



青藏高原及周边高山地区的植物繁殖生态学研究进展

张 婵¹ 安宇梦¹ Yun JÄSCHKE² 王林林³ 周知里³ 王力平³ 杨永平^{3*} 段元文^{3*}

¹河南师范大学生命科学学院, 河南新乡 453007; ²Senckenberg Natural History Museum, Görlitz, 02826, Germany; ³中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650201

摘 要 青藏高原及周边高山地区孕育了极为丰富的植物多样性资源, 研究该地区植物如何顺利完成繁殖过程有助于我们理解植物对典型高山环境的进化和适应机制。该文综述了青藏高原地区高山植物在资源分配、繁殖方式、花部特征演化等方面的研究进展, 包括全球气候变化对植物繁殖特征的影响, 以及一些新技术和新方法在本研究领域的应用。在高山地区限制性环境中, 随海拔升高, 繁殖分配通常表现出增大的趋势, 其中投入到雄性资源的比例上升, 但具体的资源分配模式还要取决于植株的交配系统、个体大小、生活史特征、遗传特性以及环境中的资源有效性等。面对资源和传粉的双重限制, 植物在不同繁殖方式之间存在权衡, 当传粉者稀少时, 克隆繁殖和自交有利于繁殖保障; 而有性繁殖和异交能够提高种子的质量和后代的遗传多样性, 从而在复杂多变的气候条件下有利于种群的维持。因此, 不同繁殖方式的结合以及泛化的传粉互作网络可能是应对高山限制性环境的最优选择。花部特征的演化主要受到当地传粉者的选择压力, 但是外来传粉者、植食者、盗蜜者以及非生物环境(如温度、雨水和紫外辐射等)对花部性状的影响越来越受到重视。近年来, 青藏高原因其脆弱性和对气候变化的高度敏感性而在全球气候变化研究中备受关注, 以全球变暖和氮沉降增加为显著特征的全球气候变化正在直接或间接地影响着该地区高山植物的繁殖特征。气候变化影响植物和传粉者的物候并引起物种的迁移, 最终将导致植物与传粉者的时空不匹配。植物通过改变花部特征(花展示、花冠结构、花报酬的数量和质量)来响应气候变化, 这可能会改变其传粉者的类型、数量和访花行为, 从而最终影响植物的繁殖成功。3D打印和高通量测序等新技术和新方法的应用有助于促进植物繁殖生态研究的进一步发展。3D打印的花能够精确控制其形态构造, 可以用于研究精细的花部特征变化对于传粉者行为的影响, 在此基础上与人工饲养的传粉者结合使用, 有助于进一步研究传粉者介导的花部特征演化。随着高通量测序技术的发展, 植物繁殖生态学领域, 尤其是花部特征演化的许多重要问题的潜在机制得以深入研究。该文最后提出了目前研究中需要注意的问题以及值得深入研究的发展方向。

关键词 青藏高原; 繁殖分配; 性分配; 克隆繁殖; 有性繁殖; 花部特征演化

张婵, 安宇梦, Jäschke Y, 王林林, 周知里, 王力平, 杨永平, 段元文 (2020). 青藏高原及周边高山地区的植物繁殖生态学研究进展. 植物生态学报, 44, 1–21. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0296

Processes on reproductive ecology of plant species in the Qinghai-Xizang Plateau and adjacent highlands

ZHANG Chan¹, AN Yu-Meng¹, Yun JÄSCHKE², WANG Lin-Lin³, ZHOU Zhi-Li³, WANG Li-Ping³, YANG Yong-Ping^{3*}, and DUAN Yuan-Wen^{3*}

¹College of Life Sciences, Henan Normal University, Xinxiang, Henan 453007, China; ²Senckenberg Natural History Museum, Görlitz, 02826, Germany; and ³Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China

Abstract

The Qinghai-Xizang Plateau and its adjacent highlands host a rich plant diversity, and understanding on how plant species reproduce successfully in those high mountain regions would be of great help for us to discover the evolution and adaptability of plants to the typical alpine environments. Here, we reviewed the progresses of plant reproductive ecology in the Qinghai-Xizang Plateau and its adjacent highlands, with emphases on resource allocation, reproductive mode, evolution of floral traits, etc. We also summarized the impacts of global climate

收稿日期Received: 2019-11-03 接受日期Accepted: 2020-01-01

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA20040000和XDA20050000)和国家自然科学基金(31500193和31700368)。Supported by the Strategic Priority Research Program of Chinese Academy of Sciences (XDA20040000 and XDA20050000), and the National Natural Science Foundation of China (31500193 and 31700368).

* 通信作者Corresponding author (Yang YP: yangyp@mail.kib.ac.cn; Duan YW: duanyw@mail.kib.ac.cn)

changes on plant reproduction, and the applications of new technologies and methods in this research field to explore the potential mechanisms of plant evolution and adaptation. In the stressful environments of high mountain areas, with the increase of altitude, the reproductive allocation usually shows a trend of increase, and the proportion of resources invested in male function also increases. However, the specific pattern of resource allocation strongly depends on the mating system, individual size, life history, genetic variation and resource availability. In the context of resource and pollination limitation, plants will weight different reproductive modes. Clonal reproduction and self-pollination are conducive to reproductive assurance in populations with pollinator scarcity, while sexual reproduction and cross-pollination can improve seed quality and genetic diversity of offspring, which could benefit population survival in the potential climate fluctuations. Therefore, the combinations of different reproductive modes and the generalized pollination networks may be the good choices to adapt to the stressful environments of highlands. The evolution of floral traits might be mainly driven by the selective pressure of local pollinators, but more and more attentions have been paid to the effects of exotic pollinators, herbivores, nectar robbers and abiotic environments such as temperature, precipitation and ultraviolet radiation on floral traits. In recent years, the Qinghai-Xizang Plateau has become one of research hotspots because of its fragility and sensitivity to climate change. Global climate change, characterized by global warming and increased nitrogen deposition, is directly or indirectly affecting the reproductive characteristics of plant species in the region. Climate change may cause shifts of phenology and distribution area of plants and pollinators, which leads to temporal decoupling and spatial mismatch between them. Plants can respond to climate change by adjusting floral traits (floral display, corolla structure, quantity and quality of reward), which may result in changes of type, amount and foraging behaviors of pollinators and affect reproductive success of plants at last. The applications of new technologies and methods could advance our knowledge on plant reproductive ecology. 3D printed flowers could control floral traits precisely and could be employed in examining the effects of subtle changes of floral traits on pollinator behaviors, which would be useful in understanding pollinator mediated selection on floral traits in combination with the uses of commercial pollinators. Importantly, with the development of high-throughput sequencing, the underlying mechanisms of important topics in plant reproductive ecology could be discovered more easily than before, especially in the field of floral evolution. As a conclusion, key issues that need additional attention in the current research as well as the fields worthy of further study are highlighted.

Key words Qinghai-Xizang Plateau; reproductive allocation; sexual allocation; clonal reproduction; sexual reproduction; floral evolution

Zhang C, An YM, Jäschke Y, Wang LL, Zhou ZL, Wang LP, Yang YP, Duan YW (2020). Processes on reproductive ecology of plant species in the Qinghai-Xizang Plateau and adjacent highlands. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1–21. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0296

素有“世界屋脊”和地球“第三极”之称的青藏高原平均海拔超过4 000 m, 面积约 $2.5 \times 10^6 \text{ km}^2$, 是世界上面积最大、海拔最高的高原。本文所指的青藏高原及周边高山地区主要包括青海省和西藏自治区的全部以及四川省、云南省和甘肃省的部分地区, 邻国喜马拉雅高山地区的部分研究也有所涉及。青藏高原气候条件极具特色, 在植物生长季节, 主要受西南季风的控制, 降水及气温由东南向西北逐渐降低(An *et al.*, 2001; Piao *et al.*, 2003; 卢鹤立等, 2007)。受地形和水热条件的影响, 青藏高原植被类型呈现出明显的水平和垂直地带性变化特征。整体来看, 青藏高原东南部以森林群落为主, 逐渐向西北过渡为高寒草甸、高寒草原及荒漠。青藏高原部分地区的垂直地带性变化同样非常明显, 随海拔升

高由森林植被逐渐过渡为灌丛、草甸、流石滩, 而这一特征主要体现在藏东南海拔跨度较大的高山地区(郑度和陈伟烈, 1981)。

青藏高原独特的地形和气候条件孕育了极为丰富的植物多样性资源, 其中高原东南部的东喜马拉雅-横断山脉地区不仅是我国特有植物种类最为丰富的地区, 而且是现代北温带和高山植物区系的重要分化和起源中心(Huang *et al.*, 2016)。青藏高原隆升引起地理格局和自然环境的剧烈变化, 高山、峡谷等地理屏障阻碍了物种间基因流动, 提供了异质性生境和新的生态位, 从而驱动了植物的辐射演化和种类多样化(Yu *et al.*, 2019)。青藏高原地区维管植物种数约占中国的1/2, 其中仅分布于该区域的特有种类占35%以上(孙航, 2013), 特有种子植物共

计113科519属3 764种。分子钟的证据表明, 青藏高原一些大属类群都是伴随着高原隆升分化形成的(于海彬等, 2018)。进入第四纪更新世后(2.6–0.1 Ma), 冰期-间冰期的周期性气候波动进一步造就了青藏高原现今的植物多样性分布格局(Yu *et al.*, 2019)。谱系地理学研究指出, 该地区高山植物群体演化历史主要分为两种模式: 一、冰期退却到高原边缘的避难所, 冰后期回迁到高原面, 其中横断山脉地区常作为主要的避难所, 这也是该地区植物多样性丰富的原因之一; 二、地理隔离使得高原内部也存在很多避难所(含微型避难所), 如三江源地区, 植物在冰后期发生局域性扩张, 使得这些地区的物种多样性也比较丰富(Qiu *et al.*, 2011)。

青藏高原及周边地区以低温、强风、强紫外辐射等严酷的气候条件和较短的生长季节为特征, 生态因子极不稳定, 温度昼夜波动极大, 夏季暴风雨频发, 属于典型的资源限制型生境。严酷的环境条件影响植物的生长和繁殖过程, 因此该地区植物的生长和繁殖都表现出对高山环境极强的适应性(Sun *et al.*, 2014)。在植物生长过程中, 繁殖阶段对外界环境最为敏感(牛翠娟等, 2015)。繁殖作为生物繁衍后代并进行种族延续的最基本行为和过程, 不仅是种群形成、发展和进化的一个核心问题, 也是生物群落和生态系统演替的基础。繁殖资源分配策略(繁殖分配、性分配), 繁殖方式(无性繁殖、有性繁殖), 花部特征演化等内容都是植物繁殖生态学研究关注的核心问题, 近年来, 全球气候变化对植物繁殖特征的影响也备受关注。青藏高原及其周边高山地区恶劣的环境条件和不可预测的生态因子为植物的繁殖策略与生态适应研究提供了“天然实验室”。

目前, 该地区高山植物的繁殖适应性研究已取得长足进步, 但是仍缺乏针对性、概括性的系统报道。虽然已有彭德力等(2012)和Sun等(2014)两篇相关综述研究, 但彭德力等(2012)是对国内外高山植物繁殖策略进行概述而非针对青藏高原地区, 而该地区作为许多重要的现代高山植物类群的分布和分化中心, 其植物繁殖生态学研究具有独特性和代表性; Sun等(2014)的综述内容为青藏高原地区植物的生存和繁殖, 涉及方面广, 但就具体繁殖生态相关研究与本文的涵盖面和侧重点有所不同。本文在新增近几年最新研究成果的基础上, 首先针对植物繁殖生态学领域的核心研究内容——资源分配策

略、繁殖方式权衡、花部特征演化展开论述。资源分配部分在全面总结影响繁殖分配和性分配的生物和非生物因素的基础上, 特别就结论存在分歧的两大问题, 即“繁殖分配与海拔梯度的关系”和“性分配与个体大小的关系”进行深入分析, 通过全面归纳前人研究结果, 得出较为普适性的规律并针对性地提出当前研究的不足。繁殖方式部分, 从不同方式的权衡和结合两个角度分析了植物面对不同选择压力时的最优繁殖策略, 并对近年来该地区群落水平上的研究现状加以总结。花部特征演化部分, 区分了传粉者和非传粉者两种驱动因素, 除了以往研究中关注的花对称性和花大小等特征外, 还分析了“蜜导”和报酬等花部特征的适应进化, 并总结了该地区高山植物花色组成随海拔梯度的变化规律。此外, 放养蜜蜂、植食动物、盗蜜行为和紫外辐射等在花部特征演化中的重要作用在本文中也分别加以讨论。本文系统综述了青藏高原及周边高山地区植物繁殖生态学领域核心内容的主要研究进展, 并增加了全球变暖和氮沉降对植物繁殖特征的影响以及新技术新方法在该领域的应用, 最后对今后该地区植物繁殖生态学研究提出一些设想, 希望能够引起更多研究者对此领域的关注。

1 繁殖资源分配策略

资源分配模式在很大程度上反映了植物的生活史特征以及对环境的适应策略, 是植物生活史理论研究的重点(张大勇和姜新华, 2001)。繁殖资源分配主要包括繁殖分配(reproductive allocation)和性分配(sexual allocation)两个方面, 其中繁殖分配是用于繁殖结构的资源在总资源投入量中所占的比例, 而性分配通常被认为是繁殖资源投入到雄性功能的比例。植株的交配系统、个体大小、生活史特征、遗传特性以及环境中的资源有效性等都与繁殖资源分配相关(张大勇和姜新华, 2001)。在高山地区限制性环境中, 植物如何实现有限资源的优化分配显得尤为重要。

1.1 繁殖分配

高山环境中, 随海拔的升高, 温度、生长季长短和资源有效性等环境变量均会降低, 传粉昆虫多样性、丰富度和活动能力也受到限制, 因此植物投入到生长和繁殖的资源比例也会相应地发生变化。通常情况下, 随环境胁迫程度的加强(如海拔的升高),

