

· 研究报告 ·

荚蒾属植物花期物候对春季异常气象事件的响应

许聪聪^{1,2}, 崔洪霞^{2*}, 石雷^{1,2*}, 夏菲², 尹焯寅³, 张德山³

¹西北农林科技大学, 杨凌 712100; ²中国科学院植物研究所, 北京 100093

³北京市专业气象台, 北京 100089

摘要 在全球气候变化背景下异常气象事件频繁发生。华北地区在经历了2010年春季的异常冷湿后, 2016年春季又出现了异常暖旱的气象事件。对荚蒾属(*Viburnum*)植物2009–2016年春季的2次气象事件及正常年份的多年花期物候进行观测, 发现春季异常暖旱时荚蒾属植物的花期整体提前, 但花期时长均未缩短; 海拔跨度小的琼花(*V. macrocephalum*)和欧洲绣球(*V. opulus*), 其始花期、花前积温和花期长短年际变化幅度较大, 而海拔跨度较大的李叶荚蒾(*V. prunifolium*)、黑果荚蒾(*V. lantana*)和红蕾荚蒾(*V. carlesii*)无论春季冷湿或暖旱, 其始花期、花前积温和花期长短都表现出较小的可塑性, 并且这3个物种的始花期也相对固定。春季气候暖旱时荚蒾枝条的同化产物分配增加, 枝条增粗明显, 叶片生长速率加快, 叶面积更大但叶片更薄, 远果叶的同化产物分配显著增加, 可能意味着果实发育的同化产物供给受到影响。针对异常气象事件中专属植物的花期物候格局的研究, 不仅能更精准地追踪物种繁育特征的环境可塑性及系统认识专属植物的气候变化响应, 而且可为物候学大尺度数据分析提供基本信息。

关键词 活动积温, 气候变化, 花期物候, 营养生长, 荚蒾属

许聪聪, 崔洪霞, 石雷, 夏菲, 尹焯寅, 张德山 (2017). 荚蒾属植物花期物候对春季异常气象事件的响应. 植物学报 52, 297–306.

开花因具有重要的生物学意义(物种繁育)和实用价值(观赏)而备受关注(戴攀峰和谭敦炎, 2011; 张往祥等, 2014)。在全球气候变化背景下, 气温(丁抗抗等, 2010; 梁艳等, 2014)、降水(常兆丰等, 2012; 张宝成和白艳芬, 2015)和光照(祁如英, 2006)等异常气象事件的发生频率显著增加(陈彬彬等, 2007; 廖梅英, 2012; Niu et al., 2014), 包括花期在内的物候模式也因此发生着诸多变化(Beaubien and Freeland, 2000; Matthews and Mazer, 2016)。尽管基于较长时间尺度和诸多物种进行的经典物候研究为预测气候变化提供了统计学模型, 但在极端气象事件频发的情况下, 在专属水平上快速跟踪植物物候对年际多个异常气象事件的响应格局也变得日趋重要。专属水平的研究不仅为认识特定分类等级上繁育策略的环境适合度阈值提供了精准依据, 而且为人们透过不可预测的异常气象事件揭示生物气候响应的共性规律提供了基础信息。

荚蒾属(*Viburnum*)植物隶属忍冬科, 该属有200

种, 遍布全球, 我国有74种(徐炳声, 1988)。物种多样性和地理分布的广泛性表明, 该属物种具有较强的适应能力和较高的环境适合度。当前我们选择具有较大地理分布和分类跨度的5种荚蒾, 重点针对2016年春季的异常暖旱气象事件, 对花期物候和生长发育状况进行快速跟踪观测, 并与历史观测数据(陈莉等, 2012)相对比, 旨在认知专属植物的花期物候变化格局, 了解花期生殖和营养生长的环境可塑性及其与自然地理分布的关系。

1 研究方法

1.1 观测区域

观测地点为中国科学院植物研究所荚蒾专类园, 该园位于北半球中纬地带(116°28' E, 39°48' N), 海拔76 m, 土壤pH值为0.8, 年平均温度12–13°C, 年平均降水量400–800 mm, 属于温带大陆性季风气候。观测所需的详细气象数据由北京市专业气象台提供。

收稿日期: 2016-12-23; 接受日期: 2017-03-06

基金项目: 国家自然科学基金(No.31370361)、中国科学院重点部署项目(No.KFZD-SW-313)和国家高技术研究发展计划(No.2013AA-102903)

* 通讯作者。E-mail: cuihongxia@ibcas.ac.cn; shilei@ibcas.ac.cn

1.2 物种选择

为揭示异常气象事件下的花期物候在年际及属内种间的响应差异,及其与地理分布和系统学的关联,我们选择了地理分布梯度差异较大的5种荚蒾属植物,即琼花(*Viburnum macrocephalum* Fort)、欧洲绣球(*V. opulus* Linn)、李叶荚蒾(*V. prunifolium* Linn)、黑果荚蒾(*V. lantana* Linn)和红蕾荚蒾(*V. carlesii* Hemsl)(表1)进行观测,并与2009–2011年的观测结果(陈莉等, 2012)进行比较分析。

1.3 观测方法

2016年春季,对选定的5种荚蒾进行标记观测。每种选择正常生长的5个单株,在花序抽出时,在每个单株分别标记3个花序进行计数观测。根据每个种类的计数观测结果,将该种最早开出小花所对应的日期定为该种的始花期,最后凋谢的小花所对应的日期定为该种的末花期,最早小花出现至最后小花凋谢经历的时间定为花期长度。

花前活动积温是衡量植物花期物候的重要指标,根据荚蒾属植物最低生长发育的温度,我们选择0°C作为荚蒾属植物生长发育的生物学零度。花前活动积温为春季日均温度稳定在0°C以上的日期到荚蒾属植物始花期之前的每日温度减去0°C所得的有效温度的总和。

