广西植物 Guihaia Jul. 2017, 37(7):822-828
http://journal.gxzw.gxib.cn
http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201609017
引文格式: 张国鹏, 杨明柳, 程贤训, 等. 高山植物花形态特征对花温度积累的影响[J]. 广西植物, 2017, 37(7): 822-828
ZHANG GP, YANG ML, CHENG XX, et al. Effects of floral morphology on flower temperature increment in alpine plants [J]. Guihaia, 2017, 37(7): 822-828

高山植物花形态特征对花温度积累的影响

张国鹏[1], 杨明柳[1], 程贤训[2], 孟丽华[1*]

(1. 云南师范大学 生命科学学院, 昆明 650000; 2. 安徽省潜山中学, 安徽 安庆 246300)

摘　要: 高山生态系统的低温环境不利于植物繁殖器官的发育和传粉过程,因此能改善花内或花序温度的结构对植物繁殖具有积极意义。该研究利用红外测温仪测量了高寒草甸中64种植物的花温度和叶温度以计算花温度积累,并检测了系统发育、花大小、花对称方式和花大小对花温度积累的影响。结果表明:所测量的64种植物种类,花部温度均高于叶部温度。花温度积累的系统发育信号较弱,表明物种间花温度积累的差异可能主要与不同物种对温度的需求有关。花温度积累与花大小存在显著的正相关关系,且两侧对称花的温度积累比辐射对称花更为迅速,但花对称方式和花颜色对花温度积累并没有显著的影响。该研究结果表明花温度积累在不同植物间存在很大的差异,但这些差异对植物繁殖的实际贡献和意义仍需要进一步验证。

关键词: 花温度积累, 花对称性, 花颜色, 花大小, 高山环境

中图分类号: Q944.3　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1000-3142(2017)07-0822-07

Effects of floral morphology on flower temperature increment in alpine plants

ZHANG Guo-Peng[1], YANG Ming-Liu[1], CHENG Xian-Xun[2], MENG Li-Hua[1*]

(1. *College of Life Sciences*, *Yunnan Normal University*, Kunming 650000, China; 2. *Qianshan Middle School of Anhui Province*, Anqing 246300, Anhui, China)

Abstract: Low temperature of alpine environment would limits the development of reproductive organs and pollination process, and thus flower structures that increase the temperatures within flowers and inflorescence will protect anthers and ovules from the low temperature and then increase the reproductive success. In this study, we investigated the flower and leaf temperature of 64 alpine plants with an infrared camera equipped with a macro-lens, and then calculated the flower temperature increment (FTI) by subtracting the leaf temperature from the temperature of the reproductive organs. Based on these data, we examined the effects of phylogeny, flowers size, symmetry and color on the FTI. Our result showed that the phylogenetic signal of FTI among different species was weak, indicating that FTI among different species might result from the various demands to temperature, independent of phylogenetic relationship. Furthermore,

收稿日期: 2016-10-13　　**修回日期:** 2016-12-01
基金项目: 国家自然科学基金(31460096)[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31460096)]。
作者简介: 张国鹏(1991-),男,河南洛阳人,硕士研究生,主要从事高山植物繁殖生态学研究,(E-mail)245929341@qq.com。
*通信作者: 孟丽华,博士,教授,主要从事高山植物进化生态学研究,(E-mail)menglihua@mails.gucas.ac.cn。

FTI increased with the increase of flower size, and FTI increased more quickly in zygomorphic flower than in actinomorphic flowers, but the effects of symmetry and color on the averaged FTI were minor across all species. Our results suggest that the differences in FTI are great among different species, but the contribution of FTI on plant reproductive success need to be clarified in future researches.

