



植物繁殖物候对气候变化响应与生态效应的研究进展

祖奎玲^{1,2}, 史东敏^{1,2}, 朱国进^{1,2}, 张雨婷^{1,2}, 陈伏生^{1,2*}

1. 江西农业大学林学院亚热带森林资源培育江西省重点实验室, 南昌 330045

2. 江西农业大学保护生物学江西省重点实验室, 南昌 330045

* 联系人, E-mail: chenfusheng@jxau.edu.cn

收稿日期: 2025-08-20; 接受日期: 2025-09-26; 网络版发表日期: 2025-11-03

国家自然科学基金(批准号: 32301463, 32471851)、江西省重点研发计划(批准号: 20252BCF320003)、江西省“双千”计划科技创新高端人才项目(批准号: jxsq2023201058)、江西省自然科学基金(批准号: 20224BAB213033, 20232BAB205023)和江西省保护生物学重点实验室开放基金(批准号: 2023SSY02081)资助

摘要 植物物候是植物生长发育的长时间序列事件, 与陆地生态系统的结构与功能密切相关. 植物繁殖物候包括开花和结实物候, 对气候变化敏感, 是目前植物生态学的研究前沿和热点. 本文简要回顾了国内外植物物候研究的历程, 介绍了植物繁殖物候的观测与研究方法及其应用范围, 并探讨了主要解决的问题, 重点剖析了植物开花、结实物候的时空变化规律以及植物繁殖物候响应气候变化的机制及生态效应. 基于此, 提出植物繁殖物候研究中目前存在的问题, 并指明下一步要重点关注的方向. 本文可为植物繁殖物候研究提供一定的参考, 助力植物物候学研究迈入新的发展阶段.

关键词 开花物候, 结实物候, 气候变化, 研究方法, 生态效应

物候是动植物与环境因素的周期性事件, 是动植物响应气候的季节性与年际变化的结果^[1]. 植物物候是植物生长发育的长时间序列事件, 对气候变化敏感^[2], 植物物候的变化被称为“大自然的语言”和全球气候变化的“诊断指纹”, 影响生态系统的结构和功能^[3], 因此, 研究植物物候变化及其响应气候变化的潜在机制对全面认识全球气候变化具有重要的科学意义. 近百年来, 受全球气候变暖的影响, 植物的生长发育节律发生了不可逆转的变化, 北半球木本植物的春季物候显著提前, 秋季物候明显推迟, 生长季延长^[4].

除植物生长物候外, 植物繁殖物候也受气候变化的影响而发生显著变化^[5]. 植物繁殖物候包括植物开花与结实的时间, 这是植物生活史中最为关键且最易受环境变化影响的两个关键阶段, 通过影响植物传粉和种子的传播, 从而决定着植物个体的适合度, 群落生物多样性及生态系统稳定性^[6,7]. 植物开花物候对气候变化的响应存在显著的空间区域差异性. Templ等人^[8]研究发现, 在1970~2010年间, 欧洲大陆地区的植物花期提前最为显著, 达3~8.3天, 阿尔卑斯地区次之, 为2~3.8天, 而地中海地区则无明显趋势. Büntgen等人^[9]在英

引用格式: 祖奎玲, 史东敏, 朱国进, 等. 植物繁殖物候对气候变化响应与生态效应的研究进展. 中国科学: 生命科学, 2025, 55: 2223–2238
Zu K L, Shi D M, Zhu G J, et al. Research advances in plant reproductive phenology in response to climate change and their ecological effects (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2025, 55: 2223–2238, doi: 10.1360/SSV-2025-0188

国的研究, 揭示了植物花期物候存在多种空间梯度上的变异, 包括由南向北(提前6天)、由低海拔向高海拔(提前1天)以及由城市向乡村(提前5天)的变化格局。此外, 不同植物开花物候对气候变化的响应存在差异, 比如, 晚花物种的开花时间比早花物种提前得更多, 变暖导致苔原生态系统中群落花期缩短^[10]。植物开花和结实是紧密相连的, 植物开花物候的变化影响植物结实物候格局, 比如, 入侵植物的结实时间要比本土植物平均晚26天^[11]。上述研究说明, 植物繁殖物候对气候变化存在明显的区域和种间差异性, 多数研究认为, 植物繁殖物候的影响因素主要有非生物因素(如冷温、积温、降水、光周期等)和生物因素(如传粉者、捕食者、种子传播者等)^[12,13]。然而, 这些因素在不同地区物种之间及群落组成之间的作用机制是否存在一致性, 仍处于探索阶段^[14]。

全球气候变化背景下, 植物繁殖物候及其对气候变暖响应的研究受到越来越多关注。自1980年以来, 植物物候以及开花物候和结实物候研究文献发行量均呈快速上升趋势, 2020年达顶峰, 其中, 繁殖物候发文

量约占1/3, 开花物候是结实物候发文量的2倍(图1)。本文首先简要回顾国内外植物物候学研究历程, 梳理了植物繁殖物候观测与研究方法及其适用范围; 其次, 指明了下一步需要解决的重点问题, 重点归纳总结了植物繁殖物候对气候变化的响应机制及植物繁殖物候变化的生态效应; 最后, 提出了当前植物繁殖物候研究中存在的问题, 并对未来研究进行了展望。本文旨在为今后植物繁殖物候观测及研究提供参考, 推动植物繁殖物候学的发展。

1 植物物候学及其发展历程

物候学(phenology)是研究动植物生活史中各种生物学现象出现的时间及其影响因素的一门学科^[15]。植物物候是研究植物在气候与其他多种环境因子共同作用下表现出来的生命周期规律性改变。气候变化对植物物候的影响主要体现在植物的发芽、展叶、开花、叶变色、落叶等周期性的变化; 植物物候也是全球气候变暖的重要指示和有力证据, 已成为研究全球气候

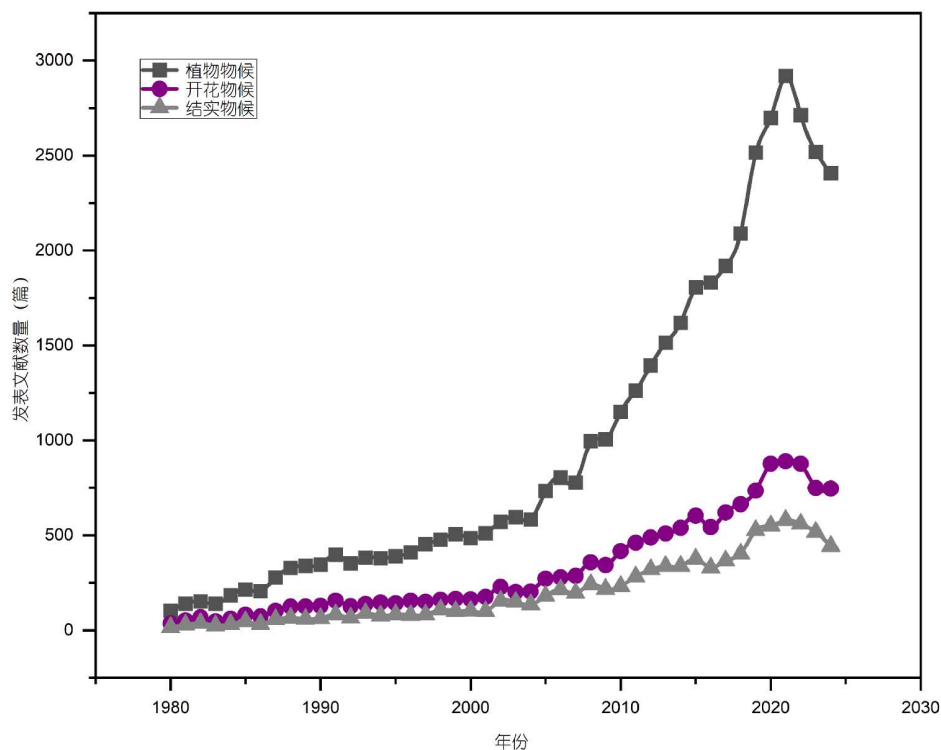


图1 1980年以来, 植物繁殖物候文章发表趋势(数据来自Web of Science)

Figure 1 Publication trends of plant reproductive phenology studies since 1980 (data sourced from Web of Science)

变化对植物影响的重要资料^[2,16]。植物开花与结实物候在植物生活史中起到重要作用, 对种子成熟、幼苗定殖、群落稳定性等均有重要影响^[17]。与此同时, 植物开花和结实物候常具美学价值, 颇受研究者及自然爱好者的关注, 因此有大量历史数据的积累, 为学者对其进行对比研究奠定了良好的基础。一般而言, 植物种群或群落中物种个体开花与结实时间的不同会产生不同的生态效应, 同步开花与结实的种群或群落, 能够吸引更多的传粉者和种子捕食者, 增加植物传粉成功及种子传播的概率, 从而提高群落的物种多样性及其稳定性。

