



## 大学校园植物物候格局及其气候驱动因子研究——以海南大学为例

薛乾怀, 陈沁, 唐欣然, 王鑫洋, 杜彦君

### 引用本文:

薛乾怀,陈沁,唐欣然,王鑫洋,杜彦君. 大学校园植物物候格局及其气候驱动因子研究——以海南大学为例[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(3): 339–348.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4759>

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### 澳门5种植物叶变色盛期对气候因子的响应

Effects of Climatic Factors on Leaf Discoloration Peak Period of 5 Species in Macao

热带亚热带植物学报. 2020, 28(6): 574–582 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4232>

#### 基于植物功能性状的生态学研究进展:从个体水平到全球尺度

Plant Functional Traits: From Individual Plant to Global Scale

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 523–533 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4108>

#### 澳门九澳山海滨群落10种植物盛花期物候对极端气候事件的响应

Effects of Extreme Climate Events on Phenology at Flowering Period of 10 Species in Ka Ho Hill, Macao

热带亚热带植物学报. 2019, 27(1): 74–82 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3921>

#### 海南不同生活型植物叶片和根系C、N、P化学计量特征

C, N, and P Concentrations and Their Stoichiometry of Leaves and Roots with Different Life Forms in Hainan Province

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 131–135 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4115>

#### 大陆性海岛野生植物功能性状特征及其演变趋势——以平潭岛为例

Functional Traits and Evolution Trend of Wild Plants in Continental Island: A Case Study of Pingtan Island

热带亚热带植物学报. 2017, 25(5): 429–437 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3725>

向下翻页, 浏览PDF全文

# 大学校园植物物候格局及其气候驱动因子研究 ——以海南大学为例

薛乾怀, 陈沁, 唐欣然, 王鑫洋, 杜彦君\*

(海南大学林学院, 海口 570100)

**摘要:** 植物的物候格局通常随时间而变化, 展叶、开花和结实的出现时间和数量因年而异, 或因事件而异, 然而, 热带地区的物候格局在很大程度上仍然是未知的。该研究利用海南岛海口市海南大学校园 3 年的物候监测数据, 分析植物的展叶、开花、结实物候格局。对物候期与环境变量进行多重回归分析影响热带地区植物物候的主要气候因子。结果表明, 热带地区植物物候格局具有明显的季节性, 展叶、开花和结实分别集中在 4 月—6 月、4 月—8 月、5 月—11 月; 影响展叶和开花物候格局的气候因子均为月均日照时长, 每月结实物种数与气温相关, 尤其是每月果实成熟物种数与月最低气温呈显著相关。不同功能群之间物候期存在差异, 灌木展叶早于草本和乔木, 风媒植物展叶早于虫媒植物, 肉质果型植物展叶和果实成熟时间早于非肉质果型植物。乔木开花比草本和灌木早, 非肉质果型植物开花时间比肉质果型植物早, 风媒植物果实成熟早于虫媒植物。这些对将来预测热带物候事件具有重要意义。

**关键词:** 植物物候; 校园植物; 气候因子; 功能群; 热带地区

doi: 10.11926/jtsb.4759

## Patterns and Climatic Drivers of Plant Phenology on Campus: A Case Study of Hainan University

XUE Qianhuai, CHEN Qin, TANG Xinran, WANG Xinyang, DU Yanjun\*

(College of Forestry, Hainan University, Haikou 570100, China)

**Abstract:** The phenological patterns of plants tend to fluctuate, with variations occurring in the timing and amount of leaf-out, flowering, and fruiting from year to year or event to event. However, the phenological patterns in tropical regions are still largely unknown. The phenology of 126 plant species located in the campus of Hainan University in Haikou, Hainan Island were observed and recorded over three years, including leaf-out, flowering, and fruiting time. The main climate factors affecting plant phenology in tropical areas were analyzed by multiple regression analysis of phenology and environmental variables. The results showed that plant phenological patterns in the tropics were distinctly seasonal, leaf-out, flowering, and fruiting phenology occurred in April—June, April—August, and May—November, respectively. The climatic factors affecting the phenological pattern of leaf spreading and flowering were the average sunshine duration per month, and the number of fruit bearing species per month was correlated with air temperature, especially the number of fruit ripening species per month was significantly correlated with the monthly minimum air temperature. There were differences in the phenological periods among different functional groups. The leaf-out of shrubs was earlier than that of herbs and trees, leaf-out of wind-borne plants was earlier than that of insect-borne plants, and the leaf-out and fruit ripening time of

收稿日期: 2022-12-01 接受日期: 2023-02-17

基金项目: 海南省自然科学基金项目(320RC504); 海南大学科研启动费项目(KYQD(ZR)1979)资助

This work was supported by the Project for Natural Science in Hainan (Grant No. 320RC504), and the Project for Research Initiation of Hainan University (Grant No. KYQD(ZR)1979).

作者简介: 薛乾怀(1999年生), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物物候学。E-mail: xueqianhuai@126.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yanjundu1981@gmail.com

fleshy-fruited plants were earlier than those of non-fleshy fruited plants. Bloom of trees was earlier than that of herbs and shrubs, which non-fleshy-fruited plants was earlier than fleshy-fruited plants, and fruit mature of wind-borne plants was earlier than that of insect-borne plants. These would be of great significance for predicting tropical phenological events in the future.

**Key words:** Plant phenology; Campus plant; Climate factor; Functional group; Tropics

植物物候是指植物生长、繁殖和衰老等生活史阶段的周期性变化,是气候变化影响生态系统的最敏感的指标之一<sup>[1]</sup>。较早的展叶将对固碳、水文及生物量累积等生态系统过程产生重大影响<sup>[2]</sup>,展叶物候的变化也会影响生物种间相互作用<sup>[3]</sup>。同样,植物繁殖物候(开花物候和结实物候)在植物的生活史中具有非常重要的作用,它不仅能够影响植物对环境的适应性,还能够影响植物群落组成和物种分布<sup>[4]</sup>。因此,植物物候的改变可能会影响碳循环、水循环和生物地球化学循环等过程<sup>[5]</sup>。

大多数关于物候格局的研究主要集中在温带和亚热带地区,而相对较少集中在热带地区<sup>[6]</sup>。有研究表明热带地区更多的物种在旱季展叶<sup>[7-8]</sup>,也有报道热带地区大多数植物在旱季末和雨季初开花<sup>[7,9]</sup>。植物开花与营养生长同期,能够更有效地利用植物光合产物,促进花芽分化。也有特别的物种在冬季开花,如具有隐头花序的西双版纳聚果榕(*Ficus racemosa*)花期主要在冬季<sup>[10]</sup>,也有一些物种在下半年的雨季和旱季早期结实数量更多<sup>[7]</sup>。

