

DOI: 10.5846/stxb202203170655

王文, 杜军, 何志斌, 马登科, 赵鹏. 植物与传粉者物候错配效应研究进展. 生态学报, 2023, 43(15): 6465-6474.

Wang W, Du J, He Z B, Ma D K, Zhao P. A review on phenological mismatches between plants and their pollinators. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(15): 6465-6474.

植物与传粉者物候错配效应研究进展

王 文^{1,2}, 杜 军^{1,*}, 何志斌¹, 马登科^{1,2}, 赵 鹏^{1,2}

1 中国科学院西北生态环境资源研究院, 临泽内陆河流域研究站, 兰州 730000

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 开花植物与传粉者之间稳定互惠模式的建立是维持互作双方种群适合度的关键。在全球变化的背景下, 植物与传粉者对温度、融雪、人类活动等外界扰动的响应差异, 易于引起两者关键物候期的不同步发生, 由此可能减少传粉互作的重叠时间, 改变相互作用的成本和收益, 进而对两者的种群动态产生潜在的深远影响(即物候错配效应)。近年来国内外对植物花期与传粉者活动物候的错配研究主要集中在两方面: 一是物候错配现象发生的原因及机制; 二是这种物候错配带来的生态后果, 尤其是对互惠双方种群动态的影响。但由于研究方法 & 数据获取等方面的局限性, 物候错配研究仍存在一些薄弱环节, 如物候匹配模式对环境变化的响应机制、传粉效率对错配效应的调节影响、物候数据获取的独立性等。本文综述了植物-传粉者物候错配效应的最新研究进展, 并对未来的研究展望进行初步探讨, 以期对物种多样性、动植物种群动态的合理预测等方面的研究提供有益的参考。

关键词: 植物花期; 传粉者活动; 互惠关系; 物候错配; 种群动态

A review on phenological mismatches between plants and their pollinators

WANG Wen^{1,2}, DU Jun^{1,*}, HE Zhibin¹, MA Dengke^{1,2}, ZHAO Peng^{1,2}

1 Linze Inland River Basin Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

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

Abstract: Maintenance of stable mutualistic pattern between flowering plants and pollinators is key to the population fitness of the interacting partners. Under the background of global change, different responses to the external disturbances such as temperature, snow melting, and human activities may cause the asynchronously phenological responses between plant and pollinators. This phenomenon will reduce the phenological overlap and change the costs and benefits of interaction, then make a far-reaching influence on the population dynamics of both (i.e., the phenological mismatch effect). In recent years, studies on phenological mismatch between plant flowering and pollinator activities have focused on two aspects: one was the cause and mechanism of phenological mismatch, and another was the ecological impacts caused by phenological mismatch, especially the impacts on the population dynamics of the reciprocal parties. However, due to the limitations of research methods and data acquisition, there are still some weaknesses in phenological mismatch research, including the response mechanism of phenological match pattern to environmental change, the adjustment of pollination efficiency to mismatch effect, and the independence of phenological data acquisition. Based on the latest research progress of phenological mismatch effect, this paper first introduced the phenological matching relationship between plants and pollinators, then reviewed the causes of phenological mismatch effect and the current research methods of mismatch effect as well as its ecological impacts, and finally made a preliminary discussion on the future research prospects, in order to provide useful

基金项目: 国家自然科学基金项目(32071606); 中国科学院战略性先导科技专项 A 类(XDA23060301)

收稿日期: 2022-03-17; **采用日期:** 2022-12-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dujun2012@lzb.ac.cn

references for the researches of species diversity and rational prediction of animal and plant population dynamics.

Key Words: plant flowering; pollinator activity; mutualism relationship; phenological mismatch; population dynamics

作为种群生态学研究的核心内容,种群动态研究一直是生态学家不断探索的经典研究方向^[1]。对于依靠虫媒授粉、种子繁殖的植物体来说,繁殖成功率决定着种实的输出,是种群更新与扩张的前提和基础,涉及开花植物与传粉者的互惠作用^[2]。研究发现,开花植物与传粉者之间稳定互惠模式的建立是保证繁殖成功率的关键,从而成为制约种群数量动态的重要环节^[3-4]。

在自然群落中,植物与传粉者之间的互惠关系不是随机的,而是受到两者物候、时空分布等因素的影响^[5]。理论生态学认为物种间高效互惠关系的建立通常需要持续的响应窗口以便增强正反馈的效果。对于开花植物与传粉者而言,较高的物候重叠期是保证彼此高效繁殖的前提^[6-7]。早期研究通常假定在适应环境改变的过程中植物与传粉者特征的匹配是协同演进的^[8],这就意味着开花植物与传粉者之间的连接很少受到外界干扰的影响。事实上,近年来越来越多的证据表明不同植物和传粉者对环境变化(尤其气候变暖)的敏感性具有显著的差异^[9-11],由此可能减少了植物开花物候与传粉者活动时间上的重叠^[12-13]。两者物候事件的非同步发生(一方改变或两者变化率相异)很可能导致传粉连接及互作关系出现失耦,进而改变相互作用的成本和收益,最终引起种群密度变化的统计学反应(物候错配效应)^[6,12,14-17]。

在气候变化背景下,植物与传粉者的物候匹配关系取决于关联物种的可塑性、适应性及各自的生活史特征^[13,18-19]。尽管自然界中泛化传粉系统处于主导地位,但众多研究表明,历史时期非随机的物候变化及所引起的物候匹配性的改变正逐渐降低着传粉者组合的冗余性和功能互补性,由此引发的生态后果可能会超出传粉者减少带来的直接影响^[20-22]。目前植物-传粉者互作网络已经引起了国内外学者的广泛关注,但由于长期监测数据的匮乏和研究手段的局限性,对物候错配效应的认识仍处于探索阶段。为此,本文在介绍植物与传粉者物候匹配关系的基础上,综述了物候错配效应产生的原因、目前错配效应的研究方法及其产生的生态影响,并对未来的研究展望进行了探讨,以期对物种多样性、种群动态的合理预测提供有益的参考。

