DOI: 10.5846/stxb201612082532
杨晓东,姬盼盼,热依沙,李宏侠.31 种木本植物开花物候与系统发育的关系.生态学报,2018,38(3):1003-1015.
Yang X D,Ji P P,Re Y S,Li H X.Relationship between flowering phenology and phylogeny in 31 woody plants of Urumqi, Xinjiang.Acta Ecologica Sinica, 2018,38(3):1003-1015.

31 种木本植物开花物候与系统发育的关系

杨晓东[1,2,3,*],姬盼盼[1,2],热依沙[1,2],李宏侠[1,2]
1 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046
2 新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046
3 智慧城市与环境建模自治区普通高校重点实验室, 乌鲁木齐 830046

摘要:植物物候通常被认为是由环境因素,如降水、温度和日照长度所决定,然而环境因素是否是物候唯一的决定因素仍然存在很大争议。谱系结构表征了植物在进化上的顺序,该发育时序是否对物候产生影响,当前仍然未知。在调查 2016 年春季新疆乌鲁木齐市最常见的 31 种木本植物的初始开花时间、败花时间和开花持续时间的基础上,通过分析植物开花物候的分布特征、开花物候在乔灌木间的差别、以及植物谱系距离与开花物候距离间的关系,试图揭示植物的开花物候和物种谱系(进化)顺序间的关系。结果表明:(1) 新疆乌鲁木齐市 31 种木本植物的初始开花时间为 4 月 18 日±9d、败花时间为 5 月 5 日±12d、开花持续时间为(16±8)d;(2) 乔木的初始开花时间和败花时间的标准差分别均低于灌木,乔木开花物候相对灌木更稳定;(3) 乔木的初始开花和败花时间均显著早于灌木($P<0.05$),但开花持续时间在两者间未有显著性差异($P>0.05$);(3) 31 种木本植物间的初始开花时间距离、败花时间距离和开花持续时间距离均与物种谱系距离存在显著线性回归关系($P<0.05$)。综上可知:乔灌木在垂直空间上的分化使得木本植物的开花物候在植物生活型间存在不同。对植物的开花物候,除已被证明的降水、温度和日照长度等环境因素的影响外,物种进化顺序也可能造成了它在植物种间、时间和空间上的变异。

关键词:系统发育;谱系距离;开花物候;木本植物;乔木;灌木

Relationship between flowering phenology and phylogeny in 31 woody plants of Urumqi, Xinjiang

YANG Xiaodong[1,2,3,*], JI Panpan[1,2], RE Yisha[1,2], LI Hongxia[1,2]
1 *Key laboratory Oasis Ecology, Urumqi* 830046, *China*
2 *Institute of Resource and Environment Science, Xinjiang University, Urumqi* 830046, *China*
3 *Xinjiang Education Ministry Key Laboratory of City Intelligenlizing and Environment Modeling, Urumqi* 830046, *China*

Abstract: Environmental factors, i.e. precipitation, temperature, and sunshine duration, are considered the determinate factors of variation in plant phenology. However, whether environmental factors singly affect phenological change is still unknown. Phylogenetic structure refers to a developmental sequence of plants along evolutionary time; however, there is no consensus regarding whether phylogenetic structure affects plant phenology. In this paper, the initial flowering time, falling flower times, and duration of the flowering period of 31 woody plants, were investigated in Urumqi, Xinjiang. Subsequently, the distribution pattern in flowering phenology, the differences in flowering phenology between trees and shrubs, and the regression relationships between flowering phenology and phylogenetic structure were analyzed to explain the relationship between flowering phenology and phylogeny in woody plants. The results showed that: (1) the initial flowering time, falling flower time, and the duration of the flowering period was April 18th±9 days, May 5th±12 days, and 16 days±

基金项目:国家自然基金项目(31500343); 新疆自治区青年科技创新人才培养工程项目(qn2015bs006)
收稿日期:2016-12-08; **网络出版日期**:2017-10-18
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xjyangxd@ sina.com

8 days, respectively, for 31 woody plants of Urumqi; (2) standard deviations of the initial flowering time and falling flower time of trees were higher than those of shrubs, indicating that trees have a greater stability of flowering phenology than shrubs; (3) the initial flowering time and falling flower time of trees were significantly earlier than those of shrubs ($P<0.05$), whereas the duration of flowering period was not significantly different ($P>0.05$); (4) the time interval of the initial flowering time, the falling flower time, and the duration of the flowering period had a significantly positive linear relationship with the phylogenetic distances between different species ($P<0.05$). In conclusion, the differentiation between trees and shrubs in the vertical space changed the flowering phenology across plant life types. Additionally, although environmental factors change flowering phenology, phylogenetic structure also may play an important role in variation in flowering phenology among species, among biotypes, and along temporal and spatial scales.

Key Words: phylogeny; phylogenetic distance; flowering phenology; woody plants; trees; shrub

开花物候是植物生活史中的一个重要性状,它通过传粉、种子扩散以及种子萌发和幼苗定居而影响植物个体的适合度[1-4]。在目前研究中,生态学家认为植物开花物候由环境因素决定,譬如:温度、降水和日照长度等[4-7]。然而,气候环境因素是否是植物开花物候的唯一决定性因素仍然存在争议[1]。

最近几年研究表明,植物的性状(如形态学性状和物候学性状)受物种进化影响,进而使不同进化顺序(进化时间)上的物种存在物候学性状的差异,学术界将这种影响称之为谱系信号[8]。这些研究结果表明,植物表现出较高程度的生态位保守性和演化停滞[3,9-10],使得植物的开花策略在分类学中表现地较为保守,开花策略受到植物系统发育的影响[3,10],即:谱系保守假说——在进化中亲缘关系越近的物种其物候特征越相近[11]。因此,进化史上分歧时间越短的物种,物候相似性更高[12],物种更趋于同一时间开花[13]。如 Du 等利用《中国植物志》近 2 万种被子植物的花期数据,发现亲缘关系越近的物种开花时间越相近[14]。Major 等人对北美东部分布区重叠的两种植物黑云杉(*Picea mariana*)和红果云杉(*Picea rubens*)及其杂种的繁殖物候进行研究,发现这几种亲缘植物间具有较高的繁殖物候相似性[15]。这些研究均说明植物开花物候受到了物种进化顺序的影响。但在另一方面,也有研究表明,植物开花物候受物种亲缘关系的影响较小[4-7,16-18]。如 Frankie 等人发现,低地树木同属植物间开花物候的重叠很少[16],同类植物并没有表现出物候方向上与相似种的一致性,即说明同属植物在开花物候方面存在差异[17],系统进化关系对开花物候的选择不显著[18]。这一成果也在 Davies 和 Boyle 等人的结论中有所证明:森林中林下植物的开花物候与进化无关[4-7],即,植物开花物候与物种进化顺序无关。综上可知,植物谱系关系是否对森林植物的开花物候有影响,截至目前仍没有明确答案。

