

温带落叶林的植物物候特征及其对气候变化的响应

夏富才^{1, 2}, 潘春芳², 赵秀海^{2*}

1. 北华大学林学院, 吉林 吉林 132013; 2. 北京林业大学林学院, 北京 100083

摘要: 植物物候是气候变化对生物圈产生长期或短期影响的重要指示因子。气候变化已经明显改变了许多物种的营养生长和繁殖物候, 尤其是在温带地区。研究温带森林物候变化及其对全球变暖的响应, 对认识森林物种共存, 协同进化以及森林保护和经营等有重要意义。通过概述温带森林物候研究的进展发现, 光照和积温是影响木本植物展叶及繁殖物候的关键因素, 林下层树木通过更早展叶, 以尽量减少生长季林冠层遮阴对下层树木生长的影响, 更早时期开花的树木具有从顶部向四周次第开花的时空格局, 林冠层树种开花具有较好的同步性。而草本植物的物候通常受融雪时间和冠层动态的影响更大, 并且, 温带森林下不同生活史对策的草本植物的物候特征对气候变化的响应也不尽相同, 存在明显的季节动态。繁殖物候、光照的季节变化、光合特征、授粉成功之间的联系决定了林下不同繁殖特性的草本植物的繁殖成功率。量化的、多指标、多对象的定位监测是精准物候研究的基础, 物候变化的机理和建立可预测的物候模型将是未来研究的重点。

关键词: 物候; 温带森林; 落叶林; 气候变化; 繁殖物候; 展叶物候

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1674-5906 (2012) 05-0793-07

物候学是研究自然界的植物和动物与环境条件(气象、水文、土壤条件)的周期变化之间相互关系的科学。物候学和气象学相似, 都是观测各个地方、各个区域、春夏秋冬四季变化的科学, 都是带有地方性的科学。物候学和气象学不同的是, 气象学是观测和记录一个地方的冷暖晴雨、风云变化, 而推求其原因和趋向; 物候学则是记录一年中植物的生长荣枯, 动物的来往生育, 从而推测气候变化及其对动植物的影响。物候记录不仅反映当时的天气, 而且反映了过去一个时期内天气的积累^[1]。

物候学是为农业服务而产生的, 但是近年来, 大气二氧化碳浓度增加及全球气候变化备受关注。全球气候变化显著影响植物物候, 温度单独, 或通过与其他因子(如光周期), 共同影响植物开始生长的时间^[2-3]。气象数据显示, 过去的 30 年, 全球平均温度每十年上升 0.2 °C^[4], 研究发现, 从 1955 年到 2002 年期间, 北半球的第一片叶子展开时间和最后一天霜冻时间每十年分别提前 1.2 d 和 1.5 d^[5]。北温带提前到来的温暖湿润的春天使得春季物候期提前^[6-10], 并使生长季更长^[11]。总之, 植物物候是气候变化对生物圈产生长期或短期影响的重要指示因子^[12]。

气候变化已经明显改变了许多物种的营养生长和繁殖物候, 尤其是在温带地区。又由于温带森林占陆地植物生态系统的五分之一, 碳捕获量占植物生态系统的三分之一, 因此研究温带森林物候变

化及其对全球变暖的响应, 对认识森林物种共存, 协同进化以及森林保护和经营等有重要意义。本文对温带森林中木本植物和草本植物的物候特征, 及其与气候变化的关系方面的研究进行了综述, 并提出了针对温带森林进行物候研究的一些建议, 希望能对以后的深入研究提供参考。

1 温带落叶林下木本植物的物候特征

1.1 幼树与成树的叶物候特征

落叶林的下层树种或幼树, 在林冠郁闭之后可利用的光照是很有限的。一些林下层树种在春天展叶较林冠层的树木早, 而在秋天时叶片凋落较林冠层晚, 以此获得更多的光照, 这种现象称为物候性回避遮荫(phenological avoidance)^[13]。物候性回避遮荫现象已经在很多森林树种中得到证实, 并认为这主要是因为次林层比主林层更早达到植物开始生长所需的积温^[13-14]。通常, 树冠郁闭与前一个月的空气温度有关^[15-16]。为量化小树与大树的物候差异, 并比较林下和林隙中俄州娑罗果(*Aesculus glabra*)小树与糖槭(*Acer saccharum*)的物候差异, Augspurger & Bartlett^[14]对 13 个冠层乔木的 376 个个体的叶片进行了长达 3 年的观察。发现所有物种大树与小树的物候存在差异。冠层树种的芽开放和完成展叶的时间均比次林层树种早; 相反, 大树和小树的开始落叶时间与落叶结束时间不存在显著差异。8 个物种次林层个体的叶片寿命比主林层的平均长 7 d, 次林层俄州娑罗果叶片的寿命比林隙

