

二型植物蓝花丹开花物候特征观察及其生态意义分析

高素萍^{a,b,①}, 张 硕^a, 吴佩纹^a

(四川农业大学: a. 风景园林学院, b. 园林研究所, 四川 成都 611130)

摘要: 在群体、个体和单花水平上对白花丹科(Plumbaginaceae)二型植物蓝花丹(*Plumbago auriculata* Lam.)的开花物候期及开花特征进行了观察和比较。观察结果显示:蓝花丹每年开花1次,花期一般从每年6月初到11月初。在群体水平上,长花柱型(L型)群体的始花、盛花和终花日期分别为6月15日、8月9日和10月24日,而短花柱型(S型)群体的始花、盛花和终花日期分别为6月9日、9月4日和11月3日,二者的开花持续时间分别为148和132 d,显示L型和S型群体的开花物候期差异明显。在个体水平上,L型个体的始花、盛花和终花日期分别为6月5日、8月5日和10月3日,而S型个体的始花、盛花和终花日期分别为6月2日、8月28日和10月27日,二者的开花持续时间分别为61.7和71.6 d,差异极显著;L型和S型个体的开花振幅分别为5.39和3.43、开花总量分别为332.1和241.9朵、盛花期日产花数分别为7和5朵,也有明显差异;L型和S型个体相对开花强度的平均值分别为0.39和0.35,其中,约有50%的S型个体相对开花强度在0.4左右,而L型以相对开花强度0.2~0.4的个体为主;L型和S型个体开花同步指数的平均值分别为0.70和0.69,表明二者的开花同步性均较低。在单花水平上,L型和S型植株的平均单花开花持续时间为5.3和4.2 d,差异显著;虽然其分布频率有一定差异,但二者的单花开花持续时间集中约为5 d。由此可见,蓝花丹二型植株的生殖资源分配存在明显的时空差异,花期长但开花同步性较低,较长的花期可以减少非法花粉的干扰、保持其种群基因多样性,这是二型植物维持种群存活、优化生殖模式的生态对策之一。

关键词: 蓝花丹; 二型植物; 开花物候期; 开花特征; 生殖策略

中图分类号: Q948.11 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2015)01-0084-07

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2015.01.12

Observation on flowering phenological characteristics of two type plants of *Plumbago auriculata* and analysis on its ecological significance GAO Suping^{a,b,①}, ZHANG Shuo^a, WU Peiwen^a (Sichuan Agricultural University; a. Landscape Architecture College, b. Institute of Landscape Architecture, Chengdu 611130, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2015, 24(1): 84-90

Abstract: Flowering phenophase and flowering characteristics of two type plant of *Plumbago auriculata* Lam. in Plumbaginaceae were observed and compared on levels of population, individual and single flower. The results show that this species flowers once a year, its flowering period is normally from early June to early November. On the population level, dates of early-flowering, full-flowering and late-flowering for long style type (L-type) population are June 15, August 9 and October 24, respectively, while those of short style type (S-type) population are June 9, September 4 and November 3, respectively, and their flowering duration time is 148 and 132 d, respectively, meaning that there is obvious difference in flowering phenophase between populations of L-type and S-type. On the individual level, dates of early-flowering, full-flowering and late-flowering of L-type individual are June 5, August 5 and October 3, respectively, while those of S-type individual are June 2, August 28 and October 27, respectively, and their flowering duration time is 61.7 and 71.6 d, respectively with the extremely significant difference. Flowering amplitude of L-type and S-type individuals is 5.39 and 3.43, their total number of flower is 332.1 and 241.9, their daily flower number in full-flowering stage is 7 and 5,

收稿日期: 2014-06-20

基金项目: 四川省科技支撑计划项目(2012FZ0083)

作者简介: 高素萍(1966—),女,四川雅安人,博士,教授,从事观赏植物生理生态研究。

①通信作者 E-mail: supingg@hotmail.com

respectively, there also are obvious differences for two type individuals. Average of relative flowering intensity for L-type and S-type individuals is 0.39 and 0.35, respectively, in which, that of about 50% of S-type individual is about 0.4, while that of mainly L-type individual is 0.2–0.4. Average of flowering synchrony index of L-type and S-type individual is 0.70 and 0.69, respectively, meaning that both of their flowering synchronization are lower. On the single flower level, average flowering duration time of single flower for L-type and S-type plant is 5.3 and 4.2 d, respectively, the difference is remarkable. Though distribution frequency of flowering duration time of single flower between two type plants are different, but both of their flowering duration time of single flower are approximately 5 d. It is suggested that there are obviously temporal and spatial differences in allocation of reproductive resources between two type individuals of *P. auriculata*, with longer flowering period and lower flowering synchronization, while longer flowering period can reduce interference of illegal pollen and maintain gene diversity of population, which is one of the ecological countermeasures of two type plants to maintain population survival and optimize reproduction model.