物候学的研究历史比较悠久, 从最初的观察记录个别物种的少数关键生物学现象, 至今已发展为基于实验及建模的综合研究^[18]。物候学发展历史可概括为以下三个时期(图2): 第一个时期(公元前1300年~17世纪末), 被称为古老农业物候时期, 主要通过对农业活动的季节性周期及动植物自然现象的描述, 从而掌握自然界的运转规律并合理安排农业活动。例如, 两千多年前的古希腊时代, 雅典人编制农用物候历, 罗马凯撒时期颁布物候周历^[19], 用来判断自然季节变化下的农业生产活动。第二个时期(18世纪初~20世纪90年代), 是物候学作为一门学科诞生并初期发展的阶段^[15]。科学家通过记录植物物候事件并利用统计学方法探究物候变化的潜在机制, 我国物候学的奠基者竺可桢先生通过对历史时期物候资料的归纳总结, 揭示了历史气候变迁对物候变化的影响规律。在这一时期, 全球物候观测网络(GPM, Global Phenological Monitor-

ing, <https://gpm.nasa.gov/missions/GPM>)建立^[20], 我国也于1963年创建了首个物候观测网, 同时, 竺可桢与宛敏渭^[21]共同编写《物候学》一书, 为日后农林牧业研究提供了参考。第三个时期(20世纪90年代至今), 是现代物候学阶段。随着物候监测手段及建模方法的迅速发展, 特别是时间序列上大量物候数据的积累, 现代物候学研究突飞猛进。伴随着全球气候变化的潜在影响, 国际物候网络的建立及遥感技术的应用, 提高了对全球大尺度物候的认识^[22]。“中国物候观测网”(CPON, China Phenological Observation Network)的建立, 直接推动了我国物候学的发展, 并成为全球物候学研究的重要力量。随着全球气候变化的挑战日益严峻, 植物物候变化已成为研究生态系统对全球环境变化响应的重要指示。

2 植物繁殖物候的观测与研究方法

目前, 植物繁殖物候观测主要有人工地面观测、长期物候监测、卫星遥感、数字相机自动化监测等方法(图3), 这些方法能在不同尺度对特定植物类群繁殖物候期进行观测, 探究其对不同气候因子(温度、水分等)的响应机制^[23]。人工地面观测可准确记录特定地点和物种的物候事件时间, 研究局地地理范围内植物繁殖物候变化及其对气候变化的响应^[2]。人工地面和卫星遥感的观测可为植物繁殖物候的时空变化格局提供直接证据^[24]。长期物候观测可探究特定地区或类群在长时间序列的空间分布格局上植物繁殖物候的变化规



图2 物候学发展历史

Figure 2 The history of phenology development

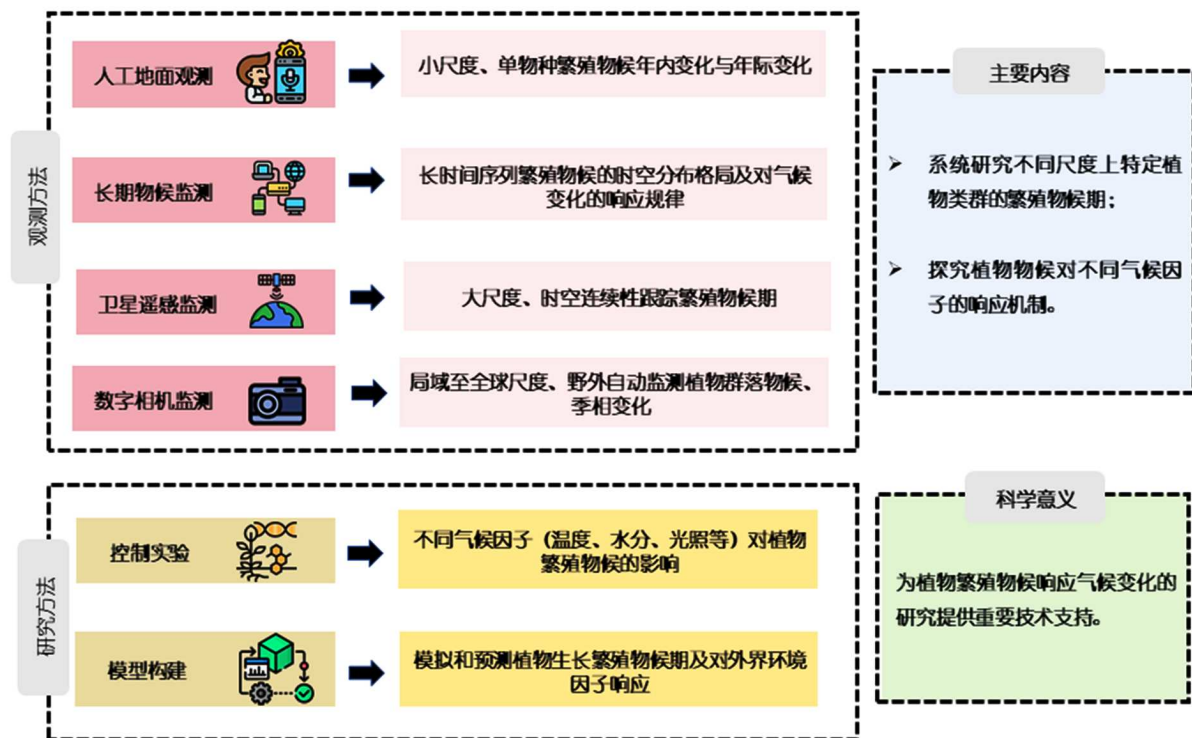


图3 植物繁殖物候观测与研究方法概况

Figure 3 Summary of observation and research methods for plant reproductive phenology

律^[25]。卫星遥感广泛应用于监测和分析大尺度植被动态变化^[26]，利用多数据集监测植被物候动态，在时间和空间上具有连续性，能及时准确地跟踪繁殖物候期^[27]。

植物繁殖物候的研究方法主要有控制实验、模型构建及模拟等。控制实验主要是定量监测环境因素对植物繁殖物候的影响^[28]。植物物候模型是模拟和预测植物物候期的重要方法，可用于预测生物圈物候的变化趋势^[29,30]。

2.1 植物繁殖物候的观测方法

2.1.1 人工地面观测法

人工地面观测是一种传统的植物物候观测法，是获取物候研究第一手资料最为直接的方法，能够准确记录物种物候事件的时间和地点，提供物候变化的直接证据，是研究物候最基本的手段^[31]。例如，徐佳^[32]基于地面观测发现，草本植物开花物候期和成熟期呈现明显的提前趋势，每10年分别提前3.4天和1.6天，而其他物候期提前/缩短与延长/推后并存。Miller-Rushing

和Primack^[33]通过42个点的人工观测发现，1852~2006年期间由于气候变化和城市化使温度上升2.4℃，结果显示，植物开花物候平均提前7天。Keenan与Richardson^[24]发现，1989~2012年间，随着气候变暖，温带森林树种春季开花物候每年提前(0.47±0.4)天。

人工地面观测也存在一定局限性。第一，因为人工物候观测的主观性，导致目前全球的地面物候学观测的空间分布呈现不均衡性，分布密度不均等，集中分布于温带和亚高山森林等物候季节变化较为显著的区域，在热带、亚热带、极地区域、青藏高原或干旱的沙漠生态系统等地区的观测则相对较少^[34]。第二，不同观测地点的研究方法、认定标准往往存在主观差异性，使得物候数据汇总和整理困难。第三，当研究区域较大时，人工观察植被物候存在较大困难，时间、人力和物力成本投入多，不易完成。因此，在人工地面植物繁殖物候观测方面，要合理规划观测空间和观测对象，统一调查数据标准的制定，可借助于公共科学进行较大尺度不同物种乃至不同群落水平植物的繁殖物候监测，以便获得更全面、准确的植物繁殖物候监测数据。

2.1.2 长期物候监测法

长期物候观测是根据物候观测网络或站点的长时间序列的物候数据来揭示植物物候的变化趋势及其潜在响应。例如, Guo等人^[35]基于长期物候观测数据, 研究了我国5个站点杏树的始花期变化趋势及其与气候因子之间的关系。Ge等人^[14]整合中国物候观测网的长期数据, 发现在20世纪80年代以后, 中国植物的春季物候提前趋势明显。此外, 自18世纪以来, 植物标本馆一直被认为是生物多样性资源库和植物分类学研究中心, 馆藏的植物标本提供了植物物种准确的物候信息(包含开花与结实时间), 同时蕴含植物在时间、空间上的分布、性状特征等信息, 这些信息为植物物候变化的研究提供了重要资源。因此, 长时间序列植物标本数据常被应用于研究植物繁殖物候的变化及其对气候变化的响应机制。例如, 张娜等人^[36]基于1951~2012年间中国兰科植物的标本数据发现, 随着平均空气相对湿度的降低, 兰科植物及附生和地生型植物种类的结实物候显著推迟, 而兼性附生型种类的结实物候却显著提前。最近一项通过长时间序列植物标本数据的研究发现, 在1985~2020年的36年间, 植物春季开花物候提前了6~30天^[37]。在欧洲, 也有研究发现, 1971~2000年间, 542种植物开花和结果物候呈显著提前趋势, 尤其在春/夏季每10年平均提前2.5天^[38]。长期物候观测的优点在于具有较长时间尺度、数据量大、采集者多等特点, 但也存在主观差异, 采集结果可能出现误差, 需要对数据进行标准化处理等。

