

DOI: 10.20103/j.stxb.202405101048

聂杨晶, 吴兆飞, 王姝心, 龚玉凤, 王楠, 付永硕. 气候变化对温带植物春季开花-展叶物候间隔的影响. 生态学报, 2025, 45(6): 2768-2779.

Nie Y J, Wu Z F, Wang S X, Gong Y F, Wang N, Fu Y S. The effect of climate change on the timing intervals between leaf unfolding and flowering in two temperate plants. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(6): 2768-2779.

气候变化对温带植物春季开花-展叶物候间隔的影响

聂杨晶, 吴兆飞, 王姝心, 龚玉凤, 王楠, 付永硕*

北京师范大学水科学研究院, 北京 100875

摘要: 气候变暖导致温带植物春季物候显著提前, 影响陆地生态系统结构和功能。开花时间是决定植物繁殖和更新的重要因素, 以往的研究主要关注气候变化对春季展叶或者开花等单一物候事件的影响, “开花-展叶”时间间隔对气候变化的响应受到的关注较少, 深刻理解植物展叶和开花时间及其间隔对气候变化的响应差异对于理解生态系统对气候变化响应和生物多样性维持机制具有重要意义。以两个先开花后展叶植物迎春 (*Jasminum nudiflorum*) 和榆叶梅 (*Amygdalus triloba*) 为研究对象, 通过野外剪枝和气候变化模拟实验探究了春季温度、光周期和冬季冷激对植物春季开花、展叶速度及其时间间隔的影响。研究结果表明, 在升温 2°C、5°C、10°C 条件下, 春季升温显著加快了两种植物春季展叶和开花的速度, 迎春和榆叶梅的展叶速度分别平均缩短了 (8.2±1.2) d 和 (3.9±1.4) d, 开花速度分别平均缩短了 (1.1±0.8) d 和 (5.0±1.4) d。冬季冷激增加加快了两种植物展叶速度, 但对开花速度没有显著影响。此外, 春季升温缩短了迎春的“开花-展叶”时间间隔, 平均缩短了 (17.0±1.2) d, 对榆叶梅无显著影响。冬季冷激增加显著缩短了两个植物“开花-展叶”时间间隔, 高冷激处理下迎春和榆叶梅的“开花-展叶”时间间隔分别比低冷激处理缩短了 (7.8±0.9) d 和 (4.1±1.4) d。光周期对两种植物开花和展叶速度及其间隔的影响均不显著。研究揭示了植物春季展叶、开花速度及其间隔对气候变化的响应规律, 对于揭示植物营养组织和生殖组织的资源分配过程, 维持生态系统稳定性具有重要意义。

关键词: 气候变暖; 春季物候; 展叶速度; 开花速度; 花叶间隔

The effect of climate change on the timing intervals between leaf unfolding and flowering in two temperate plants

NIE Yangjing, WU Zhaofei, WANG Shuxin, GONG Yufeng, WANG Nan, FU Yongshuo*

College of Water Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: Climate warming has led to significant advancements in the spring phenology of temperate plants, which in turn has considerable implications for the structure and function of terrestrial ecosystems. The timing of flowering is recognized as a crucial determinant of plant reproduction and renewal processes. Previous research has primarily focused on the impacts of climate change on individual phenological events, such as leaf unfolding or flowering in spring. However, the response of the interval between flowering and leaf unfolding to climate change has received comparatively less attention. A comprehensive understanding of the timing of leaf unfolding and flowering, as well as the intervals between them, is essential for understanding how ecosystems respond to climate change. In this study, we focused on two species that are characterized by their early flowering and leaf unfolding: *Jasminum nudiflorum* and *Amygdalus triloba*. We conducted manipulative experiments to investigate the effects of spring temperature, photoperiod, and winter chilling on the timing and speed of spring flowering and leaf unfolding, along with the intervals between these two events. The results revealed that under warming conditions of +2°C, +5°C, and +10°C, spring temperature significantly accelerated the rates of leaf unfolding and

基金项目: 国家自然科学基金国际合作研究项目 (42261144755); 国家重点研发计划项目 (2023YFF0805604); 科学传播类: 理念指导下的中学生物候科普教育和科技活动 (42342034)

收稿日期: 2024-05-10; 网络出版日期: 2024-12-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yfu@bnu.edu.cn

flowering in both species. Specifically, the leaf unfolding speed was reduced by an average of (8.2 ± 1.2) days for *Jasminum nudiflorum* and (3.9 ± 1.4) days for *Amygdalus triloba*, while the flowering speed decreased by (1.1 ± 0.8) days and (5.0 ± 1.4) days, respectively. Increased winter chilling notably enhanced the speed of leaf unfolding for both species but did not show a significant effect on flowering speed. Additionally, spring warming shortened the “flowering-leaf unfolding” interval for Winter Jasmine by an average of (17.0 ± 1.2) days, with no significant effect on *Amygdalus triloba*. Increased winter chilling significantly reduced the “flowering-leaf unfolding” intervals for both plants; under high chilling treatment, the intervals were shortened by (7.8 ± 0.9) days for *Jasminum nudiflorum* and (4.1 ± 1.4) days for *Amygdalus triloba* compared to low chilling treatment. Photoperiod did not have a significant impact on the flowering and leaf unfolding speeds or their intervals for either species. This research provides important insights into the response patterns of spring leaf unfolding, flowering speeds, and the intervals between these two phases in the context of climate change. Understanding these dynamics is crucial not only for enhancing our comprehension of plant ecological responses but also for informing conservation strategies aimed at maintaining the stability and resilience of ecosystems as they confront the challenges posed by ongoing climate change.

Key Words: climate change; spring phenology; leaf unfolding; flowering; phenological intervals

植物物候是气候变化最敏感的生物学指示指标之一,春季展叶标志着植物生长季的开始,受到气候变化的强烈影响^[1-3]。植物物候变化对陆地生态系统的结构和功能、动植物关系以及地球系统的碳水循环^[4-5]和能量平衡具有重要的控制作用^[6-9]。近年来,北半球气候变暖导致温带植物春季展叶和开花物候显著提前^[2-3]。但之前的研究主要关注气候变化对春季展叶或开花等单一物候事件的影响^[10-11],而开花和展叶间隔对气候变化的响应研究较少。春季“开花-展叶”时间间隔决定了植物的繁殖和更新过程,对于维持物种多样性、促进生态系统演替具有重要意义^[12-13]。因此,深刻理解植物开花和展叶时间及其时间间隔对气候变化的响应机制对于认识和应对气候变化、维持生态系统的结构和功能具有重要意义。

植物的开花和展叶时间是春季的两个重要物候事件,研究发现北半球气候变暖导致温带植物开花和展叶时间显著提前^[10-11]。温度是影响植物春季物候的重要因素^[12],研究发现,植物需要积累一定的热量才能解除休眠,实现萌芽和展叶^[14-16],气候变暖会加速植物热量积累,促使春季展叶时间提前。除了春季温度,春季光照时长可以通过调节积温需求影响展叶时间^[17],研究发现,北半球植物春季展叶时间提前导致的光周期缩短会增加植物解除休眠的热量需求,降低其对温度的敏感性^[18-19]。此外,冷激是植物解除生理休眠所需要的低于空气温度阈值的温度累积量^[20]。冬季冷激不足也会导致植物春季展叶的热量需求增加^[21]。此外,气候变化也会对植物开花时间产生显著影响。例如,升温导致温带植物开花物候的积温需求较早满足,导致开花时间显著提前^[22-23]。光周期也是调控植物开花时间的主要因素,研究发现长光周期导致开花时间提前^[24-25],而基于温度和光周期共同驱动的物候模型也反映了光周期在调节开花物候对温度的响应过程中发挥了重要作用^[26]。但是相比展叶时间,环境因子如何影响开花时间的研究相对较少,开花物候对气候变化的响应规律仍不清楚,这限制了我们对于植物响应气候变化的理解。

