

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

叶 鑫^{1,2,3} 周华坤^{2*} 刘国华¹ 姚步青² 赵新全²

¹中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085; ²中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; ³中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 植物物候特征对环境条件的季节和年际变化具有较强的指示作用, 因此研究植物物候特征对环境条件变化的响应, 对理解植物和环境之间的相互作用关系、植物的适应机制和生存策略, 以及应对全球变化都具有重要的意义。该研究基于2009–2011年高寒矮生嵩草(*Kobresia humilis*)草甸养分水分控制实验的植物物候观测数据资料, 采用巢式方差分析、物候指数和聚类分析方法, 开展了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研究。结果表明: (1)养分添加处理之间植物返青期和枯黄期均无显著差异, 但养分添加中氮磷处理对主要物种作用较明显, 使莎草科、禾本科、杂类草主要代表植物的返青期和枯黄期推迟。(2)增雪处理效应明显, 主要优势物种无论是何种养分添加, 在增雪处理后均表现出花期物候提前的趋势($p < 0.01$), 同时增雪处理使杂类草植物返青期显著提前($p < 0.05$)。增水处理对植物的作用效果并不一致, 其中垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和双柱头蘆草(*Scirpus distigmaticus*)的枯黄期显著推迟($p < 0.05$), 而杂类草枯黄期提前。(3)养分添加后, 不同物种的物候特征表现出显著差异($p < 0.01$), 例如雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)枯黄期显著推迟($p < 0.05$), 而双柱头蘆草的枯黄期显著提前($p < 0.05$), 但物种对养分添加响应的差异以植物类群为单位, 禾本科植物表现为返青期推迟, 而莎草科植物表现为返青期提前。(4)矮生嵩草草甸主要植物营养生长期与果后营养期持续天数之间呈负相关关系, 主要植物物候特征经聚类分析可以分为3个类群, 3个类群经氮磷钾、钾和氮钾三个养分添加处理后植物物候特征变化较大。研究表明, 高寒矮生嵩草草甸植物物候特征在物种水平响应和水分添加后的响应表现出较大差异, 而对养分添加的响应不显著。

关键词 返青期, 水分, 养分, 物候, 物候指数, 枯黄期

Responses of phenological characteristics of major plants to nutrient and water additions in *Kobresia humilis* alpine meadow

YE Xin^{1,2,3}, ZHOU Hua-Kun^{2*}, LIU Guo-Hua¹, YAO Bu-Qing², and ZHAO Xin-Quan²

¹State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100085, China; ²Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; and ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Phenology is a sensitive, integrated indicator of environmental changes. It is important to research the responses of phenological characteristics to environmental changes for understanding interactions between plants and environment, adaptive mechanisms and survival strategies. Our objective is to examine how phenological characteristics of plants respond to nutrient and water conditions in the eastern Qinghai-Tibet Plateau.

Methods Plant phenological characteristics in alpine *Kobresia humilis* meadow following nutrient and water additions from 2009 to 2011 were quantitatively analyzed by the methods of nested analysis of variance, phenological index and cluster analysis.

Important findings There were no significant differences in either green-up date or senescence date of plants with nutrient addition, but these dates in several dominant species of grasses, sedges and forbs were postponed following N and P addition. The treatments of nutrient and winter moisture addition moved up flowering dates of dominant species ($p < 0.01$) and green-up dates of forbs ($p < 0.05$). Effects of nutrient and summer moisture addition were inconsistent. The senescence dates of *Elymus nutans* and *Scirpus distigmaticus* were significantly postponed ($p < 0.05$) and forbs were postponed. Phenological characteristics of different species had significant differences with nutrient addition ($p < 0.01$): the senescence dates of *Potentilla nivea* were significantly postponed ($p < 0.05$), the

senescence dates of *Scirpus distigmaticus* were significantly moved up ($p < 0.05$), but the different phenology responses of plants to the nutrient addition were based mainly on plant groups, with the green-up dates of grasses mostly postponed but the green-up dates of sedges moved up. Continuance of vegetative growth and vegetative period after fruiting were negative correlated. Phenological characteristics of plants were divided into three groups by cluster analysis. Phenological characteristics of the treatment of nitrogen-phosphorus-potassium mixed fertilizer, potassium and nitrogen-potassium mixed fertilizer addition varied considerably among plant groups. In summary, phenological characteristics of species in *K. humilis* meadow displayed large differences after moisture addition, but displayed smaller differences after nutrient addition.

Key words green-up date, moisture, nutrient, phenology, phenology index, senescence date

生物物候特征是环境条件季节和年际变化最直观、最敏感的综合指示器。物候期的变化可以反映短期内陆地生态系统的动态特征(Schwartz, 1999; Walther *et al.*, 2002)。在全球变化的大背景下,物候起着“诊断指纹”的作用(Root *et al.*, 2003),许多植物和动物通过改变与季节相关的同步活动以适应气候变化所带来的生长季的波动。物种的这种适应性变化对碳固定、氮水循环、物种竞争、虫害与疾病、鸟类迁徙与繁殖,以及物种之间的相互作用等方面影响深远。

在众多影响物候的因素中,温度的影响是最为显著的,因此被广为研究(Bradley *et al.*, 1999; Abu-Asab *et al.*, 2001; Peñuelas & Filella, 2001; Piao *et al.*, 2006)。较为一致的结论是:温度一升高,生长季就提前。而近期的研究(Wolkovich *et al.*, 2012)表明,增温实验大大低估了自然状态下气候变化所导致的物候变化,这种低估可能是由多种综合因素所造成的,诸多环境因子变化会潜在地影响生物物候,如光照强度、氮沉降、降水等。Hamann (2004)在菲律宾的研究表明:风媒树种的结实期与台风季节相关,太阳辐射在形成群落物候模式中是重要的决定因子。也有研究表明,养分氮添加抑制了由于增温导致的返青期提前的趋势(Cleland *et al.*, 2007),土壤肥力通过影响累计热值也影响植物物候。Chmielewski和Rötzer (2001)及Muhanguzi等(2003)的试验证明:降水是影响或主要影响结实物候的因子,主要树种有着不规律的结实物候。而融雪日期一般被认为是影响亚高山和高山植物花期物候的主导因子(Price & Waser, 1998)。融雪早的土壤比融雪晚的土壤具有更多的有机质和营养(Stanton *et al.*, 1994)。此外,不同物种的物候特征对外界环境变化的响应存在着差异(Ackerly, 2003)。物种之间物候敏感性的不同反映了物种响应环境变化的能力

(Cleland *et al.*, 2012),可能导致群落结构和生态系统过程的改变。上述诸如光照、养分和水分等因素对物候影响程度的大小可能是造成更大尺度上研究差异及复杂性的主要原因。因此,获得更多的观测数据及小尺度上的控制实验显得十分必要,并且是理解全球变化过程及影响的关键。

本研究选择了青藏高原这个温度敏感区域,以高寒草甸为研究背景,通过养分和水分添加的控制实验,对主要植物物种进行物候观测,研究植物物候对环境条件变化的响应特征,以期反映非温度因素对植物物候的影响程度,同时为区域尺度上跨站点的比较和整合研究提供依据。