Key words: flower temperature increment, flower symmetry, flower color, flower size, alpine environment

在全球陆地生态系统中,树线以上、永久雪线以下的山地生态系统通常被定义为高山生命带(alpine life zone);这一区域具有非常明显而独特的环境特征,如低温、昼夜温差大、全年无绝对无霜期、强风、强烈的紫外辐射、较低的气压、较短的生长季节等(Körner,1999)。尽管这些恶劣的环境因子通常被认为不利于植物的生长和发育,但这一地区仍然生存着大量的植物。世界高山植物区系大约有8 000~10 000种高等植物,大约属于100个科、2 000个属,约占已知高等植物的4%。同时,复杂的地形条件和恶劣的自然环境使得这一区域生存着形态或者生理代谢特征高度特化适应的植物,植物的各种进化适应策略在这一区域都得到了充分的体现。形态上的高度特化均与适应高山环境有关,因此高山生命带通常被称为"大自然的实验室",是研究生物进化和适应的理想区域之一(Hedberg,1975)。近年来系统发育方法在群落水平上的应用为研究物种的宏观进化提供了新的思路和方法(Webb et al,2002)。例如,对植物功能性状研究表明,植物功能性状的发生和发展一方面受到环境因素的影响,即功能性状的差异是植物环境异质性长期影响的结果;另一方面,植物功能性状受到物种进化历史的影响(Meng,2007;Moles et al,2009;金冬梅等,2008)。因此,将群落系统发育及性状特征结合为研究群落水平的物种性状进化供了新的思路(Webb,2000;Webb et al,2002;Webb & Agrawal,2006;Johnson & Stinchcombe,2007)。

在高山环境的多种环境因子中,低温胁迫不但能引起植物产生冻害,还会导致植物因结冰受到生理干旱的胁迫(Pockman & Sperry,1996;Zhu et al,2000)。因此,对低温的适应在植物分布中具有起着决定性的作用,而某个物种是否能成为"高山一族",必须通过的第一道环境筛选(environmental filter)就是低温胁迫(Sakai,1987)。由于高山生命带的这种环境筛选是长时间尺度上的作用,所以存在于高山地带的天然植被已具备了某些适应性特征使之能够适应当地的低温条件(Körner,1999;彭德力等,2012;杨扬,2006)。同时,高海拔地区较短的生长季节增加了对植物生命周期和繁殖周期的热量限制,尤其花期较晚的物种受到更大限制(Dietrich & Körner,2014;Wagner & Mitterhofer,1998)。而在植物生长的各个阶段中,繁殖阶段对环境的胁迫最为敏感(孙儒泳等,2002),因此任何能够改善花内或花序温度的结构都将对植物的繁殖产生积极的作用(Tsukaya & Tsuge,2001;Omori & Ohha,1996;Yang et al,2008;Dietrich & Körner,2014)。例如,在喜马拉雅山脉和横断山脉的冰缘带生活的"棉毛植物"(cotton plant)水母雪兔子(*Saussurea medusa*),其紧凑的头状花序和较深色彩对于提高花内繁殖器官的温度具有重要的意义(Yang et al,2008),而花序温度的升高一定程度上也可对传粉昆虫产生吸引作用,既能在满足熊蜂自身对热量需求外,同时提高了熊蜂对传粉效率以及并能促进花粉在柱头上的萌发(Tsukaya,2002)。这些结果一方面说明保温结构是植物对高山低温环境的适应性表现,同时表明环境因子对植物的形态特征产生了强烈的选择作用。因此在高山环境低温和温度波动幅度较大的情况下,植物通过各种机制保证其在对环境因素最为敏感的繁殖阶段实现对低温环境的适应。

已有的研究表明,植物的繁殖器官较营养器官更能积累大量的热能,一定程度上保证了高山植物在较短的生长期内完成繁殖(Dietrich & Körner,2014),但花积累的较高温度是否系统发育有关以及是否与花形态特征(如花颜色、大小、对称性等)有关等这些科学问题仍然没有得到解决。因此,本研究以高寒草甸的开花植物为研究对象,通过比较不同花颜色及结构的花温度,并结合群落系统发育,探讨高山植物花积累温度的变化规律,并重点回答如下问题:(1)花温度的积累是否与群落系统发育相关?(2)花颜色、大小和对称性是否影响了花温度的积累?

