

DOI: 10.5846/stxb201309102245

肖宜安, 张斯斯, 闫小红, 董鸣. 全球气候变暖影响植物-传粉者网络的研究进展. 生态学报, 2015, 35(12): 3871-3880.

Xiao Y A, Zhang S S, Yan X H, Dong M. New advances in effects of global warming on plant-pollinator networks. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(12): 3871-3880.

全球气候变暖影响植物-传粉者网络的研究进展

肖宜安^{1,2,4}, 张斯斯^{1,2}, 闫小红^{1,4}, 董 鸣^{3,*}

1 井冈山大学生命科学学院, 吉安 343009

2 西南大学生命科学学院, 北碚 400715

3 杭州师范大学生命科学学院, 杭州 311121

4 江西省生物多样性与生态工程重点实验室, 吉安 343009

摘要:植物与传粉者间相互作用,构成了复杂的传粉网络。目前,以气候变化为主要特征的全球变暖对植物-传粉者网络的影响备受关注,概述了近年来这方面研究的几个主要热点问题及其进展,和相关研究方法。并在此基础上,提出了气温持续上升背景下,植物-传粉者网络未来的研究趋势。当前研究的主要热点问题有:(1)气候变暖使植物、传粉者的物候发生变化,并通过影响植物的开花时间和传粉者活动时间,导致两者在物候时间上的不同步。(2)气候变暖导致植物、传粉者的群落结构变化,促使其地理分布向更高纬度和更高海拔扩散,这可能潜在的导致两者空间分布的不匹配。(3)植物和传粉者通过增加或减少其丰富度来响应气候变暖,可能导致传粉网络结构特征发生变化。(4)面对气候变暖导致植物和传粉者间物候和地理分布错配所引发的互作改变,甚至解体,传粉网络可通过自身网络结构及快速进化来缓冲和适应。在今后研究中,以下几个问题值得探讨:1)气候变暖对植物-传粉者网络影响的大时空尺度变异模式。2)多因素协同作用对植物-传粉者网络的影响特征。3)全球气候变暖对植物、传粉者物候匹配性影响的机理。

关键词:全球气候变暖;植物-传粉者网络;物候;丰富度;分布;协同作用;匹配性

New advances in effects of global warming on plant-pollinator networks

XIAO Yi'an^{1,2,4}, ZHANG Sisi^{1,2}, YAN Xiaohong^{1,4}, DONG Ming^{3,*}

1 School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an, 343009, China

2 School of Life Sciences, Southwest University, Beibei 400715, China

3 School of Life Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 311121, China

4 Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Ji'an 343009, China

Abstract: The interactions between plants and pollinators result in complex pollination networks. The effects of global climate warming on plant-pollinator networks have attracted extensive attention at present. In this paper, we attempt to introduce several major advances and some new interests in this area. Furthermore, we discussed the future research trends of plant-pollinator networks based on continuously rising temperature. (1) Climate warming makes phenology shift of plants and pollinators by affecting flowering time of plants and activity time of pollinators, which leads to a temporal decoupling of plants and pollinators. (2) Climate warming may cause changes in community structure of plants and pollinators and thus make them distribute to areas in higher latitude and altitude. These changes may result in spatial mismatch of plants and pollinators. (3) Plants and pollinators response to climate warming by increase or decrease its abundance, which may cause changes in structure of pollination networks. (4) The structure and rapid evolution of pollination networks can adapt to the

基金项目:国家自然科学基金项目(31060069, 31360099);教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-07-0385);江西省自然科学基金项目(2010GZN0129);江西省高水平学科(生物学)

收稿日期:2013-09-10; **网络出版日期:**2014-07-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dongming@hznu.edu.cn

changes or even collapse of interaction between plants and pollinators that result from the phenological and geographical distribution mismatch caused by climate warming. The following contents should be studied in the further research: (1) The effects of climate warming on plant-pollinator networks at large spatiotemporal scales; (2) The effects of multi-factorial synergy on plant-pollinator networks; (3) The mechanism of phenological matching caused by global warming.

Key Words: global warming; plant-pollinator network; phenology; abundance; distribution; multi-factorial synergy; matching

由于植物固着生长的习性,其花粉传递依赖一定的媒介,所以植物与传粉者间的相互作用构成植物有性繁殖的重要过程。复杂的生物互作网络(如捕食、寄生、传粉作用),在维持生物多样性中扮演着重要角色^[1]。尤其是传粉互作网络所提供的生态服务的重要性已获得越来越多的认可^[2]。世界上植物-传粉者互作网络中包括至少有 300000 种植物物种和超过 200000 种脊椎动物和昆虫物种^[3]。此外,多样化的传粉者组成可通过强化传粉服务、提高植物繁殖力来提升生态系统功能^[4]。因此,植物-传粉者互作网络也成为近 20 年来国际生态学领域研究的重要热点,并取得了丰富成果^[5-7]。