1 植物与传粉者的物候匹配关系及错配效应

1.1 植物-传粉者的物候错配效应

据 Ollerton 等统计,地球上约 87.5% 的被子植物依赖动物(主要为昆虫)进行传粉^[23],这一过程被认为是自然界中最为重要的生态过程之一,因为传粉作用在植物和动物类群的多样化进程中扮演着极为重要的角色^[5,24]。传粉者在访花过程中与开花植物形成了特定的耦合关系,两者耦合时间的窗口塑造了植物-传粉者的物候匹配格局^[25]。物种间物候匹配关系的建立依赖于植物花期物候特征(如初始开放、末次凋落、花期持续、开花频数分布等)与传粉者的活动节律(如羽化初飞、滞育休眠、成虫寿命、个体密度分布)。通常来说,在特定的生态系统中,植物长期适应环境的结果往往是与传粉者建立起稳定的网络联系——无论是泛化的传粉属性还是特化的耦合连接,这种互惠模式的建立是保证开花植物繁殖成功率的关键^[3-4]。传粉者同样依赖这个关键的窗口期获取食源(花粉或花蜜)来维持能量输入以确保种群数量的稳定繁衍^[20]。一旦受到外界因素的扰动(如气候变化、生境破坏、化学污染、人类干扰等),造成开花物候或传粉者活动周期的改变,这样的稳态关系可能就会被打破,使互惠双方面临物候匹配关系的重组。已有研究表明,多数情况下,外界干扰引起的植物花期与传粉者成虫活动期的不同步,会缩短传粉互作的重叠时间,导致物候错配现象的发生(图 1)^[6,17-18]。

1.2 物候错配现象产生的原因

实证研究表明,外界环境偏离常态的扰动是引起相互作用的生物体间营养关系失耦或物候错配的主要原因^[26]。对于植物与传粉者而言,一旦环境线索对两者的生命活动产生不同的影响,这种效应机制便可能被触

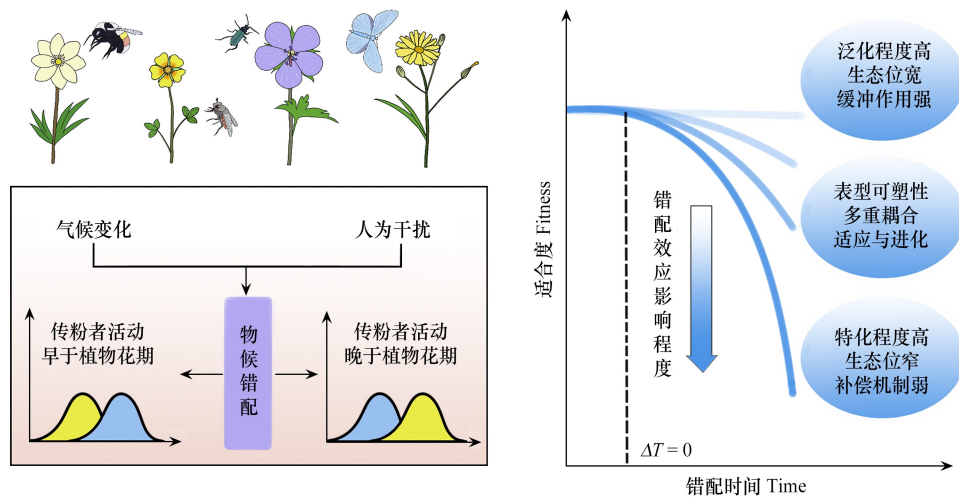


图1 植物-传粉者物候错配现象及其生态影响示意图

Fig.1 Schematic diagram of plant-pollinator phenological mismatch and its ecological impact

气候变化和人为干扰被认为是导致植物-传粉者物候错配的主要原因^[3],诱发相互作用的物种对环境变化的差异性响应,减少开花植物与传粉者活动时间的重叠(传粉者活动早于植物花期 OR 植物花期早于传粉者活动)。这种物候错配现象将在很大程度上影响植物的繁殖输出及传粉者的食源输入,制约种群数量的动态变化。通常情况,随着传粉者觅食生态位的变窄、花期可塑性的降低、传粉特化程度的增加、网络结构耦合强度的下降、生物适应与进化能力的减弱,物候错配的生态影响程度将会逐渐增加

发,进而出现花期与传粉活动窗口的时序错位。这些环境线索既可以是两者共同的敏感因素如气温、融雪等^[10,27-28],也可以是仅对其中一方有影响的环境因子如光周期、土壤湿度等^[29]。对于前者来说,植物与其传粉者在追踪环境信号的响应策略方面往往存在差异,导致植物开花与关键访花昆虫活动的不同步;物候重叠时间的相应减少将对两者的互惠作用产生潜在的深远影响,尤其是在物候重叠期短或互作网络分化弱的区域如高海拔地区^[12]。