另外,乔灌木的生活型特征也可能对植物的开花物候产生影响[2,7]。乔灌木在生活形态上的差别造成灌木与乔木生活的微环境迥异,如:光照、降水、温度等。这些微环境在植物进化系统发育及进化过程中,可能会造成乔灌木的物候存在差别。但目前,有关该方面的报道依然不多[2,7]。在新疆地区,针对木本植物的开花物候,当前主要集中于单种植物的分析。例如,李新蓉和谭敦炎对新疆沙冬青(*Ammopiptanthus nanus*)开花物候进行了研究[19],马文宝和施翔对准格尔无叶豆(*Eremosparton songoricum*)开花物候特征进行了分析[20]。在这些研究中,仅仅分析了单种植物物候的变化特征、以及物候与环境梯度之间的关系,而对植物开花物候的变化原因,以及乔灌木植物的开花物候差异,至今未有研究成果。

基于以上,本文选择了新疆地区最常见的 31 种木本植物,以新疆乌鲁木齐植物园为观测点,在观察这些木本植物开花物候(初始开花时间、败花时间和开花持续时间)基础上,通过分析开花物候在植物生活型间的差别,并构建系统发育树,分析谱系距离与物候距离间的关系,以期探讨乌鲁木齐市木本植物开花物候的分布特征,以及其与谱系结构间的关系。本文研究成果对了解新疆木本植物开花物候的特点,筛选园林植物,补充物候学的基础理论,都具有重要的科学意义。本项目拟解决的科学假设如下:

(1)“谱系结构”反映物种间的亲缘关系,谱系结构距离越短的植物进化距离越近。植物开花物候受物种进化顺序影响,植物开花物候距离与谱系结构距离间显著正关联;

(2) 物种在生活形态上的差别造成了灌木与乔木生活微环境迥异,在长期进化中,微环境差异会导致乔灌木在开花物候上存在差别。

1　研究区概况

乌鲁木齐市地处北天山北坡和准噶尔盆地南缘,是世界上距离海洋最远的内陆城市,它三面环山,地势东南高,西北低,海拔 680—920m,年平均降水量为 194mm,年平均气温 7.5℃,无霜期为 150—190d,年平均日照总数 2775h,属中温带半干旱大陆性气候区。气候特征表现为昼夜温差大、寒暑变化剧烈、降水量少、四季分配不均、冬季漫长和春秋多风。

通过文献调查了解到,新疆乌鲁木齐市常见木本植物约 132 种,其中乔木树种 75 种,灌木树种 51 种,藤本植物 6 种,常绿和落叶树种的比例为 1.0:6.8,乌鲁木齐市的木本植物大多数于 3 月末开始发芽,开花期从 4 月中旬左右持续至 5 月中下旬[21]。

2　研究方法与内容

2.1　数据采集

依据马勇刚等人对乌鲁木齐市植物开花物候的研究结果[22],本文于 2016 年 3 月底至 6 月初对乌鲁木齐市 31 种木本植物的种类和开花物候进行实地调查,并搜集当地多年植物物候与新疆植物志中数据[23]。调查地点为乌鲁木齐市的植物园。本文共调查了乌鲁木齐市 132 种木本植物中的 31 种。其中,共调查乔木 19 种、灌木 12 种。31 种木本植物共涉及 10 个科,21 个属(表 1)。在对开花物候进行观察时,首先,在植物园内每物种随机确定 5 株植物并用标签纸标号,随后,每隔 2d 对标记植物观察一次,记录植物的开花物候。本文选取的开花物候包括初始开花时间,败花时间和开花持续时间共 3 个指标。基于前人研究结果,观察过程中,单株开花数达植物个体花苞数 25%以上的开花日期确认为初始开花时间,单株开花数小于总开花数的 10%确定为败花时间,初始开花时间和败花时间之间的时间差为开花持续时间[24]。

表 1　新疆乌鲁木齐市 31 种木本植物的开花物候

Table 1　Flowering phenology of 31 woody plants in Urumqi, Xinjiang

生活型 Life form	物种名 Species names	科 Family	属 Genera	初始开花时间 Initial flowering time/d	败花时间 Falling flowers time/d	开花持续时 Duration of flowering period/d
乔木 Trees	榆树 *Ulmus pomila*	榆科	榆属	4.03±0.60	4.11±0.80	8.00±0.40
	槭树 *Acer palmatum*	槭树科	槭树属	4.03±1.20	4.11±0.00	8.00±1.20
	五角枫 *Acer truncatum*			4.22±1.80	5.06±1.80	14.00±1.20
	山桃 *Amygdalus davidiana*	蔷薇科	桃属	4.03±0.60	4.17±0.60	14.00±1.20
	杏树 *Armeniaca vulgaris*		杏属	4.90±1.20	4.22±1.20	13.00±1.20
	李子 *Prunus salicina*		李属	4.11±1.80	4.26±0.60	15.00±0.60
	榆叶梅 *Amygdalus triloba*			4.17±2.40	5.06±1.20	18.00±1.80
	斑叶稠李 *Padus maackii*		稠李属	4.17±1.80	5.06±1.80	11.00±1.80
	楸子梨 *Pyrus ussuriensis*		梨属	4.17±0.60	4.26±0.60	9.00±1.20
	杜梨 *Pyrus betulifolia*			4.17±0.00	5.06±0.60	18.00±0.60
	海棠果 *Malus prunifolia*		苹果属	4.17±1.80	5.01±0.60	14.00±1.80
	红叶海棠 *Malus micromalus*			4.17±0.60	5.01±1.80	14.00±1.20
	苹果 *Malus pomila*			4.22±1.20	5.01±1.20	9.00±1.20
	山荆子 *Malus baccata*			4.17±0.60	5.06±1.20	18.00±1.80
	天山花楸 *Sorbus tianschanica*		花楸属	4.26±0.60	5.06±0.60	14.00±1.80

续表

生活型 Life form	物种名 Species names	科 Family	属 Genera	初始开花时间 Initial flowering time/d	败花时间 Falling flowers time/d	开花持续时 Duration of flowering period/d
	黄果山楂 *Crataegus chlorocarpa*		山楂属	4.26±1.80	5.11±1.80	15.00±1.80
	接骨木 *Sambucus williamsii*	忍冬科	接骨木属	4.26±1.20	5.17±0.00	21.00±1.20
	梓树 *China catalpa*	紫薇科	梓树属	4.11±0.60	4.22±1.20	10.00±1.20
	树锦鸡儿 *Caragana arborescens*	蝶型花科	锦鸡儿属	4.26±1.20	5.11±1.80	15.00±1.20
灌木 Shrub	毛樱桃 *Cerasus tomentosa*	蔷薇科	李属	4.11±1.20	4.22±1.20	10.00±1.20
	天山樱桃 *Cerasus tianshanica*		樱属	4.11±0.60	4.22±1.20	10.00±0.60
	朝鲜连翘 *Forsythia ovata*	木樨科	连翘属	4.11±1.80	5.22±0.60	41.00±1.80
	深碧连翘 *Forsythia suspensa*			4.11±0.60	5.17±1.80	36.00±1.80
	紫丁香 *Syringa oblata*		丁香属	4.11±1.20	5.06±0.00	25.00±1.20
	红丁香 *Syringa villosa*			5.60±1.80	5.22±1.80	16.00±1.80
	欧荚迷 *Viburnum sargentii*	忍冬科	荚迷属	5.10±0.60	5.22±1.20	21.00±1.20
	金银忍冬 *Lonicera maackii*		忍冬属	5.60±1.20	5.22±1.20	16.00±1.20
	小花忍冬 *Lonicera tatarica*			5.60±0.00	5.17±0.00	11.00±0.00
	大叶小檗 *Berberis amurensis*	小檗科	小檗属	4.26±1.20	5.22±1.20	26.00±1.20
	红瑞木 *Swida alba*	山茱萸科	梾木属	4.26±0.60	5.11±0.00	15.00±0.60
	栓翅卫矛 *Euonymus phellomanus*	卫矛科	卫矛属	5.60±0.60	5.17±1.20	11.00±1.20