以全球变暖和大气 CO₂ 浓度升高为主要特征的全球变化正持续影响着陆地生态系统的结构和功能,威胁着人类的生存与健康,因而倍受世界各国政府和科学家的普遍关注^[8-9]。大量的监测和模型模拟研究表明,20 世纪开始的全球温室效应不断继续着,而且有不断扩大的趋势^[10]。全球平均地表温度在 20 个世纪已经增加了大约 0.6K^[11],并且在未来几十年可能还会快速地继续上升^[12]。随着全球气候变暖和植物、传粉者种群数量的下降,由生物多样性和传粉服务维持的群落结构正在不断改变^[13]。研究表明,在全球气候变暖影响下,许多动植物的分布及其物候,最近几十年已经发生了显著偏离^[14]。最明显的例子是气候变化干扰了植物的开花物候与传粉者活动物候间的重叠,从而改变了植物与其传粉者的互作关系^[15]。自植物-传粉者网络受全球气候变暖影响受到关注以来,在许多方面都取得了显著进展,但国内相关研究明显滞后。为此,本文仅针对其中的几个热点问题作一概述,以为国内研究者提供参考,促进国内相关研究的发展。

1 物候

1.1 植物开花物候

温度在决定植物和动物生活周期中扮演着重要角色。气候变暖使许多物种的物候发生迅速而明显地转移^[16-18]。模拟增温实验和长期观察研究发现,许多植物通过提前开花来响应气候变暖^[19-20]。例如,Miller-Rushing 等人^[21]监测了 97 株野樱桃(*Prunus* sp.) 在 25a 的开花时间,结果发现:此期间由于环境温度上升了 1.8 °C,从而导致野樱桃开花时间提前了 5.5d。虽然花期提前是植物响应气温升高的普遍现象,但有的植物则推迟花期^[22],也有些植物的花期没有明显变化^[23]。这表明,植物开花物候对气候变暖的响应是复杂的,不同物种的响应策略不一样。

植物物种的开花持续时间是温度影响物候的另一个重要方面,因为这对植物的生长及其为传粉者提供花粉/花蜜等食物资源都具有重要意义。许多研究表明,全球气候变暖可导致大多数植物生长季节延长。比如,研究发现气候变暖使东亚地区的一些植物提前了春季物候,同时推迟秋季物候,从而延长了植物群落的生长期^[24]。事实上,过去几十年间,气候变暖也导致了欧洲许多植物群落生长季的延长^[25]。Post 和 Stenseth^[26]分析了挪威 97 个群落的植物物候,却发现由于环境温度上升,11 种植物中只有 4 种既延长了开花持续时间,也提前了始花期,而其它植物则仅仅提前了始花期。然而,关于植物开花持续时间如何受气候变暖影响的报道较少。

1.2 传粉者物候

已有研究表明,全球约有 90% 的植物需要依赖动物传粉以完成其繁殖^[27],而且大多数的传粉者是昆虫。

昆虫的生活周期很大程度受温度的影响^[28]。温度不断上升时,昆虫能通过加快其孵化过程,提前发育为成虫^[29]。研究气候变暖对昆虫物候的影响,通常是观察成虫的首次出现时间和传粉的持续时间受温度升高的变化。目前,国外科学家以蝴蝶、蜜蜂、甲虫等常见传粉昆虫为对象,开展了气候变暖对昆虫物候期影响的研究。有报道表明,随着温度升高 1 °C,蝴蝶传粉时间提前 2—10 d^[16]。Stefanescu 等^[30]分析了 1988 年到 2002 年西班牙地区的物候资料,发现该地区 2—4 月份温度上升,17 种蝴蝶提前了其首次出现时间,8 种蝴蝶延长了其飞行时间。此外,西班牙的意大利蜜蜂(*Apis mellifera* L.)和菜粉蝶(*Pieris rapae*)的首次出现时间都随当地气温升高而提前^[31]。

1.3 植物-传粉者物候匹配性

气候变暖可改变植物、传粉者的物候,并破坏物种之间已有的互作关系^[32]。研究表明,随着温度的上升,许多植物的物候期会提前^[33-34],有些则会延迟^[35];同样,气候变暖也可能导致动物(例如昆虫、候鸟、哺乳类)的出现或迁徙时间提前或者延迟^[32,36]。虽然植物和传粉者均可提前或者延迟其物候,甚至有些动物可能主动调整自身物候来匹配植物的开花物候,但由于二者的响应程度不同,而且传粉动物对气候变暖的响应比植物更加敏感^[37],这就可能导致植物和传粉者间物候匹配性发生改变。一个典型的例子是,最近数十年来,气候变暖导致了伊比利亚半岛的传粉昆虫物候比其传粉植物开花物候显著提前,这使传粉昆虫与其原有授粉对象之间的互作机会显著降低^[38]。

传粉者与植物间的物候不匹配,还导致传粉者出现花资源供应短缺,可获得的有效花粉资源减少,进而使其种群数量下降。植物则因缺乏合适的传粉者,而导致传粉失败,其通过有性繁殖产生个体的数目会急剧减少,并可能最终导致植物群落衰退。例如,一些早花植物在暖春时花期提前,而熊蜂出现时间并不受气候变暖的影响,其后果是开花植物结实率显著降低^[39]。

2 群落组成和分布

2.1 植物群落组成和分布

众所周知,气候影响生物的分布及其互作网络^[40]。随着物种原生境区域温度的改变,物种分布会随之发生变化,因为物种总是倾向于分布在气候条件最适宜的区域。大量研究表明,温度升高可导致低海拔地区的物种向高海拔地区迁移,增加了高海拔地区物种的多样性,从而改变高海拔地区的物种组成和群落结构。如,与历史记录相比,阿尔卑斯山 30 个山峰在 1992 年到 1993 年间的植物物种丰富度增加了 70%^[41]。通过比较当前和 1945 年蒙特利尔山脉的植被分布发现,欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)向更高海拔上移了 70 m,同时其原生境被更低海拔的冬青栎(*Quercus ilex*)和其他植被所替代^[42]。与历史植被记录相比,瑞士低海拔地区森林中耐热植被的丰富度显著增加了,且山地物种在低海拔的地理分布有消失的趋势^[43-44]。气候变暖迫使物种向高海拔或高纬度地区迁移,可能导致那些未来适宜生境变小或原有分布区被隔离的种群灭绝,从而增加低纬度和已经濒危种群的风险。

