•综述•

气候变化对植物–传粉昆虫的分布区和物候及其互作关系的影响

施雨含^{1,2}, 任宗昕^{ID1}, 赵延会^{ID1}, 王红^{1*}

1. 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201; 2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 全球气候变化对生态系统的影响是人类社会面临的紧迫而又严峻的挑战。气候变化带来的极端气候事件的增多, 直接影响到生态系统生产力和服务功能。本文总结了气候变化对植物–传粉昆虫互作研究进展, 强调植物–传粉昆虫互作网络结构和其时空演变的解析, 以及互作关系和功能性状重组研究的重要性。近年来在气温持续上升背景下对植物–传粉昆虫互作关系影响的研究也受到了更多关注, 这些研究主要集中在两方面: 一是植物和传粉昆虫分布区的变化, 包括部分种群可能灭绝; 二是物候的变化, 即植物花期和传粉昆虫活动期的改变。植物与传粉昆虫任何一方在空间或时间上的改变, 都会导致传粉关系的错配或丢失。此外, 也可能导致植物–传粉昆虫双方的功能性状及其耦合的改变, 从而影响其互作关系的稳定。建议在今后的研究中关注: (1)覆盖生物多样性的多个尺度的研究; (2)对植物–传粉者互作网络的长期监测; (3)重要指示物种繁殖适合度评价; (4)植物–传粉昆虫互作双方功能性状在时间和空间尺度上的变化, 及其互作关系的重组; (5)关键植物和传粉昆虫类群的评估和保护。

关键词: 气候变化; 植物–传粉昆虫; 分布; 物候; 错配; 互作关系

施雨含, 任宗昕, 赵延会, 王红 (2021) 气候变化对植物–传粉昆虫的分布区和物候及其互作关系的影响. 生物多样性, 29, 495–506. doi: 10.17520/biods.2020196.

Shi YH, Ren ZX, Zhao YH, Wang H (2021) Effect of climate change on the distribution and phenology of plants, insect pollinators, and their interactions. Biodiversity Science, 29, 495–506. doi: 10.17520/biods.2020196.

Effect of climate change on the distribution and phenology of plants, insect pollinators, and their interactions

Yuhan Shi^{1,2}, Zongxin Ren^{ID1}, Yanhui Zhao^{ID1}, Hong Wang^{1*}

1 CAS Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Aim: The impact of global climate change on ecosystems creates a pressing and significant challenge to society. Climate change is increasing the frequency and severity of extreme climate events, which have a direct impact on ecosystem productivity and service functions. Here, we conducted a literature review on research progress in this field, including analyses of interaction network structure, temporal and spatial distribution changes, and the importance of “rewiring” interactive relationships and functional traits.

Progress: Recent research has focused on the effects that increasing temperatures have on plant–pollinators in two primary ways. The first is the change in plant and pollinator distributions, including the potential for extirpation of some populations. The second is the change in plant and pollinator phenology, or the change in timing of plant flowering and pollinator activity. Spatial or temporal changes in plants and pollinators under climate change may cause mismatches and potential losses of current plant–pollinator relationships. In addition, climate change may alter the functional traits

收稿日期: 2020-05-08; 接受日期: 2020-08-14

基金项目: 中国科学院先导专项 B (XDB31000000)、国家自然科学基金–云南省联合重点基金(U1502261)、国家自然科学基金(32071670)和云岭学者人才项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wanghong@mail.kib.ac.cn

and coupling between plants and their pollinators, which could affect the stability of their interactions.

Outlook: We recommend that future research should increasingly focus on: (1) covering multiple scales of biodiversity, (2) long-term monitoring of plant–pollinator interaction networks, (3) measuring the fitness of important indicator species, (4) recording changes in the functional traits of plants and pollinators along spatial and temporal scales to help rewire and/or restore their interactions, and (5) evaluating the conservation status of key plants and their pollinators.

Key words: climate change; plant–insect pollinators; distribution; phenology; mismatch; interaction

自然界约87.5%的被子植物需要动物传粉而实现繁殖(Ollerton et al, 2011)。全球已知的传粉动物约有34.9万种, 其中占比最高的是昆虫(Ollerton, 2017)。据统计, 全球约3/4的农作物依赖于动物传粉(Potts et al, 2010)。据统计, 2005年传粉昆虫对全球经济贡献值约为2,150亿美元, 占全球农业总产值的9.5% (Gallai et al, 2009)。在我国, 被子植物种数约占全球被子植物总种数的10%, 同时传粉昆虫多样性也极其丰富, 如中国已知熊蜂种数占全球熊蜂物种总数的50% (黄家兴和安建东, 2018)。我国有着悠久的农耕和养蜂历史, 刘朋飞等(2011)选取了我国36种主要农作物, 对中国蜜蜂传粉的经济价值进行评估, 研究显示2006–2008年间蜜蜂传粉的年均价值高达3,042.20亿元, 相当于中国农业总产值的12.30%。由此可见, 植物与传粉昆虫互作关系的建立对传统农业的可持续发展和生物多样性保护具有重要的意义(Ren et al, 2014, 2018)。

植物–传粉昆虫互作关系的研究起步于19世纪上半期, 从达尔文时期对物种的观察、描述开始, 发展到当今以进化为核心探讨物种多样性发生历史、维持机制和生态保护为最终目标的综合性研究。随着全球气候变暖, 传粉昆虫多样性和种群数量急剧下降导致的传粉危机已引起世界各国对生态安全和粮食安全的关注(Klein et al, 2007; Potts et al, 2010; Ren et al, 2014; Garibaldi et al, 2016)。因此, 植物–传粉昆虫互作关系的研究受到了广泛和持续的关注(Ren et al, 2018)。植物–传粉昆虫关系的建立, 需要互作双方在时间和空间以及功能性状等方面匹配才能建立起有效的传粉交流信号(传粉吸引)和访花关系。气候变暖对植物和传粉昆虫产生的影响主要表现是, 在空间上影响植物和传粉昆虫的地理分布, 时间上植物花期和果期提前或推后, 以及改变传粉昆虫的活动期(Hegland et al, 2009), 进而改变双方互作的时空和性状匹配(图1), 影响其传粉网络的结构和功能(Menéndez et al, 2007)。这种气候变

化导致的植物–传粉昆虫互作关系的瓦解和错配, 已有一些理论框架的讨论和思考(Memmott et al, 2007; Hegland et al, 2009)。本文总结了该领域的研究特点和进展, 特别是气候变暖对植物和传粉昆虫的影响, 强调了植物–传粉昆虫互作网络及其时空演变, 以及互作关系和功能性状重组研究的重要性, 并提出今后的研究建议和展望。

