[12]</sup>, 进而重塑种群和群落结构<sup>[13]</sup>, 影响草地生态系统的饲草供给、水源涵养和水土保持等生态系统服

**收稿日期:** 2022-05-20; **修回日期:** 2022-08-14

**基金项目:** 国家生态科学数据中心项目(NESDC 20210303)

**作者简介:** 蒋育昊(1991-), 男, 河南商丘人, 博士, 工程师, 研究方向为林草综合监测。

E-mail: jiangyh\_ghy@163.com.

\*通信作者。E-mail: chuts@cau.edu.cn.

务功能<sup>[14]</sup>。

植物花期物候变化是多个环境因子综合影响的结果,其中气候是最重要、最活跃的环境因子,尤其是温度和水分<sup>[15]</sup>,对植物开花具有显著影响,同时植物花期物候的变化也受到植物本身特性、土壤养分、人类干扰等因素的影响,准确认识青藏高原“暖湿化”背景下<sup>[16]</sup>的植物花期物候的改变及其驱动机制还面临着很大的挑战。本文系统论述了近些年,青藏高原草地植物花期物候变化和对水热响应的的主要研究进展,总结了目前青藏高原草地植物花期物候研究存在的主要问题,并对未来的研究方向进行了展望,旨在预测在青藏高原温度和水分变化的背景下,高寒草地生态系统结构与功能的变化趋势,以及为制定适应气候变化的农牧业生产对策与具体措施提供依据<sup>[17]</sup>。

## 1 花期物候的观测标准

物候观测是依靠专业的工作人员对动植物以及气候水文的物候现象在不同站点进行观测和记录的工作,是进行物候研究的基础,在近年来的物候学研究中起了重要的数据支撑作用<sup>[18]</sup>。目前相关的花期物候观测工作主要分为物候观测网和野外试验观测。

青藏高原草地植物物候观测网主要由气象站、农业气象站和生态气象站构成,由中国气象局和省气象局建立,气象站主要针对车前(*Plantago asiatica*)、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)和马蔺(*Iris lactea*)等常见草地植物进行自然物候观测,而农业气象站和生态气象站则重点观测优势牧草的生长发育期。由于全球持续变暖和青藏高原暖湿化日益明显<sup>[19-20]</sup>,相关野外控制试验也在逐渐增加。这些试验往往通过改变外界环境来观察植物物候的变化情况,从而发现物候对外界环境的响应规律。

物候观测网依据中国气象局制定的《农业气象观测规范》开展连续的物候观测工作<sup>[21]</sup>,但是物候判断标准却有部分差异,可以分为个体标准和比例标准两类。对于自然物候的观测,花期物候开始被定义为当植株上初次有个别花的花瓣完全展开,为个体标准,但是生长发育期的观测则相对复杂,属于比例标准,需要在观测场内选择4个观测小区,每个小区在返青后选择10株代表性植物进行定株观测,3~5 d观测1次,以10%该种植物样株的物候变化比率划分花期物

候开始的时间。部分研究所使用的长时间连续物候数据即为此物候观测网所提供的数据(表1)。

表1 物候观测网观测标准和应用总结

Table 1 Summary of the application of observation methods for phenology network

判断比例	划分类别	参考文献
10%开花率	比例标准	[22-24]
50%开花率	比例标准	[25]
一些完全开花	个体标准	[26]

与物候观测网的观测标准相比,控制试验的物候观测标准虽然相对主观,但也在一定程度上参考了国家规范,并也可以分为个体标准和比例标准两类(表2)。

表2 野外观测实验观测标准应用总结

Table 2 Summary of the application of observation methods for phenological field experiments

判断比例	划分类别	参考文献
\		[27]
10%开花率		[28-31]
20%开花率	比例标准	[32]
25%开花率		[33]
50%开花率		[34]
70%开花率		[35,36]
第一朵花		[37]
6分制加权计算	个体标准	[38]
4分制加权计算		[38]

青藏高原草地植物花期物候观测主要以比例标准为主,个体标准相对较少;而在比例标准中,设定的比例多数在50%以下。与比例标准相比,个体标准更容易受到极端物事件的影响,使得观测结果大幅提前,从而影响数据质量。不仅如此,个体标准主观性很强,实际操作中,结果会因观测者而异。

物候观测标准是植物物候研究的基础,观测标准的差异往往会使观测结果出现较大浮动。目前,在青藏高原草地植物花期物候研究中,观测标准差异很大,尤其是科学家在独立观测时更是如此。因此使用地面物候监测数据时,需要明确观测标准,以确保所选数据更具有可比性。

## 2 花期物候时空变化

由于长时间的观测结果(至少10年<sup>[39]</sup>)才能反映植物花期物候的变化趋势,所以青藏高原草地植物花

期物候的时空变化研究多是基于物候观测网来进行,所研究的物种以禾本科为主,其次为莎草科,也包含部分杂类草。研究尺度以物种尺度为主,功能群尺度的研究相对较少(表3)。

表3 花期物候监测时段、物种和地点总结

Table 3 Summary of observation duration, species and sites for flowering phenology

