

DOI: 10.5846/stxb202110152913

高新月, 戴君虎, 陶泽兴. 北京地区木本春季物候特征与生物学特性的关系. 生态学报, 2022, 42(24): 10253-10263.

Gao X Y, Dai J H, Tao Z X. Relationship between spring phenological traits and biological characteristics of woody plants in Beijing. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(24): 10253-10263.

北京地区木本春季物候特征与生物学特性的关系

高新月^{1,2}, 戴君虎^{1,2,3}, 陶泽兴^{1,*}

1 中国科学院地理科学与资源研究所, 陆地表层格局与模拟重点实验室, 北京 100101

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 中国-巴基斯坦地球科学研究中心, 中国科学院-巴基斯坦高等教育委员会, 伊斯兰堡 45320, 巴基斯坦

摘要: 植物物候是植物生活史中的重要性状, 也是指示气候与自然环境变化的重要指标, 现已成为全球变化领域的研究热点之一。传统物候研究多假设物候由气候因素决定, 如气温、降水、光照等, 并主要从植物物候的年际变化角度探讨了气候因素对物候特征的影响。然而, 不同物种的物候存在较大差异表明植物物候还与自身生物学特性(如系统发育和功能性状)有关, 但植物生物学特性如何影响植物物候仍缺乏深入研究。基于北京地区 44 种木本植物 1965—2018 年的展叶始期和开花始期观测资料, 以展叶始期和开花始期的 3 类物候特征(平均物候期、物候对温度的响应敏感度和物候期的积温需求)为例, 探究植物物候特征与系统发育和功能性状的关系。首先, 利用系统发育信号 Blomberg's *K* 和进化模型检验植物物候特征是否具有系统发育保守性, 并通过系统发育信号表征曲线直观表达植物物候特征的进化模式; 之后, 利用广义估计方程分析植物生活型、传粉型与物候特征的关系, 以揭示不同植物的资源利用方式及生存策略的差异。研究发现: (1) 除展叶始期的温度敏感度外, 其余物候特征的进化均受随机遗传漂变和自然选择力的共同作用, 可推断物候特征具有系统发育保守性, 即亲缘关系越近的物种物候特征越相似。(2) 开花始期的系统发育信号强度比展叶始期更大, 表明繁殖物候的系统发育可能比生长物候更保守。(3) 植物展叶始期及其积温需求与生活型密切相关。灌木比乔木的展叶时间早、积温需求少。植物开花始期与传粉型相关, 风媒植物开花显著早于虫媒植物。研究成果有助于深入理解物候变化的生物学机制, 对于丰富物候学的理论研究有重要意义, 同时对植物保护也具有指导价值。

关键词: 展叶始期; 开花始期; 系统发育; 功能性状; 北京

Relationship between spring phenological traits and biological characteristics of woody plants in Beijing

GAO Xinyue^{1,2}, DAI Junhu^{1,2,3}, TAO Zexing^{1,*}

1 Key Laboratory of Land Surface Pattern and Simulation, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 China-Pakistan Joint Research Center on Earth Sciences, Chinese Academy of Sciences-Higher Education Commission of Pakistan, Islamabad, 45320, Pakistan

Abstract: Phenology is an important trait in plant life history, and also plays an important role in indicating changes in climate and natural environment, which has become one of the research hotspots in the field of global change. Conventional phenological studies assumed that phenology was determined by climate factors, such as temperature and precipitation, and focused more on the influence of climate factors on phenology from the perspective of interannual changes of plant phenology.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFA0606102); 国家自然科学基金项目(41901014)

收稿日期: 2021-10-15; **网络出版日期:** 2022-07-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: taozx.12s@igsnrr.ac.cn

However, the large differences between phenology of different species suggest that phenology is also related to species own biological characteristics, such as phylogeny and functional traits, but it remains unclear that how biological characteristics may affect phenology. In this study, based on the phenological observation data of 44 common woody plants from 1965 to 2018 in Beijing, we investigated how the phenological traits (multiyear mean phenology, temperature sensitivity, and heat requirement) of two spring phenophases (leaf unfolding date, first flowering date) correlated with the phylogeny and functional traits. Firstly, we tested the phylogenetic conservatism for phenological traits with the phylogenetic signal (Blomberg's K) and evolution models, and intuitively depicted the evolutionary process of phenological traits with phylogenetic signal representation (PSR) curves. Subsequently, we analyzed the relationships between phenological traits and functional traits using the generalized estimating equations to investigate the differences of the resource utilization and survival strategies of different species. The results showed that all phenological traits, with the exception of the temperature sensitivity of leaf unfolding date, corresponded to an evolutionary processes shaped by random genetic drift and selection, which suggested a phylogenetic conservatism for them, i.e. closely related species showed similar phenological traits. In addition, it could be deduced from the strength of phylogenetic signal that the reproductive phenology, e.g. first flowering date was more conservative than the leaf phenology, e.g. leaf unfolding date. We also found that the timing and heat requirements of leaf unfolding date were closely related to life forms that the shrubs showed an earlier leaf unfolding date and a lower heat requirement for leaf unfolding than the trees. The first flowering date was closely related to the pollination type that wind-pollinated species flowered much earlier than insect-pollinated species. The results of this study will contribute to a deeper understanding of the biological mechanism of phenological response to climate change, and are of great significance to enrich phenology theory. The conclusion of this study could also provide reference for further plant conservation research.

Key Words: leaf unfolding date; first flowering date; phylogeny; functional traits; Beijing

植物物候直接关系植物个体的生存和繁衍^[1-2],进而影响植物群落以及生态系统的结构与功能^[3],因此是植物最重要的性状之一^[4]。传统植物物候研究多关注物候的年际变化及其对气候因子,如气温、降水、光照等变化的响应特征^[5-6]。然而,植物物候发生时间还可能受自身生物学特性,如系统发育和功能性状的影响^[7]。

