引用格式:王浩,杨佳璇,耿文辉,等. 山丹授粉不敏感花寿命对种子生产及花粉移除的影响[J]. 延安大学学报(自然科学版),2026,45(3):32-37+46. [WANG H,YANG J X,GENG W H,et al. Effects of pollination-insensitive floral longevity on seed production and pollen removal in *Lilium pumilum*[J]. Journal of Yan'an University(Natural Science Edition),2026,45(3):32-37+46.] **DOI**:10.13876/J.cnki.ydnse.260056

山丹授粉不敏感花寿命对种子生产及花粉移除的影响

王　浩*,杨佳璇,耿文辉,方　民

(黄土高原应用生态陕西省高等学校重点实验室/延安大学 生命科学学院,陕西 延安 711600)

摘　要:为探究植物授粉不敏感花寿命(Pollination-insensitive floral longevity)的适应性意义。以百合科植物山丹(*Lilium pumilum*)为材料,通过辅助授粉、传粉者观察及花寿命操控实验,监测传粉者活动规律,并检测授粉不敏感花寿命对种子数量、种子质量以及花粉移除效率的影响。结果表明,授粉方式对山丹花寿命没有显著性影响。观察实验发现绢粉蝶和黑地蜂为主要的传粉昆虫,且二者访问行为存在明显差异;绢粉蝶的数量、访问花朵总数、以及单花访问频率明显高于黑地蜂。此外,操控实验发现,花寿命长度对坐果率、种子数量、结籽率、花粉移除率有显著促进作用,有利于植物提高雌性繁殖适合度和花粉移除率,但未有效提高种子质量。本研究以性选择和风险分摊的新视角,深化了对授粉不敏感花寿命适应性意义的认识,为高海拔植物花特征演化提供了重要理论参考,并为山丹的野外种质资源保护提供数据支撑。

关键词:山丹;花寿命;雌性适合度;花粉限制;花粉;种子质量

中图分类号:Q948.1　　**文献标志码**:A　　**文章编号**:1004-602X(2026)03-0032-06

花寿命(Floral longevity)是指花朵保持开放并具备雌雄功能的持续时间[1-2],也可定义为一朵花从开花到凋谢的持续时间,是进化生态学领域的研究热点之一[3-5]。花寿命的长短直接影响传粉效率与繁殖成功率。PRIMACK 1985年首次从生态学角度发现花寿命主要受生长环境、传粉过程、主动自交能力等因素的影响[4],并根据授粉后花朵是否会迅速萎蔫凋落,将其分为两种类型:授粉敏感花寿命(Pollination-sensitive floral longevity)与授粉不敏感花寿命(Pollination-insens itive floral longevity)。目前,关于授粉敏感型植物花寿命的适应性意义研究已屡见不鲜[3,6],但对授粉不敏感花寿命的研究仍相对匮乏。

从资源分配的角度来看,花朵的开放与维持是一个消耗资源的过程,包括水分、养分以及呼吸和蒸腾作用的生理成本[7]。因此,花寿命的长度由维持花朵的成本与收益共同决定[8-9],具体体现为新花构建投入与旧花维持消耗间的权衡[9-11],由此形成花寿命的维持成本-收益权衡假说。该假说认为,当可利用资源有限且花粉限制较低时,植物会优先构建新花而非维持旧花[12-13],故多数植物授粉后花寿命迅速终止,以节省资源、增加开花数量与繁殖适合度[14]。然而,费城百合(*Lilium philadelphicum*)、矮隐花草(*Cryptantha humilis*)、现代月季(*Rosa hybrida*)

收稿日期:2026-04-26

基金项目:国家自然科学基金青年科学基金项目(C类)(32401395);云南省生物适应与保护利用重点实验室项目(2018KF002);延安大学博士科研启动项目(YDBK2022-53)

作者简介:王　浩(1991—),男,讲师,博士,主要从事繁殖生物学、进化生态学研究。

*通信作者　E-mail:wanghao@yau.edu.cn

和北美风铃草(*Campanula americana*)等植物花朵并不会因受精作用而迅速枯萎凋落,授粉对花寿命的影响微乎其微,表现出明显的授粉不敏感花寿命现象[15]。此类不敏感现象在该假说下可能会过度消耗资源,不利于果实和种子生产。因此,基于资源分配的花朵维持成本与收益权衡假说无法合理解释授粉不敏感花寿命的普遍性及其适应性意义。