1 研究区域、内容和方法

1.1 研究区域概况

研究地点位于青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站。该站位于青海省海北藏族自治州门源回族自治县境内的风匣口,地处青藏高原东北隅、祁连山东段北支冷龙岭南麓,大通河河谷西北部。地理坐标为 $37^{\circ}29' - 37^{\circ}45' N$, $101^{\circ}12' - 101^{\circ}33' E$,海拔3 200–3 500 m(赵新全等, 2009)。年实际日照时数为2451.7 h,日照率达55%。站区内年平均气温 $-1.7^{\circ}C$, 1月平均气温 $-15.2^{\circ}C$, 1月绝对最低气温达 $-35.2^{\circ}C$, 7月平均气温 $9.9^{\circ}C$, 7月绝对最高气温 $24.2^{\circ}C$ 。平均气温 $0^{\circ}C$ 以上的时间仅有5个多月。日平均气温大于 $0^{\circ}C$ 以上的初期和终期分别是4月22日和10月16日,冷季长达169天。年降水量为582.1 mm,多集中于5–9月,占全年降水量的80%,水热同期,有利于牧草生长,历年月降水量最大值发生在7月(为117.9 mm),12月平均降水量最小(仅有3.4 mm)。年蒸发量为1 164.3 mm,是年降水量的2倍。平均气压为691.4 hPa。青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站地处高寒地区,气温变幅大,冷空气侵入频

繁、强度大, 霜冻严重, 早霜出现早(8月中旬前后), 晚霜结束晚(翌年7月中旬左右), 全年无霜期仅有一个月左右或无绝对无霜期。土壤类型较为简单, 主要有高山草甸土、高山灌丛草甸土和沼泽土三种类型。

1.2 实验设计

实验选择青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站典型的矮生蒿草甸为研究对象。实验设计采用国际养分网络(Nutrient Network)的施肥处理设计。施肥分氮(N)、磷(P)、钾(K) 3个养分添加处理, 每种养分设2个水平(添加和对照CK), 采用因子设计, 共8个处理(N、P、K、氮磷混合肥料(NP)、氮钾混合肥料(NK)、磷钾混合肥料(PK)、氮磷钾混合肥料(NPK)、CK); 一个碳(C)补充添加处理(Schaeffer & Evans, 2005; Nottingham *et al.*, 2009), 合计9个处理。C添加的主要目的是通过改变土壤中的碳氮比(C:N)来影响微生物的活性, 进而探明C添加对群落的影响。含K养分添加处理中同时添加微肥, N、P、C肥料中不添加微肥。肥料添加的类别、形态和添加量见表1。每个养分添加处理内分为4个亚区, 分别为I区(养分添加处理, 下文中用Ntr表示)、II区(养分添加并夏季增雨, 下文中用NR表示)、III区(养分添加并冬季增雪, 下文中用NS表示)和IV区(预留区, 暂时没有实验处理, 用RP表示)。每个亚区又分为3个子小区(、)、, 其中, 标记观测主要在、内, 取样测量主要在、内, 内主要进行土壤呼吸等实验, 本研究不予考虑。施肥从2009年开始, 每年6月施肥一次。增雪从2009年末开始, 每年3个月, 分别在12月、翌年1月和2月, 每月1次。增雨从2010年开始, 每年3个月, 分别在6、7、8三个月, 每月1次。实验采用完全随机区组设计, 共9个一级处理(27个二级处理), 每个处理6次重复, 共计54个小区, 每个小区面积为6 m × 6 m。每个重复之间设置2 m的缓冲带, 每个小区之间设置1 m的缓冲带(图1)。施肥量按照国际养分网络(Nutrient Network)认可的标准进行配比(Clark *et al.*, 2007; Elser *et al.*, 2007)。根据联网实验的需求, 雨(雪)量约按照全年降水量的34%来实施添加。以喷壶均匀喷洒水的方式增雨。增雪时首先计算出相当于一定降水的积雪量(体积), 然后用手方法将积雪均匀地撒在小区内, 增雪后用尼龙网保护, 以防雪被风吹走。

1.3 观测内容和分析方法

实验采用定株标记的方法进行物候观测。选择

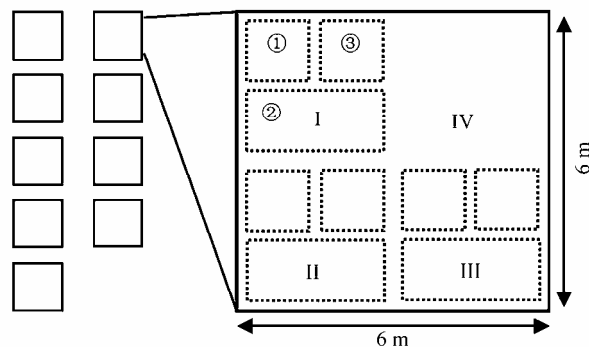


图1 实验样地设计图。I, 养分添加; II, 养分添加并夏季增雨; III, 养分添加并冬季增雪; IV, 预留区; 观测区; 采样区; 其他实验区。

Fig. 1 Design draws of experimental plots. I, nutrient addition; II, nutrient addition and summer water addition; III, nutrient addition and winter snow addition; IV, reserve zone; , observation zone; , sampling zone; , other experimental plot.

表1 每年每小区化肥施加量(g)

Table 1 Amount of applied fertilizer per plot per year (g)

养分类别 Nutrient category	养分形态 Nutrient form	添加量 Addition (g·36 m ² ·a ⁻¹)
N	CO(NH ₂) ₂	771.43
P	Ca(H ₂ PO ₄) ₂ ·H ₂ O	1 464.39
K	K ₂ SO ₄	802.40
C	C ₁₂ H ₂₂ O ₁₁	5 148.00
Ca*	CaCO ₃	538.39
Mg*	MgCO ₃	374.67
Fe*	FeSO ₄ ·7H ₂ O	3 043.58
Mn*	MnSO ₄	247.54
Zn*	ZnSO ₄ ·7H ₂ O	158.26
Cu*	CuSO ₄ ·5H ₂ O	141.51
B*	Na ₂ B ₄ O ₇ ·10H ₂ O	31.77
Mo*	Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	9.08

*, 微肥添加。

*, addition of trace fertilizer.

标记的植物, 从2009年7月开始标记, 共标记12种。标记植物主要为高寒矮生蒿草甸的优势种和常见种, 具有一定的代表性。其中, 禾本科植物4种, 分别是垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、冷地早熟禾(*Poa crymophila*)、异针茅(*Stipa aliena*)、甘青剪股颖(*Agrostis hugoniana*); 莎草科植物3种, 分别是矮生蒿草(*Kobresia humilis*)、双柱头蔗草(*Scirpus distigmaticus*)、黑褐穗薹草(*Carex atrofusca*); 杂类草5种, 分别是麻花苳(*Gentiana straminea*)、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)、雪白委陵菜(*Potentilla*

nivea)、异叶米口袋(*Gueldenstaedtia diversifolia*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)。每个处理中的同种标记个数大于12株或3–5丛。

选择观测的物候期包括返青期、营养期、开花期、果后营养期、枯黄期(即相对休眠期)。物候观测按照《中国物候观测方法》(宛敏渭和刘秀珍, 1979)对植物进行观测。判定某一物候现象的始期、普遍期、末期的方法是: 当出现物候植物的比例10%时为始期; 50%时为普遍期; 80%时为末期。物候观测平均每一次耗时10–15天, 在春天物候变化的活跃期适当提高观测频次。用儒略历(Julian calendar)计数法(1月1日为1年中第1天)进行物候期统计分析(Rabinowitz *et al.*, 1981)。

本实验是经典的嵌套式随机区组设计, 对数据进行分析时选用的是嵌套的方差分析模型, 将养分添加作为主因子, 水分添加作为嵌套因子, 并将不同物种之间的差异作为误差项进行分析。在进行统计分析时, 养分添加种类在检验时采用的是二级单位误差(水分), 而物种采用的是随机误差。