Key words: *Plumbago auriculata* Lam.; two type plant; flowering phenophase; flowering characteristics; reproductive strategy

在虫媒植物中,开花物候的变异,特别是开花时间与开花模式的变异,能改变传粉者行为和花粉流动过程,从而决定植物传粉成功与否及适合度^[1-4];开花物候在多个空间尺度上存在变异^[5-9]。目前国内外的研究主要集中在同一物种不同年份及不同生境间开花物候的变化,即通过对物候参数的多水平观测探讨环境与开花式样的时空关系,寻找植物生殖的进化选择压力^[5,10-14]。

植物植根土壤,只能被动接受花粉,为此孕育出多种繁殖方式以达到不同环境下两性配子最大的生殖适合度,二型花柱就是其中常见的繁殖方式之一。白花丹科(Plumbaginaceae)种类蓝花丹(*Plumbago auriculata* Lam.)为典型的二型花柱植物,在自然条件下其交配型有不同的花部形态,长花柱型(L型)雌蕊长而雄蕊短、短花柱型(S型)雌蕊短而雄蕊长,两型间存在异型自交不亲和性,显然其成功授粉结实的条件更为苛刻、生殖压力更大,且必须依赖昆虫进行合法授粉,因而,其生殖过程受开花物候的影响更显著。目前,关于花柱异长植物开花物候的研究鲜有报道^[15-17],人们对花柱异长植物型间开花时间与开花模式的差异以及这些差异的生殖生态意义尚缺乏深入了解。

为此,作者以二型花柱植物蓝花丹为研究对象,在群体、个体和单花3个水平上观察和比较L型和S型植株的开花物候期和开花特征,并研究其二型植株的开花物候在时空上的差异以及开花模式等特点,以其了解该类植物的繁殖方式,为揭示其生殖策略提供基础研究数据。

1 材料和方法

1.1 材料

研究对象为蓝花丹人工群体,均为5年生的自播实生苗,种子购于泛美种子公司。在穴盘中进行播种,待苗高6 cm时移出地栽,种植于四川农业大学成都校区校园内。共315株,株距和行距均为30 cm,种植区总面积为350 m²。

蓝花丹种植区海拔442~750 m,属中亚热带湿润季风气候区,冬暖、春早、无霜期长,四季分明,热量丰富^[18];年平均气温约为17.5℃,≥10℃的年平均活动积温为4700℃~5300℃,全年无霜期大于337 d,冬季最冷月(1月)平均气温约为5℃,0℃以下天气很少^[18];冬春少雨、夏秋多雨,全年雨量充沛,年平均降水量为1124.6 mm^[18];日照少,年平均日照时数为1042~1412 h,年平均太阳辐射总量为83.0~94.9 kJ·cm⁻²^[18]。栽培基质为园土-腐殖质(体积比1:1)混合基质。

1.2 方法

在2012年5月至12月,随机选择株高适宜、长势良好、无病虫害的长花柱型(L型)和短花柱型(S型)蓝花丹植株各30株,从群体、个体、单花3个水平进行物候观测。

1.2.1 群体开花物候期观测 观察和计算蓝花丹二型植株群体的开花参数,主要包括L型群体和S型群体的始花日期、盛花日期、终花日期和开花持续时间。其中,群体中25%的个体开始开花的日期视为群体始

花日期,群体中50%的个体达到开花高峰时的日期视为群体盛花日期,群体中95%的个体开花结束的日期视为群体终花日期;从群体始花日期到群体终花日期的持续时间视为群体的开花持续时间^[5,19]。