花寿命的长度在一定程度上影响了该花受到传粉昆虫访问的次数和机会,进而影响花朵的花粉输出量、柱头接受的花粉数量、以及后代遗传多样性。授粉不敏感花寿命可为提高花粉的移除效率和结实率提供重要前提。对雄性功能而言,延长花寿命可持续吸引传粉者、增加花朵被访问的次数,从而提高花粉移除率、花粉落置数目以及父本对胚珠的占有率。CASTRO 等和 SPIGLER 等证实,在传粉稀缺时,延长花寿命可增加花粉接收和输出的机会[16-17],有效支持了上述预测。对雌性功能而言,毛姜花(*Hedychium villosum*)的研究表明,花寿命延长可显著提升柱头接收的花粉数量与质量,筛选高活力花粉完成受精,进而提高坐果率与种子质量[18]。遗憾的是,鲜有研究通过实验验证授粉不敏感花寿命维持的适应性意义。

本研究假设:授粉不敏感花寿命植物通过延长开花时长,可有效提高种子数量和质量、以及花粉移除率。本研究以山丹为材料,通过辅助授粉、传粉者观察、花寿命操控等方法,具体回答以下三个科学问题:1)人工辅助授粉是否会显著缩短花寿命? 2)花寿命的延长是否显著提高花粉移除率? 3)花寿命的延长是否显著提高种子数量、结籽率、坐果率、种子重量? 本研究旨在揭示授粉后花寿命的变化规律及其对繁殖成功的影响,并探讨授粉不敏感花寿命维持的潜在机制,为理解植物花寿命的演化,以及山丹种质资源开发、保护和利用提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　实验材料与地点

山丹(*Lilium pumilum*)是百合科百合属卷瓣组多年生直立草本植物(图 1)。花单生或数朵排成总状花序(图 1A),花朵鲜红色,通常无斑点,有时有少数斑点,花下垂;花被片反卷(图 1B),花柱较长,柱头膨大且 3 裂;花粉囊 5 枚(图 1B)。花期 6—8 月,果期 9—10 月。主要生长于海拔 400~2 600 m 的山坡草地或林缘,广泛分布于我国北方地区。主要传粉者为鳞翅目昆虫绢粉蝶(*Aporia crataegi*,图 1B)和黑地蜂(*Andrena carbonaria*,图 1C)。自然条件下传粉者访问频率较低,且传粉者活动易受气温、降雨等影响。本研究试验样地位于甘肃武威天祝藏族自治县炭山岭镇,祁连山国家级自然保护区(38°20′~39°20′N,99°45′~102°40′E)内,海拔 2 200~2 800 m。该区域属大陆性高寒半干旱气候,降水集中于 6—9 月。研究区内以山地草原、林缘草地为主,人为干扰弱,山丹种群稳定。



图 1　山丹花序、花朵及主要传粉者

1.2　实验设计与方法

1.2.1　花寿命长度检测

为检测授粉是否会显著影响山丹花寿命长度,在实验种群中随机选取 100 株植株,单株仅标记 1 朵未开放的花苞,并控制位置效应。在花朵开放前,将 100 朵花苞随机均分为两组:①自然对照组;②人工辅助授粉组,每组 50 朵。自然对照组花朵不做任何处理,直到花朵自然凋谢。人工辅助授粉组花朵开放后,于每日正午进行人工辅助授粉,确保所有花朵均接受充足的异花授粉,直到花朵凋谢。所用花粉均来自异株,且花粉供体与受体植株之间至少间隔 10 m。每天早晚各观察并记录花朵开放状态,同时记录开花日期与凋谢日期。以所有花瓣全部打开、柱头完全暴露作为花朵开放的标志,以花瓣全部凋谢作为花朵萎蔫的标志,花朵从开放到凋谢所持续时长即为花寿命长度。