温度对动植物生命周期活动的发生起着重要的调节作用^[27,30]。事实证明,全球气候变暖已导致众多植物及其传粉者的物候发生了迅速而剧烈的变化^[30-31]。目前,大多数动植物的物候预测模型是基于以热量为单元的函数关系(生长期日,在特定阈值温度以上的热量积累时间)建立的,在生长发育所需热量积累较快的温暖年份中,植物开花和传粉者觅食时间预期将会提前发生^[32]。但由于各自对温度变化的生化反应动力学特征(如酶催化作用)的差异,度日模型中所设定的温度阈值往往不同。例如,Forrest 和 Thomson 通过对美国埃尔克山不同海拔带植物-传粉者互动动态的调查,发现蜜蜂出巢或滞育终止的温度阈值通常高于其“宿主”植物花芽萌动所需的限定温度,引起二者物候关系的不匹配^[26]。同样,Doi 等在研究日本的四种蔷薇科李属(*Prunus*)灌木与传粉蝴蝶菜粉蝶(*Pieris rapae*)的物候匹配关系时,指出植物和传粉者可能不会在同一时间对气温做出反应,植物始花的热量积累过程往往长于昆虫羽化初飞的温度积累时间^[33]。诸多迹象表明,与气候变化相关的气温升高已经或将会在一定程度上引起植物与传粉者间物候匹配模式的改变,诱发失耦关系的普遍发生。

在一些高海拔和高纬度环境中,植物花期物候与昆虫活动还与融雪动态密切相关^[26,34]。对植物来说,冬季积雪的存在往往阻碍了以亚高山草甸、北极冻原为主要特征的低等植被的物候发育,实验研究表明雪被移除能够较早地激发植物春季返青及花芽开放^[34-35]。不过,融雪时间提前也可能将植物过早地暴露在冷空气中,从而抑制其生长发育的速度,研究发现,除雪处理下加拿大洛基山草甸植物披针叶春美草(*Claytonia lanceolata*)的开花遭受霜冻损害的概率显著增加^[6]。目前,研究学者还未能明确融雪在调节植物开花物候方面的解释力,因为温度和融雪效应在自然界中经常混淆在一起,较难区分两个变量的独立影响^[26]。相对于植物物候,昆虫的季节活动受到融雪动态调节的研究案例较少,其中,在北极萨肯博格的一项研究发现,融雪日

期比温度能够更好地预测陆面活动和飞行节肢动物的出现时间^[36];同样,Iler 等在分析洛基山食蚜蝇群落动态时,发现加入融雪因子的物候模型比独立积温模型在预测食蚜蝇觅食行为方面具有更高的精度^[32]。即便如此,传粉者活动对融雪因子的响应往往滞后于植物花期的响应速度,结果很可能会导致两者物候过程的不同步现象^[26]。

除了气候调控外,人类活动也直接或间接地影响着植物-传粉者的互作网络^[37]。随着人类活动强度和城市化进程的不断加剧,区域动植物物种日益受到诸如栖息生境改变、景观斑块破碎化等因素的威胁^[37]。其中,伴随着城市化进程而出现的热岛效应被视为植物发育事件的主要驱动因素,热量的聚集往往改变了花期格局,尤其对春季开花的虫媒授粉植物,这种现象等效于全球变暖带来的物候影响^[38-39]。但在相同的城市化梯度上,植物花期与其传粉者觅食活动可能做出不同的反应,例如,Fisogni 等在法国里尔的调查中,发现城市化程度较高的地方植物群落花开峰值显著提前,而相应的传粉昆虫却没有表现出明显的觅食物候变化^[40],这就造成了植物-传粉者物候期的错配。与城市增温效应相反,栖息地改变及生境破碎化倾向于通过影响传粉者种群数量和群落结构进而影响传粉者对植物的访花频率及传粉服务^[41]。目前关于景观破碎化对传粉昆虫飞行物候影响的证据相对有限,其中一个案例来自于 Wray 和 Elle 对加拿大稀树草原破碎生态系统的研究,结果显示,城市背景的生境破碎化增加了中/后期传粉者物种及数量的丰富度,而对花源的影响较小^[42],植物与传粉者在数量动态及群落结构上对人类活动的这种不对称响应将很可能导致植物-传粉者网络结构的改变。

1.3 物候错配现象的易发类群

在自然群落的植物与传粉相互作用中,生态学特化(植物通过单一传粉者传粉、传粉者访问特定植物)与泛化(植物通过多种传粉者传粉、传粉者可访问多种植物)的传粉连接构成了复杂的传粉网络^[5]。理论生态学认为,特化的功能类群与相互作用的物种在物候同步性方面具有较高的期望^[5]。然而,在哥斯达黎加热带山地的一项研究发现,特化的传粉者倾向于访问花期较短的植物物种,且与其“宿主”植物之间存在强烈的异步性^[18]。这一现象表明,存在特化关系的物种可能具有较高的物候错配风险,更容易受到互惠干扰的影响。相对而言,在泛化的传粉系统中,主要传粉物种活动期之间存在广泛的互补性,能够有效缓冲特定物种物候变化的负面影响,进而维持群落水平的同步性(图 1),正如生物多样性-稳定性假说所预测的那样,高水平的生物多样性可以确保植物与传粉者的物候同步关系^[30]。

由于对异花授粉的依赖性、花部特征对传粉者的吸引力及栖息生境的资源可得性,不同生活型植物类群的繁殖物候生态位可能存在差异^[43]。同一群落中,高大树木往往在一定的持续时间内同步开花,并且能够吸引更多的泛化传粉者访问;而林下草本层的花期各异、持续时间不一,特化传粉物种较多^[43]。在对气候变化的响应中,相对于草本物种,木本植物的春/夏季物候似乎具有更高的敏感性。例如,一项来在西伯利亚巴尔古津自然保护区的研究发现,由于乔/灌木的花芽更直接的暴露环境空气中,过去 42 年间的气温升高使得木本植物始花期提前的趋势显著高于草本物种^[44]。从花期的气候敏感性及特化传粉比重的角度考量,同一群落的传粉系统中,草本植物较木本植物发生始花期错配的概率可能更大(图 1)。即便在同一生活型类群中,植物花期的年际变化特征也通常表现出较强的物种特异性^[45]。多数研究发现植物繁殖物候随着近年来的气候变暖而呈现出始花期提前及开花持续时间延长的趋势^[44,46],同时,也有部分报道所关注的植物花期未发生明显改变或始花期出现了推迟^[31]。鉴于传粉昆虫羽化物候对气温的较高依赖性,全球升温介导的传粉者活动时间的普遍提前^[30],更易于引起气候敏感性差的植物物种发生物候匹配关系的改变^[31]。

