

# 祁连山青海云杉物候表型的空间分异及其内在机制

杜 军<sup>1</sup> 王 文<sup>1,2</sup> 何志斌<sup>1\*</sup> 陈龙飞<sup>1</sup> 蔺鹏飞<sup>1</sup> 朱 喜<sup>1</sup> 田全彦<sup>1</sup>

<sup>1</sup>中国科学院西北生态环境资源研究院临泽内陆河流域综合研究站, 兰州 730000; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049

**摘 要** 量化种群水平植物物候空间分异的遗传表达与表型可塑性, 对于合理预测气候变化对植物动态的影响具有重要实践意义。该研究以祁连山广泛分布的优势常绿针叶树种——青海云杉(*Picea crassifolia*)为研究对象, 通过对排露沟流域5个海拔带20个样地的156株样树进行连续两年的物候过程监测, 研究了物候表型的空间分异规律, 结合同质园移植实验, 解析了物候空间分异的遗传分化成分, 并借助岭回归和Lasso回归分析, 探讨了环境因子对非遗传分化部分(即表型可塑性)的调控作用。研究发现: 青海云杉表观物候期均随海拔升高而呈现推迟的趋势(每100 m 0.57–1.36 d), 这种空间分异体现了一定程度的种源效应(即遗传分化现象), 其所占比例平均为20.8%, 且年际之间基本维持在相对稳定的水平; 同时, 研究发现同质园内来自高海拔的种群的春季物候期要明显早于低海拔种群, 这可能与高海拔种源的芽分化需要较低的季前热量积累阈值有关; 物候格局与环境因子关系的分析结果显示, 除海拔影响外, 季前热量积累、季前降水量、冻害发生频率对于解释物候动态起到了关键的指示作用。

**关键词** 物候; 空间分异; 遗传分化; 表型可塑性; 青海云杉

杜军, 王文, 何志斌, 陈龙飞, 蔺鹏飞, 朱喜, 田全彦 (2021). 祁连山青海云杉物候表型的空间分异及其内在机制. 植物生态学报, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0100

## Spatial variability of phenological phenotype of *Picea crassifolia* in Qilian Mountains and its internal mechanism

DU Jun<sup>1</sup>, WANG Wen<sup>1,2</sup>, HE Zhi-Bin<sup>1\*</sup>, CHEN Long-Fei<sup>1</sup>, LIN Peng-Fei<sup>1</sup>, ZHU Xi<sup>1</sup>, and TIAN Quan-Yan<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Linze Inland River Basin Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; and <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

### Abstract

**Aims** The aim of this study is to address how the spatial variability of phenological phenotype is characterized in natural populations, and what drives such spatial variability (genetic variation or phenotype plasticity).

**Methods** The phenological process of 156 sample trees in 20 plots of five altitudes in Pailugou watershed was monitored for two consecutive years, and the saplings selected at different altitudes were transplanted in common garden. The investigation data were analyzed using ridge regression and lasso regression.

**Important findings** All phenological stages of *Picea crassifolia* were delayed with altitude (0.57–1.36 d per 100 m). This spatial variability reflected a certain degree of provenance effect (i.e. genetic variation), with an average contribution rate of 20.8% that maintained at a relatively stable level between years. An interesting finding is that the spring phenology timing of high-altitude populations in the common garden was significantly earlier than low-altitude populations, which may be related to the lower threshold of pre-season heat accumulation required for bud differentiation of high-altitude populations. In addition, we found that pre-season heat accumulation, altitude, pre-season precipitation and freezing injury frequency played key roles in explaining phenological dynamics at the population level.

**Key words** phenology; spatial variability; genetic variation; phenotype plasticity; *Picea crassifolia*

Du J, Wang W, He ZB, Chen LF, Lin PF, Zhu X, Tian QY (2021). Spatial variability of phenological phenotype of *Picea crassifolia* in Qilian Mountains and its internal mechanism. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0100

植物物候作为生态环境变化的综合指示器, 一直被视为研究植物生长发育与气候关系的重要指标 (葛全胜等, 2010; Körner & Basler, 2010)。在过去的30年内, 随着全球变化研究的不断深入, 人们普遍

收稿日期Received: 2021-03-19 接受日期Accepted: 2021-06-04

基金项目: 国家自然科学基金(41601051和41522102)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41601051 and 41522102).

\* 通信作者Corresponding author (hzbmail@lzb.ac.cn)

意识到植物物候在揭示气候变化对陆地生态系统长期影响中的重要地位(Richardson *et al.*, 2013)。国内外学者就此针对各脆弱生态系统,尤其是在干旱区山地,围绕植物物候对气候变化的响应与反馈开展了大量研究工作,试图了解气候变化对陆地生态系统的影响过程及程度(Dunne *et al.*, 2003; 陈效逖和李惊, 2009; Wilczek *et al.*, 2010; 郑景云等, 2015)。

对未来气候变化情景下植物物候进行预测是在充分认识物候对气候变化响应过程和机理的基础上所要达到的关键目标,这需要以物候与气候关系的准确量化为前提(Peñuelas & Filella, 2001)。目前,尽管一些基于过程的物候模型能够对物种或群落水平的物候动态做出系统的预测,但仍存在一定的不确定性(范广洲和贾志军, 2010; Richardson *et al.*, 2013)。造成这一现象的原因主要在于种群间普遍存在着关于性状表达的空间异质性(即表型差异, Bresson *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2014)。如此的物候响应既包含了环境条件改变(尤其气温变化)引起的表型可塑性,同时又体现了种群在局部生境的自然选择下表现出的遗传分化现象(Vitasse *et al.*, 2009);二者是植物在异质生境中的主要适应方式(Volis *et al.*, 2015)。相对于遗传分化(群体基因型发生改变),表型可塑性是指同一基因型对不同环境应答而产生不同的表型特性,是生物界普遍存在的现象(耿宇鹏等, 2004)。目前物候学研究通常忽略了对遗传分化现象的认知与理解,导致物候预测结果可能会偏离实际的塑性响应程度(Richardson *et al.*, 2013)。如何区分物候空间分异的遗传分化及表型可塑性成为合理准确地预测气候变化对植物物候影响的前提。

在山地系统中,由于地形、气候、土壤等自然要素组合的特殊性,在较小的空间尺度上可能会发生环境条件的剧烈改变(尤其气温的变化),从而造成植物物候出现不同的表型特征(如早展叶与晚展叶、早开花与晚开花等, Dantec *et al.*, 2015)。目前关于物候表型分异的研究多集中在物候现象易于观测的落叶物种(包括乔木、灌木),对常绿针叶树种没有足够的重视(Bresson *et al.*, 2011; Springate & Kover, 2014; Anderson & Gezon, 2015)。然而,干旱区山地的一些常绿针叶树种,如分布于我国祁连山地区的典型优势种——青海云杉(*Picea crassifolia*),在维持区域碳的收支平衡、调节地表径流、涵养水源等方面发挥着重要的生态功能(刘贤德等, 2013)。现阶段