1 气候变化对植物和传粉昆虫分布区及物候的影响

1.1 植物地理分布

在气候变化的影响下植物的生存环境发生变化, 它们可以通过扩散到更适宜的生境实现分布区变迁, 或通过改变自身的繁殖特性来适应环境的变化。通常, 温度升高导致多数物种的分布范围发生变化, 大部分植物的分布区呈现出向高纬度(Cavanaugh et al, 2014)和高海拔(Kelly & Goulden, 2008; Lenoir et al, 2008)地区迁移的趋势。也有研究指出, 近几十年许多动植物的分布区已经发生了明显的变化, 但观测到的变化并不完全遵循向高纬度、高海拔移动的预测趋势, 局域分布的物种, 特别是生长在极地、山顶的物种的分布范围则出现了严重的收缩(Parmesan, 2006)。

目前, 对已有植物分布区改变的分析包括两方面: (1)使用历史数据集和当前的数据作比较。例如, Lenoir等(2008)通过对1905–1985年和1986–2005年西欧地区171种森林植物从海平面到2,600 m的分布比较发现, 气候变暖导致物种最适海拔高度显著上升, 除了影响植物的中心分布区外, 还影响其边缘区域。Kelly和Goulden (2008)从1977年和2006–2007年在南加州Santa Rosa山脉2,314 m海拔的植被变化比较研究表明, 随着气候变暖, 群落中优势植物的平均海拔上升了65 m, 这种变化可能是区域气候变化的结果。(2)基于历史数据通过模型预测气候变化对物种分布的影响。例如, He等(2019a)对喜马拉雅–

图1 气候变化对植物-传粉昆虫关系的影响(参考Hegland et al, 2009绘制, 图中黄字部分为新增内容)

Fig. 1 Effect on plant-pollinating insect interaction under climate change (Modified from Hegland et al, 2009. The yellow parts in the figure are new content.)

横断山脉特有的10种高山蓝钟花属(*Cyananthus*)和报春花属(*Primula*)的分布区预测发现, 在气候变暖情景下, 所有研究物种的分布海拔将向上移动, 纬度上向北移动, 以占据与其之前栖息地相似的生境; 此外, 通过比较有海拔记录的标本数据发现该地区特有的7种绿绒蒿属(*Meconopsis*)植物在1970年前(1922–1969年)和1970年后(1970–2016年)平均海拔向上移动了302.3 m, 并预测到2070年所有物种的适宜气候空间将继续向上移动(包括向北和向西), 且其分布范围可能会发生收缩。徐晓婷等(2008)运用Diva-GIS软件和物种分布模型相结合, 估测了珍稀濒危植物白豆杉(*Pseudotaxus chienii*)的潜在分布区, 发现在气候变化情景下白豆杉的基本适生区范围扩大, 但其最适生境出现了破碎化。张雷等(2011)运用3种大气环流模型和6种物种分布模型预测马尾松(*Pinus massoniana*)对气候变化的响应, 发现在气候变化下马尾松的分布区将逐渐向北迁移, 未来潜在分布区的面积将逐渐增加; 在不同模型和不同气候情景下, 马尾松潜在分布区的迁移距离和面积变化幅度不同。目前国内大多已有的研究主要是基于气候数据利用物种分布模型对植物地理分布变

化进行预测, 但这些研究在模型模拟中并没有将植物与传粉昆虫互作关系作为一个综合因素考虑。

以往多数模型预测研究都假设一个物种的所有种群对环境变化的反应是一致的, 然而也有研究指出在不同的气候环境中物种可能存在局部适应性(Hällfors et al, 2016)。最近, Chen等(2020)利用MaxEnt模型预测了不同气候情景下我国西南地区特有物种美丽芍药(*Paeonia mairai*)在横断山脉的种群以及秦岭山脉的种群的分布区变化, 发现不同种群对气候变化的响应差异很大。如果将所有种群作为一个整体预测, 将产生较窄的生态位, 并且可能无法预测一些适宜的分布区。因而, 对于物种可能存在的局部环境适应性也是模型预测研究中值得考虑的问题。

1.2 植物物候

不同植物的物候对气候变暖的响应存在差异, 随着温度的上升, 有些植物的花期会出现提前(Pyke et al, 2016; 杨丽萍等, 2020)或延迟(王冬妮等, 2020), 有些植物的花期则没有明显变化(Scaven & Rafferty, 2013)。Bertin (2008)总结了欧洲、北美以及亚洲已发表的关于植物物候对气候变化响应的

研究,发现植物物候变化的格局和程度存在地理差异,春季花期通常会提前,而秋季通常会延迟且变化程度不同。王明和桑卫国(2020)根据北京东灵山2003–2014年的气象数据和暖温带3种乔木及3种灌木的物候观测数据分析表明,所有物种的生长季均缩短,物候整体表现为春季推迟而秋季物候提前的趋势。李登科和王钊(2020)基于2001–2016年的气候数据对秦岭地区植被物候研究发现,物候在开始期、生长期、末期大体呈现由南到北的纬向分异规律,且物候期与海拔具有相关性。

温度升高不仅会改变植物的始花期和整个花期长短,还可能在群落水平上改变植物的繁殖模式并使植物花果期向生长季两端分化,导致花果交错期出现明显的分割(Sherry et al, 2007)。为了预测全球变暖对植物繁殖成功的影响,有研究报道在日本北部的冷温带落叶林中,对极暖春季(2002年)和正常年份早春短命植物花期的比较分析发现,观测的所有植物的花期均在极暖春季提前开花,依靠熊蜂(*Bombus* spp.)传粉的延胡索(*Corydalis ambigua*)的结实率在其所有种群中急剧下降,依赖一种小型蜂(*Halictus* spp.)传粉的顶冰花(*Gagea lutea*)数量也显著减少。但是,由蝇类传粉的辽吉侧金盏花(*Adonis ramosa*)和鹅掌草(*Anemone flaccida*)的结实率不受提前开花的影响。这些研究表明,全球变暖对早春短命植物繁殖成功的影响因传粉昆虫的类型而异,其中对依靠蜂类传粉的植物繁殖成功的影响较大(Kudo et al, 2004)。

最近有研究表明,植物物候在时空上的变化可能比先前认识的更为复杂,植物可以根据微气候的时空变化来调整开花时间(Rafferty et al, 2020)。此外,植物的物候对气候变暖的响应在不同物种中具有显著的一致性(Thackeray et al, 2016)。Theobald等(2017)通过对2010–2015年间美国雷尼尔山48种亚高山植物的花期与气候的关系研究发现,植物的开花/开花持续时间与融雪时间、温度和土壤湿度相关,尽管物种间的物候敏感性差异较大,但值得关注的是,他们所研究的所有物种的开花时间都提前,这种一致性的反应被称为“物候重组”,有助于利用气候的年际变化进一步认识不同物种物候的共同变化。