植物展叶和开花的时间间隔对植物繁殖和更新有重要影响,例如大部分先花后叶植物属于风媒传粉植物,开花时间早于展叶时间可以避免花粉被叶片拦截以提高花粉传播效率与繁殖成功率^[27-29]。此外,植物展叶和开花时间间隔的变化影响其作为食物资源的可用性。植食性昆虫以新叶或花朵为食,植物的展叶和开花时间间隔变化,可能会影响该类昆虫的捕食成功率,进而通过食物链影响其他昆虫捕食者的繁殖和生存^[27]。气候变化背景下,由于开花和展叶对气候变化的响应存在差异,“开花-展叶”的时间间隔不断变化^[30-32],进而引发植物与动物的生态位分化,对生态系统结构和功能产生重要影响。因此,研究植物展叶和开花的时间间隔具有重要意义。研究发现,随着春季变暖,先花后叶植物的春季开花时间提前幅度大于展叶时间的提前幅度,先叶后花植物的春季展叶时间提前幅度大于开花时间的提前幅度。因此,次序靠前的物候期提前幅度均大于次序靠后的物候期,导致展叶和开花的时间间隔逐渐增大^[33]。但是郭梁等人^[32]基于对中国中东部地区

长期植物物候观测数据的分析发现,植物开花时间对气候变暖的敏感性更高,对于先开花后展叶植物,气候变暖扩大了开花与展叶的物候间隔;对于先展叶开后花植物,气候变暖缩短了开花与展叶的时间间隔。基于欧洲物候观测站点的数据分析也得出一致的结论^[31]。此外,目前植物春季展叶和开花时间间隔对气候变化响应的研究主要基于野外观测数据,但野外环境复杂多变,容易受到降雨、风速和土壤质量等环境因子的干扰,室内实验可以更好地控制培养环境^[34],可以重点关注某些环境因子对“开花-展叶”时间间隔的影响。在全球气候变化背景下,全球气温显著升高^[35-36],温度波动也呈现出明显的季节性变化规律^[37],表现为冬季升温幅度显著大于其他季节升温幅度^[38]。现有的控制实验证据也表明,不同季节升温对“开花-展叶”时间间隔的影响相反,冬季变暖导致“开花-展叶”时间间隔延长,春季升温导致“开花-展叶”时间间隔缩短^[30]。因此,“开花-展叶”时间间隔对气候变化的响应机制较为复杂,特别缺乏控制实验证据。

研究发现成年植物枝条春季物候对气候变化的响应和大树较为一致,可以利用枝条开展控制实验研究植物物候对气候变化的响应^[39]。因此,本研究选择了迎春和榆叶梅两个“先开花后展叶”的北京常见植物,通过野外剪枝和气候模拟实验,研究了冬季冷激、春季温度和光周期对植物春季开花和展叶时间的影响,主要研究目的为:(1)探究气候变化对温带植物开花和展叶时间及其速度的影响;(2)探究环境因子对开花和展叶时间间隔的影响及其潜在驱动机制。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于北京市动物园(39°56'N,116°20'E),属于温带大陆性季风气候,夏季高温多雨,冬季寒冷干燥。研究区年均温为 12.7°C,夏季平均温度最高为 39.2°C,冬季平均温度最低为-3.4°C,年降水量约 500mm。研究区植物群落多样性较高,包含植物种类 184 种,落叶灌木中珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)、榆叶梅(*Amygdalus triloba*)、迎春(*Jasminum nudiflorum*)和金银木(*Lonicera maackii*)为优势物种。

1.2 野外剪枝

基于研究区的物种组成,选择迎春和榆叶梅两种北京市常见的“先开花后展叶”植物为研究对象。2021 年秋季,在北京动物园选择健康、生长态势较好的个体作为目标植物,每个物种选择 5 株生境条件(海拔、坡度、坡向等)基本一致的目标个体,并对每株目标植株定位编号^[40],随后展开野外剪枝采样工作。野外剪枝和枝条处理的具体流程如下^[39-43]:

(1)利用高枝剪剪取目标树活体枝条,保证所剪取的枝条具有相同朝向(朝南)。在 5 株选定的目标个体中,每株目标树剪取长度约 40cm、芽苞数量较多且未受损的枝条 8 个。每个物种分别剪取枝条 40 个(5×8),实验合计剪取枝条 80 个;

(2)利用园林剪将距枝条基部 10cm 以内的内侧枝去除,用扎带将同一目标树枝条在基部和中部固定,利用泡沫塑料包紧枝条,为了保护芽苞在运输过程中不受损;

(3)对于同一目标树的枝条,用马克笔在防水标签上记录树种、树木编号、性别等取样信息。将每个枝条基部包裹一张浸湿的卫生纸,随后将吸水海绵布浸湿包裹枝条底部,保证水分充足,防止枝条因失水过多死亡;

(4)所有取样任务完成后,将枝条当天运回实验室,利用标签标注每个枝条对应的目标树编号,利用修枝剪修剪枝条基部 3—5cm(斜状切口),利用浓度为 1%次氯酸钠溶液对切口进行 30s 消毒处理,后用自来水清洗,并将枝条放入 395mL 的培养瓶并添加自来水至 2/3 水位^[39-41]。

(5)每隔两周,修剪枝条约 2cm,并更换自来水以防止细菌滋生导致枝条木质部导管堵塞^[42-43]。

1.3 温室处理

本实验分为 4 个时段设置日温度波动,并根据北京春季多年平均气温(3 月平均气温,表 1)作为对照组(T_A)。在此基础上设置了 3 个升温梯度,分别进行 +2°C、+5°C 和 +10°C 升温处理。温室光照时间为

14h(6:00—22:00),每天利用遮光布遮挡温室的 1/2 区域进行短光照处理,被遮挡区域光照时间为 8h(10:00—18:00)。通过控制冬季枝条剪取时间,设置 2 个冷激处理:早剪取的枝条在户外经历的冬季较短为低冷激处理,晚剪取的枝条在户外经历的冬季较长为高冷激处理^[43]。两次剪枝时间分别为 2021 年 12 月 31 日和 2022 年 2 月 17 日。因此,本实验共包含 16 个环境处理(4 温度×2 光周期×2 冷激)。

利用 HOBO MX2202 温度传感器(Onset Computer Corp,Bourne,MA,USA)记录每个温光处理下的实际温度(每 30 分钟记录一次)。气候室配有 LED 照明灯(Philips Greenpower LED Top light,Philips Lighting,Eindhoven,Netherlands),光照强度为 8944lux(PPFD=161μmol m⁻²s⁻¹)。整个实验过程中气候室平均 CO₂浓度为 0.044%,空气相对湿度为 40%。实验期间 4 个气候室的环境处理稳定,两个光周期处理没有显著温度差异。

表 1 实验处理温度设置参数
Table 1 Temperature setting in different treatment

温度变化/℃ Temperature change	处理时段 Time							
	23:00—2:00	2:00—5:00	5:00—8:00	8:00—11:00	11:00—14:00	14:00—17:00	17:00—20:00	20:00—23:00
+0	6.2	4.3	6.1	10.7	13.8	14.0	10.6	8.3
+2	8.2	6.3	8.1	12.7	15.8	16.0	12.6	10.3
+5	11.2	9.3	11.1	15.7	18.8	19.0	15.6	13.3
+10	16.2	14.3	16.1	20.7	23.8	24.0	20.6	18.3