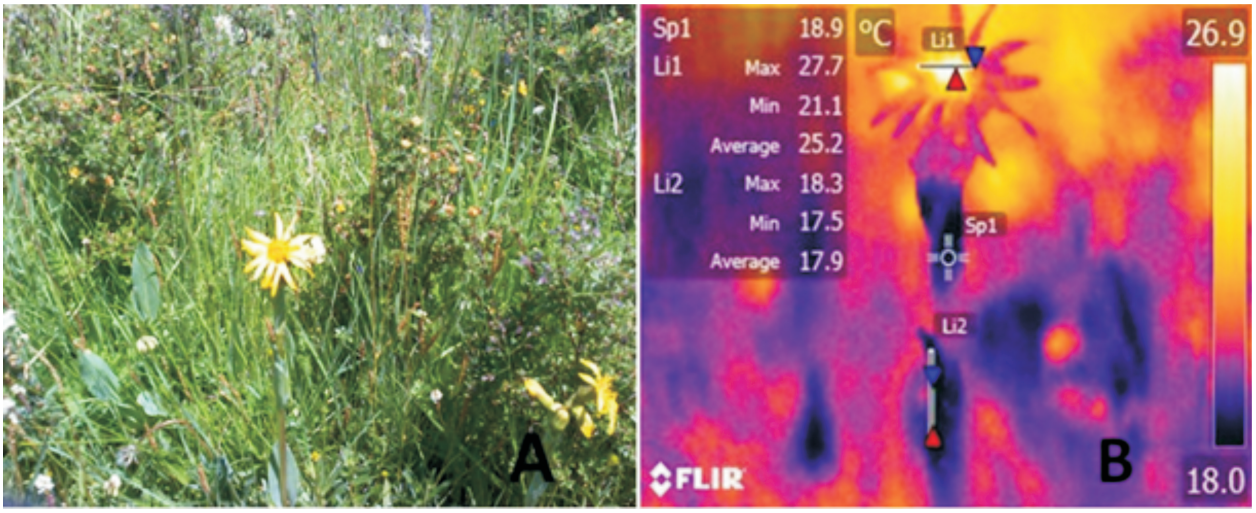

图 1 **A.** 热红外成像仪拍摄照片时生成的可见光照片；**B.** 花部及叶部红外照片
Li1 为繁殖器官测量线；Li2 为叶部温度测量线。

Fig. 1 **A.** Picture in visible light photographed automatically with FLIR E4 when infrared picture was photographed; **B.** Infrared picture of flower and leaf Li1 and Li2 indicate the line measuring temperatures of reproductive organs and leaf, respectively.

1 材料与方法

1.1 研究地点和材料

本研究于 2014 年 6—9 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位观测站(以下简称海北站)附近开展。海北站位于青藏高原东北部(37°29′~37°45′ N,101°12′~101°23′ E),海拔约3 200 m,年平均气温为-1.7 ℃,年降水量为 426~860 mm。海北站周围的植被主要有分为草甸和灌丛草甸两种类型。其中,草甸主要是由嵩草属(*Kobresia*)植物为建群种,主要包括矮嵩草(*K. humilis*)、小嵩草(*K. pygmaea*)和藏嵩草(*K. tibetica*)三种,而灌丛草甸则主要由金露梅(*Potentilla fruticosa*)为建群种。海北站附近的嵩草草甸上生长植物的开花高峰在 6—8 月份,因此本研究以这一时间内的开花植物为研究对象。野外拍照后采集标本并带回室内进行鉴定,主要查阅了《青海植物志》(刘尚武,1996)等出版物。经统计,本研究涉及的材料隶属于 18 科 42 属,共计 64 种。

1.2 研究方法

1.2.1 花温度的测量 在天气晴朗的 10:00—14:00 之间,用红外热像仪 FLIR E4(FLIR Systems Inc, 美国)及配备的微距镜头拍摄花和叶子。拍摄时保证无云遮挡太阳,而且太阳直射植株 5 min 以上且花和叶子处于同一个平面。红外热像仪在生成红外图片(图 1:B)时同时会生成一张可见光下的图片(图 1:A),因此可以利用可见光图片准确定位花和叶片位置。室内用 FLIR 红外测温仪自带计算测量软件(FLIR tools),采集花和叶子的温度数据。其中,花部温度以繁殖器官(不包括花瓣)的中心圆形为单位(Dietrich & Körner,2014),测量该圆形单位直径范围内的平均温度。叶子温度采集与花部温度的采集同时进行,选取与花部温度采集平面平行的叶片,以叶主脉为测量线,测量叶部的平均温度。花的温度积累用测量的花部温度减去叶片的温度获得。