1.3 传粉昆虫地理分布

与植物相同,能飞行的传粉昆虫的分布区变迁

也得到了较多的关注,特别是对气候变化敏感的类群,如蝶类和熊蜂。有研究表明气候变暖导致昆虫分布区变化(Konvicka et al, 2003; Pyke et al, 2016)。除了物种生命周期的变化外,气候变暖还导致传粉昆虫向两极和更高海拔地区移动的范围扩大,而在靠近赤道边缘保持稳定(Kerr et al, 2015)。有研究报道,1967–2004年西班牙中部16种蝶类的海拔分布范围在30年内平均上升了212 m,这些变化意味着这些蝴蝶种类的生境面积平均减少了1/3,预计未来一个世纪的生境面积损失将达到50%–80%,许多物种遭受气候变化导致栖息地丧失,这可能威胁到它们的长期生存机会(Wilson et al, 2005)。Warren等(2001)评估了英国北部46种蝴蝶的分布区大小和物种丰富度,发现种群丰富度与其分布的变化密切相关,生境变化和气候变化的双重压力可能导致当地的特有物种种群数量下降。Aguirre-Gutiérrez等(2017)利用物种分布模型和超过60年(1951–2014年)的数据集,模拟了荷兰398种传粉昆虫(蜜蜂、蝴蝶和食蚜蝇)的分布区发现,传粉昆虫的分布随着时间推移发生变化,并指出依据当前气候条件校准的物种分布模型可能很难充分预测环境因素对物种未来分布区变化的影响。

值得关注的是,熊蜂属是北半球生态系统中重要的传粉昆虫之一(Bingham & Orthner, 1998; Williams et al, 2017)。熊蜂是典型的适应高山和低温的类群,对气温升高极为敏感。Kerr等(2015)对北美和欧洲的熊蜂分布区变迁预测,发现熊蜂并不能随着温度的升高而向极地迁移,但是南部的分布区不断减少,并预测熊蜂将向高海拔迁移;此外,自1974年以来,欧洲南部熊蜂物种的平均观测海拔上升了约300 m,且不同物种沿海拔梯度的迁移有很大的差异,高海拔地区的生境变化可能会导致山地熊蜂种类数量的大幅减少。

1.4 传粉昆虫物候

传粉昆虫的物候同样也受到温度的调节,温度变化直接影响昆虫的生存、发育、分布范围和丰富度(Bale et al, 2002)。Bartomeus等(2011)研究了全球最重要的野生传粉蜂类的物候变化,利用历史数据(2000–2010年),结合19世纪80年代的博物馆标本记录的数据分析发现,在过去的130年中,北美东北部早春出现的10种蜂类的物候期平均提前了约10天,这些传粉昆虫活动期的提前大多发生在1970年

以后,与全球气温上升同步发生,并且所调查的蜂类的出现与其访问的植物开花时间的变化是同步的。CaraDonna等(2018)对美国西南部干旱地区的壁蜂属昆虫(*Osmia ribifloris*)开展了为期20年的田间实验发现,该传粉昆虫的物候期延迟,导致其活动期与植物花期不同步、适应能力下降,面临局部灭绝的危险。

2 气候变化对植物与传粉昆虫关系的影响

2.1 植物-传粉昆虫空间错配

气候变化可能破坏物种营养级上的相互作用,这是因为不同物种不一定以类似的方式对这种变化作出反应。从海拔梯度上,温度变化引起的物种分布空间变化更容易观测到。有研究表明,历史气候变化在空间上影响了植物-传粉昆虫的互作(Sosa-Pivatto et al, 2017)。温度升高引起低海拔地区的物种向高海拔地区迁移的现象较为普遍(Johnson et al, 2010),由于高纬度和高海拔地区物种的物候晚于低纬度和低海拔地区,在营养关系错配发生时,传粉昆虫可向更高的纬度或海拔迁移,植物和传粉昆虫之间的迁移速度差异可能引起它们在地理分布上出现不匹配。

依赖于传粉昆虫获得繁殖成功的植物的分布,往往受限于其传粉昆虫的分布。最近,Tsiftsis和Djordjević (2020)利用物种分布模型对兰科植物(*Ophrys argolica*、*O. delphinensis*)及其传粉昆虫(*Anthrophora tractita*)的研究发现,如果考虑传粉昆虫的分布,两种兰花的潜在适宜面积将分别减少约52%和73%。在未来气候变化下,兰花的一些种群可能会缺乏传粉昆虫。Gorostiague等(2018)对安第斯山中部的11种仙人掌类进行分布区模拟,并预测了分布区变迁的情况下植物与传粉昆虫错配的可能性,发现二者并没有出现空间上的错配。目前的这些研究大多是基于理论研究和模型预测,气候变暖引起的植物-传粉昆虫空间不匹配的现象仍很少被直接观察(肖宜安等, 2015; Gérard et al, 2020)。需要强调的是,很多体型较大的昆虫,其飞行范围能达到1 km,而现有证据表明无论是植物还是传粉昆虫,实际观测到的空间迁移大多为数百米(Wolf & Moritz, 2008)。

2.2 植物-传粉昆虫物候错配

气候变化直接影响植物-传粉昆虫的互作关系,

可能会破坏植物繁殖期和传粉昆虫飞行活动季节上的重叠,从而改变动植物之间相互作用的机会。研究表明,传粉昆虫繁殖力或寿命降低,可能降低种群密度或增长速度,进而增加灭绝的风险(Memmott et al, 2007)。传粉昆虫活动与植物开花时间不同步时,会使传粉互作的重叠时间缩短,从而导致植物-传粉昆虫相互关系的减弱甚至瓦解。

在过去的一个世纪里,全球变暖使美国伊利诺伊州西部草原森林植物的始花期提前约4天,一些传粉昆虫的季节性活动期在温带地区平均每摄氏度提前约4天,在没有补偿机制的情况下,气候变化引起的物候变化有可能破坏传粉昆虫取食与其花朵食物资源之间的时间重叠,这种互作双方重叠时间的减少降低了传粉昆虫的觅食生态位的宽度,特别是生态位较窄、特化的传粉昆虫,很容易受到物候错配的干扰(Memmott et al, 2007)。Kudo和Ida (2013)调查了分布在日本北海道的早春短命植物延胡索,该植物在融雪后10-14天(4月中旬至5月中旬)开花,传粉昆虫为熊蜂,对两者的物候监测以及植物结实率的统计发现,延胡索和熊蜂对早春的敏感度不同,导致了它们之间的物候错配,植物的结实率降低,因此物候错配是早春短命植物繁殖的主要限制因素。