+0℃、+2℃、+5℃、+10℃ 分别代表 3 月均温及在此基础上升温 2℃、5℃ 和 10℃ 处理

1.4 物候观测

本实验参照作物生长状态量表(BBCH)对物候阶段的定义^[44],选取了 4 个春季物候阶段作为观测目标阶段,包括两个开花物候阶段和两个展叶物候阶段:(1)花芽萌芽(Flower budburst,FB),花的萼片(芽鳞)裂开并露出花部分,但花芽仍呈闭合状;(2)开花(Flowering,FL),花瓣完全展开,可见展开花瓣中的雄蕊或雌蕊;(3)叶片萌芽(Leaf budburst,LB),芽鳞开放,叶片部分可见;(4)叶片展开(Leaf unfolding,LU),叶片完全平展。实验设置每三天进行一次物候观测,利用枝条放入温室的日期到枝条达到指定物候阶段所需的天数表示该物候期发生时间。

1.5 数据分析

根据观测记录的物候期,计算了两个开花物候期、两个展叶物候期的时间,并使用 DOY 日表征(Day of year,DOY)。使用 ΔFB-FL 和 ΔLB-LU 分别表征植物的开花速度和展叶速度,即植物完成整个开花(或展叶)物候阶段所需要的时间,ΔFB-FL 表征植物的开花速度,指从花芽萌芽至开花所需的时间;ΔLB-LU 表征植物的展叶速度,指从叶片萌芽至叶片展开所需的时间。ΔFL-LU 表征植物“开花-展叶”的时间间隔。利用单因素方差分析(ANOVA)分别比较了不同温度、光周期和冷激处理下各物候事件发生时间的差异,分析了环境处理对枝条开花和展叶时间、开花和展叶的速度以及开花和展叶时间间隔的影响。利用线性回归分析计算了各个物候期的温度敏感性(Temperature sensitivity, S_T),即温度每升高 1℃,物候期提前的天数。基于传感器记录的温度数据,计算每根枝条达到各物候阶段的热量需求(Growing degree days,GDD),计算公式如下^[45]:

$$GDD = \begin{cases} 0 & T_{\text{day}} < 0 \\ \sum_{t_0}^{t_1} \frac{28.4}{1 + e^{-0.185(T_{\text{day}} - 18.4)}} & T_{\text{day}} \geq 0 \end{cases} \quad (1)$$

式中, t_0 是指将枝条放入温室的日期, t_1 是指枝条达到特定物候阶段的日期。 T_{day} 是温室日平均温度。上述数据处理和分析均在 Matlab 2020b 和 SPSS 4.1.1 中进行。

2 结果

2.1 气候变化对春季开花和展叶时间的影响

春季增温导致迎春和榆叶梅的开花和展叶时间显著提前(图 1)。其中,与对照组相比,升温 10℃ 导致迎

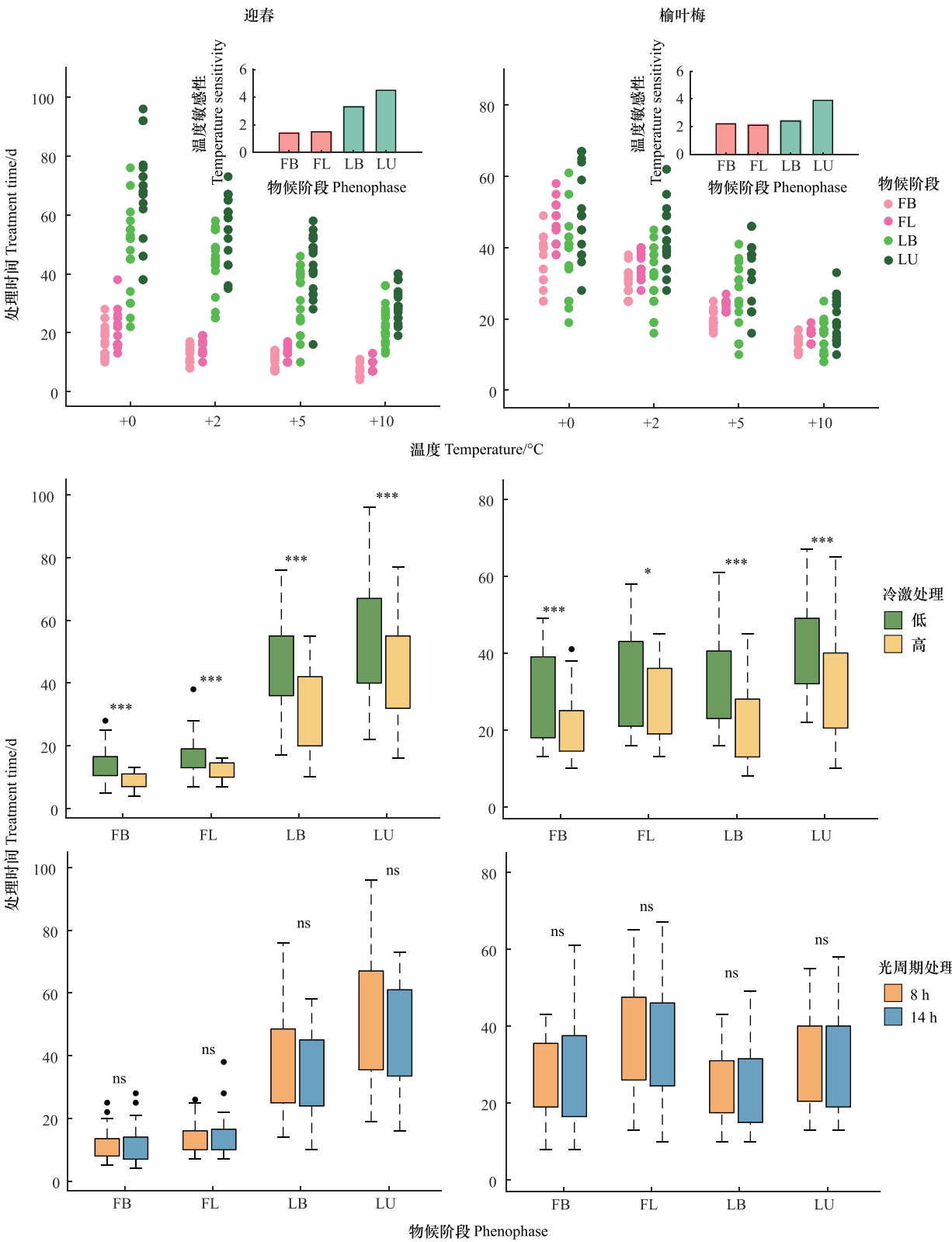


图 1 不同处理下的物候期变化

Fig.1 The effects of different treatments in two species and the temperature sensitivity
FB:花芽萌芽;FL:开花;LB:叶片萌芽;LU:叶片展开;*, $P<0.05$;***, $P<0.001$;ns,无统计学差异

春花芽裂开时间(FB)和花瓣完全展开时间(FL)时间分别提前了(10.4±3.5)d和(11.5±3.8)d,叶芽裂开时间(LB)和叶片展开时间(LU)分别提前了(25.6±7.5)d和(36.8±9.8)d,展叶物候提前幅度大于开花物候。榆叶

梅的开花物候对温度响应大于迎春,与对照组相比,升温 10℃ 导致榆叶梅 FB 和 FL 分别提前了 (24.2 ± 4.6) d 和 (31.0 ± 3.9) d。榆叶梅展叶物候 LB 和 LU 分别提前了 (22.4 ± 6.0) d 和 (29.2 ± 5.3) d。迎春和榆叶梅春季开花和展叶时间的温度敏感性也存在差异,在 10℃ 增温处理下,温度每升高 1℃,迎春 FB 和 FL 分别提前 (1.4 ± 0.5) d 和 (1.5 ± 0.6) d, LB 和 LU 分别提前 (3.3 ± 1.0) d 和 (4.5 ± 1.3) d;榆叶梅 FB 和 FL 分别提前 (2.2 ± 0.8) d 和 (2.1 ± 0.2) d, LB 和 LU 分别提前 (2.4 ± 1.1) d 和 (3.9 ± 1.8) d。总体而言,展叶时间对温度的响应大于开花时间,这一现象在迎春中更为明显。