对于早春短命生植物而言,环境变化造成与传粉者间的物候错配普遍发生。例如,Kudo 和 Ida 通过对分布于日本北海道的早春短命植物延胡索(*Corydalis ambigua*)种群连续多年的研究发现,暖春时开花物候比传粉者出现的时间明显提前,且始花期越早,两者物候错配现象越显著^[28]。更为重要的是,在物候错配的情况下,传粉者的群落组成也往往发生着改变。正如 Gezon 等在调控早春草本物种披针叶春美草(*Claytonia lanceolata*)花期物候的实验中,观察到花期提前的植株个体仅有淡脉隧蜂(*Lasioglossum*)访问,而未发生物候

错配的对照个体则还有天蛾、夜蛾、类铃蝇和蝴蝶等时常造访^[6]。环境变化(尤其气候变暖)的结果还可能引起物种空间分布的改变,例如,在山地系统中,植物与传粉者间迁移能力的差异往往使得传粉者在“等花开”(传粉者出现时间早于始花期)的过程中向邻域更高/更低海拔迁移,减少了其与当地“宿主”植物的时间重叠,从而加剧了两者物候错配的程度^[47]。Adedjoja 等在研究不同海拔传粉昆虫类群的物种组成及其与开花植物的关系时,发现中海拔植物花期与传粉者活动之间易于发生时间错配现象^[48]。

2 物候错配效应的研究方法

2.1 长期监测数据

鉴于生物的环境适应是漫长的自然选择过程,对植物与传粉者互作机理的认识需要开展定点、持续的监测研究;同时,随着对全球气候变化的关注,探讨植物-传粉者物候匹配性的响应机制同样需要长期的数据支持,因为气候变化本身具有长期性的属性特征^[45,49]。但由于植物-传粉者互作关系研究起步较晚以及监测手段(尤其针对传粉昆虫)的局限性,目前长期的数据积累还仅限于某些地区的少数物种或群落。一个典型的案例来自于北美东北部,Bartomeus 等通过对 130 年来 10 种传粉蜜蜂及其传粉植物的物候监测,发现蜜蜂春季活动时间平均提前了 10.4 d,并且保持着与“宿主”植物相似的气候响应速率^[30]。

2.2 物候控制实验

在物候错配研究中,控制实验因为在较短时间内能够分离不同影响因素而受到研究者的青睐,成为解析植物-传粉者物候匹配关系的重要方法。目前控制实验的焦点主要集中于温度和融雪时间的改变,因为两者被认为是全球气候变化带来的最为显著的环境信号^[50]。已有研究一般通过控温或者积雪移除的方式实现对动植物物候的调控,如 Gallagher 等利用温室诱导盆栽植株在不同的时间序列上开放,之后回置原位观察传粉昆虫的物种组成、访花频率以及结实率的差异^[50]。原地增温的实验手段(如开顶式增温棚、加热电缆等)也能够达到调控物候进程的目的,如 De Freme 等通过开顶式增温实验诱导植物物候发生改变,来探究温度增加对两种林下草本物种物候及繁殖的影响^[51],但这种方法通常不会改变传粉者的物候节律。融雪对物候的影响可能是对气温变化的间接响应,因此,积雪移除或叠加后融雪时间的变化可作为控温实验的印证手段,正如 Gezon 等在研究披针叶春美草(*Claytonia lanceolata*)的物候错配对植物繁殖力的影响时,同时开展了积雪移除和盆栽控温处理并获得了相似的研究结果^[6]。

通过某一引起温度变化的环境梯度(如海拔、纬度梯度)来研究植物-传粉者物候匹配模式的构建机制同样得到广泛应用^[48,51]。在山地系统中,由于地形、气候、土壤等自然要素组合的特殊性,在较小的空间尺度上可能会发生环境条件的剧烈改变(尤其气温的变化)^[52];因此,可以利用海拔间移植/互移植来模拟因气候变化引起的植物与传粉者空间扩张的异步性结果,探讨在温暖环境/寒冷环境及新的植物-传粉者群落条件下原种群(移植种群)与当地传粉居群物候匹配模式的改变,分析新耦合关系的建立对传粉行为及结实率的影响^[26]。该方法也有其自身的局限性,如模拟物种空间范围的迁移通常无法捕捉长期的局地适应过程^[17]。

2.3 物候预测模型

基于对动植物物候过程的认识,生态学家尝试建立了各种数值模型来预测未来气候变化下的物候动态。例如,对相互作用的配对物种进行独立预测时,比较成熟的物候模型是基于季前热量积累建立的积温函数^[26,32];而当探讨多物种网络中时间不匹配效应时,经验网络建模成为理解物候错配影响的有效手段,这种方法通常借助物候标记将物候匹配和密度变化转化为简单的重叠问题^[53]。在探讨物候错配对种群影响的综述中,Miller-Rushing 等总结现阶段物候模型研究并进行分类,指出将环境变化的物候反应数据与用于种群生存能力分析的模型相结合,可以明确地将个体变化和时空动态考虑进来^[54]。随后,Fagan 等针对植物-传粉者相互作用中的种群特征,构建了物候“显式”模型,使用一系列依时间而变化的非自治微分方程来表达物候错配对植物种群动态产生的影响,以此更好地捕捉传粉者季节活动的离散性^[55]。随着近年来生物科学和计算机技术的发展,在当前应用成熟的植物-传粉者模型(如 Zonneveld 模型)基础上,耦合动植物物候模型,已成为