对常绿针叶树种的物候研究,主要集中于区域尺度的遥感分析(余振等, 2010; Du *et al.*, 2014)、群落尺度的通量反演(Richardson *et al.*, 2009; Kosugi *et al.*, 2013)、个体尺度的径向生长监测(Krepkowski *et al.*, 2011; Tian *et al.*, 2017)等方面,尚缺乏对种群水平物候调控机理的认识。根据祁连山长期的物候监测数据,青海云杉种群物候在海拔梯度上存在着较强的空间异质性,这种空间分异是否存在及在多大程度上体现了种群间的遗传表达,环境因子又如何调控非遗传分化部分(即表型可塑性)的物候响应,都是种群水平物候研究亟待解决的科学问题。

本研究选取祁连山青海云杉为研究对象,通过长期的野外人工观测,对不同海拔、斑块大小以及坡向的物候特征进行监测,揭示物候表型的空间分异规律;同时,借助同质园移植实验,解析物候空间分异的遗传分化成分,为合理准确地预测青海云杉物候对未来气候变化的响应以及所引起的适应能力的改变提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

本研究的研究区位于祁连山中段西水自然保护区排露沟流域(100.28°–100.31° E, 38.53°–38.56° N)。该流域面积为2.91 km<sup>2</sup>,海拔范围2 500–3 800 m。流域内自然景观具有典型的区域代表性,祁连山森林生态系统观测站(海拔2 750 m)多年平均气温为1.7 °C,年累计降水量为300–500 mm,主要集中于5–9月,年蒸发量高达1 400 mm,平均相对湿度为60%,全年日照时间1 893 h,属于典型的温带大陆性高寒半干旱气候。流域内植物以寒生、旱生为主,由于水热条件的差异,形成了具有明显垂直梯度的植被类型。其中,青海云杉是生长于山地森林带的主要建群种及优势种。作为我国西北山区特有的常绿针叶乔木,青海云杉多以纯林的形式呈斑块状或条带状格局分布于海拔2 500–3 300 m的河谷、阴坡及半阴坡。

### 1.2 物候特征调查及环境因子监测

沿海拔梯度(间隔100–200 m)选取不同斑块大小及坡向的典型坡面,在靠近林斑中心的位置布设调查样地,尽量保证样地内具有一致的微地形环境。林斑的选择按照孤立且分布不超过0.1 hm<sup>2</sup>与连续且面积大于0.25 hm<sup>2</sup>的标准划分为小林斑(SP)和

大林斑(LP), 代表了潜在的不同景观破碎化程度及生境质量(如土壤有机质含量); 而坡向则主要以国家森林资源连续清查的主要技术规定划分为阴坡(NS)(方位角:  $337.5^{\circ}$ – $360^{\circ}$ 、 $0$ – $22.5^{\circ}$ )与半阴坡(SN)(方位角:  $22.5^{\circ}$ – $67.5^{\circ}$ ), 表征着潜在的不同土壤水分状况及光照条件。每个海拔带共计选择4个代表性样地(SP + NS、SP + SN、LP + NS、LP + SN), 样地面积设置为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ , 并标定好编号。在样地内选取发育正常且无病虫害的树木作为样木, 原则上成树应达到开花结果3年以上的树龄, 实际操作中按照基径(即树木地面根颈部位的树干直径)等于 $15.0\text{ cm}$ 的标准进行样树标定。每个海拔带共标记16株个体, 共计80株(5个海拔 $\times$  4个调查样地 $\times$  4株/调查样地)。

于2017年开始, 进行了连续3年的青海云杉物候监测工作。物候监测采用野外目视观测的方法。人工目视观测过程中, 调查人员按照4个垂直方位对标记样树所有可见的新生枝条进行物候记录, 每3天一次, 抽枝展叶期以及开花期加密观测。必要时, 借助望远镜、照相机、放大镜等辅助工具对其顶部及下部枝条进行观测。具体监测内容包括芽膨大期(芽鳞紧闭、外表光滑发亮)、萌芽期(10%芽鳞开放)、展叶期(10%幼针叶出现)、抽枝期(包括新枝生长始期、停止生长期)、开花期(10%球花显露)、坐果期(球果形成)、果实成熟期(球果颜色变化)等物候阶段。上述物候观测内容和方法依据《中华人民共和国林业行业标准(LY/T 1952-2011)》中关于森林生态系统长期定位观测方法的规范来实施。

基于全面考虑影响物候发生动态的潜在非生物环境因子, 本研究对环境要素的监测包括大气环境(包括空气温湿度、降水量等)以及土壤环境(包括土壤温度、土壤水分含量、冻土深度等)。具体监测方法: (a)利用U盘式温湿度记录仪(MicroLite5032, Fourtec, Rosh HaAyin, Israel)进行空气温度的监测; (b)借助翻斗式雨量筒(QT-50, 华宜瑞, 中国西安), 记录降雨量; (c)使用土壤水分温度测量仪(EM50-5TM, METER, Pullman, USA), 在土壤不同深度进行定点连续监测; (d)在不同坡向林斑内, 埋入 $1.5\text{ m}$ 深冻土管, 进行全年监测。以上环境因子均在每个海拔带选择代表性样地进行同步监测(2017–2019年)。

### 1.3 同质园移植实验

近年来, 同质园实验已被国内外学者的研究证

实为区分环境调控作用与遗传分化效应的一种有效手段(Vitasse *et al.*, 2009; Ware *et al.*, 2019; 纪若璇等, 2020)。同质园的基本思想是将多个种源的同种个体在相同环境下栽培, 目的是探究其初生与次生代谢的响应。本研究中, 实验园位于海拔 $2\,750\text{ m}$ 处, 紧邻祁连山森林生态系统观测站, 周边建有综合环境监测系统, 可为实验园提供背景资料。选择一个 $5\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的典型样地, 并在其周边架起围栏。按照遗传生态学原理, 通常情况下, 同质园实验的对象要求是植物的子代, 才有利于反映种群间的遗传分化现象; 但由于青海云杉种子的休眠时间较长, 并且幼苗生长缓慢, 因此, 本研究采用国外类似研究中对幼树移植的方式来代替种子移种(Frei *et al.*, 2014), 不仅提高了幼树的成活率, 而且减少了生长过程所需的时间。实验最为关键的环节是保证同质园内土壤环境的一致性。本研究在实践中的做法如下: 在每个调查样地内随机选择幼树3–5株(基径 $1.5\text{ cm}$ )(5个海拔 $\times$  4个调查样地 $\times$  3–5株/调查样地), 将其连根带适量(少量)原土刨出(相对于净土移植, 这样做能提高移植过程中个体的存活率), 放入事先准备好的铁箱中运移至移栽地, 然后将其所携带的土壤去除, 种植于混合土壤(将所有海拔移植个体所携带的部分土壤充分混合在一起)中, 这样保证了所有海拔移植个体土壤环境的一致性。对所有个体进行编号标定。移植实验于2017年9月完成, 并于2018年开始进行物候监测。