1.2.2 个体开花物候期观测 观察和计算蓝花丹二型植株个体的开花参数,主要包括L型植株和S型植株个体的始花日期、盛花日期、终花日期、开花持续时间、开花振幅、相对开花强度、开花总量、盛花期日产花数和开花同步指数,各参数均以每天所记录的全部个体的平均开花数量为基数进行计算^[20-21]。其中,个体上第1朵花开放的日期为个体始花日期,个体开花数达到个体开花总数50%的日期为个体盛花日期,个体上最后1朵花凋谢的日期为个体终花日期,从个体始花日期到个体终花日期的持续时间为个体的开花持续时间。

1.2.3 单花开花物候期观测 标记蓝花丹二型植株L型单花和S型单花各30朵,记录其开花时间和萎蔫时间,并据此计算单花的开放时间,即为单花的开花持续时间。根据所标记的全部单花的平均值进行计算^[22]。

1.3 指标计算及数据分析

以2012年5月25日为第1天,5月26日为第2天,依次类推。开花振幅为标记植株花序上当天的开花数;相对开花强度是植株当年开花盛花期的日产花数与群体中植株在开花盛花期的单株日产最大花数的比值^[23]。用开花同步指数(S_i)指征开花同步性, S_i 的变异范围为0~1,0表示群体内个体花期无重叠,1表示群体内个体花期完全重叠^[14],计算公式为 $S_i = \frac{1}{n-1} \left(\frac{1}{f_i} \right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$ 。式中, e_j 为个体*i*和*j*花期重叠时间(d); f_i 为个体*i*开花的总时间(d); n 为样地中个体总数。个体开花总量为花期个体的开花总数。盛花

期日产花数为个体开花数达到自身总开花数50%的当天开花数。

用SPSS 19.0 统计分析软件对观测数据进行计算和分析。用单因素方差分析方法比较L型和S型植株的开花物候特征差异。

2 结果和分析

2.1 群体开花物候特征

蓝花丹二型植株群体的开花物候期观测结果见表1。观测结果表明:蓝花丹每年开花1次,花期较长,一般从每年6月初到10月底,个别植株至11月还有少量开花。在群体水平上,短花柱型(S型)群体的始花日期(6月9日)较长花柱型(L型)群体的始花日期(6月15日)早,但前者的终花日期(11月3日)较后者的终花日期(10月24日)晚,因此,L型植株群体的开花持续时间为132 d,而S型植株群体的开花持续时间较L型植株长,为148 d。另外,L型植株的群体盛花日期(8月9日)早于S型植株群体(9月4日),提前约25 d。

2.2 个体开花物候特征

蓝花丹二型植株个体的开花物候期及开花特征见表2。观测结果显示:蓝花丹长花柱型(L型)与短

表1 蓝花丹二型植株群体的开花物候期比较
Table 1 Comparison on flowering phenophase of population of two type plants of *Plumbago auriculata* Lam.

类型 ¹⁾ Type ¹⁾	日期 Date (MM-DD)			开花持续时间/d Flowering duration time
	始花 Early-flowering	盛花 Full-flowering	终花 Late-flowering	
L	06-15	08-09	10-24	132
S	06-09	09-04	11-03	148

¹⁾ L: 长花柱型 Type of long style; S: 短花柱型 Type of short style.

表2 蓝花丹二型植株个体的开花物候期及开花特征比较($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 2 Comparison on flowering phenophase and flowering characteristics of individual of two type plants of *Plumbago auriculata* Lam. ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

类型 ²⁾ Type ²⁾	日期 Date (MM-DD)			FDT/d	FA	S_i	TNF	RFI	DFN
	始花 Early-flowering	盛花 Full-flowering	终花 Late-flowering						
L	06-05A	08-05B	10-03B	61.7±8.9B	5.39±0.70A	0.70±0.09	332.1±63.4A	0.39±0.22	7
S	06-02B	08-28A	10-27A	71.6±6.4A	3.43±0.69B	0.67±0.12	241.9±47.7B	0.35±0.15	5

¹⁾ FDT: 开花持续时间 Flowering duration time; FA: 开花振幅 Flowering amplitude; S_i : 开花同步指数 Flowering synchrony index; TNF: 开花总量 Total number of flower; RFI: 相对开花强度 Relative flowering intensity; DFN: 盛花期日产花数 Daily flower number in full-flowering stage. 同列中不同的大写字母表示差异极显著 ($P=0.01$) Different capitals in the same column indicate the extremely significant difference ($P=0.01$).