解析植物-传粉者物候异步带来的生态影响的主要模拟预测手段。

3 物候错配效应的生态影响

3.1 对植物适合度的影响

对植物来说,较高的物候重叠度既是高效互作关系的基础,也是种群稳定繁衍的保障和先决条件^[3-4,7]。物候错配现象的发生往往会直接减少配对物种的互作机会,限制传粉者的访花时间和开花植物的到访频率,从而降低植物的授粉机率,对植物的种实输出产生潜在的负面影响^[12,20]。例如研究发现温度升高引起德国维尔茨堡草原上白头翁(*Pulsatilla vulgaris*)种群开花物候比传粉蜜蜂出现时间明显提前,使得早开花物种与传粉昆虫之间的互作机会显著降低,影响了白头翁种群数量规模^[56]。物候错配现象的发生,因关键传粉者的缺失导致异花授粉率降低和伴随而来的自花授粉率增加,易造成胚珠败育和近交衰退,从而降低雌/雄性适合度^[57-58]。当区域优势物种因物候错配而发生种群密度下降时,或因外来物种的入侵扰乱群落均匀度时,局地共生物种的传粉网络可能发生结构性改变,并伴随着传粉者访花偏好的变化,进而对整个植物群落稳定性带来不可忽视的间接影响^[59-61]。在自然群落中,普遍存在的花粉限制可能会加剧这种物候错配的影响程度。例如,Kudo 和 Cooper 通过对早春短命植物延胡索(*Corydalis ambigua*)连续 19 年的监测,发现相对于人工授粉个体,自然授粉植株受到始花期错配影响的程度更大,当其与传粉昆虫的物候失耦较小时种群结实率为 60%,但经历 7 d 的物候错配时结实率仅为 30%^[15]。

事实上,近期的研究指出并非所有物候错配都会对植物种群动态产生显著的负面效应。例如,Gallagher 和 Campbell 在研究紫草科滨紫草属植物(*Mertensia ciliata*)时,发现花期改变(提前或推迟)并未对其结实率产生明显的影响,这可能是由于传粉昆虫的多样性降低了该植物对某一传粉者的依赖性^[50]。已有证据表明,在泛化的传粉系统中替代性传粉能够有效缓冲物候错配带来的风险^[21,62]。尽管如此,不同的花期窗口下,传粉者类群组成的差异通常伴随着传粉有效性的时间变化,一旦植物与最有效传粉者发生时间错配,其他潜在传粉者的补充授粉往往仅起到有限的缓冲作用^[16],并且往往容易引发潜在的次生危害,如异种花粉的输入增加了胚珠败育的风险^[57,63]。

3.2 对传粉者适合度的影响

物候错配对传粉者的种群动态也会产生同样的影响,利用经验交互网络数据进行的模拟研究发现,由于与“宿主”植物间的物候错配,传粉者的数量预计将出现严重下降^[64]。这是因为在植物-传粉者互惠关系中,传粉者在传粉的同时从植物花朵获取维持生命活动和繁殖所需的食物资源(花粉或花蜜),当传粉者错失原有的宿主植物后,会向周围其他区域迁移以寻找补充食源,这增加了传粉者获取食源的难度^[48]。特别是在山地系统中,由于景观类型多样、破碎度较高,物候错配的发生可能导致传粉者消耗更多能量、飞行更远距离(寻找异源花蜜)却往往得到较低的食源补给^[54]。尤其是当植物开花物候对气候变暖的敏感性高于传粉者物候时,开放的花朵在“等虫来”的过程中还可能会遭受极端天气事件(如暴雨、低温)的影响,造成花粉和花蜜数量及营养品质的下降^[14,62],进而增加传粉者获取足够食源的能量消耗及觅食负担,从而影响传粉者的成体寿命和种群发育过程^[65]。

已有研究证实某些传粉者在应对物候错配时同样存在一些补偿机制来降低自身的生态风险,如密度依赖性补偿、传粉属性的进化、环境变化的长期适应等^[7,13]。当密度依赖性补偿发生时,物候错配引起的传粉者死亡可能被由于竞争减少导致的幸存者繁殖力增加所补偿,部分抵消了对传粉者种群数量的负面影响,使种群处于一个相对稳定的规模^[66]。当原本的互作关系变为高耗能低回报的不稳定传粉连接,食源的缺失也会促进传粉者向泛化传粉特征转变以寻求更多的潜在宿主,满足花粉或花蜜量的摄入,如某些传粉者在其“宿主”植物缺失的情况下可能通过尝试访问其他具有相似花部特征的植物,来降低用于能量补给的花粉损失,这种传粉特征的缓慢进化往往是通过调整自身生理活动来对应/适应环境改变引起的物候错配^[62]。而当传粉者迁移至其他区域并定居后,将与新的受访植物建立互作联系,这可能会改变传粉者功能性状的进化方向,如造

成传粉者喙长、嗅觉、体长的改变,以更好地适应新的生态位^[14,67]。另外,最近的研究发现传粉昆虫还可能通过刺激性行为诱导植物提前开花,如 Pashalidou 等在研究熊蜂的觅食活动时发现,当面临花粉稀缺时,熊蜂的工蜂会用下颚在植物叶片上切割性状独特的孔洞,这种“破坏”会加速花序开放,降低了传粉者与花资源的不同步性^[68]。这是唯一一项纪录此种现象的研究,目前仍不清楚是否在其他传粉连接中同样存在。