在温带和亚热带,光周期、温度和水分条件影响着植物芽的形成和发育,是展叶和繁殖物候的关键调控因子<sup>[11-13]</sup>。然而,对于热带地区,生态学家们仍在寻找着解释物候变化的直接调控因子,以解释热带物候格局变化<sup>[14-16]</sup>。有研究表明热带地区植物展叶和开花与光照和气温密切相关,而与降水关系不大<sup>[17]</sup>,也有研究认为气温和日照时长对植物展叶、开花和果熟期有明显的相关性,而降水只对展叶和开花有微弱作用<sup>[15]</sup>。此外,在中国热带地区温度和降雨季节性差异大,每年冬季由北方寒潮带来的寒流比较短暂<sup>[18]</sup>。调节热带物候格局的环境因素在很大程度上还有待研究。

有研究表明,温带地区不同功能群植物的物候会有差异,但在热带地区,植物物候是否与功能群有关,还少有研究。很多学者认为开花物候可能会随着植物的生活型和叶习性而不同<sup>[7,19]</sup>,每种生活型的不同物候格局可能是由于不同的根系生长过程以及由此产生的资源需求、可用性和储存能力的

差异。此外,传粉方式显著影响植物开花和结实时间,风媒花植物比虫媒花植物开花和结实早<sup>[7,20]</sup>;一些学者研究还认为不同果实类型的植物结实物候不同,肉质果型植物果实成熟时间早于非肉质果型植物<sup>[7,21]</sup>。比较同质园(如植物园和大学校园)的本土种和外来种的物候差异是了解物候对气候变化响应策略的重要途径,引种植物的物候常常表现出在原生地对温度和降水等气候因子的适应策略<sup>[22]</sup>。少数学者比较了温带地区植物园的本土种和外来种的物候差异,认为灌木和乔木在相同条件下本地种的生长季节比非本地种短,本地种的春季展叶较晚<sup>[22-23]</sup>。而对热带地区的了解甚至更少,热带地区的本地和非本地物种之间的物候学差异仍然没有得到验证。

2021年,“中国大学植物联盟”成立了“大学校园物候网”,30多所高校的学生一起开展木本植物的物候监测。Liu等<sup>[24]</sup>利用71所中国大学校园物种名单探究大学校园物种丰富度、组成和性状分布模式等,表明大学校园可以像植物园一样作为生物多样性避难所。过去十多年,对植物园的物候研究提供了许多关于物候格局和气候相关因子的新发现,可以研究本土种和外来种的物候格局和驱动因子差异<sup>[22]</sup>。

大学校园拥有较高的物种丰富度,在维持植物多样性方面发挥着与植物园类似的作用<sup>[25]</sup>,为人工景观的环境教育和人类福祉的增加提供了理想的起点。本研究选取海南省海南大学校园内的126种被子植物,主要探讨热带植物的物候季节性格局及其气候驱动因素,不同功能群之间,如生活型、传粉方式、果实类型和本地/非本地种等,在植物展叶、开花和结实的物候差异,为将来预测热带植物物候事件提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地概况

研究地点位于海南省海口市海南大学校园(20°

05°90.5' N, 110°32'47.6' E), 该地区地处低纬度热带北缘, 属于热带海洋性季风气候。年均温 25.2 °C, 最高温 28.3 °C, 最低温 22 °C。年均降水量 1 533.7 mm, 主要集中在 5 月—10 月。

### 1.2 物候数据

在校园内, 选取 126 种被子植物作为研究对象, 这些物种隶属于棕榈科(Arecaceae)、豆科(Fabaceae)、大戟科(Euphorbiaceae)等 52 科 111 属, 有草本、灌木、乔木 3 种生活型。每物种选 3 棵母树作为重复, 每个个体用红绳作为标记, 用望远镜每周监测一次物候, 记录植物的展叶期、首花期、盛花期、结实初期及结实盛期。本研究采用 2019—2021 年 3 年间每周收集的数据进行分析。

植物的嫩叶开始展开或扩展的阶段被定义为植物展叶期, 其中在一株植物的至少 3 个分支上可见叶片展开。以第一朵花开到最后一朵花落的时间间隔为开花持续时间, 以树木冠幅的 50%开花作为开花的高峰期, 以结实变色开始记录结实成熟日期。其中每个物候期都是采用 1~4 的记录方法表示展叶、开花或结实小枝占树冠的比例, 1 表示 0~25%, 2 表示 26%~50%, 3 表示 51%~75%, 4 表示 76%~100%。展叶物候盛期为观测到的展叶达到 50%时的日期, 开花物候盛期为观测到的开花达到 50%时的日期。结实盛期为观测到的结实成熟(变色, 质地变软)达到 50%的日期。

### 1.3 气象数据

本研究使用月度气候数据进行分析, 从气象网站(<https://lishi.tianqi.com>)上下载了海口市(2018—2021 年)的月均最高气温、月均最低气温、月均气温、月降水量、月均日照等气象因子。

### 1.4 功能性状数据处理

基于海南植物区系、中国植物区系和相关文献, 获取观测物种的生活型(草本、灌木、乔木)、传粉方式(虫媒和风媒)、果实类型(肉质果和非肉质果)以及来源(本地种和非本地种)等信息。具有鲜艳花被的属于虫媒传粉; 花被少或无花被、柱头表面大量暴露、花粉量多、无花蜜等无明显引诱剂的植物属于风媒传粉<sup>[26]</sup>。翅果、蒴果、荚果、坚果等果肉干瘪水分少的称为非肉质果实类型, 而肉质聚合果、柑果、浆果、核果和梨果等果肉中富含水分的则为肉质果实类型<sup>[20]</sup>。本研究草本植物 16 种, 灌木 41 种, 乔木 69 种; 肉质果实类型 63 种, 非肉质果 63 种; 风媒植物 34 种, 虫媒植物 92 种。

将校园中的植物根据来源区分为“本地种”或“非本地种”。校园中大多植物都是栽培的人工植被, 主要是为了观赏价值而栽种了大量的非本地种。本研究中本地种 51 种, 非本地种 75 种。

### 1.5 统计方法

物候数据采用儒略日期换算法(1 月 1 日为第 1 天, 1 月 2 日为第 2 天, 依此类推), 将展叶、开花和结实物候记录日期换算成距离当年 1 月 1 日的天数。整理出每个物种的平均展叶物候期、开花物候期和结实物候期。统计每个月展叶、开花和结实的物种数。