基于2009–2010年的观测数据,我们选择黑果荚

蒾和欧洲绣球作为枝条与叶片动态生长的观测对象,每个物种选取5个单株,将当年生枝按照带有花蕾情况分别标记为有果枝和无果枝,标记3枝作为重复。有果枝上的叶片记为近果叶,无果枝上的叶片记为远果叶,每个枝条上分别标记3个叶片并进行观测。每3–7天用游标卡尺(精度为0.02 mm)分别测量有果枝和无果枝的中部直径(mm)及近果叶和远果叶的叶长与叶宽(cm)。采用陈莉等(2012)所述方法计算叶面积(叶面积(cm²)=叶长×叶宽×0.7)。

2016年4–6月,每隔5天分别从黑果荚蒾和欧洲绣球的5个单株上随机采集近果叶和远果叶各10片,计算叶面积(cm²),再将叶片放入烘箱,105°C杀青30分钟,80°C烘至恒重,测量叶片干重(g),计算比叶重(specific leaf weight, SLW)=叶片干重(g)/叶面积(cm²)。

2 结果与讨论

2.1 2016年春季的异常暖旱

由于未见关于2009年和2011年春季气候异常的气象学报道,故将其视为正常年份。与2009年相比,2016年1–4月的旬最高温度、旬最低温度和旬温差总体偏高。其中3月下旬的旬最高温度、旬最低温度和旬温差与正常年份相比差异最大,比2009年同期分别高出6.2°C、2.74°C和3.52°C。同时2016年2月下旬至

表1 荚蒾属观测物种的地理分布、引种信息及所属分类组系(徐炳声, 1988; Yang et al., 2011)

Table 1 The geographic distributions, introduction background and taxonomic affiliation of investigated *Viburnum* (Xu, 1988, in Chinese; Yang et al., 2011)

Species	Latitude and altitude	Original distribution	Introduction site	Introduction year	Taxonomic affiliation
<i>Viburnum opulus</i>	39°02'–55°93' N; 1000–1600 m	Northwestern China, Central Romania America, Central Russia, Most of Europe and North- western America		1956	Sect.9 <i>Opulus</i>
<i>V. macrocephalum</i>	25°09'–32°04' N; 60–160 m	Southeastern China	Nanjing, China	1984	Sect.1 <i>Viburnum</i>
<i>V. prunifolium</i>	26°75'–44°75' N; 250 m	Southeastern America	New York, America	1982	Sect.1 <i>Viburnum</i>
<i>V. lantana</i>	21°54'–53°33' N; 250–3410 m	Most of Europe, Northwest- ern America and South- eastern Asia	Hungary	1957	Sect.1 <i>Viburnum</i>
<i>V. carlesii</i>	34°01'–41°63' N; 0–1300 m	North Korea and Japan	New York, America	1982	Sect.1 <i>Viburnum</i>

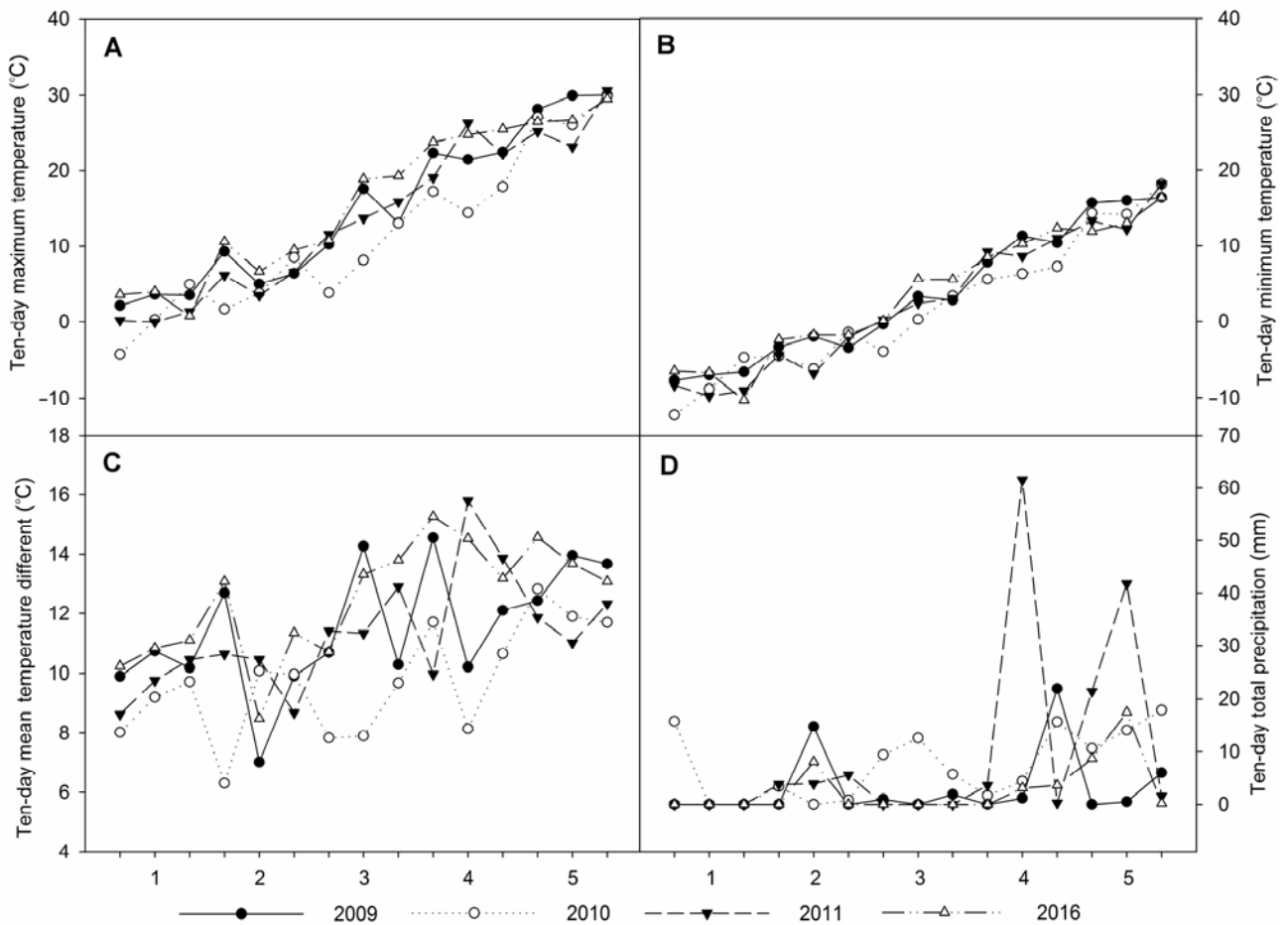


图1 物候观测年份2009–2011年及2016年的1–5月最高温度(A)、最低温度(B)、均温差(C)和总降雨量(D) (以旬为时间尺度统计, 气象数据来自北京市专业气象台)