冬季冷激也会影响春季植物物候过程。不同冷激处理结果显示,高冷激处理导致迎春和榆叶梅的展叶和开花时间显著提前(图 1)。与低冷激相比,高冷激处理导致迎春 LB 平均提前了 (13.8 ± 2.1) d,提前幅度最大,其次为 LU、FB 和 FL,分别提前了 (12.5 ± 3.2) d、 (5.2 ± 2.9) d 和 (4.7 ± 1.1) d。冷激对榆叶梅的影响较小,高冷激处理下, LB 和 LU 分别提前了 (10.5 ± 0.8) d 和 (9.3 ± 1.6) d, FL 和 FB 分别提前了 (5.9 ± 2.6) d 和 (5.3 ± 2.8) d。不同光周期处理下,两物种开花和展叶时间无显著差异(图 1)。

2.2 气候变化对开花和展叶速度的影响

由于植物不同物候阶段对环境处理的响应存在差异,气候变化也会影响植物的开花(FL-FB)和展叶速度(LU-LB)。在所有温度处理下,迎春和榆叶梅的开花速度均大于展叶速度。其中,迎春和榆叶梅展叶过程所需时间平均分别为 (12.2 ± 5.1) d 和 (10.3 ± 4.7) d(图 2);迎春和榆叶梅平均开花过程所需时间分别为 (3.5 ± 1.2) d 和 (9.8 ± 3.7) d。春季升温显著加快了两种植物春季展叶和开花的速度,迎春和榆叶梅的展叶平均速度分别加快了 (8.2 ± 1.2) d 和 (3.9 ± 1.4) d,开花平均速度分别加快了 (1.1 ± 0.8) d 和 (5.0 ± 1.4) d。与对照组相比,

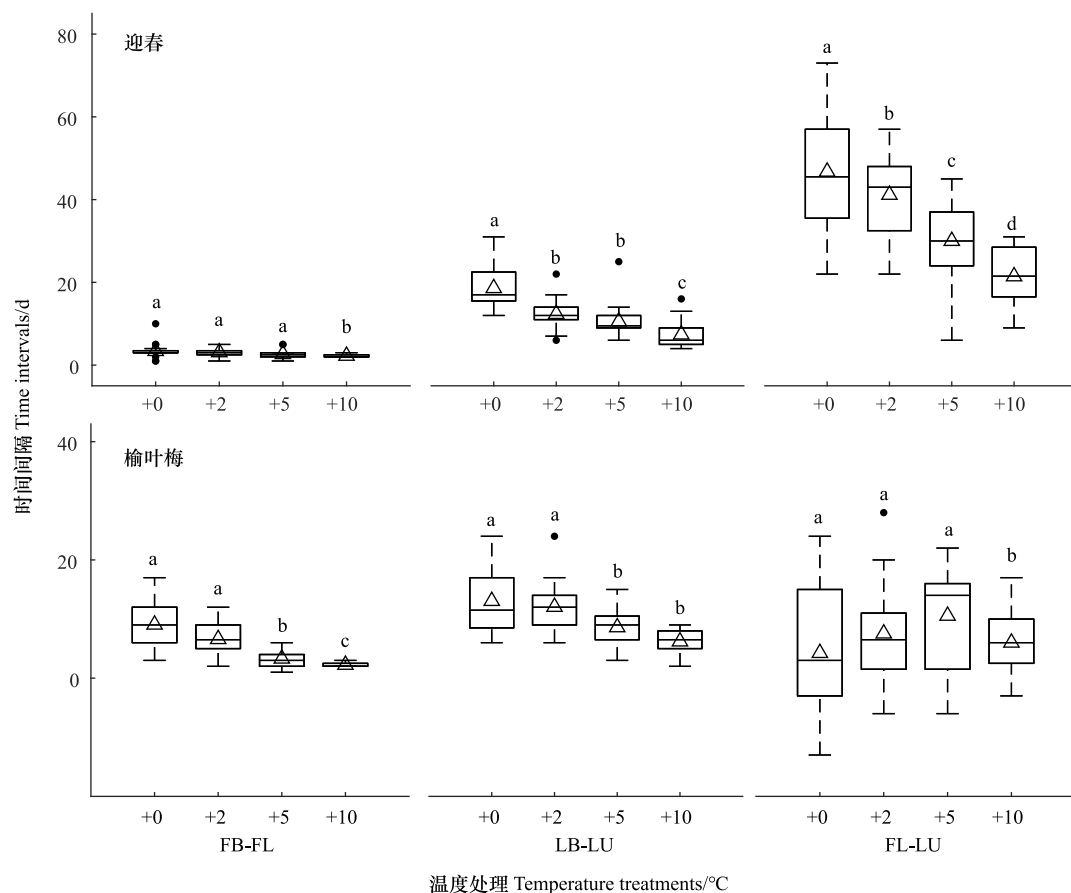


图 2 不同温度处理下的物候间隔

Fig.2 The time interval in different temperature treatments.

FB-FL: 花芽萌芽至开花; LB-LU: 叶片萌芽至叶片展开; FL-LU: 开花至叶片展开; *, $P < 0.05$; ***, $P < 0.001$; ns, 无统计学差异; 不同小写字母表示两类数据具有显著性差异($P < 0.05$)

增温 10℃ 处理导致迎春和榆叶梅展叶过程所需时间分别缩短了 (15.3±5.1) d 和 (5.1±2.1) d, 开花过程所需时间分别缩短了 (0.8±0.2) d 和 (4.3±2.1) d, 增温对展叶速度的影响更为强烈。此外, 冷激和光周期对展叶和开花速度也有影响, 但结果不显著。

2.3 气候变化对“开花-展叶”时间间隔的影响

不同环境处理下, 植物“开花-展叶”时间间隔也存在显著差异, 春季增温导致迎春“开花-展叶”间隔缩短。与对照组相比, 春季升温 10℃ 导致“开花-展叶”间隔平均缩短了 (25.3±7.6) d, 而增温对榆叶梅物候间隔基本无显著影响 (图 2)。冬季冷激对植物开花、展叶速度的影响虽然较小, 但对春季“开花-展叶”时间间隔产生了显著影响, 高冷激处理下迎春和榆叶梅的“开花-展叶”时间间隔比低冷激处理缩短了 (7.8±0.9) d 和 (4.1±1.4) d (图 3)。与春季温度处理相比, 冷激对两种植物的物候间隔影响的作用更大。而光周期对两物种“开花-展叶”时间间隔均无显著影响 (图 3, 表 2)。