2.1.3 遥感监测法

遥感技术在植被演变与植物生长监测方面的应用取得了显著成效^[18], 目前基于遥感监测数据, 结合人工智能方法, 已广泛应用于植物繁殖物候变化的研究。遥感技术的主要原理是根据目标物具有发射、反射和吸收电磁波的性质, 记录传感器对地物波谱信息^[39], 能监测区域、大洲、全球尺度上的植被时空动态变化。遥感技术在植物开花物候的应用主要有光学、合成孔径雷达(SAR)、无人机(UAV)等^[27]。随着无人机技术的快速发展, 遥感监测已成为植物繁殖物候观测的一种新手段。无人机在近地面飞行, 即使在阴天条件下, 也能获取图像, 不受卫星重访时间的限制, 且飞行高度低, 拍摄图像的像素高。因此, 通过

无人机遥感监测, 可获取植物开花、结实时间的时空动态变化及其生物物理参数。例如, 邓璐希^[40]利用小型无人机观察了神农架大九湖亚高山湿地草本植物群落, 研究结果表明, 不同颜色的开花覆盖度与传粉者数量呈显著相关性。Chen等人^[41]基于多光谱遥感数据的增强型开花指数, 使用无人机多光谱图像和卫星图像, 捕捉了不同尺度、时间序列下的加州中央谷地杏树(*Prunus dulcis*)果园的开花动态, 显著提高了植物开花物候响应气候变化的观测灵敏性。但是, 利用遥感监测在较大尺度上进行植被物候的变化趋势与影响因素研究, 可能存在结果判别不确定性和遥感图像分辨率不够等局限性, 无法研究某个具体物种的花期和果期的物候变化^[29], 而在较小尺度上, 将传统物候观测方法与遥感监测结果相结合, 可较精准研究物种水平植物繁殖物候的变化。因此, 借助遥感技术研究植物繁殖物候, 需要综合考虑不同空间尺度和地表覆盖类型, 并充分考虑气候、植物生长特征等因素^[42]。

2.1.4 数字相机自动化监测法

近年来, 随着数字成像技术的快速发展, 数字相机成为自动化监测植被物候变化的重要手段。数字相机主要用于在植物群落水平上进行物候动态变化监测^[43~46], 能准确获取植被群落冠层变化的图像, 量化分析植被冠层状态, 捕捉植被颜色的季节动态变化, 是连续监测冠层尺度物候变化的有力工具^[47,48], 具有运营成本较低、易获取持久图像、高效快捷等优点。例如, 王燕^[49]以栎树林为研究对象, 利用数字相机观测技术获取自动高频的栎林冠层图像, 提取冠层物候信息动态变化。周磊等人^[48]基于近地面数字相机图像, 实现对高寒草地植被群落季相监测, 预测气候变化对青藏高原生态系统的影响。Migliavacca等人^[50]基于数字相机图像信息, 开展了2009~2010年间高寒草地植被群落生长季的物候监测, 研究结果表明, 数字成像数据可为物候模型、光利用率模型开发和参数优化提供支撑。

综上所述, 数字相机可用于追踪植物物候从萌芽、展叶、开花到落叶各个阶段变化, 深入理解植被生长与发育过程^[45], 植物物候监测中可利用数字相机捕捉精细尺度下的物候变化, 为研究局域尺度乃至全球尺度上生态系统对气候变化响应提供有效方法^[48]。

2.2 植物繁殖物候的研究方法

2.2.1 控制实验法

控制实验观测是全球气候变化背景下常用的物候学研究方法之一, 可探究气候变化下植物繁殖物候的变化及其对生态系统的影响。控制实验观测的核心是控制其他因素在正常水平下, 在小空间和短时间内对CO₂浓度、温度、降水和氮沉降等一个或几个变量进行时间或空间上的增大或降低处理, 通过其结果来推断全球气候变化对生态系统的影响^[51]。控制实验主要分为两种: 一是通过室内盆栽实验, 利用生长箱或温室中的控温设备来调节温度; 二是通过野外设置开顶箱(主动式、被动式)、地热电阻、红外线辐射器等装置进行增温实验, 或通过遮雨棚、传感器控制雨水遮蔽系统、喷灌、人工补雪等装置改变水分, 或通过自由大气CO₂富集装置(FACE)改变大气CO₂浓度, 或通过施肥及遮阴模拟土壤养分及光照变化等^[28]。比如, 张宝成等人^[52]探讨了升温对植物开花物候的影响, 发现增温幅度显著影响花期, 且不同功能型植物开花物候的变化响应差异较大, 植物花期响应幅度是长期观测结果的8.5倍。Wang等人^[53]对五种木本植物花蕾枝条设置6个温度梯度(5~30℃)进行培养, 研究发现, 花期提前量随着温度升高而出现下降的趋势。然而, 控制实验只能在小范围内或较少植物物种样本内进行, 不能充分考虑不同物种、生长阶段以及空间分布的差异, 实验结果存在一定的局限性。此外, 气候因子之间存在关联, 控制实验仅考虑单个或少数因素, 无法准确考虑多个因子对植物繁殖物候的影响。

2.2.2 物候模型构建

植物物候模型以植物的生理过程为基础, 利用植物对环境的响应机制建立函数, 定量分析物候和环境要素之间的关系, 进而对物候与外界环境因子响应进行模拟和预测^[48,54]。物候模型可分为统计模型和过程模型, 通常过程物候模型相对于统计物候模型的模拟效果更好^[54]。在陆地生态系统, 植物物候模型用于模拟生长季长度和起止时间, 监测和预测植被对年际气候变化反应, 从而控制碳循环与水分循环的动态过程^[55]。植被物候取决于多种限制因素, 包括温度、降水、光照、养分等, 其中水热条件常用于物候分析^[56]。基于积温理论的植被物候动态模型主要有积温模型、

平行模型、顺序模型、深度停滞模型、四阶段模型和统一模型等类型^[56]。例如, 丘建煌等人^[57]以蓝花楹(*Jacaranda mimosifolia*)为研究对象, 选取17个花期物候稳定的观测站点对始花期、盛花期、末花期进行时间和空间尺度分析, 结果表明, 基于 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温指数建立的积温模型可用于蓝花楹花期预测。Choler等人^[58]利用2001~2008年共8年间400个随机样点的C₄草本植物气候变量时间序列, 通过多模型构建, 揭示了半干旱地区草本植物的物候变化规律。

综上所述, 植物物候模型通过整合卫星生物气候学与地表物候观测, 不仅能为大气-生物圈耦合模型和全球气候变化监测提供解释物候事件、补全气候资料、反映气候变化规律的关键信息, 还可预测未来全球变暖情景下生物圈物候的演变趋势。

3 植物繁殖物候对气候变化的响应

植物在某一地区存在的可能性主要取决于其能否生存和繁殖, 两者都依赖于植物的物候特征, 而物候变化与气候密切相关^[2]。目前, 植物繁殖物候响应气候变化的研究有诸多报道, 过去几十年在地中海地区^[59]和华盛顿地区^[60]的植物花期均提前约7天; 但也有研究表明不同地区植物花期提前幅度存在差异, 1970~2010年内欧洲大陆植物花期提前3~8.3天, 阿尔卑斯山脉地区提前2~3.8天, 而地中海地区花期变化不明显^[8]。不同生活型植物繁殖物候对气候变化响应也存在显著差异, 主要体现在开花时间、结实周期和对环境变化的敏感性等方面。草本植物繁殖物候阶段的种间变异性显著大于乔木, 且与植物功能性状关联性更强^[61], 因此, 草本植物通常具有更短的生命周期和更高的表型可塑性, 其物候对环境敏感性更强。

3.1 植物开花物候对气候变化的响应

气候如何驱动植物开花物候在空间格局上变化已成为目前研究的热点(图4)。霍普金斯定律(Hopkins' Law)早已指出, 纬度每向北移一度, 或者经度每向东移五度, 或者海拔每升高122米, 北美温带地区的植物物候期就会推迟4天^[62]。然而, 因为不同地理区域物种组成及环境的差异, 这种空间变化规律可能存在一定的差异性, 比如, 基于北半球植物物候变化的整合分析, 植物春季物候在时间上的提前程度随纬度的升高