系统发育描述了不同植物的进化关系^[8]。系统发育差异可能导致种间的物候差异^[8]。根据系统发育保守假说,亲缘关系越近的物种在进化史上的分歧时间越短,因此在性状上保持越相近^[8-10]。Davies 等基于北美和欧洲地区 23 个站点 4000 多个物种的开花始期数据,证实亲缘越近的物种开花时间越相近^[10]。Du 等基于《中国植物志》记录的近 2 万种被子植物的花期差异,也得到相似的结论^[11]。然而,对巴罗科罗拉多岛热带雨林的 102 个树种以及哥斯达黎加布劳利奥卡里约国家公园的 35 个树种的研究发现,植物开花时间受系统发育的影响较小^[10, 12]。Caradonna 等比较了北美科罗拉多洛基山地区 60 个物种的花期数据,也发现系统发育对末花时间和花期长度的影响不明显^[13]。这说明植物物候与系统发育的关系在不同地区仍存在较大的不确定性。除此之外,不同物候期对气候变化响应的系统发育保守性也存在较大的区域差异。如植物展叶始期对气温的响应敏感度在哈尔滨地区保守^[14],而在青藏高原地区并不保守^[15]。

研究植物物候与系统发育关系的方法包括系统发育信号和进化模型^[16]。系统发育信号,如 Blomberg's K ,是度量不同物种性状在进化树上相似程度的指数。通常而言, K 接近 1 表明性状进化接近布朗运动,具有一定的系统发育保守性。相反,较小的 K 值说明植物性状的进化速率比布朗运动慢,系统发育可能不保守^[17]。但这一度量方法有较大局限性。因为 K 值较小也可能反映亲缘相近物种的性状总是相对静止,即围绕一个最优目标随机进化,并表现出回归最优值的趋势^[16]。这也是植物性状系统发育保守的表现。相比之下,进化模型可区分随机进化过程和进化静止状态^[16, 18]。如在 Brownian motion (BM) 模型中考虑了随机漂变过程(布朗运动),其假设物种间性状的差异程度与其在进化分歧后独立进化的时间成正比^[17, 19]。在

Ornstein-Uhlenbeck (OU) 模型中同时考虑了布朗运动和自然选择力对物种性状进化的共同影响^[19–20]。自然选择力的约束作用会使性状向适应环境的最佳状态进化,从而性状可能表现出进化速率比 BM 过程慢,但保守性强的特征^[16, 19, 21]。Glade-Vargas 等对南青冈科 (Nothofagaceae) 27 个物种的叶片特征的进化模式进行了分析,发现相对 BM 模型,OU 模型对叶片特征的模拟效果更好^[18]。Rafferty 等通过文献分析也指出北半球 13 个植物群落的 116 个科的植物开花时间的进化更符合 OU 模型^[21]。

植物的功能性状也是另一种重要的生物学特性,它直观反映了植物对环境的适应策略^[22]。研究表明,植物的功能性状,如生活型、传粉方式等都可能与植物物候相关^[7, 11, 14]。例如,Wang 等发现中国新疆干旱区的风媒植物比虫媒植物开花早^[23]。对新疆乌鲁木齐地区 31 种植物的研究发现,乔木比灌木开花早^[24]。Panchen 等研究发现北半球 8 个植物园的灌木比乔木展叶早^[7]。但也有研究发现,中国亚热带植被区风媒和虫媒植物的开花时间没有明显差异^[25]。因此,功能性状与物候的关系仍值得进一步探究。

本研究以北京地区 44 种木本植物的展叶始期和开花始期为研究对象,分析植物的平均物候期、物候对气温的响应敏感度以及物候发生的积温需求 3 个物候特征与系统发育和功能性状的关系。首先通过物候特征的系统发育信号和进化模式辨析其是否具有系统发育保守性,然后利用广义估计方程分析物候特征与功能性状的关系。本文的研究成果有助于理解气候增暖背景下物候变化的生物学机制,对物候模型的发展和未来物候格局的预估具有重要意义。

1 数据和方法

1.1 数据来源

北京地区 1965—2018 年植物展叶始期和开花始期观测数据来自“中国物候观测网 (CPON)”。物候观测严格按照《中国物候观测方法》进行^[26]。为减少部分观测数据缺失造成的不确定性,在分析前首先剔除观测年份少于 15 年的物候序列。最终用于分析的木本植物共 44 种 (表 1)。与物候期对应年份的北京日均温数据来自中国气象数据网 (<http://data.cma.gov.cn/>)。

表 1 研究涉及的物种信息

Table 1 Summary of the species in the study

序号 Species number	物种名 Species names	生活型 Life form	传粉型 Pollinating forms	观测起止年 Start and end year of observation
1	色木槭 <i>Acer mono</i>	乔木	虫媒	1973—2018
2	元宝槭 <i>Acer truncatum</i>	乔木	虫媒	1974—2018
3	合欢 <i>Albizia julibrissin</i>	乔木	虫媒	1974—2018
4	山桃 <i>Amygdalus davidiana</i>	乔木	虫媒	1965—2018
5	榆叶梅 <i>Amygdalus triloba</i>	灌木	虫媒	1965—2018
6	杏 <i>Armeniaca vulgaris</i>	乔木	虫媒	1965—2018
7	板栗 <i>Castanea mollissima</i>	乔木	风媒	1966—2018
8	楸 <i>Catalpa bungei</i>	乔木	虫媒	1966—2018
9	东京樱花 <i>Cerasus yedoensis</i>	乔木	虫媒	1965—2018
10	紫荆 <i>Cercis chinensis</i>	灌木	虫媒	1975—2018
11	黄栌 <i>Cotinus coggygria</i>	乔木	虫媒	1966—2018
12	柿 <i>Diospyros kaki</i>	乔木	虫媒	1965—2018
13	君迁子 <i>Diospyros lotus</i>	乔木	虫媒	1970—2018
14	梧桐 <i>Firmiana platanifolia</i>	乔木	风媒	1965—2018
15	连翘 <i>Forsythia suspensa</i>	乔木	虫媒	1965—2018
16	白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	乔木	风媒	1965—2018
17	银杏 <i>Ginkgo biloba</i>	乔木	风媒	1965—2018
18	探春花 <i>Jasminum floridum</i>	灌木	虫媒	1965—2018
19	胡桃 <i>Juglans regia</i>	乔木	风媒	1965—2018
20	栎树 <i>Koelreuteria paniculata</i>	乔木	虫媒	1966—2018