为了检验不同生活型植物的展叶、开花和结果时间的差异, 使用 Kruskal-Wallis 检验进行了方差分析。利用 Wilcoxon 秩和检验比较传粉方式(虫媒与风媒传粉)和果实类型(肉质与非肉质果实)对展叶、开花和结实日期的影响。利用展叶期、首花期、盛花期、结实初期和结实盛期的 5 个物候期的每月物种数与月均最高气温、月均最低气温、月均气温、月均日照时长、月均昼夜温差进行多重回归分析。以检验展叶、开花和结实物候与环境变量之间的关系。根据 AIC 信息准则, 选择每个物候期的最佳气候变量。所有统计分析均采用 R 统计软件 version 4.1.2<sup>[27]</sup>。

## 2 结果和分析

### 2.1 海南岛热带地区植物物候格局

120 物种的展叶期具有明显的季节性, 展叶物候比较集中, 73.3% (88 种)的物种在 4 月—6 月展叶(图 1: A), 其中最早展叶的为金边龙舌兰(*Agave americana* var. *marginata*, 第 3 天), 最晚的象脚木(*Moringa drouhardii*, 第 327 天)。本地种与非本地种的展叶趋势一致(图 1: B), 仅非本地种在 10 月至翌年 1 月展叶, 分别为垂枝红千层(*Callistemon viminalis*)、非洲楝(*Khaya senegalensis*)、马占相思(*Acacia mangium*)、麒麟掌(*Euphorbia neriifolia* var. *crinata*)、象脚木、金边龙舌兰。

开花物候也具有明显季节性变化, 大多物种在 4 月—8 月开花, 高峰期在 7 月。记录到首花期物种有 113 种, 75.2% (85 种)集中在 5 月—8 月(图 2: A)。最早开花的为马占相思和鱼尾葵(*Caryota maxima*), 首花期为第 8 天; 最晚开花的为龙血树(*Dracaena draco*), 首花期为第 331 天。具盛花期的物种有 90 种, 70% (63 种)集中在 4 月—8 月, 此外在 1 月和 11 月也有较多物种(图 2: C), 盛花期最早的为肉桂