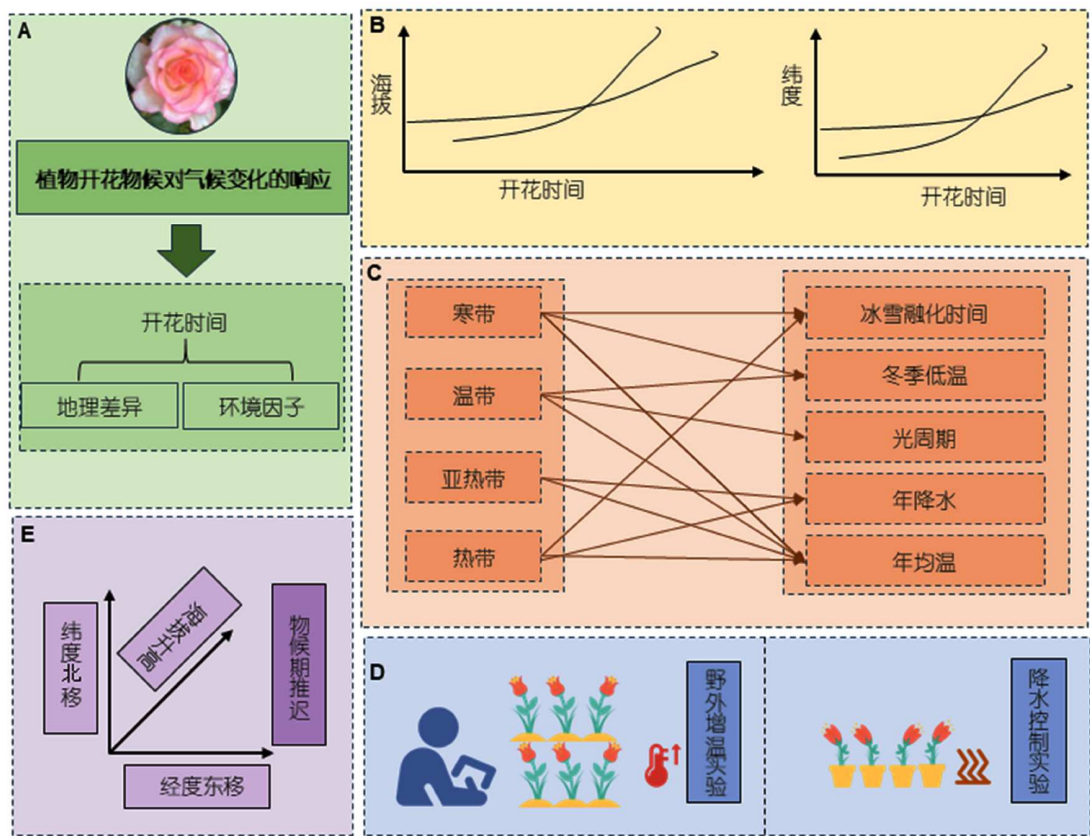


图 4 植物开花物候时空格局及其对气候变化响应. A: 开花物候驱动因素; B: 植物开花物候空间差异; C: 不同区域影响植物开花物候潜在因素不同; D: 不同气候区植物物候变化研究方法; E: 霍普金斯定律

Figure 4 Spatiotemporal patterns of plant flowering phenology and their responses to climate change. A: Driving factors of flowering phenological; B: spatial differences in the phenology of plant flowering; C: the potential factors influencing the phenology of plant flowering vary in different regions; D: research methods on phenological changes of plants in different climate regions; E: Hopkins' Law.

呈增加的趋势^[63]. 前人对兰科草本植物绶草(*Spiranthes sinensis*)开花物候的纬度格局研究表明, 气候变暖对开花物候纬度格局的影响存在显著差异^[64]. Rafferty等人^[65]对美国西南部半干旱地区海拔梯度上植物在过去33年物候变化进行了研究, 开花时间在海拔梯度上存在非线性的变化趋势, 且中低海拔段物种的花期均提前, 这可能是受到年均温和降水的共同作用. 由于在不同气候条件下植物开花物候的变化趋势及影响因素不同, 在研究植物开花物候对气候变化响应时, 应充分考虑植物物候变化的区域差异性.

植物开花物候变化不仅表现在不同气候区的差异性, 即使在同一气候区也存在不同区域内部差异, 这可能与气候变化的空间性差异及季节性的作用有关^[66]. 在地球极地以内的寒带气候区, 气候寒冷, 太阳辐射弱, 以降雪为主, 其植物物候变化主要受冰雪融化日

期和温度的影响. 研究者在寒带区域开展增温实验, 植物开花期在增温实验条件下显著提前, 且植物开花物候变化对温度的响应强度因物种本身及其分布地点的不同而各异^[67]. 在温带地区, 控制植物物候的三个主要因素是冬季低温、光周期及年均温^[68], 北美温带一项研究表明, 草地植物对温度变化的响应方向和强度不同, 引起繁殖期延长或缩短, 进而引发群落结构的改变^[69]. 在亚热带地区, 植物物候变化受年降水和年均温的影响较为强烈, 研究者通过增温实验发现, 地中海地区植物幼苗生长物候提前且存活率降低^[70]; 在夏季干旱的地中海气候作用下, 水分条件在植物生长中起主要作用, 也成为影响该区域植物物候变化的主要因素. 在高原山地地区, 因海拔梯度较高, 且高海拔地区有冰雪覆盖, 温度、降水及冰雪融化的时间等因素在决定高原地区植物物候中起主要作用. 比如,

晚冬到初春, 温度和降雪的相互作用决定了青藏高原地区草本植物的物候变化趋势^[71]。可见, 不同气候类型植物物候变化存在差异, 意味着植物物候响应气候变化存在区域差异性, 但目前尚缺乏时间序列上不同气候区植物物候变化的研究。研究结果还表明, 不同地区真实的气候变化特征存在一定的不确定性, 因此, 应结合不同地区的实际状况评估气候变化背景下植物物候的变化情况, 以便全面认识植物物候对环境变化的响应, 这对预测及调控植物的生长发育具有重要的理论价值, 对评估生态系统的稳定性、提高植被生产力及保护区域生物多样性等均具有重要意义。

3.2 植物结实物候对气候变化的响应

植物的结实物候与其开花物候紧密相连, 然而大多研究都集中在开花物候, 对植物结实物候变化规律及其响应气候变化的研究仍处于探索阶段。植物结实物候是植物繁殖成功的关键, 果实是被子植物特有的繁殖器官, 在种子传播与植物整个生活史中扮演重要角色, 也是一些动物的重要食物来源^[72]。在气候变化背景下, 不同植物物种的结实物候变化趋势不同, 例如, 入侵植物的结实时间比本土植物平均晚26天, 而豆科植物的结实物候在1961~2012年间变化不明显^[73]。一般而言, 不同年份、不同地点的各种植物的结实顺序一致, 然而, 不同物种结实高峰期和结实持续时间存在较大差异。例如, Gorchoy^[74]利用1886~1894年在美国俄亥俄州采集的16个植物物种的结实物候记录, 结果表明, 植物果实的平均成熟日期为7月21日到10月7日, 单个物种的平均结实日期在不同年份之间可相差多达53天, 但物种之间的结实顺序在不同年份之间保持高度一致性。目前, 尚缺乏从较长时间尺度去考虑植物物种水平上的结实物候变化及其影响因素。前人研究表明, 植物结实物候是在植物演化历程中形成的^[75], 因此, 从植物系统发育的角度理解植物的结实物候, 可更好地把握植物结实物候的空间分布规律^[76]。例如, 为了确定结实物候和持续时间以及生长习性、果实大小和产量的进化模式, Gallinat等人^[77]监测了5个花园内406种木本植物, 创建了一个综合数据集, 用于评估结实物候和结实持续时间的系统发育信号, 结果表明, 该地区木本植物的结实物候和结实持续时间均具有系统发育保守性。此外, 前人研究还证实了植物果实成熟与植物生长的环境因素及其生活史特征、

开花后的温度、光周期和发育时间等因素有关^[78,79]。因此, 影响植物结实物候的因素较为复杂, 需要综合考虑不同物种的系统发育特征、功能特性、环境因素(如光照、温度等)等, 以便更全面深入地探讨植物结实物候对气候变化的响应规律。

3.3 植物繁殖物候对气候变化响应的潜在影响因素

在陆地生态系统中, 植物物候是对气候变化敏感性的重要生物指标之一, 多数研究认为, 温度是植物繁殖物候变化的主要决定因素^[80], 温度对植物繁殖物候的影响具有双重性, 即冷温和积温^[81]。植物物候对温度的响应存在显著的种间差异性, 其取决于物种对冷温和积温的需求不同^[82]。有些植物需经过春化阶段(一段时间低温)才能促进花芽形成和花器官的发育, 使植物从生长发育阶段切换到开花阶段。此外, 降水、日长、CO₂浓度、紫外线、土地覆盖变化、城市化等其他非生物因素^[83~86]也会显著影响植物的繁殖物候。例如, 降水是热带植被物候的重要影响因素, 通过改变积温和辐射间接发生^[87], 从而影响植物生物量及其在繁殖和营养器官之间的分配, 并影响植物繁殖策略^[88]。光周期通过调控物候积温与冷温需求, 调整春季物候开始时间, 在延长生长季与减少霜冻风险之间实现最佳平衡^[89]。土壤水分的减少^[90]以及紫外线的增加^[91], 均可导致植物花期延迟; 同时, 植物开花物候与传粉者、种子传播者、采食者、植物系统进化关系、植物自身的属性(植株年龄与大小等)等生物因素有关^[92,93]。比如, 我国干旱区木本植物开花物候受植物功能性状、系统发育及生长形态的共同作用^[92]。此外, 分子物候学(molecular phenology)能够通过分子生物学技术捕获生物体的季节变化模式, 从而在植物物候研究中广泛应用, 尤其是在理解植物如何响应环境变化、调控其生命周期事件(如开花、落叶等)方面发挥了重要作用^[94]。分子物候学主要通过分析基因表达、表观遗传修饰、蛋白质和代谢物等分子水平的变化, 揭示植物物候变化对环境信号的响应机制^[95]。比如, 通过在群落水平上获得多个物种的高分辨率分子物候数据, 能够揭示不同物种对共同环境信号反应背后的机制^[96]。