2.2 动物群落组成和分布

温度是限制昆虫分布的主要因子之一,全球气候变暖导致的温度升高必然对昆虫的地理分布产生重要影响^[45]。同时,由于昆虫地理分布的变化会使其原生境中昆虫的种类组成和群落结构发生变化。研究表明,受气候变暖的影响,传粉昆虫倾向于向高纬度(两极地区)和高海拔地区分布扩散^[46-47]。例如,分布于加利福尼亚州和加拿大的 *Euphydryas editha* 在过去 100a 内分别向高海拔地区迁移了 124 m 和 105 m^[48];由于温度持续上升,在英国过去 30a 期间许多甲虫、蝴蝶、蜻蜓和蝗虫的地理分布向两极和高海拔地区发生迁移^[49]。这表明,传粉者可通过较高的迁移扩散能力以适应气候变暖带来的威胁,减少灭绝的风险。

2.3 植物-传粉者的空间匹配性

不同的生物对气候变化的响应可表现在其不同的迁移速度上。生命周期短、繁殖快的传粉昆虫迁移速度明显快于生命周期长、繁殖较慢的植物。植物和传粉者间不同的迁移速度意味着气候变化可能会打乱现有物

种间的互作关系^[50-51],进而可能使植物和传粉者在地理分布上的不匹配。然而,当前有关气候变暖影响互作物种的研究大多数集中在物候匹配性方面,而对气候变暖引起互作物种间空间不匹配性的研究则相对较少^[52]。关于气候变暖造成植物-传粉者网络空间不匹配的直接证据依然非常缺乏。

3 丰富度

3.1 花的丰富度

由于气温增加对物种生存、生长和竞争能力的影响,植物可通过显著的改变其本身或花的丰富度来响应不断持续的气候变暖^[53],多数研究表明,北极和高山地区的植物常通过提高生殖投资(增加花的数量)以响应气温升高^[54]。但增温限制了一些植物的春化作用,因此导致其花或种子产量下降^[55]。如,由于全球气候变暖导致降雪量的减少,使 *Delphinium nelsonii* 在 1973 年到 1989 年期间花的丰富度逐年降低^[56]。

花丰富度的增加,可能提高植物的花粉输出率和结实率,从而影响其雌雄适合度^[57]。因为花丰富度的增加,可改变植物开花模式,提高其对传粉者访花吸引力,使植物提供给传粉者的有效资源发生变化,进而使传粉网络结构特征发生变化(如泛化、特化、不对称等)。泛化传粉系统,可能因为气候变暖导致其开花模式更为集中,从而影响了部分传粉者的有效访问,因此可能更倾向于成为特化者。如通过模拟增温实验对 14 种植物的传粉网络结构影响的实验结果表明,增温使大多数植物的传粉者及其访花频率显著减少^[7]。这可能表明,随着温度升高,使植物-传粉者网络趋向更高的特化水平。专化的传粉系统可能因为失去特定传粉者影响其有性繁殖成功,而更容易崩溃。但它们也可能因气候变暖导致的花丰富度增加,吸引更多的传粉者,从而倾向于成为泛化者。不过,这些推论都还需要更多的实验数据加以证明。

3.2 动物丰富度

气候变暖可对昆虫丰富度产生直接或间接影响^[47,58]。气候变暖会增加中、高纬度地区昆虫的丰富度^[59],而随着气温升高我国新疆阿波罗绢蝶(*Parnassius apollo*)的种群数量下降^[60]。在西印度群岛,温度变化对不同传粉者的丰富度产生不同影响,随着温度升高,鸟类和双翅目昆虫丰富度增加,但蜜蜂丰富度下降^[61]。但总的来说,有关气候变暖直接影响传粉者丰富度的研究报道不多。

食物有效应是影响大多数传粉者的活动和种群密度的关键因素^[39,62]。气候变暖可增加或减少植物的开花数量、影响开花物候与模式,并影响传粉者的食物资源,传粉昆虫在失去通过植物所提供的花蜜和(或)花粉食物后,其丰富度可能受到间接影响。如 1953 年到 2002 年期间日本气象机构监测 4 种李属(*Prunus*)树种开花时间和菜粉蝶(*Pieris rapae*)(潜在的传粉者)的首次出现时间,发现其开花物候比过去 30a 有所提前,而菜粉蝶出现的时间推迟^[63],从而降低了菜粉蝶对李属植物的有效依赖,并降低传粉者的种群密度和丰富度。

4 植物-传粉者互作网络的缓冲机制

由气候变化导致的植物与传粉者物候和分布的不匹配可引发它们之间原有互作关系解体^[39]。然而,植物-传粉者互作网络能产生某些缓冲机制以适应长期合作伙伴的缺失^[64]。