### 1.4 数据分析

在分析海拔、坡向及斑块大小对青海云杉种群物候空间分异的影响时, 采用三因素巢式方差分析方法, 将海拔(AL)、坡向(AS)、斑块大小(PS)作为固定因子, 并考虑三者间的交互作用。在进行物候空间分异的内在机制分析时, 首先, 通过对比自然种群与同质园实验对象的物候特征, 判断种群间是否存在不同的遗传表达(Vitasse *et al.*, 2009)。具体判定标准: 借助方差分析检验同质园内不同海拔带个体物候差异的显著性, 如果各海拔实验对象之间不具有显著的表型差异, 且与原生境种群的物候特征无统计学联系, 即表明该空间分异是完全由环境条件改变而引起的可塑性响应; 反之, 如果反映了自然种群的某种梯度差异, 则证明种群间存在遗传分化现象。其次, 在第二种情况下, 借助方差分析中有约束的最大似然估计(REML)方法, 计算种群方

差与总体方差的比值, 以此确定遗传分化在总表型分异中的比重(Bresson *et al.*, 2011)。该分析采用了以下统计模型:

$$Y_{ijk} = \omega + P_i + a_j + (Pa)_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (1)$$

式中,  $Y_{ijk}$ 是来自种群*i*中坡向*j*的第*k*个观察值,  $\omega$ 是总体平均值,  $P_i$ 是种群*i*的随机效应,  $a_j$ 是坡向*j*的固定效应,  $(Pa)_{ij}$ 是种群*i*和坡向*j*的交互作用,  $\varepsilon$ 为残差。种群遗传分化所占比重近似等于  $\sigma_P^2 / (\sigma_P^2 + \sigma_{Pa}^2 + \sigma_\varepsilon^2)$ 。

为了探讨环境因子如何调控非遗传分化部分(即表型可塑性)的物候响应, 我们选择了一系列影响物候过程的潜在环境变量, 包括低温积累( $CH$ )、热量积累( $CDD$ )、降水(包括总降水量( $TR$ )、降水天数( $RD$ ))、冻害天数( $FD$ )、高温天数( $HD$ )、干旱天数( $PSD$ )、土壤冻土层深度( $FSD$ )等。在计算低温与热量积累时, 我们使用了两个通用的方法; 对每一个方法, 又尝试了不同的基温值( $T_b$ ): 0和5 °C。计算公式(Dantec *et al.*, 2014)如下:

$$CH = \sum_{t_1}^{t_2} y(T)y(T) = \begin{cases} 0, T \leq -3.4 \text{ 或 } T \geq 10.4 \\ \frac{T+3.4}{T_b+3.4}, -3.4 < T < T_b \\ \frac{T-10.4}{T_b-10.4}, T_b < T < 10.4 \end{cases} \quad (2)$$

$$CDD = \sum_{t_1}^{t_2} y(T)y(T) = \begin{cases} 0, T \leq 0 \\ \frac{28.4}{1 + e^{-0.185(T-18.4)}}, T > T_b \end{cases} \quad (3)$$

式中,  $t_1$ 、 $t_2$ 分别为开始时间和结束时间,  $T$ 为日平均气温。在分析降水指标时, 同时考虑了季前 $TR$ 和 $RD$ 。我们用季前一段时间内最低气温小于0 °C和最高气温大于15 °C的天数分别指示冻害和高温的发生。另外, 我们还统计了季前连续5天无降水的次数来表征干旱的发生频率。

考虑到解释变量(环境因子)间可能存在的共线性问题, 我们采用岭回归(ridge regression)和Lasso回归两种统计分析方法来建立与因变量(物候期)的关系。岭回归分析是一种广泛适用于共线性数据的有偏估计方法, 相对于普通最小二乘估计, 岭回归能够得到更为实际可靠的回归系数(Hoerl & Kennard, 1970)。Lasso回归分析同样是应用于变量间存在共线的情况, 与岭回归不同的是, Lasso回归是以缩小变量集为思想的压缩估计方法, 能够实现数据

降维和变量选择的目的(Zandler *et al.*, 2015)。在求解过程中采用最小角回归法(Lar)得到Lasso回归, 提取Lar序列(即解释变量的选择序列)。本研究采用两种方法同时进行分析, 既能够对结果进行相互印证, 又互为补充, 以期得到更为客观的环境因子的解释关系。