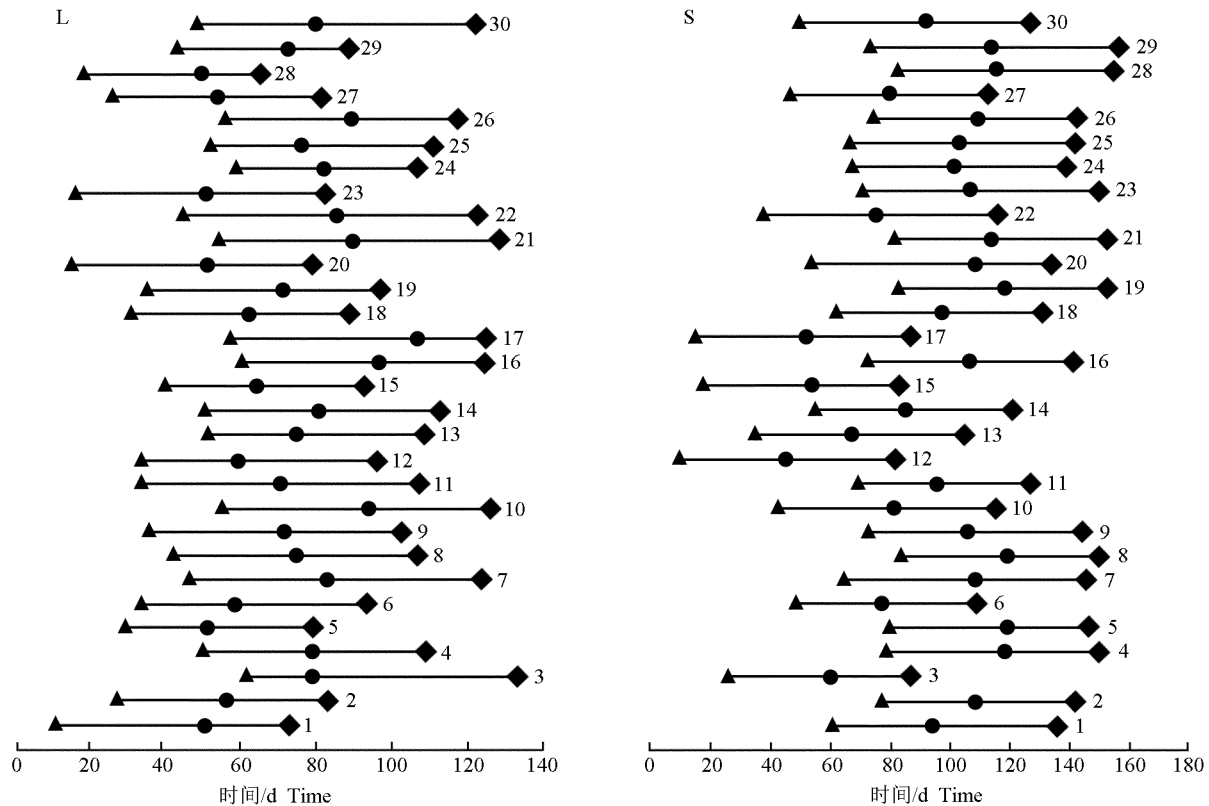
²⁾ L: 长花柱型 Type of long style; S: 短花柱型 Type of short style.

花柱型(S 型)植株个体的始花日期($F=12.35, P=0.00$)、盛花日期($F=19.47, P=0.00$)、终花日期($F=24.47, P=0.00$)、开花持续时间($F=25.59, P=0.00$)、开花振幅($F=118.17, P=0.00$)和开花总量($F=38.88, P=0.00$)差异极显著,而它们的开花同步指数($F=1.25, P=0.27$)和相对开花强度($F=0.72, P=0.40$)则无显著差异。L 型和 S 型植株个体的平均开花持续时间分别为 61.7 和 71.6 d, 相差大约 10 d; S 型植株个体的始花日期(6 月 2 日)早于 L 型个体(6 月 5 日), 其终花日期(10 月 27 日)晚于 L 型个体(10 月 3 日); L 型植株个体和 S 型植株个体分别在 8 月 5 日和 8 月 28 日达到盛花日期, 二者进入盛花期的时间相差 23 d。

