

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201605001

引文格式: 胡小丽, 常朝阳, 杜彦君. 传粉方式和果实类型对木本植物繁殖物候的影响 [J]. 广西植物, 2017, 37(3):315-321

HU XL, CHANG ZY, DU YJ. Effects of pollination mode and fruit type on reproductive phenology of woody plants [J]. *Guihaia*, 2017, 37(3):315-321

传粉方式和果实类型对木本植物繁殖物候的影响

胡小丽^{1,2}, 常朝阳¹, 杜彦君^{2*}

(1. 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

摘要: 该研究利用谱系独立比较法 (Phylogenetically Independent Contrasts, PIC) 和 Wilcoxon 秩和检验法, 分析中国科学院植物研究所植物园 (39°54' N, 116°12' E) 中的 84 个物种 170 株个体的传粉方式和果实类型对木本开花时间和结实时间的影响, 其中 Wilcoxon 秩和检验法检验的结果作为 PIC 检验结果的参考。结果表明: (1) 传粉方式显著影响植物开花和结实时间, 风媒花植物比虫媒花植物开花和结实早; (2) 果实类型对结实时间的影响在考虑和不考虑物种间系统发育关系时表现不同, 当不考虑物种间系统发育关系时, 肉质果实植物结实时间比非肉质果实植物早; (3) 不同的传粉方式间以及不同的果实类型间植物的花果间隙期无显著差异, 但本研究结果显示肉质果实植物结实时间比非肉质果实植物大约早 20 d。由此推论: (1) 植物固有属性, 如传粉方式和果实类型, 会影响植物繁殖物候, 且不同的属性影响强度不同; (2) 与某一特定物候期或繁殖器官相关性大的属性对该物候期的影响可能更大, 如传粉方式对开花时间的影响可能大于其对结实时间的影响, 而果实类型对结实物候期的影响更大。

关键词: 繁殖方式, 传粉方式, 果实类型, 木本植物, 谱系独立比较法

中图分类号: Q948, Q142 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2017)03-0315-08

Effects of pollination mode and fruit type on reproductive phenology of woody plants

HU Xiao-Li^{1,2}, CHANG Zhao-Yang¹, DU Yan-Jun^{2*}

(1. *College of Life Sciences, Northwest Agriculture & Forestry University, Yangling 712100, Shaanxi, China;* 2. *State key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*)

Abstract: We examined the effects of pollination mode and fruit type on the reproductive phenology of woody plant species at the Botanical Garden of the Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China (39°54'N, 116°12'E). Phylogenetically Independent Contrasts (PIC) and Wilcoxon Rank Sum test were applied to analyze 170 individuals from 84 species, and the result of Wilcoxon Rank Sum test was a reference for PIC test. Our results showed that pollination mode significantly influenced the reproductive phenology of woody plants. Wind-pollinated trees flowered and fruited earlier than insect-pollinated trees. Fleshy-fruit species fruited earlier than nonfleshy-fruit species, but this relationship disappeared when phylogeny was taken into consideration. Fruit type had no effect on flowering phenology. The intervals between flowering and fruiting were not significantly different in both pollination mode group and fruit type group. These results suggest that plant intrinsic attributes, such as pollination mode and fruit type, have significant influence on the reproductive phenology of woody plants. These attributes are closely related to special phenological phase or

收稿日期: 2016-05-29 修回日期: 2016-06-16

基金项目: 科技部国家标本资源共享平台项目子课题 (2005DKA21400) [Supported by the National Specimen Information Infrastructure of China from the Ministry of Science and Technology of China (2005DKA21400)].

作者简介: 胡小丽 (1989-), 女, 陕西柞水人, 硕士, 主要从事物候学相关研究, (E-mail) huxiaoli19891010@126.com。

*通信作者: 杜彦君, 博士, 主要从事物候学和生物多样性相关研究, (E-mail) yanjundu1981@gmail.com。

reproductive organ may affect this phenological phase more.

Key words: reproductive phenology, pollination mode, fruit type, woody plants, phylogenetically independent contrasts