1.2.2 群落系统发育分析 为了检验花的温度积累程度是否与受系统发育的限制,在确定物种名录后首先利用 Phylomatic 在线软件生成基于 APGⅢ分类系统的物种树(Ohashi et al, 2015),然后通过 phylocom 软件的 badj 模块拟合物种树的枝长,最后利用 R 软件中的 picanate 包计算花温度积累的 Blomberg's *K* 值(Blomberg et al,2003;Kembel et al, 2010)。Blomberg's *K* 值是物种间性状差异偏离于随机过程的度量,当 Blomberg's $K < 1$ 时,表示系统

发育信号弱，性状主要受环境影响，性状的进化主要是适应进化引起的；当 Blomberg's $K = 1$ 时，表明性状完全符合布朗运动（无定向的随机进化）；而当 Blomberg's $K > 1$ 时，表示性状比布朗运动期望的还保守，对应性状具有较高的系统发育保守性，表明性状主要受系统发育限制，亲缘关系越近，性状越相似（Ohashi et al，2015）。

1.2.3 花部特征与花温度积累的关系　将花部特征按照花大小、花颜色和对称方式分类。每种植物在拍照结束后随机选择 20 个植株，用游标卡尺测量每个植株上的一朵花。对于具有总状花序的植株，选择位于花序最低端的花；而对于无规则花序的植株，则随机选择一朵正在开放的花。同时记录花冠的颜色，将其分为蓝（紫）色，白色，黄色和红色，但红色的花只有一种水生酸模（*Rumex aquaticus*），样本量太小无法进行统计分析，因此依据花色进行花部温度差异分析时未包括水生酸模。此外，花的对称方式也在野外记录，主要根据花冠的对称面分为辐射对称和两侧对称两类。

1.2.4 数据统计与分析　本研究的数据分析中采用 SPSS16.0 for windows 统计软件进行数据统计分析，利用回归分析检验花大小与花部温度积累的相互关系。由于花大小会影响花温度的积累，以花大小作为协变量利用双因素方差比较花色和对称方式对花温度积累的影响。

2　结果与分析

2.1 花部及叶部温度

测量植物的花部温度均高于叶部温度，其中花温度积累较低的物种有矮金莲花（*Trollius farreri*）、黄帚橐吾（*Ligularia virgaurea*）和蓬子菜（*Galium verum*），这些植物的花部温度与叶部温度的差值 K 均小于 1 ℃（$K < 1$）。而花部温度高的物种有矮火绒草（*Leontopodium nanum*）、椭圆叶花锚（*Halenia elliptica*）、重齿风毛菊（*Saussurea katochaete*）和星状雪兔子（*Saussurea stella*），这些植物花部温度与叶部温度的差值 K 均高于 10 ℃（$K > 10$）。

2.2 群落系统发育

通过 Phylomatic 在线软件构建物种树（附件 2）及 R 软件包计算 Blomberg's K 值，发现花温度积累的 Blomberg's K 值小于 1（Blomberg's $K = 0.073\ 7$，$P = 0.26$），表明所研究材料花温度积累没有显著的系统发育信号，因此物种间花温度积累的差异不受系统发育的限制。

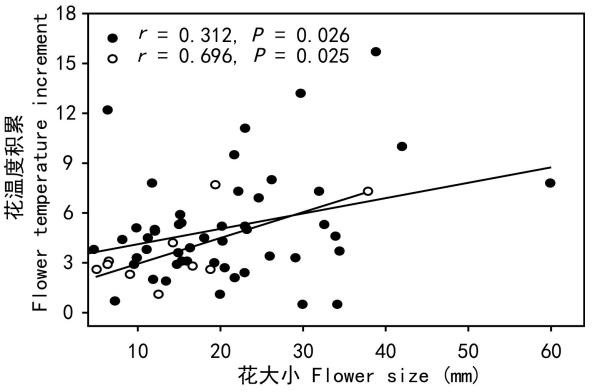

图 2　花大小和花温度积累的相互关系

实心圆和空心圆分别表示辐射对称和两侧对称花。

Fig. 2　Relationships between flower size and increase of temperature of reproductive organs　Dots and open circles indicate actinomorphic and zygomorphic flowers, respectively.