观测结果表明: L 型植株个体的平均开花振幅(5.39)大于 S 型植株个体(3.43); L 型植株个体的平均开花总量大于 S 型植株个体, 二者分别为 332.1 和

241.9 朵; 二者的盛花期日产花数差异也较大, L 型和 S 型植株个体的盛花期平均日产花数分别为 7 和 5 朵。

蓝花丹 L 型和 S 型植株 30 株个体的始花日期、盛花日期和终花日期及开花持续时间见图 1; L 型和 S 型植株 30 株个体的相对开花强度和开花同步指数见表 3; L 型和 S 型植株个体相对开花强度的分布频率见图 2。结果显示: L 型与 S 型植株 30 株个体的相对开花强度以及开花同步指数均有明显差异。L 型个体的相对开花强度为 0.12~0.76, S 型个体的相对开花强度为 0.15~0.62, L 型和 S 型个体的相对开花强度平均值分别仅为 0.39 和 0.35; 此外, S 型植株约有 50% 的个体相对开花强度在 0.4 左右, 而 L 型植株以相对开花强度 0.2~0.4 的个体为主(图 2)。L 型个体的开花同步指数为 0.50~0.81, S 型个体的开花同步指数为 0.32~0.81, L 型和 S 型植株个体的平均开



▲: 始花日期 Early-flowering date; ●: 盛花日期 Full-flowering date; ◆: 终花日期 Late-flowering date; —: 开花持续时间 Flowering duration time.

L: 长花柱型 Type of long style; S: 短花柱型 Type of short style.

图 1 蓝花丹二型植株 30 株个体的始花日期、盛花日期、终花日期和开花持续时间比较
Fig. 1 Comparison on early-flowering date, full-flowering date, late-flowering date and flowering duration time of thirty individuals of two type plants of *Plumbago auriculata* Lam.

表3 蓝花丹二型植株30株个体的相对开花强度(RFI)和开花同步指数(S_i)比较¹⁾

Table 3 Comparison on relative flowering intensity (RFI) and flowering synchrony index (S_i) of thirty individuals of two type plants of *Plumbago auriculata* Lam.¹⁾

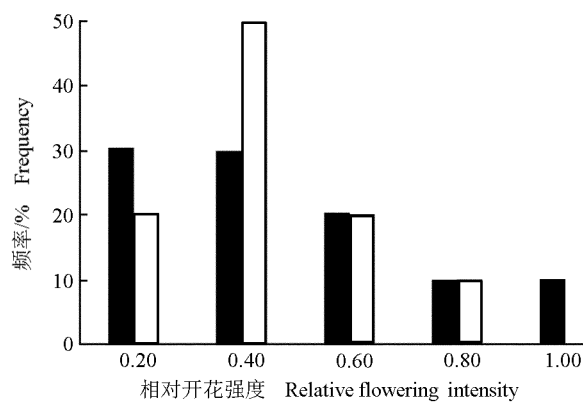
单株号 No. of individual	RFI		S_i	
	L	S	L	S
1	0.35	0.19	0.69	0.71
2	0.59	0.23	0.52	0.65
3	0.59	0.46	0.52	0.65
4	0.35	0.15	0.69	0.69
5	0.76	0.31	0.73	0.75
6	0.76	0.31	0.78	0.74
7	0.35	0.23	0.81	0.76
8	0.76	0.31	0.60	0.70
9	0.24	0.54	0.68	0.64
10	0.18	0.38	0.65	0.67
11	0.29	0.31	0.58	0.72
12	0.18	0.15	0.78	0.67
13	0.65	0.54	0.75	0.76
14	0.12	0.23	0.66	0.38
15	0.29	0.15	0.66	0.76
16	0.47	0.46	0.81	0.37
17	0.15	0.46	0.76	0.75
18	0.59	0.62	0.79	0.59
19	0.47	0.31	0.77	0.32
20	0.76	0.38	0.72	0.81
21	0.18	0.15	0.67	0.67
22	0.18	0.38	0.76	0.75
23	0.62	0.54	0.77	0.69
24	0.24	0.62	0.69	0.72
25	0.47	0.15	0.77	0.70
26	0.35	0.38	0.73	0.72
27	0.12	0.38	0.79	0.70
28	0.12	0.23	0.58	0.44
29	0.35	0.23	0.71	0.76
30	0.12	0.62	0.50	0.74
平均值 Average	0.39	0.35	0.70	0.69

¹⁾L: 长花柱型 Type of long style; S: 短花柱型 Type of short style.