1.2.2　传粉者行为观察

为监测山丹主要传粉者访问行为,于 7 月 14 日至 7 月 17 日盛花期时,随机选取 8 个 2 m×2 m 样方进行传粉者观察实验。每个样方包含 10~28 朵花不等,观察时间为早上 9 点至下午 5 点,共计 43.2 h,天气晴朗。观察前,记录每个样方的花朵数量;当传粉者进入样方并访花时,记录每一只传粉者类型、访问花朵总数量信息,直到离开样方。每只传粉者平均拜访花数目以总访问花数除以传粉者数量计

算;单朵花被访问频率定义为平均每朵花单位时间内被访问次数。

1.2.3 花粉数目,剩余花粉数目,花粉移除率检测

为探究延长花寿命是否显著提高花粉移除率,另随机选取200株植物,每株仅取1朵未开放花苞进行标记,并尽量使标记花苞在花枝方位和着生高度上保持一致,以减小植株内重复造成的统计伪重复和位置效应带来的偏差。在每个花苞即将开放时,随机选择1枚花粉囊,用镊子轻轻将其取下,编号保存于1.5 mL离心管中,其花粉数目作为花朵总花粉数的对照。此外,依据文献研究方法[9, 19],分别在花朵开放24 h(早期)、48 h(中期)、96 h(晚期)时,各随机选择1枚花粉囊,同样用镊子轻轻取下,并编号保存于离心管中。

预实验表明,同朵花不同花粉囊花粉数无显著差异,可采用替代性取样。花粉计数前,使用玻璃棒将花粉囊充分捣碎,然后通过1 mL移液器(Eppendorf)添加75%酒精的方式,将每个离心管定容至1.5 mL并摇匀。在计数过程中,使用5 μL移液器吸取5 μL花粉悬浮液,并涂置于载玻片上,在光学显微镜(OLYMPUS-CX43)下,统计每个样品花粉数目,每个花粉囊重复计数6次。每个花粉囊剩余花粉数(P_{re}),花粉移除数(P_r),花粉移除率(R_{pr})分别使用以下公式进行计算:

$$P_{re} = \frac{n_1 + n_2 + n_3 + n_4 + n_5 + n_6}{6} \times 300, \quad (1)$$

$$P_r = P_t - P_{re}, \quad (2)$$

$$P_{pr} = \frac{P_r}{P_t}, \quad (3)$$

其中,n_i表示样本单次重复计数的花粉数目,300为稀释倍数;P_t表示花朵未开放时花粉总数,其计算方式与P_{re}相同。

1.2.4 种子数目,坐果率,结籽率,种子质量检测

为检测花寿命长度对坐果率、种子数目、结籽率及种子质量的影响,另随机选取200株植物,每株仅取1朵未开放花苞进行标记,并尽量使标记花苞在花枝方位和着生高度上保持一致,以减小植株内重复造成的统计伪重复和位置效应带来的偏差。将其随机均分为四组:①自然对照组;②花寿命24 h组;③花寿命48 h组;④花寿命96 h组,每组50朵。花朵开放后,早晚各监测一次花朵开放状态,花朵开放标准详见"花寿命长度检测"小节。自然对照组花朵不做任何处理,直至花朵自然凋谢。其余三组(24、48、96 h)分别在花朵开放至对应时长时,用剪刀从花瓣基部剪掉花瓣,模拟花朵凋谢状态。所有花朵始终处于自然授粉状态。花朵凋谢40 d后收取果实,并在实验室统计果实数目。此外,在显微镜(OLYMPUS-CX43)下,统计饱满种子和不饱满种子数目。其中,明显膨大的胚珠视为饱满种子,未发育的胚珠视为不饱满种子。饱满种子数与不饱满种子数之和为每朵花的总胚珠数目。坐果率以果实数目与处理组总花数目之比计算;结籽率以饱满种子数与胚珠数目之比计算。最后,使用万分之一天平(HC1003X)称量每个果实内所有种子的总重量。