表 1　以花大小作为协变量分析花颜色和对称性对花温度积累的影响

Table 1　Effects of flower color and symmetry on flower temperature increment based on two-way ANOVA with flower size as covariate

来源 Source	平均方差 Mean of square	自由度 *df*	*F*	Sig.
花颜色 Color	2.285	2	0.252	0.778
花对称性 Symmetry	10.170	1	1.120	0.295
花颜色 × 花对称性 Color × Symmetry	0.167	2	0.018	0.982
误差 Error	9.084	56		

2.3 花特征与花温度数据的比较分析

回归结果表明，两侧对称和辐射对称花的大小与花温度积累呈现显著的正相关关系，其中两侧对称花的花温度积累对花大小变化的响应比辐对称花更为快速（图 2）。

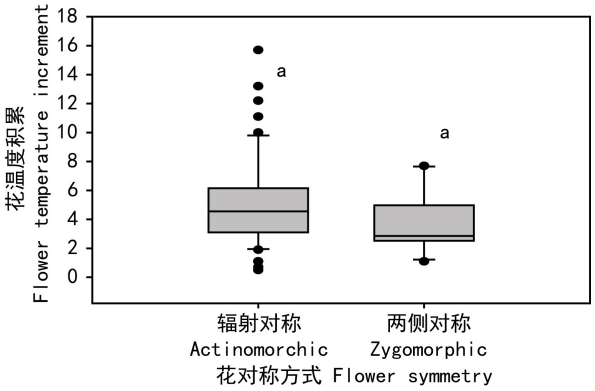

图 3 辐射对称花和两侧对称花的花温度积累
相同字母表示在 0.05 水平没有显著差异。下同。
Fig. 3 Mean increase of temperature of reproductive organs in actinomorphic and zygomorphic flowers
Values with same letters indicate the differences are not significant at the 0.05 level. The same below.

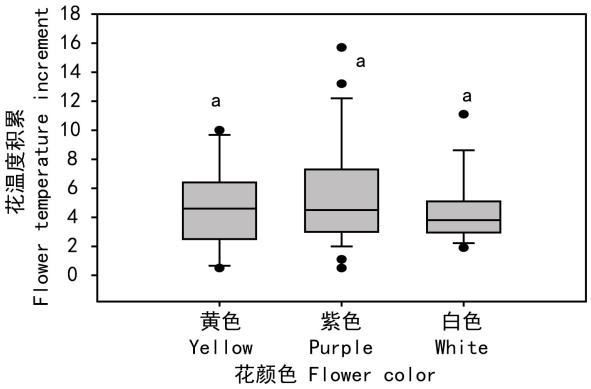

图 4 不同颜色花的花温度积累
Fig. 4 Mean temperature increment of reproductive organs in flowers with different colors

仅考虑对称方式的情况下,辐射对称花的花温度积累为 5.14 ± 3.16 (n = 54)(平均值±标准差,n 为样本量,下同),而两侧对称花的花温度积累为 3.60 ± 2.29(n = 9);而仅考虑花颜色的情况下,紫色花、黄色花和白色花的花温度积累分布为 5.42 ± 3.61(n = 29)高于黄色花 4.54 ± 2.86(n = 17)和白色花 4.46 ± 2.35(n = 17)。双因素方差分析结果表明,在花大小作为协变量的情况下,对称方式和花颜色以及两者的交互作用均对花温度积累没有显著影响(表 1,图 3,图 4)。

3 讨论与结论

低温是高山生态系统重要的环境因子之一,较低的温度不但能影响植物的生长发育,还会影响传粉者的多样性、活动能力和访花频率,进而可能会降低植物的繁殖成功(Bingham & Orthner, 1998;彭德力等,2012;何亚平,2005)。因此,如何适应高山生态系统的低温环境是分布在这一生境内植物的生存和繁殖所面临的难题,也是高山植物生态适应研究的重要内容之一。大量的研究表明高山生态系统中的植物采取了多样的策略以适应低温环境。最近的研究表明,植物的繁殖器官比营养器官能积累更高的温度,表明高山植物本身具有适应低温环境的能力(Dietrich & Körner,2014)。繁殖器官比营养器官积累更高的温度通常具有两个方面的优势,一方面花粉管在较高的温度中能生长更快,另一方面较高的温度环境中发育的胚珠具有更高的种子重量(Hedhly et al,2005)。显然,繁殖器官的温度积累对植物在低温环境中的繁殖具有重要意义。本研究中,对青藏高原东北部的高寒草甸群落中的 64 种植物的调查结果表明,测量植物的花部温度均高于叶部温度,但花温度的积累在种间存在较大的差异(0.5~15.7 ℃)。花温度积累的差异一方面可能与物种间的系统关系有关,而另一方面可能反映了不同植物对温度需求的差异。然而,针对花温度积累特征的群落系统发育分析,我们并没有发现明显的系统发育信号,表明花温度积累的差异可能反应了不同植物对温度需求的差异,但这些花温度积累差异对不同植物繁殖的贡献和意义还需要进一步的实验验证。