此外,Doi等(2008)对李属(*Prunus*)植物和菜粉蝶的研究发现,在过去的几十年里,植物开花时间提前,而蝴蝶的出现时间推迟。开花前30-40天,植物受温度的强烈影响,而蝴蝶受温度的影响较小,两者对温度的最佳适应期不同;植物敏感期的温度自1953年以来急剧上升,而蝴蝶敏感期的温度变化不大,这种对气候敏感性的不同影响了李属植物与传粉昆虫的物候匹配。Rafferty和Ives (2011)研究了美国威斯康星州南部14种多年生植物始花期变化对传粉昆虫访花的影响发现,在过去70年中不受传粉昆虫限制的植物表现出提前开花,而受传粉昆虫限制的植物则没有变化,这一研究与已有植物-传粉昆虫物候不匹配的报道不同。一些植物的开花和传粉昆虫的活动受到其生物钟的控制,在精细的日变化时间尺度上开展植物开花和传粉昆虫活动周期的互作关系研究,目前还没有引起足够的重视(Fründ et al, 2011; Knop et al, 2018)。

2.3 传粉网络的构建和重组

气候变化导致的植物和传粉昆虫之间分布及

物候的错配,会破坏它们之间原有的互作关系,从而影响传粉网络结构的稳定。Burkle等(2013)利用历史数据集,量化了120年来全球变化对美国伊利诺伊州温带森林下层植物-传粉昆虫相互作用的干扰,研究发现50%蜂类传粉者的相互作用、网络结构和功能发生变化,可归因于植物和蜂类之间物候不匹配、非随机蜂类物种灭绝,以及现存物种空间共存的变化。同时,传粉服务的数量和质量随着时间的推移而下降,传粉网络结构对未来变化的适应力在逐渐降低。如果物种通过迁移扩散追踪气候变化的能力不同,新的物种组合可能会形成,解体和重组的相互作用网络可能会改变气候变化下物种的丰富度、分布和灭绝概率,这会增加物种灭绝的风险(Gilman et al, 2010)。

除了一些特化的传粉关系外,很多植物与传粉昆虫形成了泛化的连接,即一种植物在不同时间和地点能被不同的传粉昆虫访问,并且能获得相同的传粉效率。有研究表明随着海拔升高,物种的减少会导致传粉昆虫的丰富度下降。在高海拔地区,传粉昆虫对植物的选择更加泛化,其营养生态位宽度更大(Lara-Romero et al, 2019)。对传粉网络结构的研究表明,许多物种能够通过快速响应环境变化来持续生存,尽管它们的互惠伙伴的种类可能会改变(Burkle & Alarcón, 2011),即一些特化的传粉昆虫可能会消失,但一些泛化的传粉昆虫能够代替其传粉,实现重组。此外,风媒传粉在一定程度上也会取代或补充高山植物对传粉者的需求(Inouye et al, 2020),这有助于缓冲气候变暖对植物-传粉昆虫互作关系的影响。

3 气候变化对植物和传粉昆虫的功能性状、及植物繁殖的影响

3.1 植物功能性状的改变

自然状况下一些植物不同种群的表型发生变化,这些性状变化是否由气候变化直接引起,或是其可塑性导致,或是快速进化的结果,这些问题引起了学者们的关注(Franks et al, 2014)。随着气候的变化,植物种群可能不能适应新环境,选择迁移并追踪适合的生存条件,从而保持其适应性的最佳状态。然而这种选择是有限的,可能会导致种群与其他环境因素,如光周期等不同步,或与关键传粉昆

虫访花不同步(McNamara et al, 2011)。在极端的气候条件下,早春气候变暖能直接导致大量野生植物花部结构的损伤,从而影响植物的结实率(任宗昕等,未发表数据;图2)。

图2 早春干旱对植物花朵造成了直接伤害(2015年由于高温导致玉龙雪山黄花杓兰萎蔫,任宗昕摄)

Fig. 2 Early spring drought caused direct damage to plant flowers (Yulong Snow Mountain, *Cypripedium flavum* wilting due to high temperature in 2015, Photo by Zongxin Ren)

许多植物可能通过功能性状的表型可塑性或适应性进化应对气候变化(Hoffmann & Sgro, 2011; Anderson & Gezon, 2015)。Dai等(2017)在滇西北调查了不同海拔梯度的管花马先蒿(*Pedicularis siphonantha*)自然种群,并在低海拔开展同质园实验,研究表明移栽到低海拔的植株花期提前,花寿命缩短,花粉产量减少,而昆虫访花频率提高,种子产量增加。这种可塑性有助于植物在传粉前和传粉后调整其资源分配策略,可能有利于适应环境变化。Franks等(2014)讨论了可能影响植物表型可塑性和进化的因素,包括环境变化的模式、物种的生活史特征(包括世代和繁殖系统),以及基因流动的程度和方向。他们对38个研究案例的总结和分析表明,所有研究都显示了植物的表型可塑性或适应性响应,其中有26项研究显示这两种策略同时存在。然而,由于气候变化或其他选择压力,依赖传粉昆虫的植物的繁育系统转变如何响应气候变化仍有许多问题需要进一步探索。

3.2 传粉昆虫功能性状的改变

近期研究表明,一些长喙传粉昆虫多样性和种群数量的下降,传粉系统中的性状匹配正在受到威胁。Miller-Struttman等(2015)使用美国落基山脉中部1966–1980年和2012–2014年收集的熊蜂标本,测

量了两种高山熊蜂的喙长变化发现, 40年来两种熊蜂的喙长变短, 而与其传粉相关的花管长度并没有明显变化, 推测引起熊蜂喙长变化的原因可能是体型的减小, 以及与亚高山入侵熊蜂种类的竞争和食物资源减少。由于开花植物花蜜和花粉资源的减少, 有利于泛化熊蜂的觅食, 喙变短更适合于访问具短花冠管的植物。长喙熊蜂在花蜜资源较少的情况下, 其优势减弱, 这有可能推动短喙熊蜂种类的快速进化。