植物繁殖物候(包括开花时间和结实时间)对动、植物群落的空间分布、资源的数量和质量有重要作用(Rathcke & Lacey, 1985; Dante et al, 2013)。即使开花时间和结实时间的微小的变化也会影响植物传粉和动物捕食(Jordano, 2000; Elzinga et al, 2007; Rafferty & Ives, 2011)。生物因素和非生物因素会影响植物繁殖物候,如传粉者(Sargent & Ackerly, 2008; Devaux et al, 2014)、种子扩散者和捕食者的有效性(Sargent & Ackerly, 2008; Devaux et al, 2014)、幼苗定居的气候条件(Primack, 1987; Murali, 1997)等。在这些因素中,传粉者对开花时间的进化有很强的选择性(Elzinga et al, 2007; Cummings et al, 2014)。风媒传粉的植物通常会在展叶之前开花,而虫媒传粉的植物则会在展叶之后或展叶时开花(Faegri & Pijl, 1979; Bolmgren et al, 2003; Bolmgren & Lönnberg, 2005; Jia et al, 2011)。这种开花策略既能避免对传粉昆虫的竞争,又能避免传粉过程受叶子的干扰(Regal, 1982)。因为植物前一物候阶段会影响后一阶段物候期的到来(Primack, 1987; Gorchov, 1990; Eriksson & Ehrlén, 1991)。所以,传粉方式可能也会影响结实时间,即不同传粉方式的植物结实时间也不同。从之前的文献可推断出关于开花—结实关系的假说:第一,如果花果间隙期的时间固定,则早开花的植物也会早结实;第二,如果早开花的植物果实发育时间较长,则早开花的植物会晚结实。然而,关于传粉方式和结实时间的相互关系现今仍未见报道。

果实的形态,如果实类型明显影响植物繁殖物候。然而,目前的研究主要集中在果实类型与开花时间的关系上,果实类型对结实物候影响的研究较少。果实类型会明显影响植物开花时间(Primack, 1985; Primack, 1987)。肉质果实种子较大(Hughes et al, 1994),需要较长的发育时间(Primack, 1987; Eriksson & Ehrlén, 1991),所以开花早一些或果实成熟晚一些。Bolmgren & Lönnberg(2005)在比较肉质果实植物和非肉质果实植物的平均开花时间时发现肉质果实植物开花早,但Lönnberg(2004)的研究表明果实类型对开花时间无显著影响。果实类型是否会影响植物开花时间还需要进一步验证。

植物繁殖物候也受其系统发育关系的影响

(Kochmer & Handel, 1986)。亲缘关系近的物种因为来自于共同的祖先而倾向于拥有相似的物候特征(Felsenstein, 1985; Kochmer & Handel, 1986; Du et al, 2015; 胡小丽等, 2015)。因此,在分析不同物种间物候差异时应该考虑物种间的系统发育关系(Davies et al, 2013; Panchen et al, 2014)。本研究利用具有相同生活型且生活在相似气候条件下的木本植物,在考虑物种间系统发育关系的同时检验传粉方式和果实类型对植物开花时间和结实时间的影响会更合理,因为气候条件和生活型都会影响植物的开花时间和结实时间(Fitter & Fitter, 2002; Ramírez, 2002; Jia et al, 2011; Dai et al, 2013)。本研究采用谱系独立比较法(Phylogenetically Independent Contrasts, PIC)分解植物系统发育关系和植物传粉方式以及果实类型的影响(Paradis, 2011)。PIC已被广泛应用于物候学和生态学研究中(如Bolmgren et al, 2003; Dalrymple et al, 2015)。但是,至今仍没有研究用PIC的方法探讨不同果实类型(肉质果实型 vs. 非肉质果实型)和不同传粉方式(风媒花型 vs. 虫媒花型)对植物结实时间的影响。

本研究利用PIC和Wilcoxon秩和检验分别分析不同的果实类型和传粉方式对植物结实时间的影响,Wilcoxon秩和检验的结果作为PIC分析结果的参考。本研究想要探究以下几个问题:(1)不同传粉方式的植物开花时间是否相同;(2)不同传粉方式的植物结实时间是否相同;(3)不同果实类型的植物开花时间是否相同;(4)不同果实类型的植物结实时间是否相同。了解传粉方式和果实类型对植物繁殖物候的影响对理解植物内部属性如何影响植物物候有重要作用,这有助于我们了解适应和进化在植物开花物候和结实物候中的作用。

1 材料与方法

1.1 物候数据收集

中国科学院植物研究所植物园(39°54' N, 116°12' E)属温带大陆季风气候,四季分明。本文选取了园内84种木本植物170个个体2012–2013年每周的物候观测数据,对于高大的乔木用双筒望远镜进行观测。主要观测植物的花芽期、开花期、果实未成熟

期和果实成熟期。每个物候期采用半量化的密度指数 0~4, 每一级之间相差 25%。“0”表示没有物候现象或未出现这一物候现象,“1”表示占整个冠幅的 1%~25%的花或果实出现,“2”表示该植株整个冠幅的 26%~50%出现花或果实,以此类推,“4”表示占整个冠幅的 76%~100%的花或果实出现。

本研究中的繁殖物候时间是指出现 1%~25%的花或成熟果实的日期,即物候观测中首次记录为“1”的日期。开花定义为花的雄蕊或雌蕊明显可见,结实定义为果实的颜色或纹理有明显变化的时期。每个物种的传粉方式和果实类型主要结合《中国植物志》(<http://frps.eflora.cn/>)上的描述和实际观察进行归类。花被片明显,花大而艳丽,有香气的是虫媒花植物;花小,雄蕊多数,无香味的是风媒花植物(Friedman & Barrett, 2009)。果实类型分为肉质果实型和非肉质果实型。非肉质果实类型包括蒴果、荚果、坚果、翅果等果肉干瘪的果实,而浆果、梨果、柑果、核果和肉质聚合果等果肉富含水分的是肉质果实类型。