1.3 数据统计

所有数据分析工作均使用R语言(version 3.6.1, R Core Team 2021)程序进行。首先,通过Shapiro-Wilk normality检验发现,花寿命长度、花粉数目、剩余花粉数目、花粉移除率、胚珠数目、坐果率、结籽率、种子数量、种子重量、传粉者总数、访问花朵总数、每只传粉者平均访问花朵数、单花访问频率等数据集数据(或残差)均不符合正态分布(all $P<0.05$)。因此,采用广义线性模型(GLM; generalized linear model)对上述数据集进行分析。在使用广义线性模型时,对花粉移除率、坐果率、结籽率等比值型数据,采用二项分布族(binomial distribution)和logit连接函数;对花寿命长度、花粉数目、剩余花粉数目、胚珠数目、种子数量等计数型数据,采用泊松分布族(Poisson distribution)和log连接函数;对种子重量数据,采用正态分布族(Gaussian distribution)和identity连接函数。通过计算偏差(deviance)与残差自由度之比(deviance/df.residual)是否趋近于1,来检验GLM模型是否存在过度离势(若比值偏离1,则表明存在过度离势),若存在则采用去过度离势广义线性模型进行校正。最后,使用*emmeans*程序包进行两两比较。所有GLM模型均使用*lme4*程序包完成,并使用*car*程序包进行结果呈现[20]。

2 结果

2.1 自然与人工授粉条件下山丹花寿命差异

在自然和人工辅助授粉条件下,山丹花寿命分别为118.6 h和122.8 h(图2)。统计分析表明,授粉方式对花寿命无显著性影响($d.f.=1$, $F=1.439$, $P=0.227$),表明山丹花朵具有明显的授粉不敏感花寿命特征。

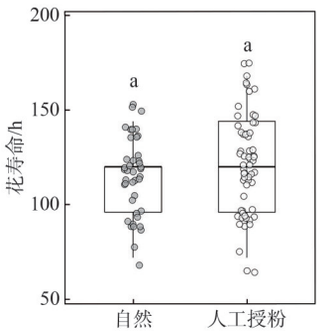


图2　自然与人工授粉花寿命差异图

注：箱线图上相同字母表示多重比较差异不显著（$P>0.05$）。

2.2　不同传粉者访问行为差异

蝴蝶和黑地蜂是山丹花朵主要的传粉者，其中绢粉蝶（图 1B）与花朵的形态匹配度高于黑地蜂（图 1C）。在 43.2 小时观察期内，二者的数量、访问花朵总数、单花访问频率均存在明显差异（表 1），而平均每只传粉者访问花朵数则无显著差异（表 1）。绢粉蝶的数量、访问花朵总数、以及单花访问频率明显高于黑地蜂（图 3）。

表 1　不同类型传粉者行为差异

	d.f.	*F*	*P*
传粉者总数	1	11.241	**<0.001**
访问花朵总数	1	12.674	**<0.001**
平均访问花朵数	1	0.656	<0.418
单花访问频率	1	7.776	**0.005**

注：加粗字体表示存在显著影响（$P<0.05$）

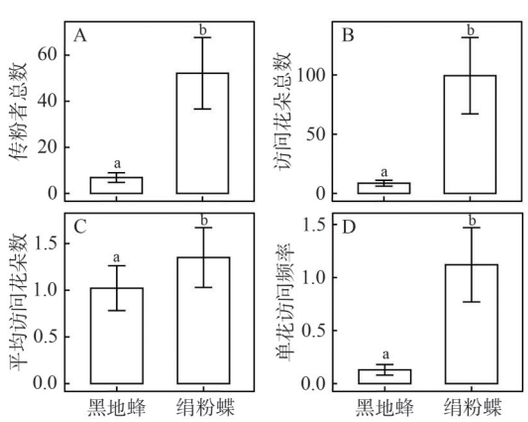


图3　不同传粉者访问行为差异图

注：柱上相同字母表示差异不显著（$P>0.05$），不同字母表示差异显著（$P<0.05$）。

2.3　花寿命对种子数量、质量以及花粉移除的影响

花寿命对胚珠数目和种子重量无显著影响（表2），表明在24、48、96 h及自然花寿命条件下，花朵产生了相同数量的胚珠和相同重量的种子（图4A、E）。然而，花寿命对坐果率、种子数量及结籽率具有显著影响（表2），且随着花寿命的延长，坐果率、种子数量和结籽率显著提升（图4B、C、D）。此外，花寿命对剩余花粉数和花粉移除率也具有显著影响（表2）。花寿命越长，花朵剩余的花粉数越少（图5A），花粉移除率越高（图5B）。