通过记录的数据计算物候指数(phenological index, *PI*)、物候持续天数(*lasting days, LD*)、物候平均变化率(phenological average ratio, *PAR*)等定量指标(公式(1)、(2))。物候指数是利用植物种物候谱形状建立的定量指标, 物候平均变化率是物种在某一物候期物候变化的相对比率, 计算公式(West & Wein, 1971; 张堰青等, 1994; 周华坤等, 2002)如下:

$$PI = \sum_{i=1}^k (PR_i + PR_{i+1}) \times (t_{i+1} - t_i) / 2 \quad (1)$$

式中, *PI*为植物种群的物候指数; *PR_i*, *PR_{i+1}*分别为观测*i*和*i+1*时刻植物种群物候变化比率, *t_i*为不同的观测时间, *i* = 1, 2, 3, ...*k*...*n* (*k* < *n*)。

$$PAR = PI/LD \quad (2)$$

其中, *PI*含义同公式(1), *PAR*、*LD*分别为某一物候期该植物种物候平均变化率和物候延续天数。利用相对欧氏距离聚类分析法进行聚类分析, 用主分量分析方法进行排序分析, 由此反映不同类型植物的物候变化和趋同适应性。数据采用SPSS 16.0进行统计分析, 用SigmaPlot 10.0进行辅助作图。

2 结果和分析

2.1 主要植物物候特征对养分添加的响应

养分添加第一年(2009年), 由于观测期始于盛

夏, 观测起点不一, 研究以9月初标记植物为代表, 对各个只进行养分添加(Ntr)处理(N、P、K、NP、NK、PK、NPK、C)植物的枯黄比率进行单因素方差分析。结果表明, 各Ntr处理之间枯黄比率无显著差异(*p* > 0.05)。

养分添加第二年(2010年), 对植物返青期和枯黄期物候特征的巢式方差分析结果表明, Ntr处理之间植物返青比率和植物枯黄比率均无显著差异, 但是植物返青比率除P处理外均高于CK, 特别是NP、NPK处理, 同时, NP处理植物的枯黄比率较高。

养分添加第三年(2011年), 只对矮生蒿草、垂穗披碱草、麻花苳和美丽风毛菊4种物候响应较为敏感的物种开展了物候观测。

养分添加处理后, 莎草科植物矮生蒿草6月初的开花比率在CK和C处理中最高, 分别达到0.7和0.6, 在NPK和NP处理中最低, 为0。矮生蒿草的开花期在养分添加后整体推迟了, 同时开花数目也减少了, 相比养分添加第二年, 矮生蒿草在养分添加处理中的开花物候整体推迟(图2)。气象数据表明, 2011年矮生蒿草开花前3个月的平均气温比2010年低0.3℃, 降水多0.8 mm, 这说明矮生蒿草开花物候的变化可能和开花前期的低温有关。为了去除环境因子的干扰, 研究以养分添加处理与对照处理花期比率之差来反映养分添加的效应, 结果表明年际间矮生蒿草开花物候仍显著推迟(*p* < 0.05), 这说明除了环境因子的影响外, 养分添加对矮生蒿草花期物候的变化也有显著影响。

禾本科植物垂穗披碱草在NP处理中枯黄比率较低, 平均达到0.67。与养分添加第二年相比, 差异不显著。

杂类草植物麻花苳在养分添加后枯黄期和返青期具有较好的一致性, 即CK、C和P处理的物候比率最高, NP和NPK处理的物候比率最低(图3), 即相当于NP和NPK处理使麻花苳整个生长季推迟了。相比养分添加第二年, 麻花苳在养分添加后返青期极显著推迟(*p* < 0.01)(图4)。由于CK处理中, 两年返青比率基本相同, 所以认为环境因子对麻花苳返青期的影响不大, 麻花苳返青期的推迟主要是受养分添加的影响。

杂类草植物美丽风毛菊在NP处理中的返青比率和枯黄比率均较低, 分别为0.78和0.71。相比养分添加第二年, 美丽风毛菊在养分添加后返青期显著

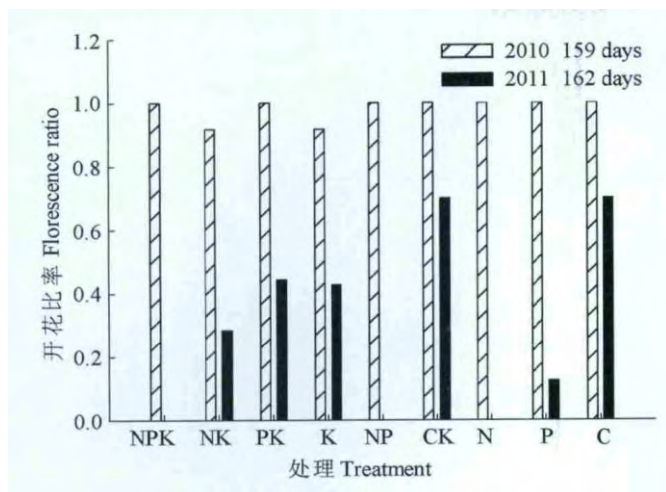


图2 养分添加后矮生嵩草的开花比率。C, 碳; CK, 对照; K, 钾; N, 氮; NK, 氮钾混合肥料; NP, 氮磷混合肥料; NPK, 氮磷钾混合肥料; P, 磷; PK, 磷钾混合肥料。159 days, 儒略历第159天; 162 days, 儒略历第162天。

Fig. 2 Florescence ratios of *Kobresia humilis* after nutrient addition. C, carbon; CK, control; K, potassium; N, nitrogen; NK, nitrogen-potassium mixed fertilizer; NP, nitrogen-phosphorus mixed fertilizer; NPK, nitrogen-phosphorus-potassium mixed fertilizer; P, phosphorus; PK, phosphorus-potassium mixed fertilizer. 159 days, the 159th day of Julian calendar; 162 days, the 162th day of Julian calendar.

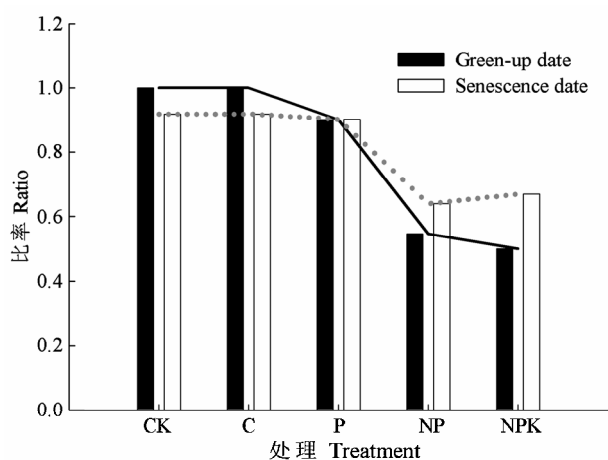


图3 养分添加后第三年麻花苳返青期和枯黄期物候比率。图注同图2。

Fig. 3 Phenological ratios of green-up date and senescence date of *Gentiana straminea* in the 3rd year after nutrient addition. Notes see Fig. 2.