基金项目: 国家“十二五”科技支撑项目(2012BAC01B03); 博士后基金(20110490292)

作者简介: 夏富才(1973年生), 副教授, 博士, 主要研究方向为森林生态学研究。E-mail: xfc0707@163.com

*通信作者: 赵秀海(1961年生), 教授, 博士生导师, 主要研究方向为森林生态学与森林经理学。E-mail: bfuz@163.com

收稿日期: 2012-04-05

下的短 11 d, 而次林层糖槭叶片的寿命比林隙下长 14 d。他们认为, 树种展叶物候的垂直结构差异可能是由于积温所致。为了证明这一假设, Augspurger^[13]曾选择 5 个母树产生的小幼苗, 分别栽培在林下和仓库顶上, 以模拟不同冠层高度的环境。冠层下要比仓库顶(模拟冠层高度)更早达到植物开始生长所需要的积温, 因为冠层下的夜间温度要比冠层的高。结果发现, 林下幼苗的芽开裂(平均 6 d)、叶开放(平均 8 d)、叶衰老(平均 23 d)以及落叶(平均 18 d)均显著早于种植在屋顶的幼苗。这项研究结果表明, 环境因子控制幼苗的芽开放时间。很多研究发现, 温带落叶林下一些乔木和灌木比冠层树种提前展叶可以大量增加光捕获量和碳吸收量^[13, 17-20], 光捕获量和碳吸收量的增加加速了植物的生长速率, 提高了存活率^[21]。相应地, 在早春阶段通过抢先展叶来避开冠层遮阴, 提前储备生长所需的能量, 也增强了物种的耐荫能力(主要是夏季耐荫)。Lopez 等^[22]研究了大烟山国家公园沿山脊-山坡-山谷梯度的三块林地下 18 种乔木树种的幼树展叶物候和林下光照的季节动态, 中等和湿润林地的林冠郁闭比干燥立地林冠郁闭更早, 夏季林下光照更差。展叶早的植物在冠层郁闭之前的生长季拦截的光量子更多, 然而, 展叶早的植物的花芽在开裂时遭遇冻害的概率也更大。15 个树种的展叶物候与夏季耐荫程度、遭遇低温的概率、以及在对湿润生境的选择显著相关。因此, 他们认为展叶物候和与之相关的春季固碳可能决定树种耐荫性和分布。

葛全胜等^[23]认为, 影响我国木本植物物候的主要气象因子是气温, 降水基本没有影响。木本植物芽膨大、芽开放和展叶的早晚波动主要受春季气温的制约, 春季气温升高会导致木本植物展叶提前; 由于高纬度地区增暖幅度比中纬度地区大, 所以高纬度地区物候的春季提前、秋季黄落叶的推迟, 以及绿叶期的延长幅度都比中纬度地区变化大^[24]。

1.2 树木的繁殖物候

植物生殖物候主要探讨植物生殖现象, 包括花芽绽放、开花、结实、种子传播等的发生规律, 了解植物生殖与各种生物和非生物环境的关系, 掌握植物适应和进化途径, 从事植物保护和植被管理^[25]。光照影响树木的繁殖格局, 温带落叶林树木在春季开花, 花期始于树木尚未展叶, 气候不稳定包括霜冻的时候, 终于森林变绿, 垂直微气候梯度格局建立的时候。受直射光影响, 更早时期开花的树木具有明显的从顶部向四周次第开花的时空格局, 树木展叶后开花的树木, 则不存在这种开花格局

^[26]。林冠层树种所在光照环境相对均一, 树木开花具有较好的同步性。在 2004 年对墨西哥 Cerro Altamirano 中心地带的 8 个树种^[27]以及从 2007 年 11 月到 2009 年 10 月对 Michoacan 省温带森林 13 个树种的繁殖物候^[28]的观察中都发现, 超过 60% 的树种具有高度的种内同步性。花期越短的树木, 其开花同步性越高^[29]。木本植物从 4 月 1 日到展叶和开花的过程中, 夜间温度比昼间温度重要得多。在落花、座果和果实成熟时, 夜间温度也十分重要。另一方面, 昼间温度对木本植物的展叶到开花这一时期的发育有着最积极的作用^[30]。树木的果实(或种子)的成熟依赖于前期的温度条件, 它们的开花迟早和果实(或种子)生长期的积温对果实的成熟期多少起着决定作用^[24]。

