



青藏高原高寒草甸植物花寿命与花吸引特征的关系及其对雌性繁殖成功的影响

王玉贤¹ 侯 盟¹ 谢言言¹ 刘左军² 赵志刚^{1*} 路宁娜³

¹兰州大学生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000; ²兰州理工大学生命科学与工程学院, 兰州 730050; ³西北师范大学生命科学学院, 兰州 730000

摘 要 花寿命指花保持开放且具有功能的时间长度, 是开花植物繁殖成功的一个重要功能性状。可塑性延长花寿命是植物在不利的传粉环境中保障繁殖的一种策略, 但延长花寿命也会增加繁殖成本。花寿命的可塑性变异不仅受传粉环境的影响, 而且还受资源分配权衡的影响。花寿命的理论模型指出, 植物的花寿命与花吸引特征之间存在资源分配权衡。为了研究在花粉限制环境中, 植物花寿命与花吸引特征之间的资源权衡及其对雌性适合度的相对重要性。该研究以青藏高原高寒草甸不同海拔(2 900和3 600 m)的11种开花植物为研究对象, 分析了不同植物群落中, 物种水平上: (1)花寿命与花吸引特征(花大小以及开花数目)之间的相关关系; (2)花寿命与花吸引特征对植物雌性适合度的相对贡献。结果表明, 无论是低海拔还是高海拔植物群落, 植物的花寿命与开花数目之间均存在权衡关系, 且长的花寿命增加了植物的雌性适合度。但在高海拔环境中, 植物的雌性适合度只与花寿命有关。这说明相对于低海拔植物, 花寿命对高海拔植物的雌性繁殖成功更为重要。

关键词 青藏高原; 花寿命; 花吸引特征; 权衡; 繁殖成功

王玉贤, 侯盟, 谢言言, 刘左军, 赵志刚, 路宁娜 (2020). 青藏高原高寒草甸植物花寿命与花吸引特征的关系及其对雌性繁殖成功的影响. 植物生态学报, 44, 905–915. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0130

Relationships of flower longevity with attractiveness traits and their effects on female fitness of alpine meadow plants on the Qinghai-Xizang Plateau, China

WANG Yu-Xian¹, HOU Meng¹, XIE Yan-Yan¹, LIU Zuo-Jun², ZHAO Zhi-Gang^{1*}, and LU Ning-Na³

¹School of Life Sciences, Lanzhou University, State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, Lanzhou 730000; ²School of Life Science and Engineering, Lanzhou University of Technology, Lanzhou 730050; and ³School of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730000

Abstract

Aims Flower longevity, the length of time that flowers remain open and functional, is an important floral trait that influences plant reproductive success. Prolonging floral longevity can provide reproductive assurance under unfavorable pollination environment, but may suffer some fitness costs. The theoretical models of flower longevity have suggested that there is a trade-off of resources allocation between the flower longevity and attractiveness traits. Flower longevity can adjust according to resource allocation. To understand the potential adaptive significance of flower longevity, it is necessary to disentangle the potential relationships between flower longevity and attractiveness traits (flower size and number) and their effects on female fitness of alpine meadow plants at the inter-species level on the Qinghai-Xizang Plateau.

Methods In the alpine meadows of Qinghai-Xizang Plateau (2 900 m vs. 3 600 m), we assessed how the relationships between floral longevity and flower attractiveness traits of 11 species varied at the inter-species level under different pollination contexts. And we quantified the relative contribution of flower longevity and flower attractiveness traits to the female fitness of plants at the inter-species level at low and high habitats.

Important findings Results show that there is a trade-off between flower longevity and flower number in both low and high altitude communities. And we found that both longer flower longevity and larger flower size increase the female fitness of plants in low-altitude communities. However, the female fitness of plants is only

收稿日期Received: 2020-05-06 接受日期Accepted: 2020-07-23

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC0504801)、国家自然科学基金(31570229和31870411)和甘肃省重点研发计划(18YF1FA053)。Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC0504801), the National Natural Science Foundation of China (31570229 and 31870411), and the Key Research Program of Gansu (18YF1FA053).

* 通信作者Corresponding author (zhaozhg@lzu.edu.cn)

associated with flower longevity in high-altitude communities. Overall, our results suggest that flower longevity is more important for the female fitness in high-altitude plants than low-altitude plants.

Key words Qinghai-Xizang Plateau; flower longevity; floral attractiveness traits; trade-off; reproductive success

Wang YX, Hou M, Xie YY, Liu ZJ, Zhao ZG, Lu NN (2020). Relationships of flower longevity with attractiveness traits and their effects on female fitness of alpine meadow plants on the Qinghai-Xizang Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 905–915. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0130

花寿命指花保持开放且具有功能的时间长度, 决定了一朵花接受传粉者访问的时间, 可以增加植物进行异花交配的机会, 有利于花粉扩散和落置的过程, 是保证传粉成功的重要功能性状(Primack, 1985; Ashman & Schoen, 1994)。通常认为, 一朵花开放的时间主要由植物物种自身的因素(如植物特性、花大小等; Primack, 1985; Gao *et al.*, 2015)和其所生长环境的生物(传粉者种类、丰富度等)与非生物(温度、降水量等)因素(Primack, 1985; Ashman & Schoen, 1994)共同决定。比如, 具有较大的花吸引特征(即具有较大的花大小和/或较多的开花数目)的植物, 对访花者具有较强的吸引力, 从而增加了花朵接受访花者访问的次数(Hegland & Totland, 2005; Arista & Ortiz, 2007), 增加了花粉从花药中的移除和/或花粉在柱头上的落置, 并最终缩短了植物的花寿命(Rathcke, 2003; Gibling, 2005; Itagaki & Sakai, 2006)。而大量的研究表明, 在传粉者稀少或不确定的高山环境下, 植物通过可塑地延长花寿命来增加植物接受访花者访问的机会。因此, 延长花寿命作为一种繁殖策略保障植物的繁殖成功(Rathcke, 2003; Arroyo *et al.*, 2013)。然而, 长花寿命意味着高的维持成本(Ashman & Schoen, 1997; Castro *et al.*, 2008), 如与花的蒸腾、呼吸以及花报酬生产等相关的生理成本也会消耗植物资源, 从而影响植物的花寿命。因此, 在自然种群中, 传粉者的可利用性并不是影响花寿命的唯一因素, 花寿命可能还受到资源分配的影响(Ashman & Schoen, 1994, 1996)。

