



•研究报告•

# 青藏高原高寒草甸植物花寿命对传粉环境的响应

王玉贤<sup>1</sup> 刘左军<sup>1\*</sup> 赵志刚<sup>2</sup> 侯 盟<sup>2</sup> 张小瑞<sup>1</sup> 吕婉灵<sup>1</sup>

1(兰州理工大学生命科学与工程学院, 兰州 730050)

2(兰州大学生命科学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000)

**摘要:** 花寿命是指花保持开放且具有功能的时间长度。不同物种的花寿命具有显著的差异, 但一定程度上的可塑性反映了植物对传粉环境变化的适应性。本研究以青藏高原高寒草甸不同海拔(2,900 m 和 3,600 m)的11种开花植物为研究对象, 通过套袋、补充授粉以及自然授粉处理分别测量了植物的潜在花寿命、最短花寿命以及实际花寿命。分析了不同海拔植物花寿命的变异, 以及对套袋处理(潜在花寿命与实际花寿命之差)和补充授粉处理(实际花寿命与最短花寿命之差)的响应及其可塑性(潜在花寿命与最短花寿命之差)的变异。结果表明: 无论是高海拔还是低海拔, 套袋显著延长了花寿命, 而补充授粉显著缩短了花寿命, 即, 潜在花寿命>实际花寿命>最短花寿命。高海拔群落中植物的实际花寿命和潜在花寿命均显著延长, 而最短花寿命在海拔间差异不显著。相对于低海拔群落, 高海拔植物的花寿命对补充授粉处理更敏感, 花寿命的可塑性更大。本研究说明传粉者稀少的高寒环境中, 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。

**关键词:** 高寒草甸; 花寿命; 可塑性; 授粉; 海拔

## Responses of floral longevity to pollination environments in 11 species from two alpine meadows

Yuxian Wang<sup>1</sup>, Zuojun Liu<sup>1\*</sup>, Zhigang Zhao<sup>2</sup>, Meng Hou<sup>2</sup>, Xiaorui Zhang<sup>1</sup>, Wanling Lü<sup>1</sup>

1 School of Life Science and Engineering, Lanzhou University of Technology, Lanzhou 730050

2 School of Life Sciences, Lanzhou University, State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, Lanzhou 730000

**Abstract:** Floral longevity, the length of time that a flower remains open and functional, varies greatly among species. The high plasticity of floral longevity can reflect an adaptation to variable pollination environments. In the alpine meadows of Qinghai-Tibetan Plateau (2,900 m vs. 3,600 m), we assessed how potential floral longevity, the shortest floral longevity and the actual floral longevity of 11 species varied under treatments of different pollination contexts. We modeled the response of floral longevity to pollinator exclusion (potential floral longevity minus actual floral longevity) and supplemental pollination (actual longevity minus shortest longevity), and the plasticity of floral longevity (potential longevity minus shortest longevity) at high and low altitude habitats. We found that the plants at the high-altitude community had longer potential floral longevity compared to the low-altitude community, while the shortest floral longevity was not significantly different. Furthermore, pollinator exclusion significantly increased flower longevity, while supplemental pollination significantly decreased floral longevity (i.e. the potential floral longevity > the actual floral longevity > the shortest floral longevity) in both high and low-altitude habitats. In comparison with the low-altitude community, high-altitude plants exhibited higher plasticity of floral longevity. Overall, our results suggest that greater plasticity of floral longevity may increase the opportunity for pollination and thus aid fitness at higher altitudes where pollinators are scarce and unpredictable.

**Key words:** alpine meadow; floral longevity; plasticity; pollination; altitude

花寿命(floral longevity)是指花保持开放且具有

功能的时间长度, 不同物种的花寿命具有显著的差

收稿日期: 2018-02-27; 接受日期: 2018-04-26

基金项目: 国家自然科学基金(31570229)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zuojunl@lut.cn

异(Primack, 1985; Ashman & Schoen, 1994)。植物的花寿命由雌雄适合度的自然增长率(花粉的落置与移出的速率)与维持花开放的资源消耗之间的平衡决定(Ashman & Schoen, 1994; Schoen & Ashman, 1995)。单花寿命影响植物同时开放的总花数目, 进而影响花展示的大小及其对传粉者的吸引, 最终会影响植物的交配类型、传粉者访问的次数、花粉接收与扩散的数量和质量等(Primack, 1985; Harder & Johnson, 2005), 这些因素都与植物的繁殖和适合度紧密相关。此外, 一些研究还发现花寿命与种子和果实的产出之间存在平衡(Ashman & Schoen, 1997)。因此, 花寿命作为一种繁殖特征影响着植物能否繁殖成功, 对繁殖策略的进化有着重要的意义(张志强和李庆军, 2009)。

不同物种的花寿命是经过长期进化形成的, 它们能够稳定地遗传给后代, 是一种适应性的、可遗传的花特征(Primack, 1985)。不同物种可能展现出遗传决定的最短花寿命和最长花寿命(Evanhoe & Galloway, 2002; Gerlinde & Johanna, 2010)。最短花寿命是指通过人工补充授粉使得花的雌性功能完全实现时, 所呈现的最短雄性功能期(Evanhoe & Galloway, 2002); 而最长花寿命则是指通过套袋等措施隔离传粉者, 使花朵在未授粉状态下保持开放的时间长度(Rathcke, 2003), 也称之为潜在花寿命(Gerlinde & Johanna, 2010)。将花朵在自然授粉情况下开放的时间长度认为是实际花寿命(Arroyo et al, 2013)。