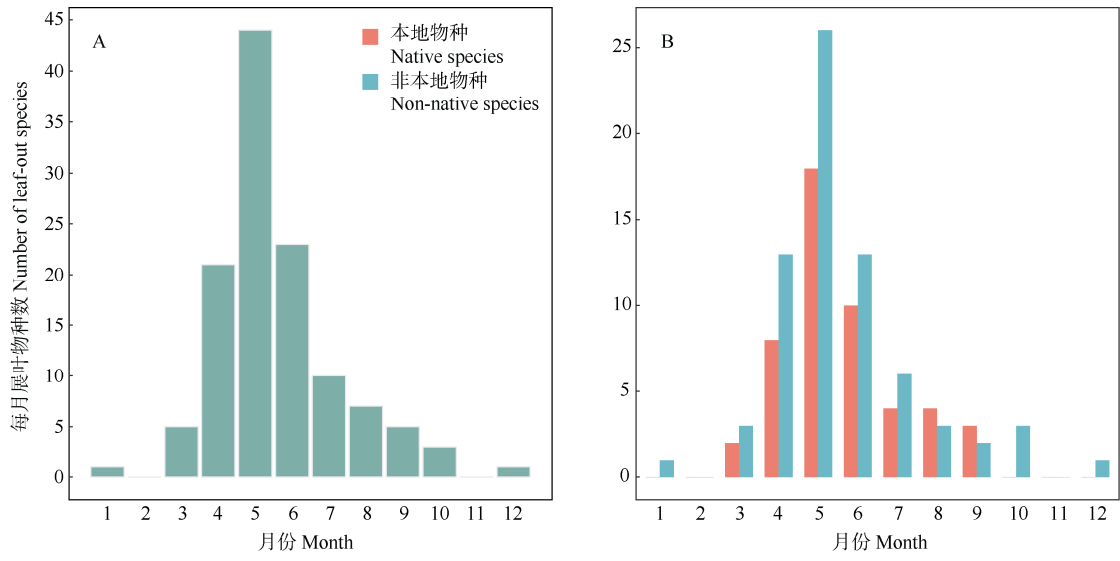


图 1 展叶物候格局

Fig. 1 Phenological pattern of leaf-out

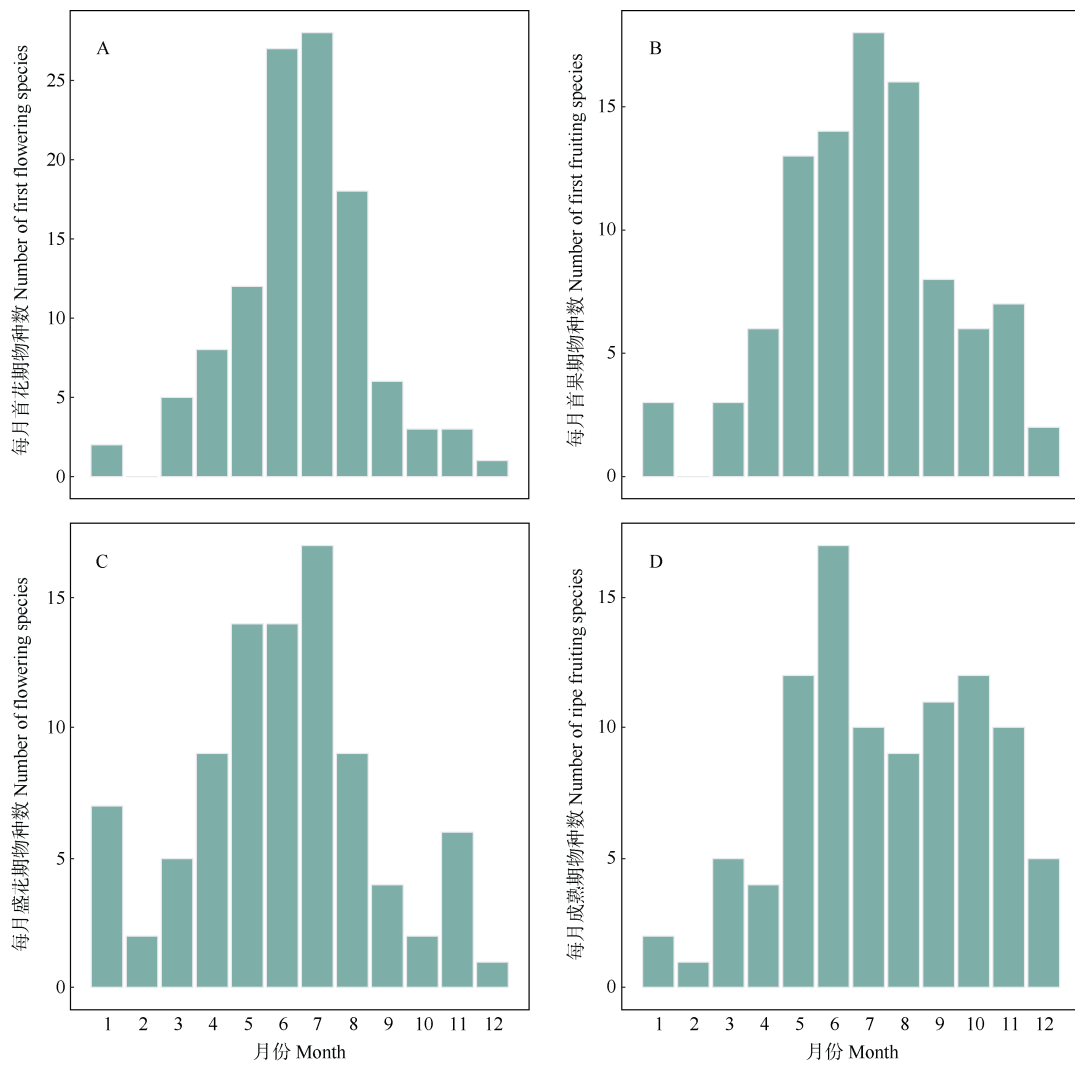


图 2 开花和结实物候格局

Fig. 2 Phenological patterns of flowering and fruiting

(*Cinnamomum cassia*)、睡莲(*Nymphaea tetragona*)、松叶牡丹(*Portulaca grandiflora*), 均在第8天; 盛花期最晚的为金蒲桃(*Xanthostemon chrysanthus*), 为第360天。本地种与非本地种的开花趋势一致(图3: A, C)。

结实物候也具有明显的季节性变化, 大多集中在5月—11月。记录到96物种的63.5% (61种)的首果期集中在5月—8月并在7月达到高峰期(图2: B); 最早结实的为变叶木(*Codiaeum variegatum*, 第8天)、琴叶珊瑚(*Jatropha integerrima*, 第8天)、马占相思(第12天), 首果期最晚的为鹅掌柴(*Schefflera heptaphylla*, 第345天)、含羞草(*Mimosa pudica*, 第

352天)。共记录到结实物候盛期的物种有98种, 82.7%的物种在5月—11月果实成熟(图3: D), 果实最早成熟的为变叶木(第12天), 果实最晚成熟的是红花檵木(*Loropetalum chinense var. rubrum*, 第362天)、鹧鸪茶(*Mallotus peltatus*, 第362天)、狐尾椰(*Wodyetia bifurcate*, 第362天)。本地种与非本地种的结实趋势一致(图3: B, D)。

**2.2 功能群对植物展叶、开花和结实物候格局的影响**

不同功能群的物候期存在差异, 植物生活型、果实类型及本地种或非本地种对展叶期具有显著影响( $P < 0.001$ , 图4: A, B, D)。灌木的展叶期早于草

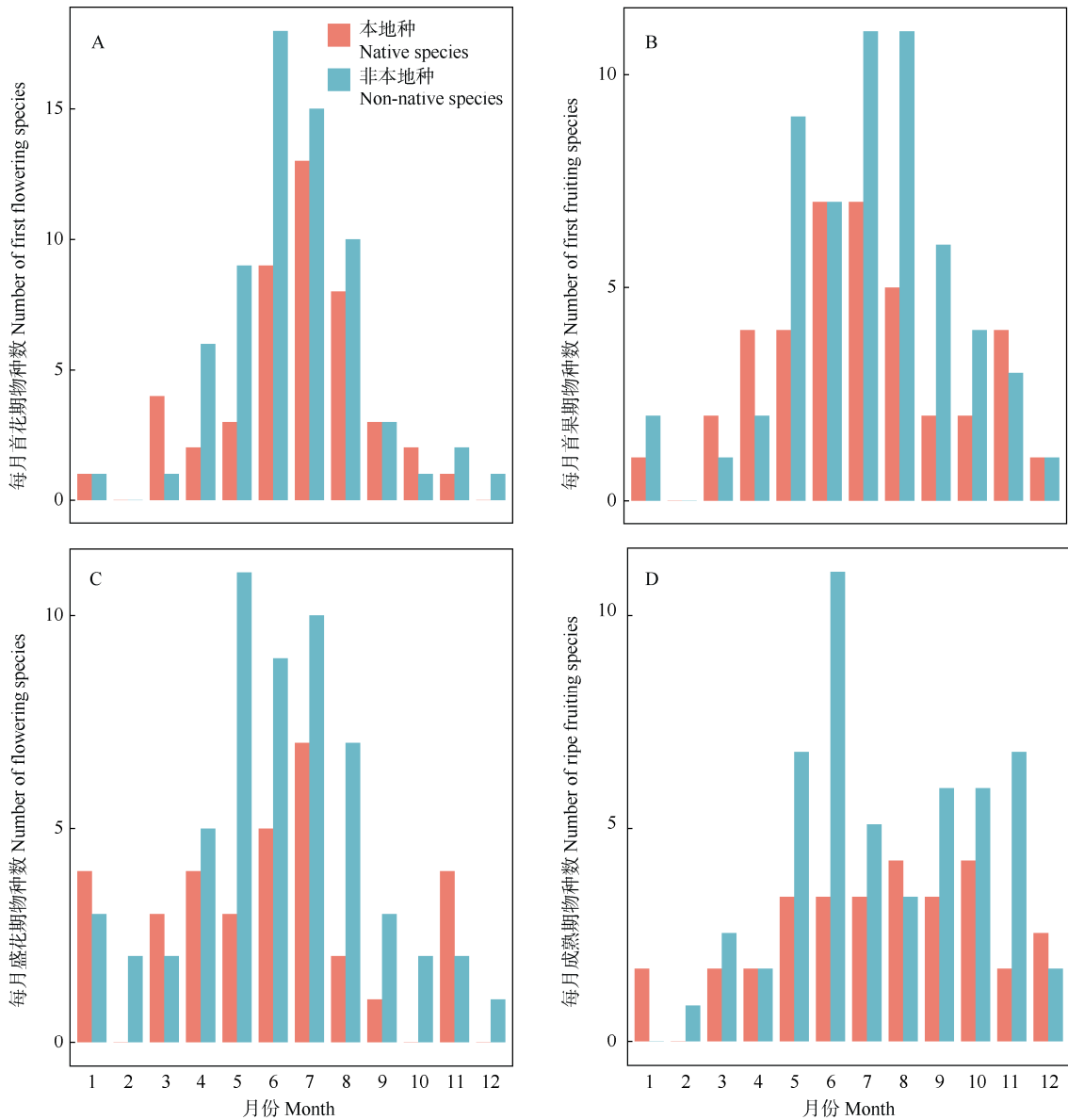


图3 本地种和非本地种的开花和结实物候格局

Fig. 3 Flowering and fruiting phenological patterns of native and non-native species