续表

序号 Species number	物种名 Species names	生活型 Life form	传粉型 Pollinating forms	观测起止年 Start and end year of observation
21	紫薇 <i>Lagerstroemia indica</i>	灌木	虫媒	1966—2018
22	玉兰 <i>Magnolia denudata</i>	乔木	虫媒	1966—2018
23	西府海棠 <i>Malus micromalus</i>	乔木	虫媒	1965—2018
24	桑 <i>Morus alba</i>	乔木	风媒	1966—2018
25	牡丹 <i>Paeonia suffruticosa</i>	灌木	虫媒	1965—2018
26	白花泡桐 <i>Paulownia fortunei</i>	乔木	虫媒	1965—2018
27	太平花 <i>Philadelphus pekinensis</i>	灌木	虫媒	1975—2018
28	加杨 <i>Populus canadensis</i>	乔木	风媒	1966—2018
29	小叶杨 <i>Populus simonii</i>	乔木	风媒	1975—2018
30	毛白杨 <i>Populus tomentosa</i>	乔木	风媒	1965—2018
31	石榴 <i>Punica granatum</i>	灌木	虫媒	1965—2018
32	秋子梨 <i>Pyrus ussuriensis</i>	乔木	虫媒	1965—2018
33	柞栎 <i>Quercus dentata</i>	乔木	风媒	1974—2018
34	鸡麻 <i>Rhodotypos scandens</i>	灌木	虫媒	1965—2018
35	黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i>	灌木	虫媒	1965—2018
36	旱柳 <i>Salix matsudana</i>	乔木	风媒	1965—2018
37	绦柳 <i>Salix matsudana f. pendula</i>	乔木	风媒	1973—2018
38	槐 <i>Sophora japonica</i>	乔木	虫媒	1965—2018
39	龙爪槐 <i>Sophora japonica</i> var. <i>japonica f. pendula</i>	乔木	虫媒	1973—2018
40	珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	灌木	虫媒	1965—2018
41	紫丁香 <i>Syringa oblata</i>	灌木	虫媒	1965—2018
42	白丁香 <i>Syringa oblata</i> var. <i>alba</i>	灌木	虫媒	1973—2018
43	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	乔木	风媒	1974—2018
44	枣 <i>Ziziphus jujuba</i>	乔木	虫媒	1965—2018

1.2 研究方法

1.2.1 植物物候特征分析

首先,分别计算各物种 1985—2018 年的多年平均物候期,对季前温度的响应敏感度以及多年平均积温需求。其中,物候期的温度敏感度采用最优时段分析法^[27]计算,即以物候期为因变量,对物候影响最大的季前时段的平均温度为自变量的回归方程回归系数。展叶始期和开花始期的积温需求按照如下公式计算。

$$F_{GDD} = \sum_{t=t_0}^{t_1} \max(x(t) - T_b, 0)$$

式中, F_{GDD} 为积温需求; t_0 为积温开始累积日期,设为 1 月 1 日; t_1 表示物候发生日期; $x(t)$ 为第 t 日的平均气温; T_b 为积温下限阈值,设为 0℃^[28]。

1.2.2 系统发育树构建

首先,基于 The Plant List 网站 (www.theplantlist.org) 查询并核对各物种的学名;然后,利用 R 程序包 V.PhyloMaker中的维管植物巨型骨架树 GBOTB.extended.tre 构建针对 44 个物种的系统发育树^[29](图 1)。

1.2.3 物候特征的系统发育信号计算

利用 Blomberg's K 度量物候特征的系统发育保守性强弱。Blomberg's K 基于布朗运动(BM)模型估算谱系发育信号,该模型预测物种特征分化程度与物种间谱系发育距离成正比^[17]。K 值大于 1 表示亲缘相近物种物候特征的相似性比按 BM 方式进化的相似性更强,相反则更弱,即性状进化可能为随机进化过程或处于相对静止状态。在衡量系统发育信号的显著性时,将系统发育树上的物种随机交换 1000 次,分别计算每次交换后的 K 值,若观察值在 $\alpha=0.05$ 的水平上大于零模型的 K 值,则表明该功能性状有显著的系统发育信号,反之,则系统发育信号微弱或没有明显的系统发育信号^[17]。具体计算由 phytools 程序包的 phylosignal 函