4 展望

传粉作为一项基本的生态服务,是陆地生态系统诸多动植物相互作用类型中最为重要的环节之一,其服务价值在生物多样性保护和农林牧业生产实践中得到了充分体现^[5]。包括生态修复在内的一些实践活动越来越多地考虑植物与传粉者的相互作用,植物种源的选择在很大程度上决定着其与当地传粉者的互作强度和多样性,而物候匹配关系作为相互作用的良好预测因子,同样表现出了重要的指导意义^[69]。植物-传粉者互作网络的特性很可能取决于用于特定修复项目的种源物候,以求建立稳健的时空耦合关系^[70]。

然而,在全球变化(尤其气候变暖)的背景下,植物与传粉者物候生态位的改变已成为最常见的生态反应。目前,越来越多的证据表明,相互作用的生物体间出现了物候失耦现象^[9,18],但在一些地区,同样记录了植物与其传粉者对同一线索(往往对温度的变化)做出的时间同步性改变^[32]。由于传粉者类群间的习性差异,传粉昆虫的觅食物候通常难以进行无偏的记录。如果传粉者的物候信息来自于花冠上的监测,那么这些数据往往不能独立于植物的花期物候,其结果易于得出两者协同演进的特征^[26]。因此,为了准确获得植物与其传粉者的物候匹配关系,需要保持两者物候数据的独立性。

以往对于植物与传粉者物候事件的关注倾向于对初始节点(如初始开花、羽化初飞)的分析^[6,15],很多情况下忽略了对持续时间的考虑,而两者互作期的重叠窗口才是衡量物候匹配状态及程度的关键^[71]。研究发现,花寿命和昆虫觅食时间也会受到气候变化及恶劣天气的显著影响^[72]。植物开花的可塑性及昆虫的迁飞能力塑造着气候变化影响下的物候匹配模式,未来的研究应更多聚焦于物候重叠期的动态及其环境驱动机制。

植物-传粉者互作关系的改变影响着开花植物的授粉效率与传粉者的功能性状,制约着种群密度的动态变化^[15,20]。但物候错配程度与其所引发的种群数量的统计学反应之间往往不是简单的线性关系,在植物与传粉者的耦合时间窗口内,传粉者的访花行为特征(访花频率、访问时间等)起着重要的调节作用^[17]。如果在减少的物候重叠期内拥有较高数量的传粉者进行觅食访花,那么增加的访花频率有可能会抵消物候错配带来的消极影响^[73]。在泛化的传粉系统中,不同传粉者携带花粉量及传粉效率的差异同样可能引起较小的种群适合度的改变^[50]。目前仍缺乏对传粉特征的监测与分析,只有考虑了传粉者的访花习性及其行为特征(将传粉效率作为协变量进行规避),才能合理评估植物与传粉者的物候失耦对种群动态的影响程度。

对未来气候变化情形下植物-传粉者的物候匹配关系进行预测是在充分认识两者物候过程对气候变化响应机理的基础上所要达到的关键目标。由于气候诱导的物候失耦效应需要实证研究来支撑,但缺乏长期有效的监测数据(同一地点相互作用生物体的物候观测记录)限制了对物候匹配机理的认识^[9,32]。目前,仍存在一些关键生态系统(如高寒草甸系统、荒漠草地系统)以及脆弱生态类群(如生态交错区群落、景观边缘带群落、多层复合型群落)的认知空白,未来应加强对这些潜在对象的关注与研究,完善全面的物候监测网络,强化环境变化条件下植物与其传粉者的物候匹配机理的深入探究与剖析。

参考文献(References):

- [1] Tay J Y L, Erfmeier A, Kalwij J M. Reaching new heights: can drones replace current methods to study plant population dynamics? *Plant Ecology*, 2018, 219(10): 1139-1150.
- [2] Dai C, Luo W J, Gong Y B, Liu F, Wang Z X. Resource reallocation patterns within *Sagittaria trifolia* inflorescences following differential pollination. *American Journal of Botany*, 2018, 105(4): 803-811.
- [3] 黄双全. 了解生态网络需要监测植物与传粉者的相互作用. *生物多样性*, 2018, 26(5): 429-432.