其中2010年和2016年春季分别发生了40年来异常冷湿和50年来异常暖旱气象事件(王遵娅等, 2011; 王文峰, 2016)。

Figure 1 Meteorological parameters in phenological observations from January to May in 2009–2011 and 2016 including ten-day maximum temperature (A), ten-day minimum temperature (B), ten-day mean temperature different (C) and ten-day total precipitation (D) (To analyze data at ten-day scale, which were from Beijing Meteorological Observatory)

The extreme climatic events occurred in the spring of 2010 and 2016, which was characterized by extreme cold-wet in 2010 and warm-drought in 2016 respectively (Wang et al., 2011; Wang, 2016) (in Chinese).

4月上旬无降雨, 降水量比2009年同期明显减少(图1), 因此2016年春季气候相对暖旱。另一次气候异常发生在2010年春季, 出现了40年来的异常低温, 并且同期降雨明显偏多, 形成了气象上公认的异常冷湿气候(丁德平等, 2010; 王遵娅等, 2011; 陈莉等, 2012)。

2.2 春季气候异常时的花期响应格局

花期响应格局上, 5种荚蒾在花期长短和始花期的可塑性方面变化更为明显。从花期时长的年际变化来看,

与正常年份(2009年)相比, 冷湿(2010年春)和暖旱(2016年春季)年份, 荚蒾的花期时长表现与正常年份相当或有延长。同时我们发现相对于2009年正常年份, 在年际不同的气象事件发生时, 李叶荚蒾、黑果荚蒾和红蕾荚蒾的花期长短都未发生明显的变化(图2)。欧洲绣球和琼花则表现出花期长短变化的年际不确定性。其中, 欧洲绣球的开花时间在暖旱年份比冷湿年份更长, 琼花的开花时间则在暖旱和冷湿年份比正常年份更长(图2)。

与2009年正常年份相比, 2016年春季暖旱时荚

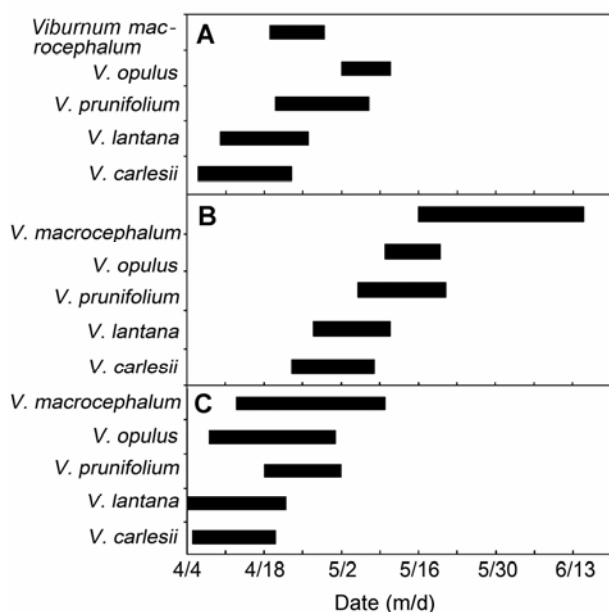


图2 2009–2016年春季气候变化中的荚蒾花期物候响应格局(其中2009和2010年的数据来自陈莉等(2012))

(A) 春夏气候正常(2009年); (B) 春季发生冷湿气象事件(2010年); (C) 春季发生暖旱气象事件(2016年)。图中黑色条形左端对应的日期为始花期, 右端对应的日期为末花期, 长度为花期长度。

Figure 2 The flowering phenological patterns of *Viburnum* responsive to climatic change in the spring from 2009 to 2016 (The data for 2009 and 2010 are from Chen et al. (2012))

(A) Normal year (2009); (B) The flowering onset delayed in the cold-wet spring of 2010; (C) The flowering onset advanced in the warm-drought spring of 2016. The left and right end of black bar corresponding to the date of flowering onset and flowering fading respectively, and the length of bar showing the duration of flowering.

蒾的始花期和末花期均提前(图2)。另外, 在不同的气象事件发生年份, 我们发现李叶荚蒾、黑果荚蒾和红蕾荚蒾的始花期和末花期都相对固定(图2)。例如, 这3种荚蒾在2010年春季冷湿时花期同步延迟了15–17天; 2016年春季暖旱时花期又同步提前了1–6天。从始花期的年际变化幅度来看, 无论经历了2010年的春季冷湿还是2016年的春季暖旱, 李叶荚蒾、黑果荚蒾和红蕾荚蒾的始花期(17–23天)变幅都较小(图3; 表2), 琼花和欧洲绣球的始花期(32–33天)则变幅较大(图3; 表2)。

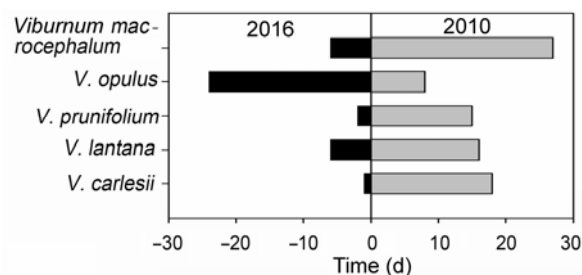


图3 2016年(A)春季暖旱和2010年(B)春季冷湿的气象事件中荚蒾始花期的变化幅度(以正常的2009年为参照点, 其中2010年的数据来自陈莉等(2012))

图中负值为2016年春季暖旱时荚蒾始花期相对于2009年正常年份均提前, 正值为2010年春季冷湿时荚蒾始花期相对于2009年均延迟。

Figure 3 The variance magnitude of flowering onset responsive to the climatic extremes over the warm-drought in spring of 2016 (A) and cold-wet in spring of 2010 (B) (Referred to data of normal 2009, which data for 2010 were from Chen et al. (2012))

Negative values indicating the advanced flowering onset in 2016 and the positive for the delay in 2010 compared to the reference year 2009.