## 2 结果

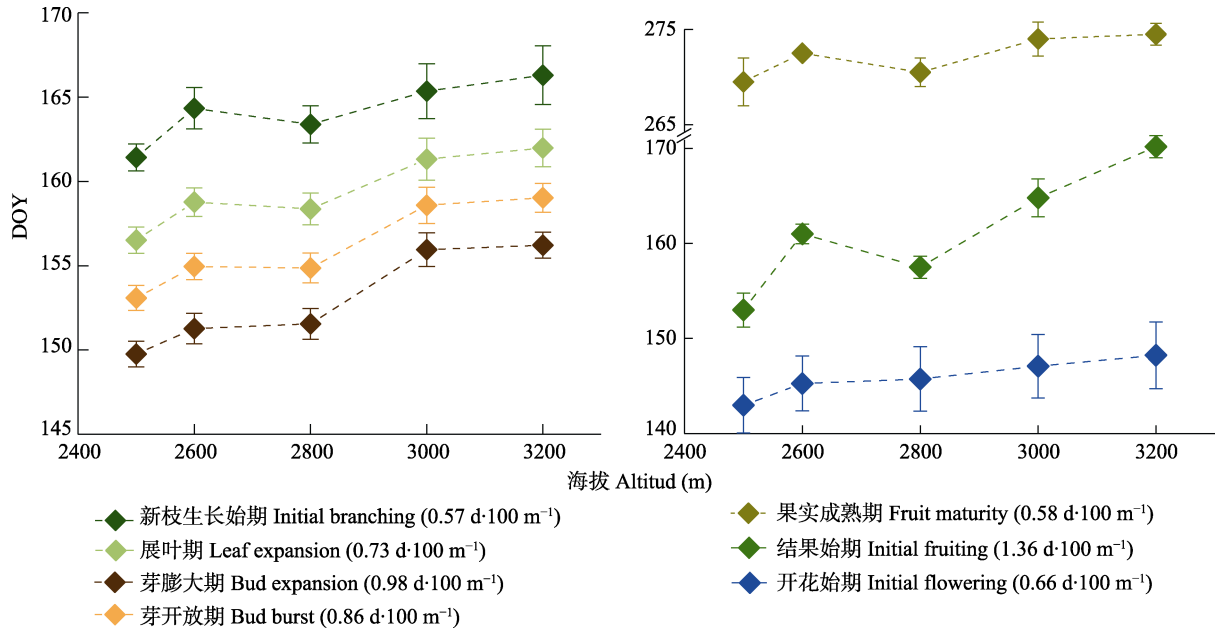
### 2.1 青海云杉种群物候空间分异特征

如图1所示, 青海云杉表观物候过程主要集中在两个时期, 即晚春至早夏期(5月中旬至6月中下旬)和早秋至中秋期(9月中下旬至10月初)。前期的物候阶段包括萌芽期、展叶期、抽枝期、开花期和坐果期, 主要的营养生长和生殖生长均发生于这个时期; 后期的物候形式主要体现在果实成熟及种子自然散落。在空间格局上, 所有可见的物候阶段均随海拔升高而呈现出不同程度的推迟趋势(每100 m 0.57–1.36 d)(图1); 其中, 春夏季物候期的海拔分异尤为明显, 海拔梯度敏感性平均为每100 m 0.86 d, 而秋季物候则为每100 m 0.62 d。

由于青海云杉林具有典型的斑块状分布特征, 除了海拔格局外, 高度异质化的生境还可能会导致在不同斑块大小、坡向等界面上出现物候表型的分异现象。本研究通过对分布范围超过0.25 hm<sup>2</sup>的大林斑、面积小于0.1 hm<sup>2</sup>的小林斑、阴坡及半阴坡的固定样地监测, 分析了不同斑块大小与坡向对物候分异的影响(表1)。结果发现对于多数物候阶段来说, 坡向起到了显著的物候分异作用, 半阴坡平均早于阴坡2.2 d。相对于坡向的影响, 不同分布面积的林斑之间没有表现出显著的差异。除此之外, 研究还发现3个生境要素(海拔、斑块大小、坡向)之间具有一定的协同作用, 例如, 位于低海拔半阴坡小林斑内的种群物候期平均早于阴坡大林斑种群2.4 d。

### 2.2 物候空间分异的遗传分化成分

从同质园(海拔2 750 m)与相近海拔(2 800 m)的监测对比结果来看(图2), 移植样树的表观物候期普遍晚于相近海拔原生境中的未移植个体(相对于图1), 但随着移植年限的增加, 这种差异逐渐缩短( $\Delta_{2018} = 6.4$  d,  $\Delta_{2019} = 2.2$  d), 可能反映了新环境移植的适应过程。进一步对同质园内不同海拔种群进行对比分析, 发现春季物候所有阶段在种群间



**图1** 2018年阴坡样地(包括小林斑和大林斑)监测的青海云杉物候期随海拔梯度的变化(平均值±标准差)。DOY, 年序日。  
**Fig. 1** Variation of annual phenological stages of *Picea crassifolia* monitored in shady-slope plots (including small and large patches) in 2018 along the altitudinal gradient (mean ± SD). DOY, day of the year.

**表1** 海拔、坡向及斑块大小对青海云杉种群物候空间分异的影响

**Table 1** Effects of altitude, aspect and patch size on the spatial differentiation of *Picea crassifolia* population phenology

影响因子 Impact factor	df	萌芽 Bud burst			展叶 Leaf expansion			抽枝 Branching			开花 Flowering			结果 Fruiting		
		MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p
海拔 Altitude (AL)	4	155.23	38.70	<b>0.00</b>	216.80	82.50	<b>0.00</b>	239.76	72.91	<b>0.00</b>	63.27	4.44	<b>0.00</b>	849.72	744.96	<b>0.00</b>
坡向 Aspect (AS)	1	40.19	10.02	<b>0.00</b>	39.62	15.08	<b>0.00</b>	24.09	7.33	<b>0.01</b>	16.92	1.19	0.28	13.14	11.52	<b>0.00</b>
斑块大小 Patch size (PS)	1	0.95	0.24	0.63	1.83	0.70	0.41	1.65	0.50	0.48	0.07	0.01	0.94	0.02	0.01	0.91
AL × AS	4	1.58	0.39	0.71	2.09	0.80	0.53	1.42	0.43	0.79	0.12	0.01	1.00	8.14	7.14	<b>0.00</b>
AL × PS	4	0.39	0.10	0.98	0.72	0.28	0.89	0.61	0.19	0.95	0.40	0.03	1.00	2.35	2.06	0.12
AS × PS	1	40.76	10.16	<b>0.00</b>	22.16	8.43	<b>0.01</b>	5.89	1.79	0.19	59.16	4.15	<b>0.05</b>	1.27	1.11	0.30
AL × AS × PS	4	15.80	3.94	<b>0.01</b>	13.84	5.27	<b>0.00</b>	12.34	3.75	<b>0.01</b>	19.62	1.38	0.25	1.27	1.11	0.35
误差 Error	60	4.01			2.63			3.29			14.26			1.14		

表中数字加粗部分表示差异显著( $p < 0.05$ )。MS, 均方; F, F统计量。

Bold font indicates significant difference ( $p < 0.05$ ). MS, mean square; F, F statistics.

**表2** 青海云杉种群各物候阶段遗传分化所占比例

**Table 2** Genetic differentiation in phenological stages among populations of *Picea crassifolia*

阶段 Phase	2018			2019		
	D	F	p	D	F	p
萌芽期 Bud burst	13.4	2.669	<b>0.043</b>	19.9	3.636	<b>0.011</b>
展叶期 Leaf expansion	23.2	4.283	<b>0.005</b>	20.4	3.700	<b>0.010</b>
抽枝期 Branching	29.2	5.512	<b>0.001</b>	19.3	3.495	<b>0.013</b>

D, 方差分析估计的种源方差与总方差的比值(%); F, Fisher检验值; p, 种群效应的显著水平。加粗表示显著性差异。

D, the ratio (%) of the variance of provenance to total variance estimated by analysis of variance; F, Fisher's test value; p, significance levels of the population effect. Bold indicates significant difference.