1.2 系统发育树构建

本研究首先利用被子植物系统进化工作组(APGIII Angiosperm Phylogeny Working Group; APG tree R20120829, <http://svn.phylodiversity.net/tot/megatrees/>)和 Phylomatic 软件(Webb & Donoghue, 2005)构建物种间的系统发育树(图 1);然后利用 Phylocom 软件(Wikström et al, 2001; Webb et al, 2008)中的 BLADJ 算法计算谱系树的枝长。由于 APGIII 上的系统发育树只到科一级,所以科下的属和种都是多歧分枝。利用 R 软件(3.0.3 版本, R 软件核心开发小组, <http://www.R-project.org>)中‘phytools’程序包中的‘multi2di()’函数将多歧分枝二歧化。

植物的开花时间和结实时间被转换成儒略日。如果某个种的个体数大于 1,则以这几个个体的开花时间或结实时间的平均值作为该物种的开花或结实时间。用 PIC 分别对不同的传粉方式和果实类型的植物的开花时间和结实时间进行比较。本研究主要用 R 软件中的‘phytools’(Zhang et al, 2010)和‘picante’(Kembel et al, 2010)进行计算。

2 结果与分析

2.1 传粉方式和果实类型基本概况

在研究的 84 种木本植物中虫媒花植物有 58

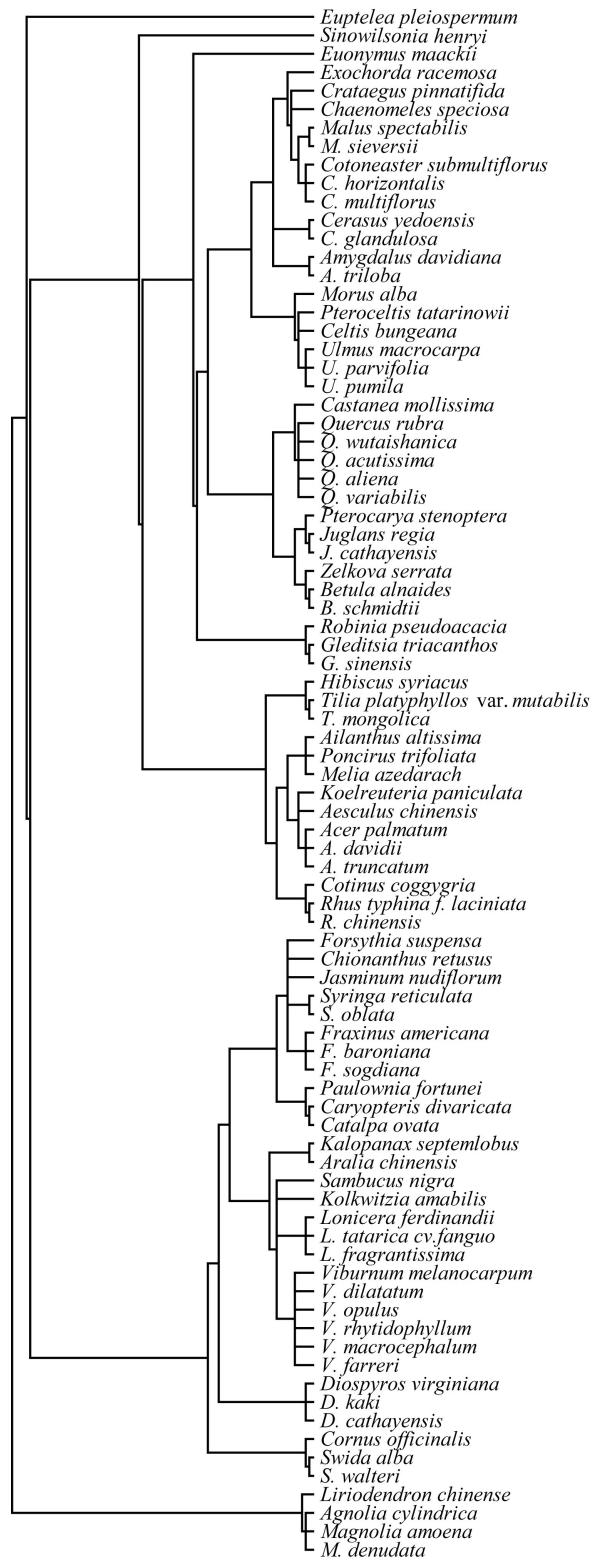


图 1 依据 APGIII 构建的 84 个物种的系统发育树
Fig. 1 Phylogenetical tree of 84 species according to APGIII