4.1 网络结构的缓冲作用

传粉网络的嵌套结构是指在核心的泛化者相互作用,而特化者只与泛化者互作^[65]。不对称性是指植物与传粉者互作趋向特化者与泛化者相互作用^[66]。传粉网络的这种嵌套结构和不对称性有助于降低系统对物种灭绝、干扰和栖息地丧失的敏感性^[67]。这表明传粉是冗余的生态服务,即使部分特化传粉者消失,但其他泛化传粉者将会担负起传粉的功能。这些特征能缓解气候变暖对植物-传粉者互作的影响,有助于维持互作系统的相对稳定。如 Memmott 等^[68]通过模拟传粉网络物种灭绝对其结构变化的影响,结果表明:当网络有 80% 的传粉者随机灭绝,仍有超过 60% 的植物有传粉者访花;当网络有 80% 的植物随机灭绝时,仍有 80% 的传粉者有访问对象。

4.2 快速进化

互作系统对于环境变化和相互改变的快速反应能力有助于适应气候变化^[69]。例如,干旱条件下,气候变

暖可导致一年生植物芜菁 (*Brassica rapa*) 通过提前开花以适宜环境变化,且其开花时间具有可遗传性^[70]。由于气候变暖对植物和传粉者物候影响的差异性,某些传粉者能准确追踪其传粉植物的物候变化。如当植物始花期提前 2—3 周时,英国的红襟粉蝶 (*Anthocharis cardamines*) 首次出现时间仍能与其传粉植物同步^[71]。此外,随着传粉者数量的急剧减少,植物可从依赖动物传粉向非生物传粉发生进化,比如风媒传粉^[72]或完全自花授粉^[73]。

5 全球气候变暖对传粉网络影响的研究方法

5.1 长期观测数据的积累

由于气候变化的长期性,目前关于气候变暖对植物和昆虫的研究通常是基于观测几十年乃至上百年的植物和动物的物候数据、地理分布、丰富度等情况与相对应时期的历史气候数据积累来分析气候变暖对植物和传粉之间关系的变化特征和趋势,进而探明气候变暖对植物、传粉者物候、地理分布、丰富度,以及植物-传粉者网络的影响。例如,Gaur 等人^[74]通过研究喜马拉雅山过去 100a 的数据发现,随着全球变暖,高山地区的植物物种丰富度有明显增加的趋势。Kelly 和 Goulден^[75]通过对美国加利福尼亚州圣罗莎山 1977—2007 年间植被分布范围研究发现,由于温度升高,群落中的优势种平均海拔上升了 65 m。

5.2 统计分析和模型预测的运用

随着生物科学、计算机技术、3S 技术的发展,已经开发出应用于群落物种研究的分析软件(如 Ucinet、Pajek、Gephi、Cytoscape、Network3D 等软件)。通过收集历史的气候和动植物物候、地理分布等数据,选择合适的数学表达式,建立动植物与气候数据之间的关联模型,再利用模型人为假设温度升高的条件下研究植物、传粉者物候、地理分布、种群密度等变化来预测气候变化对动植物的影响。这也是当前研究气候变化对传粉网络影响的一个重要途径。目前使用较普遍应用的是研究气候变化对物候影响的物候模型,如 Ahas 等^[76]利用爱沙尼亚 1948—1996 年 3 个气象站 24 个物候期编辑了物候历,并分析了气候变化上下 2 °C 变化后物候的可能变化,用线性统计分析显示春季和夏季物候提前,而秋季推迟。Cenci 等^[77]根据 1960—1982 年间意大利中部圭多尼亚的 500 种物种开花期原始资料,建立了 57 个野生物种开花期预报和 3 个物候-气候模型。

此外,研究全球气候变暖影响动植物物种空间分布的模型主要是生态位模型(ecological niche modeling)。生态位模型是利用物种已知的分布数据和相关环境变量,根据一定的算法来构建模型,判断物种的生态需求,并将运算结果投射至不同时间和空间以预测物种的时间分布和潜在分布^[78]。根据联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)的评估报告^[79],加拿大、英国和澳大利亚等国研究机构相继模拟了未来不同时期的气候参数,为未来物种潜在分布的模拟提供了基础,也为在温度不断升高的情况下对未来传粉网络空间分布的影响提供基础。

Meta-分析(Meta-analysis)是指对具有相同研究目的的相互独立的多个研究进行定量合并和综合分析的系统评价方法。Meta-分析首先应用于医学和社会科学,在 20 世纪 90 年代开始引入到生态学研究^[80]。目前学者们利用相关分析、模型和实验得到的数据进行 Meta-分析,研究物种对气候变暖的一系列生物学响应。主要用于气候变化对物种丰富度^[81]、分布范围^[81]、物候^[82]等方面的研究。如 Jiguet 等^[83]用 Meta-分析研究了 71 种法国繁殖鸟类物种对气温升高的响应,并预测了物种对于极端温度的耐受范围。Parmesan^[84]通过对来自北半球公布 203 种物种物候数据进行 Meta-分析,发现其蝴蝶的出现时间和迁徙到达时间比草本植物始花时间提前。这些研究都表明了 Meta-分析在理解和预测持续的气候变暖对传粉网络影响研究中的重要性。

5.3 人工模拟增温的方法和途径

运用沿着气候条件的自然梯度(比如沿着海拔梯度变化、纬度梯度变化下的气候变化)的观察数据积累,来分析气候变化对生态互作的影响是本领域研究中的重要方法之一^[40]。而如果能结合人工控制实验来阐明所观察到的数据结果,则更具说服力。人工气候控制下的生态实验是研究气候变暖对动植物影响的重要手段。在已有的研究气候变暖实验中,科学工作者根据自身不同的条件采用了多种不同的增温方法,以达到增