- [4] Lara-Romero C, García C, Morente-López J, Iriondo J M. Direct and indirect effects of shrub encroachment on alpine grasslands mediated by plant-flower visitor interactions. *Functional Ecology*, 2016, 30(9): 1521-1530.
- [5] 方强, 黄双全. 群落水平上传粉生态学的研究进展. *科学通报*, 2014, 59(6): 449-458.
- [6] Gezon Z J, Inouye D W, Irwin R E. Phenological change in a spring ephemeral: implications for pollination and plant reproduction. *Global Change Biology*, 2016, 22(5): 1779-1793.
- [7] Visser M E, Gienapp P. Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(6): 879-885.
- [8] Bronstein J L, Dieckmann U, Ferrière R. Coevolutionary dynamics and the conservation of mutualisms//Ferrière R, Dieckmann U, Couvet D, eds. *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2004.
- [9] Kharouba H M, Ehrlén J, Gelman A, Bolmgren K, Allen J M, Travers S E, Wolkovich E M. Global shifts in the phenological synchrony of species interactions over recent decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(20): 5211-5216.
- [10] Olliff-Yang R L, Mesler M R. The potential for phenological mismatch between a perennial herb and its ground-nesting bee pollinator. *AoB Plants*, 2018, 10(4): ply040.
- [11] Petanidou T, Kallimanis A S, Sgardelis S P, Mazaris A D, Pantis J D, Waser N M. Variable flowering phenology and pollinator use in a community suggest future phenological mismatch. *Acta Oecologica*, 2014, 59(4): 104-111.
- [12] De Manincor N, Hautekeete N, Piquot Y, Schatz B, Vanappelghem C, Massol F. Does phenology explain plant-pollinator interactions at different latitudes? An assessment of its explanatory power in plant-hoverfly networks in French calcareous grasslands. *Oikos*, 2020, 129(5): 753-765.
- [13] Gérard M, Vanderplanck M, Wood T, Michez D. Global warming and plant-pollinator mismatches. *Emerging Topics in Life Sciences*, 2020, 4(1): 77-86.
- [14] Abarca M, Spahn R. Direct and indirect effects of altered temperature regimes and phenological mismatches on insect populations. *Current Opinion in Insect Science*, 2021, 47(5): 67-74.
- [15] Kudo G, Cooper E J. When spring ephemerals fail to meet pollinators: mechanism of phenological mismatch and its impact on plant reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2019, 286(1904): 20190573.
- [16] Rafferty N E, Caradonna P J, Bronstein J L. Phenological shifts and the fate of mutualisms. *Oikos*, 2015, 124(1): 14-21.
- [17] Richman S K, Levine J M, Stefan L, Johnson C A. Asynchronous range shifts drive alpine plant-pollinator interactions and reduce plant fitness. *Global Change Biology*, 2020, 26(5): 3052-3064.
- [18] Maglianesi M A, Hanson P, Brenes E, Benadi G, Schleuning M, Dalsgaard B. High levels of phenological asynchrony between specialized pollinators and plants with short flowering phases. *Ecology*, 2020, 101(11): e03162.
- [19] Yang Y, Wang Y T, Chen Y, Wang R, Deng J Y, Chen X Y. Can pollinators track plant expansions? A case study on the genetic structure of a host-dependent pollinating wasp. *Ecological Entomology*, 2022, 47(5): 895-905.
- [20] Duchenne F, Thébault E, Michez D, Elias M, Drake M, Persson M, Rousseau-Piot J S, Pollet M, Vanormelingen P, Fontaine C. Phenological shifts alter the seasonal structure of pollinator assemblages in Europe. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(1): 115-121.
- [21] Pardikes N A, Revilla T A, Lue C H, Thierry M, Souto-vilarós D, Hreck J. Effects of phenological mismatch under warming are modified by community context. *Global Change Biology*, 2022, 28(13): 4013-4026.
- [22] Johnson C A, Dutt P, Levine J M. Competition for pollinators destabilizes plant coexistence. *Nature*, 2022, 607(7920): 721-725.
- [23] Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 2011, 120(3): 321-326.
- [24] 龚燕兵. 高山草甸群落内植物与传粉者相互作用的研究[D]. 武汉: 武汉大学, 2010.
- [25] Hegland S J, Nielsen A, Lúzar A, Bjerknes A L, Totland Ø. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 2009, 12(2): 184-195.
- [26] Forrest J R K, Thomson J D. An examination of synchrony between insect emergence and flowering in Rocky Mountain meadows. *Ecological Monographs*, 2011, 81(3): 469-491.
- [27] Kehrberger S, Holzschuh A. Warmer temperatures advance flowering in a spring plant more strongly than emergence of two solitary spring bee species. *PLoS One*, 2019, 14(6): e0218824.
- [28] Kudo G, Ida T Y. Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology*, 2013, 94(10): 2311-2320.
- [29] Glover B J. *Understanding Flowers and Flowering: An Integrated Approach*. Oxford, UK: Oxford University Press, 2007.
- [30] Bartomeus I, Ascher J S, Wagner D, Danforth B N, Colla S, Kornbluth S, Winfree R. Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(51): 20645-20649.
- [31] Rafferty N E, Ives A R. Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 2011, 14(1): 69-74.
- [32] Iler A M, Inouye D W, Høye T T, Miller-Rushing A J, Burkle L A, Johnston E B. Maintenance of temporal synchrony between syrphid flies and