3.3 对传粉网络的影响

在传粉网络中物种间的功能性状匹配影响物种间互作关系(Vázquez et al, 2009)。如果植物或传粉昆虫某个功能性状缺失, 可能影响其功能多样性, 在营养级水平上引起植物-传粉昆虫互作生态位的收缩, 这意味着一个营养级水平上物种功能多样性的减少会引发另一营养级互作物种的竞争加剧(Gagic et al, 2015; Albrecht et al, 2018)。在评估气候变化对生物多样性的影响时, 虽然预测单个物种对气候变化的响应模型被广泛应用, 但生物间的相互作用常常被忽略, 气候变化在多大程度上影响种间互作尚不十分清楚。Schleuning等(2016)将物种分布模型与生态网络分析相结合, 测试了气候变化对欧洲中部地区超过700种动植物传粉网络的潜在影响, 对植物及其传粉昆虫(蜜蜂、蝴蝶和食蚜蝇)和种子传播者(鸟类)的气候生态位宽度分析发现, 与多样性较低的植物互作的传粉昆虫具有较狭窄的生态位, 更容易受到气候变化的影响。相反, 植物的特化程度与其生态位宽度和脆弱程度无关, 这种重要差异对在气候变化下预测其灭绝风险具有重要的影响, 因为从植物到传粉昆虫的级联效应很可能在其互作关系中引发传粉昆虫的灭绝, 并可能加剧气候变化对生物多样性的影响。因此, 考虑物种之间的相互作用对于准确预测气候变化对传粉昆虫的影响非常重要, 不同的传粉功能群在环境梯度的分布及其对气候变化的响应是不同的(Schleuning et al, 2016)。然而这方面的研究还较为匮乏。

3.4 对植物繁殖的影响

气候变化下, 植物-传粉昆虫互作关系的改变影响着植物的繁殖成功(Richman et al, 2020)。Eckert等(2010)对涉及27种植物的22项研究整合分析发现, 由于人为干扰和气候变化引起生境改变, 植物异交产生种子的比例显著下降。此外, 融雪时间和生长

季温度的持续改变对北极和高山的植物繁殖和种群动态产生重要影响(Kudo, 1991; Kudo et al, 2004; Kudo & Ida, 2013; Totland, 1997; Totland & Alatalo, 2002)。除了温度和降水外, 光周期的变化也影响植物的繁殖(Walker et al, 2019)。此外, 外来植物入侵也影响本土植物的繁殖成功(Hernández-Castellano et al, 2020)。通过增温实验发现, 入侵植物*Calluna vulgaris*对物候的响应更迅速, 特别是花密度较高的入侵物种, 增加了其对本土植物的传粉竞争(Giejsztowt et al, 2020)。气候变化一方面可能使那些无法迁移到新生境或环境适应能力低的物种增加灭绝的风险(Grazer & Martin, 2012); 另一方面可能会刺激物种遗传物质变化来适应环境(Jump & Penuelas, 2005; Parmesan, 2006; Visser, 2008)。目前有关植物微观进化在应对气候变化中的作用仍需要深入研究。

4 适合度的影响: 传粉限制

传粉功能的健康程度多以传粉昆虫多样性是否能维持植物的繁殖或作物的产量为指标。异交的植物依靠传粉昆虫来传递花粉(配子)实现有性生殖, 而花粉的数量或质量不足会降低植物繁殖的成功率, 即受到“传粉限制”(Ashman et al, 2004)。花粉接收量是植物繁殖成功的一个关键指标, 通过人工授粉实验可以估算传粉限制的程度, 如果通过人工异花授粉的植物结实率比自然传粉的植物高, 则表明其繁殖成功受传粉限制的影响, 而不是受非生物因素的影响(Bennett et al, 2018)。以往的研究表明, 大多数植物都存在传粉限制。Benjamin和Winfree(2014)研究了美国新泽西州南部的两个蓝莓品种的传粉限制程度, 发现栽培蓝莓存在较大的花粉限制。一些高山植物的传粉昆虫可利用率随着海拔的升高而降低(García-Camacho & Totland, 2009; Zhao & Wang, 2015)。目前气候变化或人为干扰正在加剧传粉限制的水平(IPBES, 2016)。

传粉限制通过影响繁殖适合度来影响植物花性状的自由选择水平(Harder & Aizen, 2010; Johnston & Bartkowska, 2017)。如果一个物种的种群数量受到种子产量的限制, 传粉限制也可能不同程度地减少该物种的丰富度, 从而改变群落的物种组成和结构(Ashman et al, 2004), 因此深入研究气

候变化引起的传粉限制的动态和潜在后果是非常必要的。需要关注的是, GloPL数据库汇集了用于评估全球1,265种野生植物传粉限制的强度和变异性的基础数据(Bennett et al, 2018), 为进一步研究提供了重要依据。

5 展望

全球大多数地区的生物受到气候变化的影响, 而且这些趋势可能在未来几十年内持续(He et al, 2019a, b)。以往对于植物、传粉昆虫在气候变化下的分布区变迁做了大量的模型预测(Elith et al, 2006; Bose et al, 2016; He et al, 2019a, b), 近年来的研究正逐步将物种间相互作用考虑到物种分布模型中(Pellissier et al, 2013)。随着物种分布预测方法的发展, 潜在的气候变化影响正在以越来越现实的方式被考虑到模型预测中(Bellard et al, 2012), 为了使模型预测结果更精准, 需要在模型预测中考虑和生物相关的高质量的基础数据(Grazer & Martin, 2012)。目前国内模型预测的数据主要来源, 除了数据库资料、植物志数据, 包括《中国植物志》和各地方植物志外, 还包括中国物种信息系统、遥感图像提取等(刘晓彤等, 2019)。

当前除了研究植物、传粉昆虫在时间和空间上对气候变化的响应外, 植物表型可塑性和快速适应性进化也需要深入探讨, 了解植物的可塑性和其调节自身温度的能力对于制定保护策略至关重要(van der Kooi et al, 2019)。一些昆虫可以通过表型适应性以及快速进化响应来调节和减轻气候变化的影响, 但目前对气候变化可能引发的昆虫遗传变化机理研究较为匮乏(Bale et al, 2002)。植物的表型和繁育系统对气候变化的响应相对难以检测, 在植物分布区迁移之前发生的种群波动很难察觉。对于气候条件持续变化时植物可能的响应速率和类型, 以及植物和其性状特异性预测的经验数据仍然相对较少。因此, 有必要开展更多的野外观察和控制实验, 以大样本量来检测种群随时间的变化; 同时需要建立相关的标准数据库, 综合研究和预测植物种群对气候变化的响应(Franks et al, 2014)。

在今后的工作中需要关注的问题和建议如下:

(1)覆盖生物多样性的多个尺度的研究; (2)植物-传粉昆虫互作网络的长期观测。(3)重要指示物种繁殖

适合度评价。(4)植物和传粉昆虫功能性状的改变和重组。特别是跨海拔梯度的多样地观测和物候数据的积累。(5)植物和传粉昆虫重要类群的评估和保护。依赖于传粉昆虫或者具有特化传粉系统的植物, 首当其冲会受到传粉昆虫种群数量波动的影响, 需要加强对这些重要类群的评估和保护。

致谢: 感谢Judith Trunschke博士、Graham Pyke教授 Klaus Lunau教授和Peter Bernhardt教授以及研究组成员参与讨论。