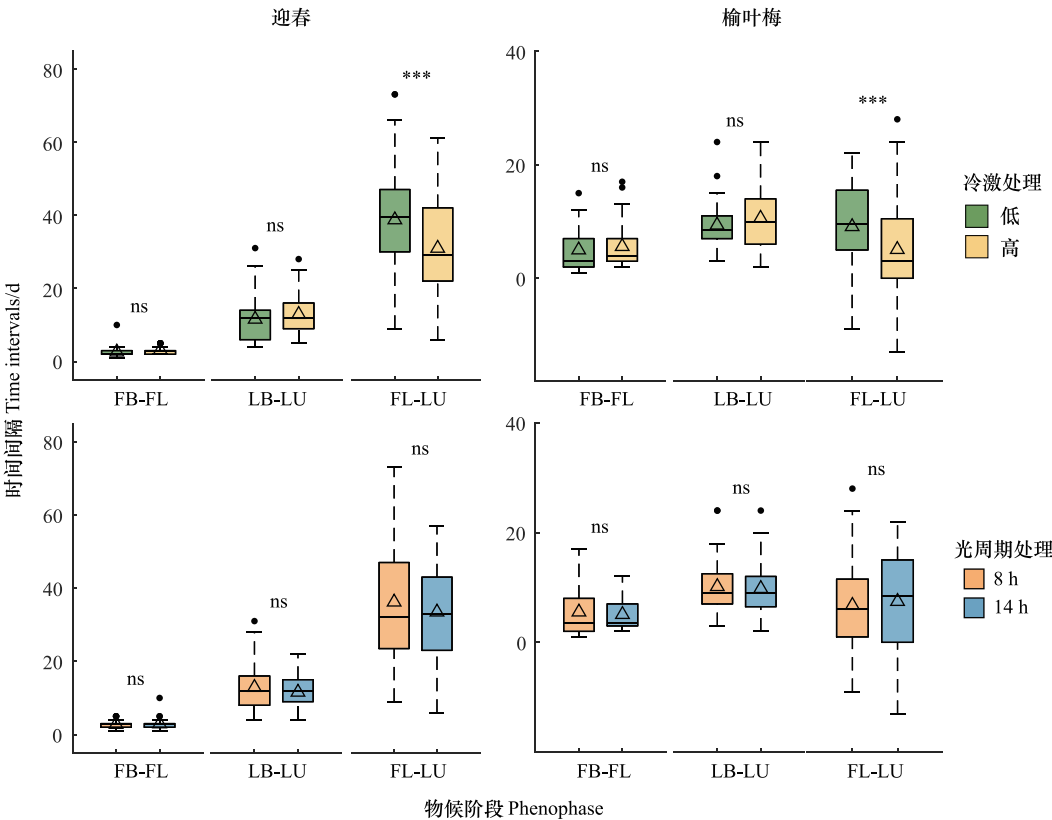


图 3 不同冷激和光周期处理下的物候间隔

Fig.3 The time interval in different chilling treatments and photoperiod treatments

*, $P<0.05$; ***, $P<0.001$; ns, 无统计学差异

表 2 不同光周期处理下植物春季物候时间

Table 2 Response of different photoperiod treatments

光周期/h Photoperiod	花芽萌芽 FB	开花 FL	叶片萌芽 LB	叶片展开 LU	花芽萌芽 至开花 FB-FL	叶片萌芽至 叶片展开 LB-LU	开花至叶 片展开 FL-LU
8	26.8±10.4a	37.0±13.6a	24.7±9.8a	30.2±12.1a	5.5±4.3a	10.2±5.1a	6.7±8.2a
14	27.3±12.9a	37.1±14.3a	24.6±10.1a	29.7±12.5a	5.1±3.0a	9.8±4.4a	7.5±8.6a

FB: 花芽萌芽, Flower budburst; FL: 开花, Flowering; LB: 叶片萌芽, Leaf budburst; LU: 叶片展开, Leaf unfolding; FB-FL: 花芽萌芽至开花, Flower budburst to Flowering; LB-LU: 叶片萌芽至叶片展开, Leaf budburst to Leaf unfolding; FL-LU: 开花至叶片展开, Flowering to Leaf unfolding; 相同字母表示各处理之间显著不差异 ($P<0.05$)

3 讨论

3.1 春季展叶和开花时间对气候变化的响应机制

春季升温导致迎春和榆叶梅春季展叶和开花时间显著提前,这主要是由于较高的春季温度导致植物解除休眠的热量需求更快地被满足^[3,46]。另一方面,根据常用的生长度日计算公式(公式1),本研究计算了不同物候期的积温量,结果表明随温度升高,植物解除休眠的积温需求降低(图4),这可能与不同温度条件下植物的积温效率有关^[40]。因此,气候变暖不仅加速了植物的热量积累速度,还降低了植物积温需求,使其更快地解除休眠,提前开花和展叶时间^[39,47]。植物开花速度和展叶速度也受到温度的显著影响,随着温度升高,植物展叶和开花的速度显著加快,这可能是植物为了避免霜冻损害产生的自我保护机制。研究发现,植物在休眠阶段和展叶阶段对低温的耐受程度较高,因为在展叶过程中抗冻性较高可以抵御低温伤害^[48]。气候变暖

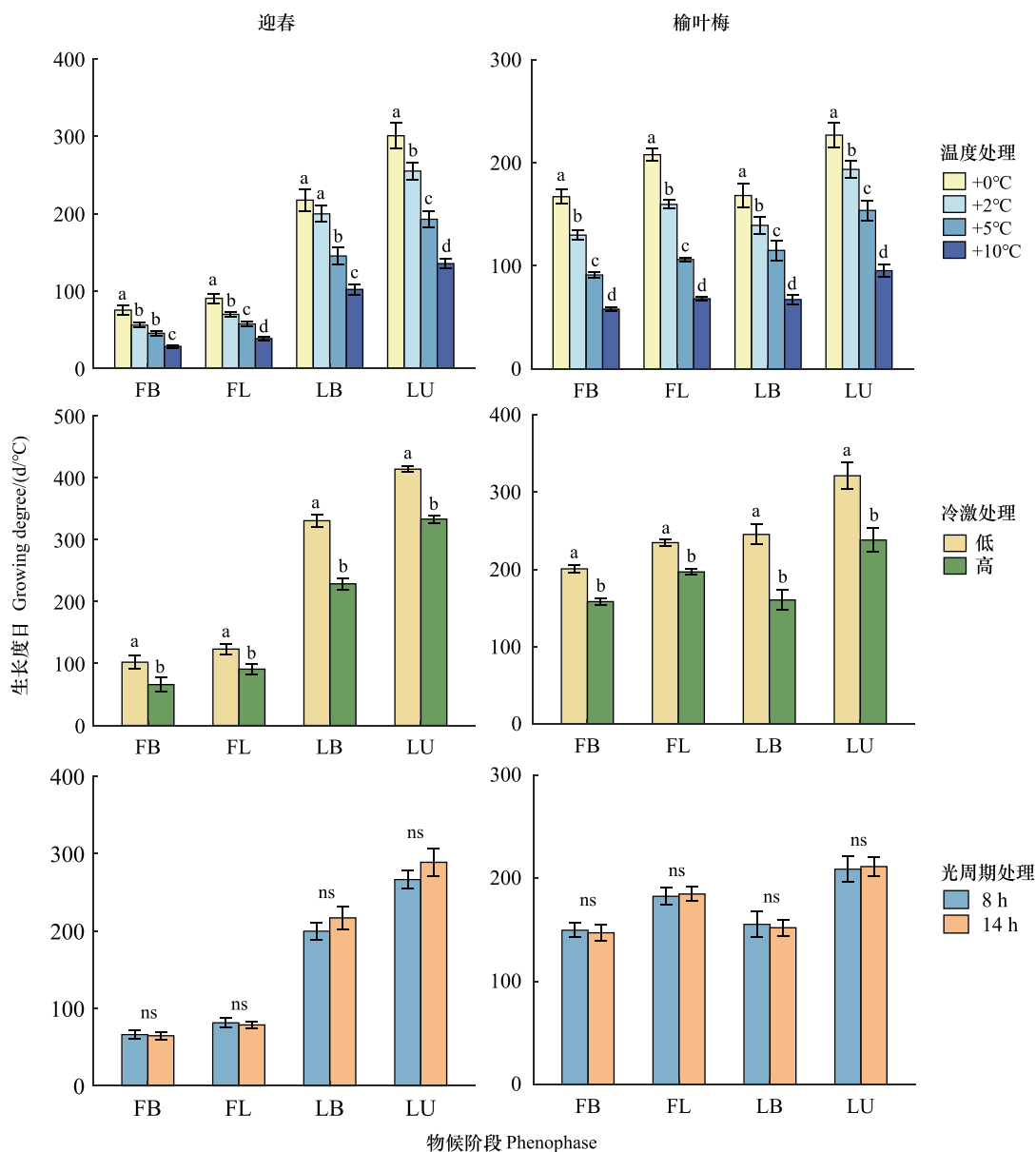


图4 不同处理下的积温需求

Fig.4 The effects of temperature, chilling and photoperiod on growing degree days
ns, 无统计学差异;不同小写字母表示两类数据具有显著性差异($P<0.05$)