推迟($p < 0.05$)。由于CK处理中两年返青比率不同,以养分添加处理与对照处理返青比率之差来反映养分添加作用的变化。结果显示,美丽风毛菊年际间返青比率差异不显著,说明了美丽风毛菊返青期的推迟主要是受2011年返青期前的环境因子影响。

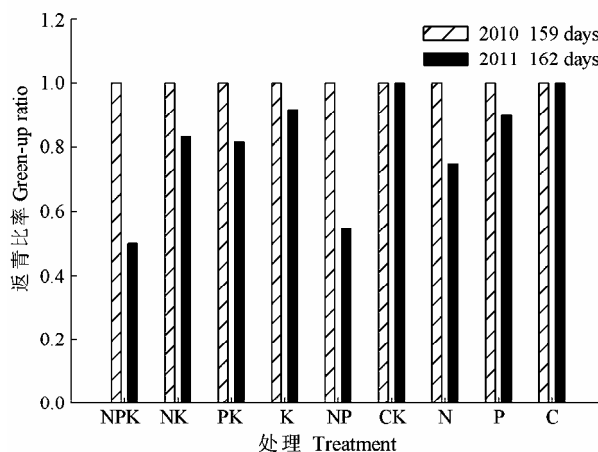


图4 养分添加后麻花苳的返青比率。图注同图2。

Fig. 4 Green-up ratios of *Gentiana straminea* after nutrient addition. Notes see Fig. 2.

养分添加第三年,养分添加对所观测植物物候产生影响,其中NP处理作用较明显,使莎草科、禾本科、杂类草主要植物的返青期和枯黄期推迟。

2.2 主要植物物候特征对水分添加的响应

养分添加第二年,对主要植物花期物候特征的巢式方差分析结果表明,养分添加没有统计学意义,水分添加具有统计学意义($p < 0.01$)。

为进一步揭示水分添加的效应,本研究对NS处理与Ntr处理进行对比分析。结果发现,禾本科、莎草科、杂类草部分植物在NS处理中均不同程度地出现花期提前现象。检验结果表明,主要优势物种无论何种养分添加,在增雪二级处理后均表现出花期物候提前的趋势。如6月初,垂穗披碱草在NS处理中花期较早,花期比率约17%,极显著高于Ntr处理($p < 0.01$);雪白委陵菜在NS处理中花期物候均提前(约17%),显著高于Ntr处理($p < 0.05$),其中Ntr处理的花期比率均为0;双柱头蕨草在NS处理中花期极显著提前($p < 0.01$),基本全部(98.4%)达到花期。7月中旬,NS处理均使两种晚花杂类草(美丽风毛菊和麻花苳)的花期物候提前,其中,美丽风毛菊花期提前趋势达到了极显著水平($p < 0.01$)。

对主要植物枯黄期物候特征的巢式方差分析结果也表明,养分添加没有统计学意义,水分添加具有统计学意义($p < 0.01$)。NS处理后,不同物种枯黄期的响应与花期的响应具有差异性。垂穗披碱草、双柱头蕨草在NS处理中的枯黄比率显著低于Ntr处理($p < 0.05$),分别低11.2%和11.3% (图5),由于花

期提前, 枯黄期推迟, 生殖生长季相对延长。杂类草美丽风毛菊、麻花苳、雪白委陵菜在NS处理中, 枯黄比率增高, 但增高不显著。

养分添加第三年, 莎草科植物矮生嵩草对水分添加处理的响应不明显, 无论增水与否, 矮生嵩草养分添加后相比CK均显示出开花期推迟, 但均未达到显著水平(图6)。

禾本科植物垂穗披碱草枯黄期对水分添加较敏感, NR处理的枯黄比率显著低于Ntr处理($p < 0.05$), 表明夏季增水对垂穗披碱草枯黄期起到了推迟的作用。NS处理的枯黄比率也低于Ntr处理, 但未达到显著水平($p > 0.05$)。

杂类草植物麻花苳在NS处理中返青比率显著高于Ntr处理($p < 0.05$), 表明冬季增雪对麻花苳来年的返青期提前起到了促进作用, 而夏季增雨对麻花苳枯黄期的影响不显著。

杂类草植物美丽风毛菊在NS处理中返青比率显著高于Ntr处理($p < 0.05$), 表明冬季增雪对美丽风毛菊来年的返青期提前起到了促进的作用。NR处理中美丽风毛菊枯黄比率也显著高于Ntr处理($p < 0.05$), 说明夏季增水和冬季增雪反而会使美丽风毛菊物候期提前, 水分添加对美丽风毛菊物候期的影响主要表现为负效应。

养分添加第三年, 水分添加对所观测植物物候产生影响。NS处理使杂类草植物返青期显著提前, NR处理对植物的作用效果并不一致, 其中垂穗披碱草表现为枯黄期显著推迟, 而美丽风毛菊表现为枯黄期显著提前。

2.3 不同物种物候特征对养分添加的响应

养分添加第二年, 对主要植物返青期、开花期、枯黄期物候特征的巢式方差分析结果表明, 观测物种物候特征具有极显著差异($p < 0.01$)。

以返青期和枯黄期为例, Ntr处理间各个物种的返青比率(表2)表明, 优势种矮生嵩草在NP、PK和NK处理中的返青比率最高, 5月初全部返青, NPK处理只有0.83, 对照中最低。同时, 大部分养分处理也提前了黑褐穗藎草的返青比率, 养分添加对莎草科植物矮生嵩草和黑褐穗藎草的返青比率具有正向的效应。而禾本科植物垂穗披碱草、冷地早熟禾、异针茅在Ntr处理中的返青比率比CK低, 养分添加对禾本科植物的返青比率具有负向的效应。杂类草植物对养分添加的响应不一。

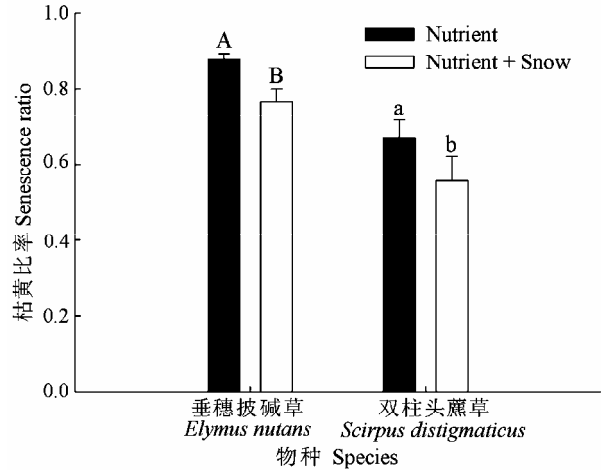


图5 养分添加第二年垂穗披碱草和双柱头藎草的枯黄比率(平均值±标准误差)。Nutrient, 养分添加; Nutrient + Snow, 养分添加并冬季增雪。不同大、小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 5 Senescence ratios of *Elymus nutans* and *Scirpus distigmaticus* in the 2nd year after nutrient addition (mean ± SE). Nutrient, nutrient addition; Nutrient + Snow, nutrient addition and winter snow addition. Different upper-case and lower-case letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

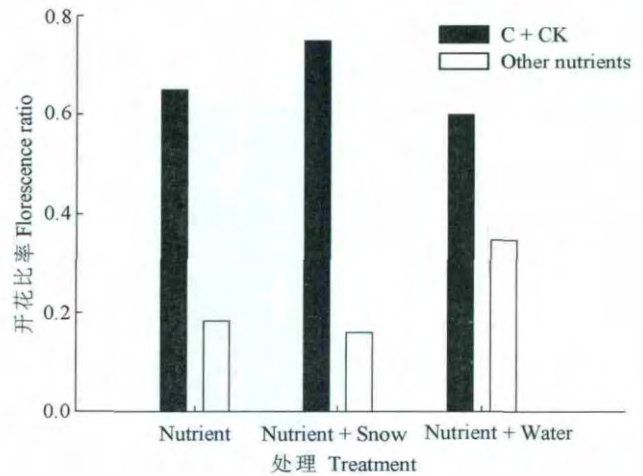


图6 养分添加第三年矮生嵩草6月初的开花比率。Nutrient, 养分添加; Nutrient + Snow, 养分添加并冬季增雪; Nutrient + Water, 养分添加并夏季增水; C + CK, 碳+对照; Other nutrients, 除碳、对照外的养分添加。

Fig. 6 Florescence ratios of *Kobresia humilis* in early June of the 3rd year after nutrient addition. Nutrient, nutrient addition; Nutrient + Snow, nutrient addition and winter snow addition; Nutrient + Water, nutrient addition and summer water addition; C + CK, carbon + control; Other nutrients, nutrient addition except carbon and control.