研究尺度	研究对象	地点	观测时间/年	时间长度/年	参考文献	
物种尺度	蒲公英( <i>Taraxacum mongolicum</i> )、车前( <i>Plantago asiatica</i> )	青藏高原	2000—2012	13	[26]	
	高山嵩草( <i>Kobresia pygmaea</i> )	曲麻莱、河南	1989—2010	22	[22]	
	高山嵩草	曲麻莱	1994—2004	11	[40]	
	羊茅( <i>Festuca ovina</i> )、高山嵩草、高山早熟禾( <i>Poa alpina</i> )、苔草( <i>Carex montata</i> )	曲麻莱	1989—2016	28		
	垂穗披碱草( <i>Elymus nutans</i> )、洽草( <i>Koeleria macrantha</i> )、羊茅、矮嵩草( <i>Kobresia humilis</i> )	甘德	1988—2016	29		
	高山嵩草、星星草( <i>Puccinellia tenuiflora</i> )、二柱头蘆草( <i>Scirpus distigmaticus</i> )、垂穗披碱草	河南	1989—2016	28		
	西北针茅( <i>Stipa krylovii</i> )、冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	兴海	1999—2016	18	[23]	
	西北针茅、冷地早熟禾( <i>Poa crymophila</i> )、洽草、矮嵩草、猪毛蒿( <i>Artemisia scoparia</i> )、斜茎黄芪、车前、蒲公英、马蔺( <i>Iris lactea</i> )	海北	1997—2016	20		
	车前	门源	1987—2016	30		
	车前	门源	1987—2004	18		
	西北针茅	海北	1997—2010	14		
	西北针茅	兴海	1999—2010	12		
	垂穗披碱草	河南	1989—2010	22	[25]	
	垂穗披碱草	甘德	1988—2010	23		
	羊茅	曲麻莱	1989—2010	22		
	羊茅、高山嵩草、草地早熟禾	曲麻莱	1994—2005	12	[41]	
	功能群尺度	早花植物,中晚花植物	青藏高原	1983—2017	35	[42—44]

从物种的角度来看,在增温背景下,青藏高原草地植物花期物候并没有表现出一致的提前趋势。王力<sup>[22-24]</sup>发现在曲麻莱,有一半物种的花期物候显著提前,然而在甘德、河南和兴海,三地所观测的10个物种中,仅有洽草和二柱头蘆草显著提前了花期物候,其他物种变化不明显。海北所观测的9个物种中,显著提前和推迟的物种各占一半。徐维新等<sup>[25]</sup>则发现曲麻莱的物种花期物候提前明显,但在甘德却有推迟的趋势,而河南、兴海和海北的物种花期物候变化并不显著。Zhu等<sup>[26]</sup>发现在2000—2012年间,蒲公英和车前的花期物候没有发生显著变化。

其次,青藏高原草地植物花期物候变化表现出一定的时空差异。在王力<sup>[23]</sup>和徐维新等<sup>[25]</sup>的研究中,位

于长江源的曲麻莱,植物花期物候提前更为明显,而黄河源以及祁连山区,则出现花期物候提前趋势不明显的现象。在时间上,2000年以来,部分物种花期物候提前更为明显,曲麻莱的高山嵩草在1989—1999年的平均开花时间为7月2日,而在2000—2010年的平均开花时间为6月7日,提前了将近一个月<sup>[22]</sup>。门源的车前在1987—2016年,花期物候显著提前,但是在1987—2004年则没有显著变化<sup>[23]</sup>。

第三,不同功能群以及同一物种在不同站点上均没有表现出较为一致的花期物候变化趋势。河南的垂穗披碱草在1989—2010年呈现花期物候不显著提前趋势,而甘德的垂穗披碱草却在1988—2010年,花期物候显著推迟<sup>[25]</sup>;在相同的时期(1989—2010年),

曲麻莱的高山嵩草花期物候显著提前,而河南的高山嵩草的花期物候则没有明显变化<sup>[23]</sup>。同时,河南的莎草科植物二柱头蕪草的花期物候显著提前,但同站点的禾本科植物星星草和垂穗披碱草却没有显著的花期物候变化<sup>[23]</sup>。

最后,青藏高原草地植物花期物候整体有显著提前趋势,但不同功能群的植物变化趋势不同。早花植物的花期物候显著提前,而中晚花植物则相对稳定。整体上看,青藏高原草地植物花期物候显著提前,速率为 $(0.159 \pm 0.126) \text{d/a}$  ( $P < 0.05$ ),其中早花植物花期物候的提前速率为 $(0.371 \pm 0.149) \text{d/a}$  ( $P < 0.001$ ),中晚花植物的花期物候整体上以 $(0.158 \pm$

$0.193) \text{d/a}$ 的速率非显著推迟( $P = 0.108$ )。这与同处低温环境的极地高纬区中晚花植物花期物候显著提前,而早花植物花期物候相对稳定的结果不同<sup>[42-44]</sup>。

### 3 花期物候对水热的响应

在青藏高原,有关植物花期物候对外界因素响应的研究主要针对温度、水分和养分等,其中,在全球变暖的背景下,温度是研究热点。降水也是影响物候的重要因素,甚至其重要性在某些环境条件下比温度更加明显,因为相对于温度的长时间渐进式的作用,水分往往可以在短时间内造成物候突变,对物候的作用不可忽视<sup>[45]</sup>。研究方法主要为控制试验和统计分析,但以控制试验为主(表4,表5)。

表 4 控制试验结果总结

Table 4 Summary of results of control experiments

地点	海拔/m	试验方式	控制变量	试验时间/年	草地类型	参考文献
那曲	4 585	开顶箱式增温	温度	2014		[49]
	4 600	开顶箱式增温	温度	2013-2015		[38]
	4 460	开顶箱式增温和增水	温度,水分	2015-2018		[35]
	4 460	开顶箱式增温和增水	温度,水分	2015-2017		[36]
	4 453	开顶箱式增温	温度	2014-2016		[29]
海北	3 200	中波红外加热器增温	温度	2013-2014	高寒草甸	[50]
	4 450	双向移栽和增水	温度,水分	2008-2010		[30]
	3 200~3 800	双向移栽	温度	2008-2010		[51-52]
	3 600	小型温室	温度	1998		[53]
	3 200~3 500	增雪试验	水分	2009-2011		[54]
红原	3 500	开顶箱式增温	温度	2017-2018		[55]
	3 500	极端干旱天气模拟	水分	2011		[32]
念青唐古拉山	4 900	开顶箱式增温和增雪	温度,水分	2009-2011		[34]
卡卡山	3 980	梯度融雪观测试验	水分	2007-2008		[56]
阿夜	3 550	开顶箱式增温和减水	温度,水分	2017		[57]
若尔盖	3 570	增水和减水	水分	2010-2012		[58]