背景下,春季霜冻风险的发生概率持续升高,较高的展叶和开花速度可以帮助植物快速度过敏感阶段,进而促进植物的生长和繁殖^[49]。

冬季冷激积累增加导致植物春季物候显著提前,这主要是因为冬季冷激增加降低了植物解除休眠的热量需求,春季物候发生时间提前^[50]。但是本研究结果表明冷激对植物开花速度和展叶速度影响较小,这与以往研究保持一致^[30],这可能是由于植物的两个开花物候事件和展叶物候事件对冷激的敏感性较为一致,提前幅度相近(图5),因此冷激对开花和展叶速度的影响较小。

除温度外,光周期也是影响植物春季物候的重要因子,长光周期可以弥补植物生理休眠冷激不足,减少解除休眠的积温需求,进而影响春季物候^[43]。而本文结果表明两个光周期条件下植物春季物候发生时间与热量需求不存在显著差异(图4),一方面,这可能是因为实验设置的光周期为8h,低于剪枝地点的1月实际光周期(约9h),故光周期不发挥作用。另一方面,有研究发现,与温度相比,春季光周期对植物春季物候的限制作用较小,这也说明光周期对春季物候的调控作用可能远小于温度和其它气候因素^[51-52]。此外,光周期对春季物候调控机制较为复杂,需要更多的光周期梯度以说明其对植物物候的作用机理。

3.2 春季“开花-展叶”时间间隔对气候变化的响应

春季升温导致迎春“开花-展叶”时间间隔缩短,这与之前的研究结果一致。研究发现早春寒潮发生频率较高,为避免霜冻风险,早春物候事件温度敏感性较低^[53],晚春物候事件对气候变暖的响应较高^[39]。迎春为先花后叶植物,温度升高导致展叶时间提前幅度大于开花时间,因此“开花-展叶”时间间隔缩短。但是春季升温对榆叶梅的“开花-展叶”时间间隔没有显著影响,这可能是由于春季霜冻损害对物候的影响也取决于物种,不同物种对气候温度变化的敏感性存在差异^[54]。

本研究还发现,高冷激会导致榆叶梅和迎春“开花-展叶”时间间隔显著缩短,这与之前的研究结果一致^[30]。这可能是由于冷激不足会增加植物展叶开花的积温需求,植物开花的热量需求增加量小于植物展叶,因此开花提前量更大,导致“开花-展叶”时间间隔延长^[55]。此外,虽然植物开花和展叶速度对春季升温较为敏感,而“开花-展叶”时间间隔对冷激更敏感。这可能是由于展叶和开花对冷激的敏感性存在差异。高冷激处理下,开花物候的敏感性小于展叶物候的敏感性,开花时间提前幅度小于展叶时间,导致“开花-展叶”时间间隔缩短(图5)。

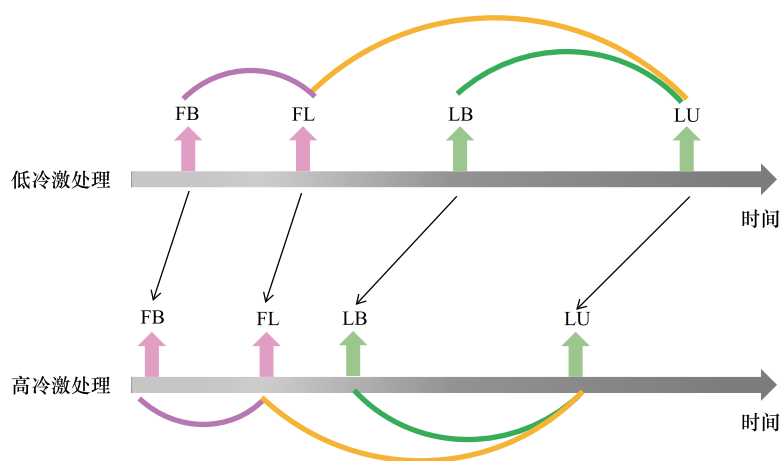


图5 冷激对植物开花展叶过程的调节机制示意图

Fig.5 Schematic of the impact of chilling on leaf unfolding and flowering

气候变化背景下,植物“开花-展叶”时间间隔的变化会对生态系统结构与功能产生影响。一方面,植物开花和展叶时间控制着植物体内营养物质(如:非结构性碳)和水分资源的分配^[56-57]。花叶时间间隔的变化会改变植物生长物候(展叶)和繁殖物候(开花)的资源可获得量,影响繁殖力。例如,“先花后叶”型植物在开

花以后,因未展叶而缺乏光合活性,花叶间隔的延长表明开花发育所依赖的碳水化合物供应更加延迟,使得开花物候的资源可获得量减少^[58]。而对于“先叶后花”型植物,展叶开花时间间隔缩短导致植物开花前光合作用时间较短,光合作用形成的营养物质积累较少,营养物质供应不足可能会导致其繁殖力下降^[59]。另一方面,研究发现,先花后叶植物大多属于风媒物种,通过避免花粉被叶片拦截提高花粉传播效率,气候变暖背景下“开花-展叶”时间间隔的缩短可能会降低风媒传粉效率,影响植物繁殖率^[27-29]。未来气候变化情境下,植物物候间隔变化也可能会改变植物的种内和种间关系,造成植物与动物的物候不匹配现象,影响物种多样性与群落结构^[60-61],影响陆地生态系统的碳汇能力。因此,未来的研究应该关注气候变化下植物“开花-展叶”时间间隔变化造成的群落结构变化以及种内和种间生态位不匹配,进而更好地理解生态系统的结构和功能。

植物春季物候受多种环境因素共同调节。除本实验所研究的不同季节升温外,昼夜温度波动也会对春季物候产生影响。例如,遥感数据和观测站点数据均表明,由于日间最高温能够满足植物的生长度日积累需求,日间最高温对春季展叶物候的影响显著大于夜间最低温,也是触发植物展叶的关键因素^[62-63]。降水格局变化也是导致植物春季物候变异的主要因素之一,北半球冬季降水总量的增加和春季降水频率的降低均会导致春季物候提前发生^[21,64]。此外,春季物候还受土壤湿度、太阳辐射及海拔位置等共同因素的影响,但限于实验条件,本研究主要探究了温度、冷激和光周期对春季物候的影响。另外,研究实验均于人工气候实验室中进行,受实验室条件的限制,实验室环境设置(如:温度、光周期、CO₂浓度等)的系统误差不可避免。本实验所使用的枝条均来自于北京市动物园,也不排除存在同一小生境环境同质性较强的情况,使实验结果不具有非常广泛的代表性。