在高海拔环境中,太阳辐射是植物热量的主要来源(Rejskova et al,2010),而花冠能够反射一定的太阳辐射(张舒等,2008;Koski & Ashman,2015)。因此,较大的花冠能够反射更多的热量集中到花的繁殖器官,从而导致较大的花具有更高的花温度积累。本研究结果表明花温度积累与花大小存在正相关关系,而这一研究结果与已有研究一致(Dietrich & Körner,2014)。此外,尽管本研究的结果表明花的对称方式对花温度积累并没有显著的影响,但两侧对称花的花温度积累要比辐射对称花

更为迅速,这一结果表明两侧对称花对温度有更高的需求。例如,花部热量是花提供给传粉者的一种报酬(Seymour et al,2003),而两侧对称花的传粉者比辐射对称花更加专化(Faegri, 1979; Gong & Huang,2009;路宁娜,2014);因此在温度较低的环境中,两侧对称花可通过提供花粉和花蜜之外的热量报酬以吸引传粉者并促进传粉成功(Sapir et al, 2006)。

已有的研究结果表明,由于不同传粉者功能群对花颜色识别能力存在差异,因此花瓣的颜色能在一定程度上反应植物的传粉者(Wardle,1978;Zhao et al,2016)。例如,红色的花通常由鸟传粉,蜂类传粉的花通常较为明亮但一般不为红色,蝇类等昆虫更偏好白色的花,而蛾类传粉的花通常为浅色且在夜间开放(张大勇,2003;Fenster et al,2004)。在我们的研究区域,熊蜂是植物重要的传粉者,而蝇类在一些植物中也具有一定的传粉作用(何亚平 & 刘建全,2003;段元文等,2007;Duan et al,2009;张婵等,2012)。由于熊蜂与蝇类对热量的需求不同(Heinrich,1975),因此由这两类昆虫传粉的植物的花温度积累可能存在差异,而这些差异能在一定程度上通过在不同花颜色的植物中体现出来。但本研究的统计结果表明不同颜色花的温度积累并没有显著差异,这一结果说明花温度积累对传粉者功能群吸引作用较小,即不同植物的花温度积累在植物传粉过程中的作用较小,而可能更多的体现在传粉后过程的作用。

在高山生态系统中,花的保温特征对植物在敏感的繁殖阶段实现成功繁殖具有重要意义。本研究以青藏高原东北部的高寒草甸植物为例,初步探讨了花温度积累与花大小、花对称方式以及花颜色间的相互关系,结果表明花温度积累仅仅与花大小存在显著的正相关关系,而受花对称方式和花颜色的影响较小。值得注意的是本研究并未检测所涉及植物的繁育系统,而不同的繁殖方式是否与花温度积累有关仍需进一步验证。此外,不同植物间花温度积累的差异与其他花特征(如花柱的长度)的关系同样值得深入探究。

致谢　感谢中国科学院海北高寒草甸生态系统定位观测站的全体工作人员在野外工作中的支持和帮助!

参考文献:

BINGHAM RA, ORTHNER AR, 1998. Efficient pollination of alpine plants [J]. Nature, 391: 238-239.

BLOMBERG SP, GARLAND T, IVES AR, 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile [J]. Evolution, 57: 717-45.

DIETRICH L, KÖRNER C, 2014. Thermal imaging reveals massive heat accumulation in flowers across a broad spectrum of alpine taxa [J]. Alp Bot, 124: 27-35.

DUAN YW, ZHANG TF, HE YP, et al, 2009. Insect and wind pollination of an alpine biennial *Aconitum gymnandrum* (Ranunculaceae) [J]. Plant Biol, 11: 796-802.