植物个体大小趋于变小, 营养器官和繁殖器官的生物量均减少, 但营养器官生物量减少的幅度更大, 导致植物繁殖分配表现出增加的趋势, 因为只有在一定范围内减少分配给支持结构(营养器官)的资源比例而提高繁殖器官的资源比例, 才能保证繁殖成功, 这表明在生存环境更为恶劣的高山地区, 繁殖功能被放在了生存选择的优先位置。Fabbro和Körner (2004)对阿尔卑斯山地区50种高山植物生物量分配沿海拔变化的研究表明, 高海拔地区植物的繁殖分配约是低海拔地区的3倍, 植物茎的功能从低海拔地区主要支持光合器官(叶)转变为在高海拔地区主要支持繁殖器官(花)。总结青藏高原地区31种植物的37项研究, 结果表明, 随海拔升高, 绝大多数植物的个体大小减小(物种比例96.7%), 营养器官生物量减少(94.4%), 繁殖器官生物量减少(82.6%), 而繁殖分配增加(80.0%), 详见附录I。进一步区分植物的生活型发现, 一年生和两年生植物的繁殖分配与海拔呈显著正相关关系(图1A), 而多年生植物相关性不显著(图1B), 这可能是因为多年生植物中, 除了营养生长和繁殖生长之间的权衡, 还存在当前繁殖和未来繁殖的权衡(张大勇, 2004)。然而, 另一些研究则发现繁殖分配随海拔升高呈下降趋势。Iwasa和Cohen (1989)认为, 多年生草本植物的繁殖分配与生长季长度正相关, 而随着海拔的升高植物生长季缩短, 因此多年生草本植物的繁殖分配应呈现降低的趋势, 但是高海拔地区土壤有机物不易分解而导致土壤潜在肥力增加(Zhao *et al.*, 2006), 这可能会补偿生长季缩短的不利影响。另外, 一些植物在恶劣环境中为了首先保证存活率, 会将

更大比例的资源分配给营养生长, 尤其是在生活史早期阶段, 植株的繁殖分配会降低或推迟繁殖(Kozłowski, 1992)。徐波等(2013)对百合科野生暗紫贝母(*Fritillaria unibracteata*)的研究发现, 多年生高山草本植物生物量分配模式在不同生活史阶段对海拔变化的响应存在显著差异, 幼年阶段的植物更倾向于通过增加光合器官生物量来补偿高海拔较低的光合速率, 而处于有性繁殖阶段的植物其繁殖分配则表现出随海拔升高而显著增加的趋势。还有的研究发现繁殖分配在不同海拔间差异不显著, 这可能是由于研究地点土壤肥力较高, 导致植物不存在资源限制(孟丽华等, 2011)。总之, 植物繁殖分配模式随海拔的升高并不总是呈现一致性的变化规律, 一是因为不同物种对环境因子的响应程度存在差异, 即使同属亲缘种面对相似的环境压力也可能会产生不同的适应对策; 二是受到了外界其他环境因子的影响(见下文)。值得注意的是, 目前该地区的相关研究多集中于多年生植物和少数类群(菊科和毛茛科为主)(附录I), 今后应该针对不同生活型、交配系统类型和系统发育背景的植物开展更广泛的研究。

还有一些研究发现繁殖分配与环境胁迫程度的关系可能在大尺度的环境梯度(如海拔)上并不明显, 而与植株本身的遗传特性、个体大小、交配系统以及所处的具体生境(土壤水分、土壤养分、传粉环境等)有关(李冰等, 2013)。例如, 毛茛科钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*)的繁殖分配与海拔高度负相关, 而同属的条叶银莲花(*A. trullifolia* var. *linearis*)以及同一科的粗距翠雀花(*Delphinium pachycentrum*)的繁殖分配与海拔的相关性却并不显著(樊宝丽等,

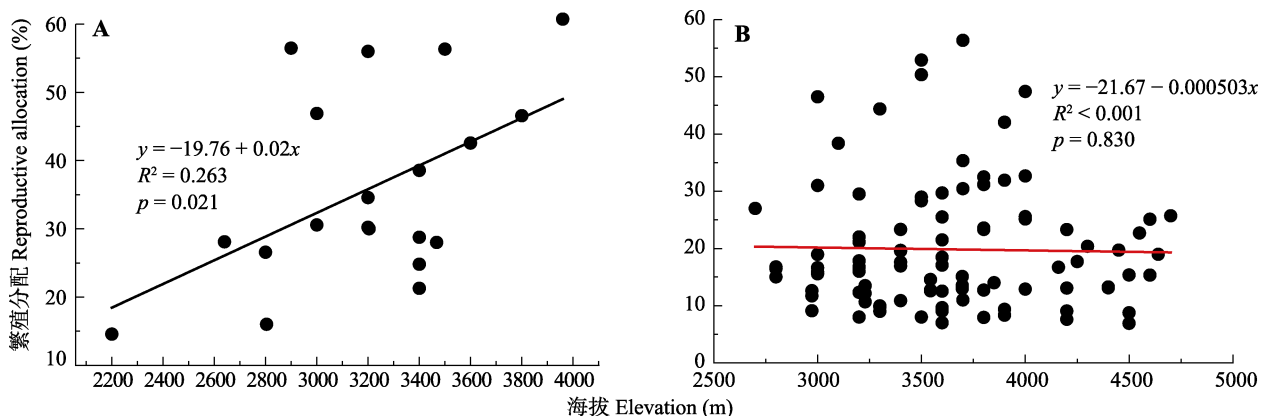


图1 青藏高原及周边高山地区24种植物繁殖分配与海拔的回归关系。A, 一年生和两年生物种。B, 多年生物种。

Fig. 1 Regression of reproductive allocation on elevation of 24 plant species in the Qinghai-Xizang Plateau and adjacent highlands. A, Annual and biennial species. B, Perennial species.

2008)。植株繁殖分配策略与个体大小密切相关,即存在大小依赖效应(Bonsler & Aarssen, 2009)。根据植株个体大小与繁殖分配的异速关系,植株个体越大,对繁殖的绝对投入越多,但其相对的繁殖分配越低(Weiner *et al.*, 2009)。菊科禾叶风毛菊(*Saussurea graminea*)的繁殖分配与个体大小呈负相关关系,因为大个体植株的繁殖代价较高,相应地需要对繁殖支持结构投入更多的资源,因此繁殖分配较低(马诣欣等, 2017)。类似的结论在龙胆科祁连山牙菜(*Swertia przewalskii*)和线叶龙胆(*Gentiana farreri*)中均得到证实(侯勤正等, 2017)。但是针对龙胆属(*Gentiana*) 11种植物的研究发现,繁殖分配与个体大小间无固定的相关模式,表明不同物种对相似环境压力的适应对策不同(梁艳, 2009)。此外,植物的交配系统也影响着生物量在不同器官中的分配,大量研究表明随着自交率的增加,植物在花的吸引结构上的投资逐渐减小(Crudén & Lyon, 1985)。毛茛科植物从原始到进化的系统发育历程伴随着其交配系统由完全异交到兼性自交再到部分无融合生殖的进化过程,同时影响着植物的繁殖分配趋向于逐渐降低(赵志刚和杜国祯, 2003)。然而,对同一生境类型下具有不同交配系统特点和不同传粉者丰度的3种龙胆科植物的研究却发现,自花授粉植物相对于异花授粉植物具有较高的繁殖分配比例,这可能与自花授粉植物具有繁殖保障,从而降低其繁殖代价有关(侯勤正等, 2017)。除了植物自身特点,其所处生境的差异也会对繁殖分配策略造成显著影响,通过对山茶科四川大头茶(*Polyspora speciosa*)的研究发现,水分条件、温度条件及土壤肥力和pH等都是对繁殖分配有直接影响的生态因子(孙凡和钟章成, 1997)。例如,在生境从草甸经交错带到灌丛的过渡中,龙胆科湿生扁蕾(*Gentianopsis paludosa*)繁殖分配比例逐渐增加(侯勤正等, 2016)。对虎耳草科岩白菜(*Bergenia purpurascens*)繁殖分配的研究也表明,不同种群的生境状况与其资源分配策略密切相关,且林线的存在对高山地区植物资源的权衡方式会产生巨大影响(王赟等, 2010)。此外,针对青藏高原高寒草甸多种植物的研究发现,放牧强度(赵彬彬等, 2009)和紫外辐射(张娜, 2006)对植物的繁殖分配均产生显著影响。

1.2 性分配

植株雄性功能的实现是使花粉生产和散布实现

最大化,雌性功能则要完成种子的生产和散布,因此两种性别之间资源分配的选择压力不同。对于雌雄同花植物,雄性功能一般受交配机会而非资源的限制,而雌性功能受资源限制但不受花粉限制(赵志刚等, 2005)。高山环境中,资源和传粉者均存在限制,由于雌雄功能对环境变化的敏感性程度不同,因此雌雄性别之间的资源分配权衡会随环境胁迫程度的增强而加剧(Webb, 1999)。性分配理论认为环境胁迫使雄性资源分配的比例增加,从而减轻传粉者稀少和近交衰退等不利因素的影响,有利于提高传粉及繁殖成功率(Charnov, 1982)。该理论在青藏高原东缘12种马先蒿属(*Pedicularis*)植物(Guo *et al.*, 2010)以及菊科沙生风毛菊(*Saussurea arenaria*)(王一峰等, 2017)中均得到证实,即随着海拔升高,植物增加雄性分配减少雌性分配,产生更多的花粉来弥补严酷环境对传粉的阻碍,实现繁殖保障。针对雌雄异株的蓼科植物中华山蓼(*Oxyria sinensis*)的研究发现,高海拔种群中雄株的花生物量和繁殖分配显著高于雌株,且雄花的生物量和繁殖分配随海拔升高显著增加,证明中华山蓼在海拔较高地区增加了对雄性资源的投资(赵方和杨永平, 2008)。

个体水平的性分配与个体大小和生境条件紧密相关。大小依赖的性分配(size-dependent sex allocation, SDS)理论认为,生长条件(资源状态)较好的植株上的花对雌性功能的资源投入通常比资源水平较低的植株高,即大个体的性分配偏雌。对青藏高原4种毛茛科植物(赵志刚等, 2004; Zhao *et al.*, 2008)和报春花科天山报春(*Primula nutans*)(何亚平等, 2008)的研究结果均支持SDS的理论预测。此外,百合科性二相植物尖果洼瓣花(*Lloydia oxycarpa*)的性表达也与个体大小有关,表现为较大个体偏向于产生两性花而较小个体偏向于产生雄花(Niu *et al.*, 2017)。但个体大小和性分配的关系也曾受到质疑,例如,对于风媒植物而言,个体越大越有利于花粉扩散,因此多数情况下个体增大常导致偏雄分配(Ackerly & Jasieński, 1990)。一些虫媒传粉植物如龙胆科麻花艽(*Gentiana straminea*)和达乌里秦艽(*G. dahurica*)的性分配与个体大小也没有表现出负相关关系,可能与其本身具有雌雄异熟(雄性先熟)的花部特征有关(梁艳等, 2008)。另外,虽然大个体具有更大的花展示,但访花频率会随花展示大小趋向于饱和,如果植株并不能从更大的个体中获得更多的

传粉收益,那么进化稳定策略会导致平等的性分配而无视个体大小(陈智发和高江云,2011)。

植物的性分配与交配系统之间也存在密切的联系。对于自交亲和的物种,自交使植株通过雄性途径实现的适合度收益降低,因此增加雌性投入能获得更高的适合度,也就是说从异交到自交,资源分配明显偏向雌性功能,植株的性分配降低(Charlesworth & Charlesworth, 1981)。对喜马拉雅山区分布的玄参科毛地黄属(*Digitalis*) 3种植物的研究证明了这一理论预测(Nazir *et al.*, 2008)。高海拔地区虫媒植物的传粉成功因低的传粉者活动而受限,植物的性分配模式就会发生变化:对自交亲和的植物来说,会增加对雌性功能的投入;对自交不亲和的物种来说,会增加对雄性功能或花展示的投入,吸引更多的昆虫访花,提高其适合度(赵志刚等, 2005)。除了交配系统,植物的性分配还受到多种因素的影响,例如,对分布于青藏高原东北缘的12种马先蒿属植物的研究发现,报酬(花蜜或花粉)类型也会显著影响性分配,相对于有花蜜的植物,无花蜜的植物表现出偏雌的性分配,因为对于无花蜜的植物,其花粉大部分作为传粉者的食物被消耗掉,从而造成了花粉浪费(Zhang *et al.*, 2011a)。另外,性分配还可能受到传粉者访花行为的影响,例如,露蕊乌头(*Aconitum gymnanthum*)为了减少由于熊蜂自下而上的访花行为造成的同株异花授粉,提高雌性和雄性的适合度,选择了顶花偏雄的性分配策略(Zhao *et al.*, 2015)。

2 繁殖方式的权衡和传粉互作网络

植物的繁殖方式分为有性繁殖和无性繁殖两种,其中有性繁殖包括自交(selfing)和异交(outcrossing),无性繁殖又分为克隆繁殖(clonal reproduction)和无融合生殖(apomixis),但高山植物中报道有无融合生殖能力的并不多,有高山早熟禾(*Poa alpina*)、甘松茅(*Nardus stricta*)、缘毛鸟足兰(*Satyrion Nepalese* var. *ciliatum*)、山柳菊属(*Hieracium*)、蒲公英属(*Taraxacum*)和蝶须属(*Antennaria*)的某些植物(Körner, 2003; Huang *et al.*, 2009)。高山植物的繁殖方式可能会周期性地有性繁殖和无性繁殖之间变化,也可能同时采用两种策略(Körner, 2003)。以下主要从不同繁殖方式之间的权衡角度对高山植物的繁殖策略进行讨论,并对群落水平上的研究现状加以总结。