ORCID

任宗昕 <https://orcid.org/0000-0001-7265-065X>

赵延会 <https://orcid.org/0000-0002-7569-4591>

参考文献

- Aguirre-Gutiérrez J, Kissling WD, Biesmeijer JC, WallisDeVries MF, Reemer M, Carvalheiro LG (2017) Historical changes in the importance of climate and land use as determinants of Dutch pollinator distributions. *Journal of Biogeography*, 44, 696–707.
- Albrecht J, Classen A, Vollstädt MGR, Mayr A, Mollet NP, Costa DS, Dulle HI, Fischer M, Hemp A, Howell KM, Kleyer M, Nauss T, Peters MK, Tschapka M, Steffan-Dewenter I, Böhning-Gaese K, Schleuning M (2018) Plant and animal functional diversity drive mutualistic network assembly across an elevational gradient. *Nature Communications*, 9, 3177.
- Anderson JT, Gezon ZJ (2015) Plasticity in functional traits in the context of climate change: A case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (Brassicaceae). *Global Change Biology*, 21, 1689–1703.
- Ashman TL, Knight TM, Steets JA, Amarasekare P, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mazer SJ, Mitchell RJ, Morgan MT, Wilson WG (2004) Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85, 2408–2421.
- Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JEG, Harrington R, Hartley S, Jones TH, Lindroth RL, Press MC, Symrnioudis I, Watt AD, Whittaker JB (2002) Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8, 1–16.
- Bartomeus I, Ascher JS, Wagner D, Danforth BN, Colla S, Kornbluth S, Winfree R (2011) Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 20645–20649.

- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365–377.
- Benjamin FE, Winfree R (2014) Lack of pollinators limits fruit production in commercial blueberry (*Vaccinium corymbosum*). *Environmental Entomology*, 43, 1574–1583.
- Bennett JM, Steets JA, Burns JH, Durka W, Vamosi JC, Arceo-Gómez G, Burd M, Burkle LA, Ellis AG, Freitas L, Li J, Rodge JG, Wolowski M, Xia J, Ashman TL, Knight TM (2018) GloPL, a global data base on pollen limitation of plant reproduction. *Scientific Data*, 5, 180249.
- Bertin RI (2008) Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 135, 126–146.
- Bingham RA, Orthner AR (1998) Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391, 238–239.
- Bose R, Munoz F, Ramesh BR, Pelissier R (2016) Past potential habitats shed light on the biogeography of endemic tree species of the Western Ghats biodiversity hotspot, south India. *Journal of Biogeography*, 43, 899–910.
- Burkle LA, Alarcón R (2011) The future of plant–pollinator diversity: Understanding interaction networks across time, space and global change. *American Journal of Botany*, 98, 528–538.
- Burkle LA, Marlin JC, Knight TM (2013) Plant–pollinator interactions over 120 years: Loss of species, co-occurrence, and function. *Science*, 339, 1611–1615.
- CaraDonna PJ, Cunningham JL, Iler AM (2018) 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. *Functional Ecology*, 32, 2345–2356.
- Cavanaugh KC, Kellner JR, Forde AJ, Gruner DS, Parker JD, Rodriguez W, Feller IC (2014) Poleward expansion of mangroves is a threshold response to decreased frequency of extreme cold events. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 723–727.
- Chen QH, Yin YJ, Zhao R, Yang Y, da Silva JAT, Yu XN (2020) Incorporating local adaptation into species distribution modeling of *Paeonia mairei*, an endemic plant to China. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1717.
- Dai WK, Amboka GM, Kadior EL, Wang QF, Yang CF (2017) Phenotypic plasticity of floral traits and pollination adaption in an alpine plant *Pedicularis siphonantha* D. Don when transplanted from higher to lower elevation in Eastern Himalaya. *Journal of Mountain Science*, 14, 1995–2002.
- Doi H, Gordo O, Katano I (2008) Heterogeneous intra-annual climatic changes drive different phenological responses at two trophic levels. *Climate Research*, 36, 181–190.
- Eckert CG, Kalisz S, Geber MA, Sargent R, Elle E, Cheptou PO, Goodwillie C, Johnston MO, Kelly JK, Moeller DA, Porcher E, Ree RH, Vallejo-Marín M, Winn AA (2010) Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 35–43.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberon J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151.
- Franks SJ, Weber JJ, Aitken SN (2014) Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evolutionary Applications*, 7, 123–139.
- Fründ J, Dormann CF, Tschamntke T (2011) Linne's floral clock is slow without pollinators-flower closure and plant–pollinator interaction webs. *Ecology Letters*, 14, 896–904.
- Gagic V, Bartomeus I, Jonsson T, Taylor A, Winqvist C, Fischer C, Slade EM, Steffan-Dewenter I, Emmerson M, Potts SG, Tschamntke T, Weisser W, Bommarco R (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20142620.
- Gallai N, Salles JM, Settele J, Vaissière BE (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68, 810–821.
- García-Camacho R, Totland Ø (2009) Pollen limitation in the alpine: A meta-analysis. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 41, 103–111.
- Garibaldi LA, Carvalheiro LG, Vaissiere BE, Gemmill-Herren, B, Hipolito J, Freitas BM, Ngo HT, Azzu N, Saez A, Astrom J, An JD, Blochtein B, Buchori D, Garcia FJC, da Silva FO, Devkota K, Ribeiro MD, Freitas L, Gaglianone MC, Goss M, Irshad M, Kasina M, Pacheco AJS, Kiill LHP, Kwapong P, Parra GN, Pires C, Pires V, Rawal RS, Rizali A, Saraiva AM, Veldtman R, Viana BF, Witter S, Zhang H (2016) Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science*, 351, 388–391.
- Gérard M, Vanderplanck M, Wood T, Michez D (2020) Global warming and plant–pollinator mismatches. *Emerging Topics in Life Sciences*, 4, 77–86.
- Giejsztowt J, Classen AT, Deslippe JR (2020) Climate change and invasion may synergistically affect native plant reproduction. *Ecology*, 101, e02913.
- Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J, Gilchrist GW, Holt RD (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 325–331.
- Gorostiague P, Sajama J, Ortega-Baes P (2018) Will climate change cause spatial mismatch between plants and their pollinators? A test using Andean cactus species. *Biological*

Conservation, 226, 247–255.

Grazer VM, Martin OY (2012) Investigating climate change and reproduction: Experimental tools from evolutionary biology. *Biology*, 1, 411–438.

Hällfors MH, Liao J, Dzurisin J, Grundel R, Hyvärinen M, Towle K, Wu GC, Hellmann JJ (2016) Addressing potential local adaptation in species distribution models: Implications for conservation under climate change. *Ecological Applications*, 26, 1154–1169.

Harder LD, Aizen MA (2010) Floral adaptation and diversification under pollen limitation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 529–543.