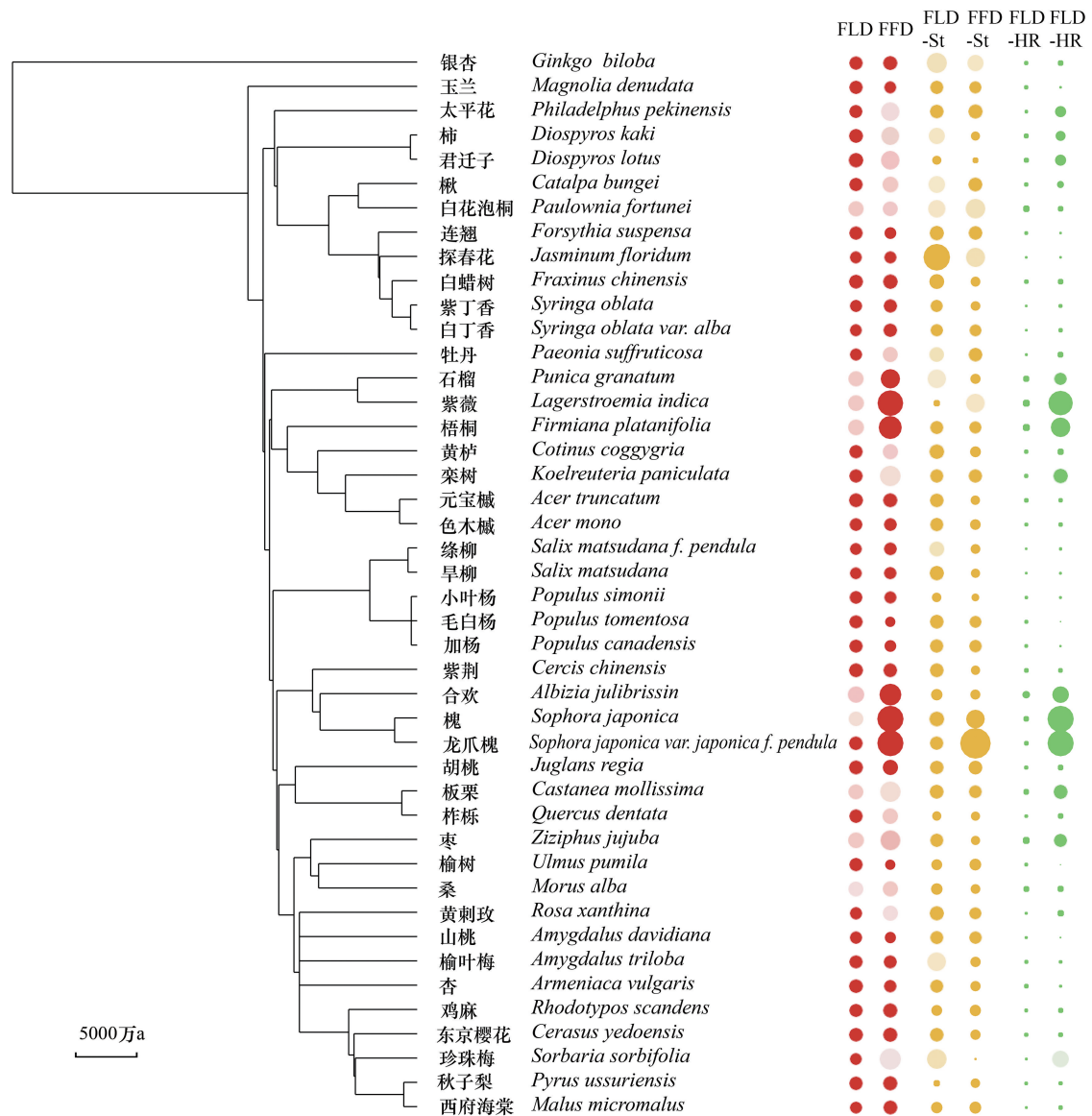


图 1 北京地区 44 种木本植物物候特征在系统发育树上的分布

Fig.1 Distribution of phenological traits of 44 woody plants in Beijing on the phylogenetic tree

物候特征数值大小与圆圈大小成比例。其中较大的圆圈表示较晚的平均物候期、较大的气温敏感度和积温需求;FLD:展叶始期 First leaf date;FFD:开花始期 First flower date;St:气温敏感度 Temperature sensitivity;HR:积温需求 Heat requirement

数完成。

1.2.4 物候特征的进化模式分析

通过对比三种常见进化模型,即 BM 模型、OU 模型和 WN 模型(假设性状随机进化)对物候特征的拟合效果,探究物候特征最可能的进化模式。模型拟合利用最大似然法,模型效果的检验采用小样本量校正后的赤池信息准则(AICc)。AICc 值越小,表明模型的效果越好。具体计算由 Geiger 包的 fitContinuous 函数完成。

另外,通过系统发育信号表征曲线(PSR curves)直观表达植物物候特征的进化模式^[30]。首先,利用主坐标分析(PCoA)从物种的系统发育距离矩阵中提取若干系统发育特征向量($P_1, P_2, \dots, P_n$),然后依次以特征向量的组合($P_1, P_1-P_2, \dots, P_1-P_n$)为自变量,某一物候特征为应变变量构建多个系统发育特征向量回归(PVR)模型,绘制 PSR 曲线。PSR 曲线中的 x 轴为累积特征值,y 轴为 R^2 。在布朗运动进化过程假设下(BM 模型),PSR 曲线呈 45°直线型;在随机进化假设下(WN 模型),PSR 曲线在 45°直线下方呈曲线型。若 PSR

曲线处于两者之间,表明物候特征进化速率比布朗运动慢,但非随机进化,即更符合 OU 进化过程(OU 模型)。基于 PSR 曲线还可探究植物物候特征进化的平稳性。若 PSR 曲线在某个点急剧上升,表明突变点对应的几个进化分支(群体)的进化速率差异较大,导致物候特征的种间差异迅速增加^[31]。PSR 曲线的计算及绘制由 PVR 包完成。

1.2.5 物候特征与功能性状关系研究

本文主要分析 2 种功能性状——生活型、传粉方式对物候特征的影响。参考《中国植物志》对功能性状的分类如下:①生活型:最大树高超过 6 米的归为乔木,不超过 6 米的归为灌木。②传粉方式:裸子植物以及花小且无香味、雄蕊数量较多的被子植物归为风媒植物;花大且有香味、花被片明显、花色鲜艳的被子植物归为虫媒植物^[14]。功能性状与物候特征关系的分析采用广义估计方程(GEE)。其原理是将物种间谱系距离矩阵纳入广义线性模型中,并允许在同一模型中包含多个分类和连续型功能性状作为协变量^[8, 22]。因此,通过此方法可以去除物种间的系统发育关系的影响,得到功能性状与物候特征之间的真实关系。方程的回归系数描述了不同功能性状类型植物(如乔木和灌木)的物候特征的差异的方向和幅度^[22, 32]。具体计算由 ape 包的 compare.gee 函数完成。

2 结果与分析

2.1 北京地区植物物候特征

北京地区木本植物的物候期、物候对气温的响应敏感度以及积温需求均呈现较大的种间差异(图 2)。展叶始期最早为 3 月 31 日,最晚为 5 月 1 日。开花始期自 3 月 7 日到 7 月 13 日,最早和最晚相差超 4 个月。展叶始期和开花始期的温度敏感度波动范围为-0.2—-8d/℃。就积温需求而言,展叶始期的积温需求处于 202—789℃ d 之间,开花始期的积温需求相差较大,槐树开花的积温需求(2768℃ d)约为榆树(205℃ d)的 13 倍。

2.2 物候特征的系统发育信号

植物展叶始期和开花始期系统发育信号显著($P<0.05$),说明春季物候期具有系统发育保守性(表 2)。其中,开花始期的系统发育信号比展叶始期更强,说明植物生殖生长物候期比营养生长物候期更具有系统发育保守性。相比之下,展叶始期和开花始期温度敏感度的系统发育信号均不显著,说明植物春季物候对温度的响应无系统发育保守性,而两者的积温需求表现出显著的系统发育信号,表明亲缘关系越近的物种积温需求也越相似。

表 2 北京地区 44 种植物物候特征的系统发育信号
Table 2 The phylogenetic signals of phenological traits of 44 species in Beijing

物候特征 Phenological traits	Blomberg's K 值 Blomberg's K value	P	物候特征 Phenological traits	Blomberg's K 值 Blomberg's K value	P
展叶始期 FLD	0.36	0.02	开花始期温度敏感度 FFD-St	0.30	0.13
开花始期 FFD	0.52	0.01	展叶始期积温需求 FLD-HR	0.40	0.01
展叶始期温度敏感度 FLD-St	0.22	0.22	开花始期积温需求 FFD-HR	0.52	0.01

FLD:展叶始期 First leaf date;FFD:开花始期 First flower date;St:气温敏感度 Temperature sensitivity;HR:积温需求 Heat requirement