均存在显著差异, 种群分化所占比重在13%–29%之间(表2), 并且年际之间维持在相对稳定的水平

(平均 $D_{2018} = 21.9\%$ , 平均 $D_{2019} = 19.8\%$ ,  $D$ 为方差分析估计的种源方差与总方差的比值), 由此说明种源(不同海拔种群)对于物候的空间分异具有重要的影响。从图2中, 可以看出同质园种群春季物候的各个阶段确与种源海拔呈现出一定的相关性, 但与通常的认知模式不同, 同质园内来自高海拔移植样树的表观物候期反而比低海拔个体要早, 且监测期内变化趋势相似(2018年平均变化率为每100 m  $-0.68$  d, 2019年平均变化率为每100 m  $-0.62$  d)。另外, 我们还发现样树移植成功率(与死亡率相反)同样存在高海拔种群大于低海拔种群的现象(海拔2 600 m除外, 图2), 表明高海拔个体对环境

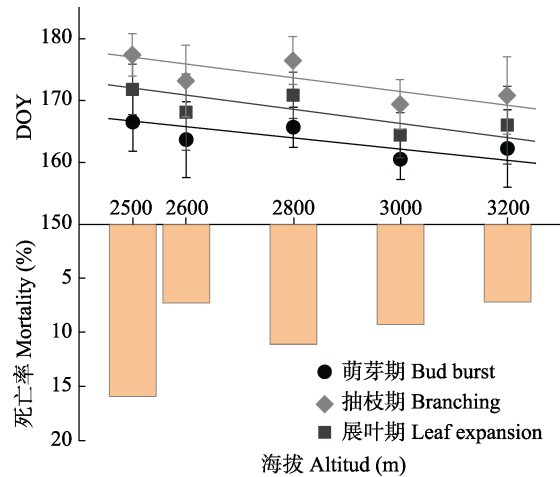


图2 2018年同质园内青海云杉种群物候期与原海拔的关系(平均值±标准差)。DOY, 年序日。  
Fig. 2 Phenological pattern of *Picea crassifolia* populations in the common garden experiment versus elevation of provenance sites in 2018 (mean ± SD). DOY, day of the year.

改变后的适应能力高于低海拔个体。

2.3 物候可塑性响应的关键环境因子

上述分析明确了不同海拔种群间遗传分化现象的存在。鉴于遗传分化所占比重较低, 对于占主导

作用的非遗传表达部分(即表型可塑性), 环境因子又如何调控种群的物候响应? 我们通过对原海拔生境非生物环境因子的监测, 借助岭回归和Lasso回归分析, 分析了引起物候可塑性响应的关键环境因子。如表3所示, 两种分析方法给出了变量可能存在共线情况下的合理估计, 所得结果具有较好的一致性。对于营养生长阶段(如展叶期)来说, 季前热量积累、海拔、季前降水、冻害发生频率(最低气温小于0的天数)对于解释物候动态起到了关键的指示作用。繁殖物候的影响因素与之相近, 只是解释变量的顺序存在一定的差异, 例如不同的海拔会诱发开花时间的显著变化, 而与季前降水的相关性则不明显。

3 讨论和结论

3.1 种群物候期的空间分异

本研究发现青海云杉表观物候期均随海拔升高而呈现出推迟的趋势, 尤其是秋季物候期的海拔格局往往与遥感物候分析的结果存在分歧(Du *et al.*, 2014)。这种分歧产生的原因可能源于冠层绿度的变

表3 青海云杉种群物候与环境要素的岭回归及Lasso回归分析结果  
Table 3 Ridge regression and Lasso regression analysis of the phenology of *Picea crassifolia* populations and environmental factors

变量 Variable	展叶 Leaf expansion (Scaled)	Lar序列 Lar sequence	开花 Flowering (Scaled)	Lar序列 Lar sequence	结果 Fruiting (Scaled)	Lar序列 Lar sequence
海拔 Altitude	4.80 (0.72) ***	<b>2</b>	2.34 (0.69) ***	<b>1</b>	6.85 (0.23) ***	<b>5</b>
CH <sub>0</sub> (Oct.–Feb.)	−4.07 (0.38) ***	8	−1.42 (0.51) **	7	−7.00 (0.22) ***	10
CH <sub>5</sub> (Oct.–Feb.)	−2.52 (0.31) ***	—	−1.09 (0.43) *	—	−4.69 (0.18) ***	—
CDD <sub>0</sub> (Mar.–May) <sup>1</sup>	−5.93 (0.63) ***	5	−1.90 (0.57) ***	5	−9.49 (0.29) ***	—
CDD <sub>5</sub> (Mar.–May) <sup>1</sup>	−6.83 (0.79) ***	<b>1</b>	−2.13 (0.65) **	<b>2</b>	−10.65 (0.36) ***	<b>1</b>
CDD <sub>0</sub> (Mar.–May) <sup>2</sup>	0.74 (0.88)	6	−0.90 (0.94)	9	2.34 (0.45) ***	7
CDD <sub>5</sub> (Mar.–May) <sup>2</sup>	—	—	—	—	—	—
TR <sub>(Mar.–May)</sub>	1.01 (1.68)	9	1.27 (1.41)	6	4.27 (0.30) ***	9
RD <sub>(Mar.–May)</sub>	4.33 (1.27) ***	<b>3</b>	0.84 (1.11)	4	9.87 (0.80) ***	<b>2</b>
FD <sub>(May)</sub>	6.47 (0.83) ***	<b>4</b>	2.13 (0.67) **	<b>3</b>	10.11 (0.41) ***	<b>3</b>
HD <sub>(May)</sub>	3.60 (1.29) **	—	0.32 (0.97)	—	4.26 (0.62) ***	8
PSD <sub>(Mar.–May)</sub>	0.02 (1.15)	7	0.93 (1.21)	8	−1.68 (0.51) **	6
FSD <sub>(May)</sub>	−4.78 (0.60) ***	10	−1.98 (0.64) **	10	−6.50 (0.38) ***	4