表 2　花寿命对不同雌性与雄性繁殖成功参数的影响

	d.f.	*F*	*P*
胚珠数目	3	5.053	0.123
坐果率	3	42.634	**<0.001**
种子数目	3	23.772	**<0.001**
结籽率	3	8.719	**0.028**
种子重量	3	2.225	0.527
剩余花粉数	3	377.586	**<0.001**
花粉移除率	2	7.454	**0.024**

注：加粗字体表示存在显著影响（$P<0.05$）。

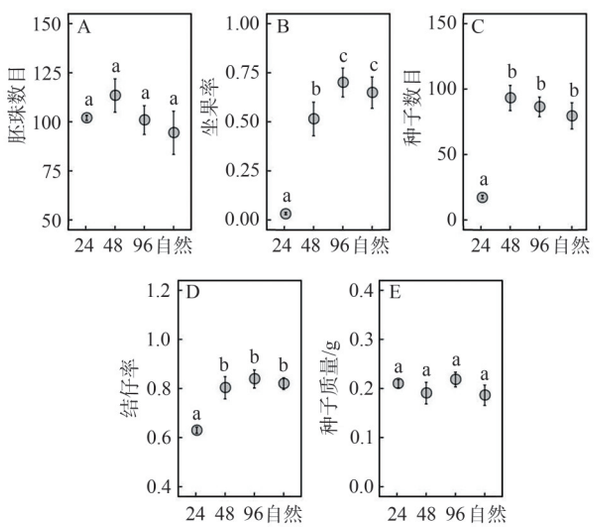


图4　不同花寿命处理下山丹的繁殖参数比较

注：花苞指花朵即将开放状态，横坐标数字指花朵开放对应时长；误差棒上相同字母表示多重比较差异不显著（$P>0.05$）、不同字母表示多重比较差异显著（$P<0.05$）

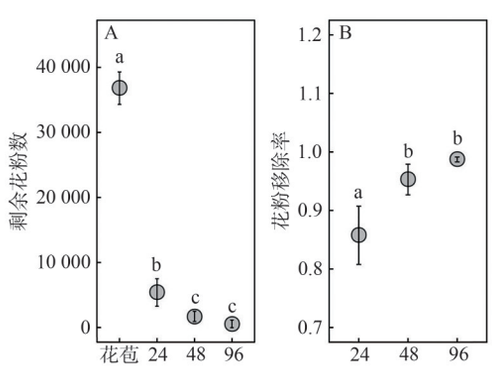


图5　不同花寿命处理下山丹的花粉移除参数比较

注：花苞指花朵即将开放状态，横坐标数字指花朵开放对应时长；误差棒上相同字母表示多重比较差异不显著（$P>0.05$）、不同字母表示多重比较差异显著（$P<0.05$）。

3 讨论

本研究发现,主要传粉昆虫绢粉蝶与黑地蜂访问行为差异明显、访问频率较低,表明山丹传粉服务不足。此外,人工辅助授粉未显著缩短花寿命,呈现明显的授粉不敏感现象(图2)。这与"优先构建新花而非维持旧花"的资源成本-收益假说不符[8-9],表明山丹在自然条件下不依赖节约资源、增加开花数的策略来提高繁殖适合度。

山丹的授粉不敏感花寿命可显著提升其雌性繁殖适合度和花粉移除率。本研究样地位于祁连山高寒半干旱地区,传粉者活动受低温、大风、海拔等条件限制,传粉事件稀疏且不可预测。在传粉服务明显不足、花粉限制严重的条件下,较短的花寿命会导致植物错失传粉机会[21]。此外,为吸引更多蝶类传粉者,该植物演化出鲜艳的花色、反卷的花被片以及外露的雌雄蕊(图1);若花朵在授粉后迅速凋谢,会造成花粉或胚珠的折损。相反,山丹通过授粉不敏感的策略,可有效维持花朵开放状态,并延长花寿命,从而增加接收更多或更优质花粉的可能性。事实上,本研究发现:随着花寿命延长,植物的雌性繁殖适合度得到显著提升,具体表现为较高的坐果率和结籽率(图4);同时,花粉移除率随花寿命延长而显著升高(图5),遗憾的是本研究未能追踪被移除花粉的去向,以及直接量化花朵柱头的花粉落置数量和多样性,因此,花粉移除率提高是否利于提升雄性适合度,未来仍需进一步验证。