为了进一步分析不同物种的物候特征对养分添加响应的差异, 本研究以CK处理的返青比率为基准, 高于该值较明显的3个正值作为正效应, 低于该

表2 2010年5月1日(儒略历第121天)不同养分添加处理间的植物返青比率
Table 2 Green-up ratios of plant with different nutrient additions on May 1st, 2010 (the 121th day of Julian calendar)

物种 Species	养分添加 Nutrient addition								
	NPK	K	NP	N	P	PK	NK	C	Control
矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	0.83	0.83	1.00 ⁺	0.77	0.75	1.00 ⁺	1.00 ⁺	0.92	0.75
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	0.58	0.55	0.31 ⁻	0.39 ⁻	0.67	0.62	0.50 ⁻	0.62	0.75
双柱头蔗草 <i>Scirpus distigmaticus</i>	0.46 ⁻	1.00	0.50 ⁻	0.75	0.63 ⁻	0.82	0.89	0.67	1.00
麻花苳 <i>Gentiana straminea</i>	0.46 ⁺	0.42 ⁺	0.17	0.08	0.50 ⁺	0.33	0.15	0.25	0.08
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	0.42 ⁻	0.58	0.33 ⁻	0.73 ⁺	0.55	0.83 ⁺	0.69 ⁺	0.58	0.55
黑褐穗藁草 <i>Carex atrofusca</i>	0.60	0.71 ⁺	0.75 ⁺	0.67	1.00 ⁺	0.20 ⁻	0.70	0.62	0.50
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	0.67 ⁻	0.91	0.54 ⁻	0.92 ⁺	1.00 ⁺	0.91	0.92 ⁺	0.67	0.83
冷地早熟禾 <i>Poa crymophila</i>	0.70	0.67 ⁻	0.70	0.70	0.70	0.83	0.42 ⁻	0.62	0.83
异针茅 <i>Stipa aliena</i>	0.08 ⁻	0.36	0.30 ⁻	0.33 ⁻	0.42	0.46	0.50	0.58	0.88

异针茅为儒略历第131天。+为与对照相比返青比率较高;-为与对照相比返青比率较低。C, 碳; Control, 对照; K, 钾; N, 氮; NK, 氮钾混合肥料; NP, 氮磷混合肥料; NPK, 氮磷钾混合肥料; P, 磷; PK, 磷钾混合肥料。

Stipa aliena is from the 131th day of Julian calendar. + represent the higher green-up ratios compared with control; - represent the lower green-up ratios compared with control. C, carbon; Control, no fertilizer; K, potassium; N, nitrogen; NK, nitrogen-potassium mixed fertilizer; NP, nitrogen-phosphorus mixed fertilizer; NPK, nitrogen-phosphorus-potassium mixed fertilizer; P, phosphorus; PK, phosphorus-potassium mixed fertilizer.

值较明显的3个负值作为负效应, 进行方差分析。结果显示, 异针茅、垂穗披碱草、冷地早熟禾3种禾本科植物以及双柱头蔗草在Ntr处理后全部表现出返青比率降低的负向效应, 而黑褐穗藁草、矮生嵩草及部分杂类草(麻花苳、美丽风毛菊)主要表现为返青比率增加的正向效应(图7)。多重比较表明, 3种禾本科植物及双柱头蔗草的返青比率均与麻花苳差异显著($p < 0.05$), 异针茅和双柱头蔗草返青比率与黑褐穗藁草、矮生嵩草及部分杂类草差异显著($p < 0.05$)。总之, 养分添加第二年, 不同植物返青比率对养分添加的响应存在差异, 禾本科植物的主要响应特征是返青期推迟, 而莎草科植物的主要响应特征是返青期提前。

Ntr处理的各个物种的枯黄比率见表3。莎草科植物双柱头蔗草、矮生嵩草在Ntr处理后主要表现为正向效应, 即枯黄比率升高, 枯黄期提前; 禾本科植物在Ntr处理后主要表现为负向效应; 杂类草植物在Ntr处理后的响应不一, 但雪白委陵菜在Ntr处理后完全表现出枯黄比率降低的负向效应。同样, 本研究以CK处理的枯黄比率为参照, 高于该值较明显的3个正值作为正向效应, 低于该值较明显的3个负值作为负向效应, 进行方差分析。结果表明, 雪白委陵菜负效应明显, 显著高于美丽风毛菊、矮生嵩草等5个物种($p < 0.05$), 双柱头蔗草的正效应明显, 显著高于美丽风毛菊、麻花苳等6个物种($p < 0.05$) (图8)。

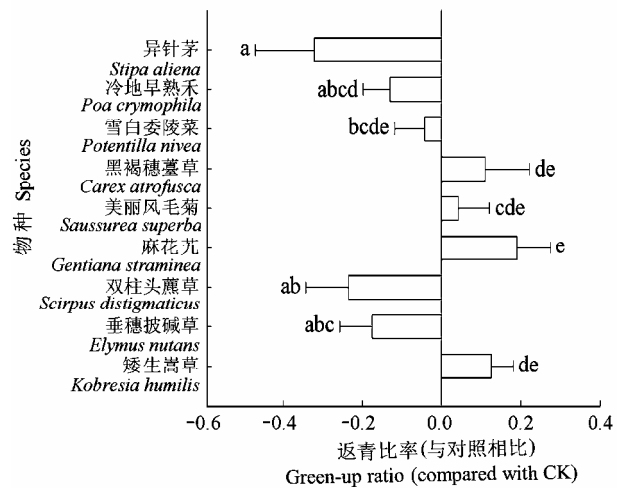


图7 养分添加第二年物种的返青比率。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 7 Green-up ratios of species in the 2nd year after nutrient addition. Different lower-case letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

不同物种的物候特征对实验处理的响应存在差异, 但这种差异表现出一种趋同效应, 相同类群植物的响应特征具有相似性。

2.4 物候定量分析

本研究选择物候观测较为完整的2010年的观测资料, 以矮生嵩草草甸对照处理为研究参照, 根据公式(1)、(2)进行物候指数相关特征分析。结果表明, 群落枯黄期、营养生长期和果后营养期的物候指数较高, 分别为16.64、11.92和11.56, 同时, 枯黄期平

表3 2010年10月22日(儒略历第295天)不同养分添加处理间植物种的枯黄比率

Table 3 Senescence ratios of plant species with different nutrient additions on Oct. 22th, 2010 (the 295th day of Julian calendar)