#### 3.1 研究方法

增温试验是目前最常见的用来预测植物物候对未来气候变化响应特征的研究方法,主要有开顶式同化箱(OTC),中波红外加热器增温以及小型温室等形式。开顶式同化箱和小型温室属于被动增温方法,能够使箱内或者室内温度在白天高于外界温度 $1 \sim 3 \text{ }^\circ\text{C}$ ,夜晚则低于外界温度。虽然开顶式同化箱和小型温室的应用很普遍,但是地理环境因素,以及人为操作差异的影响,温度变化在不同试验点会存在明显差

异,同时,开顶式同化箱和小型温室在改变温度的同时,物理隔离方法也一定程度上影响了其他生态因素的交换过程<sup>[30]</sup>。

相比之下,中波红外加热器增温可以相对精确地模拟增温及其昼夜变化,并能人为控制不同的增温幅度,但是中波红外加热器增温也会改变土壤温度以及含水量,同时,昂贵的试验费用也在很大程度上抑制了中波红外加热器增温的广泛使用。<sup>[46-47]</sup>。

双向移栽试验是将高海拔和低海拔地区的植被

表5 统计分析结果总结  
Table 5 Summary of results of statistical analysis

地点	海拔/m	数据类型	统计时段/年	环境变量	统计方法	参考文献
海北	4 450	单站点数据	2008—2010	土壤湿度、空气温度、土壤温度	相关分析	[30]
海北	3 140		1997—2010			
兴海	3 322		1999—2010			
河南	3 500		1989—2010	气温、降水	单因子线性相关分析	[25]
甘德	4 050		1988—2010		多因子偏相关分析	
曲麻莱	4 175		1989—2010			
玛曲	3 550		2008—2012	气温、日长、降水	广义线性模型	[15]
曲麻莱	4 500		1994—2004	气温、降水	线性回归	[40]
曲麻莱	4 500		1994—2005	降水	线性回归	[41]
红原	3 570		2013—2017	温度、雪盖	线性回归	[33]
青藏高原	/	多站点数据	2000—2012	积温、累积降水		[26]
			1983—2017	积温、冷激天数、日长	线性回归	[42—43]
			1983—2017	前置降水、雪盖融化时间、雪盖持续时间		[42—43]

进行双向移栽,即低海拔植物移栽至高海拔地区,高海拔植物移栽至低海拔地区,移栽是整体移栽,并不是单株植物的位置变化。一般情况下,海拔越高温度越低,所以双向移栽试验整体上改变了植物所处的环境,但是工程量很大。

增水和增雪试验主要应用于水分变化对植物物候影响的研究中,与开顶式同化箱和小型温室类似,受地理环境因素,以及人为操作差异的影响,水分的变化在不同试验点也会存在明显差异。

基于多站点多时段的观测资料,结合同时段的气象观测数据,通过不同的统计方法例如相关分析和回归分析,可以得到不同物种以及不同功能群植物物候变化的影响因素。与控制试验相比,统计分析对刻画环境因素的能力相对较弱,但却是探索物候期与各影响因素相互关系的较为直接有效的方法<sup>[48]</sup>。

### 3.2 对水热变化的响应

春季增温对植物花期物候的提前作用显著,但在不同功能群中的表现却并非对称。增温试验的结果显示,中花植物比早花植物对温度升高更敏感,这种现象与极地植物一致,但是数据分析结果却表明,适当的春季增温会显著提前青藏高原早花植物的花期物候,对中花植物的影响并不显著<sup>[30,38,42-44,49-52]</sup>。

冬季增温对花期物候的影响更为重要,冬季增温可以提前植物的开花时间,效果甚至明显优于全年增温,试验和多年多站点数据分析的结果均支撑这一结

论,但试验结果发现这种现象在中花植物中更明显,多年多站点的分析结果则发现早花植物的敏感程度更高<sup>[42-43,50]</sup>。

增温过度先影响浅根植物的花期物候,例如高山嵩草、矮嵩草和钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)等,其根系集中在0~10 cm的土壤中,增温导致的土壤水分减少,将制约这些植物的生长发育,推迟开花时间,而紫花针茅(*Stipa purpurea*)等深根植物的根系可以达到20 cm以上,可以更好地利用较深层的土壤水分。同时,许多浅根植物也是早花植物,但深根植物则多数为中花植物,生长季中期充沛的降水进一步缓解了增温导致的土壤水分蒸发,因此,与深根植物相比,浅根植物在增温过度时,花期物候会更容易受到影响<sup>[49]</sup>。

水分对植物花期物候的影响差异明显,干旱和水分增加都可能提前植物的花期物候<sup>[30,32]</sup>,而增雪和增水试验也可以显著推迟部分植物的花期物候,或者不产生显著影响<sup>[26,30,34-36,41-43,59-61]</sup>。而积雪的融化时间,也在一定程度上,决定了植物的花期物候,尤其是对“冬绿”植物,融雪时间越早,开花时间也会相应提前<sup>[33,56]</sup>。

可见,影响青藏高原草地植物花期物候的主要因素是温度,而水分则由于其具有阶段性,以及被动地调节温度在空间和时间上的变化等原因,也在很大程

度上决定了植物的开花时间。

## 4 花期物候变化的机制

温度升高时植物体内酶的活性提高,促进植物体内的各种生理活动(如细胞分裂、有机物的运输等),从而提前植物的花期物候<sup>[62]</sup>,同时,温度的提升使土壤不易冻结,保证了许多动物和植物的地下活动,从而调节了植物的生长<sup>[50]</sup>。在较为温暖的土壤里,分解过程可能会全年发生,促进了植物生长,也会提前植物的开花时间<sup>[63]</sup>。在青藏高原持续性的增温背景下<sup>[64]</sup>,可以预见在未来一段时间内,花期物候提前可能是主要的趋势。