2.2 数据处理

为分析新疆乌鲁木齐市木本植物开花物候的数量特征,本文用频度分布图分析了所有被调查植物开花物候。另外,依据表 1 中乔灌木物种名录,及所有调查数据,本文采用独立样本 T 检验分析了新疆乌鲁木齐市乔灌木间物候特征的差别。再者,为分析物种进化顺序与植物开花物候间的关系, 本文首先在 Phylomatic(V3)在线软件中输出所有调查植物的科属种列表;随后用该列表利用 R 软件的 Phylomatic(V3)程序包构建系统发育树(谱系树),并利用 Phylocom 4.2 软件中 phydist 程序包计算出所有调查物种间两两的系统发育距离[25]; 再后对开花时间、败花时间和开花持续时间,利用观测数据前后相减得到物种间开花物候的距离;最后,依据谱系树上物种进化的顺序,将物候距离和谱系距离一一对应排列,利用线性回归分析谱系距离和物候距离间的关系,若谱系距离和物候距离具有显著相关性,表示物种进化顺序对植物物候存在一定的内在联系。频度分布图、独立样本 T 检验和线性回归均在 R3.3.3 中完成,两者置信水平为 0.05。

3 结果分析

3.1 乌鲁木齐市木本植物的开花物候

对乌鲁木齐市调查的 31 个物种物候数据进行频度分布分析后发现,2016 年乌鲁木齐市木本植物的初始开花时间为 4 月 18 日± 9.34d,初始开花时间从 4 月 3 日持续至 5 月 6 日(图 1);败花时间为 5 月 5 日±12.18 d,从 4 月 11 日持续至 5 月 22 日(图 1);开花持续时间(16±7.55)d(图 1),种间差异较大,具体结果见表 1。

3.2 乔木、灌木开花物候的比较

通过独立样本 T 检验发现,乔木的初始开花和败花时间分别为 4 月 2 日±1.69d 和 4 月 9 日±6.11d,灌木的初始开花和败花时间分别为 4 月 7 日±7.09d 和 5 月 1 日±4.12d,乔木的初始开花(F =14.20,T=−3.09,P<0.05)和败花时间(F=0.14,T=−4.12,P<0.05)均显著早于灌木(图 2)。这说明乔木相对灌木,其开花和败花物候均较早,均较早完成了开花物候的过程。相反,灌木的开花持续时间((12.00±9.27)d)长于乔木((6.00±3.81)d),但两者间无显著性差异(P>0.05) (图 2)。另外,乔木的初始开花和败花时间的标准差值分别为 6.06和 9.48,其值均低于灌木 11.58 和 10.97(图 2),说明乔木开花物候相对灌木更为稳定。

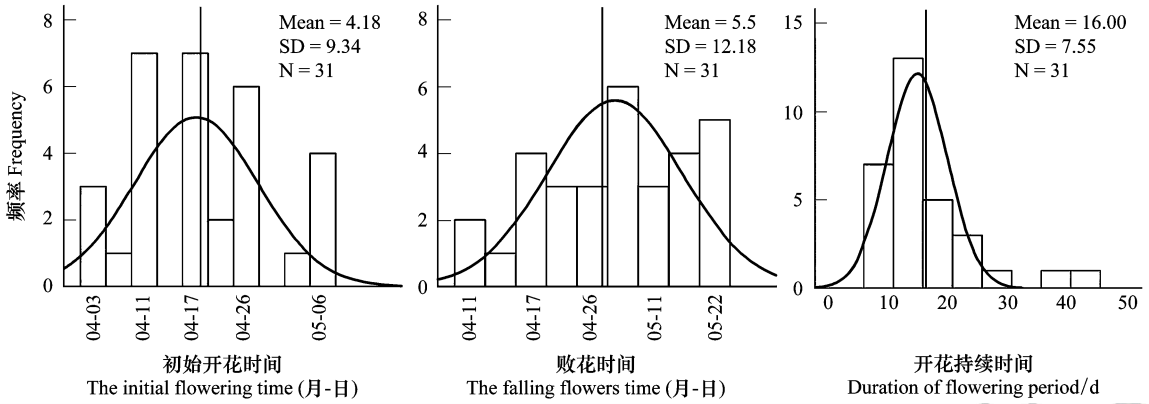

图 1　乌鲁木齐市木本植物开花物候的频度分布

Fig.1　The frequency distribution of flowering phenology in woody plants of Urumqi, Xinjiang

各图的 Mean 值以最早时间为 0 计算,初始开花时间最早为 4 月 3 日,败花时间最早为 4 月 11 日,纵坐标为处在各个时段的物种个数(频度)

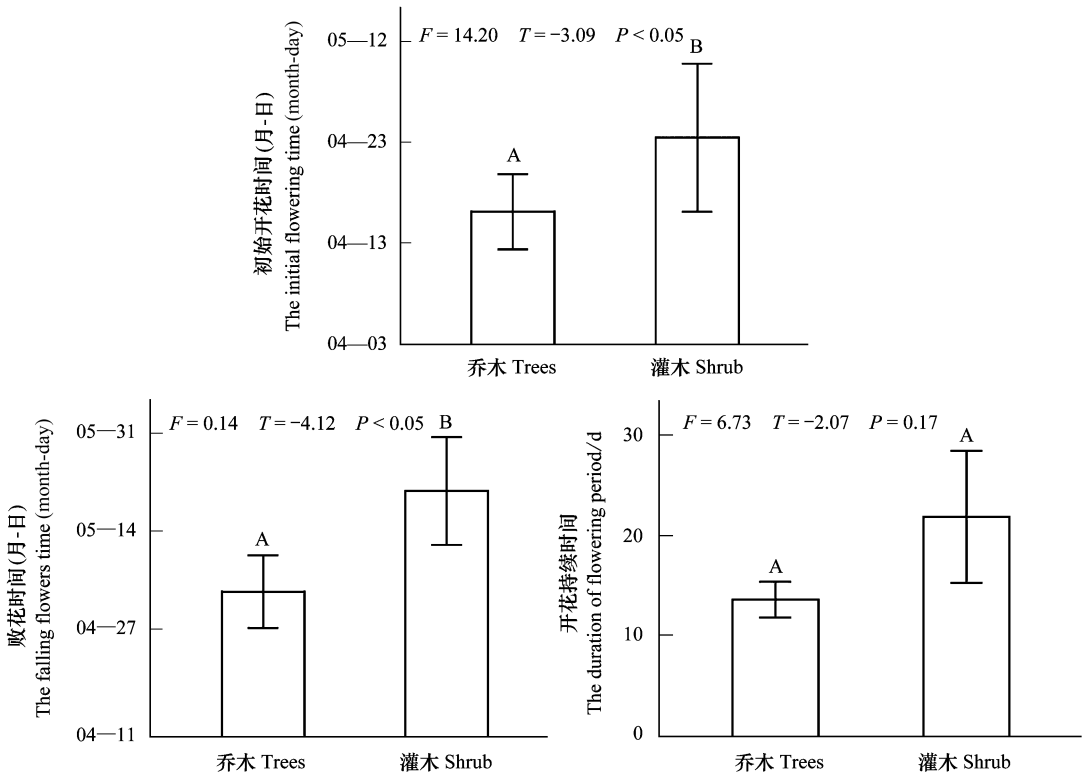

图 2　乌鲁木齐市乔木和灌木开花物候的差异

Fig.2　Differences in flowering phenology between trees and shrubs in Urumqi, Xinjiang