尽管花寿命是一种具有适应性的、可遗传的特征, 它们在一定程度上仍具有可塑性(Clark & Husband, 2007)。表型可塑性是植物适应不同生境的重要生态对策(Sultan, 2000)。通过表型可塑性, 植物可以最大限度地获取资源并进行再分配, 从而实现资源的有效利用, 提高植物适合度。而花寿命的可塑性主要表现在它随着传粉环境的波动而延长或缩短, 这也在很多研究中得到了证实(Evanhoe & Galloway, 2002; Spigler, 2017)。花寿命的可塑性通常由两个部分组成, 即花寿命对隔离传粉者处理的响应和对补充授粉处理的响应。花寿命对隔离传粉者的响应通常是指在套袋隔离传粉者的条件下花寿命所能延长的程度, 即潜在花寿命与实际花寿命之差。花寿命对补充授粉处理的响应则指在经过人工补充授粉后花寿命所能缩短的程度, 即实际花寿

命与最短花寿命之差。而这两者之和即为花寿命的可塑性, 即潜在花寿命与最短花寿命之差, 也就是指花寿命的最大变化范围(Duan et al, 2007; Trunschke & Stöcklin, 2016)。

植物单花寿命的长短不仅受到物种自身因素(如生长习性、植物特性、花大小等; Primack, 1985; Gao et al, 2015)的影响, 还与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)有关。越来越多的授粉实验表明, 植物单花寿命与该花的授粉强度呈显著的负相关(Evanhoe & Galloway, 2002; Castro et al, 2008; Spigler, 2017), 即随着柱头上落置的花粉数量的增加, 植物花寿命会缩短(Rathcke, 2003; Giblin, 2005; Itagaki & Sakai, 2006); 而在套袋隔离传粉者时, 花寿命将会延长(Vesprini & Pacini, 2005; Spigler, 2017)。这是因为在授粉的情况下雌性适合度在短期内就获得成功并诱导了花的衰老(Aximoff & Freitas, 2010; Weber & Goodwillie, 2013)。而在自然群落中, 对于异花传粉的植物来说, 传粉通常是通过传粉者访花实现的。一些野外实验显示, 植物的花寿命受到传粉者种类的影响(Primack, 1985; Teixido & Valladares, 2015)。这可能是由于植物花朵与不同传粉者之间的匹配度不同导致了不同的传粉效率, 进而影响了雌性适合度获得的时间长度, 并最终影响了植物的花寿命。同时, 当传粉者丰富度较低时, 植物通常会延长花寿命(Gerlinde & Johanna, 2010; Marques & Draper, 2012), 为传粉者提供更多的访花机会, 从而使依赖动物传粉的植物获得繁殖成功, 这是一种繁殖保障的机制(Rathcke, 2003; Castro et al, 2008)。另外, 随着温度的降低, 植物的花寿命呈现延长趋势(Clark & Husband, 2007; Arroyo et al, 2013)。这可能是由于在低温条件下, 传粉者的丰富度及活力等明显下降, 导致花朵的授粉强度下降的缘故(Primack, 1985; Rathcke, 2003); 但也有可能是低温导致植物花朵发育缓慢引起的(Arroyo et al, 1981; Rathcke, 2003; Vega & Marques, 2015)。

总的来说, 植物的花寿命与传粉者的可利用强度有关, 即花寿命随着传粉者的可利用强度的下降而延长(Primack, 1985; Trunschke & Stöcklin, 2016)。

在不同的植物生境中, 传粉者的种类、丰富度及活力均存在很大差异(Bingham & Orthner, 1998;

Blonis & Vokou, 2001)。通常, 相对于低海拔生境, 在高海拔生境中, 温度较低, 传粉者的种类、丰富度以及活力都比较低(Arroyo et al, 1981; Stratton, 1989; Bingham & Orthner, 1998)。因此, 随着海拔梯度的升高, 花寿命普遍延长(Teixido & Valladares, 2015; Trunschke & Stöcklin, 2016)。一个物种花寿命的可塑性能够反映其对不稳定的随机传粉环境的适应能力, 而大多数对花寿命的研究主要集中于影响花寿命的因素, 只有少数研究关注植物花寿命的可塑性大小。

本研究通过传粉处理探讨了青藏高原东部不同海拔高寒草甸群落的主要开花植物花寿命的长短及其可塑性变异, 主要回答下列问题: (1)相对于低海拔植物群落, 高海拔群落中植物花寿命是否普遍延长? (2)高海拔群落植物花寿命的可塑性是否高于低海拔的? 并进一步预测, 低海拔群落中植物的花寿命对套袋处理的响应更快, 而高海拔群落中植物花寿命对补充授粉处理的响应更快。

## 1 材料与方法

### 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(102° N, 34°70' E, 低海拔样地, 约2,900 m)与阿孜站(35°58' N, 101°53' E, 高海拔样地, 约3,600 m)进行, 在两个站的高寒草甸样地分别选取一个50 m × 50 m的样区。