He X, Burgess KS, Gao LM, Li DZ (2019a) Distributional responses to climate change for alpine species of *Cyananthus* and *Primula* endemic to the Himalaya-Hengduan Mountains. *Plant Diversity*, 41, 26–32.

He X, Burgess KS, Yang XF, Ahrends A, Gao LM, Li DZ (2019b) Upward elevation and northwest range shifts for alpine *Meconopsis* species in the Himalaya-Hengduan Mountains region. *Ecology and Evolution*, 9, 4055–4064.

Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes AL, Totland Ø (2009) How does climate warming affect plant–pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12, 184–195.

Hernández-Castellano C, Rodrigo A, Gómez JM, Stefanescu C, Calleja JA, Reverté S, Bosch J (2020) A new native plant in the neighborhood: Effects on plant–pollinator networks, pollination, and plant reproductive success. *Ecology*, 101, e03046.

Hoffmann AA, Sgro CM (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479–485.

Huang JX, An JD (2018) Species diversity, pollination application and strategy for conservation of the bumblebees of China. *Biodiversity Science*, 26, 486–497. (in Chinese with English abstract) [黄家兴, 安建东 (2018) 中国熊蜂多样性、人工利用与保护策略. *生物多样性*, 26, 486–497.]

Inouye DW (2020) Effects of climate change on alpine plants and their pollinators. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1469, 26–37.

IPBES (2016) Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production. In: *Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services Deliverables of the 2014–2018 Work Programme* (eds Potts SG, Imperatriz-Fonseca VL, Ngo HT, Biesmeijer JC, Breeze TD, Dicks LV, Garibaldi LA, Hill R, Settele J, Vanbergen AJ, Aizen MA, Cunningham SA, Eardley C, Freitas BM, Gallai N, Kevan PG, Kovács-Hostyánszki A, Kwapong PK, Li J, Li X, Martins DJ, Nates-Parra G, Pettis JS, Rader R, Viana BF), pp. 1–28. IPBES, Bonn, Germany.

Johnson DM, Büntgen U, Frank DC, Kausrud K, Haynes KJ, Liebhold AM, Esper J, Stenseth NC (2010) Climatic

warming disrupts recurrent alpine insect outbreaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 20576–20581.

Johnston MO, Bartkowska MP (2017) Individual pollen limitation, phylogeny and selection. *New Phytologist*, 214, 909–912.

Jump AS, Penuelas J (2005) Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8, 1010–1020.

Kelly AE, Goulsten ML (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11823–11826.

Kerr JT, Pindar A, Galpern P, Packer L, Potts SG, Roberts SM, Rasmont P, Schweiger O, Colla SR, Richardson LL, Wagner DL, Gall LF, Sikes DS, Pantoja A (2015) Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science*, 349, 177–180.

Klein AM, Vaissiere BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 303–313.

Knop E, Gerpe C, Ryser R, Hofmann F, Menz MHM, Trösch S, Ursenbacher S, Zoller L, Fontaine C (2018) Rush hours in flower visitors over a day-night cycle. *Insect Conservation and Diversity*, 11, 267–275.

Konvicka M, Maradova M, Benes J, Fric Z, Kepka P (2003) Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: Effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 403–410.

Kudo G (1991) Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arctic and Alpine Research*, 23, 436–443.

Kudo G, Ida TY (2013) Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology*, 94, 2311–2320.

Kudo G, Nishikawa Y, Kasagi T, Kosuge S (2004) Does seed production of spring ephemerals decrease when spring comes early? *Ecological Research*, 19, 255–259.

Lara-Romero C, Seguí J, Pérez-Delgado A, Nogales M, Traveset A (2019) Beta diversity and specialization in plant–pollinator networks along an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 46, 1598–1610.

Lenoir J, Gegout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320, 1768–1771.

Li DK, Wang Z (2020) Spatiotemporal variation of vegetation phenology and its response to climate in Qinling Mountains based on MCD12Q2. *Ecology and Environmental Sciences*, 29, 11–22. (in Chinese with English abstract) [李登科, 王钊 (2020) 基于MCD12Q2的秦岭植被物候时空变化及对气候的响应. *生态环境学报*, 29, 11–22.]

