

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2022.60744

钟玉琴, 敏文睿, 赵祥, 侯勤正. 蓝翠雀花退化雄蕊的功能及其适应意义 [J]. 植物科学学报, 2022, 40(6): 744~750

Zhong YQ, Min WR, Zhao X, Hou QZ. Ecological function and adaptive significance of staminodes in *Delphinium caeruleum* Jacq. ex Camb [J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(6): 744~750

蓝翠雀花退化雄蕊的功能及其适应意义

钟玉琴, 敏文睿, 赵祥*, 侯勤正*

(西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070)

摘要: 以蓝翠雀花(*Delphinium caeruleum* Jacq. ex Camb)为材料, 通过人工去除退化雄蕊, 分析了退化雄蕊去除后, 植物的访花昆虫数量、花粉数量和质量、植食者啃食率、坐果率及结籽率的变化, 以探究植物退化雄蕊的生态功能及其适应性意义。结果显示, 人工去除退化雄蕊后, 传粉者的访花次数明显降低, 雨水冲刷及阳光直射会导致其花粉数量和活力显著下降。与对照相比, 去除退化雄蕊还会造成植株坐果率及结籽率显著降低, 而对昆虫啃食率没有显著影响。研究结果说明, 蓝翠雀花的退化雄蕊是其吸引传粉昆虫的重要器官, 可以有效避免雨水冲刷及阳光直射的损害, 从而提高繁殖适合度, 但不能阻止植食者对花内器官的啃食, 退化雄蕊对于蓝翠雀花应对外界极端环境具有重要的适应意义。

关键词: 蓝翠雀花; 退化雄蕊; 生态功能; 适应意义

中图分类号: Q944.43

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2022)06-0744-07

Ecological function and adaptive significance of staminodes in *Delphinium caeruleum* Jacq. ex Camb

Zhong Yu-Qin, Min Wen-Rui, Zhao Xiang*, Hou Qin-Zheng*

(School of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: We analyzed changes in the number of visiting insects, pollen quantity and quality, herbivore eating rate, and fruit and seed set ratios after removal of staminodes in a *Delphinium caeruleum* Jacq. ex Camb population to explore their ecological function and adaptive significance. Results showed that number of visits was significantly reduced after artificial removal of the staminodes, and pollen number and vitality were significantly reduced by rain and solar radiation. Compared with natural conditions, removing the staminodes also significantly reduced the fruit and seed set ratios, but had no significant effect on the herbivore eating rate. These findings indicate that the staminode is an important organ for *D. caeruleum* to attract pollinators and can improve reproductive fitness by limiting rain and solar radiation damage, but cannot prevent herbivores from eating the internal flower organs. Thus, the staminode may have important adaptive significance for *D. caeruleum* to cope with unfavorable environmental conditions.

Key words: *Delphinium caeruleum*; Staminodes; Ecological function; Adaptive significance

被子植物花部特征的演化一直是进化生物学家关注的热点。花部特征的演化主要受到传粉者的选

择驱动^[1-3], 同时也受到多种非传粉因子的影响, 如植食作用^[4]、盗蜜行为^[5]以及环境因素^[6-8]等。

收稿日期: 2022-06-25, 修回日期: 2022-08-26。

基金项目: 国家自然科学基金(31860051, 31360044)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31860051, 31360044).

作者简介: 钟玉琴(1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物繁殖生态学(E-mail: zyq5152021@163.com)。

* 通讯作者(Authors for correspondence. E-mail: hou_qzh@nwnu.edu.cn; xiangzhao1994@126.com)。

根据结构和功能的协同进化理论, 结构的进化要与其所执行的功能相吻合, 因而功能是结构进化的主要动力。研究植物特殊花结构和花形态的功能对于理解被子植物花特征的演化具有重要意义, 而植物的退化雄蕊是研究者们所关注的问题之一。