3.3　开花物候与谱系结构的关系

对各物种的出现时间及进化祖先的聚类分析处理后可获得多个分级的分支图,这些图中的节点的个数也就表达了每个物种的发育时间,也就是先后顺序[26](图 3)。基于 31 个物种的系统谱系进化树,利用 phylocpm 软件计算两两物种间的谱系距离后发现,乌鲁木齐市木本植物间谱系最短距离为 2,共有 15 对物种。相对而言,乌鲁木齐市木本植物间谱系最长距离为 10,共有 224 对物种(表 2)。基于 31 个物种的开花物候数据,对初始开花时间,败花时间和开花持续时间两两做差(物候距离为两日期间隔天数)计算种间距离时发现,乌鲁木齐市木本植物间最短初始开花距离为 0d,共有 71 对物种,最长初始开花距离为 33d,共有 12 对

物种(表3);最短败花时间距离为0d,共有56对物种,最长败花距离为41d,共有8对物种(表4);最短开花持续时间距离为0d,共有29对物种,最长持续开花距离为33d,共有2对物种(表5)。

依据谱系树上物种进化的顺序,将物候距离和谱系距离一一对应排列后,利用线性回归分析乌鲁木齐木本植物的开花物候距离与谱系距离的关系后发现,初始开花时间距离($R^2=0.35$, $P<0.05$),败花时间距离($R^2=0.31$, $P<0.05$)和开花持续时间距离($R^2=0.13$, $P<0.05$)与谱系距离间均呈现出显著的线性回归关系(表6)。这表明物种进化顺序对木本植物的开花物候有一定影响。

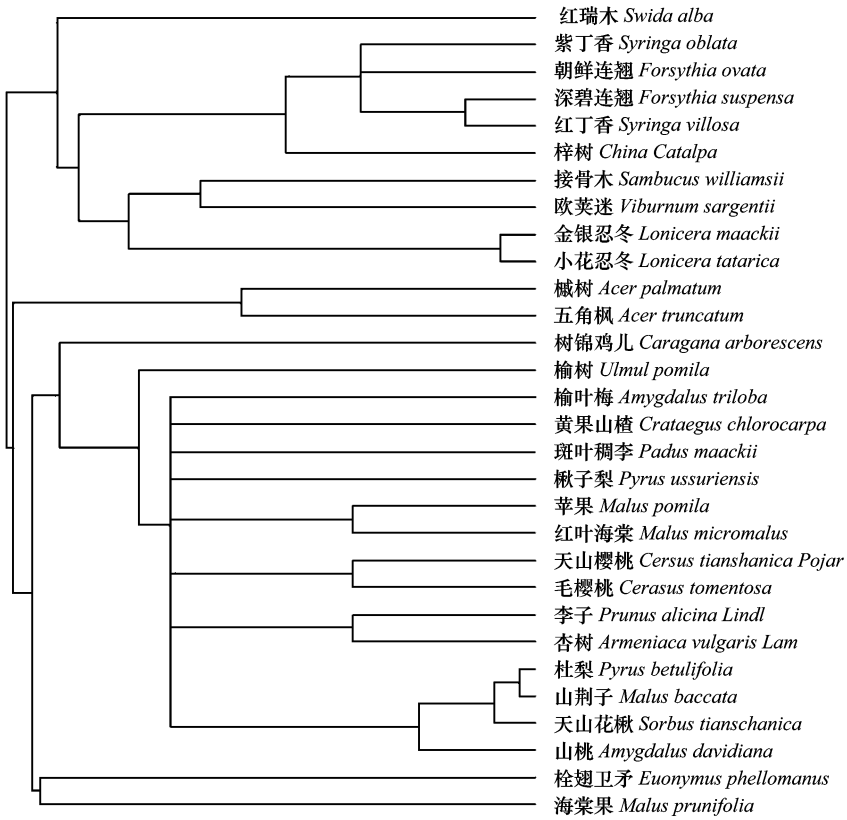

图3 新疆乌鲁木齐市31种木本植物的谱系树

Fig.3 Species lineage tree of 31 woody plants in Urumqi, Xinjiang

4 讨论

4.1 新疆乌鲁木齐市木本植物开花物候的特点

开花是植物最重要的生活史性状,在植物生产和物种进化中起到核心作用[2]。对乌鲁木齐木本植物的开花物候的调查发现,31种植物的初始开花和败花时间分别为2016年4月18日±9.34d和5月5日±12.18d。初始开花和败花时间分布时间范围较长未有集中开花和败花的现象。这可能是因为,不同植物的自身习性不同,使其开花所需要的环境适合度和植物开花后的新陈代谢水平存在差别,加之各物种对环境温湿度变化要求等存在的差别所致[27]。另外,未集中开花和败花,可以减小物种在授粉生态位上的重叠,扩大各物种的授粉概率,有利于增加物种的繁殖适合度[6,9]。相反,较为有意思的是,物种间的开花持续时间有明显的集中特点,其标准差为7.55,小于初始开花和败花时间的9.34和12.18,在10d至20d范围内的物种占总物种比例的68%(图1和表1)。这说明对于大多数物种无论其初始开花时间的早或晚,开花持续时间较为稳定,在新疆乌鲁木齐市,该时间约16d。在Zhao和Penuelas等人的研究中证明,物种的开花持续时间表现了植物繁殖上

表 2　新疆乌鲁木齐市 31 种木本植物间的谱系距离

Table 2　Phylogenetic distances between 31 species of woody plants in Urumqi, Xinjiang