温目的,实现研究目标。开顶式增温小室(OTC)是国际冻原组织提倡的增温方式,被广泛应用。比如 Hoover 等人^[85]就利用该方法探讨了模拟气候变暖、CO₂和氮沉降综合作用对植物-传粉者互作网络的影响;Liancourt 等人^[86]也采用该方法模拟气候变暖对蒙古高山草甸开花物候和丰富度影响。现有研究中也采用异地增温培养植物,改变其物候之后,再将开花植物放置在其原生境中,观察分析植物物候变化对传粉网络的影响。比如 Raffer 等人^[7]通过温室大棚模拟气候变暖,将植物种子播种在温室大棚中,待其开花时再将其移入原生境,观察其传粉网络结构的变化,并进一步探明气候变暖对植物-传粉者网络物候的影响。电加热装置的应用,是模拟增温的另一选择。但该方法的问题是成本高、增温效果不均匀、小气候改变明显,对植物生长产生较大影响,而且很难在没有电源的野外实现增温。Saavedra 等人^[87]就利用电加热的方法研究了气候变暖对高山地区 *Delphinium nuttallianum* 开花物候和丰富的影响,结果发现气候变暖影响该物种的花丰富度,从而间接影响了其传粉者丰富度。

6 未来研究的趋势

近几十年来,开展全球气候变暖对传粉网络影响研究的重要性已受到越来越多科学工作者的关注,并取得了丰富成果^[5-6]。但植物-传粉者互作网络对气候变化响应机制的研究还有待于进一步深入,未来我们应该加强以下几个方面的研究。

6.1 大时空尺度研究

群落生态学家主要关注局部、短期的(一般 1—3a)互作物种对,营养不匹配或资源竞争的研究^[88-89]而不是互作网络群落大范围、长期动态的结果。长期的观测实验,尤其是设计追踪传粉服务和传粉互作在时间上的变化的研究依然很少。已有的研究,在时间尺度上,大多数缺乏长时间的定位实验观测数据。虽然已有少数时间跨度相对较长的研究^[30-31,90],但大部分都缺乏连续观测、定位观测、更缺乏长期控制实验数据。在空间尺度上,已有研究大多局限于小范围的调查,取样范围设计偏小。虽然有少量范围跨度很广的报道^[91-92],但取样数据时间差异性太大,可比性值得斟酌。另外,尽管气候变暖可影响整个生态系统的各个层次,但已有的大多数研究主要关注低层次生物组织的响应(如单一物种、单一的植物种群或动物种群受到环境变化的影响),只有少数的研究考虑了群落水平^[49,93]或生态系统水平^[94]的影响。例如,传统上,传粉生态学家研究植物-传粉者系统时,关注的大多是单一植物种群和通常一个或一些相关的访问者类型,而不是整个生态群落或甚至是从全球视角开展相关研究。这些都不利于获得准确的结果和结论。因此,要准确预测物种未来如何响应气候变暖,今后还需要更多来自群落、生态系统、景观层次和来自较大区域乃至全球范围同时开展的长期定位监测和模拟增温实验的数据。这也需要全球传粉网络科研工作者的共同合作、协同创新。我国关于植物-传粉者网络方面的研究起步较晚,而且大多数研究处于种群水平^[95-96],只有较少的研究关注群落水平的传粉网络^[97-98],且没有系统的开展大尺度研究,也很少考虑气候变化的因素。因此,我国急需加强该领域的研究和投入。

6.2 多因素协同作用影响研究

目前,大多数研究只关注单一因素对传粉网络的影响,而忽略了全球气候变化背景下,传粉网络可能受到多方面环境因素的协同影响^[39]。虽然气候变暖是引起植物-传粉者互作网络物候、地理分布和丰富度改变的主要因素,但气候变暖同时还可导致融雪量、降雨量等一系列问题的改变,而且这些因素同样可对传粉网络产生影响。所以,未来的研究焦点不仅包括温度如何直接影响传粉网络,还应包括气候变化引起的间接影响。同时,对植物-传粉者互作网络如何受气候变暖、海拔变化、群落结构等多因素协同影响等问题的关注非常缺乏,未来需要更多地关注类似这些方面的多因素协同作用对传粉网络影响方面的研究。

6.3 物候匹配性机理研究

物种通过改变其自身的物候是物种响应气候变化最早的表现^[25,71]。确定传粉网络的物候如何响应气候变化及其机制,对预测气候变化对植物-传粉者互作的影响至关重要。目前,有关气候变暖对植物、传粉者物