但温度对不同功能群植物的影响是有一定差异的,早花植物由于花原基在前一年秋天甚至更早的时间就已形成,温暖的冬季促进花原基的分化,使其在春天温度合适时可以迅速进入花期物候阶段,这就解释了为什么融雪时间与早花植物的花期物候关系十分密切,早已经形成的花芽<sup>[33,65,66]</sup>覆盖在积雪之下,温度升高促进积雪融化,进而提前了早花植物的花期物候<sup>[30,34]</sup>。但中花植物由于花原基的形成与分化是与营养生长相伴随的,所以冬季温度的变化对其影响很小<sup>[42-44,67]</sup>。但其他研究则认为,冬季的温度增高会影响植物的冷激作用(低温打破休眠)和春化作用(低温诱导花原基形成)<sup>[12]</sup>,从而推迟开花时间,但是冬季增温试验却显著提前了植物的开花时间,这可能是由于目前的增温幅度还未达到影响植物对低温需求的阈值<sup>[29]</sup>。

即便如此,冬季温度增加对冷激和春化过程的影响依旧是目前推迟植物开花时间的主要机制,此外,过高的温度所带来的强烈蒸腾作用同样不可忽视,其所引起的土壤水分缺失会造成植物缺水<sup>[68]</sup>,减缓植物的生长发育,令参加植物体内各种生理生化反应的酶变性,导致活性降低<sup>[69]</sup>,推迟植物的花期物候,尤其是对于一些早花—浅根植物,例如高山嵩草和矮嵩草,增温带来的土壤干旱胁迫远远超过了温度对植物生长的促进作用,同时,相对较晚的雨季开始时间又加剧了干旱情况<sup>[12,34,49]</sup>。

水分用来输送植物生长所需要的养分和各种生长素,同时植物的光合作用、呼吸作用、有机物的合成与分解等都有大量水分子的参与,足量的水分会加速

生理过程,促进生长发育,从而影响到花期物候的时间节点<sup>[70]</sup>。所以在丰水期进行生殖过程的杂类草,对于旱十分敏感,生长季初期缺水往往会提前开花期,以更早进入有性生殖阶段的方式来减少结实前死亡的风险,适应不利的干旱胁迫<sup>[32,71]</sup>。

增加的降水和积雪都会提高土壤水分的利用率,从而促进植物的生长和繁殖<sup>[72-73]</sup>,尤其是对浅根植物或者一些单子叶早花植物<sup>[30-34]</sup>。但是试验结果也显示,降水对青藏高原高寒草甸土壤水分含量的影响十分有限,所以增加的水分更多地在于即时效应上体现出对植物花期物候的影响<sup>[30]</sup>,影响的程度不如温度,而且过多的降水会导致光反射增加,从而引起光照强度的不足,这在一定程度上会引起温度的下降,影响植物的生长速率,改变植物花期物候<sup>[74]</sup>。

最后,需要强调的是,野外控制试验往往年限较短,以3~5年为主,观测年份的长短会影响结果,因为植物可能会对短期的增温、增水表现出可塑性响应来适应环境的突变,而长期的环境变化才会引起植物的适应性变化。试验装置所带来的不确定性可能会被忽略,因为加热装置有时会对温度变化产生不可预测的影响<sup>[75-76]</sup>,因此对照试验结果可能在方向与程度上与观测数据不匹配<sup>[47,77]</sup>。同时,观测数据与温度统计关系的分析过程中既包含了增温信息,也包含了降温的信息,即长序列的温度监测数据包含了温度的年际波动和趋势性变化,这在一定程度上会高估或低估物候对温度的敏感性<sup>[51]</sup>。此外,控制试验对温度的改变十分剧烈且迅速,时间周期往往在3年以内,植物可能没有足够的时间来适应温度的这种快速变化。

## 5 结论、存在的问题及未来的研究方向

### 5.1 存在的问题

尽管温度和水分变化对青藏高原草地植物花期物候的影响研究十分热门,而且已有一定的理论和数据基础,但相互矛盾的发现,以及生理生态机理研究的相对缺乏,使得相关的研究仍需继续开展。

另外,现有研究大多仅限于利用单一的研究手段,很少考虑到结合各类研究手段和方法综合探讨气候变化对物候的影响。再者,尽管大多研究假设或预测物候变化对植物种群以及生态系统功能的影响,但是直接证明各类物候事件及其持续时间的变化与生

态系统不同尺度之间的关系研究却十分匮乏,因此我们建议:

5.1.1 本土物种观测工作不足 目前在青藏高原,物候观测的主要物种为车前、马蔺和蒲公英,这些物种并不是典型的青藏高原本土物种,而本土物种的观测仅仅是在少数的牧业气象站中,例如河南、兴海、甘德和曲麻莱等,并且这些气象站所观测的物种大致相同,主要以莎草科的高山嵩草和矮嵩草,以及禾本科的垂穗披碱草、羊茅(*Festuca ovina*)和早熟禾(*Poa*)为主。

大量青藏高原本土典型植物的相关物候观测工作仍是一片空白,而这些植物在高寒生态系统中扮演着十分重要的角色,甚至其中一部分植物是导致高寒草甸退化的重要因素。明确这些植物的生长发育过程,对于了解群落结构和组成具有重要意义,也是进行草场管理和规划的前提。

5.1.2 植物功能性状对水热的响应差异不明确 植物的形态特征、生理特征及生活史性状等调节着植物物候对增温的响应<sup>[38,49,78]</sup>。植物的营养特征,包括生长形式(Growth form),寿命(Longevity),木质性(Woodiness),以及与生长速率有关的植物高度(Plant height),比叶面积(Specific Leaf Area, SLA),叶干物质含量(Leaf Dry Matter Content, LDMC),和生殖性状,例如授粉类型(Pollination type),开花的起止月份等,都表达了对物种主要生长条件的进化适应,例如温度,水,光和养分的供应以及竞争<sup>[79-82]</sup>。