基于资源分配理论建立的花寿命模型已经指出, 花寿命是资源分配的一部分, 其取决于构建新花的资源投入与维持已有花的资源消耗之间的权衡(Ashman & Schoen, 1994; Schoen & Ashman, 1995)。目前关于花寿命的研究主要集中在花寿命对随机不可预测传粉环境的可塑性响应(Blionis & Vokou, 2001; Steinacher & Wagner, 2010; Arroyo *et al.*, 2013; 王玉贤等, 2018)。很少有研究关注延长花寿命与花吸引特征(花大小与花数目)之间的资源权衡, 因为

花的持续开放是一个消耗资源的过程(Ashman & Schoen, 1994, 1996)。由于资源限制, 植物的花寿命与花大小(Teixido & Valladares, 2015)和开花数目(Abdala-Roberts *et al.*, 2007; Spigler & Woodard, 2019)之间往往表现出负相关关系。如果用于花的维持和构建的资源是固定的, 较大的花(或开较多数量的花)通常需要消耗更多资源, 植物需要通过缩短花寿命来权衡资源。花寿命与其他花特征之间的权衡不是恒定不变的, 往往随着资源的可利用性而具可塑性地变化, 即当资源丰富时, 植物会以更快的速度构建新花, 而不是维持已有花(Muller *et al.*, 2000; Spigler & Woodard, 2019)。这些研究都是在物种内的种群水平上预测花寿命与花吸引特征之间的权衡的。为了更好地了解花寿命的潜在适应性意义, 有必要理清在物种水平上花寿命与花吸引特征之间的关系。然而, 据我们所知, 目前还没有在物种水平上进行相关的研究。那么, 在物种水平上, 花寿命与花吸引特征之间的关系是否呈现出与种内水平上类似的权衡关系(Lázaro *et al.*, 2013)目前还不清楚。

花寿命与植物的繁殖成功之间也存在着资源权衡, 即花寿命是由最大化雌雄适合度的自然增长率(花粉的落置与移出的速率)与最小化维持花开放的资源消耗之间的权衡决定(Ashman & Schoen, 1994; 1997)。也就是说, 在依赖传粉者进行繁殖的物种中, 当授粉发生较早时, 植物将缩短花寿命, 可能会增加用于种子发育的资源分配; 反之, 当授粉发生较晚时, 植物将会延长花寿命, 这可能会减少种子发育的资源分配。比如, Castro等(2008)的研究指出, *Polygala vayredae*种群的结实率、结籽率以及种子的质量等均随着花寿命的延长而下降。Lázaro等(2013)也已经证实, 在物种水平上, 植物的花寿命与雌性适合度之间存在着权衡, 植物的结籽率随着花寿命的延长而下降。然而, 在花粉限制的环境中, 花寿命与植物的雌性适合度之间的这种权衡关系可能变得相对较弱, 因为在该环境中, 限制植物繁殖成功的主要是花粉不足(Rathcke, 2003)。如, Arroyo等(2013)

的研究表明, *Oxalis influences* 种群的花寿命的延长增加了结籽数。而已有研究证明, 植物的花吸引特征无论是在种群水平上(Karron & Mitchell, 2012; Zhao & Wang, 2015), 还是在物种水平上(Lázaro *et al.*, 2013)都会影响植物的雌性繁殖成功。如, 较大的花往往增加了传粉者的访问频率(Arista & Ortiz, 2007; Lázaro *et al.*, 2013; Bauer *et al.*, 2017), 最终增加了植物的雌性适合度(Galen & Newport, 1987; Karron & Mitchell, 2012; Lázaro *et al.*, 2013)。由于花寿命与花吸引特征之间存在资源上的内在联系, 这些花展示特征对于极端环境中(例如高海拔)植物雌性适合度的相对贡献还不清楚。

青藏高原恶劣的环境条件(如低温、高辐射以及气候多变等; Zhu *et al.*, 2001; Niu *et al.*, 2004)使得传粉昆虫的数量稀少且不可预测(Arroyo *et al.*, 1985)。这严重限制了植物的生存与繁殖, 尤其是依赖传粉者传粉的植物(Arroyo *et al.*, 1985; Totland & Sottocornola, 2001)。青藏高原东部高寒草甸植物的繁殖受到严重的花粉限制(孟金柳, 2010), 这使该地区成为研究延长花寿命作为繁殖保障策略的一个理想的生态系统(Arroyo *et al.*, 1981, 2013)。尽管王玉贤等(2018)已经证明在青藏高原东部的高寒草甸环境中, 植物通过提高花寿命及其可塑性来增加授粉机会, 获得更高的适合度; 且相对于低海拔生境, 高海拔生境中的花寿命的可塑性更大。但这仅仅是基于不同海拔的传粉环境(传粉者资源)的差异得出的结论, 在很大程度上忽略了延长花寿命会增加花的维持成本和繁殖成本(Ashman & Schoen, 1994, 1996)。基于这一研究结果和资源分配策略, 我们调查了青藏高原东部高寒草甸中不同海拔的两个植物群落, 主要回答以下问题: (1)这两个研究群落中, 在物种水平上, 植物的花寿命与花吸引特征(花大小和花数目)之间是否存在资源权衡? (2)在不同的传粉环境中, 植物的花寿命与花吸引特征对植物雌性繁殖成功的相对重要性是否发生改变? 并进一步预测在传粉者更为稀少的高海拔群落中, 花寿命对植物雌性适合度更为重要。

1 材料和方法

1.1 研究样地与物种

本研究于2017年6–7月在兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位站的合作站(34.95° N, 102.88° E,

低海拔样地, 约2 900 m)与阿孜站(33.67° N, 101.87° E, 高海拔样地, 约3 600 m)进行。在两个站的高寒草甸的自然群落中, 分别选取一个50 m × 50 m的样地。

选取两个样地中的主要开花物种作为研究对象(表1)。主要为蔷薇科的莓叶委陵菜(*Potentilla fragarioides*)、蕨麻(*P. anserina*)、华西委陵菜(*P. potaninii*)和野草莓(*Fragaria vesca*), 毛茛科的高原毛茛(*Ranunculus tanguticus*)、钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*)和小花草玉梅(*Anemone rivularis* var. *flore-minore*), 豆科的高山豆(*Tibetia himalaica*), 菊科的蒙古蒲公英(*Taraxacum mongolicum*), 瑞香科的狼毒(*Stellera chamaejasme*)以及牻牛儿苗科的甘青老鹳草(*Geranium pylzowianum*)。这些物种都为多年生植物, 主要由比较泛化的传粉者传粉。其中钝裂银莲花是以自交为主的混合交配类型(胡春等, 2013); 高原毛茛和小花草玉梅具有兼性自交交配系统(赵志刚和杜国祯, 2003); 蒙古蒲公英为有性生殖和无融合生殖混合繁殖系统(张建, 2013); 甘青老鹳草为异花传粉植物(雌雄异位, 实验观测); 而莓叶委陵菜、蕨麻、华西委陵菜以及高山豆均为可以自主自交物种(王玉贤未发表数据); 而狼毒为自交不亲和物种(Zhang *et al.*, 2011)。6月22日至7月11日标记、处理及观察低海拔样地10个物种(表1)。7月12日至7月25日标记、处理及观察高海拔样地6个物种(表1)。所有实验观测都在每个物种的盛花期进行。