2.3 物候特征的进化模式

基于进化模型的拟合优度以及 PSR 曲线的形状(表 3 和图 3),发现展叶始期、开花始期及其积温需求的进化模式更符合 OU 模型,表明上述物候特征的进化受到自然选择力的作用,即朝着适应环境的最佳方向进化,这也表示上述物候特征的进化速率比布朗运动更慢,即具有系统发育保守性。就温度敏感度而言,展叶始期的温度敏感度更符合 WN 的进化模式,说明展叶始期温度敏感度的进化不受系统发育影响。然而,开花始期的温度敏感度更符合 OU 模型的进化模式,表明开花始期温度敏感度的进化速率比布朗运动假设的进化速率慢,具有较强的系统发育保守性。

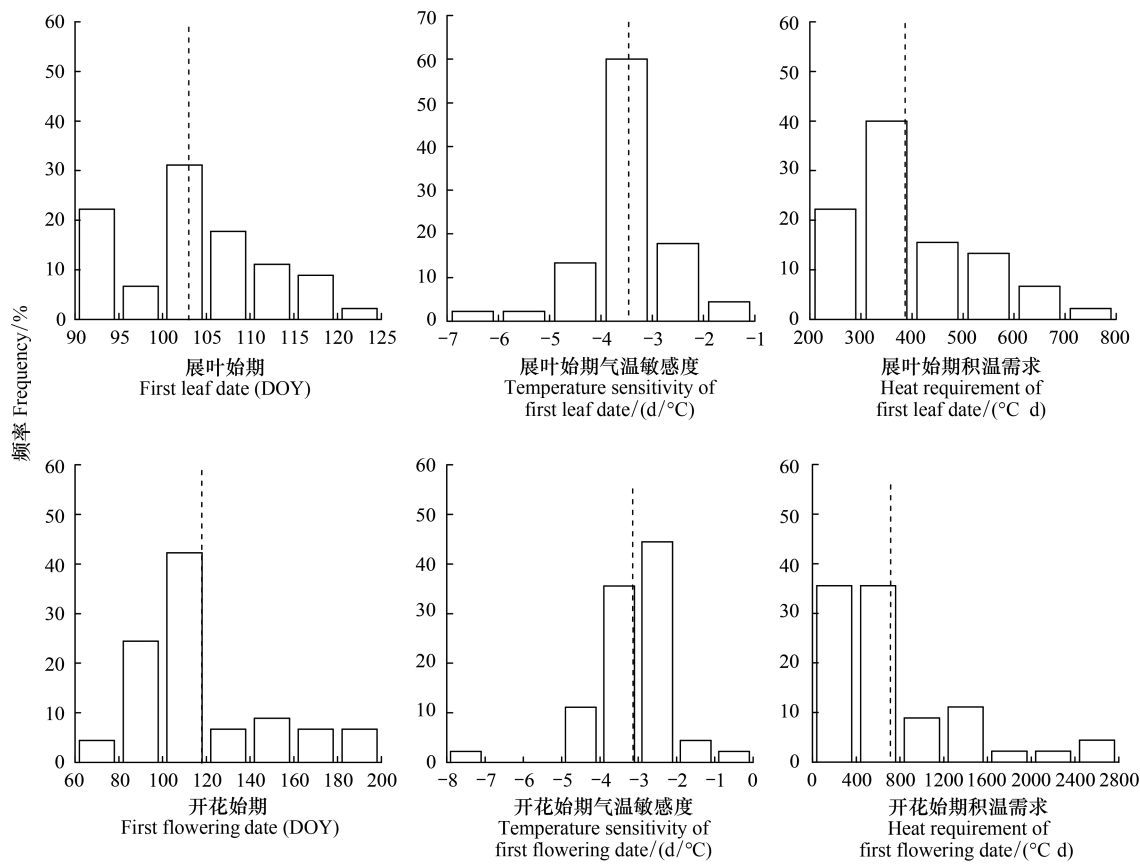


图 2 北京地区 44 种植物 3 个物候特征的频度分布

Fig.2 Frequency distribution of three phenological traits of 44 species in Beijing

虚线表示平均值;DOY:序日 Day of the year

表 3 北京地区 44 种植物物候特征的进化模型的 AICc 值

Table 3 AICc for phenological traits of 44 species in Beijing

物候特征 Phenological traits	BM 模型 Brownian motion model	OU 模型 Ornstein-Uhlenbeck model	WN 模型 White noise model
展叶始期 FLD	323.53	316.06 *	323.32
开花始期 FFD	423.63	422.93 *	439.28
展叶始期温度敏感度 FLD-St	158.59	121.72	119.41 *
开花始期温度敏感度 FFD-St	156.07	136.84 *	139.45
展叶始期积温需求 FLD-HR	556.48	552.62 *	561.84
开花始期积温需求 FFD-HR	692.56	691.98 *	708.54

* 各物候特征最适合的进化模型;AICc:小样本量校正后的赤池信息准则 Sample size-corrected Akaike information criterion

另外,图 3 还显示,各物候特征的 PSR 曲线的上升速率不断变化,说明各物候特征的进化速率具有非平稳性特征。特别值得注意的是,开花始期的温度敏感度的 PSR 曲线存在若干较为明显的拐点,表明存在几个进化分支(群体),它们的进化速率差异较大,导致物候特征的种间差异迅速增加。

2.4 物候特征与功能性状的关系

研究发现,植物生活型对展叶始期及其积温需求有显著影响(表 3、图 4)。其中,灌木展叶的积温需求(平均:362℃ d)比乔木(平均:412℃ d)少约 12.1%。灌木的平均展叶始期为 4 月 10 日,比乔木早近 6 天。然而,乔木和灌木展叶始期对气温的响应敏感度(分别为-3.51d/℃、-3.86d/℃)差别不大,说明生活型与展叶始期的气温敏感度无关。植物传粉型与开花始期有显著的相关性。其中,风媒植物的开花始期(平均:4 月