植物高度与竞争能力息息相关,因此,为了避免与更具竞争性的物种增加竞争关系,低矮的草本植物可能会表现出更强的物候反应<sup>[81]</sup>。此外,在草本植物中,较高SLA和较低LDMC的植物,更倾向于提前开花,因为高SLA和低LDMC代表了高增长率<sup>[83]</sup>。快速生长的植物,其内部的生化速率,例如对资源的调动和转移,也更加迅速,可塑性也更高,因此可能对环境变化做出更快的反应<sup>[79]</sup>。

根的深度会影响植物吸收水分的能力,在同样幅度的增温条件下,深根植物受到由增温造成的水分胁迫的可能性较低,因而物候提前的可能性较大,而浅根植物则容易受到土壤水分胁迫,尤其是在夏季季风来临之前<sup>[34]</sup>,从而造成开花日期的推迟<sup>[34,49]</sup>。

现有的研究成果表明,早花植物和晚花植物,莎草科、禾本科以及杂类草,他们之间的形态特征差距十分明显,但是目前在青藏高原,有关植物功能性状对于物候变化的研究十分少见,仅有的研究也只是关注了根深,对于其他形状还需要明确其影响机制和作用机理。

5.1.3 高寒植物生理生态研究匮乏 生理生态是植物对外界变化作出反应的根本原因,与植物开花息息相关的春化过程、光周期诱导、生长素信号转导等生理过程,在其他草本植物中已经得到了深入研究,尤其是农作物和模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)。

青藏高原的高寒植物是经过长期恶劣环境的适应和进化而形成的特殊种群,在高寒低温、强紫外线辐射等极端生态环境胁迫下,其相关的植物抗逆生理特性、抗寒物质和适应机制与其他植物是否有区别仍不明晰,相关报道并不多见,这在一定程度上,限制了人们对于植物对环境变化响应机制的正确理解。

5.1.4 缺少本地化花期物候模型 模型模拟是当前研究植物物候变化的最有效手段之一,尤其是过程模型,可以从机理上对植物的物候变化及其影响因子、反馈机制等进行模拟,在物候变化预测及对生态系统的响应分析中具有重要作用<sup>[48]</sup>。

自20世纪70年代以来,研究人员已开发出各种物候模型<sup>[84]</sup>,然而,大多数模型是为温带和北方生态系统中的木本植物开发的,草本植物中也主要是针对农作物和模式植物,很少有适用于高寒地区的植物花期物候模型。青藏高原地区的草地花期物候模拟工作受到的关注更是少之又少,较为深入的针对青藏高原多年生草本植物的花期物候模型鲜有报道,迫切需要在准确认识环境要素对开花影响机制的前提下,建立较为可靠的青藏高原草地植物花期物候模型,为草地群落结构与功能对气候变化响应的研究提供可靠的手段。

5.1.5 数据融合程度较低 站点观测数据和试验数据并没有得到很好的融合,两者的结果基本上相互独立,这使得相关研究成果缺乏互通合作,无法从不同尺度、不同视角探讨环境变化与花期物候的关系。

## 5.2 结论

多数研究表明,总体上无论是试验结果还是数据

分析,青藏高原草地植物的花期物候呈现提前趋势,温度是最为重要的影响因素,水分也在一定程度上影响了植物的开花时间。但是,不同功能型植物对温度和水分响应差异很大,差异存在的原因可能是不同植物对温度与水分的需要时段与作用机理不同。

### 5.3 未来的研究方向

植物花期物候是植物生殖生态学的一个重要方面,从整体上看,在青藏高原,植物花期物候的研究相较于营养物候,还有待提高,这一领域的研究还面临诸多挑战。

1) 完善物候监测技术体系。进一步统一花期物候监测的技术规范,监测物种的选择需考虑草地生态系统结构完整性,尤其是要增加杂类草和当地本土物种的监测,以及多站点的长期控制试验观测,更为全面客观地了解花期物候的变化趋势与驱动因子。

2) 挖掘植物标本等蕴含的植物花期信息,扩大植物花期样本数量与时间跨度,并加强植物花期物候对低温、光周期、降水与雪盖、太阳辐射以及土壤水分等环境因子响应的研究,从而更为准确地预测花期物候对全球变化的响应。

3) 重视主要物种的植物生理生态研究,尤其是和低温相关的春化与光周期诱导的生理过程,主要物种的生殖策略与生殖器官的发育过程,以及主要生理生态过程与气候因素相互作用研究,从而能够从机理上认识植物花期物候对气候变化的响应。

4) 加强物种尺度与群落尺度花期物候的转换方法的研究,建立植物花期物候与生态系统碳氮循环之间的关系,研究植物花期物候对气候响应的模型,并嵌入到生态过程模型中,从而更为准确地预测生态系统主要物质的循环过程。

在目前影响植物开花的因素中,温度、降水的研究成果最为广泛,然而,这些因素对花期物候变异性的解释能力都是有限的,其中众多无法解释的变异性可能与其他驱动因素和根系物候有关,例如放牧强度<sup>[85-88]</sup>、土壤微生物<sup>[89]</sup>、氮沉降<sup>[90]</sup>、冻土减退<sup>[91]</sup>、其他人为干扰<sup>[92]</sup>以及这些因素之间的相互作用等,需要设计出更加复杂的结合生物和非生物因素实验,来发现这其中的规律和机制。