4 结论

本研究通过气候变化模拟实验,研究了春季温度和光周期、冬季冷激对温带常见植物迎春和榆叶梅开花和展叶时间及其间隔的影响。结果发现春季增温和冬季冷激增加导致两物种春季展叶和开花时间显著提前,春季温度升高导致两物种展叶和开花速度增加,冬季冷激增加对两种植物的展叶速度和开花速度无显著影响。但是冬季冷激对春季“开花-展叶”时间间隔的影响较大,冷激增加导致两物种“开花-展叶”时间间隔显著缩短,而春季温度升高仅导致迎春“开花-展叶”时间间隔显著缩短。因此,春季温度主要影响展叶和开花速度,冬季冷激主要影响“开花-展叶”时间间隔,光周期的影响均不显著。植物开花和展叶速度及其时间间隔的变化会导致种内与种间的物候不匹配,进而影响生态系统群落结构和功能。因此,在气候变化的背景下,深入理解植物不同物候事件对气候变化的响应差异及其驱动机制,对于促进生物多样性保护和维持生态系统稳定性至关重要。

参考文献(References):

- [1] Richardson A D, Keenan T F, Migliavacca M, Ryu Y, Sonnentag O, Toomey M. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 169: 156-173.
- [2] Fu Y H, Geng X J, Hao F H, Vitis Y, Zohner C M, Zhang X, Zhang X C, Yin G D, Peñuelas J, Piao S L, Janssens I A. Shortened temperature—relevant period of spring leaf—out in temperate—zone trees. *Global Change Biology*, 2019, 25(12): 4282-4290.
- [3] 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.
- [4] Buermann W, Bikash P R, Jung M, Burn D H, Reichstein M. Earlier springs decrease peak summer productivity in North American boreal forests. *Environmental Research Letters*, 2013, 8(2): 024027.
- [5] Gonsamo A, Chen J M, Ooi Y W. Peak season plant activity shift towards spring is reflected by increasing carbon uptake by extratropical ecosystems. *Global Change Biology*, 2018, 24(5): 2117-2128.
- [6] Chen N, Zhang Y J, Song C C, Xu M J, Zhang T, Li M, Cong N, Zu J X, Zheng Z T, Ma G B, Huang K. The chained effects of earlier vegetation activities and summer droughts on ecosystem productivity on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 321: 108975.
- [7] Piao S L, Friedlingstein P, Ciais P, Viovy N, Demarty J. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles*, 2007, 21(3): GB3018.
- [8] Cleland E E, Chuine I, Menzel A, Mooney H A, Schwartz M D. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology &*

- Evolution, 2007, 22(7): 357-365.
- [9] Zhang Y C, Piao S L, Sun Y, Rogers B M, Li X Y, Lian X, Liu Z H, Chen A P, Peñuelas J. Future reversal of warming-enhanced vegetation productivity in the Northern Hemisphere. *Nature Climate Change*, 2022, 12: 581-586.
- [10] Wang X B, Xu H F, Ma Q M, Luo Y, He D S, Smith N G, Rossi S, Chen L. Chilling and forcing proceed in parallel to regulate spring leaf unfolding in temperate trees. *Global Ecology and Biogeography*, 2023, 32(11): 1914-1927.
- [11] Wu Z F, Lin C F, Wang S X, Gong Y F, Fu Y H, Tang J, De Boeck H J, Vitasse Y, Zhao Y P. The sensitivity of *Ginkgo* leaf unfolding to the temperature and photoperiod decreases with increasing elevation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 315: 108840.
- [12] Lorer E, Verheyen K, Blondeel H, De Pauw K, Sanczuk P, De Frenne P, Landuyt D. Forest understorey flowering phenology responses to experimental warming and illumination. *New Phytologist*, 2024, 241(4): 1476-1491.
- [13] Everingham S E, Blick R A J, Sabot M E B, Slavich E, Moles A T. Southern hemisphere plants show more delays than advances in flowering phenology. *Journal of Ecology*, 2023, 111(2): 380-390.
- [14] Fu Y H, Zhao H F, Piao S L, Peaucelle M, Peng S S, Zhou G Y, Ciais P, Huang M T, Menzel A, Peñuelas J, Song Y, Vitasse Y, Zeng Z Z, Janssens I A. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*, 2015, 526(7571): 104-107.
- [15] 丛楠, 沈妙根. 1982—2009 年基于卫星数据的北半球中高纬地区植被春季物候动态及其与气候的关系. *应用生态学报*, 2016, 27(9): 2737-2746.
- [16] Chmielewski F M, Rötter T. Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 108(2): 101-112.
- [17] Fu Y H, Zhang X, Piao S L, Hao F H, Geng X J, Vitasse Y, Zohner C, Peñuelas J, Janssens I A. Daylength helps temperate deciduous trees to leaf-out at the optimal time. *Global Change Biology*, 2019, 25(7): 2410-2418.
- [18] Lundell R, Hänninen H, Saarinen T, Åström H, Zhang R. Beyond rest and quiescence (endodormancy and ecodormancy): a novel model for quantifying plant-environment interaction in bud dormancy release. *Plant, Cell & Environment*, 2020, 43(1): 40-54.
- [19] Harrington C A, Gould P J. Tradeoffs between chilling and forcing in satisfying dormancy requirements for Pacific Northwest tree species. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 120.
- [20] Gariglio N, González Rossia D E, Mendow M, Reig C, Agustí M. Effect of artificial chilling on the depth of endodormancy and vegetative and flower budbreak of peach and nectarine cultivars using excised shoots. *Scientia Horticulturae*, 2006, 108(4): 371-377.
- [21] Fu Y H, Piao S L, Zhao H F, Jeong S J, Wang X H, Vitasse Y, Ciais P, Janssens I A. Unexpected role of winter precipitation in determining heat requirement for spring vegetation green-up at northern middle and high latitudes. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3743-3755.
- [22] Zhou Z X, Zhang K P, Sun Z L, Liu Y Z, Zhang Y C, Lei L J, Li Y, Wang D, Hu M J, Wang S L, Lu Q W, Cui Y P, Zhong M X, Han S J, Miao Y. Lengthened flowering season under climate warming: evidence from manipulative experiments. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 312: 108713.
- [23] Mo F, Zhang J, Wang J, Cheng Z G, Sun G J, Ren H X, Zhao X Z, Cheruiyot W K, Kavagi L, Wang J Y, Xiong Y C. Phenological evidence from China to address rapid shifts in global flowering times with recent climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 246: 22-30.
- [24] Tun W, Yoon J, Jeon J S, An G. Influence of climate change on flowering time. *Journal of Plant Biology*, 2021, 64(3): 193-203.
- [25] Wang J, Ding J H. Molecular mechanisms of flowering phenology in trees. *Forestry Research*, 2023, 3(2): 2-14.
- [26] 林楠, 刘冬, 王雨欣, 王姝纯, 卢凡青, 王森, 张煦庭, 李秋月, 徐琳. 基于光周期和温度的物候模型对华北平原刺槐始花期的模拟. *生态学报*, 2024, 44(9): 3745-3758.
- [27] Millerón M, López de Heredia U, Lorenzo Z, Perea R, Dounavi A, Alonso J, Gil L, Nanos N. Effect of canopy closure on pollen dispersal in a wind-pollinated species (*Fagus sylvatica* L.). *Plant Ecology*, 2012, 213(11): 1715-1728.
- [28] 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.
- [29] Whitehead D R. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution*, 1969, 23(1): 28-35.
- [30] Wang S X, Wu Z F, Gong Y F, Wang S B, Zhang W, Zhang S S, De Boeck H J, Fu Y H. Climate warming shifts the time interval between flowering and leaf unfolding depending on the warming period. *Science China Life Sciences*, 2022, 65(11): 2316-2324.
- [31] Geng X J, Fu Y H, Hao F H, Zhou X C, Zhang X, Yin G D, Vitasse Y, Piao S L, Niu K C, De Boeck H J, Menzel A, Peñuelas J. Climate warming increases spring phenological differences among temperate trees. *Global Change Biology*, 2020, 26(10): 5979-5987.
- [32] Guo L, Liu X W, Alatalo J M, Wang C Y, Xu J C, Yu H Y, Chen J, Yu Q, Peng C H, Dai J H, Luedeling E. Climatic drivers and ecological implications of variation in the time interval between leaf-out and flowering. *Current Biology*, 2023, 33(16): 3338-3349.e3.
- [33] Ma Q Q, Huang J G, Hänninen H, Li X B, Berninger F. Climate warming prolongs the time interval between leaf-out and flowering in temperate trees: effects of chilling, forcing and photoperiod. *Journal of Ecology*, 2021, 109(3): 1319-1330.
- [34] 胡植, 王焕炯, 戴君虎, 葛全胜. 利用控制实验研究植物物候对气候变化的响应综述. *生态学报*, 2021, 41(23): 9119-9129.
- [35] Kerr R A. Global warming is changing the world. *Science*, 2007, 316(5822): 188-190.
- [36] Houghton J T. *Global warming: the complete briefing*. 3rd ed. Cambridge, UK: Cambridge University, 2004.
- [37] Vrac M, Vaittinada Ayar P, Yiou P. Trends and variability of seasonal weather regimes. *International Journal of Climatology*, 2014, 34(2): 472-480.
- [38] Yang Y F, Zhang Y J, Gao Z Q, Pan Z T, Zhang X F. Historical and projected changes in temperature extremes over China and the inconsistency