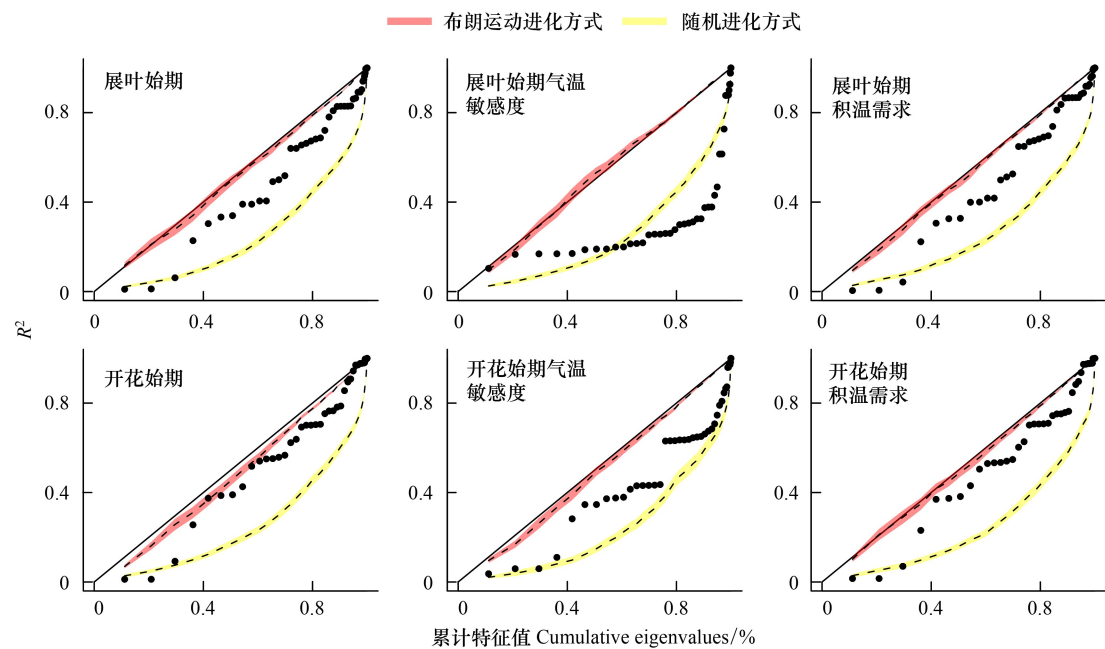


图 3 北京地区 44 种植物物候特征的 PSR 曲线

Fig.3 PSR for phenological traits of 44 species in Beijing

红色代表布朗运动进化方式,黄色代表随机进化方式; PSR: 系统发育信号表征曲线 phylogenetic signal-representation curves

18 日)比虫媒植物(平均:5 月 4 日)早约半个月。但开花始期的气温敏感度和积温需求与传粉型无明显关系。

表 4 基于广义估计方程的物候特征与功能性状的关系

Table 4 The relationship between phenological traits and functional traits based on generalized estimating equations

功能性状 Functional traits	物候特征 Phenological traits	回归系数 Coefficients	P
生活型 (乔木 VS 灌木) Life form (Trees VS Shrubs)	展叶始期	7.52	0.01
	开花始期	1.02	0.85
	展叶始期气温敏感度	0.64	0.06
	开花始期气温敏感度	-0.06	0.76
	展叶始期积温需求	91.87	0.001
	开花始期积温需求	38.33	0.72
传粉型 (风媒 VS 虫媒) Pollinating form (Wind VS Insect)	展叶始期	-0.28	0.97
	开花始期	-5.72	0.02
	展叶始期气温敏感度	0.27	0.27
	开花始期气温敏感度	0.43	0.13
	展叶始期积温需求	-1.67	0.99
	开花始期积温需求	-65.98	0.08