花同步指数分别为0.70和0.69,显示二者的开花同步性也较低。

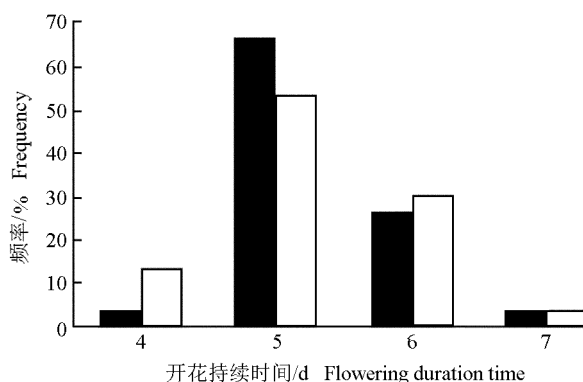
2.3 单花物候特征

单花物候特征观测结果显示:蓝花丹长花柱型(L型)和短花柱型(S型)植株的单花开花持续时间(从花瓣开放到花瓣凋谢)有显著差异($F=38.57$, $P=0.00$),L型植株的平均单花开花持续时间为(5.3±0.6)d,S型植株的平均单花开花持续时间为(4.2±0.7)d。L型和S型植株的单花开花持续时间的分布频率也有明显差异(图3),但二者的单花开花持续时间多数为5d。



■: 长花柱型 Type of long style; □: 短花柱型 Type of short style.

图2 蓝花丹二型植株个体相对开花强度的分布频率比较
Fig. 2 Comparison on distribution frequency of relative flowering intensity of individual of two type plants of *Plumbago auriculata* Lam.



■: 长花柱型 Type of long style; □: 短花柱型 Type of short style.

图3 蓝花丹二型植株单花物候特征分布频率比较
Fig. 3 Comparison on distribution frequency of flowering duration time of single flower of two type plants of *Plumbago auriculata* Lam.

3 讨论

植物种群开花物候特征常以开花同步程度、开花时间的模式和种群的花期持续时间为参数,这三者相互关联,共同决定了物种的开花密度。但实际上,物种的开花物候特征在不同水平上是有明显差异的^[6-9],这些差异会引起物种开花密度的时空变异。而开花密度对花粉传播距离有强烈影响^[24],开花不同步的邻近植物会出现植株间花粉交流距离较长的现象。White等^[25]在虫媒植物 *Swietenia humilis* Zucc. 的种群中发现开花不同步的邻近植株间具有低频率的花粉流。同样,具有大量的同步开放花则可使植株间花粉交流距离缩短,从而降低花粉传播的平均距

离。因此,开花物候对花粉流传播距离的这种影响可能会显著影响植物的空间遗传结构^[26-27]。Schmitt^[26]曾预言传粉者在开花季节的早期和晚期(开花量少、开花密度小)的长距离移动会使相距很远的植株受精,从而可能会显著影响 1 年生草本植物 *Linanthus bicolor* Greene 的空间遗传结构。同时,开花密度也会影响传粉者在种群中的移动距离。当开花密度高时,邻近植株开花较多,传粉者能就近获得大量花蜜作为传粉报酬,则平均移动距离缩短;当开花密度低时,为了获得更多的花蜜作为传粉报酬,传粉者必须在种群中进行远距离的移动,这对二型植物的授粉有重要的意义。蓝花丹为花柱异长植物,具有较强的异型自交不亲和性,只有型间植株的授粉才能正常受精结实,而作为传粉媒介的昆虫在花柱异长植物的授粉过程中起到极其重要的作用。蓝花丹花期长、开花同步性指数不高、持续性开花但规律性不强,其开花密度也持续走低,这些开花物候特征,一方面使蓝花丹在较低开花密度下能促进传粉者在种群中的移动,增加花柱与合法花粉接触的机会,而较长的花期又给予植株充足的时间完成型间授粉;另一方面,较低的开花密度也增加了花粉的传播距离,促进种群间基因的交流,减少种群空间遗传的匀质性。这也是植物的生殖策略之一。