性选择(sexual selection)可能塑造了山丹授粉不敏感花寿命。性选择作用是围绕植物繁殖展开的竞争与选择,其本质在于个体为获得交配机会或受精成功而造成的雌雄功能繁殖贡献差异,核心机制包括雄雄竞争(male-male competition)和雌性选择(female choice)[22-23]。与授粉敏感花寿命相比,山丹的授粉不敏感花寿命不仅提高了花粉移除率(图5),且较大的柱头面积能接收更多花粉,潜在地提升花粉多样性,从而为不同来源的花粉在柱头上的雄雄竞争创造有利条件。此外,贝特曼原理(Bateman's principle)指出,植物雄性生殖成功主要受交配机会的限制,而雌性生殖成功主要受资源的限制[24-25];山丹较长的花寿命可增加传粉者的访问机会,并增加花粉移除率,是贝特曼原理的重要体现。最后,山丹花朵具有较长的雌蕊柱(图1),当不同质量的花粉成功萌发后,该性状可有效筛选较高质量的父本以完成胚珠受精,实现雌性选择,提高坐果率和结实率(图4)。然而,授粉不敏感花寿命会持续消耗植物的可用资源,加剧资源限制,可能导致坐果率和结实率下降。遗憾的是,本研究未能明确阐明维持成本-收益权衡假说与性选择理论对花寿命塑造的内在联系及差异,未来仍需进一步研究。

风险分摊策略(bet-hedging)是生物在不可预测生存环境中,为实现最大化长期生存和繁殖成功率而演化出的适应性策略[26]。其核心是通过降低年际间繁殖成功率波动,即便牺牲某些年份的最高繁殖产出,也要在不同年份间维持相对稳定的平均适合度[27]。在高寒植物中,该策略的经典表现是种子萌发的时间分散:植物产生一部分当年休眠的种子,使其分散在随后数年陆续萌发出苗,这样即使某年气候恶劣导致幼苗全部死亡,土壤种子库仍留有后备力量,可在适宜年份重建种群[28]。本研究位于祁连山国家级自然保护区,属大陆性高寒半干旱气候。该地区绢粉蝶等传粉者数量稀少,造成山丹所获得的传粉服务明显不足(图3)。为避免连续繁殖失败,山丹演化出较长的授粉不敏感花寿命,在单个繁殖季内最大限度地吸引传粉者,保证一定的种子产量,从而维持相对稳定的适合度,保障种群稳定。根据推测,山丹的授粉不敏感花寿命也是高寒植物风险分摊策略的重要体现,但仍需长期的检测和验证。最后,非生物因素(如温度、海拔和降雨)可能通过影响传粉过程间接改变山丹的繁殖成功。有鉴于此,未来仍需开展更多实验,以充分阐明授粉不敏感花寿命的演化机制。

4 结论

本研究发现在传粉稀缺的祁连山高寒地区,山丹属于典型的授粉不敏感型花寿命植物,与经典的"成本-收益权衡介导的授粉后花寿命立即终止"假说预测不符。此外,山丹的授粉不敏感花寿命显著提升了花粉移除率和雌性繁殖适合度,从而有效保障了繁殖成功,是植物对高寒生境传粉服务不足环境的重要适应性策略。最后,从性选择与风险分摊策略的新视角,充分讨论了其对该类型花寿命的潜在作用机制。但花粉去向、柱头花粉多样性及资源权衡机制尚不明确,仍需后续研究加以验证。

参考文献:

[1]ASHMAN T L,SCHOEN D J. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: an experimental investigation [J].