本和乔木, 乔木的最晚, 且三者间存在显著差异 ( $P < 0.001$ )。被子植物的传粉方式与展叶期存在弱相关(图 4: C,  $P = 0.07$ ), 风媒植物比虫媒植物展叶早。肉质果类型植物展叶早于非肉质果类型植物, 且两者间差异显著 ( $P < 0.05$ )。本地种与非本地种的物候期仅有展叶物候有显著差异, 非本地种的展叶比本地种早(图 4: D;  $P < 0.001$ )。

植物生活型、果实类型对盛花期物候具有显著影响(图 4: E, F)。乔木最早开花, 草本植物开花时间早于灌木, 三者间有显著差异 ( $P < 0.05$ )。非肉质果类型植物的开花时间比肉质果类型植物早, 两者间也有显著差异 ( $P < 0.05$ )。但是植物的传粉方式对

开花时间没有显著影响(图 4: G,  $P > 0.05$ )。

植物的果实类型和传粉方式对果实成熟时间有显著影响(图 4: J, K)。肉质果类型植物的果实成熟时间比非肉质果型的要早, 且两者间有显著差异 ( $P < 0.05$ )。风媒植物果实成熟时间早于虫媒植物, 且两者间差异显著 ( $P > 0.05$ )。植物的生活型对果实成熟时间没有显著影响(图 4: I,  $P > 0.05$ ), 草本植物的果实成熟时间比灌木和乔木的要早。

### 2.3 植物物候与气候因子的相关性

由表 1 可见, 海南大学校园每月展叶植物物种数与月均日照时长呈显著相关 ( $P < 0.01$ ), 但与月最高温、月最低温、月均温和月降水量没有相关关系。

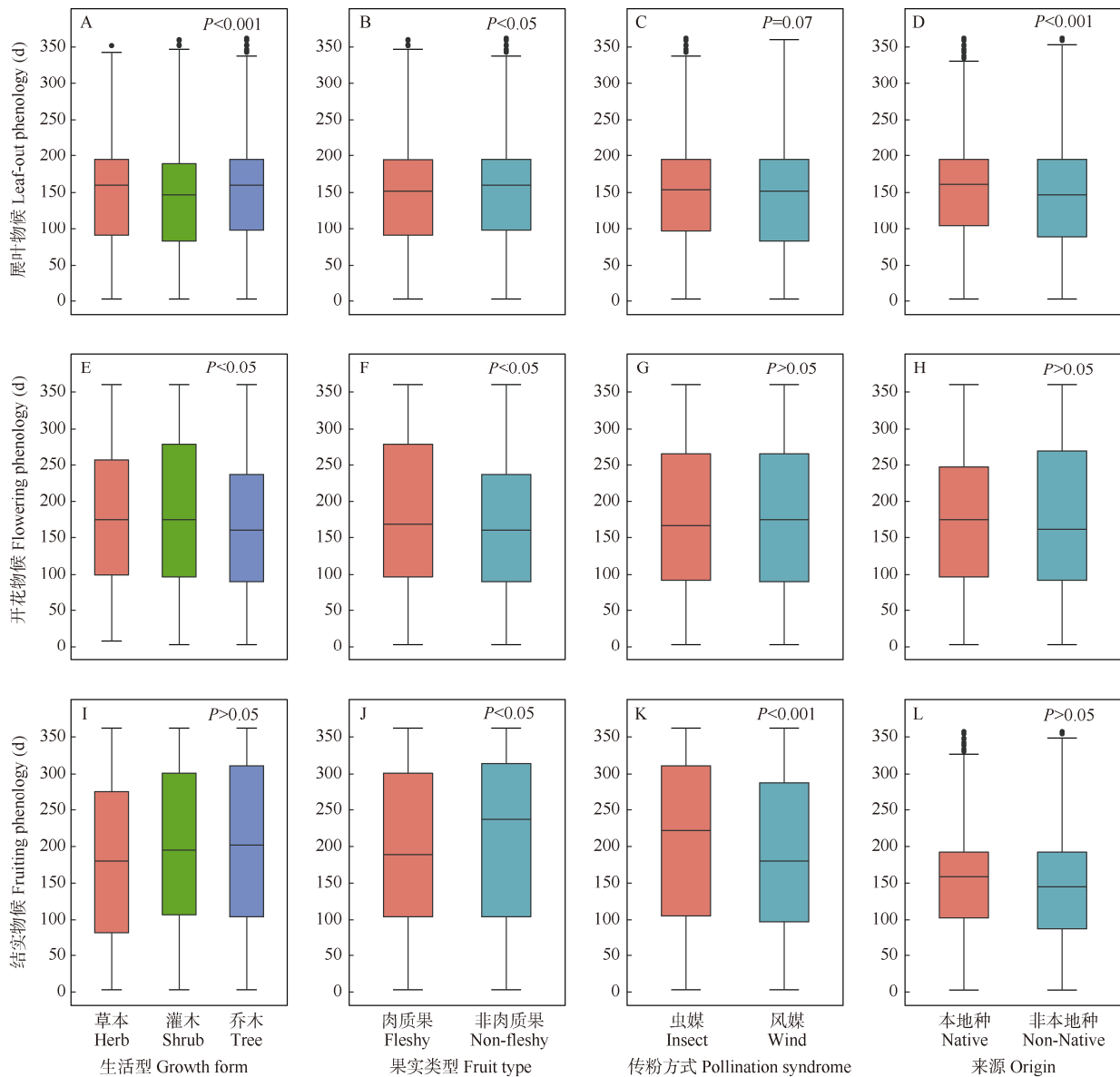


图 4 不同功能群植物的物候差异

Fig. 4 Phenological differences of species with different functional types

表1 每月展叶、开花和结实物种数与气候因子相关性分析

Table 1 Correlation analysis between the number of leaf-out, flowering and fruiting species per month and climatic factors

响应变量 Response variable	回归拟合优度 Regression goodness of fit			解释变量 Explanatory variable				
	$R^2$	$F$	$AIC_{min}$	月最高温 Monthly max. temperature	月最低温 Monthly min. Temperature	月均温 Monthly average temperature	月降水量 Monthly average rainfall	月均日照时数 Monthly average sunshine hours
每月展叶物种数 Monthly number of leaf-out species	0.551	7.75	54.86	-	-	-	0.127	0.005**
每月首花期物种数 Monthly number of first flowering species	0.751	12.04	41.34	0.113	-	0.134	-	0.023**
每月盛花期物种数 Monthly number of bloom species	0.721	8.09	28.02	0.086	-	0.130	0.234	0.015*
每月首果期物种数 Monthly number of first fruiting species	0.804	16.00	26.24	0.077	-	0.028*	-	0.101
每月成熟期物种数 Monthly number of Fruit ripening species	0.663	11.83	26.95	0.161	0.035*	-	-	-