选取两个样区中的主要开花物种作为研究对象。主要为瑞香科的狼毒(*Stellera chamaejasme*), 豆科的高山豆(*Tibetia himalaica*), 蔷薇科的莓叶委陵菜(*Potentilla fragariooides*)、鹅绒委陵菜(*P. anserina*)、华西委陵菜(*P. potaninii*)、野草莓(*Fragaria vesca*), 毛茛科的小花草玉梅(*Anemone rivularis* var. *flore-minore*)、钝裂银莲花(*A. obtusiloba*)和高原毛茛(*Ranunculus tanguticus*), 菊科的蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)以及牻牛儿苗科的甘青老鹳草(*Geranium pylzowianum*)。其中, 莓叶委陵菜、钝裂银莲花、高原毛茛、蒲公英以及甘青老鹳草这5种是高海拔和低海拔样区共有物种, 它们都为多年生植物, 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是兼性自交交配系统(赵志刚和杜国祯, 2003); 甘青老鹳草为异交物种; 蒲公

英为有性生殖和无融合生殖混合繁殖系统(张建, 2013)。6月22日至7月11日标记、处理及观察低海拔样区10个物种。7月12日至7月25日标记、处理及观察高海拔样区6个物种, 所有实验观测都在每个物种的盛花期进行。

### 1.2 研究方法

每个研究种群随机选取10组植株, 每组包含3株含有花苞的植株, 其中蒲公英和狼毒的研究种群每组包含2株含有花苞的植株, 因为这两种植物所测的是花序寿命, 不对其进行补充授粉处理。为了减少花朵位置对花寿命的效应, 对于每个植株相同位置的1朵花苞进行标记(每个植株标记1朵花, 每个种群每个处理有10朵花, 总共标记了460朵花), 然后对每组标记的花苞分别进行如下处理: (1)套袋处理, 其目的是为了测得在隔离传粉者后的花寿命, 即潜在花寿命; (2)补充授粉处理, 其目的是为了测得在最大授粉强度下的花寿命, 即最短花寿命; (3)自然授粉, 其目的是为了测得花朵在自然授粉状态下的花寿命, 即实际花寿命。为了避免传粉者访花, 所有套袋处理的花苞, 都用无纺布袋在花还未开放时进行套袋。所有进行补充授粉处理的花朵都用样区外收集的相同物种的成熟花粉, 在花朵一进入雌性期就进行补充授粉。其中钝裂银莲花和高原毛茛连续授粉3天, 莓叶委陵菜、鹅绒委陵菜、野草莓、华西委陵菜和小花草玉梅连续授粉2天, 而甘青老鹳草和高山豆只需补充授粉1天。

每天早上9:00和下午17:00观察每个实验花朵的开花状况, 记录每一朵花的开花时间及闭花时间。开花时间指花苞开始张开的时间, 而闭花时间则指花瓣已开始凋落, 或用手指轻轻一碰花瓣就开始掉落的时间。

### 1.3 数据处理

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。

首先, 运用线性混合模型的最大似然法(LME)分析不同海拔高度及授粉处理对花寿命的影响, 其中花寿命作为因变量, 物种、授粉处理、海拔及它们的交互项作为固定效应, 植物的分组则作为随机效应。

其次, 为了比较同一海拔高度下不同授粉处理对花寿命的影响, 在群落水平上, 运用一般线性模

型检验授粉处理对花寿命的影响, 其中花寿命作为因变量, 授粉处理作为固定效应, 物种则作为随机效应; 而在物种水平上运用单因素方差分析(ANOVA)检验不同授粉处理对花寿命的影响。

最后, 为了比较不同海拔高度下植物花寿命及其可塑性的大小变异以及对不同强度的授粉处理的响应, 在群落水平上, 运用线性混合模型分析不同海拔下植物花寿命及其可塑性的变异, 其中花寿命(即潜在花寿命、实际花寿命与最短花寿命)、同一组植株花寿命的可塑性大小、对套袋处理的响应以及对授粉处理的响应作为因变量, 海拔作为固定效应, 物种则作为随机效应(Trunschke & Stöcklin, 2016); 而在物种水平上, 运用*t*检验检验同一物种在不同海拔下花寿命的变异。

为了统计分析的方便, 将低海拔所有研究物种组成的群落记为群落1, 将高海拔所有研究物种组成的群落记为群落2, 将两个海拔共有开花物种组成的低海拔群落和高海拔群落分别记为群落3和群落4。所有的数据分析都在SPSS 19.0中进行。

## 2 结果

线性混合模型分析的结果显示, 物种、海拔、授粉处理以及主要交互作用均显著影响花寿命(表1);

$P < 0.05$ )。

### 2.1 不同授粉处理对花寿命的影响

一般线性模型分析结果显示, 无论在群落1 ( $F_{2,16} = 38.857, P < 0.001$ )还是群落2 ( $F_{2,9} = 22.086, P < 0.001$ )中, 不同的授粉处理对植物花寿命都产生了显著影响。群落1中, 在群落水平上, 套袋显著延长了植物花寿命( $F_{1,184} = 85.542, P < 0.001$ ), 而补充授粉显著缩短了植物花寿命( $F_{1,162} = 16.781, P < 0.001$ ); 而在物种水平上, 除蒲公英( $P = 0.175$ )和野草莓( $P = 0.759$ )外, 所有物种的平均潜在花寿命都显著长于平均实际花寿命; 钝裂银莲花( $P = 0.031$ )、莓叶委陵菜( $P = 0.027$ )以及野草莓( $P = 0.017$ )的实际花寿命显著长于最短花寿命(表2)。群落2中, 在群落水平上, 套袋显著延长了植物花寿命( $F_{1,119} = 60.708, P < 0.001$ ), 补充授粉显著缩短了植物花寿命( $F_{1,106} = 43.752, P < 0.001$ ); 在物种水平上, 所有物种的潜在花寿命均显著长于实际花寿命; 除小花草玉梅( $P = 0.571$ )外, 所有物种的实际花寿命均显著长于最短花寿命(表2)。