谱系距离 Phylogenetic distances	槭树	山桃	榆树	杏树	朝鲜连翘	深碧连翘	梓树	毛樱桃	李子	天山樱桃	紫丁香	杜梨	山荆子	榆叶梅	楸子梨	斑叶稠李	海棠果	红叶海棠	苹果	五角枫	接骨木	大叶小檗	树锦鸡儿	天山花楸	黄果山楂	红瑞木	欧荚迷	红丁香	金银忍冬	栓翅卫矛	小花忍冬
槭树 *Acer palmatum*	0																													
山桃 *Amygdalus davidiana*	2	0																												
榆树 *Ulmus pomila*	4	4	0																											
杏树 *Armeniaca vulgaris*	4	4	2	0																										
朝鲜连翘 *Forsythia ovata*	6	6	6	6	0																									
深碧连翘 *Forsythia suspensa*	6	6	6	6	2	0																								
梓树 *China catalpa*	6	6	6	6	4	4	0																							
毛樱桃 *Cerasus tomentosa*	6	6	6	6	4	4	2	0																						
李子 *Prunus salicina*	8	8	8	8	8	8	8	8	0																					
天山樱桃 *Cerasus tianshanica*	8	8	8	8	8	8	8	8	2	0																				
紫丁香 *Syringa oblata*	8	8	8	8	8	8	8	8	4	4	0																			
杜梨 *Pyrus betulifolia*	8	8	8	8	8	8	8	8	4	4	2	0																		
山荆子 *Malus baccata*	8	8	8	8	8	8	8	8	6	6	6	6	0																	
榆叶梅 *Amygdalus triloba*	8	8	8	8	8	8	8	8	6	6	6	6	2	0																
楸子梨 *Pyrus ussuriensis*	8	8	8	8	8	8	8	8	6	6	6	6	4	4	0															
斑叶稠李 *Padus maackii*	8	8	8	8	8	8	8	8	6	6	6	6	4	4	2	0														
海棠果 *Malus prunifolia*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	0													
红叶海棠 *Malus micromalus*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	2	0												
苹果 *Malus pomila*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	4	4	0											
五角枫 *Acer truncatum*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	4	4	2	0										
接骨木 *Sambucus williamsii*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	6	6	6	6	0									
大叶小檗 *Berberis amurensis*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	6	6	6	6	2	0								
树锦鸡儿 *Caragana arborescens*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	6	6	6	6	4	4	0							
天山花楸 *Sorbus tianschanica*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	6	6	6	6	4	4	2	0						
黄果山楂 *Crataegus chlorocarpa*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	8	8	8	8	8	8	8	8	0					
红瑞木 *Swida alba*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	8	8	8	8	8	8	8	8	2	0				
欧荚迷 *Viburnum sargentii*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	8	8	8	8	8	8	8	8	4	4	0			
红丁香 *Syringa villosa*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	8	8	8	8	8	8	8	8	4	4	2	0		
金银忍冬 *Lonicera maackii*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	8	8	8	8	8	8	8	8	6	6	6	6	0	
栓翅卫矛 *Euonymus phellomanus*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	8	8	8	8	8	8	8	8	6	6	6	6	2	0
小花忍冬 *Lonicera tatarica*	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	8	8	8	8	8	8	8	8	6	6	6	6	4	4	0

http://www.ecologica.cn

表 3 新疆乌鲁木齐市 31 种木本植物间的初始开花时间距离

Table 3 Distances of the initial flowering time between 31 woody plants in Urumqi, Xinjiang

初始开花时间距离/d Distances of the initial flowering time	槭树	山桃	榆树	杏树	朝鲜连翘	深碧连翘	梓树	毛樱桃	李子	天山樱桃	紫丁香	杜梨	山荆子	榆叶梅	楸子梨	斑叶稠李	海棠果	红叶海棠	苹果	五角枫	接骨木	大叶小檗	树锦鸡儿	天山花楸	黄果山楂	红瑞木	欧荚迷	红丁香	金银忍冬	栓翅卫矛	小花忍冬
槭树 *Acer palmatum*	0																													
山桃 *Amygdalus davidiana*	0	0																												
榆树 *Ulmus pomila*	0	0	0																											
杏树 *Armeniaca vulgaris*	6	6	6	0																										
朝鲜连翘 *Forsythia ovata*	8	8	8	2	0																									
深碧连翘 *Forsythia suspensa*	8	8	8	2	0	0																								
梓树 *China catalpa*	8	8	8	2	0	0	0																							
毛樱桃 *Cerasus tomentosa*	8	8	8	2	0	0	0	0																						
李子 *Prunus salicina*	8	8	8	2	0	0	0	0	0																					
天山樱桃 *Cerasus tianshanica*	8	8	8	2	0	0	0	0	0	0																				
紫丁香 *Syringa oblata*	8	8	8	2	0	0	0	0	0	0	0																			
杜梨 *Pyrus betulifolia*	14	14	14	8	6	6	6	6	0	0	0	0																		
山荆子 *Malus baccata*	14	14	14	8	6	6	6	6	6	6	6	0	0																	
榆叶梅 *Amygdalus triloba*	14	14	14	8	6	6	6	6	6	6	6	0	0	0																
楸子梨 *Pyrus ussuriensis*	14	14	14	8	6	6	6	6	6	6	6	0	0	0	0															
斑叶稠李 *Padus maackii*	14	14	14	8	6	6	6	6	6	6	6	0	0	0	0	0														
海棠果 *Malus prunifolia*	14	14	14	8	6	6	6	6	6	6	6	0	0	0	0	0	0													
红叶海棠 *Malus micromalus*	14	14	14	8	6	6	6	6	6	6	6	0	0	0	0	0	0	0												
苹果 *Malus pomila*	19	19	19	13	11	11	11	11	11	11	11	5	5	5	5	5	5	0	0											
五角枫 *Acer truncatum*	19	19	19	13	11	11	11	11	11	11	11	5	5	5	5	5	5	5	0	0										
接骨木 *Sambucus williamsii*	23	23	23	17	15	15	15	15	15	15	15	9	9	9	9	9	9	9	4	4	0									
大叶小檗 *Berberis amurensis*	23	23	23	17	15	15	15	15	15	15	15	9	9	9	9	9	9	9	4	4	0	0								
树锦鸡儿 *Caragana arborescens*	23	23	23	17	15	15	15	15	15	15	15	9	9	9	9	9	9	9	4	4	0	0	0							
天山花楸 *Sorbus tianschanica*	23	23	23	17	15	15	15	15	15	15	15	9	9	9	9	9	9	9	4	4	0	0	0	0						
黄果山楂 *Crataegus chlorocarpa*	23	23	23	17	15	15	15	15	15	15	15	9	9	9	9	9	9	9	4	4	0	0	0	0	0					
红瑞木 *Swida alba*	23	23	23	17	15	15	15	15	15	15	15	9	9	9	9	9	9	9	4	4	0	0	0	0	0	0				
欧荚迷 *Viburnum sargentii*	28	28	28	23	20	20	20	20	20	20	20	14	14	14	14	14	14	14	9	9	5	5	5	5	5	5	0			
红丁香 *Syringa villosa*	33	33	33	28	25	25	25	25	25	25	25	19	19	19	19	19	19	19	14	14	10	10	10	10	10	10	5	0		
金银忍冬 *Lonicera maackii*	33	33	33	28	25	25	25	25	25	25	25	19	19	19	19	19	19	19	14	14	10	10	10	10	10	10	5	0	0	
栓翅卫矛 *Euonymus phellomanus*	33	33	33	28	25	25	25	25	25	25	25	19	19	19	19	19	19	19	14	14	10	10	10	10	10	10	5	0	0	0
小花忍冬 *Lonicera tatarica*	33	33	33	28	25	25	25	25	25	25	25	19	19	19	19	19	19	19	14	14	10	10	10	10	10	10	5	0	0	0

http://www.ecologica.cn

www.ecologica.cn

表 4　新疆乌鲁木齐市 31 种木本植物间的败花时间距离

Table 4　Distances of the falling flowers time between 31 woody plants in Urumqi, Xinjiang