物种 Species	养分添加 Nutrient addition								Control
	NPK	K	NP	N	P	PK	NK	C	
矮生蒿草 <i>Kobresia humilis</i>	0.93 ⁺	0.71	0.95 ⁺	0.83	0.83	0.82	0.86 ⁻	0.78 ⁻	0.80
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	0.79	0.96 ⁺	0.87	0.88	0.85	0.91	0.89	0.83 ⁻	0.91
双柱头蔗草 <i>Scirpus distigmaticus</i>	0.89 ⁺	0.52	0.72 ⁺	0.62	0.93 ⁺	0.58	0.57	0.66	0.54
麻花苻 <i>Gentiana straminea</i>	0.75	0.90 ⁺	0.94 ⁺	0.77	0.88 ⁺	0.84	0.87	0.73 ⁻	0.84
美丽凤毛菊 <i>Saussurea superba</i>	0.92	0.88	0.97 ⁺	0.95	0.98 ⁺	0.94	0.99 ⁺	0.83 ⁻	0.89
黑褐穗藎草 <i>Carex atrofusca</i>	0.72	0.89	0.82	0.90	0.92 ⁺	0.78 ⁻	0.88	0.85	0.91
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	0.83	0.77	0.93	0.83	0.81	0.88	0.94	0.74 ⁻	0.96
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	0.96	1.00 ⁺	0.89	0.97	0.96	0.95	1.00 ⁺	0.99 ⁺	0.95
甘青剪股颖 <i>Agrostis hugoniana</i>	0.85	0.93	0.86	0.95 ⁺	0.89	0.95 ⁺	0.90	0.96 ⁺	0.86
异针茅 <i>Stipa aliena</i>	0.80	0.78	0.73	0.81	0.71	0.85	0.68 ⁻	0.86 ⁺	0.85
冷地早熟禾 <i>Poa crymophila</i>	0.63	0.87 ⁺	0.78	0.80 ⁺	0.61	0.67 ⁻	0.69	0.88 ⁺	0.70

+为与对照相比枯黄比率较高；-为与对照相比枯黄比率较低。C, 碳; Control, 对照; K, 钾; N, 氮; NK, 氮钾混合肥料; NP, 氮磷混合肥料; NPK, 氮磷钾混合肥料; P, 磷; PK, 磷钾混合肥料。

+ represent the higher senescence ratios compared with control; - represent the lower senescence ratios compared with control. C, carbon; Control, no fertilizer; K, potassium; N, nitrogen; NK, nitrogen-potassium mixed fertilizer; NP, nitrogen-phosphorus mixed fertilizer; NPK, nitrogen-phosphorus-potassium mixed fertilizer; P, phosphorus; PK, phosphorus-potassium mixed fertilizer.

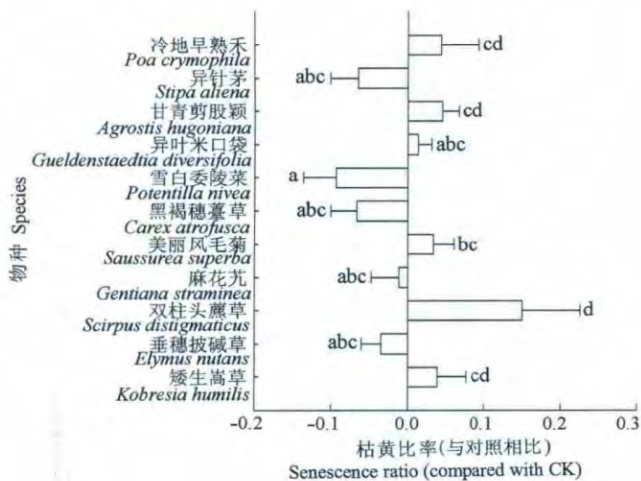


图8 养分添加第二年物种枯黄比率。不同小写字母表示差异显著 ($p < 0.05$)。

Fig. 8 Senescence ratios of species in the 2nd year after nutrient addition. Different lower-case letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

均变化比率也较高, 达到0.37, 营养生长期和枯黄期持续时间较长, 分别达到55.33天和45.33天。NPK和NK处理后的植物返青期略晚, 营养生长期的物候指数增加, 分别为12.27和12.26, NK处理枯黄期的物候指数最高为19.66, 平均高于其他养分添加处理2.53。高物候指数意味着种群物候持续时间较长, 或具有物候变化的高峰期。NK处理枯黄期变化比率

相对较高, 为0.40, 持续时间也较长。

为揭示不同植物物候特征的趋同性, 本研究针对矮生蒿草草甸植物5个物候期的持续天数进行了聚类分析, 结果表明, 营养生长期和果后营养期的持续天数呈负相关关系, 即营养生长期越长, 果后营养期越短。经聚类分析可以将标记观测植物划分为三大类群(图9)。第一类群为禾本科植物和部分杂类草, 包括雪白委陵菜、鹅绒委陵菜、甘青剪股颖、冷地早熟禾、垂穗披碱草、黑褐穗藎草、异叶米口袋和异针茅, 这个类群的植物在7月左右抽穗开花, 返青时间较早, 但进入生殖期的时间较晚, 大多所需积温较大且是以有性生殖为主的植物。第二类群包括双柱头蔗草、矮生蒿草两种莎草科植物, 它们是青藏高原高寒草甸中的建群种, 营养丰富, 放牧利用价值较高, 特点是返青后经历较短的营养生长期后便进入花期, 花期持续的时间相对较长, 而且该类群植物果后营养期较早, 持续时间较长。第三类群是以麻花苻和美丽凤毛菊为代表的晚花植物, 这类植物返青后经历的营养生长期最长, 有较大的物候指数和生态因子累计值, 在8月中旬进入花期, 后经短暂的果后营养期后逐渐枯黄。基于以上分析, 不同类群间植物物候特征具有较大差异, 从养分添加处理对不同物种的影响程度可以看出, 物种响应的趋同性主要是以类群来区分的, 相同类群的物种

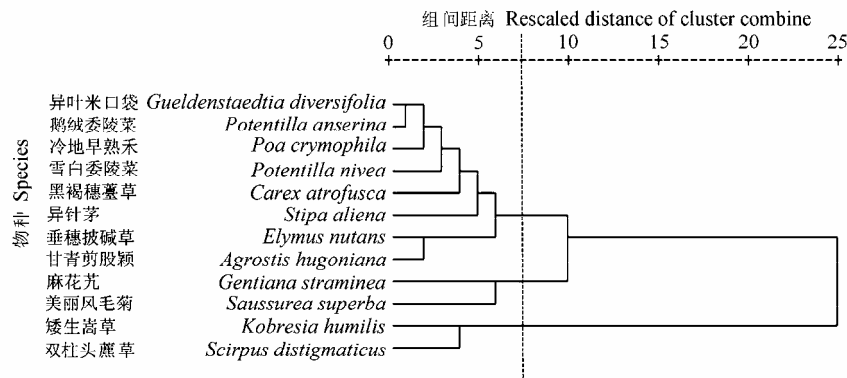


图9 矮生蒿草甸植被物候持续天数的聚类分析。

Fig. 9 Cluster analysis of vegetation phenological lasting days of *Kobresia humilis* meadow.