候影响的研究报道较多。尤其针对开花植物和传粉者物候同步性的研究受到越来越多学者的关注。由于不同的响应机制,气候变暖能使互作物种间的物候产生匹配或不匹配的响应。然而,已有研究大多关注气候变暖对互作物种间物候变化是否影响两者的匹配性,而对植物-传粉者物候匹配性机制却知之甚少。植物、传粉者响应气候变暖是一个复杂的过程,而不是某个物候在出现时间上简单的提前或推迟,因为不同植物、传粉昆虫个体的不同物候相对气候变暖的敏感度都具有显著差异;而且物候随物种、环境信号的不同存在较大的空间特异性和不确定性^[99]。所以,对物候匹配性机制的研究需要考虑不同物种对气候变暖信号响应的差异。同时,还需要考虑建立物候机理模型实验研究以揭示促进或阻止传粉者物候匹配/不匹配的响应机制。面对持续变化的气候,未来探明植物-传粉者互作网络的物候匹配性机理的研究极其重要,从深层次探讨造成和影响物候匹配性的原因和因素也具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] Bascompte J, Jordano P, Olesen J M. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 2006, 312 (5772) : 431-433.
- [2] Klein A M, Vaissiere B E, Cane J H, Steffan-Dewenter I, Cunningham S A, Kremen C, Tscharntke T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274 (1608) : 303-313.
- [3] Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 2011, 120 (3) : 321-326.
- [4] Fontaine C, Dajoz I, Meriguet J, Loreau M. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology*, 2006, 4 (1) : e1.
- [5] Campbell C, Yang S, Albert R, Shea K. A network model for plant-pollinator community assembly. *Proceedings of the National Academy of the United States of America*, 2011, 108 (1) : 197-202.
- [6] Fründ J, Dormann C F, Tscharntke T. Linné's floral clock is slow without pollinators-flower closure and plant-pollinator interaction webs. *Ecology Letters*, 2011, 14 (9) : 896-904.
- [7] Rafferty N E, Ives A R. Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 2011, 14 (1) : 69-74.
- [8] Oreskes N. The scientific consensus on climate change. *Science*, 2004, 306 (5702) : 1686.
- [9] Eklöf J S, Alsterberg C, Havenhand J N, Sundbäck K, Wood H L, Gamfeldt L. Experimental climate change weakens the insurance effect of biodiversity. *Ecology Letters*, 2012, 15 (8) : 864-872.
- [10] IPCC. Climate change 2007: The physical science basis // Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L, eds. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. UK /New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2007.
- [11] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, Noguer M, van der Linden P J, Dai X, Maskell K, Johnson C A. Climate change 2001: The scientific basis // Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- [12] Zwiers F W. Climate change: The 20-year forecast. *Nature*, 2002, 416 (6882) : 690-691.
- [13] Biesmeijer J C, Roberts S P M, Reemer M, Ohlemüller R, Edwards M, Peeters T, Schaffers A P, Potts S G, Kleukers R, Thomas C D, Settele J, Kunin W E. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 2006, 313 (5785) : 351-354.
- [14] Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, 37 (1) : 637-669.
- [15] Wall M A, Timmerman-Erskine M, Boyd R S. Conservation impact of climatic variability on pollination of the federally endangered plant, *Clematis socialis* (Ranunculaceae). *Southeastern Naturalist*, 2003, 2 (1) : 11-24.
- [16] Roy D B, Sparks T H. Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology*, 2000, 6 (4) : 407-416.
- [17] Peñuelas J, Filella I, Comas P. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 2002, 8 (6) : 531-544.
- [18] Visser M E, Both C. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 2005, 272 (1581) : 2561-2569.
- [19] Abu-Asab M S, Peterson P M, Shetler S G, Orli S S. Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodiversity and Conservation*, 2001, 10 (4) : 597-612.
- [20] Primack D, Imbres C, Primack R B, Miller-Rushing A J, Del Tredici P. Herbarium specimens demonstrate earlier flowering times in response to