种,风媒花植物有 26 种。风媒花植物的属包括卫矛属(Euonymus)、臭椿属(Ailanthus)、榆属

(*Ulmus*)、枫杨属(*Pterocarya*)、榉属(*Zelkova*)、胡桃属(*Juglans*)、栎属(*Quercus*)、黄栌属(*Cotinus*)、桦木属(*Betula*)、盐肤木属(*Rhus*)、领春木属(*Euptelea*)、白蜡属(*Fraxinus*)、青檀属(*Pteroceltis*)、桑属(*Morus*)、山白树属(*Sinowilsonia*)、山茱萸属(*Cornus*)和朴属(*Celtis*)；虫媒花植物的属包括槭属(*Acer*)、七叶树属(*Aesculus*)、荚蒾属(*Viburnum*)、椴属(*Tilia*)、丁香属(*Syringa*)、柞木属(*Swida*)、接骨木属(*Sambucus*)、刺槐属(*Robinia*)、枳属(*Poncirus*)、泡桐属(*Paulownia*)、苹果属(*Malus*)、木兰属(*Magnolia*)、忍冬属(*Lonicera*)、鹅掌楸属(*Liriodendron*)、蝟实属(*Kolkwitzia*)、栲树属(*Koelreuteria*)、刺楸属(*Kalopanax*)、素馨属(*Jasminum*)、木槿属(*Hibiscus*)、皂荚属(*Gleditsia*)、连翘属(*Forsythia*)、白鹃梅属(*Exochorda*)、柿属(*Diospyros*)、山楂属(*Crataegus*)、栒子属(*Cotoneaster*)、流苏树属(*Chionanthus*)、木瓜属(*Chaenomeles*)、樱属(*Cerasus*)、梓属(*Catalpa*)、栗属(*Castanea*)、蕈属(*Caryopteris*)、椴木属(*Aralia*)和桃属(*Amygdalus*)。风媒花属植物约占研究总物种数的31%，而虫媒花植物则要占到69%，虫媒花植物明显多于风媒花植物。

本研究中,包含肉质果实型植物32种,非肉质果实型植物52种,主要包括的果实类型有翅果、柑果、核果、荚果、坚果、浆果、聚合果、聚花果、梨果和蒴果。其中,核果型植物26种,约占总研究物种数的31%,蒴果型和翅果型植物各12种,约占总研究物种数的14%,坚果型植物11种,约各占总研究物种数的13%,这四种果实类型合计占研究果实类型总数的72%。

2.2 基本物候描述

在研究的84个物种中植物的开花时间从3月21日(第79天)到9月15日(第257天)陆续开放,多数物种(37个物种)集中在四五月份开花(图2)。其中,榆树(*Ulmus pumila*)开花最早,榔榆(*U. parvifolia*)开花最晚。结实时间从5月7日(156 d)至10月27日(299 d)。榆树的果实第一个成熟,蕈(*Caryopteris divaricata*),榉树(*Zelkova serrata*)和榔榆的果实最后成熟。其他的物种集中在八九月份成熟,各有20个物种的果实在此期间成熟。六七月份分别有14个物种的果实成熟(图2)。其中值得一提的是,本研究中榆属(*Ulmus*)的两个种,榆树和榔榆虽然亲缘关系比较近,开花时间和结实时间

却处于两个极端。榆树开花和结实最早,而榔榆开花和结实最晚。

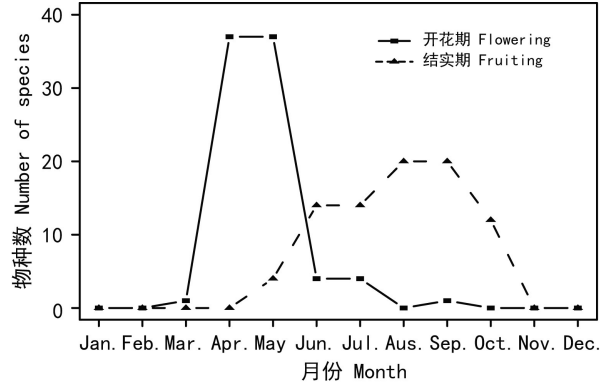


图2 每月开花(实线)和结实(虚线)的物种数
Fig. 2 Number of species that flowered (solid line) and fruited (dashed line) in each month