1.2 植物特征的测量

每个研究种群随机选取10株含有花蕾的植株个体。为了减少花朵位置对花寿命的影响, 对处于每个植株相同位置的一朵花蕾进行标记(每个植株标记1朵花, 每个种群有10朵花, 总共有160朵花), 除蒙古蒲公英和狼毒的测量在花序水平上进行以外, 其余所有物种都在单花水平上进行测量。然后观测所标记花朵在自然授粉下的花寿命。每天9:00和17:00观察每个实验花朵的开花状态, 记录每一朵花的开花时间及凋谢时间(Evanhoe & Galloway 2002)。对于单花来说, 开花时间指花蕾开始张开的的时间, 而凋谢时间则指花瓣已开始凋落, 或用手轻轻一碰花瓣就开始掉落的时间; 而对于花序而言, 开花时间指的是第一朵小花开放的时间, 而凋谢时间则指的是最后一朵小花凋谢的时间。

表1 高海拔(3 600 m)和低海拔(2 900 m)的16个研究种群的平均植株高度、花大小、花数目、花寿命以及结籽数(平均值±标准误差)
Table 1 Mean plant height, flower size, flower number, flower longevity and seeds number of 16 research populations at low (2 900 m) and high (3 600 m) altitudes (mean ± SE)

物种 Species	科 Family	公式 Formula	植物特征 Floral trait						雌性适合度 Female fitness			
			植株高度 Plant height (cm)		花大小 Flower size (mm ³)		花数目 Flower number		花寿命 Flower longevity (d)		结籽数 Seed number	
			低海拔 Low altitude	高海拔 High altitude	低海拔 Low altitude	高海拔 High altitude	低海拔 Low altitude	高海拔 High altitude	低海拔 Low altitude	高海拔 High altitude	低海拔 Low altitude	高海拔 High altitude
莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i>	蔷薇科 Rosaceae	π^2	15.2 ± 1.5	8.9 ± 0.6	99.6 ± 5.1	118.7 ± 11.0	4.4 ± 0.4	2.0 ± 0.5	2.8 ± 0.1	3.3 ± 0.1	18.6 ± 0.8	16.0 ± 1.5
高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i>	毛茛科 Ranunculaceae	π^2	8.9 ± 0.9	9.7 ± 0.5	85.7 ± 18.2	108.7 ± 10.4	1.3 ± 0.2	1.7 ± 0.3	8.2 ± 0.2	8.9 ± 0.3	41.4 ± 5.5	39.1 ± 2.8
钝裂银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	毛茛科 Ranunculaceae	π^2	9.3 ± 0.6	8.6 ± 1.0	75.5 ± 10.6	81.0 ± 8.0	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	8.6 ± 0.4	9.4 ± 0.2		13.1 ± 1.7
蒙古蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	菊科 Compositae	π^2	7.7 ± 0.8	8.8 ± 0.7	700.1 ± 75.3	640.8 ± 80.3	1.7 ± 0.3	1.1 ± 0.1	4.7 ± 0.3	5.6 ± 0.2	54.4 ± 3.6	52.1 ± 2.4
甘青老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	牻牛儿苗科 Geraniaceae	π^2	9.2 ± 0.5	10.5 ± 0.8	695.5 ± 47.2	723.6 ± 49.4	1.4 ± 0.2	2.0 ± 0.1	3.2 ± 0.1	3.8 ± 0.1	3.6 ± 0.6	1.7 ± 0.4
高山豆 <i>Tibetia himalaica</i>	豆科 Leguminosae	$L \times W + l \times w$	3.3 ± 0.2		50.2 ± 5.2		1.9 ± 0.1		3.0 ± 0.2		11.4 ± 0.1	
藏麻 <i>Potentilla anserina</i>	蔷薇科 Rosaceae	π^2	3.5 ± 0.3		171.6 ± 9.0		1.1 ± 0.1		3.2 ± 0.2		12.4 ± 2.5	
野草莓 <i>Fragaria vesca</i>	蔷薇科 Rosaceae	π^2	4.4 ± 0.7		76.4 ± 6.1		1.2 ± 0.1		4.3 ± 0.3		20.7 ± 3.2	
华西委陵菜 <i>Potentilla potaninii</i>	蔷薇科 Rosaceae	π^2	15.2 ± 1.5		150.8 ± 9.9		2.1 ± 0.3		2.5 ± 0.2		34.1 ± 2.7	
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	瑞香科 Thymelaeaceae	π^2	17.0 ± 1.0		561.9 ± 41.1		2.7 ± 0.4		11.8 ± 0.4		17.8 ± 2.6	
小花草玉梅 <i>Anemone flore-minore</i>	毛茛科 Ranunculaceae	π^2		15.2 ± 1.2		387.1 ± 40.3		3.9 ± 0.6		4.6 ± 0.2		28.2 ± 4.9

对于具有圆形轮廓花的植物来说, r 为花冠半径; 对于豆科植物来说, L 和 W 分别为旗瓣长和宽, l 和 w 分别为翼瓣长和宽。
For flowers with circular outline, r represents the corolla radius. For the leguminous plants, L and W represent the length and width of banner, and l and w represent the length and width of wing, respectively.