2.1 克隆繁殖与有性繁殖的权衡

高山地区恶劣环境中存在有性繁殖的风险性很大,而无性繁殖能节约生产雄性个体(或花粉)所需的资源,并能把全部基因传给后代,具有明显的种群统计学优势,还使植物具有活动性、持久性和跨时空的增殖能力,能迅速吸收并储备有限的资源,实现生理整合与风险分摊(张大勇, 2004)。青藏高原及周边地区很多植物都能进行克隆繁殖,如3种橐吾属(*Ligularia*)植物(Ma *et al.*, 2006)、玄参科短穗兔耳草(*Lagotis brachystachya*)(淮虎银等, 2005)以及堇菜科鳞茎堇菜(*Viola bulbosa*)(郝楠等, 2016)等。虽然克隆繁殖在恶劣(高山)环境中具有很强的适应性,但不能取代有性生殖,有性繁殖对于高山植物更为重要(Fabbro & Körner, 2004)。无性繁殖个体对环境变化不具备快速应变的能力,如果环境胁迫强烈抑制有性繁殖,导致长期甚至专性的克隆繁殖,则种群的遗传结构将会改变,最终使物种丧失有性繁殖能力,对种群的生存能力产生强烈的不利影响(Honnay & Bossuyt, 2005)。

当环境变化较大且两种繁殖方式能在不同条件下同时实现时,无性和有性繁殖方式结合可能是最稳定的生活史策略(Bengtsson & Ceplitis, 2000)。克隆繁殖常与开花结果同时进行,因此就资源和能量而言,两种繁殖方式之间存在权衡关系,典型的例子是高山地区广泛分布的蓼科珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)在同一植株上产生的珠芽数和花数目(即潜在的无性和有性繁殖能力)之间存在权衡(Fan & Yang, 2009; 范邓妹和杨永平, 2009)。随海拔升高,珠芽蓼植株上花的比例呈现较弱的增加趋势(Fan & Yang, 2009),而且在海拔相同但生境完全不同的两个种群,环境更为恶劣的流石滩中花的比例要显著高于灌丛草甸(范邓妹和杨永平, 2009),以上结果表明胁迫环境中珠芽蓼的有性繁殖比无性繁殖具有更为重要的作用。但也有研究证明繁殖资源在无性和有性繁殖的投入上并非呈绝对的负相关关系,例如对青藏高原退化草地上的标志性物种菊科黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)的研究表明,总状花序上的资源投入与无性系株的大小呈正相关关系,而且随无性系株大小的增加,两者的相关程度更大(刘左军等, 2003)。无性繁殖和有性繁殖间正相关关系可能与植株能获取的资源状态有关,在资源充足的情况下,无性和有性繁殖的权衡关系将被削弱甚至消

失。另外,高山环境中两种繁殖方式的相对重要性以及实际比例可能因具体的生境条件而不同,也可能与物种的遗传特性有关,海拔高度、种群的演替阶段及受干扰程度等生态因子都会对植株的繁殖策略产生影响。例如,由坡向造成的生境条件差异会影响龙胆科六叶龙胆(*Gentiana hexaphylla*)的繁殖方式,阳坡植株有性繁殖投入增加,而在阴坡其无性繁殖投入增加(Xue *et al.*, 2018)。

2.2 自交与异交的权衡

高山环境中,传粉者的种类和数量少、活动能力差,而且植物种群密度低,来自同种其他植株的花粉较少,以上条件均不利于植物的异交繁殖。因此,自交亲和(self-compatibility)以及高水平的自花授粉是很多高山植物应对不良环境,实现成功繁殖的策略(彭德力等, 2012)。对横断山区36种高山植物的交配系统统计发现,两性花植物中自交亲和比例高达97.1%,其中88.2%表现出自动自交(autonomous selfing)或协助自交(facilitated selfing)(Peng *et al.*, 2014)。龙胆科植物喉毛花(*Comastoma pulmonarium*)专性自交的繁殖方式在传粉者严重缺乏的情况下尽管存在近交衰退的风险,仍保障了繁殖,这表明该物种“有胜于无”的繁殖策略(Zhang *et al.*, 2014b)。为了克服异花传粉限制,一些植物的自交不亲和系统会崩溃并伴随着交配系统从异交向自交转变以实现繁殖保障(Igic *et al.*, 2008)。例如,茄科的多数植物具有自交不亲和的特点,主要通过异花传粉结实,但某些高山种类却高度自交亲和,转变为自交的繁育系统(段元文等, 2007; 王赞等, 2009)。

但是,自交容易导致近交衰退(inbreeding depression)以及种群遗传多样性的丧失,特别是在高山严酷环境下,近交衰退更加严重,因而不能作为长期的繁殖策略;而且,自交谱系不能转化为异交,被认为是“进化的死胡同”(Takebayashi & Morrell, 2001)。因此,也有一些高山植物具有自交不亲和基础上的专性异交系统,例如,瑞香科瑞香狼毒(*Stellera chamaejasme*)(Zhang *et al.*, 2011c)。此外,很多高山植物进化出雌雄异熟和雌雄异位等花部特征来促进异交并避免雌雄功能相互干扰,如龙胆科麻花艽(Duan *et al.*, 2005)和柳叶菜科柳兰(*Chamerion angustifolium*)(Guo *et al.*, 2014)等。但更多的植物则是选择异交为主、自交为辅的混合型交配系统,这似乎是应对高山环境传粉限制的最优选择,异交的

繁育系统能够提高种子的质量和后代的遗传多样性,同时自交亲和机制为自花授粉创造了前提条件,起到了双重繁殖保障作用(彭德力等, 2012)。例如,龙胆科椭圆叶花锚(*Halenia elliptica*)属于典型的混合交配系统,低纬度种群比高纬度种群具有更高的访花频率和异花传粉概率(Yang *et al.*, 2018b)。在延迟自交(delayed selfing)这种特殊的交配系统中,自花授粉一直延迟到异交机会丧失时才发生,既避免了自交与异交竞争造成的花粉和种子折损,又能保证产生后代,对植物的雄性功能和雌性功能均有益(Duan *et al.*, 2010)。对香格里拉高山草甸3种扁蕾属(*Gentianopsis*)植物的交配系统研究发现,具有延迟自交机制的大花扁蕾(*G. grandis*)显著提高了异交概率(Yang *et al.*, 2018a)。

选择异交繁殖的高山植物往往借助延长柱头可授性(吴云等, 2015)和花寿命(Zhang *et al.*, 2011b)以及大而艳丽的花展示(Peng *et al.*, 2012)来增加授粉概率,但是这不但需要增加花开放的资源投入,还可能要付出一定的适合度代价(Castro *et al.*, 2008)。因此,高山植物还会采取其他一些积极的策略来吸引昆虫,如紫草科疏花软紫草(*Arnebia szechenyi*)已授粉花的花冠宿存并保持一定的颜色,能增加整个植物的花展示面积,为未授粉的花吸引传粉者(Zhang *et al.*, 2017)。另外,泛化的传粉媒介也是高山植物对传粉者缺乏的适应机制,例如露蕊乌头主要通过熊蜂传粉结实,但是从冰期避难所向外扩张的过程中,伴随着熊蜂访花频率的降低,边缘种群表现出更加明显的风媒传粉特征,并起到一定的繁殖保障作用(Wang *et al.*, 2017)。因此,在高山地区拥有风媒和虫媒混合传粉系统的风虫媒(ambophily)植物更有优势(彭德力等, 2012)。

2.3 群落水平上的研究

长期以来,传粉生物学主要关注单一植物或者几种亲缘相近的植物与其传粉者的关系,而群落水平上的植物-传粉者相互关系的研究却表明在传粉网络中多数植物和传粉者都表现出高度泛化的相互连接(Memmott, 1999),并具有一些独特的结构比如镶嵌性、模块性和连接的不对称性,大量研究表明这些网络结构可以指示传粉网络的稳定性(方强和黄双全, 2012)。

青藏高原地区具有极为丰富的动植物多样性资源,植物与传粉者间经过长期适应进化而形成了复

杂的传粉网络, 传粉互作网络在维持生物多样性和生态系统服务功能中扮演着重要角色。目前, 我国在群落水平的传粉研究主要关注传粉网络的时空动态(Fang & Huang, 2012, 2016a; 赵延会, 2016), 外来植物(起国海, 2018; 土艳丽等, 2019)和动植物的系统发育(赵延会, 2016)对传粉网络的影响, 群落水平上的异种花粉转移(Fang & Huang, 2013, 2016b; 杨洁羽, 2018)等方面。连续3年对香格里拉高山草甸29种植物的花部特征与传粉功能群的关系进行研究, 结果表明, 虽然传粉网络结构是嵌套的、不对称的, 传粉者的访问偏好仍支持了传粉者在花部特征中的选择作用(Gong & Huang, 2011)。此外, 该高山草甸中的开花植物与传粉者的种类在年际间变动较大, 但植物与其传粉者的连接及其强度基本都是稳定的, 而且熊蜂位于传粉网络的核心位置并对传粉功能起关键作用(Fang & Huang, 2012, 2016a)。同地区内异种花粉转移的研究结果表明, 昆虫种间访问比例仅占有访问次数的4%, 但是柱头上的异种花粉比例高达22%, 泛化植物接受多种其他植物的花粉, 但是不会输出更多的花粉给其他植物, 接受较多种间访问的植物具有较低的异种花粉落置数量, 这是共同开花植物降低异种花粉转移负面影响的一种适应策略(Fang & Huang, 2013, 2016b)。在喜马拉雅-横断山地区玉龙雪山上海拔2 700–3 910 m范围内4个群落的传粉网络研究发现, 随着海拔升高, 传粉网络的特化水平显著升高而嵌套结构显著降低, 并且昆虫访花网络与传粉网络的拓扑结构存在显著变化(Zhao *et al.*, 2019)。另外, 植物及传粉者最近种间亲缘关系指数随海拔升高显著增加, 表明系统发育结构由离散逐渐转变为聚集, 然而植物及传粉者系统发育信号强度表现出不对称性, 传粉者系统发育关系的影响显著高于植物(赵延会, 2016)。过度放牧、生物入侵等都会显著改变动植物的物种丰富度和多样性, 从而改变当地的传粉网络结构, 对生态系统功能产生负面影响(Soares *et al.*, 2017)。青藏高原东部高寒草甸的研究结果表明, 放牧降低了群落内接收多种花粉的物种所占的比例, 增加了两侧对称花的异种花粉数量(杨洁羽, 2018)。而利用西藏入侵植物菊科印加孔雀草(*Tagetes minuta*)传粉者携带的花粉构建的植物花粉和传粉者网络结果表明, 印加孔雀草为泛化传粉系统, 并已经成功利用当地多种泛化传粉者为其授粉, 顺利整合进当地传粉网络

(土艳丽等, 2019)。此外, 全球气候变暖通过改变群落物种多样性, 或者影响植物与传粉者之间在物候、形态和分布区等方面的匹配性, 从而最终改变植物-传粉者网络的结构(肖宜安等, 2015)。

虽然在群落水平上研究传粉网络是近年来传粉生态学的重要发展趋势(黄双全, 2007), 但是国内相关研究仍然较少, 其中针对青藏高原地区的研究仅局限在个别地区(仅包括甘肃兰州大学合作站及玛曲站、西藏林芝市朗县、云南香格里拉高山植物园、云南玉龙雪山), 难以形成不同区域的对比并得出更加普适性的影响机制和变化规律。今后需要开展多时间和空间尺度的工作, 并结合人类活动对该生态脆弱区群落结构和生态功能的影响, 从更大尺度揭示群落的构建、种间关系和花部特征的演化。

3 花部特征演化

3.1 传粉者驱动的花部特征演化

花部特征演化的最有效传粉者原则(most effective pollinator principle)认为在花部性状的进化过程中, 传粉者介导的选择扮演了重要的作用(黄双全, 2014)。花性状的组合(即形态、颜色、气味、报酬等)和特定的传粉者类群相关, 被称为传粉综合征(pollination syndromes)。在高山极端环境下, 传粉者在花部形态特征演化过程中发挥着极大的驱动作用。在群落水平上对横断山区27种开花植物的传粉者泛化水平(pollinator generalization level)的定量分析结果表明, 与辐射对称的花相比, 两侧对称的花增强了与特异性传粉者的相互作用, 从而增加了花粉落置的精确性(Gong & Huang, 2009)。对青藏高原东部高山草甸50种开花植物的花和叶特征的分析结果显示: 花大小的变异性显著低于叶片大小的变异性, 这表明传粉者对花部特征施加的稳定选择有利于花的稳定性(路宁娜和赵志刚, 2014)。六叶龙胆在高海拔地区雄蕊和雌蕊缩短, 花药与柱头间的距离(雌雄异位)缩小, 这是在传粉者稀少的情况下增加自花授粉能力的一种适应性策略(He *et al.*, 2017)。毛茛科矮金莲花(*Trollius farreri*)在花粉限制压力更大的高海拔地区通过增大萼片等花展示的投入以吸引传粉者, 而在低海拔区域则增加了对退化花瓣这种产蜜结构的生物量分配, 这表明在高海拔地区花的展示结构对雌性繁殖成功的贡献要大于传粉报酬的贡献(孟金柳, 2010)。花色是一种吸引传粉者的显