- floral resources despite differential phenological responses to climate. *Global Change Biology*, 2013, 19(8): 2348-2359.
- [33] 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.
- [34] Dunne J A, Harte J, Taylor K J. Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: Integrating experimental and gradient methods. *Ecological Monographs*, 2003, 73(1): 69-86.
- [35] Sevenello M, Sargent R D, Forrest J R K. Spring wildflower phenology and pollinator activity respond similarly to climatic variation in an eastern hardwood forest. *Oecologia*, 2020, 193(2): 475-488.
- [36] Høye T T, Forchhammer M C. Phenology of high-arctic arthropods: effects of climate on spatial, seasonal, and inter-annual variation. *Advances in Ecological Research*, 2008, 40(1): 299-324.
- [37] Akter A, Biella P, Batúry P, Klečka J. Changing pollinator communities along a disturbance gradient in the Sundarbans mangrove forest: A case study on *Acanthus ilicifolius* and *Avicennia officinalis*. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24(4): e01282.
- [38] 蔡红艳, 杨小唤, 张树文. 植物物候对城市热岛响应的研究进展. *生态学杂志*, 2014, 33(1): 221-228.
- [39] Harrison T, Winfree R. Urban drivers of plant-pollinator interactions. *Functional Ecology*, 2015, 29(7): 879-888.
- [40] Fisogni A, Hautekèete N, Piquot Y, Brun M, Vanappelghem C, Michez D, Massol F. Urbanization drives an early spring for plants but not for pollinators. *Oikos*, 2020, 129(11): 1681-1691.
- [41] Xiao Y A, Li X H, Cao Y S, Dong M. The diverse effects of habitat fragmentation on plant-pollinator interactions. *Plant Ecology*, 2016, 217(7): 857-868.
- [42] Wray J C, Elle E. Flowering phenology and nesting resources influence pollinator community composition in a fragmented ecosystem. *Landscape Ecology*, 2015, 30(2): 261-272.
- [43] Nagahama A, Yahara T. Quantitative comparison of flowering phenology traits among trees, perennial herbs, and annuals in a temperate plant community. *American Journal of Botany*, 2019, 106(12): 1545-1557.
- [44] Rosbakh S, Hartig F, Sandanov D V, Bukharova E V, Miller T K, Primack R B. Siberian plants shift their phenology in response to climate change. *Global Change Biology*, 2021, 27(18): 4435-4448.
- [45] 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.
- [46] Bock A, Sparks T H, Estrella N, Jee N, Casebow A, Schunk C, Leuchner M, Menzel A. Changes in first flowering dates and flowering duration of 232 plant species on the island of Guernsey. *Global Change Biology*, 2014, 20(11): 3508-3519.
- [47] 施雨含, 任宗响, 赵延会, 王红. 气候变化对植物-传粉昆虫的分布区和物候及其互作关系的影响. *生物多样性*, 2021, 29(4): 495-506.
- [48] Adedjoja O, Kehinde T, Samways M J. Asynchrony among insect pollinator groups and flowering plants with elevation. *Scientific Reports*, 2020, 10(1): 13268.
- [49] Forrest J R K. Plant-pollinator interactions and phenological change: what can we learn about climate impacts from experiments and observations? *Oikos*, 2015, 124(1): 4-13.
- [50] Gallagher M K, Campbell D R. Pollinator visitation rate and effectiveness vary with flowering phenology. *American Journal of Botany*, 2020, 107(3): 445-455.
- [51] De Frenne P, Brunet J, Shevtsova A, Kolb A, Graae B J, Chabrierie O, Cousins S A, Decocq G, De Schrijver A, Diekmann M, Gruwez R, Heinken T, Hermy M, Nilsson C, Stanton S, Tack W, Willaert J, Verheyen K. Temperature effects on forest herbs assessed by warming and transplant experiments along a latitudinal gradient. *Global Change Biology*, 2011, 17(10): 3240-3253.
- [52] Wang W, He Z B, Du J, Ma D K, Zhao P. Altitudinal patterns of species richness and flowering phenology in herbaceous community in Qilian Mountains of China. *International Journal of Biometeorology*, 2022, 66(4): 741-751.
- [53] Encinas-Viso F, Revilla T A, Etienne R S. Phenology drives mutualistic network structure and diversity. *Ecology Letters*, 2012, 15(3): 198-208.
- [54] 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.
- [55] Fagan W F, Bewick S, Cantrell S, Cosner C, Varassin I G, Inouye D W. Phenologically explicit models for studying plant-pollinator interactions under climate change. *Theoretical Ecology*, 2014, 7(3): 289-297.
- [56] Kehrberger S, Holzschuh A. How does timing of flowering affect competition for pollinators, flower visitation and seed set in an early spring grassland plant? *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 15593.
- [57] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学的研究进展. *科学通报*, 2000, 45(3): 225-237.
- [58] Diller C, Castañeda-Zúrate M, Johnson S D. Why honeybees are poor pollinators of a mass-flowering plant: experimental support for the low pollen quality hypothesis. *American Journal of Botany*, 2022, 109(8): 1305-1312.
- [59] 王晴晴, 高燕, 王嵘. 全球变化对食物网结构影响机制的研究进展. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1064-1074.

- [60] Bain J A, Dickson R G, Gruver A M, Caradonna P J. Removing flowers of a generalist plant changes pollinator visitation, composition, and interaction network structure. *Ecosphere*, 2022, 13(7): e4154.
- [61] Goodell K, Parker I M. Invasion of a dominant floral resource: effects on the floral community and pollination of native plants. *Ecology*, 2017, 98(1): 57-69.
- [62] 王颖洁, 路宁娜, 杨洁羽, 丁天凤, 赵志刚. 气候变暖对植物、传粉者及其相互作用的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(7): 2010-2018.
- [63] Layek U, Das U, Karmakar P. The pollination efficiency of a pollinator depends on its foraging strategy, flowering phenology, and the flower characteristics of a plant species. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2022, 25(2): 101882.
- [64] 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.
- [65] Perez R, Aron S. Adaptations to thermal stress in social insects: recent advances and future directions. *Biological Reviews*, 2020, 95(6): 1535-1553.
- [66] Senior V L, Evans L C, Leather S R, Oliver T H, Evans K L. Phenological responses in a sycamore-aphid-parasitoid system and consequences for aphid population dynamics: a 20 year case study. *Global Change Biology*, 2020, 26(5): 2814-2828.
- [67] Karuppa Samy K, Ramasubbu R. Floral traits and phenology drive pollinators diversity and pollinators visits in selected endemic *Elaeocarpus* spp. of the Western Ghats. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(4): 296-311.
- [68] Pashalidou F G, Lambert H, Peybernes T, Mescher M C, De Moraes C M. Bumble bees damage plant leaves and accelerate flower production when pollen is scarce. *Science*, 2020, 368(6493): 881-884.
- [69] De Souza J M T, Vázquez D P, Varassin I G. Abundance and phenology drive plant - pollinator network responses to restoration in the Southern Atlantic rainforest in Brazil. *Restoration Ecology*, 2022, 30(5): e13588.
- [70] Bucharova A, Lampei C, Conrady M, May E, Matheja J, Meyer M, Ott D. Plant provenance affects pollinator network: Implications for ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, 2022, 59(2): 373-383.
- [71] Peralta G, Vázquez D P, Chacoff N P, Lomáscolo S B, Perry G L W, Tylianakis J M. Trait matching and phenological overlap increase the spatio-temporal stability and functionality of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 2020, 23(7): 1107-1116.
- [72] 吉乃提汗·马木提, 成小军, 谭敦炎. 荒漠短命植物异喙菊的小花异形性及繁殖特性. *生物多样性*, 2018, 26(5): 498-509.
- [73] Høye T T, Post E, Schmidt N M, Trøjelsgaard K, Forchhammer M C. Shorter flowering seasons and declining abundance of flower visitors in a warmer Arctic. *Nature Climate Change*, 2013, 3(8): 759-763.