1.3 树木休眠的诱导和打破

伴随着秋冬季节的到来, 树木逐渐停止积极生长, 进入休眠状态, 其特征为顶部和轴部分生长组织停止细胞分裂。寒冷期是恢复正常生长所必须经历的阶段。休眠的诱导主要是光周期控制, 但临界光周期在种间和种内都有变化。在一个种之内, 北方起源的树木比南方起源的树木通常更早进入休眠(在较长的光周期时)。北部纬度的冬季寒冷期远远超过充分打破休眠的最低需要, 这意味着某种或另外某些机制在冬末天气暖和时必定还起着防止植物过早开始生长的作用^[30]。积温可能对木本植物开始生长起着至关重要的作用^[13-14]。

2 温带落叶林下草本植物的物候特征

2.1 草本植物的展叶物候

温带森林下大多数草本植物是落叶的, 人们对草本植物的物候格局进行了大量的研究。Givnish^[31-32]从生态学和进化角度研究了展叶物候格局的多样性。日本^[33-34]对林下草本植物的物候格局进行了详细的研究。依据 Tessier^[39]对温带森林下的草本植物进行的叶形态分类, 常绿植物是指那些叶片经常保持绿色, 并且叶片寿命通常超过一年的植物; 冬绿植物是指那些能够保持一年绿叶, 在次年春季新叶片形成时, 旧叶片枯落; 季节性绿叶植物是指一整年都有绿叶, 但是在夏季叶片数量最多, 它们的叶片在一年中不断更替; 落叶植物是指每年春天长出新的叶片, 秋天枯落的植物; 春季短命植物是指叶片在树冠郁闭之前长出, 在树冠郁闭之后枯落的植物。Kawano^[33]也在日本发现与 Uemura^[34]的研究相似的物候格局, 并将物候格局的多样性归因于“森林生境中的生物与非生物优势度有明显的周期性, 物候格局因植物对森林生境适应能力的差异而不同”。

Givnish^[31-32]通过严密的分析支持了 Kawano 的观点。Neufeld & Young^[36]综述了林下草本植物的生态生理学研究。Givnish^[32]将植物按照展叶物候划分为六类: 早春短命植物、早夏植物、晚夏植物、冬绿植物、常绿植物和二态性植物。他还发现, 早春短命植物与早夏植物、晚夏植物之间具有明显的叶子密度与宽度的区别, 并且具有明显的进化格局和生长型。早春短命植物的出土受到融雪和温度的影响^[37], 在林冠完全郁闭之前完成开花结果, 林分郁闭后结束生长, 进入休眠期。这一类植物生长量有限, 植株矮小, 大约在距离地面 5~15 cm 的层片, 以基生叶为主, 或呈低矮的莲座状; 早夏植物在林冠郁闭时开花, 林冠郁闭之后结果; 晚夏植物在林冠郁闭之后开花、结果; 常绿植物和冬绿植物以及二态植物在冬天的生长延长了他们的光合作用时间^[38-39]。

叶片寿命与功能之间存在广泛联系^[40-44]。寿命短的叶片, 光合速率和呼吸速率更高, 氮含量更高, 叶片厚度更小^[42]。Kikuzawa & Ackerly^[45]推测叶片的寿命随着构建投资的增加而增长。叶片的寿命顺序依次是: 水生植物 < 一年生植物 < 多年生草本 < 落叶乔木, 这一事实支持他们的假设。Tessier^[35]对 11 个林下草本的叶片进行了长达 3 年的监测。这些物种包括常绿草本、冬绿草本、季节绿草本、落叶草本, 及早春短命植物。叶片结构与叶片寿命正相关, 说明构件投资与寿命之间存在相关性。

Komiyama^[46]在一个 100 年的落叶阔叶林下发现草本植物形成斑块状, 在林冠层, 展叶晚的树种和中间展叶的树种聚集分布, 而展叶早的树种随机分布, 整个林下层植被的分布与林上层展叶晚的树种的空间格局一致。相反, 展叶早的树种下的林下层植被较少。因此, 这些数据支持他们的假设: 春季由于上层树种展叶时间不同, 尚未展叶树冠下有充足的光照, 这非常有利于林下植被的生长。并且认为那些能够接受较长时间光照的区域, 林下植被的生长和存活率更高。

2.2 草本植物的繁殖物候

通过对落叶林下草本物候进行广泛的比较, Kawarasaki^[47]发现在林下草本植物具有在早春和晚夏达到高峰的双峰式的开花格局。Kudo^[48]在日本温带森林下发现同样规律, 他们将草本植物按照开花时间划分为三类: 早春植物、早夏植物和晚夏植物。早春短命植物的营养生长和繁殖在融雪后和冠层郁闭前这一短暂的时期同时完成, 开花和植被生长利用前一年贮藏的养分, 而果实发育利用的养分可能既包括前一年贮藏的, 又包