植物大量开花的时间差异会导致交配机会的不均等^[4,28]。花柱异长植物因型间花药高度不同,在传粉时不同型的花粉位于传粉者的不同位置,从而将合法花粉传给与花药高度相同的花柱。蓝花丹 L 型和 S 型植株的始花日期、盛花日期和终花日期以及开花持续时间均有显著差异,这不仅使二型植株的花粉存在时空上的差异,而且其花粉流的空间移动时间也存在差异。蓝花丹的花粉流可以分为上花粉流和下花粉流,上花粉流以 S 型植株的花粉为主、下花粉流以 L 型植株的花粉为主。对茜草科 (*Rubiaceae*) 植物 *Palicourea fendleri* Standl. 的人工授粉实验证明^[29] 上花粉流传播更为有效,可使 S 型植株的花粉大量落滞于 L 型植株的柱头上。二型植株花粉间传播效率的不同是因为上位性器官间和下位性器官间均存在巨大的空间匹配效应,性器官位置互补效应的程度可能是二型花之间控制花粉行为的主要因素。因此,虽然蓝花丹 L 型植株的花期短,相对集中开花会导致二型植株交配机会的不均等,但其相对集中的开花时间可使单位时间内成熟的花粉数量更多,能吸引更多的昆

虫进行传粉,从而增加了昆虫与下花粉流接触的机会,保证 S 型植株花柱的授粉机会,这对蓝花丹保持型间交配和基因多样性有重要意义。此外,在蓝花丹生殖期存在开花数量多而结实少的现象,尽管大部分花未结实,但这些花仍具潜在的生殖能力,为蓝花丹的生殖提供了子房和花粉的储备。这种现象能降低蓝花丹因异型自交不亲和而产生生殖失败的高风险。众多研究结果^[5,19,30]显示:开花数量往往与坐果率存在正相关关系。在相同的气候条件下,蓝花丹 L 型植株的自然结实率高于 S 型植株,可能与前者的开花数量多于后者有关。L 型植株的开花数量较多,对昆虫的吸引力大、昆虫的到访率高,则其坐果率就高;同时,也意味着 L 型植株的生殖资源投入较多。这也是蓝花丹 L 型植株有性繁殖能力强于 S 型植株的原因之一。

综合群体、个体及单花 3 个水平的开花物候特征参数,可以看出:蓝花丹花期长,二型植株间开花物候特征差异较大,具有开花同步性不高、持续开花但规律性不强的物候特征,这是花柱异长植物减少型内自交、增加型间异交、保持种群基因多样性的生殖策略之一。这一策略是蓝花丹在长期自然进化过程中演化出的生态对策之一,对二型植物的生殖生态具有重要意义。

致谢:四川农业大学风景园林学院陈凯和罗燕同学参与了部分研究工作,谨此致谢!

参考文献:

- [1] FLANAGAN L B, MOSER W. Flowering phenology, floral display and reproductive success in dioecious, *Aralia nudicaulis* L. (*Araliaceae*) [J]. *Oecologia*, 1985, 68: 23-28.
- [2] FUCHS E J, LOBO J A, QUESADA M. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata* [J]. *Conservation Biology*, 2003, 17(1): 149-157.
- [3] SELBO S M, SNOW A A. Flowering phenology and genetic similarity among local and recently introduced populations of *Andropogon gerardii* in Ohio [J]. *Restoration Ecology*, 2005, 13(3): 441-447.
- [4] KIRKPATRICK M, NUISMER S L. Sexual selection can constrain sympatric speciation [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, 271: 687-693.
- [5] 李志成, 李进, 吕海英, 等. 沙生珍稀植物银沙槐的开花物候特征 [J]. *生态学杂志*, 2013, 32(11): 2937-2943.
- [6] PORS B, WERNER P A. Individual flowering time in a goldenrod (*Solidago canadensis*): field experiment shows genotype more important than environment [J]. *American Journal of Botany*, 1989,