败花时间距离/d Distances of the falling flowers time	槭树	山桃	榆树	杏树	朝鲜连翘	深碧连翘	梓树	毛樱桃	李子	天山樱桃	紫丁香	杜梨	山荆子	榆叶梅	楸子梨	斑叶稠李	海棠果	红叶海棠	苹果	五角枫	接骨木	大叶小檗	树锦鸡儿	天山花楸	黄果山楂	红瑞木	欧荚迷	红丁香	金银忍冬	栓翅卫矛	小花忍冬
槭树 *Acer palmatum*	0																													
山桃 *Amygdalus davidiana*	0	0																												
榆树 *Ulmus pomila*	6	6	0																											
杏树 *Armeniaca vulgaris*	11	11	5	0																										
朝鲜连翘 *Forsythia ovata*	11	11	5	0	0																									
深碧连翘 *Forsythia suspensa*	11	11	5	0	0	0																								
梓树 *China catalpa*	11	11	5	0	0	0	0																							
毛樱桃 *Cerasus tomentosa*	15	15	9	4	4	4	4	0																						
李子 *Prunus salicina*	15	15	9	4	4	4	4	0	0																					
天山樱桃 *Cerasus tianshanica*	20	20	14	9	9	9	9	5	5	0																				
紫丁香 *Syringa oblata*	20	20	14	9	9	9	9	5	5	0	0																			
杜梨 *Pyrus betulifolia*	25	25	19	14	14	14	14	10	10	5	5	0																		
山荆子 *Malus baccata*	25	25	19	14	14	14	14	10	10	5	5	0	0																	
榆叶梅 *Amygdalus triloba*	25	25	19	14	14	14	14	10	10	5	5	0	0	0																
楸子梨 *Pyrus ussuriensis*	25	25	19	14	14	14	14	10	10	5	5	0	0	0	0															
斑叶稠李 *Padus maackii*	25	25	19	14	14	14	14	10	10	5	5	0	0	0	0	0														
海棠果 *Malus prunifolia*	25	25	19	14	14	14	14	10	10	5	5	0	0	0	0	0	0													
红叶海棠 *Malus micromalus*	25	25	19	14	14	14	14	10	10	5	5	0	0	0	0	0	0	0												
苹果 *Malus pomila*	25	25	19	14	14	14	14	10	10	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0											
五角枫 *Acer truncatum*	30	30	24	19	19	19	19	15	15	10	10	5	5	5	5	5	5	5	5	0										
接骨木 *Sambucus williamsii*	30	30	24	19	19	19	19	15	15	10	10	5	5	5	5	5	5	5	5	0	0									
大叶小檗 *Berberis amurensis*	30	30	24	19	19	19	19	15	15	10	10	5	5	5	5	5	5	5	5	0	0	0								
树锦鸡儿 *Caragana arborescens*	36	36	30	25	25	25	25	21	21	16	16	11	11	11	11	11	11	11	11	6	6	6	0							
天山花楸 *Sorbus tianschanica*	36	36	30	25	25	25	25	21	21	16	16	11	11	11	11	11	11	11	11	6	6	6	0	0						
黄果山楂 *Crataegus chlorocarpa*	36	36	30	25	25	25	25	21	21	16	16	11	11	11	11	11	11	11	11	6	6	6	0	0	0					
红瑞木 *Swida alba*	36	36	30	25	25	25	25	21	21	16	16	11	11	11	11	11	11	11	11	6	6	6	0	0	0	0				
欧荚迷 *Viburnum sargentii*	36	36	30	25	25	25	25	21	21	16	16	11	11	11	11	11	11	11	11	6	6	6	0	0	0	0	0			
红丁香 *Syringa villosa*	41	41	35	30	30	30	30	26	26	21	21	16	16	16	16	16	16	16	16	11	11	11	5	5	5	5	5	0		
金银忍冬 *Lonicera maackii*	41	41	35	30	30	30	30	26	26	21	21	16	16	16	16	16	16	16	16	11	11	11	5	5	5	5	5	0	0	
栓翅卫矛 *Euonymus phellomanus*	41	41	35	30	30	30	30	26	26	21	21	16	16	16	16	16	16	16	16	11	11	11	5	5	5	5	5	0	0	0
小花忍冬 *Lonicera tatarica*	41	41	35	30	30	30	30	26	26	21	21	16	16	16	16	16	16	16	16	11	11	11	5	5	5	5	5	0	0	0

http://www.ecologica.cn

www.ecologica.cn

表 5 新疆乌鲁木齐市 31 种木本植物间的开花持续时间距离

Table 5 Distances of the duration of flowering period between 31 woody plants in Urumqi, Xinjiang

开花持续时间距离/d Distances of the duration of flowering period	槭树	山桃	榆树	杏树	朝鲜连翘	深碧连翘	梓树	毛樱桃	李子	天山樱桃	紫丁香	杜梨	山荆子	榆叶梅	楸子梨	斑叶稠李	海棠果	红叶海棠	苹果	五角枫	接骨木	大叶小檗	树锦鸡儿	天山花楸	黄果山楂	红瑞木	欧荚迷	红丁香	金银忍冬	栓翅卫矛	小花忍冬
槭树 *Acer palmatum*	0																													
山桃 *Amygdalus davidiana*	0	0																												
榆树 *Ulmus pomila*	1	1	0																											
杏树 *Armeniaca vulgaris*	1	1	0	0																										
朝鲜连翘 *Forsythia ovata*	2	2	1	1	0																									
深碧连翘 *Forsythia suspensa*	2	2	1	1	0	0																								
梓树 *China catalpa*	2	2	1	1	0	0	0																							
毛樱桃 *Cerasus tomentosa*	3	3	2	2	1	1	1	0																						
李子 *Prunus salicina*	3	3	2	2	1	1	1	0	0																					
天山樱桃 *Cerasus tianshanica*	3	3	2	2	1	1	1	0	0	0																				
紫丁香 *Syringa oblata*	5	5	4	4	3	3	3	2	2	2	0																			
杜梨 *Pyrus betulifolia*	6	6	5	5	4	4	4	3	3	3	1	0																		
山荆子 *Malus baccata*	6	6	5	5	4	4	4	3	3	3	1	0	0																	
榆叶梅 *Amygdalus triloba*	6	6	5	5	4	4	4	3	3	3	1	0	0	0																
楸子梨 *Pyrus ussuriensis*	6	6	5	5	4	4	4	3	3	3	1	0	0	0	0															
斑叶稠李 *Padus maackii*	6	6	5	5	4	4	4	3	3	3	1	0	0	0	0	0														
海棠果 *Malus prunifolia*	7	7	6	6	5	5	5	4	4	4	2	1	1	1	1	1	0													
红叶海棠 *Malus micromalus*	7	7	6	6	5	5	5	4	4	4	2	1	1	1	1	1	0	0												
苹果 *Malus pomila*	7	7	6	6	5	5	5	4	4	4	2	1	1	1	1	1	0	0	0											
五角枫 *Acer truncatum*	7	7	6	6	5	5	5	4	4	4	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0										
接骨木 *Sambucus williamsii*	8	8	7	7	6	6	6	5	5	5	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	0									
大叶小檗 *Berberis amurensis*	8	8	7	7	6	6	6	5	5	5	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	0	0								
树锦鸡儿 *Caragana arborescens*	10	10	9	9	8	8	8	7	7	7	5	4	4	4	4	4	3	3	3	3	2	2	0							
天山花楸 *Sorbus tianschanica*	10	10	9	9	8	8	8	7	7	7	5	4	4	4	4	4	3	3	3	3	2	2	0	0						
黄果山楂 *Crataegus chlorocarpa*	10	10	9	9	8	8	8	7	7	7	5	4	4	4	4	4	3	3	3	3	2	2	0	0	0					
红瑞木 *Swida alba*	13	13	12	12	11	11	11	10	10	10	8	7	7	7	7	7	6	6	6	6	5	5	3	3	3	0				
欧荚迷 *Viburnum sargentii*	13	13	12	12	11	11	11	10	10	10	8	7	7	7	7	7	6	6	6	6	5	5	3	3	3	0	0			
红丁香 *Syringa villosa*	17	17	16	16	15	15	15	14	14	14	12	11	11	11	11	11	10	10	10	10	9	9	7	7	7	4	4	0		
金银忍冬 *Lonicera maackii*	18	18	17	17	16	16	16	15	15	15	13	12	12	12	12	12	11	11	11	11	10	10	8	8	8	5	5	1	0	
栓翅卫矛 *Euonymus phellomanus*	28	28	27	27	26	26	26	25	25	25	23	22	22	22	22	22	21	21	21	21	20	20	18	18	18	15	15	11	10	0
小花忍冬 *Lonicera tatarica*	33	33	32	32	31	31	31	30	30	30	28	27	27	27	27	27	26	26	26	26	25	25	23	23	23	20	20	16	15	5