回归系数表示不同生活型或传粉型植物物候特征差异的方向和幅度;回归系数为正值表示前者比后者的物候期更晚,积温需求更大或敏感度更小

3 讨论

本文以北京地区 44 种木本植物的展叶始期和开花始期为对象,研究了系统发育和功能性状与物候特征

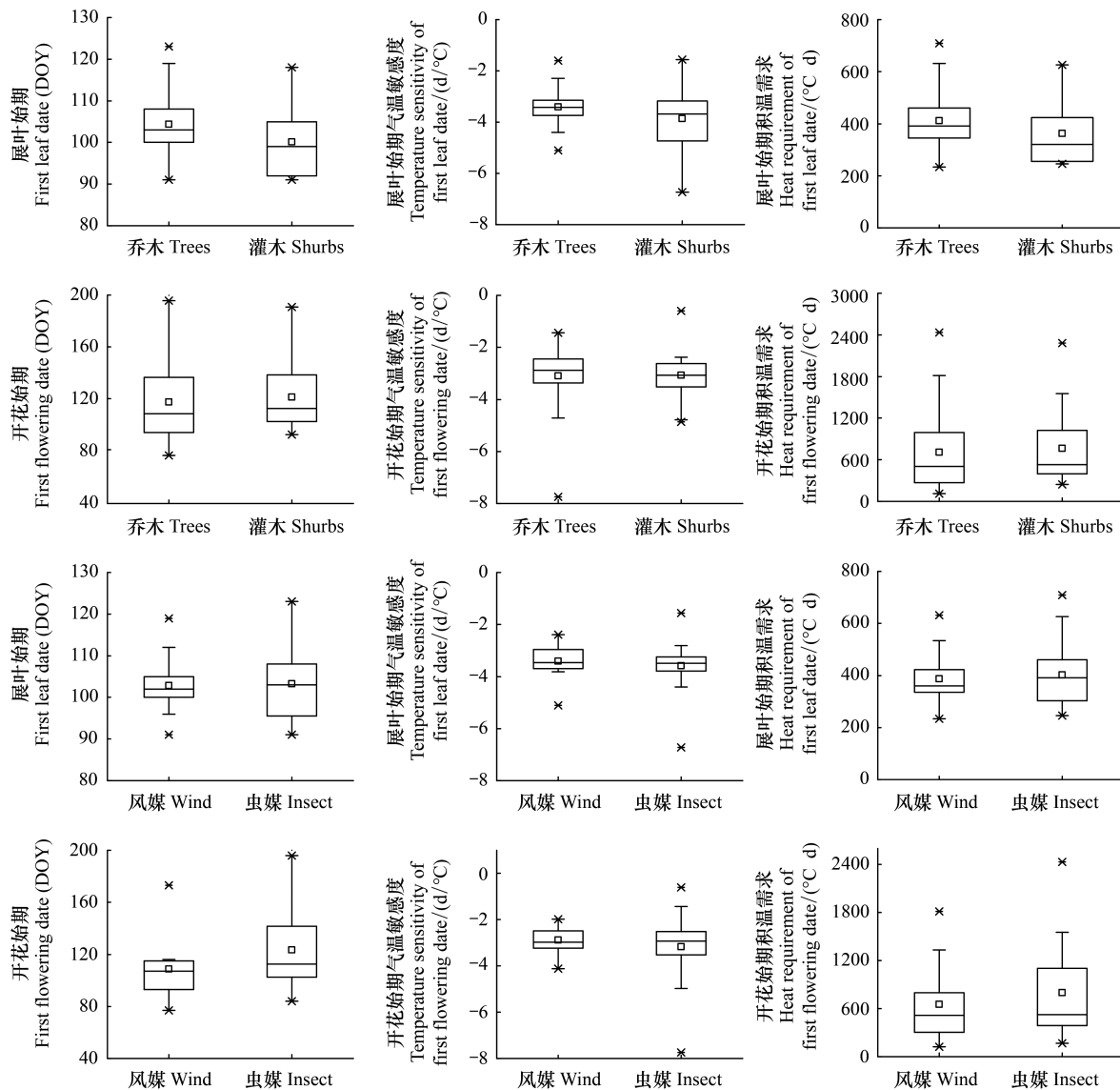


图 4 北京地区不同生活型和传粉型植物的物候特征差异

Fig.4 Differences in phenological traits from both life form and pollinating form in Beijing.

的关系。与多数研究^[10,33–34]结论一致,植物展叶始期、开花始期表现出显著的系统发育信号,表明亲缘关系相近的物种有相似的春季物候期。另外,与 Yang 等^[15]结论一致,研究也发现春季物候期的积温需求具有系统发育保守性。通常认为,春季物候发生的条件是其积温需求得到满足^[35],因此,积温需求的系统发育保守性是春季物候系统发育保守性的解释原因之一。就系统发育强度而言,开花始期及其积温需求的系统发育信号均强于展叶始期,说明开花物候在进化过程中的变异程度较小。可能原因是开花物候直接关系植物个体繁衍^[36],若轻易改变可能极大损害植物繁殖能力^[13, 37]。而展叶期属于营养生长的一个阶段,间接影响植物个体繁衍^[38]。植物通过调节展叶时间响应外界环境条件变化,保证叶片更充分的进行光合作用,并规避遭受的损害风险^[38]。

对比三种进化模型对各物候特征的拟合效果,发现 OU 模型对展叶始期、开花始期及其积温需求进化模式的拟合效果更好,与前人研究发现^[18, 21]一致。这表明上述物候特征的进化均受到自然选择的限制,因此进化速率比布朗运动更慢,物候特征具有系统发育保守性。这种自然选择作用可能与植物对环境的适应有关。在长期进化过程中,自然选择作用会“过滤”不适应环境的个体,使群落朝着适应环境的最佳状态去进化^[21]。

此外,研究表明开花始期温度敏感度的进化模式符合 OU 模型,即具有系统发育保守性,但系统发育信号不显著。这说明未考虑自然选择力影响的系统发育信号方法可能低估物候特征的保守性。但值得注意的是,PSR 曲线显示植物物候特征的进化具有非平稳性(图 3),未来仍需进一步完善系统发育保守性的评估方法^[16]。

物候特征与功能性状关系的分析结果显示北京地区植物生活型与展叶物候特征显著相关。其中,灌木的展叶时间比乔木早,这与 Panchen 等^[7]在北半球温带地区 8 个植物园的研究结论一致。可能原因是更早展叶允许灌木在乔木冠层完全形成前充分利用光照进行光合作用^[7, 39]。研究还发现植物传粉型与开花始期有显著相关性,风媒植物开花相对更早,这也与 Du 等对中国 19631 种植物的研究结论相似^[11, 23]。可能的解释有两个方面:首先,风媒树种需要在冠层郁闭前开花,从而减少叶片对花粉随风传播的阻挡^[40];其次,北京地区早春相对干冷多风,限制了传粉昆虫的活动,导致虫媒植物开花相对较晚^[41]。上述研究结论反映了不同功能性状物种在应对外界环境时的资源投资和收益的权衡策略,同时也在一定程度上体现了植物生态位分化和物种共存的内在机理^[22, 24]。

最后,本研究也具有一定的不确定性。受观测记录等限制,现有研究主要选取区域代表性物种进行系统发育分析^[24]。这些植物通常跨多科,导致系统发育树的分辨率不够高,在一定程度上影响研究结论的准确性。未来需要加强对北京地区更多树种的物候观测,并尽量细化至某几个科来分析,更深入、准确的探究植物物候特征与生物学特性的关系。

4 结论

本文以北京地区 44 种木本植物的展叶始期和开花始期为例,探究植物物候与生物学特性的关系,首先,利用系统发育信号 Blomberg's K 和进化模型分析了物候性状的系统发育保守性;然后,利用广义估计方程分析了物候特征与功能性状的关系。研究发现:(1)北京地区植物展叶始期、开花始期及其积温需求具有显著的系统发育信号,并且符合 OU 进化过程,表明上述物候特征的进化受到随机遗传漂变和自然选择力的共同作用,进化速率比布朗运动更慢,具有系统发育保守性。其中,开花始期的系统发育保守性比展叶始期更强。(2)开花始期气温敏感度的进化符合 OU 模型,说明其具有系统发育保守性;但展叶始期气温敏感度不保守。(3)植物展叶始期及其积温需求与生活型密切相关。灌木的展叶时间比乔木早,积温需求比乔木少。植物开花始期与传粉型显著相关,风媒植物开花比虫媒植物更早。本文的研究成果有助于深入理解物候变化的生物学机制,对丰富物候学理论具有重要意义。

参考文献(References):

- [1] Craine J M, Wolkovich E M, Towne E G. The roles of shifting and filtering in generating community-level flowering phenology. *Ecography*, 2012, 35(11): 1033-1038.
- [2] Anderson J T, Inouye D W, McKinney A M, Colautti R I, Mitchell-Olds T. Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proceedings Biological Sciences*, 2012, 279(1743): 3843-3852.
- [3] Keenan T F, Richardson A D. The timing of autumn senescence is affected by the timing of spring phenology: implications for predictive models. *Global Change Biology*, 2015, 21(7): 2634-2641.
- [4] Zohner C M, Renner S S. Common garden comparison of the leaf-out phenology of woody species from different native climates, combined with herbarium records, forecasts long-term change. *Ecology Letters*, 2014, 17(8): 1016-1025.
- [5] Piao S L, Liu Q, Chen A P, Janssens I A, Fu Y S, Dai J H, Liu L L, Lian X, Shen M G, Zhu X L. Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges. *Global Change Biology*, 2019, 25(6): 1922-1940.
- [6] Ge Q S, Wang H J, Rutishauser T, Dai J H. Phenological response to climate change in China: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2015, 21(1): 265-274.
- [7] Panchen Z A, Primack R B, Nordt B, Ellwood E R, Stevens A D, Renner S S, Willis C G, Fahey R, Whitemore A, Du Y J, Davis C C. Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy. *New Phytologist*, 2014, 203(4): 1208-1219.
- [8] Davis C C, Willis C G, Primack R B, Miller-Rushing A J. The importance of phylogeny to the study of phenological response to global climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2010, 365(1555): 3201-3213.
- [9] Donoghue M J. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105 (Supplement 1): 11549-11555.