我们采用Hegland和Totland (2005)的方法估计每个研究物种的花的大小。花为圆形轮廓的物种(如华西委陵菜), 使用 πr^2 的公式计算, 其中 r 是花冠的半径; 豆科植物的花大小使用公式 $L \times W + l \times w$ 计算, 其中 L 和 W 是旗瓣的长和宽, l 和 w 是翼瓣的长和宽。各物种的花大小的计算公式如表1所示。基于上述公式, 我们使用电子游标卡尺来测量研究植物的花特征。对于单花来说, 花大小特征的测量都是在开花后第二天进行的; 而对于花序而言, 花大小指的是在该花序所含小花开放90%以上时测量的花序大小。

开花数目的统计: 对于以单花为研究单元的物种统计植株所含的开花数, 对于以花序为研究单元的物种则统计的是植株所含的花序数。

植株高度的测量: 用直尺测量标记植株地上部分的高度。

1.3 结籽数统计

为了估计每朵花的雌性适合度, 统计了所标记花朵的结籽数。待所标记的花的花期结束约一个月后(根据植物果实的成熟情况确定), 收集成熟果实, 并将其储存在纸袋中, 自然风干。在实验室中统计了果实中所包含的完全发育的种子数目。对于单花来说, 结籽数指的是所标记果实中完全发育的种子数; 而对于花序而言, 结籽数则指的是所标记果序中成熟的果实数。

1.4 数据分析

根据表1中花面积公式计算所测量的花面积大小。在计算花寿命的时候, 如果开花时间在12:30之前记为1.0天, 12:30之后记为0.5天; 花凋谢时间在12:30之前记为0.5天, 12:30之后记为1.0天。同时, 将结籽数作为量化植物雌性适合度的指标(Arroyo *et al.*, 2013; Trunschke & Stöcklin, 2017); 而将植株高度作为量化植物可利用资源的指标(Lawrence Venable, 1992)。

为了研究不同群落中花寿命和花吸引特征的关系, 我们分别对不同海拔植物群落的响应变量采用了一般线性混合模型进行分析。其中, 花寿命是响应变量; 开花数目和花大小(将其进行log转换)为固定效应, 植株高度为协变量, 而物种作为随机效应。

为了研究不同海拔的植物群落中花寿命和花吸引特征(花大小和花数目)对雌性适合度的相对重要性, 我们对结籽数采用了广义线性混合模型进

行分析。由于数据的性质, 我们对每个果实的种子数的分析采用了泊松分布。其中, 结籽数为响应变量; 花寿命、花大小(将其进行log转换)和开花数目作为固定效应, 植株高度作为协变量, 物种作为随机效应。

在进行分析之前, 我们进行了变量的多重共线(VIF)分析, 以确定共线预测变量, 这些变量应该从进一步的分析中删除(Zuur *et al.*, 2009)。所有变量的VIF值都小于3, 因此不需要删除任何预测因子(Zuur *et al.*, 2009)。所有的分析都在R 3.5.1中进行。

2 结果

2.1 花寿命与花吸引特征的关系

在低海拔植物群落中, 植物的花寿命在(2.5 ± 0.2)天(华西委陵菜)到(11.8 ± 0.4)天(狼毒)之间变化(表1), 平均花寿命为(5.3 ± 0.3)天。植物的花寿命与植株高度呈显著的正相关关系($t = 2.183$, $p = 0.032$; 表2; 图1A), 与植株的开花数目呈显著的负相关关系($t = -2.366$, $p = 0.020$; 表2; 图1B), 而植物的花大小并不影响植物的花寿命($t = 0.751$, $p = 0.454$; 表2)。

而在高海拔植物群落中, 植物的花寿命在(3.3 ± 0.1)天(莓叶委陵菜)到(9.4 ± 0.2)天(钝裂银莲花)之间变化(表1), 平均花寿命为(5.8 ± 0.3)天。植物的花寿命与植株高度($t = 2.224$, $p = 0.030$; 表2; 图2A)和花大小($t = 2.038$, $p = 0.046$; 表2; 图2B)均呈显著的正相关关系, 而与开花数目呈显著的负相关关系($t = -2.065$, $p = 0.044$; 表2; 图2C)。

2.2 花寿命和花吸引特征对雌性适合度的相对贡献

在低海拔植物群落中, 结籽数在(3.6 ± 0.6)(甘青老鹳草)到(54.4 ± 3.6)(蒙古蒲公英)之间变化(表1), 平均结籽数为(24.6 ± 2.0)。结籽数与植物的花大小($z = 2.319$, $p = 0.020$; 表3; 图3A)和花寿命($z = 2.213$, $p = 0.027$; 表3; 图3B)均呈显著的正相关关系; 而结籽数与植物的开花数目($z = 0.101$, $p = 0.919$; 表3)和植株高度($z = 0.856$, $p = 0.392$; 表3)均没有显著的相关关系。

而在高海拔植物群落中, 结籽数在(1.7 ± 0.4)(甘青老鹳草)到(52.1 ± 2.4)(蒙古蒲公英)之间变化(表1), 平均结籽数为(24.1 ± 2.4)。结籽数只与花寿

表2 植株高度、花大小(log转换)以及开花数目低海拔(2 900 m)和高海拔(3 600 m)植物群落中植物花寿命的潜在影响
Table 2 Potential effects of plant height, flower size (log transform), and flower number on flower longevity of studied species in low (2 900 m) and high (3 600 m) altitude communities

海拔 Altitude	因素 Effect	估计值±标准误差 Estimate ± SE	t	p
低海拔 Low altitude	截距 Intercept	3.98 ± 1.69	2.353	0.023
	植株高度 Plant height (cm)	0.07 ± 0.03	2.183	0.032
	Log (花大小) log (flower size)	0.21 ± 0.28	0.751	0.454
	开花数目 Flower number	-0.25 ± 0.11	-2.366	0.020
高海拔 High altitude	截距 Intercept	2.85 ± 1.77	1.609	0.123
	植株高度 Plant height (cm)	0.06 ± 0.03	2.224	0.030
	Log (花大小) log (flower size)	0.49 ± 0.24	2.038	0.046
	开花数目 Flower number	-0.14 ± 0.07	-2.065	0.044

运用一般线性混合效应模型检验这些因素的显著性, 用粗体表示差异显著($p < 0.05$)。
Significant differences are examined from general linear mixed effect models at $p < 0.05$ and indicated in bold.

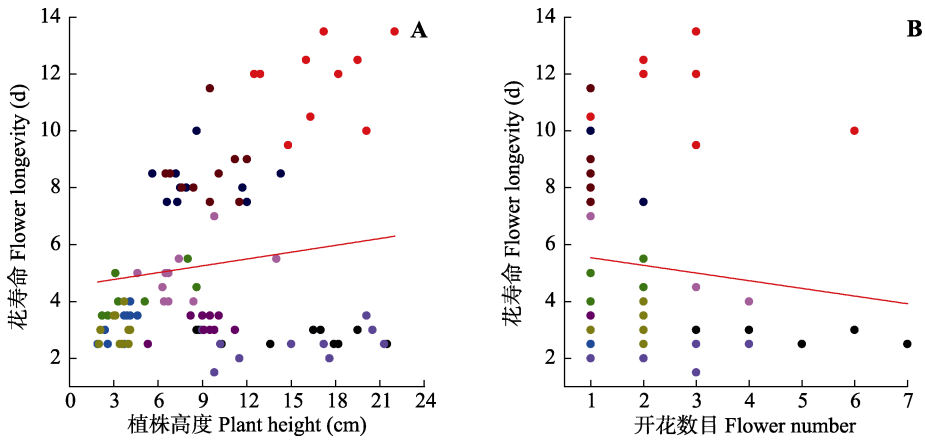


图1 在低海拔植物群落中, 植物花寿命与植株高度(A)和开花数目(B)之间的关系。不同的点代表不同的个体, 不同颜色代表不同的物种。红线表示不同物种的平均响应。
Fig. 1 Scatterplots of the relationships between flower longevity and plant height (A), and flower number (B) at low altitude plant communities. Data points represent individuals, and each colored point represents different species. Red line indicates the mean response across species.