退化雄蕊是指发育完全后没有产生可育花粉或不能散粉行使其雄性功能的雄蕊^[9]。近年来对功能性退化雄蕊有了比较深入的研究。陈珊等^[10]根据功能性退化雄蕊所执行的功能将其分为8类, 分别为: 信号型、报酬型、欺骗传粉型、辅助传粉昆虫在花内活动、“扳机”结构、花粉二级呈现、保护其他花结构和避免自交。目前有关退化雄蕊的功能的研究主要集中于两个方面, 一方面为退化雄蕊对昆虫的吸引作用^[11-14]; 另一方面集中于退化雄蕊的精巧结构及其适应意义的研究, 如“扳机”结构、杠杆结构和陷阱结构等^[15-19]。此外, 在元参属(*Pentstemon*)、*Darwinia* 和 *Verticordia* 属中, 退化雄蕊还会形成物理屏障从而保护花内部结构以防止受到昆虫伤害^[20, 21]。

蓝翠雀花(*Delphinium caeruleum* Jacq. ex Camb)隶属于毛茛科翠雀属, 该属植物的花主要由5枚萼片组成, 其中后面1枚萼片延长形成距; 花瓣2枚, 末端延伸形成蜜距, 伸于萼距内; 花瓣末端的特化蜜腺产生大量花蜜贮存于距内。雄蕊两侧外方各有1枚退化雄蕊, 两个具爪的蓝色花瓣状退化雄蕊的瓣片形成了“门”式结构^[22]。该属植物主要分布于青藏高原地区, 气候条件严酷, 以低温、多雨、强风、强紫外辐射等为特征, 植物生长季节较短, 温度昼夜波动极大, 夏季暴风雨频发^[23], 而雨水冲刷与阳光辐射会降低花药和柱头上花粉的数量和质量, 进而降低花雄性和雌性的适合度^[24-26]。由于此类退化雄蕊大而醒目且覆盖着花药和柱头, 因此推测该结构可能起着吸引昆虫与保护花内器官的双重作用。目前有关蓝翠雀花退化雄蕊的研究仅见于张婵等^[13]对退化雄蕊鬃毛生态功能的报道, 不过由于不良天气的影响, 其鬃毛可以作为蜜导吸引昆虫的结论尚缺乏传粉昆虫的统计数据, 因此此类退化雄蕊具有何种生态学功能目前尚不清楚。本研究以蓝翠雀花为材料, 探究了退化雄蕊对翠雀属植物雄性和雌性繁殖适合度的影响, 拟解决以下问题: (1)退化雄蕊对蓝翠雀花的花内结构是否具有保护作用? (2)退化雄蕊对蓝翠雀花

雌雄适合度有何影响? 研究结果旨在为揭示退化雄蕊在被子植物系统进化中的意义提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究地点位于甘肃省合作市兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站, 该研究站位于甘南藏族自治州北部($33^{\circ}06'30''N \sim 35^{\circ}32'35''N$, $100^{\circ}44'45''E \sim 104^{\circ}45'30''E$), 地处青藏高原东北部, 平均海拔3000 m以上, 年均气温 $-0.5^{\circ}C \sim 3.5^{\circ}C$, 年均降水量约为545 mm。

1.2 研究材料

蓝翠雀花高8~60 cm, 伞房花序, 有花1~7朵; 花有5个萼片, 萼片呈紫蓝色; 椭圆状倒卵形或椭圆形; 退化雄蕊大而明显, 呈蓝色, 腹面被黄色鬃毛; 花瓣蓝色, 无毛; 雄蕊多数, 心皮4~5个(图1)。花期为7~9月。