表2 荚蒾始花期和花前活动积温($\geq 0^{\circ}\text{C}$)在2010年春季冷湿和2016年春季暖旱的变化幅度

Table 2 The variance magnitude of flowering onset and activity accumulated temperature over the cold-wet in spring of 2010 and the warm-drought in spring of 2016

Species	Flowering onset (day)	Activity accumulated temperature ($^{\circ}\text{C}$)
<i>Viburnum macrocephalum</i>	33	294.9
<i>V. opulus</i>	32	351.9
<i>V. prunifolium</i>	17	8.1
<i>V. lantana</i>	23	90.4
<i>V. carlesii</i>	18	31.4

2.3 花前活动积温的年际差异

从表2可以看出, 年际花期物候模式变幅小且种间变化相对固定的3个物种(李叶荚蒾、黑果荚蒾和红蕾荚蒾), 其花前活动积温都未发生明显改变; 而年际物候模式变化大的2个物种, 其花前活动积温的年际变化也较大。相对于2009年正常年份, 在花期特征相对固定的李叶荚蒾、黑果荚蒾和红蕾荚蒾中, 即使是花

前活动积温年际变化最大的李叶荚蒾, 其变幅也仅为10.13%。而对于物候模式变化大的琼花, 在2010年春季冷湿时花前活动积温增加了39.1%; 在2016年春季暖旱时花前活动积温减少了10.1%。同样, 欧洲绣球在2010年和2016年, 花前活动积温分别降低了12.8%和42.8% (图4)。

2.4 花期营养生长动态

观测结果显示, 春季气候暖旱时荚蒾枝条的同化产物分配增加, 枝条增粗明显。2016年5月中旬黑果荚蒾有果枝和无果枝的直径比2011年正常年份分别高出43.48%和27.68%; 欧洲绣球有果枝和无果枝直径比2011年正常年份分别高出82.26%和121.6% (图5 A1, A2, B1, B2)。同样, 在春季暖旱时叶片的生长速率加快, 叶面积更大但叶片更薄; 远果叶的同化产物分配显著增加。2016年春季暖旱时, 黑果荚蒾和欧洲绣球的叶面积增长速度比2011年正常年份总体明显加快, 叶面积也明显增大并出现了明显的停长拐点。而2016年春季暖旱并未导致叶片厚度高于正常年份 (图6 A1, A2, B1, B2)。从同化产物的分配上看, 2016年5月中旬暖旱时, 黑果荚蒾和欧洲绣球的远果叶叶

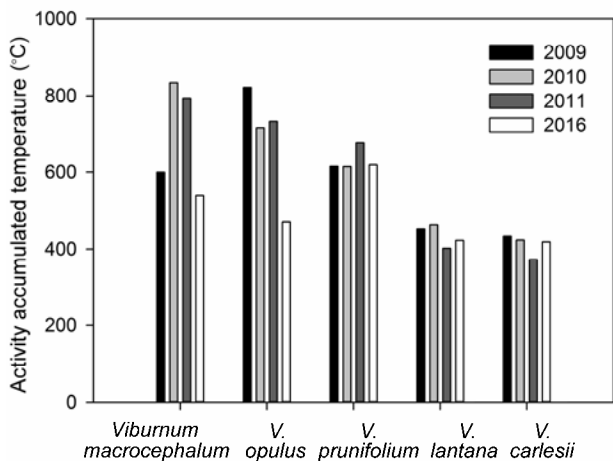


图4 荚蒾花前积温($\geq 0^{\circ}\text{C}$)在2009年、2010年(春季冷湿)和2016年(春季暖旱)的变化格局(其中2009和2010年的数据来自陈莉等(2012))

Figure 4 The patterns of activity accumulated temperature ($\geq 0^{\circ}\text{C}$) over 2009–2016, of which cold-wet occurring in spring of 2010 and warm-drought in spring of 2016 (The data for 2009 and 2010 are from Chen et al. (2012))

面积远高于近果叶, 分别高出17.96和33.78 cm^2 , 而在气候正常的2011年两者同期远果叶叶面积仅分别高出近果叶7.90和4.37 cm^2 , 远果叶与近果叶之间的叶面积差距增大(图7 A1, A2, B1, B2)。

2.5 讨论

2010年, 北方地区经历了40年一遇的春季冷湿的极端气象事件(王遵娅等, 2011)。2016年, 该地区平均气温比常年高 $1\text{--}2^{\circ}\text{C}$, 成为1961年以来历史同期的第2高值, 并且同期降雨减少了20%–80% (王文峰, 2016), 又发生了春季暖旱的异常气象事件(王素萍等, 2016; 王文峰, 2016)。大量研究早已证实, 气温是影响花期物候最为关键的气象因子(陆佩玲等, 2006), 正如春季升温会使诸多物种的花期提前一样 (Menzel et al., 2006; 陈彬彬等, 2007; 丁抗抗等, 2010; 李琪等, 2010; 王连喜等, 2010; Beaubien and Hamann, 2011), 荚蒾的花期在变暖的春季整体提前也理所当然。不仅如此, 近年的研究更加细化了增温对花期提前的影响作用。例如, Matthews和Mazer (2016)研究表明, 花期物候可能对春季的最低温度更为敏感, 最低温度升高时会使开花提前。同时, 较大的温差也有利于提前打破花芽休眠(毛丽萍等, 2012; 何东等, 2013), 这是因为土壤冰晶在春季最高和最低温度升高时会更快融化, 从而使严苛的低温环境得到改善(张宝成和白艳芬, 2015)。虽然降水对花期早晚的影响表现各异 (Abu-Asab et al., 2001; Crimmins et al., 2010), 但从新近降水与气温的相互作用看, 增温时降水的减少也可能不影响花期的提前 (Matthews and Mazer, 2016), 并且暖旱可能比暖湿气候对物候提前的影响更加强烈 (Siegmond et al., 2016), 这些都为暖旱春季荚蒾花期提前提供了更为精准的解释。