括当年积累的^[49-50]。冠层郁闭之前高光照射下的花萼与幼嫩果实, 也可通过光合作用固碳^[51-53]。对早春植物来说, 不考虑繁育系统多样性, 授粉限制现象非常普遍^[48,54-55], 开花季节的低温导致授粉受限, 然而, 大多数早春植物通过增加开花量来补偿这一限制。春季不稳定的气候条件从两个方面影响早春短命植物: (1) 开花时间与传粉者活动时间不同步; (2) 开花时间与冠层郁闭时间之间的差距。Kudo^[44]发现由熊蜂传粉的早春短命植物对气候变化的响应比苍蝇传粉植物敏感。短命植物的出土和开花与融雪时间有关, 而雄蜂是地下越冬昆虫, 它们出现的时间与土壤解冻时间有关, 而土壤解冻时间除受气温影响外, 还与冬季地表雪覆盖的厚度有关。气候变暖使融雪时间提前, 短命植物的花期提前, 然而熊蜂的出现取决于土壤解冻时间, 这很容易导致短命植物开花时间和传粉者活动时间不同步, 从而影响它们的结实率。相反, 当春季推迟, 短命植物的生长季将会缩短, 这是因为融雪时间的推迟延迟了林下草本的出土时间, 但是林冠层乔木的展叶时间并不受融雪时间的限制, 这导致短命植物碳吸收量变少, 败育增多^[50, 56-57]。

大多数早夏植物的花芽分化在前一年完成, 然后在光照充足的环境下, 随着地上部分的生长逐渐发育, 这些植物在冠层逐渐郁闭的过程中开花, 在冠层完全郁闭后结果, 此时, 通过光合作用吸收碳受到一定的限制。随光照季节性变化的光合适应性在很多林下草本植物中报道过^[58-60]。一些夏季开花植物的最大净光合速率 P_{max} , 暗呼吸速率 R_d , 和光补偿点 LC 在春季较高, 但是这些值在夏季显著降低, 说明存在光合调整现象^[48]。碳吸收不足会直接影响坐果率, 增加败育^[61-62]。因此, 繁殖过程中光照和碳吸收的时间波动导致早夏植物坐果率低。为了澄清这一预测, 碳获取的季节特点值得研究。早夏植物的坐果率主要受光照的限制, 授粉者不会或者轻微影响坐果率, 光照减弱强烈影响坐果率, 以至于授粉者不再是一个重要的影响因素^[62]。林缘的早夏植物玉竹(*Polygonatum odoratum*)的结实率要比林下的结实率高, 授粉者的限制都很小^[63]。这说明即使对于自交不亲和的早夏物种, 光照也是一个影响坐果率的关键因素。由于提高光照可以促进这一类植物的坐果率, 森林结构和林隙动态可能会影响这类植物的结果率和种群动态。早夏植物一般在夏季中期或末期成熟, 地上部分也大约在这一时期随之枯败。

晚夏植物的花芽通常在林冠郁闭之后分化, 因此, 这一类型的生长和繁殖时期完全分离, 对生殖

器官的养分分配通常受到资源条件的限制^[47, 60], 这说明当光照变化较大时, 开花与结果之间的平衡受到生殖物候的影响。由于在整个晚夏植物的繁殖阶段, 林下光照很弱, 开花投资的大小可能取决于满足结果的碳供应^[64]的资源状况, 使晚夏植物在光照受限的环境下, 结实率较早夏植物高。

繁殖物候、光照的季节变化、光合特征、授粉成功之间的联系决定了林下不同繁殖特性的草本植物的繁殖成功率。例如, 结实率与光合能力在生理上存在关联, 光合能力取决于冠层动态及其对林下植物光照环境的影响, 决定植物的生活史特征。影响冠层动态的环境因子的变化, 或传粉者活动的改变对物种生育能力有哪些影响, 取决于这些因子与生长生理、生殖生理和光合生理之间的联系。正如 Miller-Rushing & Primack^[65]研究发现的一样, 早春开花植物的物候对春季气候的改变最敏感, Inouye^[66]也发现融雪时间影响亚高山草甸植物的开花物候。早春短命植物与传粉者之间的关系最易受气候变化的影响, 特别是雄蜂传粉植物, 气候变化会导致传粉者的活动时间与开花时间相互错开。温带落叶林中, 林下草本植物与冠层乔木、传粉动物的活动期对气候变化的响应不尽相同, 这说明研究物候与环境因子之间的关系具有重要的生态意义和进化意义。