植物繁殖物候往往并非孤立发生, 而是受到萌芽、展叶等早期营养生长阶段的强烈影响。植物从发芽、展叶、开花、结实到种子成熟全过程, 需要耗费大量

养分和水资源^[97], 而植物生长繁殖的不同阶段需要不同的养分与能量资源, 其在生命周期中是不断变化的^[88]. 例如, 温度升高会加速植物的生长发育进程, 导致花期显著缩短, 最终造成植物结实率下降^[98]. 植物开花时间直接影响植物授粉和结实效率, 而且在一定程度上影响果实成熟期和种子的传播^[88]. 可见, 植物繁殖物候受气候变化的直接影响, 还受其他非生物因素和生物因素的共同影响. 这些因素在不同地区、不同生境、不同群落、不同物种之间的作用机制是否一致, 尚未定论, 需要进一步证实.

3.4 植物繁殖物候响应气候变化的生态效应

植物繁殖物候变化对植物个体生长发育及生态系统的稳定性均会产生不同程度的影响, 主要体现在以下几个方面:

第一, 如果不同物种的繁殖物候变化对气候变化的响应存在差异性, 这可能导致物种间相互作用关系发生变化, 对群落的结构及稳定性产生一定威胁, 从而影响生态系统的结构与功能^[99]. 不同物种开花物候的非同步性变化, 不可避免地增加不同物种开花时间重叠的可能性, 这样可能造成同属之间的物种内部出现开花时间同步性, 进而提高物种杂交风险, 导致潜在有害的遗传变异积累(如近交衰退等).

第二, 植物繁殖物候的提前和推迟, 在一定程度上反映了植物个体对环境的适应能力. 如果物种的繁殖物候变化能够追踪气候变化的速率, 说明这些物种能够适应环境; 反之, 植物繁殖物候变化与气候变化速率无法同步, 这些物种可能被淘汰, 这说明繁殖物候的变化决定物种生存死亡, 进而影响种群的动态变化^[100]. 因此, 植物繁殖物候的变化不仅是环境适应的“晴雨表”, 更是驱动种群动态(如数量波动、分布区迁移)的核心机制, 并通过种间关系进一步重塑整个群落的组成与结构.

第三, 对于依赖于传粉昆虫获得繁殖成功的植物来说, 开花物候的变化可能导致传粉昆虫与植物开花时间出现错配. 比如, 早春短命植物延胡索(*Corydalis yanhusuo*)与其传粉者熊蜂属(*Bombus* sp.)因对温度的敏感性不同, 导致它们之间的物候出现错配, 进而导致植物的结实率降低^[101]. 在过去30年气候变化背景下, 美国科罗拉多州落基山脉附近的植物物候提前, 而传粉昆虫物候几乎没有变化, 进而导致蜜蜂和植物

之间的同步性下降^[102]. 在未来研究中, 有必要开展更多的野外观察和控制实验, 以探究开花植物的传粉者物候特征变化, 以期在时间序列上更进一步理解植物与传粉昆虫物候变化的同步性, 为植物物候响应气候变化的研究及生物多样性保护提供数据支撑.

第四, 植物繁殖物候的变化可能对生态食物网产生潜在威胁. 有研究者统计分析了美国东北部近百年来植物物候数据, 结果表明, 温度升高和城市化的加剧均会影响昆虫对植物的取食行为, 导致食草动物数量增加^[103]. 与此同时, 植物通过调整自身物候(如提前落叶、诱导花蕾发育等)应对食草压力, 但气候变暖可能抵消这种适应性策略, 造成食草动物与植物物候的非同步变化^[104]. 气候变暖打乱了植物与昆虫长期形成的物候同步性, 干扰生态系统中的能量流动, 如幼虫发育资源供给时间错位, 升温可能提升植物组织元素含量和养分价值, 为昆虫幼虫提供更好的生长条件, 进而增加未来昆虫爆发的频率和强度^[104].

综上所述, 植物物候的变化对植物群落本身的稳定性、生态系统的结构与功能、森林生产力、生态食物网等均具有一定的影响(图5). 植物繁殖物候随气候变化, 通常会改变未来世代的种群和群落动态, 从而影响植物的进化过程, 间接改变生态系统的结构与功能, 说明其效应能从个体水平逐级传递, 最终对种群动态、群落结构乃至整个生态系统功能产生深远影响. 因此, 深入解析植物物候变化的驱动机制及其生态效应, 对维护全球生态系统稳定性、保护生物多样性具有关键价值, 尤其需关注气候变暖背景下的生态系统适应性管理策略.

4 存在问题与展望

植物繁殖经过开花、结实、种子散布等生命过程, 受到气候环境、地理、土壤、人类活动等多重因素的影响, 植物繁殖物候的变化, 深刻影响着生态系统的稳定性与生物多样性的维持^[105]. 目前我国对植物繁殖物候的研究还较匮乏, 主要体现在以下几个方面: 第一, 对本国植物繁殖物候研究程度存在明显不足, 因为在植物繁殖物候研究方法方面, 遥感、卫星观测等数据具有较大的不确定性, 缺乏详细的长时间序列地面观测本植物物候数据, 从而阻碍了准确预测气候变化对植物繁殖影响及生态系统的响应; 第二,

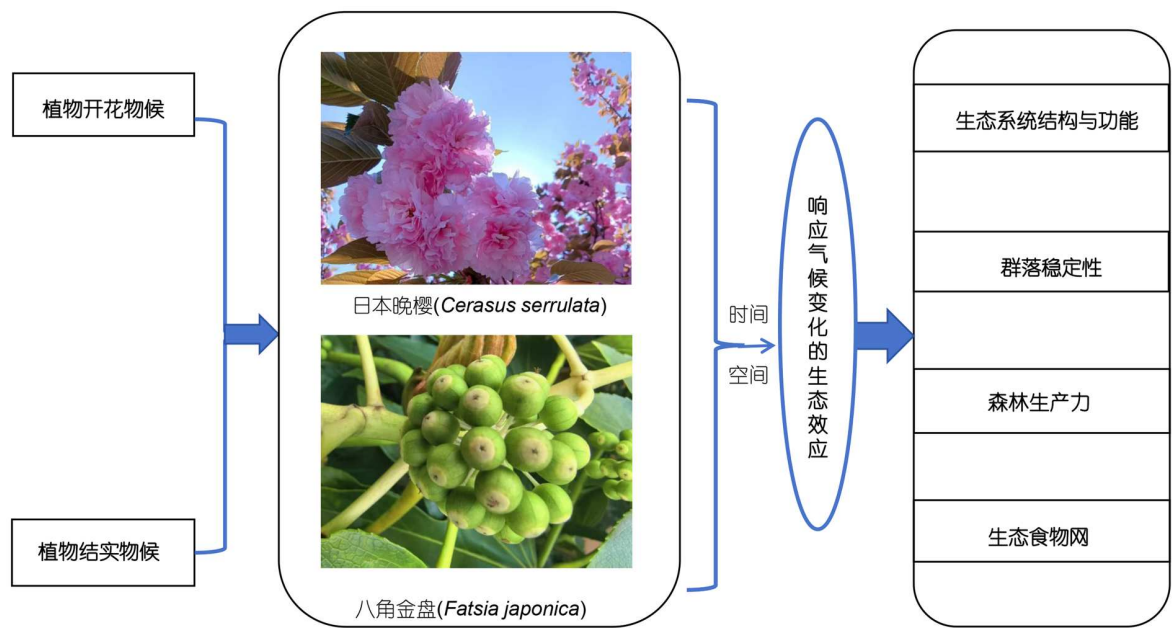


图 5 植物繁殖物候对气候变化响应的生态效应
Figure 5 Ecological effects of plant reproductive phenology responses to climate change

缺乏较大尺度的长时间监测, 尚不清楚结实物候的时空演变规律及其主导因素; 第三, 目前尚不清楚种群和群落水平植物繁殖物候的动态变化规律与特征, 特别是不同生境下植物繁殖物候变化的差异性, 以及对生态系统结构和功能产生影响的机制少有研究^[106]; 第四, 过往存在较大的区域不均匀性, 主要集中在高纬度或低海拔地区, 山地地区植物繁殖物候对气候变化敏感性的整体认识较为缺乏; 第五, 过往的研究多集中于展叶或开花等单个物候事件, 缺乏对繁殖物候与营养物候的耦合关系及其驱动机制的深入探究, 且气候变化下资源在植物营养生长与繁殖之间的权衡分配机制尚不清楚.