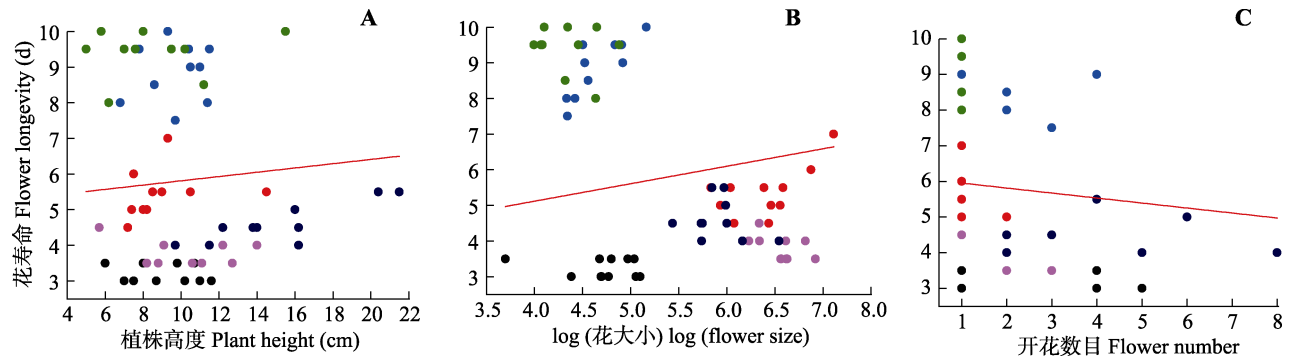


图2 在高海拔植物群落中, 花寿命与植株高度(A), 花大小(B)以及开花数目(C)之间的关系。不同的点代表不同的个体, 不同颜色代表不同的物种。红线表示不同物种的平均响应。
Fig. 2 Scatterplots of the relationships between flower longevity and plant height (A), log (flower size)(B), and flower number (C) at high altitude plant communities. Data points represent individuals, and each colored point represents different species. Red line indicates the mean response across species.

命呈显著的正相关关系($z = 3.380, p = 0.001$; 表3; 花数目($z = -0.200, p = 0.841$; 表3)以及花大小($z =$
图4); 而与植株高度($z = 1.094, p = 0.274$; 表3), 开 $-0.340, p = 0.734$; 表3)均无相关关系。

表3 植株高度、花大小(log转换)、花寿命以及开花数目对低海拔(2 900 m)和高海拔(3 600 m)植物群落中植物雌性适合度(结籽数)的影响
Table 3 Effects of plant height, flower size (log transform), flower longevity and flower number on female fitness (seeds number) of studied species in low (2 900 m) and high (3 600 m) communities

海拔 Altitude	因素 Effect	估计值±标准误差 Estimate ± SE	z	p
低海拔 Low altitude	截距 Intercept	1.62 ± 0.46	3.545	0.000
	植株高度 Plant height (cm)	0.01 ± 0.01	0.856	0.392
	Log (花大小) log (flower size)	0.18 ± 0.08	2.319	0.020
	花寿命 Flower longevity (day)	0.07 ± 0.03	2.213	0.027
	开花数目 Flower number	0.01 ± 0.03	0.101	0.919
高海拔 High altitude	截距 Intercept	1.89 ± 0.60	3.131	0.002
	植株高度 Plant height (cm)	0.01 ± 0.01	1.094	0.274
	Log (花大小) log (flower size) (mm ²)	-0.03 ± 0.09	-0.340	0.734
	花寿命 Flower longevity (day)	0.16 ± 0.05	3.380	0.001
	开花数目 Flower number	-0.01 ± 0.03	-0.200	0.841

运用广义线性混合效应模型检验这些因素的显著性, 用粗体表示差异显著($p < 0.05$)。
Significant differences are examined from generalized linear mixed effect models with Poisson distributions at $p < 0.05$ and indicated in bold.

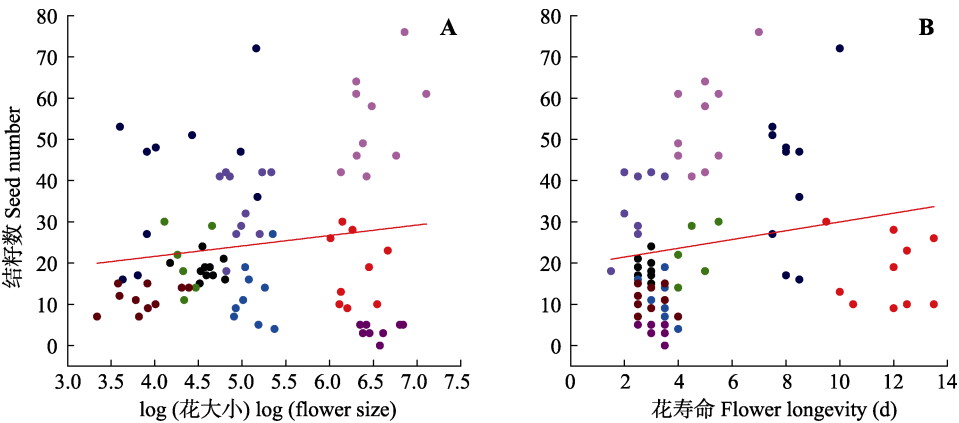


图3 在低海拔植物群落中, 植物雌性适合度(结籽数)与花大小(A)和花寿命(B)之间的关系。不同的点代表不同的个体, 不同颜色代表不同的物种。红线表示不同物种的平均响应。
Fig. 3 Scatterplots of the relationships between female fitness (seed number) and log (flower size)(A), and flower longevity (B) at low altitude plant communities. Data points represent individuals, and each colored point represents different species. Red line indicates the mean response across species.