### 参考文献:

- [1] Chen B X, Zhang X Z, Tao J, *et al.* The impact of climate change and anthropogenic activities on alpine grassland over the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 189-190: 11-18.
- [2] Sun Q L, Li B L, Yuan Y C, *et al.* A prognostic phenology model for alpine meadows on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Ecological Indicators*, 2018, 93: 1089-1100.
- [3] Xu W X, Liu X D. Response of vegetation in the Qinghai-Tibet Plateau to global warming[J]. *Chinese Geographical Science*, 2007, 17(2): 151-159.
- [4] Wischniewski J, Kramer A, Kong Z C, *et al.* Terrestrial and aquatic responses to climate change and human impact on the southeastern Tibetan Plateau during the past two centuries[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(11): 3376-3391.
- [5] Piao S L, Fang J Y, Zhou L M, *et al.* Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation[J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(4): 672-685.
- [6] Walther G R, Post E, Convey P, *et al.* Ecological responses to recent climate change[J]. *Nature*, 2002, 416(6879): 389-395.
- [7] 竺可桢, 宛敏渭. 物候学[M]. 北京: 科学出版社, 1973.
- [8] Rathcke B, Lacey E P. Phenological patterns of terrestrial plants[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16(1): 116: 179-214.
- [9] Menzel A, Sparks T, Estrella N, *et al.* Altered geographic and temporal variability in phenology in response to climate change[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2006, 15(5): 498-504.
- [10] Menzel A, Fabian P. Growing season extended in Europe[J]. *Nature*, 1999, 397(6721): 659.
- [11] Pasary B, Noormohamadi G. Evaluation of growth pattern, Seed and Flower Yield of Safflower Following Winter Crops[C]// International Conference on Asia Agriculture & Animal, 2011.
- [12] Sherry R A, Zhou X H, Gu S L, *et al.* Divergence of reproductive phenology under climate warming[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104(1): 198-202.
- [13] Harper J L, Tilman D. Resource competition and community structure[J]. *Monographs in population biology*, 1983, 71(2): 663.



- [14] Makrodimos N, Blionis G J, Krigas N, *et al.* Flower morphology, phenology and visitor patterns in an alpine community on Mt Olympos, Greece[J]. *Flora*, 2008, 203(6): 450–468.
- [15] 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.
- [16] Shi X N, Zhang F, Lu X X, *et al.* The response of the suspended sediment load of the headwaters of the Brahmaputra River to climate change: Quantitative attribution to the effects of hydrological, cryospheric and vegetation controls [J]. *Global and Planetary Change*, 2022, 210: 103753.
- [17] Schröter D, Polsky C, Patt A. Assessing vulnerabilities to the effects of global change: an eight step approach [J]. *Mitigation & Adaptation Strategies for Global Change*, 2005, 10(4): 573–595.
- [18] 王焕炯. 基于物候模型的中国木本植物春季物候变化研究[D]. 北京:中国科学院大学, 2012.
- [19] 党学亚, 常亮, 卢娜. 青藏高原暖湿化对柴达木水资源与环境的影响[J]. *中国地质*, 2019, 46(2): 359–368.
- [20] 刘宝康, 李林, 杜玉娥, 等. 青藏高原可可西里卓乃湖溃堤成因及其影响分析[J]. *冰川冻土*, 2016, 38(2): 305–311.
- [21] 国家气象局. 农业气象观测规范[M]. 北京:气象出版社, 1993.
- [22] 王力, 李凤霞, 周万福, 等. 气候变化对不同海拔高山嵩草物候期的影响[J]. *草业科学*, 2012, 29(8): 1256–1261.
- [23] 王力. 青藏高原东北部农作物与牧草物候特征及其对气候变化的响应[D]. 兰州:兰州大学, 2018.
- [24] 王力, 张强. 近20年青藏高原典型高寒草甸化草原植物物候变化特征[J]. *高原气象*, 2018, 37(6): 1528–1534.
- [25] 徐维新, 辛元春, 张娟, 等. 近20年青藏高原东北部禾本科牧草生育期变化特征[J]. *生态学报*, 2014, 34(7): 173–185.
- [26] Zhu W Q, Zheng Z T, Jiang N, *et al.* A comparative analysis of the spatio-temporal variation in the phenologies of two herbaceous species and associated climatic driving factors on the Tibetan Plateau [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 248: 177–184.
- [27] 吕新苗, 康世昌, 朱立平, 等. 西藏纳木错植物物候及其对气候的响应[J]. *山地学报*, 2009, 27(6): 648–654.
- [28] 孙步功, 龙瑞军, 王长庭. 青藏高原冷龙岭南麓高寒小嵩草草甸植物种群物候学研究, *草业科学*, 2007, 24(8): 16–20.
- [29] Ji S N, Cui S J, Lv W W, *et al.* Degradation rather than warming delays onset of reproductive phenology of annual *Chenopodium glaucum* on the Tibetan Plateau [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 311: 108688.
- [30] 孟凡栋. 温度和水分变化对高寒草甸植物物候序列的影响[D]. 北京:中国科学院大学, 2016.
- [31] 孟凡栋, 斯确多吉, 崔树娟, 等. 青藏高原植物物候的变化及其影响[J]. *自然杂志*, 2017, 39(3): 184–190.
- [32] 牟成香, 孙庚, 罗鹏, 等. 青藏高原高寒草甸植物开花物候对极端干旱的响应[J]. *应用与环境生物学报*, 2013, 19(2): 272–279.
- [33] Li M, Luo P, Mou C X, *et al.* Winter plant phenology in the alpine meadow on the eastern Qinghai - Tibetan Plateau [J]. *Annals of Botany*, 2018, 122 (2108) : 1033–1045.
- [34] Tsechoe D, Totland O, Moe S R, *et al.* Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental warming and snow addition in Tibet [J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(2): 459–472.
- [35] Hasbagan G, Gornish E, Hu G Z, *et al.* Phenological changes offset the warming effects on biomass production in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Journal of Ecology*, 2020, 109(2): 1014–1025.
- [36] Hasbagan G, Gornish E, Hu G Z, *et al.* Warming and precipitation addition interact to affect plant spring phenology in alpine meadows on the central Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 287: 107943.
- [37] 巴雅尔塔. 青藏高原东缘高寒草甸群落花期物候研究[D]. 兰州:兰州大学, 2010.
- [38] Zhu J T, Zhang Y J, Wang W F. Interactions between warming and soil moisture increase overlap in reproductive phenology among species in an alpine meadow [J]. *Biology Letters*, 2016, 12: 20150749.
- [39] Sun Q L, Li B L, Zhou G Y, *et al.* Delayed autumn leaf senescence date prolongs the growing season length of herbaceous plants on the Qinghai - Tibetan Plateau [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 284: 1–11.
- [40] 黄瑞灵, 周华坤, 刘泽华, 等. 长江源区高山嵩草物候与生物量动态及其对气候变化的响应[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(5): 169–174.
- [41] Zhang B, Cao J, Bai Y, *et al.* Effects of rainfall amount