著视觉信号, 指示传粉者取食和传粉。高山植物群落中花的主导色彩会随着地域和季节的变化而不同, 这可能与传粉者的种类变化及其偏好有关(彭德力等, 2012)。针对尼泊尔境内喜马拉雅山区亚热带地区(海拔900–2 000 m)和亚高山地区(海拔3 000–4 100 m) 107种植物的花色研究(图2A)发现, 其蓝紫色花的比例显著小于平均海拔4 300 m以上的横断山区(图2B、2C), 这可能与熊蜂作为横断山区主要传粉者有密切关系(Gong & Huang, 2011)。值得注意的是, 除了传粉者的选择压力, 植物的花色还可能受到其他生物因素(如植食者)和非生物因素(如紫外辐射)的影响, 青藏高原及周边高山地区丰富的植物种类和复杂多样的生境类型为检验花色的影响机制提供了有利条件, 但目前此类研究还十分欠缺, 有待今后开展深入广泛的研究。除了丰富的花色, 一些植物还演化出对传粉者具有特殊吸引和指示作用的花图案或花结构, 即“蜜导”(nectar guide), 借此控制访花者的落置方向和位置并进一步提高其访花效率(Leonard & Papaj, 2011; Hansen *et al.*, 2012)。报酬(主要为花蜜)也是植物吸引传粉者的重要因素, 不同传粉者对花蜜的浓度、成分、颜色和分泌动态都表现出不同的偏好(Baker & Baker, 1983)。例如, 喜马拉雅山区分布的唇形科米团花(*Leucosceptrum canum*)通过花蜜的色彩和动态变化来吸引鸟类传粉者(Zhang *et al.*, 2012); 我国西南山区分布的唇形科野拔子(*Elsholtzia rugulosa*)花蜜中的酚类化合物起到吸引传粉者同时又排斥非传粉者的双重作用

(Zhang *et al.*, 2016)。不同植物的花寿命具有显著差异, 花寿命的可塑性也是植物对传粉环境变化的一种适应对策(Trunschke & Stöcklin, 2017)。对青藏高原高寒草甸不同海拔11种开花植物的花寿命进行对比研究发现, 高海拔群落中植物的花寿命显著延长, 且可塑性更大, 说明植物通过提高花寿命及其可塑性以适应传粉者稀少的高寒环境(王玉贤等, 2018)。

值得注意的是, 蜜蜂养殖业的发展向自然生态系统中释放了大量的人工饲养蜜蜂, 进而对本土植物的花部特征演化产生了一定的选择压力。对青藏高原地区菊科钝苞雪莲(*Saussurea nigrescens*)的研究发现, 养蜂场附近的植株花蜜分泌量减少了60%以上, 并将结余的资源用于生产更多的花和种子(Mu *et al.*, 2014)。外来传粉者可能通过影响植物花部特征的进化而进一步作用于本地传粉者的访花行为和种群动态, 这对当地传粉网络稳定性的影响亟待深入研究。但当本地传粉昆虫缺乏时, 人工饲养的蜜蜂可协助本地植物完成传粉过程(Duan & Liu, 2007)。

3.2 非传粉者驱动的花部特征演化

除了传粉者的选择压力, 植食动物、盗蜜行为以及非生物环境在花部特征演化中同样具有重要作用。大而鲜艳的花在吸引传粉者的同时也会引起啃食者的注意, 因而植物处于一个两难的境地(黄双全, 2014)。对兰科雌花两性花异株植物缘毛鸟足兰(*Satyrium nepalense* var. *ciliatum*)的研究表明, 两性花个体花大, 吸引熊蜂访花的比例高, 但同时被昆

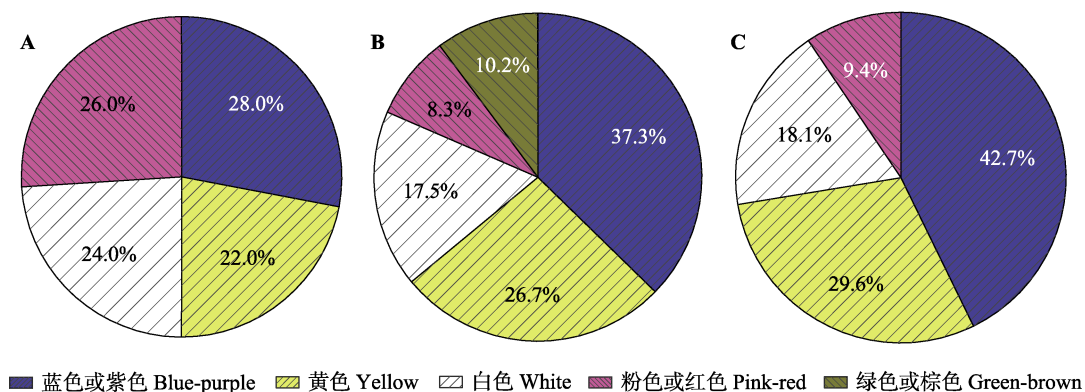


图2 不同地区植物群落的花色比例。A, 尼泊尔境内喜马拉雅山区亚热带地区(海拔900–2 000 m)和亚高山地区(海拔3 000–4 100 m) 107种植物(Shrestha *et al.*, 2014)。B, 中国西南横断山区(平均海拔> 4 300 m) 932种植物(Peng *et al.*, 2014)。C, 中国西南横断山区(平均海拔> 4 300 m) 823种植物(Peng *et al.*, 2012)。

Fig. 2 Proportion of flower color in plant communities of different regions. A, 107 plant species in subtropical (a.s.l. 900–2 000 m) and subalpine (a.s.l. 3 000–4 100 m) regions in the Himalayas of Nepal (Shrestha *et al.*, 2014). B, 932 plant species in Hengduan Mountains, Southwestern China (average a.s.l. > 4 300 m) (Peng *et al.*, 2014). C, 823 plant species in Hengduan Mountains, Southwestern China (average a.s.l. > 4 300 m) (Peng *et al.*, 2012).

虫啃食的比例也显著高于雌性个体,说明花部特征受到啃食者的选择(Huang *et al.*, 2009)。通过对比未放牧、轻度放牧、适度放牧和过度放牧样地钝苞雪莲的花部特征及其花蜜量发现,轻度和适度放牧条件下,由于植株间对光的竞争强度减弱,花及花序数量增加,花蜜量增多,对传粉者的吸引力增加(Mu *et al.*, 2016)。盗蜜(nectar robbing)特指访花者不是从花冠口进入,而是直接在花冠上打洞并从中取食花蜜的行为(Inouye, 1983)。盗蜜行为对宿主植物的适合度有影响,因而也可以作为一种选择压力对花部进化起作用(张彦文等, 2006)。

低温胁迫、暴雨频发以及强烈的紫外辐射是高山环境的典型特征。为应对这一系列极端环境,高山植物往往会增加对支持及保护结构的投资,如毛茛科甘青铁线莲(*Clematis tangutica*)在高海拔地区萼片十分发达,以此来抵御外界不利因素对雌雄配子体的伤害(屈博, 2017)。温度是植物生长与繁殖过程中重要的环境因子,花发育、花蜜分泌等过程均受温度影响,特别是在受到低温胁迫的高山植物带,温度在花形态、颜色和报酬等特征的进化过程中发挥着重要作用(Scaven & Rafferty, 2013)。例如,“温室植物”(green house plant)菊科毡毛雪莲(*Saussurea velutina*)的苞片对花序具有保温作用,有助于其发育(Yang & Sun, 2009);“棉毛植物”(cotton plant)菊科水母雪兔子(*Saussurea medusa*)的绒毛苞片除了具有保温效应,还具有防水以及反射瞬时极端辐射的作用(Yang *et al.*, 2008)。此外,在存在热量限制的高山地区,向日运动(Zhang *et al.*, 2010)及花闭合现象(He *et al.*, 2006)也都是对低温环境较为常见的适应机制。大量研究发现,花数量、花大小和花的对称性等特征均与温度紧密相关(Hoover *et al.*, 2012; Yu *et al.*, 2016)。对青藏高原嵩草草甸64种开花植物花大小与花温度的测量结果表明,花温度积累与花大小呈正相关关系,且两侧对称花的温度积累比辐射对称花更为迅速(张国鹏, 2017)。此外,温度还可能通过影响植株的花蜜量、花蜜浓度和花蜜成分,改变对传粉者的吸引力,甚至影响传粉者的寿命(Hoover *et al.*, 2012; Mu *et al.*, 2015)。高山带降水事件频发,雨水会冲刷掉部分花粉、降低花粉的活性并稀释花蜜浓度(Huang *et al.*, 2002; He *et al.*, 2006),因此一些植物进化出特殊的花部结构(比如下垂的花冠或者起遮盖作用的苞片等)来防止花粉

受到雨水的影响(Huang *et al.*, 2002; Sun *et al.*, 2008)。紫外辐射也会严重降低花粉的活性(Torabinejad *et al.*, 1998)。对横断山区的42种高山植物两种不同花部结构特征(即花粉暴露型与花粉遮盖型)研究表明,花部具有的保护结构能有效地阻挡紫外辐射对花粉活力的影响(Zhang *et al.*, 2014a)。另外,一些植物还演化出能够吸收紫外光的花部区域,从而保护花粉等繁殖器官免受紫外辐射的伤害(Koski & Ashman, 2015)。以上结果均表明紫外辐射在高山植物花部特征的进化过程中起到了非常重要的作用。

4 全球变暖和氮沉降对高山植物繁殖特征的影响

气候变化是当今世界面临的重大科学问题,气候变化已经对全球生态系统产生了深刻影响,对高纬度和高海拔地区的影响尤为显著(IPCC, 2016)。青藏高原因其脆弱性和对气候变化的高度敏感性而在全球气候变化研究中倍受关注。青藏高原多地、多年的气象监测资料显示该地区正在经历明显的温暖化过程,其增温起始时间及增温幅度均高于北半球平均水平(徐影等, 2003)。同时随着区域经济的发展和大气反应性氮的远距离传输,以及人类活动对青藏高原的影响日益增加,青藏高原东部地区大气氮沉降十分明显(Lü & Tian, 2007)。目前,评价全球气候变化对植物繁殖特征影响的研究方法主要包括3个方面:(1)利用历史观测数据评价气候变化对植物繁殖的影响;(2)实验室或野外控制试验(如开顶式增温室(OTC)和外源氮添加)模拟全球气候变化;(3)利用模型工具模拟和预测气候变化对植物繁殖的影响(王颖等, 2014)。通过以上方法开展大量研究,结果表明,以全球变暖和氮沉降增加为明显特征的全球气候变化正在直接或间接地影响着高山植物的开花物候、繁殖分配、花部特征以及繁殖适合度等。

4.1 全球变暖对植物繁殖特征的影响

增温影响植物的物候并引起物种的迁移,最终将导致植物与传粉者的时空不匹配,从而扰乱两者的协同进化关系,植物因缺乏合适的传粉者而导致传粉失败,其通过有性繁殖产生的个体数目会显著降低,并可能最终导致植物群落衰退(Settele *et al.*, 2016)。增温对不同开花物候参数的影响程度和模式不同,其中研究最多的是初花时间。增温对初花时间影响的一般规律是:随着气温升高,多数物种开

花时间提前,少数物种开花时间延迟,也有的植物没有明显变化(肖宜安等, 2015)。例如,在藏北高寒草甸的模拟增温实验中,增温处理导致不同类型植物的繁殖时间发生明显偏移,这可能会影响群落中相邻开花种类的繁殖重叠时间,进而改变物种间的竞争关系(朱军涛, 2016)。对20世纪20年代以来横断山地区蔷薇属(*Rosa*)和栒子属(*Cotoneaster*) 12种植物腊叶标本的研究发现,气候变化背景下蔷薇属植物开花物候显著延迟,而栒子属植物的开花物候没有明显变化,这反映出即使在亲缘关系很近的物种间,开花物候对气候变化的响应也同样存在显著的种间差异(Yu *et al.*, 2016)。以往研究指出,不同物种之间物候期的响应差异主要是因为植物生活型、开花时间、传粉类型等特性的差别(Fitter & Fitter, 2002; Dorji *et al.*, 2013)。与多年生、晚期开花和风媒传粉植物相比,一年生、早期开花和虫媒传粉植物对气候变暖的影响更敏感(Hegland *et al.*, 2009; Munson & Long, 2017)。另外,不同根系深度的植物对增温引起的表层土壤水分胁迫的响应和敏感性也不同,与浅根植物相比,深根植物的物候过程较少受到土壤水分的限制(朱军涛, 2016)。

因为花发育、花蜜分泌等过程均受温度影响,所以增温除了影响开花物候外,还可影响花的数目、报酬、形态等特征。对钝苞雪莲连续6年进行非对称性增温研究,结果表明,冬季增温减弱了春化作用,从而导致植株开花数量减少,而夜间增温消耗了植物体内非结构性的碳水化合物,从而导致花蜜分泌量减少(Mu *et al.*, 2015)。在青藏高原高寒草甸研究增温后昆虫多样性组成的改变,以及不同生活型植物(一年生和多年生)花粉胚珠比的变化规律,结果发现,增温后高山环境中的主要传粉昆虫双翅目昆虫和膜翅目昆虫中的蜂类分别显著减少,与此同时,一年生植物的花粉胚珠比降低而多年生植物的花粉胚珠比增加,这反映了由于增温后传粉频率降低导致植物繁殖失败,面对当前的繁殖失败,一年生植物有可能选择向自交进化,而多年生植物由于存在当前繁殖和未来繁殖的权衡,当前的繁殖失败可能会促进其未来在繁殖上投入更多的资源(Zhang *et al.*, 2015)。此外,对凤仙花科红雉凤仙花(*Impatiens oxyanthera*)的红外模拟增温实验发现,增温处理中花冠筒和蜜距(spur)长度变短,从而使一些短口器的盗蜜者(nectar robber)转变为传粉者,

盗蜜昆虫的比例下降(王琼, 2013)。当前全球气候变暖背景下,温度对植物花部特征的影响可能会改变其传粉者的类型、数量和访花行为,以及植物-传粉者形态匹配性等,从而最终影响植物的繁殖成功和适合度(Malerba & Nattero, 2012)。