- warming in Boston. *American Journal of Botany*, 2004, 91(8): 1260-1264.
- [21] Miller-Rushing A J, Katsuki T, Primack RB, Ishii Y, Lee S D, Higuchi H. Impact of global warming on a group of related species and their hybrids: cherry tree (*Rosaceae*) flowering at Mt. Takao, Japan. *American Journal of Botany*, 2007, 94(9): 1470-1478.
- [22] Fitter A H, Fitter R S R. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 2002, 296(5573): 1689-1691.
- [23] Bradley N L, Leopold A C, Ross J, Huffaker W. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of the United States of America*, 1999, 96(17): 9701-9704.
- [24] Ibáñez I, Primack R B, Miller-Rushing A J, Ellwood E, Higuchi H, Lee S D, Kobori H, Silander J A. Forecasting phenology under global warming. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365(1555): 3247-3260.
- [25] Menzel A, Fabian P. Growing season extended in Europe. *Nature*, 1999, 397(6721): 659-659.
- [26] Post E, Stenseth N C. Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology*, 1999, 80(4): 1322-1339.
- [27] Menz M H M, Phillips R D, Winfree R, Kremen C, Aizen M A, Johnson S D, Dixon K W. Reconnecting plants and pollinators: challenges in the restoration of pollination mutualisms. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(1): 4-12.
- [28] Dennis R L H. *Butterflies and Climate Change*. Manchester: Manchester University Press, 1993.
- [29] Menéndez R. How are insects responding to global warming? *Tijdschrift voor Entomologie*, 2007, 150(2): 356-365.
- [30] Stefanescu C, Peñuelas J, Filella I. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology*, 2003, 9(10): 1494-1506.
- [31] Gordo O, Sanz J J. Temporal trends in phenology of the honey bee *Apis mellifera* (L.) and the small white *Pieris rapae* (L.) in the Iberian Peninsula (1952-2004). *Ecological Entomology*, 2006, 31(3): 261-268.
- [32] Visser M E, Both C, Lamberchts M M. Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in Ecological Research*, 2004, 35: 89-110.
- [33] Memmott J, Craze P G, Waser N M, Price M V. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 2007, 10(8): 710-717.
- [34] Bertin R I. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 2008, 135(1): 126-146.
- [35] Sherry R A, Zhou X H, Gu S L, Arnone J A III, Schimel D S, Verburg P S, Wallace L L, Luo Y Q. Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(1): 198-202.
- [36] Visser M E, Holleman L J M. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 2001, 268(1464): 289-294.
- [37] Burkle L A, Alarcón R. The future of plant-pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. *American Journal of Botany*, 2011, 98(3): 528-538.
- [38] Gordo O, Sanz J J. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*, 2005, 146(3): 484-495.
- [39] Kudo G, Nishikawa Y, Kasagi T, Kosuge S. Does seed production of spring ephemerals decrease when spring comes early? *Ecological Research*, 2004, 19(2): 255-259.
- [40] Hegland S J, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes A L, Totland Ø. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 2009, 12(2): 184-195.
- [41] Pauli H, Gottfried M, Grabherr G. Effects of climate change on mountain ecosystems-upward shifting of alpine plants. *World Resource Review*, 1996, 8(3): 382-390.
- [42] Penuelas J, Boada M. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 2003, 9(2): 131-140.
- [43] Carraro G, Klötzli F, Walther G R, Gianoni P, Mossi R. Observed Changes in Vegetation in Relation to Climate Warming. Final Report NRP 31. Zürich: vdf Hochschulverlag AG, 1999.
- [44] Walther G R, Grundmann A. Trends of vegetation change in colline and submontane climax forests in Switzerland. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*, 2001, 67: 3-12.
- [45] 陈瑜, 马春森. 气候变暖对昆虫影响研究进展. *生态学报*, 2010, 30(8): 2159-2172.
- [46] Konvicka M, Maradova M, Venes J, Fric Z, Kepka P. Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology and Biogeography*, 2003, 12(5): 403-410.
- [47] Wilson R J, Gutiérrez D, Gutiérrez J, Martínez D, Agudo R, Monserrat V J. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, 2005, 8(11): 1138-1146.
- [48] Hill J K, Thomas C D, Fox R, Telfer M G, Willis S G, Asher J, Huntley B. Responses of butterflies to twentieth century climate warming:

- implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 2002, 269(1505): 2163-2171.
- [49] Hickling R, Roy D B, Hill J K, Fox R, Thomas C D. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, 2006, 12(3): 450-455.
- [50] Olesen J M, Jordano P. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 2002, 83(9): 2416-2424.
- [51] Vázquez D P, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff N P. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, 2009, 103(9): 1445-1457.
- [52] Schweiger O, Settele J, Kudrna O, Klotz S, Kühn I. Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species. *Ecology*, 2008, 89(12): 3472-3479.
- [53] 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. *Ecosystems*, 2008, 11(5): 775-789.
- [54] Arft A M, Walker M D, Gurevitch J, Alatalo J M, Bret-Harte M S, Dale M, Diemer M, Gugerli F, Henry G H R, Jones M H, Hollister R D, Jonsdottir I S, Laine K, Levesque E, Marion G M, Molau U, Mølgaard P, Nordenhäll U, Raszhivin V, Robinson H C, Starr G, Stenström A, Stenström M, Totland Ø, Turner P L, Walker L J, Wubber P J, Welker J M, Wookey P A. Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, 1999, 69(4): 491-511.
- [55] Hennessy K J, Clayton-Greene K. Greenhouse warming and vernalisation of High-Chill fruit in Southern Australia. *Climatic Change*, 1995, 30(3): 327-348.
- [56] Inouye D W, McGuire A D. Effects of snowpack on timing and abundance of flowering in *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): implications for climate change. *American Journal of Botany*, 1991, 78(7): 997-1001.
- [57] Ishii H S, Sakai S. Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Nartheicum asiaticum* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 2002, 89(3): 441-446.
- [58] Johnson D M, Büntgen U, Frank D C, Kausrud K, Haynes K J, Liebhold A M, Esper J, Stenseth N C. Climatic warming disrupts recurrent Alpine insect outbreaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(47): 20576-20581.
- [59] Bale J S, Masters G J, Hodkinson I D, Awmack C, Bezemer T M, Brown V K, Butterfield J, Buse A, Coulson J C, Farrar J, Good J E G, Harrington R, Hartley S, Jones T H, Lindroth R L, Press M C, Symnioudis I, Watt A D, Whittaker J B. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 2002, 8(1): 1-16.
- [60] 于非, 王晗, 王绍坤, 张强, 季荣. 阿波罗绢蝶种群数量和垂直分布变化及其对气候变暖的响应. *生态学报*, 2012, 32(19): 6204-6209.
- [61] Martín González A M, Dalsgaard B, Ollerton J, Timmermann A, Olesen J M, Andersen L, Tossas A G. Effects of climate on pollination networks in the West Indies. *Journal of Tropical Ecology*, 2009, 25(5): 493-506.
- [62] Steffan-Dewenter I, Schiele S. Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats? *Ecology*, 2008, 89(5): 1375-1387.
- [63] Doi H, Gordo O, Katano I. Heterogeneous intra-annual climatic changes drive different phenological responses at two trophic levels. *Climate Research*, 2008, 36(3): 181-190.
- [64] Bronstein J L, Dieckmann U, Ferrière R. *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
- [65] Bascompte J, Jordano P, Melian C J, Olesen J M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of the United States of America*, 2003, 100(16): 9383-9387.
- [66] Vázquez D P, Aizen M A. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 2004, 85(5): 1251-1257.
- [67] Bascompte J, Jordano P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2007, 38(1): 567-593.
- [68] Memmott J, Waser N M, Price M V. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, 271(1557): 2605-2611.
- [69] 孙杉, 张志强, 张勃, 杨永平. 从合作的进化探讨植物与传粉者的相互作用. *生物多样性*, 2012, 20(3): 250-263.
- [70] Franks S J, Sim S, Weis A E. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(4): 1278-1282.
- [71] Sparks T H, Yates T J. The effect of spring temperature on the appearance dates of British butterflies 1883-1993. *Ecography*, 1997, 20(4): 368-374.
- [72] Culley T M, Weller S G, Sakai A K. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17(8): 361-369.
- [73] Eckert C G, Kalisz S, Geber M A, Sargent R, Elle E, Cheptou P O, Goodwillie C, Johnston M O, Kelly K J, Moeller D A, Porcher E, Ree R H, Vallejo-Marin M, Winn A A. Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, 25(1): 35-43.
- [74] Gaur N U, Raturi G P, Bhatt A B. Quantitative response of vegetation in glacial moraine of central Himalaya. *Environmentalist*, 2003, 23(3):