CH<sub>0</sub>(Oct.–Feb.)/CH<sub>5</sub>(Oct.–Feb.), 以0 °C/5 °C为基温计算上年10月至来年2月的低温累积; CDD<sub>0</sub>(Mar.–May)<sup>1</sup>/CDD<sub>5</sub>(Mar.–May)<sup>1</sup>, 以0 °C/5 °C为基温计算季前3月至5月份的热量累积(气温); CDD<sub>0</sub>(Mar.–May)<sup>2</sup>/CDD<sub>5</sub>(Mar.–May)<sup>2</sup>, 以0 °C/5 °C为基温计算季前3月至5月份的热量累积(20 cm处土壤温度); TR<sub>(Mar.–May)</sub>, 3月至5月份总降水量; RD<sub>(Mar.–May)</sub>, 3月至5月份降水天数; FD<sub>(May)</sub>, 5月份最低气温小于0的天数; HD<sub>(May)</sub>, 5月份最高气温大于15 °C的天数; PSD<sub>(Mar.–May)</sub>, 3月至5月份连续5天无降水的次数; FSD<sub>(May)</sub>, 5月份冻土深度。偶数列列为岭回归分析的标度系数(Scaled coefficient); 奇数列(除第一列)为Lasso回归分析的解釋变量Lar序列(Lar sequence)。Lar序列加粗数字为筛选的主要解釋变量。  
CH<sub>0</sub>(Oct.–Feb.)/CH<sub>5</sub>(Oct.–Feb.), the chilling accumulation from October last year to February next year was calculated with 0 °C/5 °C as the base temperature; CDD<sub>0</sub>(Mar.–May)<sup>1</sup>/CDD<sub>5</sub>(Mar.–May)<sup>1</sup>, calculation of heat accumulation (air temperature) from March to May before the season with 0 °C/5 °C as the base temperature; CDD<sub>0</sub>(Mar.–May)<sup>2</sup>/CDD<sub>5</sub>(Mar.–May)<sup>2</sup>, calculation of heat accumulation (soil temperature at 20 cm depth) from March to May before the season with 0 °C/5 °C as the base temperature; TR<sub>(Mar.–May)</sub>, total rainfall from March to May; RD<sub>(Mar.–May)</sub>, precipitation days from March to May; FD<sub>(May)</sub>, days of minimum temperature less than 0 in May; HD<sub>(May)</sub>, days with maximum temperature higher than 15 °C in May; PSD<sub>(Mar.–May)</sub>, frequency of no precipitation for five consecutive days from March to May; FSD<sub>(May)</sub>, permafrost depth in May. The even columns represent the scaled coefficient of ridge regression analysis; Odd columns (except the first column) represent the explanatory variable Lar sequence of lasso regression analysis. The bold font in Lar sequence represents the main explanatory variables.



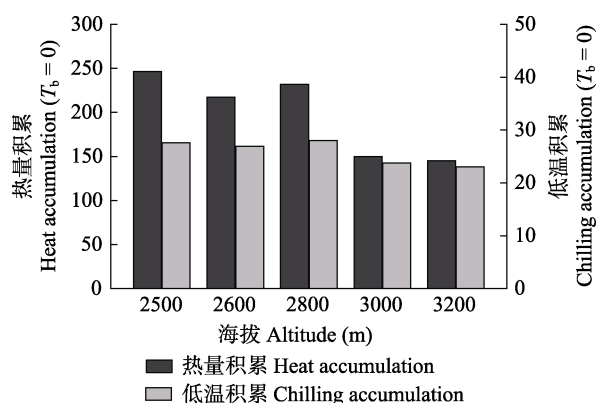


图3 不同海拔带季前热量与低温积累。 $T_b$ , 基温。

Fig. 3 Preseason heat and chilling accumulations at different altitudes.  $T_b$ , base temperature.

化期与果实成熟期存在时间差异(Lin & West, 2016)。依据本研究在种群水平的认识, 如果将青海云杉表观物候的生长季定义为果实自然散落期与萌芽期时间之差的话, 结果表明, 尽管低海拔区的生长季开始日期显著早于高海拔区, 但由于秋季物候同样出现海拔延迟, 导致高低海拔青海云杉生长季长度差异(平均为5天)并非像海拔间的巨大温差(年平均 $2.32^{\circ}\text{C}$ )反映的那么明显。

在山地生态系统中, 植物物候的空间分异与地形要素具有密切的联系, 其中, 海拔变量对物候格局的解释力已被众多典型案例所证实(Hwang *et al.*, 2011)。正是由于海拔效应的存在, Hopkins早在1918年就提出了适用于北美洲温带地区的“生物气候定律”(在其他条件不变的情况下, 海拔上升122米, 植物春季物候期将推迟4天, 而秋季物候期则呈现相反的格局)(龚高法和简慰民, 1983)。但对这一定律的认识正在被近年来的气候变暖效应所改变, 研究发现气候变暖导致不同海拔间春季物候期逐渐趋同(Vitasse *et al.*, 2018)。除了海拔影响外, 坡向也在一定程度上改变着物种的物候格局, 本研究中处于半阴坡的青海云杉林比阴坡具有更好的光照条件, 较多的季前热量积累有利于叶芽的萌发和花芽的开放。气象监测数据显示季前与生长季(4至8月)内半阴坡的平均气温比阴坡高 $0.22^{\circ}\text{C}$ , 而同期相对湿度却无显著变化( $-0.27\%$ )。相对坡向的影响, 具有不同分布面积的林斑之间则没有表现出显著的差异。尽管林斑大小可能代表了不同的景观破碎化程度及生境质量(如土壤有机质含量), 但该结果表明由林斑大小引起的微环境变化不足以诱发青海云杉物候表型的明显改变。

### 3.2 物候空间分异的遗传分化成分

近期的研究发现, 种群性状表达的空间异质性既体现了环境条件改变引起的表型可塑性, 同时也可能包含了种群在局部生境的自然选择作用下表现出的遗传分化现象(Bresson *et al.*, 2011; Frei *et al.*, 2014)。量化植物性状空间分异的遗传表达与表型可塑性, 对于合理准确预测气候变化对植物动态的影响具有重要实践意义。本研究发现青海云杉营养生长的物候期具有显著的种源效应, 且其影响在年季之际相对稳定, 维持在20%左右的水平, 该结论与最近关于*Picea mariana*萌芽物候遗传分化的认识(Guo *et al.*, 2021)基本一致。尽管由于移植样树尚未达到开花年龄, 未能监测到繁殖物候事件, 但前期的物候学研究表明开花时间同样具有很高的遗传力(Leiblein-Wild & Tackenberg, 2014), 因此, 异质生境中的群体分化可能是一个普遍存在的现象。另外, 我们发现同质园中移植种群所反映的海拔依赖性与原生境中自然种群的海拔梯度呈现相反的格局, 这是有别于其他多数物种研究(Bresson *et al.*, 2011; Volis *et al.*, 2015)的地方。事实上, Vitasse等(2009)在对*Fagus sylvatica*种群萌芽和开花物候研究时, 同样发现同质园内来自高海拔的种群物候期早于低海拔种群的现象。这可能与不同海拔种源的物候活动具有差异的热量需求有关(Dantec *et al.*, 2014)。相对于低海拔种群, 高海拔个体的芽分化往往需要较低的季前热量积累(图3); 当移植入低海拔的同质园后, 在冬季低温持续时间变化不大的情况下(图3), 较高的热量补偿可能加速了高海拔个体的物候响应。同时, 春季物候的提前还可能体现了具有短生长季的高海拔种群对生长周期延长的适应结果(Vitasse *et al.*, 2009)。