在群落3中, 套袋显著延长了植物花寿命( $F_{1,93} = 48.543, P < 0.001$ ), 而补充授粉则显著缩短了花寿命( $F_{1,80} = 12.588, P = 0.001$ )。同样, 在群落4中, 套袋显著延长了花寿命( $F_{1,100} = 55.648, P < 0.001$ ), 而补

**表1** 物种、海拔(低海拔与高海拔)、处理(套袋、补充授粉及自然授粉)及它们的交互作用对群落1和2以及群落3和4花寿命的影响。群落1和2分别指低海拔和高海拔所有研究物种组成的群落, 群落3和4分别指低海拔和高海拔共有的研究物种组成的群落。运用一般线性混合效应模型检验这些因素的显著性并用粗体表示差异显著。

Table 1 The effect of species identity, elevation (low vs. high elevation), and pollination treatments (pollinator exclusion, supplemental pollinated, open-pollinated) and their interactions on flower longevity of studied species in community 1 & 2 (and community 3 & 4). The community 1 and 2 refer to the community that composed of all the research species at low and high altitudes, respectively, while the community 3 and 4 refer to the community of the mutual research species at low and high altitudes, respectively. Significant differences are examined from general linear mixed effect models at  $P < 0.05$  and indicated in bold.

因素 Factor	花寿命 Floral longevity					
	群落1和2 Community 1 & 2			群落3和4 Community 3 & 4		
	Df	F	P	Df	F	P
截距 Intercept	1, 10	17,634.897	< 0.001	1, 9	23,757.518	< 0.001
物种 Species	10, 434	762.000	< 0.001	4, 269	1,121.932	< 0.001
海拔 Elevation	1, 437	50.519	< 0.001	1, 270	55.844	< 0.001
处理 Treatment	2, 433	200.241	< 0.001	2, 267	182.577	< 0.001
物种×海拔 Species × Elevation	4, 435	1.218	0.303	4, 269	1.350	0.252
物种×处理 Species × Treatment	18, 433	4.776	< 0.001	7, 267	5.668	< 0.001
海拔×处理 Elevation × Treatment	2, 433	4.316	0.014	2, 267	4.722	0.010
物种×海拔×处理 Species × Elevation × Treatment	7, 433	0.716	0.659	7, 267	0.791	0.596

**表2** 高海拔(3,600 m)和低海拔(2,900 m)的16个研究种群在套袋、自然授粉和补充授粉处理下的平均花寿命(天, 平均值±标准差), 同行不同字母表示在同一海拔下不同处理之间花寿命差异显著( $P < 0.05$ )。

Table 2 Flower longevity (d, mean  $\pm$  SD) of 16 research populations when flowers were either excluded from pollinators, open-pollinated or supplemental hand-pollinated at low (2,900 m) and high (3,600 m) elevations. Different letters in the same row at each floral longevity of different treatments indicate significant difference ( $P < 0.05$ ).

物种 Species	花寿命 Floral longevity					
	低海拔 Low elevation (2,900 m)			高海拔 High elevation (3,500 m)		
	套袋处理 Pollinator exclusion	自然授粉 Open pollination	补充授粉 Supplemental pollination	套袋处理 Pollinator exclusion	自然授粉 Open pollination	补充授粉 Supplemental pollination
蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	5.2 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	4.7 $\pm$ 0.6 <sup>a</sup>	—	6.5 $\pm$ 1.2 <sup>a</sup>	5.6 $\pm$ 0.8 <sup>b</sup>	—
甘青老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	4.4 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	3.2 $\pm$ 0.4 <sup>b</sup>	2.8 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	5.0 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	3.8 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	3.0 $\pm$ 0.3 <sup>c</sup>
钝裂银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	9.8 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	8.6 $\pm$ 1.1 <sup>b</sup>	7.6 $\pm$ 0.4 <sup>c</sup>	10.8 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	9.4 $\pm$ 0.7 <sup>b</sup>	7.5 $\pm$ 0.6 <sup>c</sup>
莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i>	3.5 $\pm$ 0.4 <sup>a</sup>	2.8 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	2.4 $\pm$ 0.3 <sup>c</sup>	3.8 $\pm$ 0.4 <sup>a</sup>	3.3 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	2.8 $\pm$ 0.5 <sup>c</sup>
高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i>	9.4 $\pm$ 0.4 <sup>a</sup>	8.2 $\pm$ 0.8 <sup>b</sup>	7.7 $\pm$ 1.1 <sup>b</sup>	10.2 $\pm$ 0.7 <sup>a</sup>	8.9 $\pm$ 0.8 <sup>b</sup>	7.8 $\pm$ 0.6 <sup>c</sup>
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	14.3 $\pm$ 1.4 <sup>a</sup>	11.8 $\pm$ 1.4 <sup>b</sup>	—	—	—	—
鹤绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	4.5 $\pm$ 0.6 <sup>a</sup>	3.2 $\pm$ 0.5 <sup>b</sup>	3.1 $\pm$ 0.6 <sup>b</sup>	—	—	—
野草莓 <i>Fragaria vesca</i>	4.4 $\pm$ 0.7 <sup>a</sup>	4.3 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	3.5 $\pm$ 0.5 <sup>b</sup>	—	—	—
华西委陵菜 <i>Potentilla potaninii</i>	3.3 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	2.5 $\pm$ 0.6 <sup>b</sup>	2.2 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	—	—	—
高山豆 <i>Tibetia himalaica</i>	4.1 $\pm$ 0.9 <sup>a</sup>	3.0 $\pm$ 0.5 <sup>b</sup>	2.8 $\pm$ 0.5 <sup>b</sup>	—	—	—
小花草玉梅 <i>Anemone rivularis</i> var. <i>flore-minore</i>	—	—	—	5.3 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	4.6 $\pm$ 0.6 <sup>b</sup>	4.4 $\pm$ 1.0 <sup>b</sup>