- between multimodel ensembles and individual models from CMIP5 and CMIP6. *Earth and Space Science*, 2023, 10(2): e2022EA002514.
- [39] Vitasse Y, Basler D. Is the use of cuttings a good proxy to explore phenological responses of temperate forests in warming and photoperiod experiments? *Tree Physiology*, 2014, 34(2): 174-183.
- [40] 龚玉凤, 吴兆飞, 付永硕, 王姝心, 陈艳生, 王树标, 张珊珊, 张伟. 气候变化对北京常见树种春季萌芽的影响——基于控制实验研究. *生态学报*, 2023, 43(5): 1948-1958.
- [41] Basler D, Körner C. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 165: 73-81.
- [42] Zohner C M, Renner S S. Perception of photoperiod in individual buds of mature trees regulates leaf-out. *New Phytologist*, 2015, 208(4): 1023-1030.
- [43] Wu Z F, Fu Y H, Crowther T W, Wang S X, Gong Y F, Zhang J, Zhao Y P, Janssens I, Peñuelas J, Zohner C M. Poleward shifts in the maximum of spring phenological responsiveness of *Ginkgo biloba* to temperature in China. *New Phytologist*, 2023, 240(4): 1421-1432.
- [44] Meier U, Bleiholder H, Buhr L, Feller C, Hack H, Hess M, Lancashire P, Schnock U, Stauß R, van den Boom T, Weber E, Zwerger P. The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants—history and publications. *Journal für Kulturpflanzen*. 2009, 61(2): 41-52.
- [45] Hänninen H. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta Forestalia Fennica*, 1990(213): 7660.
- [46] Wang H J, Wu C Y, Ciais P, Peñuelas J, Dai J H, Fu Y S, Ge Q S. Overestimation of the effect of climatic warming on spring phenology due to misrepresentation of chilling. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 4945.
- [47] Beil I, Kreyling J, Meyer C, Lemcke N, Malyshev A V. Late to bed, late to rise—Warmer autumn temperatures delay spring phenology by delaying dormancy. *Global Change Biology*, 2021, 27(22): 5806-5817.
- [48] Vitra A, Lenz A, Vitasse Y. Frost hardening and dehardening potential in temperate trees from winter to budburst. *New Phytologist*, 2017, 216(1): 113-123.
- [49] Vitasse Y, Lenz A, Hoch G, Körner C. Earlier leaf-out rather than difference in freezing resistance puts juvenile trees at greater risk of damage than adult trees. *Journal of Ecology*, 2014, 102(4): 981-988.
- [50] Fu Y H, Campioli M, Deckmyn G, Janssens I A. Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 181: 125-132.
- [51] Zohner C M, Benito B M, Svenning J C, Renner S S. Day length unlikely to constrain climate-driven shifts in leaf-out times of northern woody plants. *Nature Climate Change*, 2016, 6: 1120-1123.
- [52] Flynn D F B, Wolkovich E M. Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community. *New Phytologist*, 2018, 219(4): 1353-1362.
- [53] CaraDonna P J, Bain J A. Frost sensitivity of leaves and flowers of subalpine plants is related to tissue type and phenology. *Journal of Ecology*, 2016, 104(1): 55-64.
- [54] Ma Q Q, Huang J G, Hänninen H, Berninger F. Divergent trends in the risk of spring frost damage to trees in Europe with recent warming. *Global Change Biology*, 2019, 25(1): 351-360.
- [55] Gariglio N, González Rossia D E, Mendow M, Reig C, Agusti M. Effect of artificial chilling on the depth of endodormancy and vegetative and flower budbreak of peach and nectarine cultivars using excised shoots. *Scientia Horticulturae*, 2006, 108(4): 371-377.
- [56] Way D A, Montgomery R A. Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(9): 1725-1736.
- [57] Fu Y H, Piao S L, Zhou X C, Geng X J, Hao F H, Vitasse Y, Janssens I A. Short photoperiod reduces the temperature sensitivity of leaf-out in saplings of *Fagus sylvatica* but not in horse chestnut. *Global Change Biology*, 2019, 25(5): 1696-1703.
- [58] Savage J A. A temporal shift in resource allocation facilitates flowering before leaf out and spring vessel maturation in precocious species. *American Journal of Botany*, 2019, 106(1): 113-122.
- [59] Gougherty A V, Gougherty S W. Sequence of flower and leaf emergence in deciduous trees is linked to ecological traits, phylogenetics, and climate. *New Phytologist*, 2018, 220(1): 121-131.
- [60] Thackeray S J, Henrys P A, Hemming D, Bell J R, Botham M S, Burthe S, Helaouet P, Johns D G, Jones I D, Leech D I, MacKay E B, Massimino D, Atkinson S, Bacon P J, Brereton T M, Carvalho L, Clutton-Brock T H, Duck C, Edwards M, Elliott J M, Hall S J G, Harrington R, Pearce-Higgins J W, Høye T T, Kruuk L E B, Pemberton J M, Sparks T H, Thompson P M, White I, Winfield I J, Wanless S. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, 2016, 535(7611): 241-245.
- [61] Doiron M, Gauthier G, Lévesque E. Trophic mismatch and its effects on the growth of young in an Arctic herbivore. *Global Change Biology*, 2015, 21(12): 4364-4376.
- [62] Piao S L, Tan J G, Chen A P, Fu Y H, Ciais P, Liu Q, Janssens I A, Vicca S, Zeng Z Z, Jeong S J, Li Y, Myneni R B, Peng S S, Shen M G, Peñuelas J. Leaf onset in the Northern Hemisphere triggered by daytime temperature. *Nature Communications*, 2015, 6: 6911.
- [63] Hou X H, Gao S, Li X H, Wang M, Zhao J, Sui X Y, Liang S Z. Responses of vegetation phenology to the asymmetric changes of temperature in daytime and night-time in the north of 20°N. *International Journal of Climatology*, 2022, 42(16): 8146-8161.
- [64] Wang J, Liu D S, Ciais P, Peñuelas J. Decreasing rainfall frequency contributes to earlier leaf onset in northern ecosystems. *Nature Climate Change*, 2022, 12: 386-392.