从花期物候的变化幅度(可塑性)来看, 在先后发生的冷湿和暖旱气象事件中, 荚蒾属花期物候的可塑性呈现高和低2种类型。李叶荚蒾、黑果荚蒾和红蕾荚蒾在经历复杂的气象变化时, 其始花期、花期长度和花前积温的变化阈值相对较小, 可塑性较低(表2; 图3); 而琼花和欧洲绣球的始花期、花期长短和花前积温的年际变化幅度较大, 表现出较高的环境可塑性。从物种对应的地理分布情况看, 可塑性较低的3个物种中除李叶荚蒾以外, 其它2个物种(黑果荚蒾和

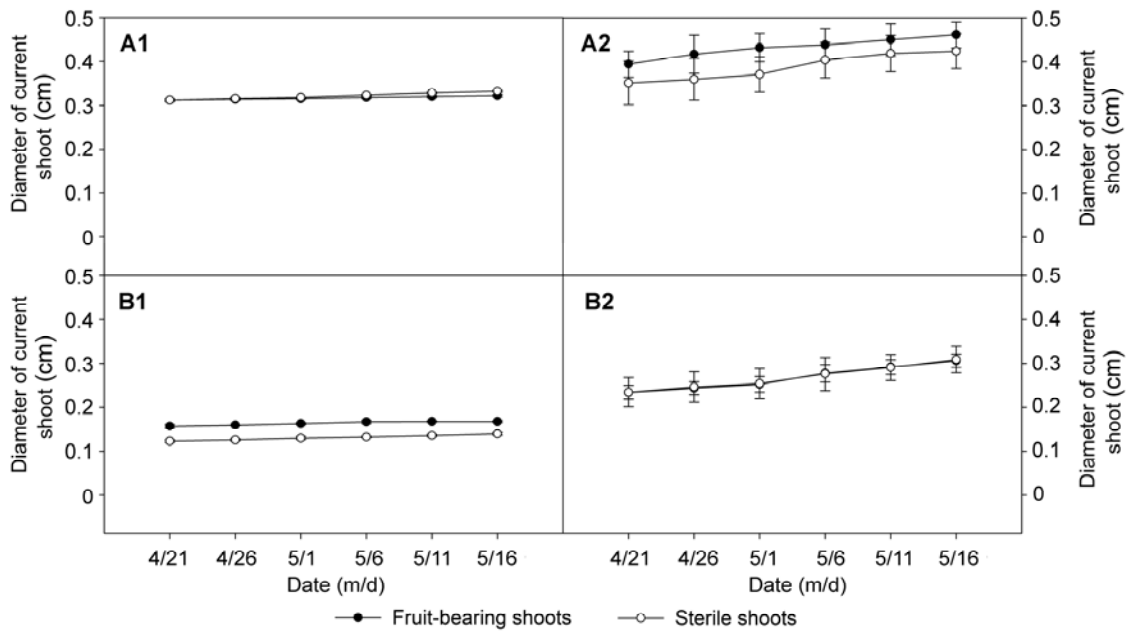


图5 2011年和2016年黑果荚蒾和欧洲绣球枝条生长的动态变化(其中2011年的数据来自陈莉等(2012))
(A1), (A2) 黑果荚蒾2011年和2016年的枝条生长; **(B1), (B2)** 欧洲绣球2011年和2016年的枝条生长。黑色实线为花期。

Figure 5 Growing dynamics of shoots for *Viburnum lantana* and *V. opulus* in 2011 and 2016 (The data for 2011 are from Chen et al. (2012))

(A1), (A2) The shoots of *V. lantana* in 2011 and 2016; **(B1), (B2)** The shoots of *V. opulus* in 2011 and 2016. Black solid line refers to the flowering length for each species.

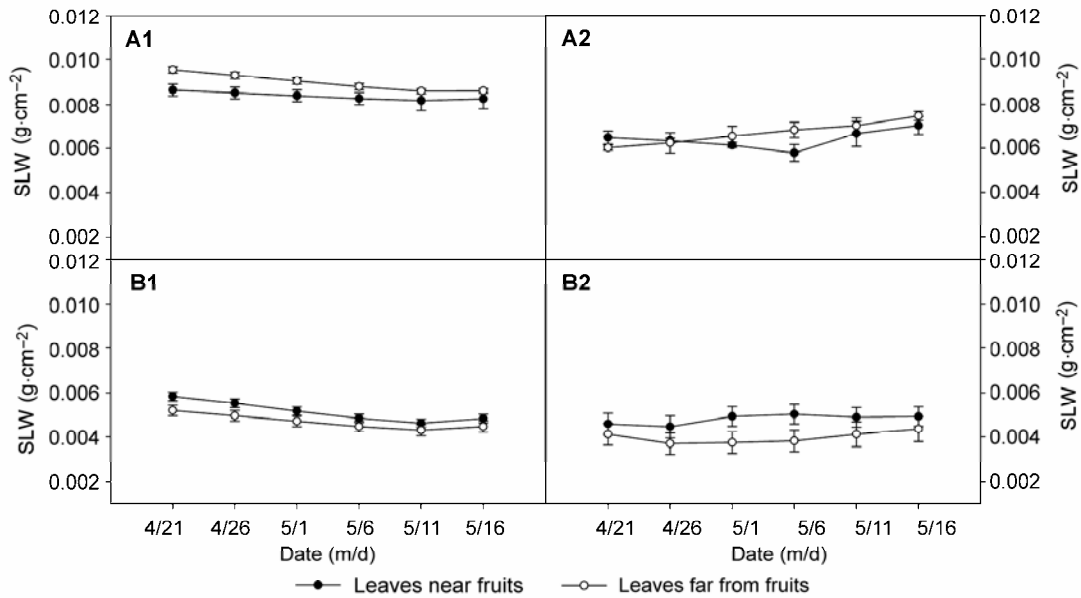


图6 2011年和2016年黑果荚蒾和欧洲绣球比叶重(SLW)的动态变化(其中2011年的数据来自陈莉等(2012))
(A1), (A2) 黑果荚蒾2011年和2016年的比叶重; **(B1), (B2)** 欧洲绣球2011年和2016年的比叶重