充授粉显著缩短了花寿命( $F_{1,87} = 58.196, P < 0.001$ )。

## 2.2 不同海拔下植物花寿命的变异

### 2.2.1 海拔对植物花寿命的影响

不同物种的花寿命明显不同, 群落1中物种的平均实际花寿命在 $2.5 \pm 0.6$ 天(华西委陵菜)到 $11.8 \pm 1.4$ 天(狼毒)之间变化, 而群落2中则在 $3.3 \pm 0.3$ 天(莓叶委陵菜)到 $9.4 \pm 0.7$ 天(钝裂银莲花)之间变化(表2)。运用线性混合模型分析发现, 群落2的实际花寿命( $F_{1,148} = 25.315, P < 0.001$ )和潜在花寿命( $F_{1,151} = 27.418, P < 0.001$ )均显著长于群落1, 但最短花寿命没有显著差异( $F_{1,118} = 1.264, P = 0.263$ )。

### 2.2.2 不同海拔种群间花寿命的变异

运用t检验的结果显示, 除莓叶委陵菜( $P = 0.089$ )外, 其余共有物种的潜在花寿命均存在显著差异, 且表现为高海拔的潜在花寿命长于低海拔的(图1A); 而除莓叶委陵菜( $P = 0.001$ )外, 其余共有物种的最短花寿命都没有显著差异(图1B); 除钝裂银莲花( $P = 0.072$ )和高原毛茛( $P = 0.081$ )外, 其余共有物种高海拔的实际花寿命显著长于低海拔的(图1C)。在群落水平上, 运用线性混合模型分析发现, 低海拔与高海拔共有物种组成的群落中, 群落4的实际花寿命( $F_{1,96} = 29.431, P < 0.001$ ; 图2)和潜在花寿命( $F_{1,97} = 30.706, P < 0.001$ ; 图2)均显著长于群

落3的, 但最短花寿命没有显著差异( $F_{1,72} = 1.165, P = 0.284$ ; 图2)。

### 2.3 不同海拔对花寿命可塑性的影响

运用线性混合模型分析发现, 群落1和群落2中, 花寿命对套袋处理的响应没有显著差异( $F_{1,145} = 0.004, P = 0.949$ ), 说明在这两种海拔高度下, 套袋处理对植物花寿命可塑性大小的影响无显著差异。而在群落2中, 植物花寿命对补充授粉的响应显著增强( $F_{1,108} = 9.055, P = 0.003$ ), 说明对植物进行补充授粉时, 高海拔的植物花寿命缩短的更多。同时, 在群落2中的植物花寿命的最大变化范围显著高于群落1 ( $F_{1,124} = 7.349, P = 0.008$ ), 说明高海拔植物的花寿命可塑性更大。与群落1和群落2有类似的结果: 在群落3和群落4中, 植物花寿命对套袋处理的响应没有显著的差异( $F_{1,95} = 0.114, P = 0.736$ ; 图3A); 群落4的物种的花寿命对补充授粉的响应显著增强( $F_{1,71} = 11.703, P = 0.001$ ; 图3B); 在高海拔下的物种花寿命的可塑性更大( $F_{1,72} = 6.614, P = 0.012$ ; 图3C)。