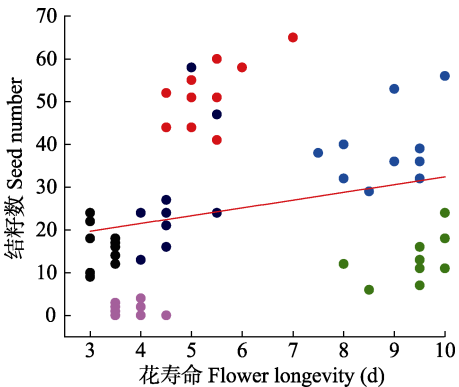


图4 在高海拔植物群落中, 植物雌性适合度与花寿命之间的关系。不同的点代表不同的个体, 不同颜色代表不同的物种。红线表示不同物种的平均响应。
Fig. 4 Relationships between seed set and flower longevity at high altitude plant communities. Data points represent individuals, and each colored point represents different species. Red line indicates the mean response across species.

3 讨论

3.1 花寿命与花吸引特征的关系

我们在不同的传粉环境下, 研究了物种水平上植物花寿命与花吸引特征的关系。结果证明植物的花寿命与花吸引特征(开花数目)有关, 是植物资源分配策略的一部分, 即植物的花寿命取决于其与花吸引特征之间在资源分配上的权衡(Ashman & Schoen, 1994; Schoen & Ashman, 1995)。这说明, 可以用花寿命模型来预测群落中不同物种间的花寿命与花吸引特征之间的关系, 为花寿命模型的更广泛的应用提供了实验支持。

研究结果显示, 在两个不同海拔的植物群落中, 植物的花寿命均与开花数目成负相关关系, 这一结

果支持了花寿命是新花的构建与已有花的维持之间的权衡的假说(Ashman & Schoen, 1994; Schoen & Ashman, 1995), 即在物种水平上, 植物花寿命与开花数目之间存在着资源权衡。花寿命对授粉的可塑性响应可以使植物适应不同的传粉环境, 因为它可以进一步优化植物适合度, 当适合度积累率比平均水平更快时, 缩短植物花寿命, 和/或在适合度积累率相对较低的次优传粉条件下, 则会延长花寿命(Ashman & Schoen, 1994, 1996)。很多种内研究已经证明, 新花的构建(花组织)和已有花的维持(呼吸和蒸腾等)都会消耗资源(Ashman & Schoen, 1994, 1996; Teixido & Valladares, 2014)。但是在高寒生境中, 低温使得植物的发育较为缓慢, 呼吸和蒸腾等花的维持消耗较低(Arroyo *et al.*, 1981)。同时, 在青藏高原上关于物种水平的研究已经证明, 由于不稳定的传粉者访问造成花粉落置不足, 植物通过可塑地延长花寿命来保障繁殖(王玉贤等, 2018)。这种延长花寿命的现象虽然会增加花的维持成本, 但由于花的维持消耗较低, 植物通常会选择维持已有花来最大化植物的适合度。然而, 当花接受了足够的访问时, 植物会可塑地缩短花寿命, 将更多的资源用于新花的构建(Ashman & Schoen, 1994; Schoen & Ashman, 1995)及其种子的发育(Ashman & Schoen, 1994, 1996)。高寒环境中, 限制植物花寿命-花数目权衡的主要是传粉者的访问(即授粉强度)。

然而, 与花寿命的理论模型预测(Ashman & Schoen, 1994, 1996)相反的是, 在高海拔生境中, 植物的花寿命与花大小成正相关关系。这可能是在高海拔环境中, 低频率的传粉者访问可能会增加植物个体对传粉者服务的竞争, 从而驱使更具吸引力的花特征的选择(Zhao & Wang, 2015)。而花大小是花吸引特征的一个重要的组成部分, 较大的花由于大的花展示更容易被传粉者识别。此外, 花大小通常与花报酬(花粉和花蜜)的数量和产量成正相关关系, 而传粉者具有将花报酬和花大小联系起来的能力(Dukas & Roal, 1993), 传粉者通常会选择具有高花报酬的花朵。越来越多的研究已经证实, 花大小与花数目之间也存在权衡关系, 即植物要么开很多的小花, 要么开少许大花(Spigler & Woodard, 2019)。同时, 在高寒环境中, 低温使得花的维持成本低于新花构建的资源投入(Arroyo *et al.*, 1981)。因此, 在高海拔环境中, 植物通常会选择维持更具有吸引力

的大花来增加对传粉者的吸引。然而, 相对于高海拔环境, 低海拔环境中传粉者多样性较高, 传粉者对花资源的竞争激烈。此时, 影响传粉者访问的主要是群落背景(如开花密度等), 而花大小(主要指花报酬的数量)对传粉者访问的影响相对较弱(Lázaro *et al.*, 2013)。Primack (1985)提出一个假设: 花大小与花寿命之间是正相关关系, 更长的花寿命使得花冠更大的, 构建成本更昂贵的花的资源投资收益最大化。这种模式广泛地存在于不同的物种中(Stratton, 1989; Zhang *et al.*, 2017)。我们的结果也支持了这一假设。因此, 尽管大花意味着具有更高的构建成本, 但在高海拔生境中, 由于低温导致花的维持成本较低(Arroyo *et al.*, 1981), 植物往往会选择维持更具有吸引力的大花来最大化植物适合度。

植物资源状况与花寿命的关系是影响植物繁殖保障和总体适合度的一种重要机制(Primack, 1985; Rathcke, 2003), 这在传粉者访问频率低和/或繁殖成本高的物种中显得更为重要。然而很多研究却忽略了花寿命与资源状况之间的联系(Ashman & Schoen, 1997; Abdala-Roberts *et al.*, 2007)。研究结果显示, 无论是低海拔还是高海拔环境, 植物的花寿命与植物的植株高度均呈显著的正相关关系。这与Abdala-Roberts等(2007)关于*Cohniella ascendens*花寿命与资源水平的研究结果是一致的。在传粉者资源稀少或不确定的高寒环境中, 植物繁殖成功通常受到严重的花粉限制(Arroyo *et al.*, 2013), 植物往往通过可塑性地延长花寿命来增加接受传粉者访问的机会, 进而保障植物的繁殖(Arroyo *et al.*, 2013; 王玉贤等, 2018)。尽管延长花寿命需要消耗资源, 但相对于构建新花, 延长花寿命的资源投入较少(Arroyo *et al.*, 2013)。因此, 对于高寒环境的植物来说, 可利用的资源越多, 植物将有更多的资源用于花寿命的延长, 以期在传粉者资源不足的情况下, 增加传粉者访问的机会, 并使植物获得更大的适合度(Rathcke, 2003; Abdala-Roberts *et al.*, 2007)。

3.2 花寿命和花吸引特征对雌性适合度的相对贡献

根据资源分配理论, 在种群水平上, 花寿命与植物雌性适合度获得之间存在着权衡(Ashman & Schoen, 1997; Castro *et al.*, 2008)。而在花粉限制的环境中, 花寿命与植物的雌性适合度这种权衡关系可能变得相对较弱(Arroyo *et al.*, 2013)。许多种群水