4.2 氮沉降对植物繁殖特征的影响

在许多陆地生态系统中,养分是限制初级生产力,影响群落组成的重要因子(Elser *et al.*, 2007)。其中,氮是限制植物生长最为重要的一个因子,大气氮沉降通过影响土壤养分作用于植物光合作用、生长和繁殖,从而改变群落中物种的组成和功能(Xia & Wan, 2008)。氮添加通常会提高群落中禾草类植物的比例,这可能是由于在高氮环境中禾草具有更强的竞争力(Li *et al.*, 2019)。另外,群落中固氮植物(如豆科植物)的比例在氮添加后往往会减少,因为当氮不再是限制性资源时,它们将在竞争中失去优势(Emmett, 2007; Skogen *et al.*, 2011)。更为重要的是,氮沉降通常导致植物多样性降低从而减少传粉者的食物来源,这是当今农业过量施肥造成全球传粉者种类和数量急剧减少的主要原因(Ceulemans *et al.*, 2017)。

对于植物个体而言,氮沉降通过影响开花物候、花展示以及报酬的数量和质量,改变传粉者的访花频率和访花行为,从而最终影响植物的繁殖适合度,还可能改变植物-传粉者互作网络的结构(Burkle, 2008)。例如,氮添加使葫芦科笋瓜(*Cucurbita maxima*)的开花时间提前,并改变了花蜜成分,提高了对熊蜂的吸引力,但是却由于花蜜中营养成分的减少而缩短了访花者的寿命(Hoover *et al.*, 2012)。类似的研究发现,施肥改变了忍冬科*Sucissa pratensis*的花粉和花蜜成分,造成访花熊蜂幼虫死亡率升高(Ceulemans *et al.*, 2017)。在兰科手参(*Gymnadenia conopsea*)的研究中发现,人工施肥使花蜜中氨基酸含量增加,提高了植株的花粉移出率和结实率,并导致自交种子比例增加(Gijbels *et al.*, 2015),而且自然生境中景观尺度的研究也同样表明土壤中养分含量会影响手参的花蜜成分以及繁殖适合度(Gijbels *et al.*, 2014)。如果土壤肥力增加可以提高花报酬中的营养物质含量,则可能影响当地传粉者的访花偏好,使其偏向于访问那些生长在高营养环境中的植物,从而最终改变植物-传粉者互作关系(Gardener & Gillman, 2001)。氮添加除了通过影

响传粉者行为间接作用于植物繁殖适合度,还可以直接提高植株的可利用资源,从而促进植物的营养生长和繁殖成功。例如,一项针对科罗拉多亚高山草甸植物群落的研究指出,虽然氮添加增加了整个群落的访花频率,但是单花的访问频率并没有显著改变,而且该地区大部分非禾草植物并不存在传粉限制,因此,氮添加对植物繁殖适合度的直接影响(即可利用资源增加)超过了通过影响访花频率进而产生的间接影响(Burkle, 2008)。氮添加对植物繁殖特征的直接影响和间接影响在不同的情况下其相对重要性的差异可能取决于多种因素,比如群落中植物的多样性以及竞争关系,不同物种的繁殖方式和生活史特征,以及传粉限制程度的差异等。

植物对氮添加的响应存在明显的种间、年际和生活史类型的差异。对高山苔原植物群落的研究发现,不同功能型植物开花物候对氮添加的响应不一致,氮添加延迟了杂类草的开花时间,而使禾草类植物的开花时间提前(Smith *et al.*, 2012)。对菊科 *Chuquiraga oppositifolia* 进行3年施氮处理发现氮添加通过上行效应(bottom-up effects)增加了花大小,提高了访花频率和种子产量,但是氮添加的影响在年际间存在显著差异(Muñoz *et al.*, 2005)。生活史特征也会影响物种对氮添加的响应方式和敏感性。对于花荵科单次结实植物 *Ipomopsis aggregata*, 氮添加使其开花数量、花蜜量、花大小、地上生物量、花粉落置量及种子产量迅速增加,而对于亚麻科多次结实植物 *Linum lewisii*, 虽然氮添加也使其地上生物量和种子产量有一定增加,但其响应时间表现出明显的滞后性(Burkle, 2008)。此外,植物对不同施氮量的响应也存在差异,较高浓度水平的氮添加促进禾草的生长和繁殖,而较低水平的氮添加提高了非禾草植物的生物量、开花数量、访花频率和繁殖适合度(Burkle, 2008)。

相对于全球变暖,目前关于氮沉降对植物繁殖特征影响的研究还远远不足,特别是青藏高原地区的相关研究还十分滞后,今后应该给予更多的关注。

5 新技术和新方法的应用

5.1 3D打印技术

在以往的繁殖生态学研究,为了分析花部特征的演化,特别是不同花部性状对传粉者的影响,

研究者常采用在野外实验中去除某些花部结构(Totland, 2004; Potts, 2015),或者进行人工涂色的方法(Zhang *et al.*, 2017)。但是这些处理方式都存在一定缺陷,首先破损后的花部位和颜料可能会释放某些化学物质,从而影响传粉者的行为;其次,受限于这些简单的去除或者涂色方法,无法满足对一些复杂的花部构造的分析。虽然后来一些研究中应用了纸花和树脂玻璃等人造花,但是仍然难以模拟自然界复杂的花部特征,同时可控性也较低。

3D打印技术的出现不仅突破性地解决了上述问题,而且可以预见该技术在植物繁殖生态学研究领域具有广阔的应用前景。3D打印是以数字化模型为基础,运用粉末状金属或塑料等可黏合材料,通过逐层打印的方式直接建立与相应数学模型完全一致的三维物理实体模型(Gebler *et al.*, 2014)。近年来,国外学者已经尝试将其应用于植物繁殖生态学中花部特征的进化研究,通过打印出各式各样的花部结构来代替植物原结构进行模拟实验(Campos *et al.*, 2015; Policha *et al.*, 2016),但是国内此类研究还未见报道。3D打印的花不仅仿真程度高,而且可以根据研究目的的需要控制其形态构造。例如研究视觉信号时,可以选择具有颜色的无味的原材料,从而避免了颜料气味对传粉者的影响,同时还可以构造出各种花部图案,这在植物“蜜导”作用的研究中将发挥重要作用。研究嗅觉信号时,可以首先分析花部挥发物的化合物组成,然后用无味的原材料打印花部构造,再将单一化合物或者组合化合物添加到3D打印的花上,相同的方法还可以应用于花报酬(如花蜜量和花蜜成分)的研究。除了在物种水平上研究植物花部性状的选择压力,3D打印技术还可以应用于群落水平上的繁殖生态学研究,我们不仅可以模拟自然群落的组成,还可以根据研究目的人为设置群落内斑块的大小和构成,以及斑块间的距离等因素,从群落水平上研究传粉者对花部特征的选择作用(王力平等, 2019)。

5.2 高通量测序技术

近年来,以Illumina测序技术、454测序技术和ABI测序技术为代表的第二代测序技术以及以SMRT测序技术和单分子纳米孔测序技术为代表的第三代测序技术迅速发展,利用高通量测序技术(第二代和第三代技术)能更全面、完整、快速地了解植物复杂的序列信息,并且为全基因组测序

工作尚未完成的非模式植物提供了研究的新途径,从而极大地推动了植物分子生物学的研究进程(Belser *et al.*, 2018; Song *et al.*, 2018)。近年来,高通量测序技术在植物繁殖生态学领域中的应用也越来越广泛。

高通量测序技术使植物花部特征演化的分子机制得以深入研究,涉及花部特征演化的基因家族序列得以分析,与花部特征演化密切相关的基因得以挖掘。采用BSA混池测序的方法,发现*LARI*基因对沟酸浆属(*Mimulus*)植物花色的演化有至关重要的作用(Yuan *et al.*, 2016);而*actin*基因的显性负效突变会引起该属植物花冠管宽度变化,并导致熊蜂访花频率改变(Ding *et al.*, 2017)。除了基因组测序外,转录组测序同样在植物花部特征演化研究中扮演了重要的角色。在柳叶菜科克拉花属(*Clarkia*)不同种群斑点形成机制的研究中发现,*CgMyb1*基因是导致该植物花斑点形成的原因,该基因启动子区序列的变化影响了花斑点的位置(Jiang & Rausher, 2018)。此外,三代全长转录组数据为没有完成基因组测序的植物物种提供了相对高质量的参考序列,为表型相关基因的挖掘工作提供了数据基础(Chao *et al.*, 2019; Luo *et al.*, 2019)。

除了花部特征演化机制的研究,高通量测序技术还可以应用到其他很多植物繁殖生态学研究,例如,基于分子标记的亲本分析能够推断种内花粉流的大小和方向,从而实现交配系统参数量化(周伟和王红, 2014),高通量测序技术的发展将进一步加快以分子标记为基础的花粉流动态分析在更广泛的植物类群中运用。另外,在传粉网络研究中利用高通量测序技术结合无PCR扩增的“超级条形码”技术,不仅能够对混合物种样品中传粉者和植物进行高效、准确鉴定,而且有望实现对花粉源植物的相对定量分析(郎丹丹等, 2018)。

6 存在的问题和今后的研究方向

青藏高原作为独特的地理单元,是世界上生境最为复杂的地域之一,也是世界上同类特殊环境下物种最丰富的区域(孙航, 2013),因此该地区植物的繁殖特征、繁殖策略及资源分配等如何适应这一特殊的生态环境应该得到更多的关注。今后研究中应该重点考虑以下几个方面的科学问题:

在繁殖分配的研究中需要注意由于多种选择压力(如植食作用)造成的营养器官的结构性缺失,否则会高估繁殖分配,当营养器官和繁殖器官的呼吸速率存在显著差异时,还需要考虑呼吸损耗可能产生的影响(Bazzaz *et al.*, 2000)。而且不同资源在植株体内的分配方式可能存在差异,已有对繁殖分配的研究通常都用生物量的相对比例来表示,即主要考虑碳的分配,而水分和氮、磷等其他资源在营养器官和繁殖器官之间的权衡并没有得到广泛的关注。在计算繁殖分配时,很多研究只考虑繁殖器官占植株地上部分生物量的百分比,而忽略了地下部分,有些虽然采集了根部,但往往无法确保其完整性,从而造成对繁殖分配的过高估计,特别是对于一些根系发达的多年生植物。此外,采收植物繁殖器官以确定其资源量的具体试验操作时间会对繁殖分配的研究结果产生影响,尤其是在某些植物中,即使是霜冻或干旱胁迫阻止植株进一步生长,繁殖发育仍能继续进行(Bazzaz *et al.*, 2000)。因此在进行繁殖分配和性分配的研究时,需要选取某一特定的生活史阶段(花期或果期),对比相同环境中的不同物种或不同环境中同一物种的资源分配比例需使资源的获取时间保持一致。对繁殖分配和性分配的研究还应该关注: (1)与生活史特征(一年生、多年生)和开花物候(早期开花、晚期开花)的相关性; (2)与交配系统、自交率、近交衰退等因子的关系; (3)不同空间尺度(单花、花序、植株、种群水平)的资源分配; (4)性二态植株(雌雄异株、雌全异株、雄全异株等)不同性别植株各自的繁殖分配特点; (5)在种系发育上的联系或遗传学基础。

对于植物繁殖方式权衡的研究可以探讨以下主要问题: (1)同一物种在处于不同演替阶段的种群中,繁殖方式是否存在差异? (2)在物种分布区的边缘或中心种群中,物种不同繁殖方式的相对比例是否不同? (3)在较小、濒危或外来种群中,无性繁殖或自交是否更占优势? (4)人为的干扰是否对不同繁殖方式的相对重要性产生影响? (5)同一物种的繁殖方式是否随环境梯度(如海拔)或不同生境下土壤水分或养分的改变而变化? (6)是否存在决定物种不同繁殖方式相对重要性的遗传因子? 对这些问题的回答将极大地促进青藏高原植物繁殖生态学的发展,并能为深刻理解植物的繁殖策略提供重要

的证据。

关于花部特征的维持与演化机制, 之前的研究多集中于传粉者介导假说, 虽然近年来植食者、盗蜜者和非生物因素的影响开始受到关注, 但是研究仍明显不足, 因此今后研究中应该全面考虑植物与传粉者、非传粉者以及非生物因素之间复杂的联系。另外, 目前研究中生物和非生物因素在花部形态塑造中的作用很难区分, 因此, 今后应该选取一些系统发育背景明确并且垂直分布范围较大的类群进行研究, 从而有助于明确高山地区特殊的非生物环境在不同花部性状演化中的作用。此外, 还应该深入了解高山植物不同花部特征的种系发生和演化历史, 以及花部性状相关基因的表达模式及功能分析。

最后, 根据研究技术和方法的发展以及当前的生态学领域研究热点, 今后还应该加强以下3个方面的研究工作: (1)定性研究到定量研究的提升。研究技术的不断革新为植物繁殖生态学研究领域从传统的定性说明到精确的定量分析提供了广阔的应用前景, 例如前文提到的利用高通量测序技术能够实现交配系统参数量化(周伟和王红, 2014)以及在传粉网络研究中对花粉源植物的定量分析(郎丹丹等, 2018)。(2)大范围和综合性研究。针对分布范围较大且系统发育背景研究较充分的类群(如马先蒿属、报春花属(*Primula*)、翠雀属(*Delphinium*)等)可以展开不同生境下的比较研究, 特别是一些特殊类群从冰期避难所扩张过程中资源分配、繁殖方式和花部特征的变化模式值得深入探究。另外, 根据目前研究积累比较充分的科学问题可以对现有结果进行整合分析, 从而得出更具有普适性的结论, 比如植物繁殖分配、性分配、自交率、近交衰退和花部性状随海拔梯度的变化规律等。(3)全球气候变化和人类活动对植物繁殖过程的影响。青藏高原地区属于气候变化敏感区和生态系统脆弱区, 气候变化和人类活动双重影响对高原特殊生境中的植物构成了严重威胁。全球变暖、CO₂浓度升高、氮沉降增加、外来入侵物种、土地利用方式的改变、植物资源的过度采收、频繁的工程和旅游活动等一系列因素作用下, 高原植物在繁殖过程中会发生什么改变以及采取哪些适应对策? 对其响应格局、机制和后果的研究将为探明脆弱生态系统中植物繁殖生态对环境变化的响应模式和青藏高原地区生物多样性的保护