http://www.ecologica.cn

资源投资和收益的权衡,即:延长植物的开始持续时间,有利于植物增加花朵授粉比率,增加植物繁殖适合度,但在另一方面,开花时间延长须以自身储存的资源消耗为支撑[2,28-29]。在这种情况下,植物不可能无限制地延长开始持续时间,因此,在长期进化过程中使得植物形成了一个较稳定的开花持续时间。此外,在区域范围内,开花持续时间还可能与繁殖上资源投资和风险损失的权衡有关。因为在温带地区,大多数木本植物的开花时间在早春时节,该阶段内的气候并不像夏秋季节较为稳定,时常在植物开花时受到寒潮、降温等不利气象条件的影响[2,13,18]。植物延长开花持续时间,虽有利于增加繁殖适合度,但同时也增加了自身受损的概率。在此情况下,植物也趋向于获得一个在繁殖上资源投资与风险损失权衡上较为合适的时间点,用以增加自身的适合度[2,13,18]。将该过程上升到区域尺度,环境筛选作用使得同一地区性状表现出趋同性的特征[30],因而无论植物的初始开花时间怎样,影响植物繁殖结果的开花持续时间在同一区域内在种间保持一致。

表 6　乌鲁木齐市 31 木本植物谱系距离与开花物候距离的回归关系

Table 6　Linear regressive relations of phylogenetic distances against the flowering phenology distances between 31 woody plants of Urumqi, Xinjiang

因变量 Dependent variable	线性回归结果 Results of linear regression			
	方程 Equation	R^2	P	N
初始开花时间距离 Distances of the initial flowering time	$Y_1 = 2.30x - 7.83$	0.35	<0.05	465
败花时间距离 Distances of the falling flowers time	$Y_2 = 2.56x - 7.56$	0.31	<0.05	465
开花持续时间距离 Distances of the duration of flowering period	$Y_3 = 1.26x - 2.91$	0.13	<0.05	465

x 代表各物种间谱系距离

4.2　乔灌木开花物候差别的原因

本文中得出新疆乌鲁木齐市乔木种的初始开花和败花时间均早于灌木种(图 2)。这一结果与前人研究结论相吻合:乔木相对灌木植物,其在高度上存在优势使其对太阳的热辐射吸收能力更强,进一步累积了更多的能量,能够保证在其萌发时期就早于灌木,更早争取到光照资源的生态位,获取竞争优势[2,7,31]。另外,乔灌木在物候上的差别可能与两者在进化过程中微环境的差别有关。乔木空间位置较高,其周围环境的温度相对灌木所在地面温度较低,因而其生活史过程更适应低温环境。早春开花时节,乔木更适应低温的特点使其早一步发育,提前开始生活史过程,相较灌木种,提前开花。这一结论也在他人成果中有所反映—林下层植物开花晚于林冠层植物[7,31-32]。开花持续时间反映了植物自身的风媒和动物媒的接触时间,在本文研究结果中,木本植物的开花持续时间在乔木和灌木间没有差别(图 2)。这表明乔灌木在繁殖上投资的策略基本相同,符合进化中适合度总体增加的原则[2,7,32-33]。另外,乔灌木间开花持续时间的大体一致也反映出植物繁殖上资源投资和收益的权衡,以及在繁殖上资源投资与风险损失权衡[2,7,32-33]。

4.3　木本植物系统发育顺序与开花物候之间的关系

植物开花物候除气候是唯一影响外,还有其他因素的影响[4-9]。在最近研究成果中,谱系保守假说认为在进化中亲缘关系越近的物种,其开花物候时间越相近[34-35],但也有研究表明物种的发育顺序与开花物候没有任何关系[36]。开花物候是否受到系统发育的影响,至今没有明确答案。“谱系结构”作为在一定空间范围内物种间的进化关系以及由物种间亲缘关系组成的结构,其距离长短表征反映物种间的亲远疏近[8,12,35-36]。在本文中,依据系统发育树构建的谱系距离与物候距离线性相关,表明物种的发育顺序(地球史上的出现顺序)可能影响了物种的物候顺序,即:大多数在进化上发育越早的物种,其初始开花时间越早,败花时间也相对越早(表 2)。这可能是因为,当前存在物种主要在第四纪冰期结束后白垩纪大量爆发进化而来[10,13],冰期结束时,地球表面温度缓慢上升,其发育史环境温度较低,而随后出现的物种,地球上温度已经相对前期物种较高。因而较早出现物种对环境中的响应更低,在较低温度时,可以开花进行当年的生活史过程。相反,后期出现物种所在环境中的温度更高,让其开始当年生活史时的诱发温度较高。在物种进化过程中,这种进化顺序上的温度差别被稳定的继承下来,可能造成了物候和物种进化时间存在显著正相关关系[3,10-12]。

5 结论

本文通过收集木本植物物候数据,获取物种距离后,分析植物开花物候在种间和生活型间的差异,并运用线性回归分析物候距离与物种距离关系,得出以下结论:(1) 乌鲁木齐 31 种木本植物的乌市木本植物的开花物候波动的范围较大,但各物种的开花持续时间服从正态分布;(2) 通过乔木与灌木的比较分析,乔木的初始开花和败花时间均显著低于灌木($P<0.05$),表明乔木相对灌木,其开花和败花物候较早,较早完成开花物候的过程。另外,灌木开花物候的标准差明显偏高于乔木,说明乔木开花时间更加稳定;(3) 灌木和乔木的平均开花持续时间分别为(6±3.81)d 和(12±9.27)d,虽灌木值高于乔木,但两者间未有显著性差别($P>0.05$),表明乌鲁木齐各物种木本植物的开花持续时间接近;(4) 乌鲁木齐市木本植物初始开花时间距离和败花时间距离、开花持续时间距离与谱系距离具有显著的正线性回归关系,表明乌鲁木齐市 31 个木本物种的开花物候与谱系结构表现存在内在联系,植物在系统发育上的顺序也能影响开花物候顺序。