3 小结

在温带森林, 木本植物的展叶、开花及结实物候主要受积温、光照的影响, 而草本植物的物候通常受融雪时间和冠层动态的影响更大。林冠层由于光照条件相对均一, 树木展叶、开花等具有较大的同步性, 从林冠层到林下层, 由于光照、温度等微环境不同, 在长期的进化过程中, 分化出了生活史类型明显不同的各种植物, 丰富了植物多样性水平。另外, 气候变化通过对昆虫等动物行为以及传粉的影响等, 间接影响了温带森林植物物候变化。气候变化对植物物候的影响是非线性的, 深入开展这方面的研究, 以应对气候变化对生物的影响以及生物的适应性响应尤为必要。

4 针对温带森林开展物候研究的建议

4.1 量化物候观测, 提高准确性

以往的物候观测都是各地志愿者记录生活区域周边的植物物候, 有些时候, 观测人员并不一定能准确记录那些物候现象发生的时间, 物候调查不规范, 不系统。而且, 限于表面的观察, 没有进行相关环境因子的同步调查, 这使得气候数据与物候之间的关系说服力不强。因此, 在以后的研究中有必要建立物候观测的标准, 明确观测方法、观察因

子以及物候观察的时间尺度, 观察的范围等因素。

4.2 物候观测的同时, 监测温度因子在内的各种可能相关环境因子

我们也不清楚气象因子(如温度、降水和太阳辐射)怎样影响着物候。因此, 从物候对多个气象因子的响应中区分对单个气候因子的响应也非常重要。例如, 了解极端气候情况(如极端温度, 严寒冻害以及干旱)的影响及气候变量的显著模型非常重要。落叶林冠层物候, 特别是春季冠层物候和秋季落叶物候都会影响地表的物理结构(地表能量平衡和地表粗糙程度)和生物地理结构(养分吸收和释放, 光合作用和碳吸收), 这些又会共同影响地表周围的温度和湿度, 云的动态和降水分布、地热和大气二氧化碳水平^[67], 反过来影响生物的物候。因此, 在物候调查的同时应该监测降水、湿度、霜冻时间、霜冻结束时间、融雪时间、土壤解冻时间等其他环境因子的变化, 深入探究影响物候变化的气候因子。

4.3 对尽量多的物种进行定位观察, 从植物到动物, 从陆地到水域的各个生物群系

尺度问题对于研究物候-气候关系的研究非常重要。对于生态群落来说, 同一物种在不同发育阶段对气候变化的敏感程度不同, 不同物种对气候变化的响应敏感程度也不尽相同。例如, 笔者观察发现, 2008 年长白山阔叶红松林下的水曲柳未曾开花, 2009 年怀槐未曾开花, 2010 年, 假色槭和怀槐未曾开花, 紫椴和水曲柳的果实大多是瘪粒, 白牛槭和拧劲槭开花, 但未结实。不同年份, 不同物种在不同发育阶段的物候期的变化也不尽相同。因此, 我们应该对尽量多的物种进行定位观测, 以加深我们对多物种、多尺度、种内、种间植物对气候变化的物候敏感度的了解, 将有助于生态学家区分脆弱生态系统, 理解潜在的物候与气候变化的非同步性^[68]。

4.4 结合生物的生理生态特征, 研究物候变化的机理

环境因子的变化如何影响生物物候, 这个问题的本质就是环境因子如何影响生物的生理、生态过程。Kudo^[48]等对温带森林下草本植物物候与温度、光照、雄蜂之间关系的深入研究就是很好的例子。因此, 运用普遍联系的观点, 研究物候变化, 探讨其机理也是未来物候研究的趋势。

4.5 建立能够起到预测作用的模型

为了最好地解决目前气候与将来气候引起的复杂变化, 气候模型必须能够说明生物圈与非生物圈之间双向回馈机制^[69], 这需要建立动态的、全球的植被-气候模型之间的联系^[66]。目前, 气候模型

要不就是预先输入物候特征, 要不就是将物候特征作为输出结果。在预先输入物候特征的气候模型中, 不包括其它环境因子; 在将物候特征作为输出结果的气候模型中, 物候预测的结果和实际有偏差^[70], 因为这些模型只是用了有限的植物类型, 并且过度简化生态学过程^[71]。因此, 对在尽可能大的空间和时间尺度上, 获取尽可能多的物种的物候特征, 也是建立更准确的物候预测模型的必要工作。

参考文献:

- [1] 竺可桢. 物候学[M]. 北京: 科学出版社, 1980.
ZHU Kezhen. Phenology[M]. Beijing: Science Press, 1980.
- [2] Bernier G. The control of floral evocation and morphogenesis[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1988, 39:175-219.
- [3] Partanen J, Koski V, Hänninen, H. Effects of photoperiod and temperature on the timing of bud burst in Norway spruce (*Picea abies*) [J]. Tree Physiol, 1998, 18(12):811-816.
- [4] Hansen J, Sato M, Ruedy R, et al. 2006. Global temperature change[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103(39):14288-14293.
- [5] Schwartz M D, Ahas R, Aasa A. Onset of spring starting earlier across the northern hemisphere [J]. Global Change Biology, 2006, 12(2): 343-351.
- [6] Goulden M L, Wofsy S C, Harden J W, et al. Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil thaw [J]. Science, 1998, 279 (5348): 214-217.
- [7] Black T A, Chen W J, Barr A G, et al. Increased carbon sequestration by a boreal deciduous forest in years with a warm spring [J]. Geophysical Research Letters. 2000, 27 (9):1271-1274.
- [8] Chen J M, Chen B Z, Higuchi K, et al. Boreal ecosystems sequestered more carbon in warmer years [J]. Geophysical Research Letters. 2006, 33 (10): 2429-2433.
- [9] Bertin R I. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change [J]. Journal of the Torrey Botanical Society, 2008, 135(1): 126-146.
- [10] Delbart N, Picard G, Le Toans, et al. Spring phenology in boreal Eurasia over a nearly century time scale [J]. Global Change Biology, 2008, 14(3): 603-614.
- [11] Beaubien E G, Freeland H J. Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature [J]. International Journal of Biometeorology. 2000, 44 (2): 53-59.
- [12] Penuelas J, Filella I. Phenology: responses to a warming world [J]. Science, 2001, 294 (5543): 793-795.
- [13] Augspurger J M C A. Light gains and physiological capacity of understorey woody plants during phenological avoidance of canopy shade [J]. Functional Ecology, 2005(194): 537-546.
- [14] Augspurger C K, Bartlett E A. Differences in leaf phenology between juvenile and adult trees in a temperate deciduous forest [J]. Tree Physiology, 2003, 23(8): 517-525.
- [15] Menzel A. Phenology: its importance to the global change community [J]. Climatic Change, 2002, 54(4):379-385.
- [16] Gordo O, Sanz J J. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality [J]. Oecologia, 2005, 146(3): 484-495.
- [17] Harrington R A, Brown B J, Reich P B. Ecophysiology of exotic and native shrubs in southern Wisconsin (USA). I. Relationship of leaf characteristics, resource availability, and phenology to seasonal patterns of carbon gain [J]. Oecologia, 1989, 80(3): 356-367.
- [18] Gill D S, Amthor J S, Bormann F H. Leaf phenology, photosynthesis, and the persistence of saplings and shrubs in a mature northern hardwood forest [J]. Tree Physiology, 1998, 18(5): 281-289.
- [19] Seiwa K. Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaved forests [J]. Journal of Ecology, 1998, 86(2): 219-228.
- [20] Tomita M, Seiwa K. Influence of canopy tree phenology on understorey populations of *Fagus crenata* [J]. Journal of Vegetation Science, 2004, 15(3): 379-388.
- [21] Augspurger C K. Early spring leaf out enhances growth and survival of saplings in a temperate deciduous forest [J]. Oecologia, 2008, 156 (2): 281-286.
- [22] Lopez O R, Farris-Lopez K, Montgomery R A, et al. Leaf phenology in relation to canopy closure in southern appalachian tree [J]. American Journal of Botany, 2008, 95(11):1395-1407.
- [23] 葛全胜, 郑景云, 张学霞等. 过去40年中国气候与物候的变化研究 [J]. 自然科学进展, 2003, 13 (10): 1048-1053.
GE Quansheng, ZHENG Jingyun, ZHANG Xuexia, et al. Study on the climate and phenology variety in China in the recent 40 years. Progress in Natural Science(in Chinese), 2003, 13(10):1048-1053.
- [24] 张福春. 气候变化对中国木本植物物候的可能影响 [J]. 地理学报, 1995, 50 (5): 402-410.
ZHANG Fuchun. Effects of global warming on plant phenological events in China[J]. Geography Journal, 1995, 50(5):402-410.
- [25] 刘志明, 蒋德明. 植物生殖物候研究进展 [J]. 生态学报, 2007, 27 (3): 1233-1241.
LIU Zhiming, JIANG Deming. Progress in the study of plant reproductive phenology[J]. ACTA SINICA, 2007, 27(3): 1233-1241.
- [26] Tal O. Flowering phenological pattern in crowns of four temperate deciduous tree species and its reproductive implications[J]. Plant biology, 2011, 13(SI1): 62-70.
- [27] Cornejo T G, Ibarra M G. Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico[J]. Intercienica, 2007, 32(7): 445-452.
- [28] Cortes F J, Cornejo T G, Ibarra M G. Reproductive phenology of tree species in a neotropical forest[J]. Intercienica, 2011, 36(8):608-613.
- [29] Osada N, Sugiura S, Kawamura K, Cho M, Takeda H. Community-level flowering phenology and fruit set: Comparative study of 25 woody species in a secondary forest in Japan Ecological research, 2003, 18(6): 711-723.
- [30] H.利斯(颜邦侗, 陈鼎常, 倪权, 潘中力译). 物候学与季节性模式的建立[M]. 北京: 科学出版社, 1984.
Lieth H. Phenology and seasonality modeling [M]. Beijing: Science Press, 1984.
- [31] Givnish T J. Biomechanical constraints on crown geometry in forest herbs. In Givnish T J, editor, On the Economy of Plant Form and