在外界环境影响下往往响应较为一致。

养分添加处理后,对矮生蒿草甸主要植物物候期持续天数的聚类分析表明,NPK、K和NK 3个处理的物候变化较大,依据物候特征可以划分为4类,分别为早花类植物、晚花类植物,以及由第一类群植物物候发生变化而划分出的两个新类群。例如NK处理使垂穗披碱草和异针茅的分类发生变化,垂穗披碱草花期提前,枯黄期延长,单独划分为一类,异针茅归为晚花类植物一类。其余5个处理仍将群落划分为3个类群,但类群间有变化。养分添加后,由于物种对实验处理响应的敏感性不同,不同植物类群物候期发生了重叠的现象。物种对环境改变的非同步的响应可能导致不同类群间物候期时间上的重叠或缺,并可能引起群落结构和生态系统过程的变化(Cleland *et al.*, 2007)。

3 讨论

养分添加处理对不同植物、不同物候期的影响存在差异性。有研究表明,模拟N添加实验使非禾本科植物花期提前,禾本科植物花期推迟,增加了不同物候期时间上的重叠,降低了物候期之间的互补性(Cleland *et al.*, 2007)。也有研究表明:施肥处理推迟了短花针茅(*Stipa breviflora*)的花期物候(高福光等, 2010),或延长了某些物种的生植物候(李元恒, 2008)。本研究标记物种的养分添加处理之间没有显著差异,主要是由于不同物种的响应差异所致。

大量研究表明,养分添加改变了物种间的竞争关系,导致优势种排除劣势种(Abrams, 1995; Rajaniemi, 2003)。本研究养分添加第二年后,以矮

生蒿草为代表的莎草科植物与以垂穗披碱草为代表的禾本科植物返青比率的差异,可能是由于养分添加提高了禾本科植物对莎草科植物的竞争优势,使建群种莎草科植物在竞争劣势的环境中返青期提前,禾本科植物返青期推迟,两类群植物竞争导致生态位分化,更利于各自的生长。较多理论和实验研究也表明植物在资源受限时,将调整自己的资源分配,从而更多地获取所受限制的资源(Bazzaz & Grace, 1997; Obeso, 2002; 杨晓, 2007)。养分添加改变了植物群落内植物对光照资源的获取状态,改变了土壤营养等资源的纬度分布(Harpole & Tilman, 2007)。实验中NP添加造成了群落高度的急剧增加,尤其是禾本科植物,8月底群落平均高度约为46.2 cm,显著高于除NPK外的其他养分处理($p < 0.01$),群落物种在光竞争中的优势-压迫现象明显(Newman, 1973; Grime, 1997; 臧岳铭等, 2009)。莎草科和杂类草植物由于长势相对低矮,与禾本科植物间株高分异明显,施肥使群落内各层的光合有效辐射急剧减小(牛克昌, 2008)及长期的遮阴可能是导致莎草科植物和杂类草提前枯黄的主要原因。同时,养分添加可能进一步造成资源竞争劣势的物种群落密度逐渐降低,甚至消失(Rajaniemi, 2003; 马涛, 2007; 牛克昌, 2008; Niu *et al.*, 2008)。禾本科的优势植物垂穗披碱草和异针茅主要表现出枯黄期推迟,主要是由于生长季推迟所致。

有研究表明降雨的增加并没有显著地影响植物开花和果实期物候(Sherry *et al.*, 2007),这可能和增雨的时间和雨量等因素有关。植物返青和枯黄等物候期与其前几个月的温度和降水显著相关已在不同

地区得到验证(Chmielews & Rötzer, 2001; 陈效速和李惊, 2009; Ge *et al.*, 2011)。本研究中植物对水分添加的响应表明, 部分优势物种无论是何种养分添加, 在增雪后均表现出花期物候提前的趋势, 这与张峰等(2008)的研究结果类似。增雪对植物返青期的影响有较多研究, 但是增水对枯黄期的影响则鲜有报道, 本研究发现不同物种对增水的响应是不同的, 这与物种本身在生殖期的适应机制和生存策略有关, 过程较为复杂, 这也是为什么降雨对植物物候的影响一直存在差异的原因。

Nomura和Kikuzawa (2003)研究发现, 在低、中、高不同湿度条件的森林内, 植物物候对养分添加的响应不同。在中度湿润地区, 返青比率在N添加中显著低于对照, 枯黄比率略低于对照, 但无显著差异。本研究与其结论基本一致, 高寒草甸也属于中度湿润地区, 返青比率在N、NP、NPK等添加中比对照低, N添加的枯黄比率比对照也低。本研究在原有的实验设计上增加了C处理, 目的是通过改变土壤中的碳氮比来影响微生物群落的活性, 以了解其对植物生长、土壤呼吸、物候的影响情况(Schaeffer & Evans, 2005; Nottingham *et al.*, 2009)。从本研究结果来看, 短期内C处理和CK处理的效果基本相同。

不同物种对外界环境因素的响应表现不同, 物种生长季延长、不变和缩短都是可能的(Kramer *et al.*, 2000)。不同物种对养分添加响应的差异, 形成了物候变化格局的多样性(李元恒, 2008), 并且这些变化均发生在物候期相互重叠或接近的物种之间。本研究中, 养分添加后不同物种的物候特征在时间序列上发生更替, 不同物种之间具有显著差异, 这主要是由于不同物种的物候敏感性不同。研究表明, 物候敏感性的变化反映了物种个体“跟踪”环境变化的能力(Cleland *et al.*, 2012)。环境条件变化下, 物候“跟踪”较慢的物种, 在未来环境变化下可能处于不利的状态。研究发现, 在增温条件下没有表现出物候提前趋势的物种, 其性状特征(生物量、相对盖度、开花数目)相对降低了, 物候提前较多的物种, 同时在丰富度和生态幅上有较大的提高(Hulme, 2011)。植物物候的时间分布很大程度上取决于物种的生长状况、生活型以及对资源的需求(Ackerly, 2003), 不同物种物候期之间的差异可以减小竞争, 扩大对主要资源的利用(Tilman *et al.*, 1997)。环境条件变化后, 不同物种物候敏感性的差异会使原有物候期间隔出现

重叠或空缺, 并通过对资源(如水、养分、光照)的竞争影响物种相对适合度(Veresoglou & Fitter, 1984), 也有可能为其他物种创造一个新的生态位, 造成非本地物种入侵的风险(Sherry *et al.*, 2007)。

本研究从除温度外的影响因素角度考虑, 发现养分添加对不同植物物候特征的影响, 总体上不显著, 这和Wolkovich等(2012)的增温研究结果较为一致。物候量化分析可以监测气候等变化对生物多样性的影响, 但很少有现存的指标可概括群落物候特征的变化(Amano *et al.*, 2010), 其复杂性在于不同物种对于同一个实验处理的响应具有多样化, 即便是同一物种的响应也表现出多样化, 这也表明了一个生态系统维持其功能多样性, 物候期的多样性是非常重要的。

基金项目 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB421102)和国家自然科学基金(41030105和31172247)。

参考文献

- Abrams RA (1995). Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: What does competition theory predict? *Ecology*, 76, 2019–2027.
- Abu-Asab MS, Peterson PM, Shetler SG, Orli SS (2001). Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC area. *Biodiversity and Conservation*, 10, 597–612.
- Ackerly DD (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), 545–548.
- Amano T, Shethers 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: Biological Sciences*, 277, 2451–2457.
- Bazzaz FA, Grace J (1997). *Plant Resource Allocation*. Academic Press, San Diego, USA.
- Bradley NL, Leopold AC, Ross J, Huffaker W (1999). Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 9701–9704.
- Chen XQ, Li J (2009). Relationships between *Leymus chinensis* phenology and meteorological factors in Inner Mongolia grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 5280–5290. (in Chinese with English abstract) [陈效速, 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.]
- Chmielewski FM, Rötzer T (2001). Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agriculture and Forest Meteorology*, 108, 101–112.