得出新疆乌鲁木齐市 31 木本植物的开花物候在乔灌木间存在差别,物种发育顺序能影响物种的开花物候顺序。该结果对解密物种发育与植物物候间的关系、补充物候学和系统发育学理论、丰富城市木本植物的保护理论等,均具有十分重要的科学意义,本文研究对象总数仅占新疆乌鲁木齐市 132 种木本植物的数量的 23.50%,代表性有限。在物候学研究尺度上,该篇文章研究地点仅为暖温带的干旱内陆地区,涉及研究范围较小。以上这两点都可能限制了研究结果在物候学上普适性,因此,针对物种系统发育和植物开花物候间的关系,仍需在大尺度上涉及更多物种进行研究。

参考文献(References):

[1] 方修琦, 余卫红. 物候对全球变暖响应的研究综述. 地球科学进展, 2002, 17(5): 714-719.

[2] Peñuelas J, Filella I. Responses to a warming world. Science, 2001, 294(5543): 793-795.

[3] Wright S J, Calderon O. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. Journal of Ecology, 1995, 83(6): 937-948.

[4] Davies T J, Wolkovich E M, Kraft N J B, Salamin N, Allen J M, Ault T R, Betancourt J L, Bolmgren K, Cleland E E, Cook B I, Crimmins T M, Mazer S J, McCabe G J, Pau S, Regetz J, Schwartz M D, Travers S E. Phylogenetic conservatism in plant phenology. Journal of Ecology, 2013, 101(6): 1520-1530.

[5] Bolmgren K, Eriksson O, Linder H P. Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. Evolution, 2003, 57(9): 2001-2011.

[6] Losos J B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. Ecology Letters, 2008, 11(10): 995-1003.

[7] Boyle W A, Bronstein J L. Phenology of tropical understory trees: patterns and correlates. Revista De Biología Tropical, 2012, 60(4): 1415-1430.

[8] Staggemeier V G, Diniz-Filho J A F, Morellato L P C. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). Journal of Ecology, 2010, 98(6): 1409-1421.

[9] Prinzing A, Durka W, Klotz S, Brandl R. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2001, 268(1483): 2383-2389.

[10] Kochmer J P, Handel S N. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. Ecological Monographs, 1986, 56(4): 303-325.

[11] 黄建雄, 郑凤英, 米湘成. 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响. 植物生态学报, 2010, 34(3): 309-315.

[12] Blomberg S P, Garland T, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. Evolution, 2003, 57(4): 717-745.

[13] Johnson S D. Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonality in the Cape flora. Journal of Ecology, 1993, 81(3): 567-572.

[14] Du Y J, Mao L F, Queenborough S A, Freckleton R P, Chen B, Ma K P. Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China. Global Ecology and Biogeography, 2015, 24(8): 928-938.

[15] Major J E, Mosseler A, Johnsen K H, Rajora O P, Barsi D C, Kim K H, Park J M, Campbell M. Reproductive barriers and hybridity in two spruces, *Picea rubens* and *Picea mariana*, sympatric in eastern North America. Canadian Journal of Botany, 2005, 83(2): 163-175.

[16] Frankie G W, Baker H G, Opler P A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the Lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology, 1974, 62(3): 881-919.

[17] Silvertown J, Dodd M, Gowing D, Lawson C, McConway K. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. Ecology, 2006, 87(sp7): S39-S49.

[18] Munguía-Rosas M A, Ollerton J, Parra-Tabla V, De-Nova J A. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. Ecology Letters, 2011, 14(5): 511-521.

[19] 李新蓉, 谭敦炎. 新疆沙冬青(*Ammopiptanthus nanus*)的开花物候与环境的关系. 中国沙漠, 2007, 27(4): 572-578.

[20] 马文宝, 施翔, 张道远, 尹林克. 准噶尔无叶豆的开花物候与生殖特征. 植物生态学报, 2008, 32(4): 760-767.

[21] 李芳, 黄俊华, 朱军. 乌鲁木齐市居住区木本植物物种多样性调查研究. 中国园林, 2012, 28(6): 90-94.

[22] 马勇刚, 张弛, 塔西甫拉提·特依拜. 中亚及中国新疆干旱区植被物候时空变化. 气候变化研究进展, 2014, 10(2): 95-102.

[23] 安争夕. 新疆植物志. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 1999.

[24] 祖元刚, 毛子军, 袁晓颖, 赵玉香. 白桦的开花时间及生殖构件的数量与树龄和树冠层次的关系. 生态学报, 2000, 20(4): 673-677.

[25] Webb C O, Ackerly D D, Kembel S W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. Bioinformatics, 2008, 24(18): 2098-2100.

[26] Ruzgar E, Erciyes K. Clustering based distributed phylogenetic tree construction. Expert Systems with Applications, 2012, 39(1): 89-98.

[27] Powell L E, Swartz H J, Pasternak G, Maybee C G. Time of flowering in spring: Its regulation in temperate zone woody plants. Biologia Plantarum, 1986, 28(2): 81-84.

[28] Zhao T T, Schwartz M D. Examining the onset of spring in Wisconsin. Climate Research, 2003, 24(1): 59-70.

[29] Peñuelas J, Filella I, Zhang X Y, Llorens L, Ogaya R, Lloret F, Comas P, Estiarte M, Terradas J. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. New Phytologist, 2004, 161(3): 837-846.

[30] Ulrich W, Zaplata M K, Winter S, Schaaf W, Fischer A, Soliveres S, Gotelli N J. Species interactions and random dispersal rather than habitat filtering drive community assembly during early plant succession. Oikos, 2016, 125(5): 698-707.

[31] Bolnick D I, Ingram T, Stutz W E, Snowberg L K, Lau O L, Paul J S. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 277(1689): 1789-1797.

[32] Chávez-Pesqueira M, Núñez-Farfán J. Habitat fragmentation changes the adaptive value of seed mass for the establishment of a tropical canopy tree. Biotropica, 2016, 48(5): 628-637.

[33] Lawrence D, Barraclough T G. Evolution of resource use along a gradient of stress leads to increased facilitation. Oikos, 2016, 125(9): 1284-1295.

[34] Wiens J J, Graham C H. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2005, 36(1): 519-539.

[35] Wiens J J, Ackerly D D, Allen A P, Anacker B L, Buckley L B, Cornell H V, Damschen E I, Davies T J, Grytnes J A, Harrison S P, Hawkins B A, Holt R D, McCain C M, Stephens P R. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. Ecology Letters, 2010, 13(10): 1310-1324.

[36] 胡小丽, 张杨家豪, 米湘成, 杜彦君, 常朝阳. 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. 生物多样性, 2015, 23(5): 601-609.

www.ecologica.cn