- 76(11): 1681–1688.
- [7] DIERINGER G. Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae) [J]. American Journal of Botany, 1991, 78(4): 497–503.
- [8] WASHITANI I, NAMAI H, OSAWA R, et al. Species biology of *Primula sieboldii* for the conservation of its lowland-habitat population: I. Inter-clonal variations in the flowering phenology, pollen load and female fertility components [J]. Plant Species Biology, 1991, 6(1): 27–37.
- [9] OKAYAMA Y, NAGAI M, WASHITANI I. Testing the ‘assortative mating’ hypothesis on a variation maintenance mechanism for flowering time within a forest-floor population of *Primula sieboldii* [J]. Plant Species Biology, 2003, 18(1): 1–11.
- [10] PRIMACK R B. Longevity of individual flowers [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1985, 16: 15–37.
- [11] LESICA P, KITTELSON P M. Precipitation and temperature are associated with advanced flowering phenology in a semi-arid grassland [J]. Journal of Arid Environments, 2010, 74(9): 1013–1017.
- [12] BAWA K S, KANG H, GRAYUM M H. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees [J]. American Journal of Botany, 2003, 90(6): 877–887.
- [13] 张文标, 金则新. 濒危植物夏蜡梅(*Sinocalycanthus chinensis*)的开花物候与传粉成功 [J]. 生态学报, 2008, 28(8): 4037–4046.
- [14] 肖宜安, 何平, 李晓红. 濒危植物长柄双花木开花物候与生殖特性 [J]. 生态学报, 2004, 24(1): 14–21.
- [15] 刘欣欣, 吴小琴, 张奠湘. 艳丽耳草的二型花柱及异型自交不亲和系统 [J]. 生物多样性, 2012, 20(3): 337–347.
- [16] O’NEIL P. Natural selection on genetically correlated phenological characters in *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae) [J]. Evolution, 1997, 51(1): 267–274.
- [17] 张万灵. 两种蓼科二型花柱植物金荞麦和火炭母的繁殖生态学研究 [D]. 南昌: 江西农业大学农学院, 2013.
- [18] 胡毅, 朱克云, 李跃春, 等. 成都平原中西部近40年气候特征及其变化研究 [J]. 成都信息工程学院学报, 2004, 19(2): 223–231.
- [19] 李新蓉, 谭敦炎, 郭江. 迁地保护条件下两种沙冬青的开花物候比较研究 [J]. 生物多样性, 2006, 14(3): 241–249.
- [20] PICKERING C M. Variation in flowering parameters within and among five species of Australian alpine *Ranunculus* [J]. Australian Journal of Botany, 1995, 43(1): 103–112.
- [21] 马文宝, 施翔, 张道远, 等. 准噶尔无叶豆的开花物候与生殖特征 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(4): 760–767.
- [22] NEWSTROM L E, FRANKIE G W, BAKER H G, et al. Diversity of long-term flowering patterns [M] // McDADE L A, BAWA K S, HESPENHEIDE H A. La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. Chicago: University of Chicago Press, 1994: 142–160.
- [23] HERRERA J. Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, South Spain [J]. Vegetatio, 1986, 68(2): 91–98.
- [24] LEVIN D A, KERSTER H W. The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density [J]. Evolution, 1969, 23: 560–571.
- [25] WHITE G M, BOSHIER D H. Fragmentation in Central American dry forests: genetic impacts on *Swietenia humilis* (Meliaceae) [M] // YOUNG A G, CLARKE G. Genetics, Demography and the Viability of Fragmented Populations. Cambridge: Cambridge University Press, 2000: 293–311.
- [26] SCHMITT J. Flowering plant density and pollinator visitation in *Senecio* [J]. Oecologia, 1983, 60: 97–102.
- [27] LOVELESS M D, HAMRICK J L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1984, 15: 65–95.
- [28] McNEILLY T, ANTONOVICS J. Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow [J]. Heredity, 1968, 23: 205–218.
- [29] LAU P, BOSQUE C. Pollen flow in the distylous *Palicourea fendleri* (Rubiaceae): an experimental test of the disassortative pollen flow hypothesis [J]. Oecologia, 2003, 135: 593–600.
- [30] 柴胜丰, 韦霄, 蒋运生, 等. 濒危植物金花茶开花物候和生殖构件特征 [J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(1): 5–11.

(责任编辑: 张明霞)