2.3 传粉方式和果实类型的影响

不管是否考虑物种间系统发育关系,传粉方式明显影响植物的开花时间(PIC: $t = -5.7114$, $P < 0.01$; Wilcoxon 秩和检验: $W = 1054$, $P < 0.01$);风媒花植物平均开花时间比虫媒植物早17 d。风媒花植物平均开花时间是4月18日,而虫媒花植物平均开花时间是5月5日(图3:A)。当考虑物种系统发育关系时,传粉方式也显著影响植物结实时间(PIC: $t = -2.9925$, $P < 0.01$),虫媒花植物比风媒花植物结实晚19 d(图3:B)。果实类型对开花时间无显著影响(PIC: $t = -0.4385$, $P > 0.05$; Wilcoxon 秩和检验: $W = 899.5$, $P > 0.05$)。肉质果实型植物平均开花时间是4月30日,非肉质果实型植物平均在5月1日开花(图3:C)。当不考虑物种间系统发育关系时,果实类型显著影响植物结实时间(Wilcoxon 秩和检验: $W = 603$, $P < 0.05$)。肉质果实型植物平均结实时间是7月27日,非肉质果实型植物平均结实时间是8月8日(图3:D)。不同的传粉方式间(PIC: $t = -0.0383$, $P > 0.1$; Wilcoxon 秩和检验: $W = 721.5$, $P > 0.1$)以及不同的果实类型间(PIC: $t = 1.0419$, $P > 0.05$; Wilcoxon 秩和检验: $W = 632$, $P = 0.055$)的花果间隙期都无显著差异。非肉质果型植物的平均花果间隙期是105 d,肉果型植物的平均花果间隙期是85 d(图3:F);虫媒传粉植物的平均花果间隙期是97 d,风媒花植物则是98 d(图3:E)。

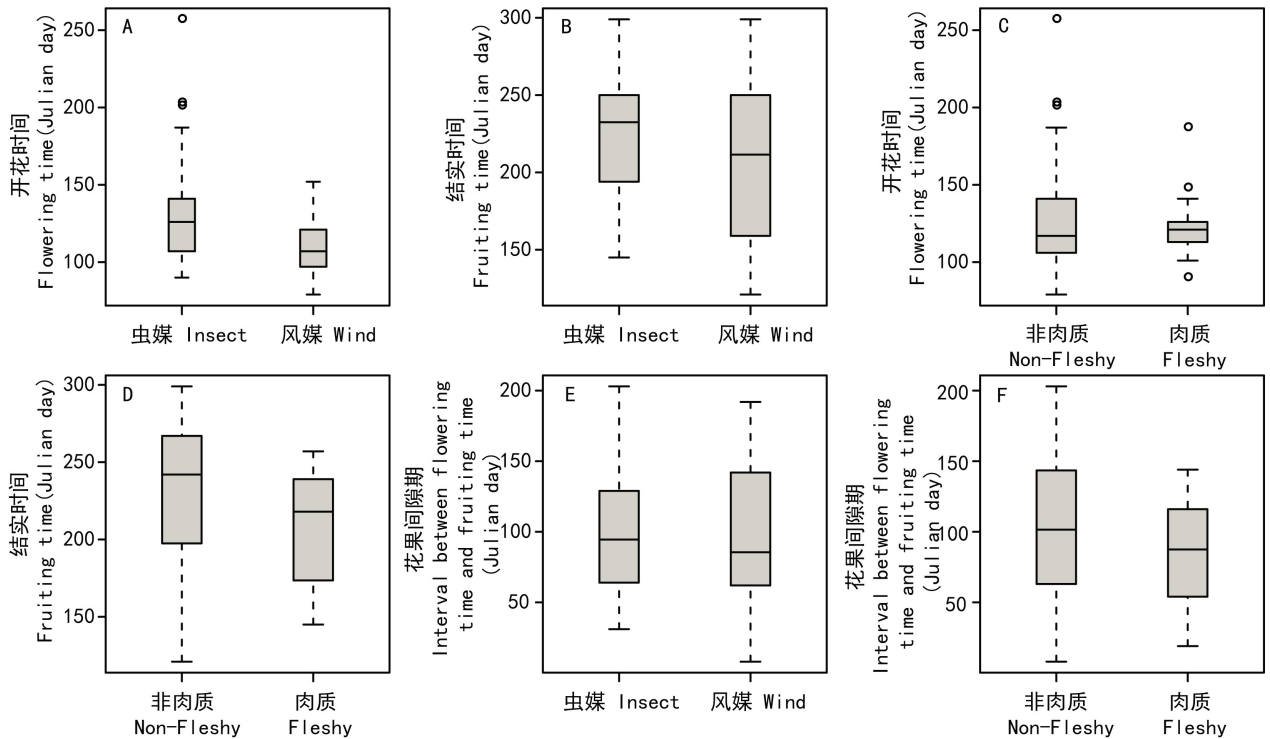


图3 不同传粉方式和果实类型的繁殖物候差异 A. 不同传粉方式植物(风媒 vs. 虫媒)开花时间; B. 不同传粉方式植物(风媒 vs. 虫媒)结实时间; C. 不同果实类型植物(肉质 vs. 非肉质)开花时间; D. 不同果实类型植物(肉质 vs. 非肉质)结实时间; E. 不同传粉方式植物(风媒 vs. 虫媒)花果间隙期; F. 不同果实类型植物(肉质 vs. 非肉质)花果间隙期。