\*\*: $P<0.01$ ; \*: $P<0.05$

每月首花期物种数与月均日照时长显著相关( $P<0.05$ ), 与月最高气温、月最低温、月均温和月降水量无相关关系。每月盛花期物种数与月均日照时长有显著相关关系( $P<0.05$ ), 与月最高气温有弱相关关系( $P=0.086$ ), 但与月最低温、月均温和月降水量均无相关关系。

每月首果期物种数与月均温有显著相关关系( $P=0.028$ ), 与月最高气温有弱相关关系( $P=0.077$ ), 但与月最低温、月降水量和月均日照时长均无相关关系。每月成熟期物种数与月最低温有相关关系( $P<0.05$ ), 与月最高气温、月均温、月降水量和月均日照时长均无相关关系。

### 3 结论和讨论

#### 3.1 热带被子植物物候格局

受热带海洋性季风气候的影响, 海口地区春季温暖少雨多旱, 水热资源具有季节性变化, 使得大多数物种的展叶繁殖物候期也具有季节性变化。植物展叶物候大多集中在4月—6月, 这与之之前亚热带、热带地区植物展叶物候研究结果一致<sup>[28]</sup>。这期间海口地区气温和降水量均在逐步上升, 展叶高峰期出现在5月, 与热带许多森林展叶高峰期在干季或降雨开始时期的结果相似<sup>[29]</sup>。本研究结果表明, 开花物候主要集中在4月—8月, 结实物候主要集中在5月—11月。不同物种的开花和结实物候对所处的环境因素存在不同的响应差异, 物种间通过物

候期差异来避免对传粉者和果实传播者等资源的竞争。此外, 本研究地点在城市中, 物候格局可能会与森林中或城市化不明显的地区有差异, 一项针对城市环境中开花物候的荟萃分析发现, 北美、欧洲和中国各种生态系统中春季开花的植物在城市的开花时间早于在未城市化栖息地的<sup>[30]</sup>。果实成熟的时间影响着随后的生命周期事件, 包括种子传播和萌芽, 因此, 深入了解植物果实成熟的物候格局对了解植物物种的时空动态非常重要<sup>[31]</sup>。

#### 3.2 功能群对植物展叶、开花和结实物候格局的影响

本研究结果表明, 灌木的展叶期早于草本和乔木, 乔木的展叶期稍晚; 肉质果型植物比非肉质果型植物的展叶期早, 这与北半球的研究结果一致, 落叶和常绿植物的灌木展叶期比乔木早<sup>[32-33]</sup>。Liu等<sup>[34]</sup>的研究表明, 植物的生活型对植物展叶期有影响, 灌木展叶期在乔木之前, 这有可能是因为冠层下的物种和幼树为了在冠层树木郁闭之前能够更好地利用有效的光<sup>[2]</sup>。灌木比乔木更早展叶是因为灌木的叶子比乔木更小, 因此当第一批长出来的叶子因霜冻而造成的损失会比乔木更小<sup>[34]</sup>。

开花时间与植物生活型、果实类型具有显著相关性。乔木开花比草本和灌木要早, 这与前人研究结果一致<sup>[19,35]</sup>, 这可能是因为早开花有利于林冠层风媒传粉的木本植物传粉, 且经历过冬眠或生长停滞期之后的林冠层植物获取光照条件和土壤湿度条件比林下层植物更早得到满足, 可提高光合效率



和积累更多的养分,所以开花要早一些。但是植物的传粉方式对开花时间没有显著影响,此结果与先前的研究不一致,可能是分析时包含了人工种植的物种,混淆了产地造成了差异不显著。基于温带植物群落的研究表明,风媒传粉的植物比虫媒传粉的植物开花早,这可能是进化对花粉传播方式的选择使得风媒花植物倾向于在大多数植物展叶之前开花<sup>[26]</sup>,这既能避免昆虫的竞争,又能避免传粉时受到叶子干扰。本研究表明,植物的果实类型和传粉方式对其果实成熟时间有显著影响,生活型与其无相关性。在不考虑物种间系统关系时,有研究表明肉质果型植物果实成熟时间早于非肉质果型植物<sup>[36]</sup>,这与本研究结果一致。有研究表明,限制肉质果型植物果实发育的关键是水分,而在城市、植物园等人工管理的区域里水分能够及时供应,这可能是肉质果实生长发育更快的原因<sup>[20]</sup>。风媒植物果实成熟时间比虫媒植物早,这可能是风媒植物的生存策略,即在适宜的短时间内快速完成开花和结实,抢占资源和规避多变的环境影响。

在本地种和非本地种的物候差异上,结果表明仅有展叶物候有显著差异,非本地种的展叶比本地种早。有研究表明,本地种与非本地种展叶的早晚取决于物种原生地的气候,来自南方的植物物候比北方的晚<sup>[22]</sup>,而对于它如何抵消全年湿度、温度和日照时长等气候影响,目前尚不清楚<sup>[22-23]</sup>。本研究表明来源于南方的非本地种开花和结果物候比北方的晚,因为积温需求大,这与前人<sup>[37]</sup>的研究结果一致。同样,本研究结果表明本地种和非本地物种的开花和结果物候变化没有明显差异,这表明在低纬度地区,本地和非本地物种可以在其时间生态位上趋同。这些植物会对寒冷、春天、变暖或日照时间做出反应,反映出它们对不同环境信号的自然阈值,因为在校园或花园中种植的树木、灌木和草本植物都适应了它们的环境。

### 3.3 气候因子对植物物候的影响

在热带地区,光照条件通常比温度更重要<sup>[38]</sup>,这与本研究结果相类似。本研究表明每月展叶和开花的物种数均与月均日照时长有显著关系,这可能是因为热带地区常年高温多雨,全年的气候变化幅度较小,植物的展叶受气候因素的影响较小,而受内在的生理机制调控较大所致。展叶物候是环境因子间复杂交互作用的展现,温度、土壤湿度和光照等环境因子能够影响植物的最大光合和营养生