237-247.

- [75] Kelly A E, Goulden M L. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of the United States of America*, 2008, 105(33): 11823-11826.
- [76] Ahas R, Jaagus J, Aasa A. The phenological calendar of Estonia and its correlation with mean air temperature. *International Journal of Biometeorology*, 2000, 44(4): 159-166.
- [77] Cenci C A, Ceschia M. Forecasting of the flowering time for wild species observed at Guidonia, central Italy. *International Journal of Biometeorology*, 2000, 44(2): 88-96.
- [78] 朱耿平, 刘国卿, 卜文俊, 高玉葆. 生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用. *生物多样性*, 2013, 21(1): 90-98.
- [79] Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, Jones P G, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2005, 25(15): 1965-1978.
- [80] Gurevitch J, Curtis P S, Jones M H. Meta-analysis in ecology. *Advances in Ecological Research*, 2001, 32: 199-247.
- [81] Halpern B S, Cottenie K. Little evidence for climate effects on local-scale structure and dynamics of California kelp forest communities. *Global Change Biology*, 2007, 13(1): 236-251.
- [82] Hassall C, Thompson D J, French G C, Harvey I F. Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global Change Biology*, 2007, 13(5): 933-941.
- [83] Jiguet F, Gadot A S, Julliard R, Newson S E, Couvet D. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology*, 2007, 13(8): 1672-1684.
- [84] Parmesan C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 2007, 13(9): 1860-1872.
- [85] Hoover S E R, Ladley J J, Shechepetkina A A, Tisch M, Giese S P, Tylianakis J M. Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters*, 2012, 15(3): 227-234.
- [86] Liancourt P, Spence L A, Boldgiv B, Lkhagva A, Helliker B R, Casper B B, Petraitis P S. Vulnerability of the northern Mongolian steppe to climate change: insights from flower production and phenology. *Ecology*, 2012, 93(4): 815-824.
- [87] Saavedra F, Inouye D W, Price M V, Hartes J. Changes in flowering and abundance of *Delphinium nuttallianum* (Ranunculaceae) in response to a subalpine climate warming experiment. *Global Change Biology*, 2003, 9(6): 885-894.
- [88] Miller-Rushing A J, Høye T T, Inouye D W, Post E. The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365(1555): 3177-3186.
- [89] Thackeray S J, Sparks T H, Frederiksen M, Burthe S, Bacon P J, Bell J R, Botham M S, Brereton T M, Bright P W, Carvalho L, Clutton-Brock T, Dawson A, Edwards M, Elliott J M, Harrington R, Johns D, Jones I D, Jones J T, Leech D I, Roy D B, Scott W A, Smith M, Smithers R J, Winfield I J, Wanless S. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, 2010, 16(12): 3304-3313.
- [90] Ghazoul J. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, 20(7): 367-373.
- [91] Araújo M B, Luoto M. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16(6): 743-753.
- [92] Heikkinen R K, Luoto M, Virkkala R, Pearson R G, Körber J H. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16(6): 754-763.
- [93] Montoya J M, Raffaelli D. Climate change, biotic interactions and ecosystem services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365(1549): 2013-2018.
- [94] Spooner D E, Vaughn C C. A trait-based approach to species' roles in stream ecosystems: Climate change, community structure, and material cycling. *Oecologia*, 2008, 158(2): 307-317.
- [95] 陈艳, 李宏庆, 刘敏, 陈小勇. 榕-传粉榕小蜂间的专一性与协同进化. *生物多样性*, 2010, 18(1): 1-10.
- [96] 赵亚周, 安建东, 周志勇, 董捷, 邢艳红, 秦建军. 意大利蜜蜂和小峰熊蜂在温室桃园的传粉行为及其影响因素. *昆虫学报*, 2011, 54(1): 89-96.
- [97] 黄双全. 植物与传粉者相互作用的研究及其意义. *生物多样性*, 2007, 15(6): 569-575.
- [98] Gong Y B, Huang S Q. Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits. *Oecologia*, 2011, 166(3): 671-680.
- [99] Both C, Visser M E. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 2001, 411(6835): 296-298.