### 3.3 物候可塑性的环境调控作用

植物物候学研究存在明显的尺度效应, 包括对物候过程调控机理的认识, 例如区域尺度的物候模型往往不能准确预测单个物种的物候动态(Richardson *et al.*, 2013)。研究经验显示, 种群才是合理认知生物学规律的基本单元, 对于种群水平物候调控机理的解析能够有效提升物种环境响应的预测能力(Frei *et al.*, 2014)。本研究明确了不同海拔间青海云杉种群的物候过程具有一定的遗传分化现象, 但由于实验的局限性(仅在一个海拔设置了同质园实验), 无法定量表型可塑性的成分比例。尽管如此, 鉴于遗传

分化和表型可塑性是植物在异质生境中的主要适应方式(Volis *et al.*, 2015), 在遗传分化贡献率较低的情况下, 因环境改变而诱发的表型可塑性必然成为主导的环境适应机制。这种推论已在之前众多的相关研究(Vitasse *et al.*, 2013; Frei *et al.*, 2014; Cooper *et al.*, 2019)中得以证实。因此, 本研究进一步对物候可塑性的环境调控作用进行了分析。研究发现, 对于多数表观物候阶段(包括营养生长与生殖生长)来说, 海拔起到了关键的指示作用, 主要与其影响局地尺度上的能量平衡和温度格局有关。与表观物候类似, 海拔同样能够引起径向生长周期的种群分异(Peng *et al.*, 2019)。作为反映温度调控的两个主要影响方式, 季前热量积累(CDD<sub>0</sub>/CDD<sub>5</sub>)与冬季低温的春化作用(CH<sub>0</sub>/CH<sub>5</sub>)均与青海云杉物候期呈现显著的负相关关系, 表明低温春化与热量积累的增加均有利于激发物候事件的提前发生。随着海拔的降低, 我们发现除了春季热量积累呈现显著的增加趋势外, 冬季有效低温的累积同样有所增加(图3), 与Vitasse等(2018)研究结果一致, 由此反映出温度的两种影响方式在塑造物候的海拔格局上发挥着协同的调控作用。在水分调节方面, 降水量及降水天数的增加并没有表现出对春季物候的促进作用, 而是在一定程度上推迟了展叶与开花的时间, 这一结果与区域尺度得到的认识(Shen *et al.*, 2015; Du *et al.*, 2020)相反, 原因可能是降水事件的发生往往伴随着气温的降低, 降水天数的增加提高了对季前热量需求的阈值, 由此导致种群物候期的延迟。除此之外, 晚春冻害与冻土融化深度也显著影响着初期阶段的物候进程: 气温升高后的倒春寒使得新萌发的枝叶易遭受冻害的风险, 由此可能导致新萌芽的死亡, 造成相应物候阶段的推迟; 冻土融化的深度意味着植株个体初生生长所能利用土壤水分的可得性, 冻土融化越深, 土壤水分的补给越多, 越有利于机体生理活动的有序进行。

通过大量的野外监测, 我们提供了一个关于青海云杉种群水平物候空间分异及其内在机制的实证研究。本研究中, 物候期对海拔梯度的一致性响应、物候分异的种源效应、物候可塑性响应的环境调控机理, 既在某种程度上佐证了青海云杉已有物候研究的成果, 又反映出与其他尺度研究认识一定的差异, 充分凸显了种群物候研究的必要性, 未来应加强不同尺度间物候事件的关联性研究。同时, 需要

指出的是本研究仅获得了两年的同质园实验数据, 由此得出的遗传分化特性需要今后更多的数据积累进行验证。另外, 由于本研究仅在一个海拔带布设了同质园实验, 未能明确由环境改变诱发的表型可塑性在物候空间分异中的成分比重, 将来的工作可在不同海拔带同时建立同质园, 进行移植实验, 以便得到环境变化对物候表型差异的定量贡献程度。

## 参考文献

- Anderson JT, Gezon ZJ (2015). Plasticity in functional traits in the context of climate change: a case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (Brassicaceae). *Global Change Biology*, 21, 1689-1703.
- Bresson CC, Vitasse Y, Kremer A, Delzon S (2011). To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree Physiology*, 31, 1164-1174.
- Chen XQ, Li J (2009). Relationships between *Leymus chinensis* phenology and meteorological factors in Inner Mongolia grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 5280-5290. [陈效逵, 李惊 (2009). 内蒙古草原羊草物候与气象因子的关系. *生态学报*, 29, 5280-5290.]
- Cooper HF, Grady KC, Cowan JA, Best RJ, Allan GJ, Whitham TG (2019). Genotypic variation in phenological plasticity: reciprocal common gardens reveal adaptive responses to warmer springs but not to fall frost. *Global Change Biology*, 25, 187-200.
- Dantec CF, Ducasse H, Capdevielle X, Fabreguettes O, Delzon S, Desprez-Loustau ML (2015). Escape of spring frost and disease through phenological variations in oak populations along elevation gradients. *Journal of Ecology*, 103, 1044-1056.
- Dantec CF, Vitasse Y, Bonhomme M, Louvet JM, Kremer A, Delzon S (2014). Chilling and heat requirements for leaf unfolding in European beech and sessile oak populations at the southern limit of their distribution range. *International Journal of Biometeorology*, 58, 1853-1864.
- Du J, He ZB, Yang JJ, Chen LF, Zhu X (2014). Detecting the effects of climate change on canopy phenology in coniferous forests in semi-arid mountain regions of China. *International Journal of Remote Sensing*, 35, 6490-6507.
- Du J, Li K, He ZB, Chen LF, Lin PF, Zhu X (2020). Daily minimum temperature and precipitation control on spring phenology in arid-mountain ecosystems in China. *International Journal of Climatology*, 40, 2568-2579.
- Dunne JA, Harte J, Taylor KJ (2003). Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: integrating experimental and gradient methods. *Ecological Monographs*, 73, 69-86.
- Fan GZ, Jia ZJ (2010). Study advances on plant phenology.