- Clark CM, Cleland EE, Collins SL, Fargione JE, Gough L, Gross KL, Pennings SC, Suding KN, Grace JB (2007). Environmental and plant community determinants of species loss following nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 10, 596–607.
- 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, Chuine I, Menzel A, Mooney HA, Schwartz MD (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 357–365.
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Gao FG, Han GD, Shi FL, Wang Z, Li YH, Li N, Zhang LZ (2010). Responses of reproductive phenology and photosynthetic rate of *Stipa breviflora* under warming and nitrogen addition. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 31, 104–108. (in Chinese with English abstract) [高福光, 韩国栋, 石凤翎, 王珍, 李元恒, 李娜, 张利枝 (2010). 短花针茅生殖物候和光合作用对增温和施氮的响应. 内蒙古农业大学学报, 31, 104–108.]
- Ge QS, Dai JH, Zheng JY, Bai J, Zhong SY, Wang HJ, Wang WC (2011). Advances in first bloom dates and increased occurrences of yearly second blooms in eastern China since the 1960s: further phenological evidence of climate warming. *Ecological Research*, 26, 713–723.
- Grime JP (1997). Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, 277, 1260–1261.
- Hamann A (2004). Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, 92, 104–115.
- Harpole WS, Tilman D (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 466, 791–793.
- Hulme PE (2011). Contrasting impacts of climate-driven flowering phenology on changes in alien and native plant species distributions. *New Phytologist*, 189, 272–281.
- Kramer K, Leinonen I, Loustau D (2000). The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology*, 44, 76–81.
- Li YH (2008). *Responses of Reproductive Phenology of Inner Mongolia Typical Steppe Plants Under Climatic Change and Artificial Interference*. Master degree dissertation, Gansu Agriculture University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [李元恒 (2008). 内蒙古典型草原植物生殖物候对气候变化和人为干扰的响应. 硕士学位论文, 甘肃农业大学, 兰州.]
- Ma T (2007). *The Effect of Simulation Clipping and Fertilization Level on Plant Community and Function in Qinghai-Tibetan*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract). [马涛 (2007). 青藏高原高寒草甸植物群落结构和功能对施肥和刈割干扰的响应研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Muhanguzi HD, Obua J, Origa HO, Vetaas OR (2003). Tree fruiting phenology in Kalinzu Forest, Uganda. *African Journal of Ecology*, 41, 171–178.
- Newman EI (1973). Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, 244, 310–311.
- Niu KC (2008). *The Response of Reproductive Trait of Component Species to Fertilization and Grazing in Qinghai-Tibetan Alpine Meadow*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract). [牛克昌 (2008). 青藏高原高寒草甸群落主要组分种繁殖特征对施肥和放牧的响应. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Niu KC, Luo YJ, Choler P, Du GZ (2008). The role of biomass allocation strategy in diversity loss due to fertilization. *Basic and Applied Ecology*, 9, 485–493.
- Nomura N, Kikuzawa K (2003). Productive phenology of tropical montane forests: fertilization experiments along a moisture gradient. *Ecological Research*, 18, 573–586.
- Nottingham AT, Griffiths H, Chamberlain PM, Stott AW, Tanner EVJ (2009). Soil priming by sugar and leaf-litter substrates: a link to microbial groups. *Applied Soil Ecology*, 42, 183–190.
- Obeso JR (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155, 321–348.
- Peñuelas J, Filella I (2001). Phenology: responses to a warming world. *Science*, 294, 793–795.
- Piao SL, Fang JY, Zhou LM, Ciais P, Zhu B (2006). Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation. *Global Change Biology*, 12, 672–685.
- Price MV, Waser NM (1998). Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology*, 79, 1261–1271.
- Rabinowitz D, Rapp JK, Sork VL, Rathcke BJ, Reese GA, Weaver JC (1981). Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants. *Ecology*, 62, 49–56.
- Rajaniemi TK (2003). Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos*, 101, 449–457.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57–60.
- Schaeffer SM, Evans RD (2005). Pulse additions of soil carbon and nitrogen affect soil nitrogen dynamics in an arid Colorado Plateau shrubland. *Oecologia*, 145, 425–433.
- Schwartz MD (1999). Advancing to full bloom: planning phenological research for the 21st century. *International*

- Journal of Biometeorology*, 42, 113–118.
- Sherry RA, Zhou XH, Gu SL, Arnone JA, Schimel DS, Verburg PS, Wallace LL, Luo YQ (2007). Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 198–202.
- Stanton ML, Rejmánek M, Galen C (1994). Changes in vegetation and soil fertility along a predictable snowmelt gradient in the Mosquito Range, Colorado, USA. *Arctic and Alpine Research*, 26, 364–374.
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 1857–1861.
- Veresoglou DS, Fitter AH (1984). Spatial and temporal patterns of growth and nutrient uptake of five co-existing grasses. *Journal of Ecology*, 72, 259–272.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJ, Fromentin JM, Guldberg OH, Bairlein F (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- Wan MW, Liu XZ (1979). *Phenology Observation Methods in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [宛敏渭, 刘秀珍 (1979). 中国物候观测方法. 科学出版社, 北京.]
- West NE, Wein RW (1971). A plant phenological index technique. *BioScience*, 21, 116–117.
- Wolkovich EM, Cook BI, Allen JM, Crimmins TM, Betancourt JL, Travers SE, Pau S, Regetz J, Davies TJ, Kraft NJ, Ault TR, Bolmgren K, Mazer SJ, McCabe GJ, McGill BJ, Parmesan C, Salamin N, Schwartz MD, Cleland EE (2012). Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, 485, 485–489.
- Yang X (2007). *Patterns of Flowering Phenology on Alpine Meadow in Qinghai-Tibetan Plateau and Their Response to Different Disturbances*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [杨晓 (2007). 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. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Zang YM, Zhu ZH, Li YN, Wang WJ, Xi B (2009). Effects of species diversity and functional diversity on primary productivity of alpine meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 999–1005. (in Chinese with English abstract) [臧岳铭, 朱志红, 李英年, 王文娟, 席博 (2009). 高寒矮嵩草草甸物种多样性与功能多样性对初级生产力的影响. 生态学杂志, 28, 999–1005.]
- Zhang F, Zhou GS, Wang YH (2008). Phenological calendar of *Stipa krylovii* steppe in Inner Mongolia, China and its correlation with climatic variables. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1312–1322. (in Chinese with English abstract) [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, 1312–1322.]
- Zhang YQ, Zhou XM, Wang QJ, Zhang YS (1994). Numerical analysis of phenological characteristics of main plants in *Potentilla fruticosa* shrub. In: Jiang S, Chen CD eds. *Vegetation Ecology Research*. Science Press, Beijing. 289–296. (in Chinese) [张堰青, 周兴民, 王启基, 张耀生 (1994). 金露梅灌丛主要植物种物候特征的数值分析. 见: 姜恕, 陈昌笃编. 植被生态学研究. 科学出版社, 北京. 289–296.]
- Zhao XQ, Cao GM, Li YN, Xu SX, Cui XY, Zhou HK (2009). *Alpine Meadow Ecosystem and Global Change*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵新全, 曹广民, 李英年, 徐世晓, 崔晓勇, 周华坤 (2009). 高寒草甸生态系统与全球变化. 科学出版社, 北京.]
- Zhou HK, Zhou L, Zhao XQ, Liu W, Li YN, Yan ZL, Zhao XX (2002). A quantitative study on the plant population phenology in *Kobresia humilis* meadow. *Acta Agrestia Sinica*, 10, 279–286. (in Chinese with English abstract) [周华坤, 周立, 赵新全, 刘伟, 李英年, 严作良, 赵旭霞 (2002). 矮嵩草草甸植物种群物候学定量研究. 草地学报, 10, 279–286.]

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 王 葳