Figure 6 Specific leaf weight (SLW) for *Viburnum lantana* and *V. opulus* in 2011 and 2016 (The data for 2011 are from Chen et al. (2012))

(A1), (A2) SLW of *V. lantana* in 2011 and 2016; **(B1), (B2)** SLW of *V. opulus* in 2011 and 2016

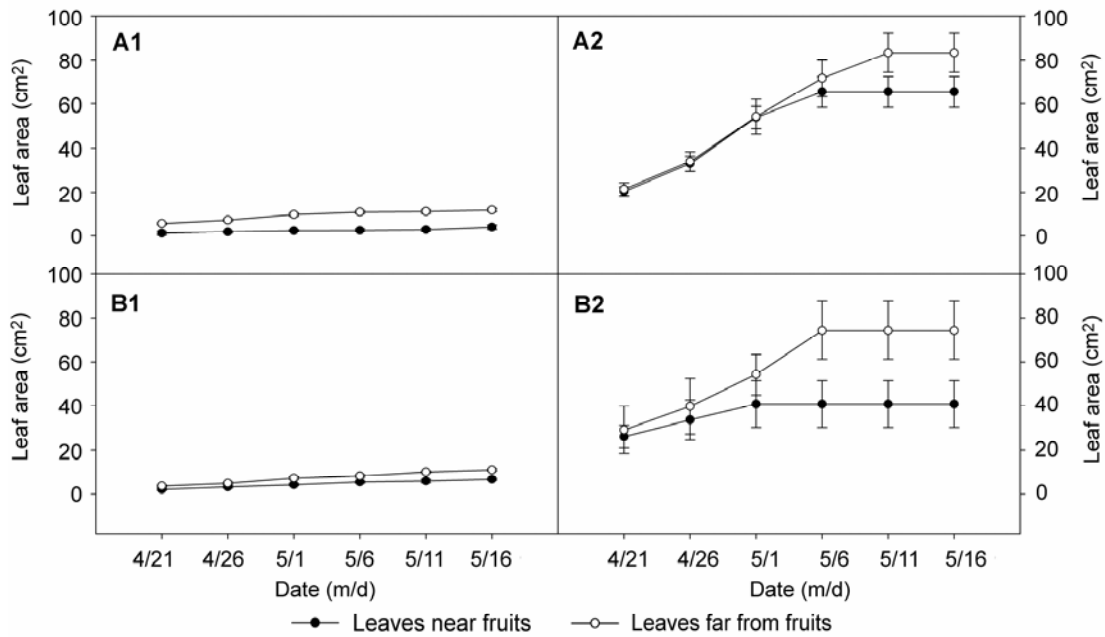


图7 2011年和2016年黑果荚蒾和欧洲绣球叶面积的动态变化(其中2011年的数据来自陈莉等(2012))
(A1), (A2) 黑果荚蒾2011年和2016年的叶面积; (B1), (B2) 欧洲绣球2011年和2016年的叶面积

Figure 7 Leaf area for *Viburnum lantana* and *V. opulus* in 2011 and 2016 (The data for 2011 are from Chen et al. (2012))
(A1), (A2) Leaf area of *V. lantana* in 2011 and 2016; (B1), (B2) Leaf area of *V. opulus* in 2011 and 2016

红蔷薇的海拔跨度较大(分别为1 300和3 400 m)(表1)。而可塑性较高的琼花和欧洲绣球的海拔跨度较小(分别为100和600 m)。可塑性阈值与物种对气候变化的敏感性高度相关(Richardson et al., 2017), 故温度敏感的物种受环境变化的影响大, 表现出花期长短或花前积温的年际变化较大, 即可塑性较大(曹书敏等, 2012; 王静等, 2014)。早期的研究表明, 较大的海拔跨度意味着较宽的气温变幅(潘红丽等, 2009), 其间分布的物种通过复杂或完善的内在调控机制降低温度敏感性(杨锐等, 2015), 使某些重要的生物学机制(如始花期)获得最小限度的环境干扰, 从而减少环境资源(如传粉者)的匹配代价。而海拔小跨度分布的物种对温度变化更加敏感, 这种敏感性可能会像欧洲绣球(始花期表现为对暖旱更敏感)和琼花(始花期表现为对冷湿更敏感)(图3)一样, 体现在始花期在气候变化中的较大可塑性上。但这并非意味着此类物种整体有着较低的环境适合度, 正如欧洲绣球可能通过三向地带性中纬度跨度上的广泛分布作为补充(表1)。同时我们也注意到, 欧洲绣球和琼花的始花期在引种地表现出较大的水热可塑性(图3; 表2), 带有明显的

原生境适应性痕迹。欧洲绣球分布(或生长)在美国中部至北部以及俄罗斯中部的中海拔较为寒冷的地区, 因而其始花期对春季冷湿的气候变化远不及暖旱气候敏感(图3); 琼花表现出对暖旱变化不敏感(图3), 这与其大多分布在中国东南部低海拔地区所形成的较高温适应高度相关。