## 3 讨论

许多研究已经证明了植物的花寿命与花粉落置的数量呈负相关, 即在一定范围内花粉落置的数

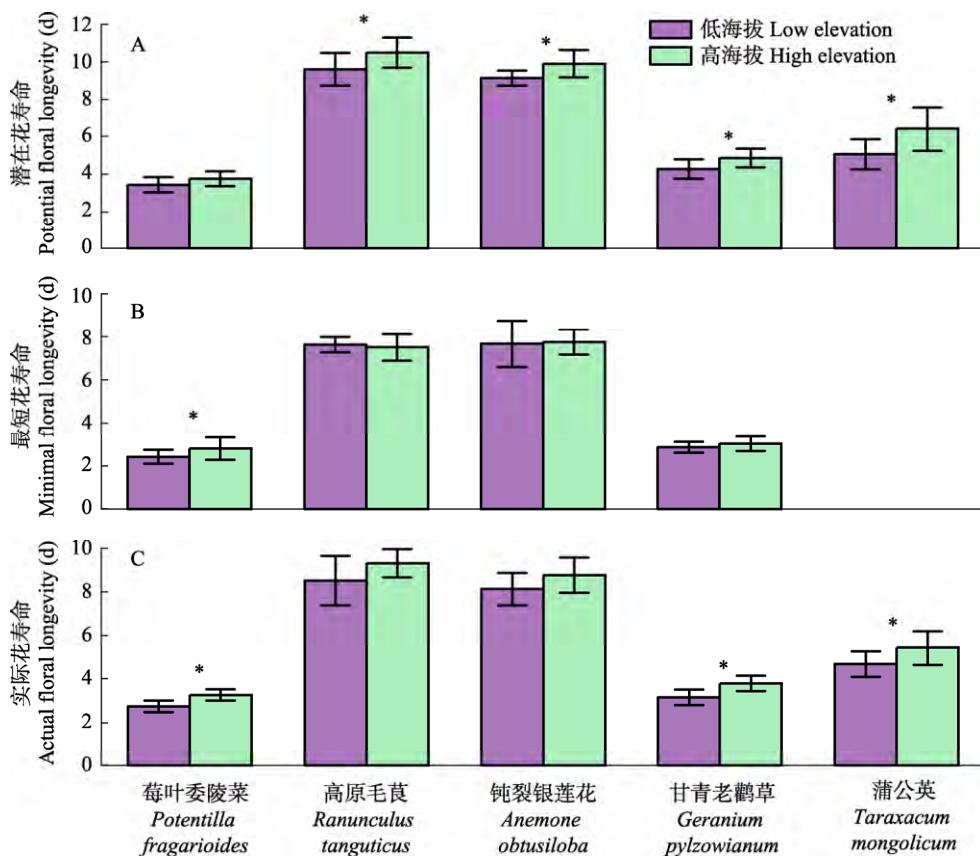


图1 高海拔(3,600 m)和低海拔(2,900 m)5种共有物种的平均花寿命(平均值±标准差)的比较。 $* P < 0.05$ 。

Fig. 1 The mean floral longevity (mean  $\pm$  SD) of 5 mutual species at low (2,900 m) and high (3,600 m) elevation.  $* P < 0.05$ .

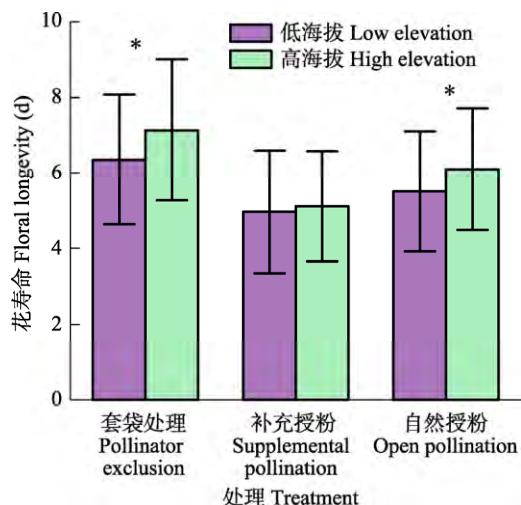


图2 群落3和4的研究物种在套袋、补充授粉以及自然授粉处理下的平均花寿命(平均值±标准差)的比较。 $* P < 0.05$ 。

Fig. 2 The mean flower longevity (mean  $\pm$  SD) of community 3 & 4 when flowers were either pollinator exclusion, supplemental pollination or open pollination.  $* P < 0.05$ .

量越多, 该花的寿命就越短(Castro et al, 2008; Arroyo et al, 2013; Spigler, 2017)。同时, 一些研究表明,

延长花寿命不仅可以最大化花粉落置的机会, 而且还可以作为一种竞争机制, 即通过增加花展示的大小来增强其对传粉者的吸引, 进而增加授粉的机会(Rathcke, 2003; Giblin, 2005)。在本研究中, 实验性的检验了授粉强度(即花粉落置的数量)对花寿命的影响, 对不同海拔生境的 11 种物种花寿命的野外观察结果显示, 补充授粉均有缩短植物花寿命的趋势, 套袋处理则均有延长植物花寿命的趋势。而统计分析的结果表明: 在群落水平, 无论是在高海拔生境还是低海拔生境, 授粉显著地缩短了花寿命, 这与之前相关的报道是一致的(Castro et al, 2008; Arroyo et al, 2013)。然而, 在物种水平上, 低海拔的高原毛茛、鹅绒委陵菜、华西委陵菜、高山豆以及高海拔生境的小花草玉梅的补充授粉处理虽然有缩短植物花寿命的趋势, 但这种差异不显著。这说明这些植物种群的实际花寿命已经接近于最短花寿命了, 预示着其花朵的授粉已经接近于最大授粉强度。无论是在高海拔群落还是低海拔群落套袋处理都显著地延长了花寿命, 说明套袋处理具有延长