Fig. 3 Differences of reproductive phenology from both pollination mode and fruit type A. Flowering time between wind-pollinated and insect-pollinated; B. Fruiting time between wind-pollinated and insect-pollinated; C. Flowering time between fleshy-fruited and nonfleshy-fruited; D. Fruiting time between fleshy-fruited and nonfleshy-fruited; E. Interval between flowering time and fruiting time between wind-pollinated and insect-pollinated; F. Interval between flowering time and fruiting time between fleshy-fruited and nonfleshy-fruited.

3 讨论

3.1 传粉方式对繁殖物候的影响

本研究结果表明传粉方式和果实类型明显影响植物繁殖物候。不同传粉方式的植物开花和结实时间不同,风媒花植物开花和结实比虫媒花植物开花结实早,这与前人的研究结果一致(Faegri & Pijl, 1979; Bolmgren et al, 2003)。有两个假说可能解释这种现象。第一,植物的开花时间和传粉策略相匹配。风媒花植物会在林冠郁闭之前开花,以减少叶子对其花粉传播的阻碍(Whitehead, 1969; Regal, 1982; Bolmgren et al, 2003)。风媒花植物的传粉主要依靠有风的天气,花粉传播效率和风速正相关(Whitehead, 1969),所以风媒花植物会在多风季节开花,如北京的早春。而虫媒花植物会在昆虫多的时候开花以便于高效传粉。昆虫的活动和温度与光

周期有关,随着温度升高和光照时间的延长,传粉者的丰富度和多度逐渐增加(Schemske et al, 1978; Bale et al, 2002),所以虫媒花植物开花时间相对晚一些。第二,因为风媒花植物花较小,花被片常缺失,也不产生或很少产生花蜜(Friedman & Barrett, 2009),所以消耗的资源较少,在同样的资源条件下风媒花植物会先达到资源需求而先开花。

本研究结果表明不同传粉方式的植物结实时间不同,风媒花植物结实比虫媒花植物结实早,且风媒花植物的花果间隙期和虫媒花植物的无显著差异这可能是因为开花物候和结实物候之间联系紧密,前一个物候期会影响后一个物候期(Rathcke & Lacey, 1985; Primack, 1987),花果间隔期相对固定(Primack, 1985),早开花的植物也会早结实。另外一个可能是风媒花植物采取“极速策略”——在适宜的时间里极快地完成开花和结实以逃避环境条件的变化带来的不利影响和为幼苗的定居抢占先机。

如本研究中的多脉榆 (*Ulmus castaneifolia*), 几乎在叶子完全展开之前果实就已经完全成熟并开始扩散了。另外本研究也发现风媒花植物开花也明显早于虫媒花植物, 而且风媒花植物和虫媒花植物的花果间隙期并未表现出显著差异, 所以这种不同传粉方式间的结实时间差异也可能是由开花时间差异, 而非传粉方式的差异导致的, 关于传粉方式对植物结实时间的影响还需要更深入的研究。

3.2 果实类型对繁殖物候的影响

在不考虑物种间系统发育关系时, 果实类型显著影响植物结实时间, 但对开花时间并无显著影响, 这和 Lönnberg (2004) 的研究结果一致。Bolmgren & Lönnberg (2005) 研究发现肉质果实型植物开花比非肉质型果实植物早。他们认为这可能是由植物不同的繁殖季节长度和植物的“适应性延迟”造成的, 即温带植物的生长季节比热带植物短, 在较短的生长季节里, 肉质果实型植物为了在冬天到来之前完成种子扩散, 所以需要早开花 (Ting et al, 2008)。本文认为植物的生活型也会影响植物的开花时间 (Kochmer & Handel, 1986; Ramírez, 2002), 所以比较不同生活型植物的开花时间 (Bolmgren & Lönnberg, 2005) 和比较同一生活型内植物的开花时间结果会有差异。当不考虑物种间系统发育关系时, 果实类型明显影响植物结实时间。这表明物种间的系统发育关系在功能性状—繁殖时间关系中也发挥着作用, 但这种影响可能比较微弱, 这 and 前人研究结果一致 (Jia et al, 2011)。导致这一结果产生的原因比较多, 如环境因素 (Koptur et al, 1988; Chang-Yang et al, 2013), 生物因素 (Boulter et al, 2006; Staggemeier et al, 2010) 和系统发育树精度 (Davies et al, 2013) 等。也有可能是植物结实期受很多因素, 如气候因素、种子扩散者和捕食者 (Ramírez, 2002; Staggemeier et al, 2010; Chang-Yang et al, 2013) 的影响, 所以果实类型的影响可能会被抵消。另外肉质果实的物种在进化中是生活在光和效率比较低的郁闭、光照度低的森林里 (Leishman et al, 2000)。如果生活在开阔的、光照度比较高的环境里, 如植物园内, 其光合效率会明显提高 (Zelitch, 1975), 所以它的果实发育时间会缩短。另外在本研究中非肉质果型植物的花果间隙期和肉质果型植物的花果间隙期的差异虽然未达到显著水平 ($P = 0.055$), 但非肉质果型植物的花果间隙期比肉质果型植物长约 20 d, 这可能是因为水