本研究初步概述了植物物候研究历程以及研究方法, 探讨了植物繁殖物候变化及其对气候变化响应的研究进展, 针对目前植物繁殖物候研究中存在的问题, 提出未来植物繁殖物候研究的方向.

1. 加强木本植物繁殖物候的系统观测与研究. 当前物候学研究多集中于展叶、开花等易观测事件, 而对传粉、结实、果实成熟等繁殖物候关键环节的长期、系统观测数据严重匮乏. 未来需建立标准化的繁殖物候观测体系, 需要广泛使用卫星数据、控制实验、模型模拟等综合方法, 并结合适当的地面实况调

查, 特别是对木本植物植物繁殖物候的观测, 精准量化繁殖物候的完整序列及其对环境因子的响应, 为植物繁殖物候对气候变化的响应机理提供新的证据, 提升植物物候变化的预测能力^[107,108].

2. 加强大尺度上植物结实物候对气候变化的响应研究. 需要进一步探究大尺度上植物物种间的繁殖物候变化规律, 特别是要加强对植物结实物候协调跨区域的研究, 规范标准化采样日期和周期, 并尽可能控制微点变异、植株大小、年龄和果实产量. 未来应综合多源数据(包括人工观测数据、长时间序列植物标本和物候相机等数据), 加大地面长时间植物繁殖物候监测与调查力度, 尤其要拓展植物结实物候的研究区域, 重视不同物种在结实物候上的差异性和同步性研究.

3. 强化在群落乃至生态系统尺度上的植物繁殖物候监测研究. 为了最大限度地发挥植物繁殖物候在全球气候变化研究中的作用, 需采取多维度与系统化的研究策略, 尤其需关注山地保护区林下植物繁殖物候的监测研究. 比如, 通过布置物候相机和温湿度传感器等设备, 对山地地区林下植物繁殖物候进行实时监测, 量化林冠透光率、土壤温、湿度等微环境因素对林下植物繁殖物候的调控作用, 分析林下植物繁殖物

候与种子传播方式的协同进化关系, 预测传播限制对气候适应的反馈^[109].

4. 推动植物繁殖物候研究迈向多尺度与多区域整合. 为构建全球多尺度植物繁殖物候研究网络, 需突破地理限制、整合跨气候带数据, 并建立普适性预测模型. 比如, 通过全球联网实验来扩大植物繁殖物候研究的地域范围, 从单一地区扩展到多地区、多气候带的研究, 获得更全面的植物繁殖物候对气候变化研究的结果, 从而准确地预测植物繁殖物候变化规律和格局^[110].

5. 加强气候变化下植物营养与繁殖物候的联动机

制研究. 通过开展长期连续性同步物候观测实验, 量化植物繁殖物候与营养物候时空格局及其对关键环境因子的响应机制, 进一步通过整合稳定性同位素示踪、非结构性碳水化合物与激素调控测定与分析, 探究气候变化背景下营养物候与繁殖物候之间的资源权衡机制^[112].

综上所述, 繁殖物候的研究需要考虑植物开花、结实的空间变化规律以及物候变化的生态效应, 这对于在全球气候变化背景下进一步研究植物繁殖物候特征及其变化趋势具有重要意义.

参考文献

- Zhu K Z, Wan M W. Phenology (in Chinese). Beijing: Science Press, 1973 [竺可桢, 宛敏渭. 物候学. 北京: 科学出版社, 1973]
- Cleland E E, Chuine I, Menzel A, et al. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends Ecol Evol*, 2007, 22: 357–365
- Zhang X X, Ge Q S, Zheng J Y. Review of remote sensing technology in plant phenology research (in Chinese). *Adv Sci China Earth Sci*, 2003, 18: 534–544 [张学霞, 葛全胜, 郑景云. 遥感技术在植物物候研究中的应用综述. 地球科学进展, 2003, 18: 534–544]
- Lu P L, Yu Q, He Q T. Plant phenological responses to climate change (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2006, 26: 923–929 [陆佩玲, 于强, 贺庆棠. 植物物候对气候变化的响应. 生态学报, 2006, 26: 923–929]
- Cheng W Y. Changes in phenology of woody plant growth and reproduction in eastern China (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Shanghai: East China Normal University, 2020 [程婉莹. 中国东部地区木本植物生长物候和繁殖物候的变化研究. 硕士学位论文. 上海: 华东师范大学, 2020]
- Yang L H, Rudolf V H W. Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecol Lett*, 2009, 13: 1–10
- Suttle K B, Thomsen M A, Power M E. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science*, 2007, 315: 640–642
- Templ B, Templ M, Filzmoser P, et al. Phenological patterns of flowering across biogeographical regions of Europe. *Int J Biometeorol*, 2017, 61: 1347–1358
- Büntgen U, Pierrattei A, Krusic P J, et al. Plants in the UK flower a month earlier under recent warming. *Proc R Soc B*, 2022, 289: 20212456
- Prevéy J S, Rixen C, Rüger N, et al. Warming shortens flowering seasons of tundra plant communities. *Nat Ecol Evol*, 2019, 3: 45–52
- Primack R B, Gallinat A S, Lloyd-Evans T L, et al. Can invasive species replace native species as a resource for birds under climate change? A case study on bird-fruit interactions. *Biol Conserv*, 2020, 241: 108268
- Boulter S L, Kitching R L, Howlett B G. Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Australia. *J Ecol*, 2006, 94: 369–382
- Elzinga J A, Atlan A, Biere A, et al. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecol Evol*, 2007, 22: 432–439
- Ge Q, Wang H, Rutishauser T, et al. Phenological response to climate change in China: a meta-analysis. *Glob Change Biol*, 2015, 21: 265–274
- Schwartz M D. Phenology: An Integrative Environmental Science. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003
- Zu K, Wang Z, Chen F, et al. Climate-driven variability in flowering phenology changes across subtropical mountains: traits, elevation shifts, and biogeographic patterns. *Glob Chang Biol*, 2025, 31: e70516
- Jabis M D, Winkler D E, Kueppers L M. Warming acts through earlier snowmelt to advance but not extend alpine community flowering. *Ecology*, 2020, 101: e03108
- Piao S L, Liu Q, Chen A P, et al. Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges. *Glob Change Biol*, 2019, 25: 1922–1940
- Xu P Y. Impact of urbanization on plant phenology in Hohhot (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Hohhot: Inner Mongolia University, 2013 [徐鹏雁. 呼和浩特市城市化对植物物候的影响. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2013]
- Kaspar F, Zimmermann K, Polte-Rudolf C. An overview of the phenological observation network and the phenological database of Germany's