措施提供科学依据。

参考文献

- Ackerly DD, Jasiński M (1990). Size-dependent variation of gender in high density stands of the monoecious annual, *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Oecologia*, 82, 474–477.
- An ZS, Kutzbach JE, Prell WL, Porter SC (2001). Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan Plateau since Late Miocene times. *Nature*, 411, 62–66.
- Baker HG, Baker I (1983). Floral nectar constituents in relation to pollinator type. In: Jones CE, Little RJ eds. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. 117–141.
- Bazzaz FA, Ackerly DD, Reekie EG (2000). Reproductive allocation in plants. In: Fenner M ed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Publishing, Oxford. 1–29.
- Belser C, Istace B, Denis E, Dubarry M, Baurens FC, Falentin C, Genete M, Berrabah W, Chèvre AM, Delourme R, Deniot G, Denoeud F, Duffé P, Engelen S, Lemainque A, Manzanares-Dauleux M, Martin G, Morice J, Noel B, Vekemans X, D'Hont A, Rousseau-Gueutin M, Barbe V, Cruaud C, Wincker P, Aury JM (2018). Chromosome-scale assemblies of plant genomes using nanopore long reads and optical maps. *Nature Plants*, 4, 879–887.
- Bengtsson BO, Ceplitis A (2000). The balance between sexual and asexual reproduction in plants living in variable environments. *Journal of Evolutionary Biology*, 13, 415–422.
- Bonsler SP, Aarssen LW (2009). Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11, 31–40.
- Burkle L (2008). *Bottom-up Effects of Nutrient Enrichment on Plants, Pollinators, and Their Interactions*. PhD dissertation, Dartmouth College, New Hampshire.
- Campos EO, Bradshaw Jr HD, Daniel TL (2015). Shape matters: Corolla curvature improves nectar discovery in the hawkmoth *Manduca sexta*. *Functional Ecology*, 29, 462–468.
- Castro S, Silveira P, Navarro L (2008). Effect of pollination on floral longevity and costs of delaying fertilization in the out-crossing *Polygala vayredae* Costa (Polygalaceae). *Annals of Botany*, 102, 1043–1048.
- Ceulemans T, Hulsmans E, Vanden EW, Honnay O (2017). Nutrient enrichment is associated with altered nectar and pollen chemical composition in *Succisa pratensis* Moench and increased larval mortality of its pollinator *Bombus terrestris* L. *PLOS ONE*, 12, e0175160. DOI: 10.1371/journal.pone.0175160.

- Chao Q, Gao ZF, Zhang D, Zhao BG, Dong FQ, Fu CX, Liu LJ, Wang BC (2019). The developmental dynamics of the *populus* stem transcriptome. *Plant Biotechnology Journal*, 17, 206–219.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1981). Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15, 57–74.
- Charnov E (1982). *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton.
- Chen ZF, Gao JY (2011). Study on size-dependent sex allocation in *Hedychium coccineum* (Zingiberaceae). *Journal of Yunnan University (Natural Sciences)*, 33, 594–603. [陈智发, 高江云 (2011). 红姜花 *Hedychium coccineum* 依赖个体大小的性分配研究. 云南大学学报(自然科学版), 33, 594–603.]
- Cruden RW, Lyon DL (1985). Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia*, 66, 299–306.
- Ding BQ, Mou FJ, Sun W, Chen SL, Peng FE, Bradshaw Jr HD, Yuan YW (2017). A dominant-negative actin mutation alters corolla tube width and pollinator visitation in *Mimulus lewisii*. *New Phytologist*, 213, 1936–1944.
- Dorji T, Totland Ø, Moe SR, Hopping KA, Pan JB, Klein JA (2013). Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental warming and snow addition in Tibet. *Global Change Biology*, 19, 459–472.
- Duan YW, Dafni A, Hou QZ, He YP, Liu JQ (2010). Delayed selfing in an alpine biennial *Gentianopsis paludosa* (Gentianaceae) in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52, 593–599.
- Duan YW, He YP, Liu JQ (2005). Reproductive ecology of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Gentiana straminea* (Gentianaceae), a hermaphrodite perennial characterized by herkogamy and dichogamy. *Acta Oecologica*, 27, 225–232.
- Duan YW, Liu JQ (2007). Pollinator shift and reproductive performance of the Qinghai-Tibetan Plateau endemic and endangered *Swertia przewalskii* (Gentianaceae). *Biodiversity and Conservation*, 16, 1839–1850.
- Duan YW, Zhang TF, Liu JQ (2007). Pollination biology of *Anisodus tanguticus* (Solanaceae). *Biodiversity Science*, 15, 584–591. [段元文, 张挺峰, 刘建全 (2007). 山莨菪 (茄科) 的传粉生物学. 生物多样性, 15, 584–591.]
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Emmett BA (2007). Nitrogen saturation of terrestrial ecosystems: Some recent findings and their implications for our conceptual framework. *Water, Air and Soil Pollution*, 7, 99–109.
- Fabbro T, Körner C (2004). Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*, 199, 70–81.
- Fan BL, Meng JL, Zhao ZG, Du GZ (2008). Influence of altitude on reproductive traits and resource allocation of species of Ranunculaceae at east Qinghai Tibetan Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 28, 805–811. [樊宝丽, 孟金柳, 赵志刚, 杜国祯 (2008). 海拔对青藏高原东部毛茛科植物繁殖特征和资源分配的影响. 西北植物学报, 28, 805–811.]
- Fan DM, Yang YP (2009). Altitudinal variations in flower and bulbil production of an alpine perennial, *Polygonum viviparum* L. (Polygonaceae). *Plant Biology*, 11, 493–497.
- Fan DM, Yang YP (2009). Reproductive performance in two populations of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) under different habitats. *Acta Botanica Yunnanica*, 31, 153–157. [范邓妹, 杨永平 (2009). 不同生境下珠芽蓼 (蓼科) 的繁殖策略比较. 云南植物研究, 31, 153–157.]
- Fang Q, Huang SQ (2012). Progress in pollination networks: Network structure and dynamics. *Biodiversity Science*, 20, 300–307. [方强, 黄双全 (2012). 传粉网络的研究进展: 网络的结构和动态. 生物多样性, 20, 300–307.]
- Fang Q, Huang SQ (2012). Relative stability of core groups in pollination networks in a biodiversity hotspot over four years. *PLOS ONE*, 7, e32663. DOI: 10.1371/journal.pone.0032663.
- Fang Q, Huang SQ (2013). A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. *Ecology*, 94, 1176–1185.
- Fang Q, Huang SQ (2016a). Plant-pollinator interactions in a biodiverse meadow are rather stable and tight for 3 consecutive years. *Integrative Zoology*, 11, 199–206.
- Fang Q, Huang SQ (2016b). A paradoxical mismatch between interspecific pollinator moves and heterospecific pollen receipt in a natural community. *Ecology*, 97, 1970–1978.
- Fitter AH, Fitter RSR (2002). Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 296, 1689–1691.
- Gardener MC, Gillman MP (2001). The effects of soil fertilizer on amino acids in the floral nectar of corncockle, *Agrostemma githago* (Caryophyllaceae). *Oikos*, 92, 101–106.
- Gebler M, Schoot Uiterkamp AJM, Visser C (2014). A global sustainability perspective on 3D printing technologies. *Energy Policy*, 74, 158–167.
- Gijbels P, Ceulemans T, van den Ende W, Honnay O (2015). Experimental fertilization increases amino acid content in floral nectar, fruit set and degree of selfing in the orchid *Gymnadenia conopsea*. *Oecologia*, 179, 785–795.
- Gijbels P, van den Ende W, Honnay O (2014). Landscape scale variation in nectar amino acid and sugar composition in a Lepidoptera pollinated orchid species and its relation with fruit set. *Journal of Ecology*, 102, 136–144.
- Gong YB, Huang SQ (2009). Floral symmetry: Pollinator-mediated stabilizing selection on flower size in bilateral

- species. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 4013–4020.
- Gong YB, Huang SQ (2011). Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits. *Oecologia*, 166, 671–680.
- Guo H, Mazer SJ, Du GZ (2010). Geographic variation in primary sex allocation per flower within and among 12 species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): Proportional male investment increases with elevation. *American Journal of Botany*, 97, 1334–1341.
- Guo W, Wang LL, Sun S, Yang YP, Duan YW (2014). Sexual interference in two *Chamerion* species with contrasting modes of movement herkogamy. *Journal of Systematics and Evolution*, 52, 355–362.
- Hansen DM, van der Niet T, Johnson SD (2012). Floral signposts: Testing the significance of visual “nectar guides” for pollinator behaviour and plant fitness. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 634–639.
- Hao N, Su X, Wu Q, Chang LB, Zhang SH, Sun K (2016). Size-dependent of Qinghai-Tibetan Plateau *Viola tuberosa* (Violaceae) bulbs allocation. *Guihaia*, 36, 674–678. [郝楠, 苏雪, 吴琼, 常立博, 张世虎, 孙坤 (2016). 青藏高原东缘块茎堇菜鳞茎分配的个体大小依赖性. 广西植物, 36, 674–678.]
- He JD, Xue JY, Gao J, Wang JN, Wu Y (2017). Adaptations of the floral characteristics and biomass allocation patterns of *Gentiana hexaphylla* to the altitudinal gradient of the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Mountain Science*, 14, 1563–1576.
- He YP, Duan YW, Fei SM, Liu JQ, Yang HL (2008). Resource allocation of *Primula nutans* population in the alpine wetland of the east Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 14, 180–186. [何亚平, 段元文, 费世民, 刘建全, 杨慧玲 (2008). 青藏高原天山报春高寒湿地种群的花期资源分配. 应用与环境生物学报, 14, 180–186.]
- He YP, Duan YW, Liu JQ, Smith WK (2006). Floral closure in response to temperature and pollination in *Gentiana straminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant Systematics and Evolution*, 256, 17–33.
- Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes AL, Totland Ø (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, 12, 184–195.
- Honnay O, Bossuyt B (2005). Prolonged clonal growth: Escape route or route to extinction? *Oikos*, 108, 427–432.
- Hoover SER, Ladley JJ, Shchepetkina AA, Tisch M, Giese SP, Tylianakis JM (2012). Warming, CO₂, and nitrogen deposition interactively affect a plant-pollinator mutualism. *Ecology Letters*, 15, 227–234.
- Hou QZ, Wen J, Li HC, Ren YL, Sha JH, Zhao DG (2017). Reproductive allocation of three Gentianaceae species. *Pratacultural Science*, 34, 1017–1023. [侯勤正, 文静, 李昊聪, 任昱兰, 沙建华, 赵东光 (2017). 3种龙胆科植物的资源分配对策. 草业科学, 34, 1017–1023.]
- Hou QZ, Ye GJ, Ma XB, Su X, Zhang SH, Sun K (2016). Size-dependent reproductive allocation of *Gentianopsis paludosa* in different habitats of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 2686–2694. [侯勤正, 叶广继, 马小兵, 苏雪, 张世虎, 孙坤 (2016). 青藏高原不同生境下湿生扁蕾个体大小依赖的繁殖分配. 生态学报, 36, 2686–2694.]
- Huai HY, Wei WH, Zhang YL, Yang CX (2005). Characteristics of clonal growth and reproduction of *Lagotis brachystachya* at different altitudes. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 11, 18–22. [淮虎银, 魏万红, 张镔锂, 杨传旭 (2005). 不同海拔高度短穗兔耳草克隆生长及克隆繁殖特征. 应用与环境生物学报, 11, 18–22.]
- Huang JH, Huang JH, Liu CR, Zhang JL, Lu XH, Ma KP (2016). Diversity hotspots and conservation gaps for the Chinese endemic seed flora. *Biological Conservation*, 198, 104–112.
- Huang SQ (2007). Studies on plant-pollinator interaction and its significances. *Biodiversity Science*, 15, 569–575. [黄双全 (2007). 植物与传粉者相互作用的研究及其意义. 生物多样性, 15, 569–575.]
- Huang SQ (2014). Most effective pollinator principle of floral evolution: Evidence and query. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 26, 118–124. [黄双全 (2014). 花部特征演化的最有效传粉者原则: 证据与疑问. 生命科学, 26, 118–124.]
- Huang SQ, Lu Y, Chen YZ, Luo YB, Delph LF (2009). Parthenogenesis maintains male sterility in a gynodioecious orchid. *The American Naturalist*, 174, 578–584.
- Huang SQ, Takahashi Y, Dafni A (2002). Why does the flower stalk of *Pulsatilla cernua* (Ranunculaceae) bend during anthesis? *American Journal of Botany*, 89, 1599–1603.
- Igic B, Lande R, Kohn JR (2008). Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences. *International Journal of Plant Sciences*, 169, 93–104.
- Inouye DW (1983). The ecology of nectar robbing. In: Barbara B, Thomas E, Barbara B eds. *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press, New York. 153–173.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)(2016). *IPCC Database*. <http://www.ipcc.ch/>. Cited: Aug 24, 2018.
- Iwasa Y, Cohen D (1989). Optimal growth schedule of a perennial plant. *The American Naturalist*, 133, 480–505.
- Jiang P, Rausher M (2018). Two genetic changes in Cis-regulatory elements caused evolution of petal spot position in *Carkia*. *Nature Plants*, 4, 14–22.
- Körner C (2003). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, Berlin.
- Koski MH, Ashman TL (2015). Floral pigmentation patterns