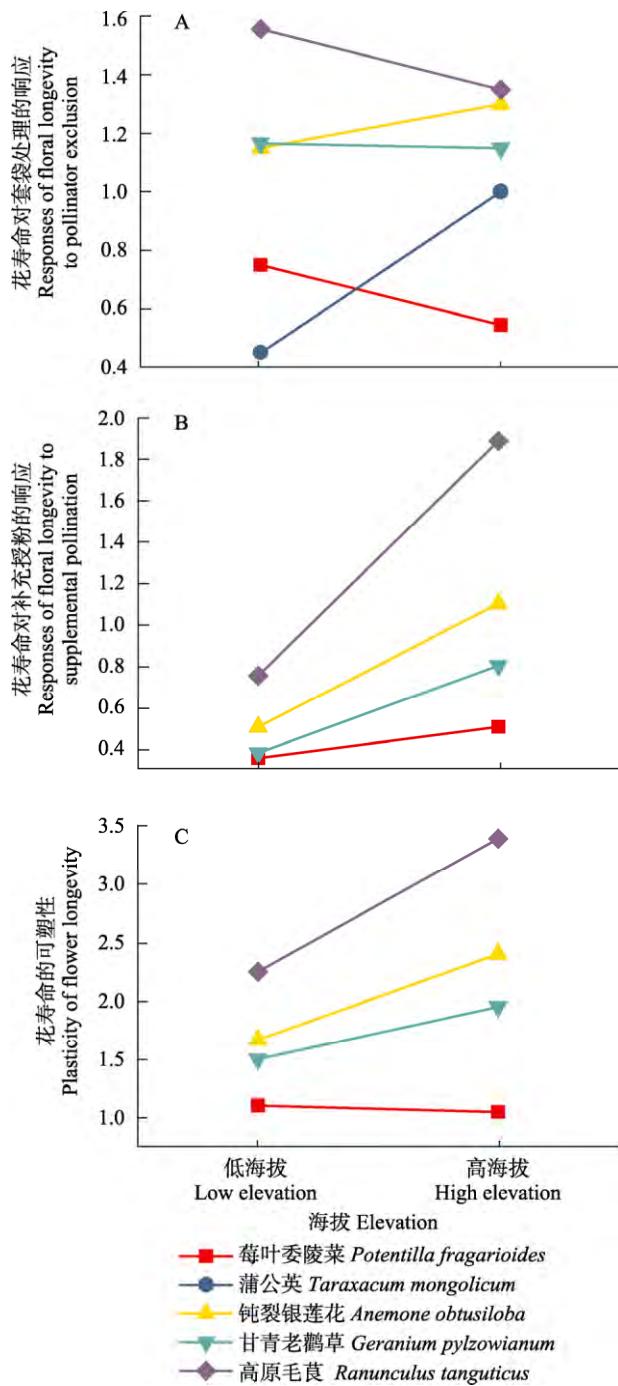


图3 高海拔和低海拔5种共有物种的花寿命对套袋处理(A)及补充授粉(B)的响应以及花寿命可塑性(C)的变异。

Fig 3 Differences in responses of floral longevity to pollinator exclusion (A) and supplemental pollination (B) and the plasticity of flower longevity (C) in populations of five mutual plant species from low and high elevation.

花寿命的作用。这与之前的报道一致(Arroyo et al, 2013; Spigler, 2017)。然而, 在物种水平上, 低海拔的蒲公英和野草莓在套袋处理下, 花寿命的变化不显著。这说明这两种物种的实际花寿命与潜在花寿

命没有显著差异, 预示着在自然状态下昆虫的访花频率对这两种物种的花寿命的影响不大, 这需要进一步的验证。

传粉环境的差异会影响植物的花寿命(Blionis & Vokou, 2001; Arroyo et al, 2013), 而海拔作为一个综合因素, 可以反映传粉环境的差异(Arroyo et al, 1981; Bingham & Orthner, 1998)。在低海拔生境中, 由于温度较高且传粉者类型、丰富度及活力较高, 植物的雌雄适合度很快就能获得, 从而导致植物的实际花寿命较短; 在高海拔生境中, 由于传粉者稀缺且不稳定, 会导致植物的实际花寿命较长(Primack, 1985; Ashman & Schoen, 1994)。本研究发现在群落水平上, 高海拔生境植物的实际花寿命和潜在花寿命均显著高于低海拔生境, 但是不同海拔群落的最短花寿命却没有显著差异, 这可能与物种最短花寿命的遗传特性有关, 即植物的最短雄性功能期没有显著的差异(Evanhoe & Galloway, 2002)。这说明在高海拔下植物花寿命的延长主要是由于雌性期的延长, 这与Gerlinde和Johanna (2010)对7种高山植物的研究结果一致: 当花朵被访问的频率很低时, 植物会通过延长柱头可授性和增加花冠保鲜时间来延长花寿命。然而, 在物种水平上, 高海拔和低海拔生境的钝裂银莲花和高原毛茛的实际花寿命没有显著的差异(表2, 图1C)。这是因为这两种毛茛科植物是自交亲和物种(赵志刚和杜国祯, 2003), 而自交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)。因而相对于自交不亲和物种来说, 自交亲和物种的花寿命受传粉环境的影响不大。Weber和Goodwillie (2013)的研究中有类似的报道。可见植物的花寿命与植物的交配系统有关, 自交亲和物种的花较早衰老有益于降低资源消耗, 而分配更多的资源进行种子的发育。莓叶委陵菜在高海拔的最短花寿命显著长于低海拔, 这说明其在高海拔下的最短雄性期发生了延长, 这可能是因为高海拔生境温度较低, 植物发育缓慢的缘故。同时这也有可能是由于高海拔传粉者低的访花频率导致雄性适合度很难获得, 只能通过延长最短花寿命来保障雄性适合度(Vesprini & Pacini, 2005), 但这仍需要进一步的验证。而莓叶委陵菜的潜在花寿命在海拔间的差异不显著, 这可能与植物的最长花寿命的遗

传特性有关(Rathcke, 2003)。这些花寿命的变异都与群落水平上的研究恰好相反, 说明在物种水平上, 植物的花寿命并不完全符合Ashman和Schoen (1994) 中关于高海拔地区的花寿命延长的理论假设, 而与植物的交配系统以及植物本身的特性有关。