长进而影响展叶物候。日照时长是热带植物叶物候的主要驱动因素,并解释了展叶物候格局的可预见性<sup>[39]</sup>,但也有研究有不同的解释,许格希等<sup>[28]</sup>对尖峰岭 12 种热带常绿阔叶乔木的研究表明,多数树种展叶始期对冬春季节各月份气温上升较为敏感,同时冬春季节降水是否充沛也直接影响展叶始期的提前或推迟。关于开花物候,之前也有很多学者探讨了日长变化在控制热带树木发芽或开花方面的重要性<sup>[15]</sup>,例如,热带美洲的研究表明,日照是日照长和辐射强度的函数,是控制热带许多多年生植物开花的主要因素,而温度对控制花的物候更为重要<sup>[40]</sup>。持续高水平的辐射强度会刺激植物的花芽,缩短花的发育时间。西双版纳热带物候的研究表明,雨季日照时间减少最有可能影响开花持续时间,特别是对于光照需求高的物种如榄仁(*Terminalia catappa*)等<sup>[41]</sup>。

本研究表明温度是结实物候最敏感的气候因子。每月首果期物种数与月均气温有显著关系,与月均最高气温有弱相关关系;而果实成熟期的每月物种数仅对月均最低气温显著相关。一定范围的温度增高会促使很多植物开花日期提前,增加空气中花粉的数量同时加速授粉过程,达到增加结实量的效果<sup>[42]</sup>,在新西兰 18 种实验树种中有 17 树种结实受到了生长季适宜温度的促进作用<sup>[43]</sup>。果实物候与热带雨林的降雨变异性有关,马达加斯加东南部的热带雨林较高的月降雨量与物种结果的数量呈正相关<sup>[44]</sup>,然而,本研究表明月均最低气温显著影响每月果实成熟物种,这与前人<sup>[45]</sup>的研究结果相似。

综上,展叶、开花和结实物候在时间生态位上存在明显的分化,展叶高峰出现在 4 月—6 月,开花高峰出现在春末和夏初,结实物候主要集中在 5 月—11 月。而本地种和非本地种间的开花和结实物候在时间生态位上是重叠的,仅有非本地种比本地种展叶更早。日照时长是展叶和开花物候的主要驱动因子,结实物候对温度最敏感。热带地区不同功能群间的物候期有较大差异,因此,确定影响物候格局的生物和非生物过程对未来的研究具有重要意义。对物种水平或功能群上不同物候事件的时间以及环境变量与物候之间的相互关系的研究,扩展了对展叶物候和繁植物候的理解,并揭示了不同物候事件的多样性。本研究结果还显示了校园物候的独特性,以及热带地区本地种和非本地种之间类似的物候格局,即存在趋同性。本研究主要聚焦于热

带植物物候的格局及其气候驱动因子研究, 目前的数据仅仅是3年的监测数据, 等未来有长期物候数据(10年以上)之后, 可以分析热带植物物候对气候变化的影响格局, 特别是比较本土种与栽培种(外来种)的响应差异, 研究结果将对于物种入侵的预测具有重要意义。

## 参考文献

- [1] ROBERTS A M I, TANSEY C, SMITHERS R J, et al. Predicting a change in the order of spring phenology in temperate forests [J]. *Glob Change Biol*, 2015, 21(7): 2603–2611. doi: 10.1111/gcb.12896.
- [2] FRIDLEY J D. Extended leaf phenology and the autumn niche in deciduous forest invasions [J]. *Nature*, 2012, 485(7398): 359–362. doi: 10.1038/nature11056.
- [3] POLGAR C A, PRIMACK R B. Leaf-out phenology of temperate woody plants: From trees to ecosystems [J]. *New Phytol*, 2011, 191(4): 926–941. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03803.x.
- [4] CHUINE I, BEAUBIEN E G. Phenology is a major determinant of tree species range [J]. *Ecol Lett*, 2001, 4(5): 500–510. doi: 10.1046/j.1461-0248.2001.00261.x.
- [5] 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 [J]. *Agric For Meteorol*, 2015, 201: 1–7. doi: 10.1016/j.agrformet.2014.10.016.
- [6] YANG J, LUO X, JIN C, et al. Spatiotemporal patterns of vegetation phenology along the urban-rural gradient in coastal Dalian, China [J]. *Urban For Urban Green*, 2020, 54: 126784. doi: 10.1016/j.ufug.2020.126784.
- [7] KOPTUR S, HABER W A, FRANKIE G W, et al. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica [J]. *J Trop Ecol*, 1988, 4(4): 323–346. doi: 10.1017/S0266467400002984.
- [8] ANDERSON D P, NORDHEIM E V, MOERMOND T C, et al. Factors influencing tree phenology in Tai National Park, Côte d'Ivoire [J]. *Biotropica*, 2005, 37(4): 631–640. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.00080.x.
- [9] JUSTINIANO M J, FREDERICKSEN T S. Phenology of tree species in Bolivian dry forests [J]. *Biotropica*, 2000, 32(2): 6–281. doi: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00470.x.
- [10] ZHANG G M, SONG Q S, YANG D R. Phenology of *Ficus racemosa* in Xishuangbanna, southwest China [J]. *Biotropica*, 2006, 38(3): 334–341. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00150.x.
- [11] FLYNN D F B, WOLKOVICH E M. Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community [J]. *New Phytol*, 2018, 219(4): 1353–1362. doi: 10.1111/nph.15232.
- [12] SONG Z Q, SONG X Q, PAN Y Q, et al. Effects of winter chilling and photoperiod on leaf-out and flowering in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China [J]. *For Ecol Manag*, 2020, 458: 117766. doi: 10.1016/j.foreco.2019.117766.
- [13] HU X L, CHANGYANG C H, MI X C et al. Influence of climate, phylogeny, and functional traits on flowering phenology in a subtropical evergreen broad-leaved forest, East China [J]. *Biodiv Sci*, 2015, 23(5): 601–609. [胡小丽, 张杨家豪, 米湘成, 等. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花物候: 气候因素、系统发育关系和功能性状的影响 [J]. *生物多样性*, 2015, 23(5): 601–609. doi: 10.17520/biods.2015083.]
- [14] MARQUES M C M, ROPER J J, SALVALAGGIO A P B. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil [J]. *Plant Ecol*, 2004, 173(2): 203–213. doi: 10.1023/B:VEGE.0000029325.85031.90.
- [15] BOLLEN A, DONATI G. Phenology of the littoral forest of Sainte Luce, Southeastern Madagascar [J]. *Biotropica*, 2005, 37(1): 32–43. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.04094.x.
- [16] SAKAI S, KITAJIMA K. Tropical phenology: Recent advances and perspectives [J]. *Ecol Res*, 2019, 34(1): 50–54. doi: 10.1111/1440-1703.1131.
- [17] WRIGHT S J, CALDERÓN O, MULLER-LANDAU H C. A phenology model for tropical species that flower multiple times each year [J]. *Ecol Res*, 2019, 34(1): 20–29. doi: 10.1111/1440-1703.1017.
- [18] DUDGEON D, CORLETT R. Hills and Streams: An Ecology of Hong Kong [M]. Hong Kong, China: Hong Kong University Press, 1994.
- [19] DU Y J, MAO L F, QUEENBOROUGH S A, et al. Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2015, 24(8): 928–938. doi: 10.1111/geb.12303.
- [20] HU X L, CHANG Z Y, DU Y J. Effects of pollination mode and fruit type on reproductive phenology of woody plants [J]. *Guihaia*, 2017, 37(3): 315–321. [胡小丽, 常朝阳, 杜彦君. 传粉方式和果实类型对木本植物繁殖物候的影响 [J]. *广西植物*, 2017, 37(3): 315–321. doi: 10.11931/guihaia.Gxzw201605001.]
- [21] DETTO M, WRIGHT S J, CALDERÓN O, et al. Resource acquisition and reproductive strategies of tropical forest in response to the El Niño-Southern Oscillation [J]. *Nat Commun*, 2018, 9(1): 913. doi: 10.1038/s41467-018-03306-9.
- [22] ZOHNER C M, RENNER S S. Common garden comparison of the leaf-out phenology of woody species from different native climates,