- Function[M]. New York: Cambridge University Press, 1983:525-583.
- [32] Givnish T J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints [J]. New Phytologist, 1987, 106(1):131-60.
- [33] Kawano S. Life history characteristics of temperate woodland plants in Japan. In White J, editor, The Population Structure of Vegetation [M]. 1985: 515-549.
- [34] Uemura S. Patterns of leaf phenology in forest understory [J]. Canadian Journal of Botany, 1993, 72(4):409-414.
- [35] Tessier J. Leaf habit, phenology, and longevity of 11 forest understory plant species in Algonquin State Forest, northwest Connecticut [J]. USA Botany. 2008, 86(5): 457-465.
- [36] Neufeld, H. S. and D. R. Young. Ecophysiology of the herbaceous layer in temperate deciduous forests, p. 38-90. In F. S. Gilliam and M. R. Roberts [eds.], The herbaceous layer in forests of eastern North America. Oxford University Press, New York, NY, 2003.
- [37] Fitter A H, Fitter R S R, Harris I T B, et al. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England [J]. Functional Ecology, 1995, 9(1):55-60.
- [38] Minoletti M L, Boerner R E J. Seasonal photosynthesis, nitrogen and phosphorus dynamics, and resorption in the wintergreen fern *Polystichum acrostichoides* (Mich.) [J]. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1993, 120(1):397-404.
- [39] Tissue D T, Skillman J B, McDonald E P, et al. Photosynthesis and carbon allocation in *Tipularia discolor* (Orchidaceae), a wintergreen understory herb [J]. American Journal of Botany. 1995, 82(10): 1249-1256.
- [40] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [41] Ackerly D D, and Reich P B. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts [J]. American Journal of Botany, 1999, 86(9): 1272-1281.
- [42] Westoby M, Falster D S, Moles A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species [J]. Annual Review of Ecology and Systematics. 2002, 33(1): 125-159.
- [43] Escudero A, Mediavilla S. Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen resorption as determinants of leaf life span [J]. Journal of Ecology. 2003, 91(5): 880-889.
- [44] Wright I J, Westoby M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species [J]. Functional Ecology. 2003, 17(1): 10-19.
- [45] Kikuzawa K, Ackerly D. Significance of leaf longevity in plants [J]. Plant Species Biology, 1999, 14(1): 39-45.
- [46] Komiyama A K S T. Differential overstory leaf flushing contributes to the formation of a patchy understory [J]. Journal of Forest Research, 2001, 6(3): 163-171.
- [47] Kawarasaki S, Hori Y. Flowering phenology of understory herbaceous species in a cool temperate deciduous forest in Ogawa forest reserve, central Japan [J]. Journal of Plant Research, 2001, 114(1):19-23.
- [48] Kudo G, Ida T Y, Tani T. Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and reproduction in deciduous forest understory plants [J]. Ecology, 2008, 89(2):321-331.
- [49] Muller R N. The phenology, growth, and ecosystem dynamics of *Erythronium americanum* in the northern hardwood forests [J]. Ecological Monographs, 1978, 48(1):1-20.
- [50] Routhier M C, Lapointe L. Impact of tree leaf phenology on growth rates and reproduction in the spring flowering species *Trillium erectum* (Liliaceae) [J]. American Journal of Botany, 2002, 89(3):500-505.
- [51] Kudo G. Ecological significance of flower heliotropism in the spring ephemeral *Adonis ramosa* (Ranunculaceae) [J]. Oikos, 1995, 72(1): 14-20.
- [52] Guido A, Hardy P. Non-foliar photosynthesis: a strategy of additional carbon acquisition [J]. Flora, 2003, 198(2):81-97.
- [53] Herrera C M. Post-floral perianth functionality: contribution of persistent sepals to seed development in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae) [J]. American Journal of Botany, 2005, 92(9): 1486-1491.
- [54] Schemske D W, Willson M F, Melampy M N, et al. Flowering ecology of some spring woodland herbs [J]. Ecology, 1978, 59(2):351-366.
- [55] Motten A F. Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest [J]. Ecological Monographs, 1986, 56(1): 21-42.
- [56] Hughes J W. Effect of removal of co-occurring species on distribution and abundance of *Erythronium americanum* (Liliaceae), a spring ephemeral [J]. American Journal of Botany, 1992, 79(12):1329-1336.
- [57] McKenna M F, Houle G. Why are annual plants rarely spring ephemerals? [J]. New Phytologist, 2000, 148(2):295-302.
- [58] Taylor R J, Percy R W. Seasonal patterns of the CO₂ exchange characteristics of understory plants from a deciduous forest [J]. Canadian Journal of Botany, 1976, 54(2):1094-1103.
- [59] Rothstein D E, and Zak D R. Photosynthetic adaptation and acclimation to exploit seasonal periods of direct irradiance in three temperate, deciduous-forest herbs [J]. Functional Ecology, 2001, 15(6): 722-731.
- [60] Tani T, Kudo G. Seasonal pattern of leaf production and its effects on assimilation in giant summergreen herbs in deciduous forests in northern Japan [J]. Canadian Journal of Botany, 2006, 84(1):87-98.
- [61] Devlin B. The effects of stress on reproductive characters of *Lobelia cardinalis* [J]. Ecology, 1988, 69(6):1716-1720.
- [62] Niesenbaum R A. Light or pollen: seasonal limitations on female reproductive success in the understory shrub *Lindera benzoin* [J]. Journal of Ecology, 1993, 81(2):315-323.
- [63] Hasegawa T, Kudo G. Comparisons of growth schedule, reproductive property and allocation pattern among three rhizomatous Polygonatum species with reference to their habitat types [J]. Plant Species Biology, 2005, 20(1):23-32.
- [64] Chiariello N R, Gulmon S L. Stress effects on plant reproduction. in Mooney H A, Winner W E, Pell E J, editors. Response of plants to multiple stresses [M]. Academic Press, London, UK, 1991:161-188.
- [65] Miller-Rushing A J, Primack R B. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective [J]. Ecology, 2008, 89(2):332-341.
- [66] Inouye D W. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers [J]. Ecology, 2008, 89(2): 353-362.