- Journal of Arid Meteorology*, 28, 250-255. [范广洲, 贾志军 (2010). 植物物候研究进展. 干旱气象, 28, 250-255.]
- Frei ER, Ghazoul J, Matter P, Heggli M, Pluess AR (2014). Plant population differentiation and climate change: responses of grassland species along an elevational gradient. *Global Change Biology*, 20, 441-455.
- Ge QS, Dai JH, Zheng JY (2010). The progress of phenology studies and challenges to modern phenology research in China. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 25, 310-316. [葛全胜, 戴君虎, 郑景云 (2010). 物候学研究进展及中国现代物候学面临的挑战. 中国科学院院刊, 25, 310-316.]
- Geng YP, Zhang WJ, Li B, Chen JK (2004). Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants. *Chinese Biodiversity*, 12, 447-455. [耿宇鹏, 张文驹, 李博, 陈家宽 (2004). 表型可塑性 with 外来植物的入侵能力. 生物多样性, 12, 447-455.]
- Gong GF, Jian WM (1983). On the geographical distribution of phenode in China. *Acta Geographica Sinica*, 38, 33-40. [龚高法, 简慰民 (1983). 我国植物物候期的地理分布. 地理学报, 38, 33-40.]
- Guo XL, Klisz M, Puchalka R, Silvestro R, Faubert P, Belien E, Huang JG, Rossi S (2021). Common-garden experiment reveals clinal trends of bud phenology in black spruce populations from a latitudinal gradient in the boreal forest. *Journal of Ecology*. DOI: 10.1111/1365-2745.13582.
- Hoerl AE, Kennard RW (1970). Ridge regression: biased estimation for nonorthogonal problems. *Technometrics*, 12, 55-67.
- Hwang T, Song C, Vose JM, Band LE (2011). Topography-mediated controls on local vegetation phenology estimated from MODIS vegetation index. *Landscape Ecology*, 26, 541-556.
- Ji RX, Yu X, Chang Y, Shen C, Bai XQ, Xia XL, Yin WL, Liu C (2020). Geographical provenance variation of leaf anatomical structure of *Caryopteris mongholica* and its significance in response to environmental changes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 277-286. [纪若璇, 于笑, 常远, 沈超, 白雪卡, 夏新莉, 尹伟伦, 刘超 (2020). 蒙古莢叶片解剖结构的地理种源变异及其对环境变化响应的意义. 植物生态学报, 44, 277-286.]
- Kosugi Y, Takanashi S, Ueyama M, Ohkubo S, Tanaka H, Matsumoto K, Yoshifuji N, Ataka M, Sakabe A (2013). Determination of the gas exchange phenology in an evergreen coniferous forest from 7 years of eddy covariance flux data using an extended big-leaf analysis. *Ecological Research*, 28, 373-385.
- Körner C, Basler D (2010). Phenology under global warming. *Science*, 327, 1461-1462.
- Krepkowski J, Bräuning A, Gebrekirstos A, Strobl S (2011). Cambial growth dynamics and climatic control of different tree life forms in tropical mountain forest in Ethiopia. *Trees*, 25, 59-70.
- Leiblein-Wild MC, Tackenberg O (2014). Phenotypic variation of 38 European *Ambrosia artemisiifolia* populations measured in a common garden experiment. *Biological Invasions*, 16, 2003-2015.
- Lin Y, West G (2016). Reflecting conifer phenology using mobile terrestrial LiDAR: a case study of *Pinus sylvestris* growing under the Mediterranean climate in Perth, Australia. *Ecological Indicators*, 70, 1-9.
- Liu XD, Zhao WJ, Zhang XL, Jing WM, Fan LM (2013). Variation of soil nutrient content and pH value under *Picea crassifolia* forest in the Pailugou drainage basin in the Qilian mountains. *Arid Zone Research*, 30, 1013-1020. [刘贤德, 赵维俊, 张学龙, 敬文茂, 范莉梅 (2013). 祁连山排露沟流域青海云杉林土壤养分和pH变化特征. 干旱区研究, 30, 1013-1020.]
- Peng XM, Du J, Yang B, Xiao SC, Li G (2019). Elevation-influenced variation in canopy and stem phenology of Qinghai spruce, central Qilian Mountains, northeastern Tibetan Plateau. *Trees*, 33, 707-717.
- Peñuelas J, Filella I (2001). Responses to a warming world. *Science*, 294, 793-795.
- Richardson AD, Hollinger DY, Dail DB, Lee JT, Munger JW, O'keefe J (2009). Influence of spring phenology on seasonal and annual carbon balance in two contrasting New England forests. *Tree physiology*, 29, 321-331.
- Richardson AD, Keenan TF, Migliavacca M, Ryu Y, Sonnentag O, Toomey M (2013). Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 169, 156-173.
- Shen MG, Piao SL, Cong N, Zhang GX, Jassens IA (2015). Precipitation impacts on vegetation spring phenology on the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 21, 3647-3656.
- Springate DA, Kover PX (2014). Plant responses to elevated temperatures: a field study on phenological sensitivity and fitness responses to simulated climate warming. *Global Change Biology*, 20, 456-465.
- Tian QY, He ZB, Xiao SC, Peng XM, Ding AJ, Lin PF (2017). Response of stem radial growth of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) to environmental factors in the Qilian Mountains of China. *Dendrochronologia*, 44, 76-83.
- Vitasse Y, Delzon S, Bresson CC, Michalet R, Kremer A (2009). Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 1259-1269.
- Vitasse Y, Hoch G, Randin CF, Lenz A, Kollas C, Scheepens JF, Körner C (2013). Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. *Oecologia*, 171, 663-678.
- Vitasse Y, Signarbieux C, Fu YH (2018). Global warming leads to more uniform spring phenology across elevations. *Pro-*

- ceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 1004-1008.
- Volis S, Ormanbekova D, Yermekbayev K (2015). Role of phenotypic plasticity and population differentiation in adaptation to novel environmental conditions. *Ecology and Evolution*, 5, 3818-3829.
- Wang SP, Wang CS, Duan JC, Zhu XX, Xu GP, Luo CY, Zhang ZH, Meng FD, Li YN, Du MY (2014). 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.
- Ware IM, van Nuland ME, Schweitzer JA, Yang Z, Schadt CW, Sidak-Loftis LC, Stone NE, Busch JD, Bailey JK (2019). Climate-driven reduction of genetic variation in plant phenology alters soil communities and nutrient pools. *Global Change Biology*, 25, 1514-1528.
- Wilczek AM, Burghardt LT, Cobb AR, Cooper MD, Welch SM, Schmitt J (2010). Genetic and physiological bases for phenological responses to current and predicted climates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 365, 3129-3147.
- Yu Z, Sun PS, Liu SR (2010). Phenological change of main vegetation types along a North-South Transect of Eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 316-329. [余振, 孙鹏森, 刘世荣 (2010). 中国东部南北样带主要植被类型物候期的变化. 植物生态学报, 34, 316-329.]
- Zandler H, Brenning A, Samimi C (2015). Quantifying dwarf shrub biomass in an arid environment: comparing empirical methods in a high dimensional setting. *Remote Sensing of Environment*, 158, 140-155.
- Zheng JY, Liu Y, Ge QS, Hao ZX (2015). Spring phenodate records derived from historical documents and reconstruction on temperature change in Central China during 1850–2008. *Acta Geographica Sinica*, 70, 696-704. [郑景云, 刘洋, 葛全胜, 郝志新 (2015). 华中地区历史物候记录与1850–2008年的气温变化重建. 地理学报, 70, 696-704.]

责任编辑: 郝占庆 责任编辑: 李 敏