本研究的结果证明了之前的预测, 即在高海拔的开花植物群落中, 花寿命对补充授粉的响应更快。这是因为在高海拔环境中, 传粉者的丰富度及活力都比较低, 大部分柱头都处于待授粉状态(何亚平等, 2005), 当对植物进行补充授粉时, 其雌性适合度实现的速率较快, 从而较早地诱导花朵衰老。相反, 对低海拔生境中的植物进行补充授粉时, 其雌性适合度实现的速率就相对缓慢。但与本研究预测不同的是, 高海拔和低海拔植物花寿命对套袋处理的响应没有显著差异。理论上, 相对于高海拔生境, 低海拔生境中植物未授粉的柱头较少, 所以植物花寿命对套袋处理的响应更敏感。事实上, 套袋处理引起的植物花寿命延长主要是延长了花朵雌性期, 而这种延长是需要消耗资源的。在低海拔生境, 由于温度相对较高, 使得植物的发育(Arroyo et al, 1981, 2013; Rathcke, 2003)及对水分的消耗(主要为呼吸作用与蒸腾作用, Teixido & Valladares, 2015)等都会增加, 而植物为了保障有更多的资源用于种子的生产, 可能会选择通过用新花代替维持原有花朵的策略(Schoen & Ashman, 1995; Ashman & Schoen, 1997), 或通过自交和无融合生殖策略来保障繁殖, 故而花寿命对隔离传粉者的响应不显著。但可能的机制需要进一步的研究来检验。总之, 植物花寿命的可塑性主要是由授粉强度引起的, 这与Trunschke和Stöcklin (2016)的报道一致。

综上, 本研究发现在高海拔生境中, 植物花寿命的可塑性更大; 而且高海拔生境中, 授粉强度, 或者说主要是传粉者的访花频率影响花寿命的可塑性。花寿命的可塑性越大代表植物对传粉者稀缺的不稳定的传粉环境具有更强的适应能力, 植物在该传粉环境中获得了更大的适合度, 为植物增加了更多的授粉机会, 从而保障了植物的繁殖。

## 参考文献

- Arroyo MTK, Armesto JJ, Villagrán 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, Cavíerres 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 (1997) The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: An experimental investigation. *Evolutionary Ecology*, 11, 289–300.
- Aximoff IA, Freitas L (2010) Is pollen removal or seed set favoured by flower longevity in a hummingbird-pollinated *Salvia* species? *Annals of Botany*, 106, 413–419.
- Bingham RA, Orthner AR (1998) Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391, 238–239.
- Blonis GJ, Vokou D (2001) Pollination ecology of *Campanula* species on Mt. Olympos, 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.
- Clark MJ, Husband BC (2007) Plasticity and timing of flower closure in response to pollination in *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *International Journal of Plant Sciences*, 168, 619–625.
- Duan YW, Zhang TF, Liu JQ (2007) Interannual fluctuations in floral longevity, pollinator visitation and pollination limitation of an alpine plant (*Gentiana straminea* Maxim, Gentianaceae) at two altitudes in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant Systematics & Evolution*, 267, 255–265.
- 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.
- Gao J, Xiong YZ, Huang SQ (2015) Effects of floral sexual investment and dichogamy on floral longevity. *Journal of Plant Ecology*, 8, 116–121.
- Gerlinde S, Johanna W (2010) Flower longevity and duration of pistil receptivity in high mountain plants. *Flora*, 205, 376–387.
- 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.
- Harder LD, Johnson SD (2005) Adaptive plasticity of floral display size in animal-pollinated plants. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272, 2651–2657.
- He YP, Fei SM, Liu JQ, Chen XM, Wang P, Jiang JM (2005) A preliminary review of studies of alpine plant breeding system. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 26(4), 43–49. (in Chinese with English abstract) [何亚平, 费世民, 刘建全, 陈秀明, 王鹏, 蒋俊明 (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.]

- Hu C, Liu ZJ, Wu GQ, Zhao ZG (2013) Floral characteristic and breeding system of *Anemone obtusiloba*. *Acta Agrestia Sinica*, 21, 783–788. (in Chinese with English abstract) [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.
- Marques I, Draper D (2012) Pollination activity affects selection on floral longevity in the autumnal-flowering plant, *Narcissus serotinus* L. *Botany*, 90, 283–291.
- 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.
- Stratton DA (1989) Longevity of individual flowers in a Costa Rican cloud forest: Ecological correlates and phylogenetic constraints. *Biotropica*, 21, 308–318.
- Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5, 537–542.
- 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.
- Trunschke J, Stöcklin J (2016) Plasticity of flower longevity in alpine plants is increased in populations from high elevation compared to low elevation populations. *Alpine Botany*, 127, 41–51.
- Vega Y, Marques I (2015) Both biotic and abiotic factors influence floral longevity in three species of *Epidendrum* (Orchidaceae). *Plant Species Biology*, 30, 184–192.
- Vesprini JL, Pacini E (2005) Temperature-dependent floral longevity in two *Helleborus* species. *Plant Systematics and Evolution*, 252, 63–70.
- Weber JJ, Goodwillie C (2013) Variation in floral longevity in the genus *Leptosiphon*: Mating system consequences. *Plant Biology*, 15, 220–225.
- Zhang J (2013) Study on Reproductive Biology of *Taraxacum* Species in Northeast China. PhD dissertation, Shenyang Agricultural University, Shenyang. (in Chinese with English abstract) [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, Li QJ (2009) Review of evolutionary ecology of floral longevity. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 598–606. (in Chinese with English abstract) [张志强, 李庆军 (2009) 花寿命的进化生态学意义. *植物生态学报*, 33, 598–606.]
- Zhao ZG, Du GZ (2003) Characteristics of the mating system and strategies for resource allocation in Ranunculaceae. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 39(5), 70–74. (in Chinese with English abstract) [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(5), 70–74.]

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 黄祥忠)