我们还注意到在花期物候的种间相对变化中, 无论春季发生何种气象事件(冷湿或暖旱), 李叶荚蒾、黑果荚蒾和红蔷薇的相对始花期都未发生明显的年际变化(图2)。本研究结果中此3个物种花前活动积温的年际保守性(图4)无疑为其花期的相对稳定性提供了充分的解释。此外, 利用花前积温具年际保守性的物种还可准确推测特定年份花期的早晚(刘克长等, 1991; Ansquer et al., 2008; Chung et al., 2009; 王言鑫, 2015)。与花前积温保守性巧合的是, 这3个物种也是系统进化树中的近缘种(Winkworth and Donoghue, 2004), 但遗憾的是, 我们未能从已有的研究中找到近缘物种与花前积温年际保守性的关联。另外, 从观测的5种荚蒾来看, 无论春季出现冷湿还是暖旱的气象事件, 其花期时长都未表现比正常年份

更短。琼花和欧洲绣球反而在异常年份出现花期延长,这显然为传粉者在气候异常情况下造访提供了更多的机会,进而为莢蒾属植物广泛分布提供繁殖保障。

花期前后作为同化器官的叶片及作为支持和输导器官的枝条的生长直接受到气候变化的影响,进而影响随后的果实发育(孙俊等, 2004; 张亚杰和冯玉龙, 2004; Feng et al., 2008)。并且在同化物就近分配原则的驱使下(Hoch, 2005; 刘颖慧等, 2006),果实的发育会受到近果叶生长的影响。2016年的春季暖旱引发了叶面积增长速率显著增加,但包括近果叶和远果叶在内的叶片同化产物的积累却未增加,从而可能影响果实的发育。这与环境温度升高后作物会生长加快(Wheeler et al., 1996)而产量却下降(Wheeler et al., 1996, 2000)的结果相一致,表明春季暖旱不利于莢蒾叶片同化物的积累。同时,暖旱虽然能够促进莢蒾枝条粗度的增加,但在叶片同化物积累减少的情况下,推测果实发育所需的同化产物供给可能会受到影响。

参考文献

- 曹书敏, 杨俊明, 赵秋芳, 孟凡虎, 王国兵, 宋双双 (2012). 园林树木花期性状与有效积温的关系研究. 西部林业科学 41, 35–41.
- 常兆丰, 韩福贵, 仲生年 (2012). 民勤荒漠区草场植被对气温和降水的响应. 草业科学 21, 213–222.
- 陈彬彬, 郑有飞, 赵国强, 陈怀亮 (2007). 河南林州植物物候变化特征及其原因分析. 植物资源与环境学报 16, 12–17.
- 陈莉, 石雷, 崔洪霞, 张爱英, 张德山, 王玲, 夏菲 (2012). 莢蒾属植物花期物候及生长对引种地年际气候波动的响应. 植物学报 47, 645–653.
- 戴攀峰, 谭敦炎 (2011). 雪莲的开花生物学特性及其生态适应意义. 植物生态学报 35, 56–65.
- 丁德平, 张爱英, 韩超, 任国玉, 谢庄 (2010). 2009年11月北京极端低温和强降水事件分析. 气候与环境研究 15, 395–404.
- 丁抗抗, 高庆先, 李辑 (2010). 我国植物物候变化及对气候变化的响应综述. 安徽农业科学 38, 7414–7417.
- 何东, 彭尽晖, 邱波, 彭亮, 胡凌雪, 胡瑶, 赵盈盈 (2013). 温度对观赏植物花芽分化影响的研究进展. 中国园艺文摘 3, 40–42.
- 李琪, 薛雪, 李剑萍, 王连喜 (2010). 1981–2006年固原市榆树自然物候对气候变化的响应. 安徽农业科学 38, 3552–3555.
- 梁艳, 干珠扎布, 张伟娜, 高清竹, 旦久罗布, 西饶卓玛, 白马玉珍 (2014). 气候变化对中国草原生态系统影响研究综述. 中国农业科技导报 16, 1–8.
- 廖梅英 (2012). 气候变化对武汉木本植物物候期的影响. 湖北林业科学 176, 35–37.
- 刘克长, 刘怀杞, 张继祥, 任宗兴 (1991). 牡丹花前温度指标的确定与花期预报. 山东农业大学学报 22, 397–402.
- 刘颖慧, 贾海坤, 高琼 (2006). 植物同化物分配及其模型研究综述. 生态学报 26, 1981–1992.
- 陆佩玲, 于强, 贺庆棠 (2006). 植物物候对气候变化的响应. 生态学报 26, 923–929.
- 毛丽萍, 李亚灵, 温祥珍 (2012). 苗期昼夜温差对番茄产量形成因子的影响分析. 农业工程学报 28, 172–177.
- 潘红丽, 李迈和, 蔡小虎, 吴杰, 杜忠, 刘兴良 (2009). 海拔梯度上的植物生长与生理生态特性. 生态环境学报 18, 722–730.
- 祁如英 (2006). 木本植物物候变化及其对气候变化的响应. 青海气象 2, 27–31.
- 孙俊, 章镇, 盛炳成, 孙其宝 (2004). 夏季叶施¹⁵N-硫酸果梅对¹⁵N的吸收与运转. 中国农学通报 20, 154–156.
- 王静, 常青, 柳冬良 (2014). 北京城市化进程中早春草本植物开花物候期的变化响应. 生态学报 34, 6701–6710.
- 王连喜, 陈怀亮, 李琪, 余卫东 (2010). 植物物候与气候研究进展. 生态学报 30, 447–454.
- 王素萍, 王闪闪, 冯建英 (2016). 2016年春季全国干旱状况及其影响与成因. 干旱气象 34, 584–589.
- 王文峰 (2016). 2016年春季气候对农业生产的影响. 中国农业气象 37, 376–377.
- 王言鑫 (2015). 南京市木本植物花期对气候变化的响应研究. 硕士论文. 南京: 南京林业大学. pp. 17–31.
- 王遵娅, 曾红玲, 高歌, 陈峪, 司东, 刘波 (2011). 2010年中国气候概况. 气象 37, 439–445.
- 徐炳声 (2011). 中国植物志(第72卷). 北京: 科学出版社. pp. 13–104.
- 杨锐, 张博睿, 王玲玲, 杨建军, 苏文华, 张光飞, 杨波, 周睿 (2015). 元谋干热河谷植物功能性状组合的海拔梯度响应. 生态环境学报 24, 49–56.
- 张宝成, 白艳芬 (2015). 花期物候对气候变化的响应进展. 北方园艺 22, 190–194.
- 张往祥, 魏宏亮, 江志华, 曹福亮, 汤庚国 (2014). 观赏海棠品种群的花期物候特征研究. 园艺学报 41, 713–725.