平上的研究证实, 在花粉限制或者传粉服务不可预测的环境中, 植物通常通过可塑地延长花寿命来保障繁殖(Rathcke, 2003; Castro *et al.*, 2008; Arroyo *et al.*, 2013)。但Zhao和Wang (2015)也证实, *Trollius ranunculoides*种群在花粉限制的高寒环境中选择更具有吸引力的花特征来保障繁殖。这说明在不可预测的传粉环境中, 花寿命和花吸引特征都有助于植物获得适合度。我们在物种水平上, 比较了花寿命和花吸引特征对植物适合度的相对贡献。结果显示, 无论是高海拔还是低海拔植物群落中, 花寿命对植物雌性适合度均有显著的正效应。这与花寿命和植物适合度之间的权衡的预测(Ashman & Schoen, 1994, 1996)相反。这可能是因为, 在青藏高原上无论高海拔还是低海拔生境中, 植物均受到严重的花粉限制(孟金柳, 2010); 而在传粉环境比较严苛的高寒生境中, 花持续开放的时间与群落中的花交配机会有关, 这对花的授粉成功至关重要(Zhao *et al.*, 2020)。即随着花寿命的延长, 增加了传粉者访花的机会, 从而保障了植物的繁殖。这与许多种群水平的研究结果(Rathcke, 2003; Castro *et al.*, 2008; Arroyo *et al.*, 2013)一致。但是, 有趣的是, 在高海拔环境中, 植物的适合度只与花寿命有关; 而在低海拔环境中, 植物的雌性适合度不仅与植物的花寿命有关, 而且还与植物的花大小呈显著的正相关关系。这表明, 在高海拔环境下, 植物通过可塑地延长植物花寿命来保障繁殖, 其对传粉成功的相对贡献远大于花吸引特征的贡献; 而在低海拔环境中, 植物的雌性繁殖成功由花寿命和花吸引特征共同来决定。

在青藏高原上的植物群落中, 植物的繁殖受到花粉限制(孟金柳, 2010), 说明在青藏高原上限制植物雌性适合度获得的主要因素是花粉不足。许多在物种内水平(Galen & Newport, 1987; Dudash *et al.*, 2011)和物种间水平(Lázaro *et al.*, 2013)的研究发现, 花大小对访花频率和雌性适合度具有显著的正效应, 即较大的花通常具有较大的花展示, 对传粉者具有较强的吸引力, 从而提高了传粉者的访花频率, 增加了柱头上落置的花粉数量, 并最终影响植物的繁殖成功(Hegland & Totland, 2005; Arista & Ortiz, 2007; Bauer *et al.*, 2017)。同时, 较大的花具有更多的胚珠(Gao *et al.*, 2015), 因此, 花大小对植物种子产量有正效应(Galen & Newport, 1987; Lázaro *et al.*,

2013)。即大花的更高的种子产量不仅仅是传粉的成功, 也反映了资源投入(Harder & Johnson, 2009), 这与Lázaro等(2013)的研究结果一致。然而, 在高海拔环境, 植物的花大小与种子产量并没有显著的相关性。这可能是因为, 在高寒环境中, 植物为了保障繁殖, 进化出自主自交及无融合生殖等不依赖传粉媒介传粉的繁育系统。当植物处于传粉环境更为苛刻的高海拔环境中, 植物通过可塑地延长花寿命和自主自交的策略来保障繁殖(Spigler, 2017)。此时, 植物的适合度主要受资源的限制。同时, 王玉贤等(2018)已经证实, 在自然授粉条件下, 高海拔植物的花寿命显著长于低海拔植物。这说明在高海拔环境中, 植物的繁殖成本较高(Ashman & Schoen, 1994, 1996)。然而, 较大的花将进一步增加植物的繁殖成本。因此, 较大花展示带来的高繁殖成本可能会抵消其带来的适合度收益。这需要进行进一步的实验进行验证。

3.3 结论

我们的研究结果证实了在不同传粉环境中, 物种水平的花寿命与花吸引特征(开花数目)之间存在着资源分配的权衡, 花寿命是由传粉环境与植物资源分配共同作用的结果。同时, 还证实在低海拔环境中, 植物的雌性繁殖成功是由花大小和花寿命共同决定的; 而在高海拔环境中, 花寿命对雌性适合度的贡献远大于花吸引特征的贡献。可塑地延长花寿命作为一种繁殖策略保障高寒植物群落中植物繁殖的成功。同时, 在高山植物群落中, 植物进化出自主亲和的繁殖对策很好地回避了高山地区缺乏传粉者的影响, 使得植物在极端环境条件下能不依靠生物媒介而实现自身的繁殖保障(何亚平等, 2005; Goodwilli *et al.*, 2010)。因此, 在下一步的研究中将植物的交配系统及对传粉者的依赖程度纳入分析中, 将有助于我们更好地理解青藏高原上植物群落对不稳定的传粉环境的响应对策。

参考文献

- Abdala-Roberts L, Parra-Tabla V, Navarro J (2007). Is floral longevity influenced by reproductive costs and pollination success in *Cohniella ascendens* (Orchidaceae)? *Annals of Botany*, 100, 1367–1371.
- Arista M, Ortiz PL (2007). Differential gender selection on floral size: an experimental approach using *Cistus salvifolius*. *Journal of Ecology*, 95, 973–982.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Primack RB (1985). Community

- studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution*, 149, 187–203.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Villagran C (1981). Plant phenological patterns in the high Andean cordillera of central Chile. *Journal of Ecology*, 69, 205–223.
- Arroyo MTK, Dudley LS, Jespersen G, Pacheco DA, Cavieres LA (2013). Temperature-driven flower longevity in a high-alpine species of *Oxalis* influences reproductive assurance. *New Phytologist*, 200, 1260–1268.
- Ashman TL, Schoen DJ (1994). How long should flowers live? *Nature*, 371, 788–791.
- Ashman TL, Schoen DJ (1996). Floral longevity: fitness consequences and resource costs//Lloyd D, Barrett S. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Springer, New York. 112–139.
- Ashman TL, Schoen DJ (1997). The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: an experimental investigation. *Evolutionary Ecology*, 11, 289–300.
- Bauer AA, Clayton MK, Brunet J (2017). Floral traits influencing plant attractiveness to three bee species: consequences for plant reproductive success. *American Journal of Botany*, 104, 772–781.
- Blionis GJ, Vokou D (2001). Pollination ecology of *Campanula* species on Mt Olympus, Greece. *Ecography*, 24, 287–297.
- 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.
- Dudash MR, Hassler C, Stevens PM, Fenster CB (2011). Experimental floral and inflorescence trait manipulations affect pollinator preference and function in a hummingbird-pollinated plant. *American Journal of Botany*, 98, 275–282.
- Dukas R, Real LA (1993). Learning constraints and floral choice behaviour in bumble bees. *Animal Behaviour*, 46, 637–644.
- Evanhoe L, Galloway LF (2002). Floral longevity in *Campanula americana* (Campanulaceae): a comparison of morphological and functional gender phases. *American Journal of Botany*, 89, 587–591.
- Galen C, Newport MEA (1987). Bumble bee behavior and selection on flower size in the sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Oecologia*, 74, 20–23.
- Gao J, Xiong YZ, Huang SQ (2015). Effects of floral sexual investment and dichogamy on floral longevity. *Journal of Plant Ecology*, 8, 116–121.
- Giblin DE (2005). Variation in floral longevity between populations of *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae) in response to fitness accrual rate manipulation. *American Journal of Botany*, 92, 1714–1722.
- Goodwillie C, Sargent RD, Eckert CG, Elle E, Geber MA, Johnston MO, Kalisz S, Moeller DA, Ree RH, Vallejo-Marin M, Winn AA (2010). Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. *New Phytologist*, 185, 311–321.
- Harder LD, Johnson SD (2009). Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist*, 183, 530–545.
- He YP, Fei SM, Liu JQ, Chen XM, Wang P, Jiang JM, He F (2005). A preliminary review of studies of alpine plant breeding system. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 26(4), 43–49. [何亚平, 费世民, 刘建全, 陈秀明, 王鹏, 蒋俊明, 何飞 (2005). 高山植物繁育系统研究进展初探. 四川林业科技, 26(4), 43–49.]
- Hegland SJ, Totland Ø (2005). Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia*, 145, 586–594.
- Hu C, Liu ZJ, Wu GQ, Zhao ZG (2013). Floral characteristic and breeding system of *Anemone obtusiloba*. *Acta Agrestia Sinica*, 21, 783–788. [胡春, 刘左军, 伍国强, 赵志刚 (2013). 钝裂银莲花花部综合特征及其繁育系统. 草地学报, 21, 783–788.]
- Itagaki T, Sakai S (2006). Relationship between floral longevity and sex allocation among flowers within inflorescences in *Aquilegia buergeriana* var. *oxysepala* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 93, 1320–1327.
- Karron JD, Mitchell RJ (2012). Effects of floral display size on male and female reproductive success in *Mimulus ringens*. *Annals of Botany*, 109, 563–570.
- Lawrence Venable D (1992). Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *The American Naturalist*, 140, 287–304.
- Lázaro A, Jakobsson A, Totland Ø (2013). How do pollinator visitation rate and seed set relate to species' floral traits and community context? *Oecologia*, 173, 881–893.
- 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.]
- Muller I, Schmid B, Weiner J (2000). The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3, 115–127.
- Niu T, Chen LX, Zhou ZJ (2004). The characteristics of climate change over the Tibetan Plateau in the last 40 years and the detection of climatic jumps. *Advances in Atmospheric Sciences*, 21, 193–203.
- Primack RB (1985). Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 15–37.

- Rathcke BJ (2003). Floral longevity and reproductive assurance: seasonal patterns and an experimental test with *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, 90, 1328–1332.
- Schoen DJ, Ashman TL (1995). The evolution of floral longevity: resource allocation to maintenance versus construction of repeated parts in modular organisms. *Evolution*, 49, 131–139.
- Spigler RB (2017). Plasticity of floral longevity and floral display in the self-compatible biennial *Sabatia angularis* (Gentianaceae): untangling the role of multiple components of pollination. *Annals of Botany*, 119, 167–176.
- Spigler RB, Woodard AJ (2019). Context-dependency of resource allocation trade-offs highlights constraints to the evolution of floral longevity in a monocarpic herb. *New Phytologist*, 221, 2298–2307.
- Steinacher G, Wagner J (2010). Flower longevity and duration of pistil receptivity in high mountain plants. *Flora*, 205, 376–387.
- Stratton DA (1989). Longevity of individual flowers in a Costa Rican cloud forest: ecological correlates and phylogenetic constraints. *Biotropica*, 21, 308–318.
- Teixido AL, Valladares F (2014). Disproportionate carbon and water maintenance costs of large corollas in hot Mediterranean ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 16, 83–92.
- Teixido AL, Valladares F (2015). Temperature-limited floral longevity in the large-flowered Mediterranean shrub *Cistus ladanifer* (Cistaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 176, 131–140.
- Totland R, Sottocornola M (2001). Pollen limitation of reproductive success in two sympatric alpine willows (Salicaceae) with contrasting pollination strategies. *American Journal of Botany*, 88, 1011–1015.
- 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, 41–51.
- 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.]
- Zhang FP, Yang YJ, Yang QY, Zhang W, Brodribb TJ, Hao GY, Hu H, Zhang SB (2017). Floral mass per area and water maintenance traits are correlated with floral longevity in *Paphiopedilum* (Orchidaceae). *Frontiers in Plant Science*, 8, 501. DOI: 10.3389/fpls.2017.00501.
- Zhang J (2013). *Study on Reproductive Biology of Taraxacum species in Northeast China*. PhD dissertation, Shenyang Agricultural University, Shenyang. [张建 (2013). 蒲公英属植物繁殖生物学研究. 博士学位论文, 沈阳农业大学, 沈阳.]
- Zhang ZQ, Zhang YH, Sun H (2011). The reproductive biology of *Stellera chamaejasme* (Thymelaeaceae): a self-incompatible weed with specialized flowers. *Flora*, 206, 567–574.
- Zhao ZG, Du GZ (2003). Characteristics of the mating system and strategies for resource allocation in Ranunculaceae. *Journal of Lanzhou University (Natural Science)*, 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, Hou M, Wang YJ, Du GZ (2020). Phenological variation of flower longevity and duration of sex phases in a protandrous alpine plant: potential causes and fitness significance. *BMC Plant Biology*, 20, 137.
- Zhao ZG, Wang YK (2015). Selection by pollinators on floral traits in generalized *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae) along altitudinal gradients. *PLOS ONE*, 10, e0118299. DOI: 10.1371/journal.pone.0118299.
- Zhu WQ, Chen LX, Zhou ZJ (2001). Several characteristics of contemporary climate change in the Tibetan Plateau. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 44, 410–420.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.

责任编辑: 于飞海 责任编辑: 李 敏