- national meteorological service (Deutscher Wetterdienst). *Adv Sci Res*, 2015, 11: 93–99
- 21 Gu R Y, Zhou W C, Bai M L, et al. Impacts of climate change on phenological phase of herb in the main grassland in Inner Mongolia (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2012, 32: 767–776 [顾润源, 周伟灿, 白美兰, 等. 气候变化对内蒙古草原典型植物物候的影响. 生态学报, 2012, 32: 767–776]
- 22 Chmielewski F M. Phenology in agriculture and horticulture. In: *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Dordrecht: Springer, 2013. 539–561
- 23 White M A, Nemani R R, Thornton P E, et al. Satellite evidence of phenological differences between urbanized and rural areas of the eastern United States deciduous broadleaf forest. *Ecosystems*, 2002, 5: 260–273
- 24 Keenan T F, Richardson A D. The timing of autumn senescence is affected by the timing of spring phenology: implications for predictive models. *Glob Change Biol*, 2015, 21: 2634–2641
- 25 Zu K L, Chen F S, Li Y Q, et al. Climate change impacts flowering phenology in Gongga Mountains, Southwest China. *Plant Divers*, 2024, 46: 774–782
- 26 Li X, Du H, Zhou G, et al. Phenology estimation of subtropical bamboo forests based on assimilated MODIS LAI time series data. *ISPRS J Photogramm Remote Sens*, 2021, 173: 262–277
- 27 Rahimi E, Jung C. A review of remote sensing applications in flower phenology detection. *J Ecol Environ*, 2025, 49: 5
- 28 Xuan J. Effects of seasonal asymmetric warming and increased precipitation on plant phenology in temperate typical grasslands (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Zhengzhou: Henan University, 2021 [轩娟. 季节非对称性增温和降水对温带典型草原植物物候的影响. 硕士学位论文. 郑州: 河南大学, 2021]
- 29 Han X M, Shen S H. Advances in phenological models (in Chinese). *Chin J Ecol*, 2008, 1: 89–95 [韩小梅, 申双和. 物候模型研究进展. 生态学杂志, 2008, 1: 89–95]
- 30 Fu Y S, Li, Zhou X C, et al. Advances and prospects of plant phenological models in the context of global change (in Chinese). *Sci China: Earth Sci*, 2020, 50: 1206–1218 [付永硕, 李昕熹, 周轩成, 等. 全球变化背景下的植物物候模型研究进展与展望. 中国科学: 地球科学, 2020, 50: 1206–1218]
- 31 Liu S T, Liu M R, Li G E, et al. Advances in plant phenology research (in Chinese). *Grassl Sci*, 2024, 41: 2402–2418 [刘世婷, 刘明蕊, 李国娥, 等. 植物物候研究进展. 草业科学, 2024, 41: 2402–2418]
- 32 Xu J. Synthesis analysis of observational evidence on the impact of climate change on vegetation in China (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2019 [徐佳. 气候变化对我国植被影响的观测证据集成分析. 硕士学位论文. 金华: 浙江师范大学, 2019]
- 33 Miller-Rushing A J, Primack R B. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective. *Ecology*, 2008, 89: 332–341
- 34 Sun Z C. Spatial distribution and driving mechanisms of China's urban and rural vegetation phenology (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2023 [孙宗臣. 中国城乡植被物候的空间分布及驱动机制. 硕士学位论文. 金华: 浙江师范大学, 2023]
- 35 Guo L, Dai J H, Wang M C, et al. Responses of spring phenology in temperate zone trees to climate warming: a case study of apricot flowering in China. *Agric For Meteor*, 2015, 201: 1–7
- 36 Zhang N, Sun L, Zhang W, et al. Preliminary study on the relationship between fruiting phenology of Chinese Orchidaceae and main climatic factors (in Chinese). *J Plant Resour Environ*, 2021, 30: 1–9 [张娜, 孙露, 张伟, 等. 中国兰科植物结实物候与主要气候因子关系初探. 植物资源与环境学报, 2021, 30: 1–9]
- 37 Vitasse Y, Baumgarten F, Zohner C M, et al. The great acceleration of plant phenological shifts. *Nat Clim Chang*, 2022, 12: 300–302
- 38 Menzel A, Sparks T H, Estrella N, et al. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob Change Biol*, 2006, 12: 1969–1976
- 39 Fan D Q, Zhao X S, Zhu W Q, et al. Review of influencing factors of accuracy of plant phenology monitoring based on remote sensing data (in Chinese). *Prog Geogr*, 2016, 35: 304–319 [范德芹, 赵学胜, 朱文泉, 等. 植物物候遥感监测精度影响因素研究综述. 地理科学进展, 2016, 35: 304–319]
- 40 Deng L X. Monitoring flower coverage and insect visitation in wetland plant communities via drone imagery (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Wuhan: Wuhan University, 2021 [邓璐希. 无人机影像用于监测湿地植物群落开花覆盖度与昆虫访花活动. 硕士学位论文]

文. 武汉: 武汉大学, 2021]

- 41 Chen B, Jin Y F, Brown P. An enhanced bloom index for quantifying floral phenology using multi-scale remote sensing observations. *ISPRS J Photogramm Remote Sens*, 2019, 156: 108–120
- 42 Wu Y F, Li M S, Song J Q. Advances in remote sensing monitoring of plant phenology (in Chinese). *J Meteor Environ*, 2008, 24: 51–58 [武永峰, 李茂松, 宋吉青. 植物物候遥感监测研究进展. *气象与环境学报*, 2008, 24: 51–58]
- 43 Crimmins M A, Crimmins T M. Monitoring plant phenology using digital repeat photography. *Environ Manage*, 2008, 41: 949–958
- 44 Ide R, Oguma H. Use of digital cameras for phenological observations. *Ecol Inf*, 2010, 5: 339–347
- 45 Nagai S, Maeda T, Gamo M, et al. Using digital camera images to detect canopy condition of deciduous broad-leaved trees. *Plant Ecol Divers*, 2011, 4: 79–89
- 46 Sonnentag O, Hufkens K, Teshera-Sterne C, et al. Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agric For Meteorol*, 2012, 152: 159–177
- 47 Zhao J, Zhang Y, Tan Z, et al. Using digital cameras for comparative phenological monitoring in an evergreen broad-leaved forest and a seasonal rain forest. *Ecol Inf*, 2012, 10: 65–72
- 48 Zhou L, He H L, Zhang L, et al. Simulations of phenology in alpine grassland communities in Damxung, Xizang, based on digital camera images (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2012, 36: 1125–1135 [周磊, 何洪林, 张黎, 等. 基于数字相机图像的西藏当雄高寒草地群落物候模拟. *植物生态学报*, 2012, 36: 1125–1135]
- 49 Wang Y. Study on phenology and physiological characteristics of oak forest based on digital camera (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Nanjing: Nanjing University of Information Science and Technology, 2015 [王燕. 基于数字相机的栎林物候及其生理特性研究. 硕士学位论文. 南京: 南京信息工程大学, 2015]
- 50 Migliavacca M, Galvagno M, Cremonese E, et al. Using digital repeat photography and eddy covariance data to model grassland phenology and photosynthetic CO₂ uptake. *Agric For Meteorol*, 2011, 151: 1325–1337
- 51 Zhang C J, He J Z, Shen J P. Field control experiments of global change and their application in soil microbial ecology research (in Chinese). *Chin J Appl Ecol*, 2016, 27: 1663–1673 [张翠景, 贺纪正, 沈菊培. 全球变化野外控制试验及其在土壤微生物生态学研究中的应用. *应用生态学报*, 2016, 27: 1663–1673]
- 52 Zhang B C, Bai Y F. Progress in the response of flowering phenology to climate change (in Chinese). *Northern Hort*, 2015, 22: 190–194 [张宝成, 白艳芬. 花期物候对气候变化的响应进展. *北方园艺*, 2015, 22: 190–194]
- 53 Wang H, Tao Z X, Wang H J, et al. Varying temperature sensitivity of bud-burst date at different temperature conditions. *Int J Biometeorol*, 2019, 65: 357–367
- 54 Hänninen H. *Boreal and Temperate Trees in A Changing Climate*. Dordrecht: Springer, 2016
- 55 White M A, Thornton P E, Running S W. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Glob Biogeochem Cycles*, 1997, 11: 217–234
- 56 Liu H, Baiyin B L G. Advances in vegetation phenological models (in Chinese). *J Hohai Univ (Nat Sci)*, 2018, 46: 23–29 [刘慧, 白音包力皋. 植被物候模型研究进展. *河海大学学报(自然科学版)*, 2018, 46: 23–29]
- 57 Qiu J H, Zhang G W, Zhang P J, et al. Construction of a forecasting model for the flowering phenology of Jacaranda based on accumulated temperature (in Chinese). *Eucalypt Sci Technol*, 2023, 40: 11–19 [丘建煌, 张国武, 张沛健, 等. 基于积温的蓝花楹开花物候期预测模型构建. *桉树科技*, 2023, 40: 11–19]
- 58 Choler P, Sea W, Briggs P, et al. A simple ecohydrological model captures essentials of seasonal leaf dynamics in semi-arid tropical grasslands. *Biogeosciences*, 2010, 7: 907–920
- 59 Peñuelas J, Filella I. Responses to a warming world. *Science*, 2001, 294: 793–795
- 60 Abu-Asab M S, Peterson P M, Shetler S G, et al. Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodivers Conserv*, 2001, 10: 597–612
- 61 Horbach S, Rauschkolb R, Römermann C. Flowering and leaf phenology are more variable and stronger associated to functional traits in herbaceous compared to tree species. *Flora*, 2023, 300: 152218
- 62 Hopkins A D. *Periodical Events and Natural Law As Guides to Agricultural Reserach and Practice*. Washington: US Government Printing Office, 1918
- 63 Parmesan C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Glob Change Biol*,