1.3 研究方法

1.3.1 访花昆虫及访花次数

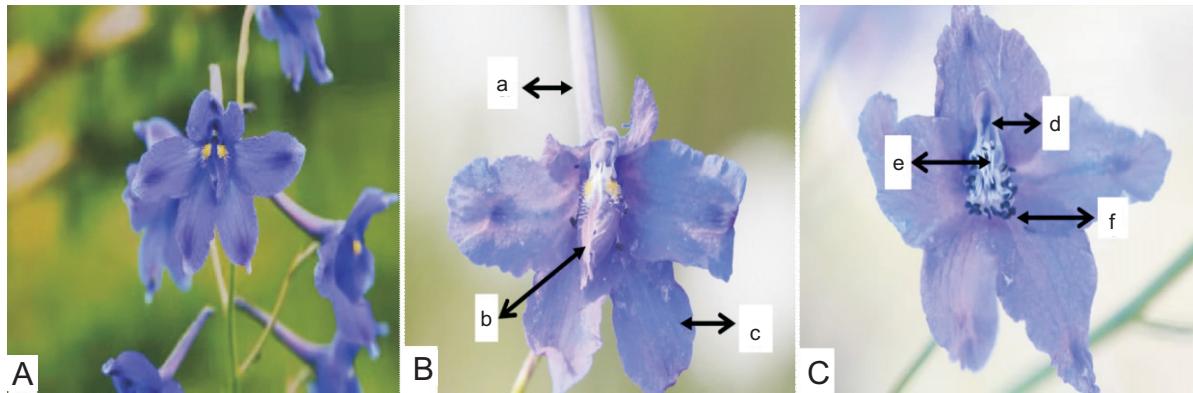
在蓝翠雀花居群盛花期, 随机选取3 m × 3 m的样方, 每一样方内约含10株蓝翠雀花, 选取并标记其中长势基本一致的6株蓝翠雀花植株上的30朵单花, 在晴天对其进行两种状态访花昆虫和访花次数观察(各15朵): (1)自然状态下访花昆虫及次数观察; (2)去除退化雄蕊处理。在1.5 m外(减少对昆虫的干扰)观察5 d, 每天观察12 h, 并记录所有访花昆虫的访花次数和行为。

1.3.2 阳光照射

蓝翠雀花盛花期开始前, 在约为100株的样地中随机选取30株蓝翠雀花, 标记120个长势一致的花蕾分4组(每组30个), 并全部进行套袋处理, 待其开花后去除套袋, 在光线良好的晴天, 光强为($129\ 800 \pm 10\ 218$) Lux, 温度为(33.8 ± 2.4) °C条件下进行以下处理: (1)自然状态光照3 h; (2)自然光照6 h; (3)去除退化雄蕊自然状态光照3 h; (4)去除退化雄蕊自然光照6 h。光照结束后将4组花朵取回实验室测量花粉萌发率。用毛笔分别蘸取每朵花的花粉置于3张蔗糖浓度均为5%、硼酸浓度为4%的凹玻片中萌发24 h, 室内光学显微镜下统计花粉的萌发情况。

1.3.3 雨水冲刷

蓝翠雀花盛花期开始前, 在约为100株的样



A: 花序; B: 花正面观; C: 去除退化雄蕊后花正面观。a: 蜜距; b: 退化雄蕊; c: 花萼; d: 花瓣; e: 散粉花药; f: 未散粉花药。
A: Inflorescence; B: Front view; C: Front view with staminodes removed. a: Nectariferous spur; b: Staminode; c: Calyx; d: Flower petals; e: Anther with pollen; f: Anther without pollen.

图 1 蓝翠雀花的花部结构
Fig. 1 Floral structure of *Delphinium caeruleum*

地中随机选取 30 株蓝翠雀花, 标记长势一致的 90 个花蕾分 3 组(每组 30 个), 并全部进行套袋处理, 待花药上翘 3~4 个且处于散粉状态, 在即将降雨时进行以下处理: (1)摘除套袋, 去除退化雄蕊任雨水冲刷; (2)摘除套袋, 自然状态任雨水冲刷; (3)保留套袋任雨水冲刷。在雨水结束后取回处理花朵, 实验室用光学显微镜检测花药表面的花粉数目。

1.3.4 坐果率与结籽率

蓝翠雀花盛花期开始前, 在约为 100 株的样地中随机选取 15 株蓝翠雀花, 并标记长势一致的 60 个花蕾分 2 组(每组 30 个), 套袋处理并标记, 待其开花后去除套袋进行以下处理: (1)去除退化雄蕊; (2)自然状态。记录结籽率和坐果率。结籽率及座果率分别采用以下公式计算: 结籽率 = 发育种子数 / (发育种子数 + 败育种子数) × 100%; 坐果率 = 最终形成果实数 / 心皮数 × 100%。