Evolutionary Ecology,1997,11(3):289-300.
[2]张志强,李庆军. 花寿命的进化生态学意义[J]. 植物生态学报,2009,33(3):598-606.
[3]PAIVA D C, RODDY A B. Flower longevity and size are coordinated with ecophysiological traits in a tropical montane ecosystem[J]. New Phytologist,2024,244(1):344-350.
[4]PRIMACK R B. Longevity of individual flowers[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 1985, 16(1): 15-37.
[5]SONG B,SUN L,BARRETT S C H, et al. Global analysis of floral longevity reveals latitudinal gradients and biotic and abiotic correlates[J]. New Phytologist,2022,235(5):2054-2065.
[6]VAN-DOOM W G. Effects of pollination on floral attraction and longevity [J]. Journal of Experimental Botany, 1997, 48(8):1615-1622.
[7]ASHMAN T L, SCHOEN D J. How long should flowers live?[J]. Nature,1994,371(6500):788-791.
[8]SCHOEN D J, ASHMAN T L. The evolution of floral longevity: resource allocation to maintenance versus construction of repeated parts in modular organisms[J]. Evolution,1995, 49(6):1051-1062.
[9]CLARK M J,HUSBAND B C. Plasticity and timing of flower closure in response to pollination in *Chamerion angustifolium* (Onagraceae)[J]. International Journal of Plant Sciences, 2007,168(5):619-625.
[10]TEIXIDO A L, BARRIO M, VALLADARES F. Size matters: understanding the conflict faced by large flowers in Mediterranean environments[J]. Botanical Review, 2016, 82(3):204-228.
[11]ABDALA-ROBERTS L, PARRA-TABLA V, NAVARRO J. Is floral longevity influenced by reproductive costs and pollination success in *Cohniella ascendens* (Orchidaceae)?[J]. Annals of Botany,2007,100(6):1367-1371.
[12]SPIGLER R B, WOODARD A J. Context-dependency of resource allocation trade-offs highlights constraints to the evolution of floral longevity in a monocarpic herb[J]. New Phytologist,2019,221(4):2298-2307.
[13]MULLER I,SCHMID B,WEINER J. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants [J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution,and Systematics,2000,3(2):115-127.
[14]王玉贤,侯盟,谢言言,等. 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[J]. 植物生态学报,2020,44(9):905-915.
[15]EVANHOE L, GALLOWAY L F. Floral longevity in *Campanula americana* (Campanulaceae): a comparison of morphological and functional gender phases[J]. American Journal of Botany,2002,89(4):587-591.
[16]CASTRO S,SILVEIRA P,NAVARRO L. Effect of pollination on floral longevity and costs of delaying fertilization in the out-cross in *Polygala vayredae* Costa (Polygalaceae)[J]. Annals of Botany,2008,102(6):1043-1048.
[17]SPIGLER R B. Plasticity of floral longevity and floral display in the self-compatible biennial *Sabatia angularis* (Gentianaceae): untangling the role of multiple components of pollination[J]. Annals of Botany,2017,119(1):167-176.
[18]高江云,杨自辉,李庆军. 毛姜花原变种花寿命对两性适合度的影响[J]. 植物生态学报,2009,33(1):89-96.
[19]MA X, FATIMA M, LI J, et al. Post-pollination sepal longevity of female flower co-regulated by energy-associated multiple pathways in dioecious spinach [J]. Frontiers in Plant Science,2022,13:1010149.
[20]BATES D,MACHLER M,BOLKER B,et al. Fitting linear mixed-effects models using lme4[J]. Journal of Statistical Software,2015,67(1):1-48.
[21]王玉贤,侯盟,谢言言,等. 模拟增温对蓝翠雀花花期与繁殖分配的影响[J]. 广西植物,2025,45(8):1432-1445.
[22]WILLSON M F. Sexual selection in plants[J]. American Naturalist,1979,113(6):777-790.
[23]SKOGSMYR I O,LANKINEN A S A. Sexual selection: an evolutionary force in plants?[J]. Biological Reviews,2002, 77(4):537-562.
[24]BATEMAN A J. Intra-sexual selection in Drosophila[J]. Heredity,1948,2(3):349-368.
[25]BURD M. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set[J]. Botanical Review,1994,60(1):83-139.
[26]SLATKIN M. Hedging one's evolutionary bets[J]. Nature, 1974,250(5469):704-705.
[27]SIMONS A M. Modes of response to environmental change and the elusive empirical evidence for bet hedging [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2011,278(1712):1601-1609.
[28]CHILDS D Z, METCALF C J E, REES M. Evolutionary bet-hedging in the real world: empirical evidence and challenges revealed by plants [J]. Proceedings of the Royal Society B:Biological Sciences,2010,277(1697):3055-3064.

[责任编辑　李晓霞　高小朋]

(下转第46页)