- 2007, 13: 1860–1872
- 64 Song Z, Fu Y H, Du Y, et al. Global warming increases latitudinal divergence in flowering dates of a perennial herb in humid regions across eastern Asia. *Agric For Meteorol*, 2021, 296: 108209
- 65 Rafferty N E, Diez J M, Bertelsen C D. Changing climate drives divergent and nonlinear shifts in flowering phenology across elevations. *Curr Biol*, 2020, 30: 432–441.e3
- 66 Donat M G, Alexander L V. The shifting probability distribution of global daytime and night-time temperatures. *Geophys Res Lett*, 2012, 39: 2012GL052459
- 67 Bjorkman A D, Elmendorf S C, Beamish A L, et al. Contrasting effects of warming and increased snowfall on Arctic tundra plant phenology over the past two decades. *Glob Change Biol*, 2015, 21: 4651–4661
- 68 Körner C, Basler D. Phenology under global warming. *Science*, 2010, 327: 1461–1462
- 69 Sherry R A, Zhou X, Gu S, et al. Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 198–202
- 70 Morin X, Roy J, Sonié L, et al. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *New Phytol*, 2010, 186: 900–910
- 71 Chen X Q, An S, Inouye D W, et al. Temperature and snowfall trigger alpine vegetation green-up on the world's roof. *Glob Change Biol*, 2015, 21: 3635–3646
- 72 Levin S A, Muller-Landau H C, Nathan R, et al. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annu Rev Ecol Syst*, 2003, 34: 575–604
- 73 Fava W S, da Cunha N L, Lorenz A P. Reproductive phenology of *Leptolobium dasycarpum* and *L. elegans* across the Brazilian savanna based on herbarium records. *Flora*, 2019, 255: 34–41
- 74 Gorchov D L. Sequence of fruit ripening in bird-dispersed plants: consistency among years. *Ecology*, 1987, 68: 223–225
- 75 Chuine I. Why does phenology drive species distribution? *Phil Trans R Soc B*, 2010, 365: 3149–3160
- 76 Davies T J, Wolkovich E M, Kraft N J B, et al. Phylogenetic conservatism in plant phenology. *J Ecol*, 2013, 101: 1520–1530
- 77 Gallinat A S, Primack R B, Willis C G, et al. Patterns and predictors of fleshy fruit phenology at five international botanical gardens. *Am J Bot*, 2018, 105: 1824–1834
- 78 Rathcke B, Lacey E P. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu Rev Ecol Syst*, 1985, 16: 179–214
- 79 Primack R B. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annu Rev Ecol Syst*, 1987, 18: 409–430
- 80 Kopp C W, Neto-Bradley B M, Lipsen L P J, et al. Herbarium records indicate variation in bloom-time sensitivity to temperature across a geographically diverse region. *Int J Biometeorol*, 2020, 64: 873–880
- 81 Li L W, Wang T, Zhang X X, et al. Research advances in flowering phenology models of herbaceous plants (in Chinese). *Cent South Agric Sci Technol*, 2024, 45: 254–265 [李利伟, 王甜, 张秀秀, 等. 草本植物花期物候模型研究进展. *中南农业科技*, 2024, 45: 254–265]
- 82 Vitasse Y, Bresson C C, Kremer A, et al. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Funct Ecol*, 2010, 24: 1211–1218
- 83 Calinger K M, Queenborough S, Curtis P S, et al. Herbarium specimens reveal the footprint of climate change on flowering trends across north-central North America. *Ecol Lett*, 2013, 16: 1037–1044
- 84 Li D J, Stucky B J, Baiser B, et al. Urbanization delays plant leaf senescence and extends growing season length in cold but not in warm areas of the Northern Hemisphere. *Glob Ecol Biogeogr*, 2021, 31: 308–320
- 85 Stuble K L, Bennion L D, Kuebbing S E. Plant phenological responses to experimental warming—a synthesis. *Glob Change Biol*, 2021, 27: 4110–4124
- 86 Lesica P, Kittelson P M. Precipitation and temperature are associated with advanced flowering phenology in a semi-arid grassland. *J Arid Environ*, 2010, 74: 1013–1017
- 87 Fu Y H, Piao S, Vitasse Y, et al. Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980–2012: effects of chilling, precipitation and insolation. *Glob Change Biol*, 2015, 21: 2687–2697
- 88 Liu Z Y. Responses of plant reproductive phenology and reproductive strategies to warming and altered precipitation in semi-arid grasslands of the Loess Plateau (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2023 [刘铮一. 黄土高原半干旱草地植物繁殖物候和繁殖策略对增温和降水改变的响应. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学, 2023]
- 89 Fu Y H, Zhang X, Piao S, et al. Daylength helps temperate deciduous trees to leaf-out at the optimal time. *Glob Change Biol*, 2019, 25: 2410–

2418

- 90 Peñuelas J, Filella I, Zhang X Y, et al. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytol*, 2004, 161: 837–846
- 91 Kakani V G, Reddy K R, Zhao D, et al. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review. *Agric For Meteorol*, 2003, 120: 191–218
- 92 Wang Y, Yang X D, Ali A, et al. Flowering phenology shifts in response to functional traits, growth form, and phylogeny of woody species in a desert area. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 536
- 93 Rafferty N E, Nabity P D, Satake A. A global test for phylogenetic signal in shifts in flowering time under climate change. *J Ecol*, 2017, 105: 627–633
- 94 Kudoh H, Nagano A J. Memory of temperature in the seasonal control of flowering time: an unexplored link between meteorology and molecular biology. In: *Evolutionary Biology: Exobiology and Evolutionary Mechanisms*. Berlin: Springer, 2013. 195–215
- 95 Aikawa S, Kobayashi M J, Satake A, et al. Robust control of the seasonal expression of the *Arabidopsis FLC* gene in a fluctuating environment. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 11632–11637
- 96 Kudoh H. Molecular phenology in plants: *in natura* systems biology for the comprehensive understanding of seasonal responses under natural environments. *New Phytol*, 2016, 210: 399–412
- 97 Crimmins T M, Crimmins M A, Bertelsen C D. Spring and summer patterns in flowering onset, duration, and constancy across a water-limited gradient. *Am J Bot*, 2013, 100: 1137–1147
- 98 Bell G W, Johnson V L, Gates R N, et al. Temperature and precipitation affect seed quality and germination in a semiarid grassland. *Plant Ecol*, 2019, 220: 1055–1067
- 99 Thackeray S J, Henrys P A, Hemming D, et al. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, 2016, 535: 241–245
- 100 CaraDonna P J, Cunningham J L, Iler A M, et al. Experimental warming in the field delays phenology and reduces body mass, fat content and survival: Implications for the persistence of a pollinator under climate change. *Funct Ecol*, 2018, 32: 2345–2356
- 101 Kudo G, Ida T S Y. Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology*, 2013, 94: 2311–2320
- 102 Pyke G H, Thomson J D, Inouye D W, et al. Effects of climate change on phenologies and distributions of bumble bees and the plants they visit. *Ecosphere*, 2016, 7: e01267
- 103 Meineke E K, Classen A T, Sanders N J, et al. Herbarium specimens reveal increasing herbivory over the past century. *J Ecol*, 2018, 107: 105–117
- 104 Ren P, Neron V, Rossi S, et al. Warming counteracts defoliation-induced mismatch by increasing herbivore-plant phenological synchrony. *Glob Change Biol*, 2020, 26: 2072–2080
- 105 Wolkovich E M, Cleland E E. Phenological niches and the future of invaded ecosystems with climate change. *AoB Plants*, 2014, 6: plu013
- 106 Forrest J, Miller-Rushing A J. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Phil Trans R Soc B*, 2010, 365: 3101–3112
- 107 Chuine I, Régnière J. Process-based models of phenology for plants and animals. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2017, 48: 159–182
- 108 Jeong S J, Medvigy D, Shevliakova E, et al. Predicting changes in temperate forest budburst using continental-scale observations and models. *Geophys Res Lett*, 2013, 40: 359–364
- 109 Savage J A, Cavender-Bares J. Phenological cues drive an apparent trade-off between freezing tolerance and growth in the family Salicaceae. *Ecology*, 2013, 94: 1708–1717
- 110 Elmendorf S C, Jones K D, Cook B I, et al. The plant phenology monitoring design for The National Ecological Observatory Network. *Ecosphere*, 2016, 7: e01303
- 111 McNicol G, Yu Z, Berry Z C, et al. Tracing plant-environment interactions from organismal to planetary scales using stable isotopes: a mini review. *Emerging Top Life Sci*, 2021, 5: 301–316
- 112 Martínez-Vilalta J, Sala A, Asensio D, et al. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecol Monogr*, 2016, 86: 495–516

Research advances in plant reproductive phenology in response to climate change and their ecological effects

ZU KuiLing^{1,2}, SHI DongMin^{1,2}, ZHU GuoJin^{1,2}, ZHANG YuTing^{1,2} & CHEN FuSheng^{1,2*}

¹ Jiangxi Provincial Key Laboratory of Subtropical Forest Resources Cultivation, College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

² Jiangxi Provincial Key Laboratory of Conservation Biology, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

* Corresponding author; E-mail: chenfusheng@jxau.edu.cn

Plant phenology, defined as the sequence of long-term plant growth and developmental events, is profoundly linked to the structure and function of terrestrial ecosystems. Reproductive phenology (including flowering and fruiting) is extremely sensitive to climate change and has become a forefront and hot topic in plant ecology research. This paper briefly reviews the history of plant phenology research both domestically and internationally, introduces the observation and research methods of plant reproductive phenology and their applications, and discusses the key issues addressed. It then focuses on analyzing the mechanisms driving the spatiotemporal variations in flowering and fruiting phenology in response to climate change, as well as the ecological effects of these responses. Accordingly, this review identifies major current challenges and proposes corresponding priorities for future research in plant reproductive phenology. This study can provide a valuable reference for plant reproductive phenology research and contribute to advancing plant phenology research into a new developmental stage.

flowering phenology, fruiting phenology, climate change, research methods, ecological effects

doi: [10.1360/SSV-2025-0188](https://doi.org/10.1360/SSV-2025-0188)