DUAN YW, ZHANG TF, LIU JQ, 2007. Pollination biology of *Anisodus tanguticus* (Solanaceae) [J]. Biodivers Sci, 15: 584-591. [段元文, 张挺峰, 刘建全, 2007. 山莨菪(茄科)的传粉生物学 [J]. 生物多样性, 15: 584-591.]

FAEGRI K, 1979. The principles of pollination ecology [M]. Oxford: Pergamon Press.

FENSTER CB, ARMBRUSTER WS, WILSON P, et al, 2004. Pollination syndromes and floral specialization [J]. Ann Rev Ecol Evol Syst, 35: 375-403.

GONG YB, HUANG SQ, 2009. Floral symmetry: pollinator-mediated stabilizing selection on flower size in bilateral species [J]. Proc Roy Soc B, 276: 4013-4020.

HE YP, FEI SM, LIU JQ, et al, 2005. A preliminary review of studies of alpine plant breeding system [J]. J Sichuan For Sci Technol, 26: 43-49. [何亚平, 费世民, 刘建全, 等, 2005. 高山植物繁育系统研究初探 [J]. 四川林业科技, 26: 43-49.]

HE YP, LIU JQ, 2004. Pollination ecology of *Gentiana straminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Acta Ecol Sin,24: 215-220. [何亚平,刘建全, 2004. 青藏高原高山植物麻花艽的传粉生态学研究 [J]. 生态学报, 24: 215-220.]

HEDBERG O, 1975. Adaptive evolution in a tropical alpine environment [M]//HEYWOOD VH. Taxonomy and ecology. New York: Academic Press.

HEDHLY A, HORMAZA JI, HERRERO M, 2005. The effect of temperature on pollen germination, pollen tube growth, and stigmatic receptivity in peach [J]. BMC Plant Biol, 7: 476-483.

HEINRICH B, 1975. Thermoregulation in bumblebees: Energetics of warm-up and free flight [J]. J Comp Physiol, 96: 155-166.

JIN DM, LI Y, SUN SC, 2008. Principles and applications of phylogenetic comparative methods: an overview [J]. Acta Ecol Sin, 28: 1247-1256. [金冬梅, 李妍, 孙书存, 2008. 系统比较方法的原理及应用 [J]. 生态学报, 28: 1247-1256.]

JOHNSON MTJ, STINCHCOMBE JR, 2007. An emerging syn-

thesis between community ecology and evolutionary biology [J]. Trends Ecol Evol, 22: 250-7.

KEMBEL SW, COWAN PD, HELMUS MR, et al, 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology [J]. Bioinformatics, 26: 1463-1464.

KÖRNER C, 1999. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems [M]. New York: Springer-Verlag Berlin Heideberg.

KOSKI MH, ASHMAN TL, 2015. Floral pigmentation patterns provide an example of Gloger's rule in plants [J] Nat Plants, 1: 14007.

LIU SW, 1996. Flora Qinghaicia [M]. Xining: Qinghai People's Press. [刘尚武. 1996. 青海植物志 [M]. 西宁: 青海人民出版社.]

LU NN, ZHAO ZG, 2014. Flower symmetry and flower size variability: an examination of Berg's hypotheses in an alpine meadow [J]. Chin J Plant Ecol, 5: 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 [J]. 植物生态学报, 5: 460-467.]

MENG TT, 2007. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning [J]. J Plant Ecol, 31: 150-165.

MOLES AT, WARTON DI, WARMAN L, et al, 2009. Global patterns in plant height [J]. J Ecol, 97: 923-932.

OHASHI K, TAKASHI TM, ARIKAWA K, 2015. Floral colour change in the eyes of pollinators: testing possible constraints and correlated evolution [J]. Funct Ecol, 29: 1144-1155.

OMORI Y, OHBA H, 1996. Pollen development of *Rheum nobile* (Polygonaceae), with reference to its sterility induced by bract removal [J]. Bot J Linn Soc, 122: 269-278.

PENG DL, ZHANG ZQ, NIU Y, et al, 2012. Advances in the studies of reproductive strategies of alpine plants [J]. Biodivers Sci, 20: 286-299. [彭德力, 张志强, 牛洋,等, 2012. 高山植物繁殖策略的研究进展 [J]. 生物多样性, 20: 286-299.]