- combined with herbarium records, forecasts long-term change [J]. *Ecol Lett*, 2014, 17(8): 1016–1025. doi: 10.1111/ele.12308.
- [23] ZOHNER C M, RENNER S S. Innately shorter vegetation periods in North American species explain native-non-native phenological asymmetries [J]. *Nat Ecol Evol*, 2017, 1(11): 1655–1660. doi: 10.1038/s41559-017-0307-3.
- [24] LIU J J, YU M J, TOMLINSON K, et al. Patterns and drivers of plant biodiversity in Chinese university campuses [J]. *Landsc Urban Plan*, 2017, 164: 64–70. doi: 10.1016/j.landurbplan.2017.04.008.
- [25] PAUTASSO M, PARMENTIER I. Are the living collections of the world's botanical gardens following species-richness patterns observed in natural ecosystems? [J]. *Bot Helv*, 2007, 117(1): 15–28. doi: 10.1007/s00035-007-0786-y.
- [26] FAEGRI K, VAN DER PIJL L. *The Principles of Pollination Ecology* [M]. Oxford: Pergamon Press, 1979: 248.
- [27] R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing [R]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2021.
- [28] XU G X, LUO S X, GUO Q S, et al. Responses of leaf unfolding and flowering to climate change in 12 tropical evergreen broadleaf tree species in Jianfengling, Hainan Island [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, 38(6): 585–598. [许格希, 罗水兴, 郭泉水, 等. 海南岛尖峰岭 12 种热带常绿阔叶乔木展叶期与开花期对气候变化的响应 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(6): 585–598. doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00054.]
- [29] BHAT D M. Phenology of tree species of tropical moist forest of Uttara Kannada District, Karnataka, India [J]. *J Biosci*, 1992, 17(3): 325–352. doi: 10.1007/BF02703158.
- [30] NEIL K, WU J G. Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review [J]. *Urban Ecosyst*, 2006, 9(3): 243–257. doi: 10.1007/s11252-006-9354-2.
- [31] HEYDEL F, TACKENBERG O. How are the phenologies of ripening and seed release affected by species' ecology and evolution? [J]. *Oikos*, 2017, 126(5): 738–747. doi: 10.5061/dryad.4rv4v.
- [32] PRIMACK R B, LAUBE J, GALLINAT A S, et al. From observations to experiments in phenology research: Investigating climate change impacts on trees and shrubs using dormant twigs [J]. *Ann Bot*, 2015, 116(6): 889–897. doi: 10.1093/aob/mev032.
- [33] ZOHNER C M, BENITO B M, FRIDLEY J D, et al. Spring predictability explains different leaf-out strategies in the woody floras of North America, Europe and East Asia [J]. *Ecol Lett*, 2017, 20(4): 452–460. doi: 10.1111/ele.12746.
- [34] LIU Z G, LI K, CAI Y L, et al. Correlations between leafing phenology and traits: Woody species of evergreen broad-leaved forests in subtropical China [J]. *Pol J Ecol*, 2011, 59(3): 463–473.
- [35] 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 [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 536. doi: 10.3389/fpls.2020.00536.
- [36] JIA P, BAYAERTA T, LI X Q, et al. Relationships between flowering phenology and functional traits in eastern Xizang alpine meadow [J]. *Arct Antarct Alp Res*, 2011, 43(4): 585–592.
- [37] POLGAR C, GALLINAT A, PRIMACK R B. Drivers of leaf-out phenology and their implications for species invasions: Insights from Thoreau's Concord [J]. *New Phytol*, 2014, 202(1): 106–115. doi: 10.1111/nph.12647.
- [38] ZIMMERMAN J K, WRIGHT S J, CALDERÓN O, et al. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: The role of annual changes in irradiance [J]. *J Trop Ecol*, 2007, 23(2): 231–251. doi: 10.1017/S0266467406003890.
- [39] DE CAMARGO M G G, DE CARVALHO G H, DE COSTA ALBERTON B, et al. Leafing patterns and leaf exchange strategies of a cerrado woody community [J]. *Biotropica*, 2018, 50(3): 442–454. doi: 10.1111/btp.12552.
- [40] CALLE Z, SCHLUMBERGER B O, PIEDRAHITA L, et al. Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics [J]. *Trees*, 2010, 24(5): 865–877. doi: 10.1007/s00468-010-0456-3.
- [41] ZHAO J B, ZHANG Y P, SONG F Q, et al. Phenological response of tropical plants to regional climate change in Xishuangbanna, southwestern China [J]. *J Trop Ecol*, 2013, 29(2): 161–172. doi: 10.1017/S0266467413000114.
- [42] CRONE E E, RAPP J M. Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding [J]. *Ann NY Acad Sci*, 2014, 1322(1): 21–34. doi: 10.1111/nyas.12465.
- [43] SCHAUBER E M, KELLY D, TURCHIN P, et al. Masting by eighteen New Zealand plant species: The role of temperature as a synchronizing cue [J]. *Ecology*, 2002, 83(5): 1214–1225. doi: 10.2307/3071937.
- [44] DUNHAM A E, RAZAFINDRATSIMA O H, RAKOTONIRINA P, et al. Fruiting phenology is linked to rainfall variability in a tropical rain forest [J]. *Biotropica*, 2018, 50(3): 396–404. doi: 10.1111/btp.12564.
- [45] CHAPMAN C A, CHAPMAN L J, STRUHSAKER T T, et al. A long-term evaluation of fruiting phenology: Importance of climate change [J]. *J Trop Ecol*, 2005, 21(1): 31–45. doi: 10.1017/S0266467404001993.