- and frequency on vegetation growth in a Tibetan alpine meadow[J]. *Climatic Change*, 2013, 118(2): 197–212.
- [42] Jiang Y H, Li B I, Yuan Y C, *et al.* Divergent shifts in flowering phenology of herbaceous plants on the warming Qinghai-Tibetan plateau[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 307: 108502.
- [43] Jiang Y H, Li B I, Yuan Y C, *et al.* Trends in Flowering Phenology of Herbaceous Plants and Its Response to Precipitation and Snow Cover on the Qinghai-Tibetan Plateau from 1983 to 2017[J]. *Sustainability*, 2021, 13: 7640.
- [44] Shen M G, Wang S P, Jiang N, *et al.* Plant phenology changes and drivers on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Nature reviews Earth and Environm Ent*, 2022, 3: 717.
- [45] Peñuelas J, Filella I, Zhang X Y, *et al.* Complex spatio-temporal phenological shifts as a response to rainfall changes[J]. *New Phytologist*, 2004, 161: 837–846.
- [46] Cleland E E, Chiariello N R, Loarie S R, *et al.* Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103(37): 13740–13744.
- [47] Wolkovich E M, Cook B I, Allen J M, *et al.* Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change[J]. *Nature*, 2012, 485(2399): 494–497.
- [48] 孙庆龄, 李宝林, 李飞, 等. 三江源植被净初级生产力估算研究进展[J]. *地理学报*, 2016, 71(9): 1596–1612.
- [49] 朱军涛. 实验增温对藏北高寒草甸植物繁殖物候的影响[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(10): 1028–1036.
- [50] Ji S N, Classen A T, Zhang Z H, *et al.* Asymmetric winter warming advanced plant phenology to a greater extent than symmetric warming in an alpine meadow[J]. *Functional Ecology*, 2017, 31(11): 2147–2156.
- [51] Wang S P, Meng F M, Duan J C, *et al.* Asymmetric sensitivity of first flowering date to warming and cooling in alpine plants[J]. *Ecology* 2014, 95(12): 3387–3398.
- [52] Wang S P, Wang C S, Duan J C, *et al.* Timing and duration of phenological sequences of alpine plants along an elevation gradient on the Tibetan plateau[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 189: 220–228.
- [53] 周华坤, 周兴民, 赵新全. 模拟增温效应对矮嵩草草甸影响的初步研究[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 547–553.
- [54] 叶鑫, 周华坤, 刘国华, 等. 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[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 147–158.
- [55] Hu X L, Zhou W L, Sun S C. Responses of plant reproductive phenology to winter-biased warming in an alpine meadow [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 534703.
- [56] 陈文年, 吴彦, 吴宁, 等. 3种高山植物的物候和种群分布格局在融雪梯度上的变化[J]. *植物研究*, 2011, 31(2): 206–212.
- [57] 王莹. 青藏高原高寒草甸植物繁殖物候对全球变化因子的响应[D]. 南京: 南京农业大学, 2019.
- [58] Liu L, Monaco T A, Sun F D, *et al.* Altered precipitation patterns and simulated nitrogen deposition effects on phenology of common plant species in a Tibetan Plateau alpine meadow [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 236(15): 36–47.
- [59] Inouye D W. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers[J]. *Ecology*, 2008, 89(2): 353–362.
- [60] Inouye D W, Saavedra F, Wendy L Y. Environmental influences on the phenology and abundance of flowering by *Androsace septentrionalis* (Primulaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2003, 90(6): 905–910.
- [61] Totland Ø, Alatalo J. Effects of temperature and date of snowmelt on growth, reproduction, and flowering phenology in the arctic/alpine herb, *Ranunculus glacialis* [J]. *Oecologia*, 2002, 133(2): 168–175.
- [62] 朱云美, 张玲, 高用顺, 等. 温度对植物开花时间调控的研究进展[J]. *亚热带农业研究*, 2016, 12(2): 130–135.
- [63] Campbell J L, Mitchell M J, Groffman P M, *et al.* Winter in northeastern North America: A critical period for ecological processes[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2008, 3(6): 314–322.
- [64] Lun Y R, Liu L, Cheng L, *et al.* Assessment of GCMs simulation performance for precipitation and temperature from CMIP5 to CMIP6 over the Tibetan Plateau[J]. *International Journal of Climatology*, 2021, 41(7): 3994–4018.
- [65] 李雄, 胡向阳, 杨永平. 青藏高原重要牧草高山嵩草的研究现状[J]. *草业与畜牧*, 2013, 2013(1): 30–39.
- [66] 杨元武. 高寒草甸矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 繁殖对策与移栽试验[D]. 西宁: 青海大学, 2007.
- [67] Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*[M]. Springer, 2003.