POCKMAN WT, SPERRY JS, 1996. Freezing-induced xylem cavitation and the northern limit of Larrea tridentate [J]. Oecologia, 109: 19-27.

REJSKOVA A, BROM J, POKORNY J, et al, 2010. Temperature distribution in light-coloured flowers and inflorescences of early spring temperate species measured by infrared camera [J]. Flora, 205: 282-289.

SAKAI A, LARCHER W, 1987. Frost survival of plants: Responses and adaptation to freezing stress [J]. Perspect Polit, 4: 583-584.

SAPIR Y, SHMIDA A, NE´EMAN G, 2006. Morning floral heat as a reward to the pollinators of the *Oncocyclus irises* [J]. Oecologia, 147: 53-9.

SEYMOUR RS, WHITE CR, GIBERNAU M, 2003. Heat reward for insect pollinators [J]. Nature, 426: 243-244.

SUN RY, LI QF, NIU CJ, 2002. Fundamentals of ecology [M]. Beijing: High Education Press. [孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟,等, 2002. 基础生态学 [M]. 北京:高等教育出版社.]

TSUKAYA H, 2002. Optical and anatomical characteristics of bracts from the Chinese "glasshouse" plant, *Rheum alexandrae* Batalin (Ploygonaceae) in Yunnan, China [J] J Plant Res, 115: 59-63.

TSUKAYA H, TSUGE T, 2001. Morphological adaptation of inflorescences in plants that develop at low temperatures in early spring: the convergent evolution of "downy plants" [J]. BMC Plant Biol, 3: 536-543.

WAGNER J, MITTERHOFER E, 1998. Phenology, seed development, and reproductive success of an alpine population of *Gentianella germanica* in climatically varying years [J]. Bot Acta, 111: 159-166

WARDLE P, 1978. Origin of the New Zealand mountain flora, with special reference to trans-tasman relationships [J]. New Zeal J Bot, 16: 535-550.

WEBB CO, 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees [J]. Am Nat, 156: 145-155.

WEBB CO, ACKERLY DD, MCPEEK MA, 2002. Phylogenies and community ecology [J]. Ann Rev Ecol Syst, 33: 475-505.

WEBB CO, AGRAWAL AA, 2006. Integrating phylogenies into community ecology [J]. Ecology, 87: 1-2.

YANG Y, KÖRNER C, SUN H, 2008. The ecological significance of pubescence in *Saussurea medusa*, a high-elevation Himalayan "woolly plant" [J]. Arc Ant Alp Res, 40: 250-255.

YANG Y, SUN H, 2006. Advances in the functional ecology of alpine and arctic plants [J]. Acta Bot Yunnan, 28: 43-53. [杨扬, 孙航, 2006. 高山与极地植物生态功能研究进展 [J]. 云南植物研究, 28: 43-53.]

ZHANG C, YANG YP, DUAN YW, et al, 2012. Effects of the yellow barbs of the staminodes on reproductive success of *Delphinium caeruleum* (Ranunculaceae) [J]. Biodivers Sci, 20: 348-353. [张婵, 杨永平, 段元文, 等, 2012. 蓝翠雀花退化雄蕊上的黄色髯毛对其繁殖成功的影响 [J]. 生物多样性, 20: 348-353.]

ZHANG DY, 2003. Plant life-history evolution and reproductive ecology [M]. Beijing: Science Press. [张大勇, 2003. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京:科学出版社.]

ZHANG F, YU WB, WANG H, 2008. Flower heliotropism of alpine plants and its adaptive significance [J]. Plant Sci J, 26: 197-202. [张舒, 郁文彬, 王红, 2008. 高山植物花的向日运动及其适应意义 [J]. 植物科学学报, 26: 197-202.]

ZHAO YH, REN ZX, LÁZARO A, et al, 2016. Floral traits influence pollen vectors' choices in higher elevation communities in the Himalaya-Hengduan mountains [J]. BMC Ecol, 16: 1-8.

ZHU XB, COX RM, ARP PA, 2000. Effects of xylem cavitation and freezing injury on dieback of yellow birch (*Betula alleghaniensis*) in relation to a simulated winter thaw [J]. Tree Physiol, 16: 2138-2140.