- 张亚杰, 冯玉龙 (2004). 不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系. *植物生理与分子生物学学报* **30**, 269–276.
- 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. *Biodivers Conserv* **10**, 597–612.
- Ansquer P, Khaled RAH, Cruz P, Theau JP, Therond O, Duru M (2008). Characterizing and predicting plant phenology in species-rich grasslands. *Grass Forage Sci* **64**, 57–70.
- Beaubien E, Hamann A (2011). Spring flowering response to climate change between 1936 and 2006 in Alberta, Canada. *Bioscience* **61**, 514–524.
- Beaubien EG, Freeland HJ (2000). Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature. *Int J Biometeorol* **44**, 53–59.
- Chung U, Jung JE, Seo HC, Yun JI (2009). Using urban effect corrected temperature data and a tree phenology model to project geographical shift of cherry flowering date in South Korea. *Clim Change* **93**, 447–463.
- Crimmins TM, Crimmins MA, Bertelsen CD (2010). Complex responses to climate drivers in onset of spring flowering across a semi-arid elevation gradient. *J Ecol* **98**, 1042–1051.
- Feng YL, Fu GL, Zheng YL (2008). Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation, and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. *Planta* **228**, 383–390.
- Hoch G (2005). Fruit-bearing branchlets are carbon autonomous in mature broad-leaved temperate forest trees. *Plant Cell Environ* **28**, 651–659.
- Matthews ER, Mazer SJ (2016). Historical changes in flowering phenology are governed by temperature × precipitation interactions in a widespread perennial herb in western North America. *New Phytol* **210**, 157–167.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A, Chmielewski FM, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl A, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatcza K, Måge F, Mestre A, Nordli O, Penuelas J, Pirinen P, Remisova V, Scheffinger H, Striz M, Susnik A, Van Vliet AJH, Wielgolaski FE, Zach S, Züst A (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob Chang Biol* **12**, 1969–1976.
- Newell EA (1991). Direct and delayed costs of reproduction in *Aesculus-Californica*. *J Ecol* **79**, 365–378.
- Niu SL, Luo YQ, Li DJ, Cao SH, Xia JY, Li JW, Smith MD (2014). Plant growth and mortality under climatic extremes: an overview. *Environ Exp Bot* **98**, 13–19.
- Richardson BA, Chaney L, Shaw NL, Still SM (2017). Will phenotypic plasticity affecting flowering phenology keep pace with climate change? *Glob Chang Biol* **23**, 2499–2508.
- Siegmund JF, Wiedermann M, Donges JF, Donner RV (2016). Impact of temperature and precipitation extremes on the flowering dates of four German wildlife shrub species. *Biogeosciences* **13**, 5541–5555.
- Wheeler TR, Craufurd PQ, Ellis RH, Porter JR, Prasad PVV (2000). Temperature variability and the yield of annual crops. *Agric Ecosyst Environ* **82**, 159–167.
- Wheeler TR, HongTD, Ellis RH, Batts GR, Morison JIL, Hadley P (1996). The duration and rate of grain growth, and harvest index, of wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to temperature and CO₂. *J Exp Bot* **47**, 623–630.
- Winkworth RC, Donoghue MJ (2004). *Viburnum* phylogeny: evidence from the duplicated nuclear gene *GBSSI*. *Mol Phylogenet Evol* **33**, 109–126.
- Yang QE, Hong DY, Malécot V, Boufford DE (2011). Flora of China, Vol. 19. Beijing: Science Press. pp. 570–611.

Response of Flowering Phenology of *Viburnum* to Abnormal Meteorological Events

Congcong Xu^{1,2}, Hongxia Cui^{2*}, Lei Shi^{1,2*}, Fei Xia², Zhaoyin Yin³, Deshan Zhang³

¹Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China; ²Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ³Beijing Meteorological Observatory, Beijing 100089, China

Abstract Abnormal meteorological events occur frequently under global climate change. As another unusual meteorological event, a warm-dry climate occurred in North China in spring 2016 after the extreme cold-wet weather in spring 2010. Phenological observations of the flowering phenology of *Viburnum* from 2009 to 2016 showed that flowering onset was advanced in the warm-dry spring in 2016, but flowering duration was never shortened over the observation years; and the variance in threshold on flowering onset, active accumulated temperature and flowering duration of species with narrow altitude spanning, for *V. macrocephalum* and *V. opulus*, for example, were very wide, whereas species with large altitude spanning, such as *V. prunifolium*, *V. lantana* and *V. carlesii*, presented limited plasticity on flowering onset, active accumulated temperature and flowering duration; moreover, the relative flowering onset among these 3 species did not change, whatever meteorologically occurred in spring over several years. As well, the allocation of assimilation on shoots increased by significantly increased shoot diameter and simultaneously increased leaf growth rate as compared with the normal year. However, leaves became much thinner than the normal year. The assimilation was allocated more to those leaves far from fruits experiencing a warm-dry event. Study of the flowering phenology responsive to extreme meteorological events at a given hierarchy can reveal an environmental plasticity of flowering during extreme climate change and provide basic information for classical phenological research.

Key words active accumulated temperature, climate change, flowering phenology, vegetative growth, *Viburnum*

Xu CC, Cui HX, Shi L, Xia F, Yin ZY, Zhang DS (2017). Response of flowering phenology of *Viburnum* to abnormal meteorological events. *Chin Bull Bot* **52**, 297–306.

* Authors for correspondence. E-mail: cuihongxia@ibcas.ac.cn; shilei@ibcas.ac.cn

(责任编辑: 孙冬花)