- provide an example of Gloger's rule in plants. *Nature Plants*, 1, 14007. DOI: 10.1038/nplants.2014.7.
- Kozłowski J (1992). Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 15–19.
- Lang DD, Tang M, Zhou X (2018). Qualitative and quantitative molecular construction of plant-pollinator network: Application and prospective. *Biodiversity Science*, 26, 445–456. [郎丹丹, 唐敏, 周欣 (2018). 传粉网络构建的定性定量分子研究: 应用与展望. 生物多样性, 26, 445–456.]
- Leonard AS, Papaj DR (2011). “X” marks the spot: The possible benefits of nectar guides to bees and plants. *Functional Ecology*, 25, 1293–1301.
- Li B, Liu ZJ, Zhao ZG, Hu C, Ren HM, Wu GQ (2013). Influence of altitude on reproductive traits and reproductive allocation of different colours in *Anemone obtusiloba* populations. *Acta Prataculturae Sinica*, 22(1), 10–19. [李冰, 刘左军, 赵志刚, 胡春, 任红梅, 伍国强 (2013). 海拔对钝裂银莲花不同花色居群间繁殖特征及繁殖分配的影响. 草业学报, 22(1), 10–19.]
- Li JJ, Yang C, Liu XL, Shao XQ (2019). Inconsistent stoichiometry response of grasses and forbs to nitrogen and water additions in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 279, 178–186.
- Liang Y (2009). *Reproductive Allocation Strategies of Gentiana in the Eastern of Qinghai-Tibet Plateau*. Master degree dissertation, Northwest Normal University, Lanzhou. [梁艳 (2009). 青藏高原东缘龙胆属植物繁殖分配对策研究. 硕士学位论文, 西北师范大学, 兰州.]
- Liang Y, Zhang XC, Chen XL (2008). Individual size and resource allocation in perennial *Gentiana*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 28, 2400–2407. [梁艳, 张小翠, 陈学林 (2008). 多年生龙胆属植物个体大小与花期资源分配研究. 西北植物学报, 28, 2400–2407.]
- Liu ZJ, Du GZ, Chen JK (2003). Relationship between habitats and resource allocation of inflorescence structure in *Ligularia virgaurea*. *Acta Phytoecologia Sinica*, 27, 344–351. [刘左军, 杜国祯, 陈家宽 (2003). 黄帚橐吾花序结构的资源配置与环境的关系. 植物生态学报, 27, 344–351.]
- Lü CQ, Tian HQ (2007). Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: Synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 112, D22S05. DOI: 10.1029/2006JD007990.
- Lu HL, Shao QQ, Liu JY, Wang JB, Chen ZQ (2007). Temporo-spatial distribution of summer precipitation over Qinghai-Tibet Plateau during the last 44 years. *Acta Geographica Sinica*, 62, 946–958. [卢鹤立, 邵全琴, 刘纪远, 王军邦, 陈卓奇 (2007). 近44年来青藏高原夏季降水的时空分布特征. 地理学报, 62, 946–958.]
- Lu NN, Zhao ZG (2014). Flower symmetry and flower size variability: An examination of Berg's hypotheses in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 460–467. [路宁娜, 赵志刚 (2014). 花对称性与植物花大小的变异性: 在高寒草甸植物群落检验Berg的假说. 植物生态学报, 38, 460–467.]
- Luo D, Zhou Q, Wu YG, Chai XT, Liu WX, Wang YR, Yang QC, Wang ZY, Liu ZP (2019). Full-length transcript sequencing and comparative transcriptomic analysis to evaluate the contribution of osmotic and ionic stress components towards salinity tolerance in the roots of cultivated alfalfa (*Medicago sativa* L.). *BMC Plant Biology*, 19, 32. DOI: 10.1186/s12870-019-1630-4.
- Ma RJ, Du GZ, Lu BR, Chen JK, Sun K, Hara T, Li B (2006). Reproductive modes of three *Ligularia* weeds (Asteraceae) in grasslands in Qinghai-Tibet Plateau and their implications for grassland management. *Ecological Research*, 21, 246–254.
- Ma YX, Wang YF, Li YY, Wang WY, Kou J (2017). Correlation between reproductive allocation and elevation of *Saussurea graminea* in eastern margin of the Tibetan Plateau. *Bulletin of Botanical Research*, 37, 23–30. [马诣欣, 王一峰, 李怡颖, 王文越, 寇靖 (2017). 青藏高原东缘禾叶风毛菊的繁殖分配与海拔的相关性. 植物研究, 37, 23–30.]
- Malerba R, Nattero J (2012). Pollinator response to flower color polymorphism and floral display in a plant with a single-locus floral color polymorphism: Consequences for plant reproduction. *Ecological Research*, 27, 377–385.
- Memmott J (1999). The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, 2, 276–280.
- Meng JL (2010). *Reproductive Strategies of Three Common Species of Ranunculaceae at Alpine Meadow in Qinghai Tibetan Plateau*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [孟金柳 (2010). 青藏高原高寒草甸3种常见毛茛科植物繁殖对策的研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Meng LH, Wang ZK, Liu CY, Zhu WL (2011). Reproductive allocation of an alpine perennial, *Polygonum macrophyllum*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31, 1157–1163. [孟丽华, 王政昆, 刘春燕, 朱万龙 (2011). 高山植物圆穗蓼的繁殖资源分配. 西北植物学报, 31, 1157–1163.]
- Mu JP, Peng YH, Xi XQ, Wu XW, Griffin JN, Niklas KJ, Sun SC (2014). Domesticated honey bees evolutionarily reduce flower nectar volume in a Tibetan lotus. *Ecology*, 95, 3161–3172.
- Mu JP, Peng YH, Xi XQ, Wu XW, Li GY, Niklas KJ, Sun SC (2015). Artificial asymmetric warming reduces nectar yield in a Tibetan alpine species of Asteraceae. *Annals of Botany*, 116, 899–906.
- Mu JP, Zeng YL, Wu, QG, Niklas KJ, Niu KC (2016). Traditional grazing regimes promote biodiversity and increase nectar production in Tibetan alpine meadows. *Agriculture*,

- Ecosystems & Environment*, 233, 336–342.
- Muñoz AA, Celedon-Neghme C, Cavieres LA, Arroyo MTK (2005). Bottom-up effects of nutrient availability on flower production, pollinator visitation, and seed output in a high-Andean shrub. *Oecologia*, 143, 126–135.
- Munson SM, Long AL (2017). Climate drives shifts in grass reproductive phenology across the western USA. *New Phytologist*, 213, 1945–1955.
- Nazir R, Reshi Z, Wafai BA (2008). Reproductive ecology of medicinally important Kashmir Himalayan species of *Digitalis* L. *Plant Species Biology*, 23, 59–70.
- Niu CJ, Lou AR, Sun RY, Li QF (2015). *Fundamentals of Ecology*. 3rd edn. Higher Education Press, Beijing. [牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 李庆芬 (2015). 基础生态学. 第三版. 高等教育出版社, 北京.]
- Niu Y, Gong QB, Peng DL, Sun H, Li ZM (2017). Function of male and hermaphroditic flowers and size-dependent gender diphasy of *Lloydia oxycarpa* (Liliaceae) from Hengduan Mountains. *Plant Diversity*, 39, 187–193.
- Peng DL, Ou XK, Xu B, Zhang ZQ, Niu Y, Li ZM, Sun H (2014). Plant sexual systems correlated with morphological traits: Reflecting reproductive strategies of alpine plants. *Journal of Systematics and Evolution*, 52, 368–377.
- Peng DL, Zhang ZQ, Niu Y, Yang Y, Song B, Sun H, Li ZM (2012). Advances in the studies of reproductive strategies of alpine plants. *Biodiversity Science*, 20, 286–299. [彭德力, 张志强, 牛洋, 杨扬, 宋波, 孙航, 李志敏 (2012). 高山植物繁殖策略的研究进展. 生物多样性, 20, 286–299.]
- Peng DL, Zhang ZQ, Xu B, Li ZM, Sun H (2012). Patterns of flower morphology and sexual systems in the subnival belt of the Hengduan Mountains, SW China. *Alpine Botany*, 122(2), 65–73.
- Piao SL, Fang JY, Chen AP (2003). Seasonal dynamics of terrestrial net primary production in response to climate change in China. *Acta Botanica Sinica*, 45, 269–275.
- Policha T, Davis A, Barnadas M, Dentinger BTM, Raguso RA, Roy BA (2016). Disentangling visual and olfactory signals in mushroom-mimicking *Dracula* orchids using realistic three-dimensional printed flowers. *New Phytologist*, 210, 1058–1071.
- Potts JG (2015). Effects of floral symmetry on pollination in *Bidens aristosa*. *The Southwest Naturalist*, 60, 370–373.
- Qi GH (2018). *Effect of Exotic Introduced Plants Azadirachta indica and Moringa Oleifera on Pollination Network of Dry-hot Valley in Honghe Area*. PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. [起国海 (2018). 外来引种植物印楝和辣木对红河干热河谷传粉网络的影响. 博士学位论文, 中国林业科学研究院, 北京.]
- Qiu YX, Fu CX, Comes HP (2011). Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59, 225–244.
- Qu B (2017). *Variation of Floral Traits and Reproductive Adaptation along Elevational Gradient of Clematis tangutica*. Master degree dissertation, Northwest Normal University, Lanzhou. [屈博 (2017). 甘青铁线莲花部特征的海拔变异及其繁殖适应. 硕士学位论文, 西北师范大学, 兰州.]
- 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.
- Settele J, Bishop J, Potts SG (2016). Climate change impacts on pollination. *Nature Plants*, 2, 16092. DOI: 10.1038/nplants.2016.92.
- Shrestha M, Dyer AG, Bhattarai P, Burd M (2014). Flower colour and phylogeny along an altitudinal gradient in the Himalayas of Nepal. *Journal of Ecology*, 102, 126–135.
- Skogen KA, Holsinger KE, Cardon ZG (2011). Nitrogen deposition, competition and the decline of a regionally threatened legume, *Desmodium cuspidatum*. *Oecologia*, 165, 261–269.
- Smith JG, Sconiers W, Spasojevic MJ, Ashton IW, Suding KN (2012). Phenological changes in alpine plants in response to increased snowpack, temperature, and nitrogen. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 44, 135–142.
- Soares RGS, Ferreira PA, Lopes LE (2017). Can plant-pollinator network metrics indicate environmental quality? *Ecological Indicators*, 78, 361–370.
- Song SY, Chen Y, Liu L, See YHB, Mao CZ, Gan YB, Yu H (2018). OsFTIP7 determines auxin-mediated anther dehiscence in rice. *Nature Plants*, 4, 495–504.
- Sun F, Zhong ZC (1997). Reproductive allocation in *Gordonia acuminata* in subtropical evergreen broad-leaved forest and analysis of its adaptation using gray rational degree. *Acta Phytocologia Sinica*, 21, 44–52. [孙凡, 钟章成 (1997). 四川大头茶繁殖分配及其环境适应性的关联度研究. 植物生态学报, 21, 44–52.]
- Sun H (2013). Wild plant germplasm's collection, investigation and preservation on the special environment from Qinghai-Tibet Plateau. *Plant Diversity and Resources*, 35, 217–220. [孙航 (2013). 青藏高原特殊生境下野生植物种质资源的调查与保存. 植物分类与资源学报, 35, 217–220.]
- Sun H, Niu Y, Chen YS, Song B, Liu CQ, Peng DL, Chen JG, Yang Y (2014). Survival and reproduction of plant species in the Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Systematics and Evolution*, 52, 378–396.
- Sun JF, Gong YB, Renner SS, Huang SQ (2008). Multifunctional bracts in the dove tree *Davidia involucrata* (Nyssaceae: Cornales): Rain protection and pollinator attraction. *The American Naturalist*, 171, 119–124.
- Takebayashi N, Morrell PL (2001). Is self-fertilization an

- evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach. *American Journal of Botany*, 88, 1143–1150.
- Torabinejad J, Caldwell MM, Flint SD, Durham S (1998). Susceptibility of pollen to UV-B radiation: An assay of 34 taxa. *American Journal of Botany*, 85, 360–369.
- Totland Ø (2004). No evidence for a role of pollinator discrimination in causing selection on flower size through female reproduction. *Oikos*, 106, 558–564.
- Trunschke J, Stöcklin J (2017). Plasticity of flower longevity in alpine plants is increased in populations from high elevation compared to low elevation populations. *Alpine Botany*, 127(1), 41–51.
- Tu YL, Wang LP, Wang XL, Wang LL, Duan YW (2019). Status of invasive plants on local pollination networks: A case study of *Tagetes minuta* in Tibet based on pollen grains from pollinators. *Biodiversity Science*, 27, 306–313. [王艳丽, 王力平, 王喜龙, 王林林, 段元文 (2019). 利用昆虫携带的花粉初探西藏入侵植物印加孔雀草在当地传粉网络中的地位. 生物多样性, 27, 306–313.]
- Wang LL, Zhang C, Yang ML, Zhang GP, Zhang ZQ, Yang YP, Duan YW (2017). Intensified wind pollination mediated by pollen dimorphism after range expansion in an ambophilous biennial *Aconitum gymnanthum*. *Ecology and Evolution*, 7, 541–549.
- Wang LP, Wang LL, He ZR, Yang YP, Duan YW (2019). Application of 3D printing technology in plant reproductive ecology. *Guihaia*, 39, 279–284. [王力平, 王林林, 和兆荣, 杨永平, 段元文 (2019). 3D打印技术在植物繁殖生态学中的应用进展与评述. 广西植物, 39, 279–284.]
- Wang Q (2013). *Biological Effects of Experimental Warming on Pollination in Impatiens Oxyanthera (Balsaminaceae)*. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. [王琼 (2013). 模拟增温对红雉凤仙花传粉的生物学效应. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京.]
- Wang Y, Hu LJ, Duan YW, Yang YP (2010). Altitudinal variations in reproductive allocation of *Bergenia purpurascens* (Saxifragaceae). *Acta Botanica Yunnanica*, 32, 270–280. [王赞, 胡莉娟, 段元文, 杨永平 (2010). 岩白菜(虎耳草科)不同海拔居群的繁殖分配. 云南植物研究, 32, 270–280.]
- Wang Y, Lin JX, Ding XM, Zhang N, Mu CS (2014). Research advances of plant reproductive strategy response to global climate change. *Northern Horticulture*, 38(19), 194–198. [王颖, 蔺吉祥, 丁雪梅, 张娜, 穆春生 (2014). 植物繁殖策略响应全球气候变化的研究进展. 北方园艺, 38(19), 194–198.]
- Wang Y, Luo J, Xu JC (2009). A comparative study on the pollination mechanism of *Anisodus luridus* and *A. carniolicoides* (Solanaceae). *Acta Botanica Yunnanica*, 31, 211–218. [王赞, 罗建, 许建初 (2009). 铃铛子和赛茛苕(茄科)的传粉机制比较研究. 云南植物研究, 31, 211–218.]
- Wang YF, Wang WY, Kou J, Ma YX, Li YY (2017). Response of flowering resource allocation of *Saussurea arenaria* Maxim to elevation. *Journal of Northwest Normal University (Natural Science)*, 53(3), 83–87. [王一峰, 王文越, 寇靖, 马诣欣, 李怡颖 (2017). 沙生风毛菊花期资源分配对海拔的响应. 西北师范大学学报(自然科学版), 53(3), 83–87.]
- Wang YX, Liu ZJ, Zhao ZG, Hou M, Zhang XR, Lü WL (2018). Responses of floral longevity to pollination environments in 11 species from two alpine meadows. *Biodiversity Science*, 26, 510–518. [王玉贤, 刘左军, 赵志刚, 侯盟, 张小瑞, 吕婉灵 (2018). 青藏高原高寒草甸植物花寿命对传粉环境的响应. 生物多样性, 26, 510–518.]
- Webb CJ (1999). Empirical studies: Evolution and maintenance of dimorphic breeding systems. In: Geber MA, Dawson TE, Delph LF eds. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer, Berlin. 61–95.
- Weiner J, Campbell LG, Pino J, Echarte L (2009). The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology*, 97, 1220–1233.
- Wu Y, Liu YR, Peng H, Yang Y, Liu GL, Cao GX, Zhang Q (2015). Pollination ecology of alpine herb *Meconopsis integrifolia* at different altitudes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1–13. [吴云, 刘玉蓉, 彭瀚, 杨勇, 刘光立, 操国兴, 张强 (2015). 高山植物全缘叶绿绒蒿在不同海拔地区的传粉生态学研究. 植物生态学报, 39, 1–13.]
- Xia JY, Wan SQ (2008). Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, 179, 428–439.
- 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. [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 B, Wang JN, Shi FS, Gao J, Wu N (2013). Adaptation of biomass allocation patterns of wild *Fritillaria unibracteata* to alpine environment in the eastern Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 187–196. [徐波, 王金牛, 石福孙, 高景, 吴宁 (2013). 青藏高原东缘野生暗紫贝母生物量分配格局对高山生态环境的适应. 植物生态学报, 37, 187–196.]
- Xu Y, Ding YH, Li DL (2003). Climatic change over Qinghai and Xizang in 21st century. *Plateau Meteorology*, 22, 451–457. [徐影, 丁一汇, 李栋梁 (2003). 青藏地区未来百年气候变化. 高原气象, 22, 451–457.]
- Xue J, He J, Wang L, Gao J, Wu Y (2018). Plant traits and biomass allocation of *Gentiana hexaphylla* on different slope aspects at the eastern margin of Qinghai-Tibet Plateau. *Applied Ecology and Environmental Research*, 16, 1835–1853.
- Yang JQ, Fan YL, Jiang XF, Li QJ, Zhu XF (2018a). Correlation

- between the timing of autonomous selfing and floral traits: A comparative study from three selfing *Gentianopsis* species (Gentianaceae). *Scientific Reports*, 8, 3634. DOI: 10.1038/s41598-018-21930-9.
- Yang JY (2018). *Interspecific Relationships in Alpine Meadow Plant Communities: Pollinator-mediated Interactions and the Effect of Grazing*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [杨洁羽 (2018). 高寒草甸植物群落种间关系: 传粉者介导的相互作用及放牧影响. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Yang ML, Wang LL, Zhang GP, Meng LH, Yang YP, Duan YW (2018b). Equipped for migrations across high latitude regions? Reduced spur length and outcrossing rate in a biennial *Halenia elliptica* (Gentianaceae) with mixed mating system along a latitude gradient. *Frontiers in Genetics*, 9, 223. DOI: 10.3389/fgene.2018.00223.
- Yang Y, Körner C, Sun H (2008). The ecological significance of pubescence in *Saussurea medusa*, a high-elevation Himalayan “woolly plant”. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40, 250–255.
- Yang Y, Sun H (2009). The bracts of *Saussurea velutina* (Asteraceae) protect inflorescences from fluctuating weather at high elevations of the Hengduan mountains, southwestern China. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 41, 515–521.
- Yu HB, Deane DC, Sui XH, Fang SQ, Chu CJ, Liu Y, He FL (2019). Testing multiple hypotheses for the high endemic plant diversity of the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 131–144.
- Yu HB, Zhang YL, Liu LS, Chen C, Qi W (2018). Floristic characteristics and diversity patterns of seed plants endemic to the Tibetan Plateau. *Biodiversity Science*, 26, 130–137. [于海彬, 张镔铨, 刘林山, 陈朝, 祁威 (2018). 青藏高原特有种子植物区系特征及多样性分布格局. 生物多样性, 26, 130–137.]
- Yu Q, Jia DR, Tian B, Yang YP, Duan YW (2016). Changes of flowering phenology and flower size in rosaceous plants from a biodiversity hotspot in the past century. *Scientific Reports*, 6, 28302. DOI: 10.1038/srep28302.
- Yuan YW, Rebocho AB, Sagawa JM, Stanley LE, Bradshaw Jr HD (2016). Competition between anthocyanin and flavonol biosynthesis produces spatial pattern variation of floral pigments between *Mimulus* species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 2448–2453.
- Zhang C, Vereecken NJ, Wang LL, Tian B, Dafni A, Yang YP, Duan YW (2017). Are nectar guide colour changes a reliable signal to pollinators that enhances reproductive success? *Plant Ecology & Diversity*, 10, 89–96.
- Zhang C, Wang LL, Yang YP, Duan YW (2015). Flower evolution of alpine forbs in the open top chambers (OTCs) from the Qinghai-Tibet Plateau. *Scientific Reports*, 5, 10254. DOI: 10.1038/srep10254.
- Zhang C, Yang YP, Duan YW (2014a). Pollen sensitivity to ultraviolet-B (UV-B) suggests floral structure evolution in alpine plants. *Scientific Reports*, 4, 4520. DOI: 10.1038/srep04520.
- Zhang C, Zhou GY, Yang YP, Duan YW (2014b). Better than nothing: Evolution of autonomous selfing under strong inbreeding depression in an alpine annual from the Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Systematics and Evolution*, 52, 363–367.
- Zhang DY (2004). *Evolution of Plant Life History and Reproductive Ecology*. Science Press, Beijing. [张大勇 (2004). 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京.]
- Zhang DY, Jiang XH (2001). Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytocologia Sinica*, 25, 130–143. [张大勇, 姜新华 (2001). 植物交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性. 植物生态学报, 25, 130–143.]
- Zhang FP, Cai XH, Wang H, Ren ZX, Larson-Rabin Z, Li DZ (2012). Dark purple nectar as a foraging signal in a bird-pollinated Himalayan plant. *New Phytologist*, 193, 188–195.
- Zhang FP, Yang QY, Zhang SB (2016). Dual effect of phenolic nectar on three floral visitors of *Elsholtzia rugulosa* (Lamiaceae) in SW China. *PLOS ONE*, 11, e0154381. DOI: 10.1371/journal.pone.0154381.
- Zhang GP (2017). *The Research of Flower Traits Evolution in Alpine Plant Based on Community Phylogeny*. Master degree dissertation, Yunnan Normal University, Kunming. [张国鹏 (2017). 基于群落系统发育探讨高山植物的花部特征演化. 硕士学位论文, 云南师范大学, 昆明.]
- Zhang LC, Wang XJ, Du GZ (2011a). Primary floral allocation per flower in 12 *Pedicularis* (Orobanchaceae) species: Significant effect of two distinct rewarding types for pollinators. *Journal of Plant Research*, 124, 655–661.
- Zhang N (2006). *Effects of UV-B Radiation Photosynthesis Growth and Reproduction of Three Annuals in Alpine Meadow*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [张娜 (2006). UV-B辐射对三种高寒草甸一年生植物光合作用、生长和繁殖的影响. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Zhang S, Ai HL, Yu WB, Wang H, Li DZ (2010). Flower heliotropism of *Anemone rivularis* (Ranunculaceae) in the Himalayas: Effects on floral temperature and reproductive fitness. *Plant Ecology*, 209, 301–312.
- Zhang YW, Wang Y, Guo YH (2006). The effects of nectar robbing on plant reproduction and evolution. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 695–702. [张彦文, 王勇, 郭友好 (2006). 盗蜜行为在植物繁殖生态学中的意义. 植物生态学报, 30, 695–702.]
- Zhang ZQ, Kress WJ, Xie WJ, Ren PY, Gao JY, Li QJ (2011b). Reproductive biology of two Himalayan alpine gingers

- (*Roscoeia* spp., Zingiberaceae) in China: Pollination syndrome and compensatory floral mechanisms. *Plant Biology*, 13, 582–589.
- Zhang ZQ, Zhang YH, Sun H (2011c). The reproductive biology of *Stellera chamaejasme* (Thymelaeaceae): A self-incompatible weed with specialized flowers. *Flora*, 206, 567–574.
- Zhao BB, Niu KC, Du GZ (2009). The effect of grazing on above-ground biomass allocation of 27 plant species in an alpine meadow plant community in Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 1596–1606. [赵彬彬, 牛克昌, 杜国祯 (2009). 放牧对青藏高原东缘高寒草甸群落27种植物地上生物量分配的影响. 生态学报, 29, 1596–1606.]
- Zhao F, Yang YP (2008). Reproductive allocation in a dioecious perennial *Oxyria sinensis* (Polygonaceae) along altitudinal gradients. *Journal of Systematics and Evolution*, 46, 830–835. [赵方, 杨永平 (2008). 中华山蓼不同海拔居群的繁殖分配研究. 植物分类学报, 46, 830–835.]
- Zhao YH (2016). *Effects of Altitude and Species Phylogeny on Pollination Network in Himalaya-Hengduan Mountains*. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. [赵延会 (2016). 喜马拉雅-横断山海拔和物种系统发育对传粉网络的影响. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京.]
- Zhao YH, Lázaro A, Ren ZX, Zhou W, Li HD, Tao ZB, Xu K, Wu ZK, Wolfe LM, Li DZ, Wang H (2019). The topological differences between visitation and pollen transport networks: A comparison in species rich communities of the Himalaya-Hengduan Mountains. *Oikos*, 128, 551–562.
- Zhao ZG, Du GZ (2003). Characteristics of the mating system and strategies for resource allocation in Ranunculaceae. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 39, 70–74. [赵志刚, 杜国祯 (2003). 毛茛科植物交配系统的特征与花期资源分配对策. 兰州大学学报(自然科学版), 39, 70–74.]
- Zhao ZG, Du GZ, Liu ZJ (2005). Sex allocation in hermaphroditic plants. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 2725–2733. [赵志刚, 杜国祯, 刘左军 (2005). 雌雄同花植物的性分配. 生态学报, 25, 2725–2733.]
- Zhao ZG, Du GZ, Ren QJ (2004). Size-dependent reproduction and sex allocation in five species of Ranunculaceae. *Acta Phytocologia Sinica*, 28, 9–16. [赵志刚, 杜国祯, 任青吉 (2004). 5种毛茛科植物个体大小依赖的繁殖分配和性分配. 植物生态学报, 28, 9–16.]
- Zhao ZG, Du GZ, Zhou XH, Wang MT, Ren QJ (2006). Variations with altitude in reproductive traits and resource allocation of three Tibetan species of Ranunculaceae. *Australian Journal of Botany*, 54, 691–700.
- Zhao ZG, Liu ZJ, Conner JK (2015). Plasticity of floral sex allocation within inflorescences of hermaphrodite *Aconitum gymnanthum*. *Journal of Plant Ecology*, 8, 130–135.
- Zhao ZG, Meng JL, Fan BL, Du GZ (2008). Size-dependent sex allocation in *Aconitum gymnanthum* (Ranunculaceae): Physiological basis and effects of maternal family and environment. *Plant Biology*, 10, 694–703.
- Zheng D, Chen WL (1981). A preliminary study on the vertical belts of vegetation of the eastern Himalayas. *Bulletin of Botany*, 23, 228–234. [郑度, 陈伟烈 (1981). 东喜马拉雅植被垂直带的初步研究. 植物学报, 23, 228–234.]
- Zhou W, Wang H (2014). Pollen dispersal analysis using DNA markers. *Biodiversity Science*, 22, 97–108. [周伟, 王红 (2014). 基于DNA分子标记的花粉流动态分析. 生物多样性, 22, 97–108.]
- Zhu JT (2016). Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in Xizang alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1028–1036. [朱军涛 (2016). 实验增温对藏北高寒草甸植物繁殖物候的影响. 植物生态学报, 40, 1028–1036.]

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 李 敏

附录I 随海拔升高不同物种繁殖特征的变化趋势

Supplement I Trend of changes in reproductive characteristics of different plant species along altitudinal gradients

<http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2019.0296-S1.pdf>