是限制肉质果型植物果实发育的关键因素 (Li et al, 1989; 徐猛, 2014), 在人工管理的植物园里水分能够及时供应, 所以肉质果实反而生长发育时间和非肉质果无显著差异或更快。

本研究中一个比较有趣的现象是: 亲缘关系比较近的物种, 榆树和榔榆, 开花和结实时间却很发散, 处于两个极端。这可能是由于榆科 (Ulmaceae) 植物物候期在时间上的快速进化和强的自然选择的结果。事实上植物分类学家们也依据榆属植物开花季节 (春季开花和秋冬季开花) 将秋或冬季开花的榔榆和越南榆 (*U. tonkinensis*) 单独归于榔榆组 (Sect. *Microptelea*) (Schneider, 1916; 傅立国, 1980), 但关于春季开花和秋季开花的榆属植物的系统位置也一直存在争议 (Schneider, 1916; 傅立国, 1980), 这个问题还需要更多更深入的研究。

本研究发现植物的传粉方式和果实类型显著影响植物的开花时间和结实时间, 但不同的植物属性影响强度不同。风媒花植物开花和结实期明显早于虫媒花植物, 肉质果实植物果实成熟时间早于非肉质果实植物, 但这种关系在不考虑物种间系统发育关系时变得不显著。不同的传粉方式间以及果实类型间的花果间隔期无显著差异。这些结果可以作为探索植物内部属性对植物繁殖物候和群落结构形成的基础。例如, 因为自然选择偏爱早花植物 (Munguía-Rosas et al, 2011; Fitter & Fitter, 2002), 所以开花早的风媒花植物可能在未来的群落中的多度会增加, 而采食种子的动物也会早出现。当然本文仍然有一些缺点需要在以后的研究中不断深入和改进的, 如物候观测时间比较短, 系统发育树分辨率低。但本文的研究结果还是值得思考和借鉴的。自然界中植物的开花物候和结实物候格局是进化和各种环境因素共同作用的结果, 物种的生存不仅是在空间中占据独特的生态位, 在时间生态位中也需要不断改变和适应, 所以只有全面考虑影响植物个体适合度的各个因素才可能全面清楚地了解植物繁殖物候的进化过程 (Brody, 1997)。尤其在当前全球气候变暖的背景下, 植物的生存和适应在时间生态位上可能面临更大的挑战。

参考文献:

- BALE JS, MASTERS GJ, HODKINSON ID, et al, 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores [J]. *Glob Change Biol*, 8(1): 1-16.
- BOLMGREN K, ERIKSSON O, LINDER HP, 2003. Contrasting

- flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms [J]. *Evolution*, 57(9): 2001–2011.
- BOLMGREN K, LÖNNBERG K, 2005. Herbarium data reveal an association between fleshy fruit type and earlier flowering time [J]. *Int J Plant Sci*, 166(4): 663–670.
- BOULTER SL, KITCHING RL, HOWLETT BG, 2006. Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Australia [J]. *J Ecol*, 94(94): 369–382.
- BRODY AK, 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology [J]. *Ecology*, 78(6): 1624–1631.
- CHANG-YANG CH, LU CL, SUN I, et al, 2013. Flowering and fruiting patterns in a subtropical rain forest, Taiwan [J]. *Biotropica*, 45(2): 165–174.
- CUMMINGS G, ANDERSON S, DENNIS T, et al, 2014. Competition for pollination by the lesser short-tailed bat and its influence on the flowering phenology of some New Zealand endemics [J]. *J Zool*, 293(4): 281–288.
- DAI JH, WANG HJ, GE QS, 2013. Multiple phenological responses to climate change among 42 plant species in Xi'an, China [J]. *Int J Biometeorol*, 57(5): 749–758.
- DALRYMPLE RL, KEMP DJ, FLORES-MORENO H, et al, 2015. Birds, butterflies and flowers in the tropics are not more colourful than those at higher latitudes [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 24(12): 1424–1432.
- DANTE SK, SCHAMP BS, AARSEN LW, 2013. Evidence of deterministic assembly according to flowering time in an old field plant community [J]. *Funct Ecol*, 27(2): 555–564.
- DAVIES TJ, WOLKOVICH EM, KRAFT NJ, et al, 2013. Phylogenetic conservatism in plant phenology [J]. *J Ecol*, 101(6): 1520–1530.
- DEVAUX C, LANDE R, PORCHER E, 2014. Pollination ecology and inbreeding depression control individual flowering phenologies and mixed mating [J]. *Evolution*, 68(11): 3051–3065.
- DU YJ, MAO LF, QUEENBOROUGH SA, et al, 2015. Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 24(1): 928–938.
- ELZINGA JA, ATLAN A, BIERE A, et al, 2007. Time after time, flowering phenology and biotic interactions [J]. *Trends Ecol Evol*, 22(8): 432–439.
- ERIKSSON O, EHRLÉN J, 1991. Phenological variation in fruit characteristics in vertebrate-dispersed plants [J]. *Oecologia*, 86(4): 463–470.
- FAEGRI K, PIJL L VAN DER, 1979. *The principles of pollination ecology* [M]. London: Pergamon Press.
- FELSENSTEIN J, 1985. Phylogenies and the comparative method [J]. *Am Nat*, 125(1): 1–15.
- FITTER AH, FITTER RS, 2002. Rapid changes in flowering time in British plants [J]. *Science*, 296(5573): 1689–1691.
- FRIEDMAN J, BARRETT SC, 2009. Wind of change, new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants [J]. *Ann Bot*, 103(9): 1515–1527.
- FU LG, 1980. *Ulmus of China* [J]. *J NE Agric Univ*, 3: 1–40. [傅立国, 1980. 中国榆属的研究 [J]. *东北林学院学报*, 3: 1–40.]
- GORCHOV DL, 1990. Pattern, adaptation, and constraint in fruiting synchrony within vertebrate-dispersed woody plants [J]. *Oikos*, 58(2): 169–180.
- HUGHES L, DUNLOP M, FRENCH K, et al, 1994. Predicting dispersal spectra, a minimal set of hypotheses based on plant attributes [J]. *J Ecol*, 82(4): 933–950.
- HU XL, CHANG-YANG CH, MI XC, et al, 2015. Influence of climate, phylogeny, and functional traits on flowering phenology in a subtropical evergreen broad-leaved forest, East China [J]. *Biodivers Sci*, 23(5): 601–609. [胡小丽, 张杨家豪, 米湘成, 等, 2015. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花物候: 气候因素、系统发育关系和功能性状的影响 [J]. *生物多样性*, 23(5): 601–609.]
- JIA P, TWENKE B, L XQ, et al, 2011. Relationships between flowering phenology and functional traits in eastern Tibet alpine meadow [J]. *Arct Antart Alp Res*, 43(4): 585–592.
- JORDANO P, 2000. Fruits and frugivory. Seeds, the ecology of regeneration in plant communities [M]. M Fenner: 125–166. Wallingford, UK, Common w. Agric. Bur. Int.
- KEMBEL SW, COWAN PD, HELMUS MR, et al, 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology [J]. *Bioinformatics*, 26(11): 1463–1464.
- KOCHMER JP, HANDEL SN, 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology [J]. *Ecol Monogr*, 56(4): 303–325.
- KOPTUR S, HABER WA, FRANKIE GW, et al, 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica [J]. *J Trop Ecol*, 4(4): 323–346.
- LEISHMAN MR, WRIGHT IJ, MOLES AT, et al, 2000. The evolutionary ecology of seed size. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities [M]. M Fenner: 31–57. Wallingford, UK, CAB Int.
- LI SH, HUGUET JG, SCHOCH PG, et al, 1989. Response of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phenological stages of fruit development [J]. *J Hortic Sci*, 64(5): 541–552.
- LÖNNBERG K, 2004. Flowering phenology and distribution in fleshy fruited plants [J]. *Plant Ecol*, 9: 1–25.
- MUNGUÍA-ROSAS MA, OLLERTON J, PARRA-TABLA V, et al, 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favored [J]. *Ecol Lett*, 14(5): 511–521.
- MURALI K, 1997. Patterns of seed size, germination and seed viability of tropical tree species in Southern India [J]. *Biotropica*, 29(3): 271–279.
- PARADIS E, 2011. *Analysis of phylogenetics and evolution with R* [M]: Springer.
- PANCHEN ZA, PRIMACK RB, NORDT B, et al, 2014. Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy [J]. *New Phytol*, 203(4): 1208–1219.
- PRIMACK RB, 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers [M]// *The population structure of vegetation*: Springer: 571–593.
- PRIMACK RB, 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 18: 409–430.
- RAFFERTY NE, IVES AR, 2011. Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant-pollinator interactions [J]. *Ecol Lett*, 14(1): 69–74.
- RAMÍREZ N, 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain [J]. *Am J Bot*, 89(5):