- [67] Schwartz M D. Phenology and springtime surface-layer change [J]. *Monthly Weather Review*, 1992, 120(11): 2570-2578.
- [68] Williams J W, Jackson S T, Kutzbach J E. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(14): 5738-5742.
- [69] Pitman A J. The evolution of and revolution in land surface schemes designed for climate models [J]. *International Journal of Climatology*, 2003, 23(5): 479-510.
- [70] Sparks T H, Jaroszewicz B, Krawczyk M, et al. Advancing phenology in Europe's last lowland primeval forest: non-linear temperature response [J]. *Climate research*, 2009, 39 (3): 221-226.
- [71] Kucharik C J, Barford C C, El Maayar M, et al. A multiyear evaluation of a dynamic global vegetation model at three America Flux forest sites: vegetation structure phenology soil temperature and CO₂ and H₂O vapor exchange [J]. *Ecological Model*, 2006, 196(1): 1-31.

Plants phenological response to climate change of temperate deciduous forest

XIA Fucai^{1,2}, PAN Chunfang², ZHAO Xiuhai^{2*}

1. Forestry College of Beihua University, Jilin City 132013, China;

2. Forestry College of Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Phenology serves as an important indicator of permanently or temporary impact of climate change to biosphere. The impact of climate change on growth and reproduction phenology has been obvious proved, eventually for the species in temperate zone. Study on the phenology in temperate forest and its response way to climate change were important for understanding the forest species coexistence and coevolution, protecting and managing forest. In this paper, we summarized research advance in temperate forest vegetation phenology. It was found that sunlight and accumulated temperature were key factors for leaf phenology and reproductive phenology of woody plants. Plants in floor stratum reduce the effect of canopy shade in growing season through earlier leaf exhibition. Trees flowering in earlier period bloomed from the top to the surrounding in time and space pattern. Trees in forest canopy had good synchronicity in flowering. While, herb species were controlled by snowmelt time and canopy dynamic. The phenological of herb species with different life history strategy had different response way to climate change and varied seasonally. The reproductive success of plant with different reproductive characteristics was determined by reproductive phenology, seasonal change of light, photosynthetic characteristics, pollination success. Precise phenology research is based on quantized, multiple-index and multiple-object locating and monitoring. Therefore, phenology mechanism and phenology modeling will be the primary target for future study.

Key words: Phenology; temperate forest; deciduous forest; climate change; reproduction phenology; leaf phenology