- [10] Davies T J, Wolkovich E M, Kraft N J B, Salamin N, Allen J M, Ault T R, Betancourt J L, Bolmgren K, Cleland E E, Cook B I, Crimmins T M, Mazer S J, McCabe G J, Pau S, Regetz J, Schwartz M D, Travers S E. Phylogenetic conservatism in plant phenology. *Journal of Ecology*, 2013, 101(6): 1520-1530.
- [11] Du Y J, Mao L F, Queenborough S A, Freckleton R P, Chen B, Ma K P. Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(8): 928-938.
- [12] Boyle W A, Bronstein J L. Phenology of tropical understory trees: patterns and correlates. *Revista De Biologia Tropical*, 2012, 60(4): 1415-1430.
- [13] CaraDonna P J, Inouye D W. Phenological responses to climate change do not exhibit phylogenetic signal in a subalpine plant community. *Ecology*, 2015, 96(2): 355-361.
- [14] Du Y J, Chen J R, Willis C G, Zhou Z Q, Liu T, Dai W J, Zhao Y, Ma K P. Phylogenetic conservatism and trait correlates of spring phenological responses to climate change in northeast China. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(17): 6747-6757.
- [15] Yang Z Y, Du Y J, Shen M G, Jiang N, Liang E Y, Zhu W Q, Wang Y F, Zhao W W. Phylogenetic conservatism in heat requirement of leaf-out phenology, rather than temperature sensitivity in Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 304: 108413.
- [16] Peixoto F P, Villalobos F, Cianciaruso M V. Phylogenetic conservatism of climatic niche in bats. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(9): 1055-1065.
- [17] Blomberg S P, Garland T Jr, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 2003, 57(4): 717-745.
- [18] Glade-Vargas N, Hinojosa L F, Leppe M. Evolution of climatic related leaf traits in the family Nothofagaceae. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1073.
- [19] Butler M A, King A A. Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. *American Naturalist*, 2004, 164(6): 683-695.
- [20] Martins E P, Hansen T F. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist*, 1997, 149(4): 646-667.
- [21] Rafferty N E, Nability P D. A global test for phylogenetic signal in shifts in flowering time under climate change. *Journal of Ecology*, 2017, 105(3): 627-633.
- [22] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [23] Wang Y, Yang X D, Ali A, Lv G H, Long Y X, Wang Y Y, Ma Y G, Xu C C. Flowering phenology shifts in response to functional traits, growth form, and phylogeny of woody species in a desert area. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 536.
- [24] 杨晓东, 姬盼盼, 热依沙, 李宏侠. 31 种木本植物开花物候与系统发育的关系. *生态学报*, 2018, 38(3): 1003-1015.
- [25] 胡小丽, 张杨豪, 米湘成, 杜彦君, 常朝阳. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花物候: 气候因素、系统发育关系和功能性状的影响. *生物多样性*, 2015, 23(5): 601-609.
- [26] 宛敏渭, 刘秀珍. *中国物候观测方法*. 北京: 科学出版社, 1979: 1-57.
- [27] 徐韵佳, 葛全胜, 戴君虎, 王焕炯. 近 50 年中国典型木本植物展叶初期温度敏感度变化及原因. *生态学报*, 2019, 39(21): 8135-8143.
- [28] Heide O M. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiologia Plantarum*, 1993, 88(4): 531-540.
- [29] Jin Y, Qian H. V. PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, 2019, 42(8): 1353-1359.
- [30] Diniz J A F, Rangel T F, Santos T, Mauricio Bini L M. Exploring patterns of interspecific variation in quantitative traits using sequential phylogenetic eigenvector regressions. *Evolution*, 2012, 66(4): 1079-1090.
- [31] Diniz-Filho J A F, Bini L M, Sakamoto M, Brusatte S L. Phylogenetic eigenvector regression in paleobiology. *Revista Brasileira De Paleontologia*, 2014, 17(2): 105-122.
- [32] Martins E, Hansen T. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist*, 1997, 149(4): 646-667.
- [33] Panchen Z A, Primack R B, Gallinat A S, Nordt B, Stevens A D, Du Y J, Fahey R. Substantial variation in leaf senescence times among 1360 temperate woody plant species: implications for phenology and ecosystem processes. *Annals of Botany*, 2015, 116(6): 865-873.
- [34] Li L P, Li Z K, Cadotte M W, Jia P, Chen G G, Jin L S, Du G Z. Phylogenetic conservatism and climate factors shape flowering phenology in alpine meadows. *Oecologia*, 2016, 182(2): 419-428.
- [35] Wang H, Wu C, Ciais P, Peñuelas J, Dai J, Fu Y, Ge Q. Overestimation of the effect of climatic warming on spring phenology due to misrepresentation of chilling. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 4945.
- [36] Franks S J. The unique and multifaceted importance of the timing of flowering. *American Journal of Botany*, 2015, 102(9): 1401-1402.
- [37] Arroyo M T K, Tamburrino Í, Plissock P, Robles V, Colldcarrera M, Guerrero P C. Flowering phenology adjustment and flower longevity in a south American alpine species. *Plants-Basel*, 2021, 10(3): 461.
- [38] 夏富才, 潘春芳, 赵秀海. 温带落叶林的植物物候特征及其对气候变化的响应. *生态环境学报*, 2012, 21(5): 793-799.
- [39] Rollinson C R, Kaye M W. Experimental warming alters spring phenology of certain plant functional groups in an early-successional forest community. *Global Change Biology*, 2012, 18(3): 1108-1116.
- [40] Fenner M. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1998, 1(1): 78-91.
- [41] Griz L M S, Machado I C S. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 2001, 17(2): 303-321.