- [68] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Decline in medicinal and forage species with warming is mediated by plant traits on the Tibetan Plateau [J]. *Ecosystems*, 2008, 11 (5) : 775—789.
- [69] Taiz L, Zeiger E. Plant physiology. Fifth Edition [M]. Science Press, 2015.
- [70] 刘慧. 基于土壤水分和气温的草地返青模型及植被干旱研究[D]. 北京:清华大学, 2012.
- [71] 王启基, 周兴民, 张堰青, 等. 高寒小嵩草草原化草甸植物群落结构特征及其生物量[J]. *植物生态学报*, 1995, 19 (3) : 225—235.
- [72] Wang G X, Li Y S, Wang Y B, *et al.* Effects of permafrost thawing on vegetation and soil carbon pool losses on the Qinghai-Tibet Plateau, China [J]. *Geoderma*, 2008, 143(1/2) : 143—152.
- [73] Shen M G. Spring phenology was not consistently related to winter warming on the Tibetan Plateau [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 108 (19) : e91.
- [74] Shen M G, Zhang G, Cong N, *et al.* Increasing altitudinal gradient of spring vegetation phenology during the last decade on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 189—190: 71—80.
- [75] Molau, U. Responses to natural climatic variation and experimental warming in two tundra plant species with contrasting life forms: *Cassiope tetragona* and *Ranunculus nivalis* [J]. *Global Change Biology*, 1997, 3 (Suppl 1) : 97—107.
- [76] Kennedy, AD. Simulated climate-change: are passive greenhouses a valid microcosm for testing the biological effects of environmental perturbations? [J] *Global Change Biology*, 1995, 1(1) : 29—42.
- [77] Rafferty N E, CaraDonna P J, Burkle L A, *et al.* Phenological overlap of interacting species in a changing climate: an assessment of available approaches [J]. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(9) : 3183—3193.
- [78] Hoffmann A A, Camac J S, Williams R J, *et al.* Phenological changes in six Australian subalpine plants in response to experimental warming and year-to-year variation [J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98(4) : 927—937.
- [79] Atkin O K, Loveys B R, Atkinson L J, *et al.* Phenotypic plasticity and growth temperature: Understanding inter-specific variability [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(Special 2) : 267—281.
- [80] Du G, Qi W. Trade-offs between flowering time, plant height, and seed size within and across 11 communities of a Qinghai-Tibetan flora [J]. *Plant Ecology*, 2010, 209(2) : 321—333.
- [81] Gaudet C L, Keddy P A. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits [J]. *Nature*, 1988, 334(6179) : 242—243.
- [82] Sun S, Frelich L E. Flowering phenology and height growth pattern are associated with maximum plant height, relative growth rate and stem tissue mass density in herbaceous grassland species [J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99(4) : 991—1000.
- [83] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian Journal of Botany*, 2013. 61(3) : 167—234.
- [84] Schwartz M D. Phenology: An integrative environmental science [M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003.
- [85] 段吉闯. 气候变化和放牧对高寒草甸主要植物和植物群落的影响[D]. 北京:中国科学院研究生院, 2012.
- [86] 高永恒, 陈槐, 罗鹏, 等. 放牧强度对川西北高寒草甸植物生物量及其分配的影响[J]. *生态与农村环境学报*, 2008, 24(3) : 26—32.
- [87] 徐广平. 高寒草甸植物和植物群落对增温和放牧的响应与适应研究[D]. 兰州:兰州大学, 2010.
- [88] 杨晓. 青藏高原东缘高寒草甸开花物候格局及其对不同干扰方式的响应[D]. 兰州:兰州大学, 2010.
- [89] Van N, Michael E, Ware M I, *et al.* Natural soil microbiome variation affects spring foliar phenology with consequences for plant productivity and climate-driven range shifts [J]. *New Phytologist*, 2021, 232 : 762—775.
- [90] 许庆民, 周赓, 郭小伟, 等. 青藏高原高寒草甸群落特征对氮沉降和增水的响应[J]. *草原与草坪*, 2017, 37(5) : 8—13.
- [91] 张涛. 模拟增温对青藏高原多年冻土区草地生态系统碳平衡的影响[D]. 北京:中国科学院大学, 2016.
- [92] McIntyre S, Lavorel S, Forbes J L D A. Disturbance response in vegetation: towards a global perspective on functional traits [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5) : 621—630.

# Research advances in flowering phenology for grassland on the Tibet Plateau and responses to hydrothermal changes

JIANG Yu-hao<sup>1</sup>, CHU Tian-shu<sup>2,3\*</sup>, LIU Qiang-yi<sup>1</sup>, QIN Li-hou<sup>1</sup>, WANG Fan<sup>1</sup>,  
ZHANG Qiao<sup>1</sup>, NIU Li-wei<sup>4</sup>, ZHAO Lin-lin<sup>1,5</sup>, DONG Jian-er<sup>1</sup>, DONG Si-qi<sup>1</sup>

(1. *Academy of Forest Inventory and Planning, National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100714, China*; 2. *College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China*; 3. *National Ecosystem Science Data Center, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*; 4. *Hongyashan State-Owned Forest Farm in Hebei Province, Baoding 074200, China*; 5. *National Engineering Research Center of Geographic Information System, China University of Geosciences (Wuhan), Wuhan 430074, China*)

**Abstract:** **【Objective】** The grassland ecosystem of the Qinghai-Tibet Plateau (QTP) plays a very important role in the process of global change. Flowering is an indispensable part of plant reproduction. It affects the fitness of individual plants by acting on pollination, seed dispersal, seed germination and seedling settlement. Therefore, the flowering phenology of plants is an important indicator of the ecosystem, While temperature and moisture are important factors affecting flowering phenology. Clarifying the impact mechanism of hydrothermal change on the flowering phenology of grassland plants on the Qinghai-Tibet Plateau is helpful to understand the adaptation and diffusion mechanism of organisms under complex climatic and environmental conditions, as well as has important practical significance for the response mechanism to climate change for plants. **【Method】** This paper summarized the recent research trends, contents and progress of flowering phenology for grassland plants on the Qinghai-Tibet Plateau, including: **【Result】** (1) observation of flowering phenology; (2) changes in flowering phenology; (3) the response of flowering phenology to hydrothermal change (4) and explanation of related mechanisms of phenological changes for flowering. **【Conclusion】** In addition, we also discussed the main problems in current research and finally put forward the future development direction of the flowering phenology on the Qinghai-Tibet Plateau.

**Key words:** grassland; flowering phenology; hydrothermal change; Qinghai-Tibet Plateau; research advance