Liu PF, Wu J, Li HY, Lin SW (2011) Economic values of bee

- pollination to China's agriculture. *Scientia Agricultura Sinica*, 44, 5117–5123. (in Chinese with English abstract)
[刘朋飞, 吴杰, 李海燕, 林素文 (2011) 中国农业蜜蜂授粉的经济价值评估. *中国农业科学*, 44, 5117–5123.]
- Liu XT, Yuan Q, Ni J (2019) Research advances in modelling plant species distribution in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 273–283. (in Chinese with English abstract)
[刘晓彤, 袁泉, 倪健 (2019) 中国植物分布模拟研究现状. *植物生态学报*, 43, 273–283.]
- McNamara JM, Barta Z, Klaassen M, Bauer S (2011) Cues and the optimal timing of activities under environmental changes. *Ecology Letters*, 14, 1183–1190.
- Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price MV (2007) Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10, 710–717.
- Menéndez R, González-Megías A, Collingham Y, Fox R, Roy DB, Ohlemüller R, Thomas CD (2007) Direct and indirect effects of climate and habitat factors on butterfly diversity. *Ecology*, 88, 605–611.
- Miller-Struttmann NE, Geib JC, Franklin JD, Kevan PG, Holdo RM, Ebert-May D, Lynn AM, Kettenbach JA, Hedrick E, Galen C (2015) Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science*, 349, 1541–1544.
- Ollerton J (2017) Pollinator diversity: Distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 353–376.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326.
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669.
- Pellissier L, Rohr RP, Ndiribe C, Pradervand JN, Salamin N, Guisan A, Wisz M (2013) Combining food web and species distribution models for improved community projections. *Ecology and Evolution*, 3, 4572–4583.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 345–353.
- Pyke GH, Thomson JD, Inouye DW, Miller TJ (2016) Effects of climate change on phenologies and distributions of bumble bees and the plants they visit. *Ecosphere*, 7, e01267.
- Rafferty NE, Diez JM, Bertelsen CD (2020) Changing climate drives divergent and nonlinear shifts in flowering phenology across elevations. *Current Biology*, 30, 432–441.
- Rafferty NE, Ives AR (2011) Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant–pollinator interactions. *Ecology Letters*, 14, 69–74.
- Ren ZX, Wang H, Peter B, Li DZ (2014) Insect pollination and self-incompatibility in edible and/or medicinal crops in southwestern China, a global hotspot of biodiversity. *American Journal of Botany*, 101, 1700–1710.
- Ren ZX, Zhao YH, Liang H, Tao ZB, Tang H, Zhang HP, Wang H (2018) Pollination ecology in China from 1977 to 2017. *Plant Diversity*, 40, 172–180.
- Richman SK, Levine JM, Stefan L, Johnson CA (2020) Asynchronous range shifts drive alpine plant–pollinator interactions and reduce plant fitness. *Global Change Biology*, 26, 3052–3064.
- Scaven VL, Rafferty NE (2013) Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions. *Current Zoology*, 59, 418–426.
- Schleuning M, Fründ J, Schweiger O, Welk E, Albrecht J, Albrecht M, Beil M, Benadi G, Blüthgen N, Bruehlheide H, Böhning-Gaese K, Dehling DM, Dormann CF, Exeler N, Farwig N, Harpke A, Hickler T, Kratochwil A, Kuhlmann M, Kühn I, Michez D, Mudri-Stojnić S, Plein M, Rasmont P, Schwabe A, Settele J, Vujić A, Weiner CN, Wiemers M, Hof C (2016) Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature Communications*, 7, 13965.
- Sherry RA, Zhou XH, Gu SL, Arnone JA, Schimel DS, Verburg PS, Wallace LL, Luo YQ (2007) Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 198–202.
- Sosa-Pivatto M, Cosacov A, Baranzelli MC, Iglesias MR, Espíndola A, Sérsic AN (2017) Do 120,000 years of plant–pollinator interactions predict floral phenotype divergence in *Calceolaria polyrhiza*? A reconstruction using species distribution models. *Arthropod–Plant Interactions*, 11, 351–361.
- Thackeray SJ, Henrys PA, Hemming D, Bell JR, Botham MS, Burthe S, Helaouet P, Johns DG, Jones ID, Leech DI, Mackay EB, Massimino D, Atkinson S, Bacon PJ, Brereton TM, Carvalho L, Clutton-Brock TH, Duck C, Edwards M, Elliott JM, Hall SJG, Harrington R, Pearce-Higgins JW, Høye TT, Kruuk LEB, Pemberton JM, Sparks TH, Thompson PM, White I, Winfield IJ, Wanless S (2016) Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, 535, 241–245.
- Theobald EJ, Breckheimer I, HilleRisLambers J (2017) Climate drives phenological reassembly of a mountain wildflower meadow community. *Ecology*, 98, 2799–2812.
- Totland Ø (1997) Effects of flowering time and temperature on growth and reproduction in *Leontodon autumnalis* var. *taraxaci*, a late flowering alpine plant. *Arctic and Alpine Research*, 29, 285–290.
- Totland Ø, Alatalo JM (2002) Effects of temperature and date of snowmelt on growth, reproduction, and flowering phenology in the arctic/alpine herb, *Ranunculus glacialis*. *Oecologia*, 133, 168–175.
- Tsiftsis S, Djordjević V (2020) Modelling sexually deceptive orchid species distributions under future climates: The

- importance of plant–pollinator interactions. Scientific Reports, 10, 10623.
- van der Kooi CJ, Kevan PG, Koski MH (2019) The thermal ecology of flowers. *Annals of Botany*, 124, 343–353.
- Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP (2009) Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, 103, 1445–1457.
- Visser ME (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 649–659.
- Walker WH, Meléndez-Fernández OH, Nelson RJ, Reiterer RJ (2019) Global climate change and invariable photoperiods: A mismatch that jeopardizes animal fitness. *Ecology and Evolution*, 9, 10044–10054.
- Wang DN, Tang XL, Lian Y, Cui JL, Du CY, Ji YH (2020) Response of phenology of three typical deciduous trees to climate warming—Take Changbai Mountains as an example. *Journal of Northeast Forestry University*, 48(9), 51–55. (in Chinese with English abstract) [王冬妮, 唐晓玲, 廉毅, 崔佳龙, 杜春英, 纪仰慧 (2020) 气候增暖对3种典型落叶乔木物候的影响——以长白山区为例. *东北林业大学学报*, 48(9), 51–55.]
- Wang M, Sang WG (2020) The change of phenology of tree and shrub in warm temperate zone and their relationships with climate change. *Ecological Science*, 39, 164–175. (in Chinese with English abstract) [王明, 桑卫国 (2020) 暖温带乔木和灌木物候变化及对气候变化的响应. *生态科学*, 39, 164–175.]
- Warren MS, Hill JK, Thomas JA, Asher J, Fox R, Huntley B, Royk DB, Telfer MG, Jeffcoate S, Harding P, Jeffcoate G, Willis SG, Greatorex-Davies JN, Moss D, Thomas CD (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, 414, 65–69.
- Williams PH, Huang JX, An JD (2017) Bear wasps of the Middle Kingdom: A decade of discovering China's bumblebees. *Antenna*, 41, 21–24.
- Wilson RJ, Gutierrez D, Gutierrez J, Martinez D, Agudo R, Monserrat VJ (2005) Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, 8, 1138–1146.
- Wolf S, Moritz RFA (2008) Foraging distance in *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 39, 419–427.
- Xiao YA, Zhang SS, Yan XH, Dong M (2015) New advances in effects of global warming on plant–pollinator networks. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3871–3880. (in Chinese with English abstract) [肖宜安, 张斯斯, 闫小红, 董鸣 (2015) 全球气候变暖影响植物–传粉者网络的研究进展. *生态学报*, 35, 3871–3880.]
- Xu XT, Yang Y, Wang LS (2008) Geographic distribution and potential distribution estimation of *Pseudotsuga schrenkii*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 32, 1134–1145. (in Chinese with English abstract) [徐晓婷, 杨永, 王利松 (2008) 白豆杉的地理分布及潜在分布区估计. *植物生态学报*, 32, 1134–1145.]
- Yang LP, Zhang CH, Dai HY, Lü DB, Han J (2020) Effects of climate change on phenophase of woody plants at the northern foot of Yinshan Mountain. *Journal of Meteorology and Environment*, 36, 102–107. (in Chinese with English abstract) [杨丽萍, 张存厚, 代海燕, 吕迪波, 韩君 (2020) 气候变化对阴山北麓木本植物物候期的影响. *气象与环境学报*, 36, 102–107.]
- Zhang L, Liu SR, Sun PS, Wang TL (2011) Comparative evaluation of multiple models of the effects of climate change on the potential distribution of *Pinus massoniana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1091–1105. (in Chinese with English abstract) [张雷, 刘世荣, 孙鹏森, 王同立 (2011) 气候变化对马尾松潜在分布影响预估的多模型比较. *植物生态学报*, 35, 1091–1105.]
- Zhao ZG, Wang YK (2015) Selection by pollinators on floral traits in generalized *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae) along altitudinal gradients. *PLoS ONE*, 10, e0118299.

(责任编辑: 朱朝东 责任编辑: 时意专)