1.3.5 昆虫啃咬观察

蓝翠雀花盛花期开始前, 选取植株生长相对集中的 3 块小样地, 样地间隔 100 m, 在每块样地选取 20 株生长一致的翠雀植株, 标记 100 个长势一致的花蕾分 2 组(每组 50 个), 并全部进行套袋处理, 待其开花后去除套袋进行以下处理。将其中 1 组去除退化雄蕊, 另 1 组保留退化雄蕊作为自然对照, 在自然状态下观察雄蕊被啃咬的情况。

1.4 统计分析

所有数据平均值的计算与统计分析均在 SPSS 20.0 软件中进行, 采用 Independent-

samples *t* 检验比较两组数据的差异, 采用 One-way ANOVA 比较 3 组或 3 组以上数据的差异。

2 结果与分析

2.1 访花昆虫及访花次数分析

本研究发现, 蓝翠雀花的主要访花昆虫为兴熊蜂(*Bombus impetuosus* Smith), 在 5 d 中兴熊蜂对 15 朵自然状态下花的访花次数共计 26 次; 其次为火红熊蜂(*B. pyrosoma* Morawitz)和小雅熊蜂(*B. lepidus* Skorikov), 5 d 中访花次数分别为 12 和 13 次(表 1、图 2)。去除退化雄蕊后, 访花昆虫的种类无明显变化, 但 3 种访花昆虫的访花次数均降低(表 1)。

表 1 5 d 内蓝翠雀花访花昆虫种类及访花次数
Table 1 Visiting insect species and number of visits to *Delphinium caeruleum* over five days

物种 Species	自然对照 Natural control		去除退化雄蕊 Staminodes removed	
	访花次数 Number of visits	访花次数 Number of visits	访花次数 Number of visits	访花次数 Number of visits
兴熊蜂 <i>Bombus impetuosus</i>	26	3	26	3
小雅熊蜂 <i>B. lepidus</i>	12	10	12	10
火红熊蜂 <i>B. pyrosoma</i>	13	6	13	6
总计 Total	51	19	51	19

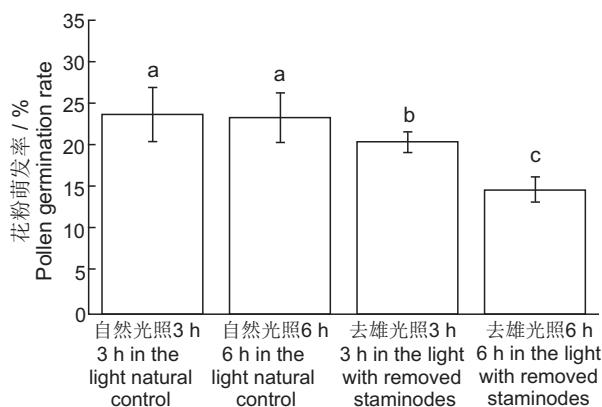
2.2 阳光照射对花粉萌发率的影响

在自然状态下光照 3 和 6 h 后, 蓝翠雀花的花粉萌发率分别为 (23.82 ± 3.23)% 和 (23.38 ± 2.89)%, 但两种处理间不存在显著差异。去除退化雄蕊后, 再光照 3 h, 花粉萌发率为 (20.48 ± 1.29)%(图 3), 显著低于自然光照下的对照组, 且



A: 火红熊蜂(*Bombus pyrosoma*)；B: 小雅熊蜂(*B. lepidus*)；C: 兴熊蜂(*B. impetuosus*)。

图2 蓝翠雀花访花昆虫
Fig. 2 Visiting insect species



不同字母表示在 $P < 0.05$ 水平差异显著, 下同。

Different letters indicate significant difference at $P < 0.05$ level, same below.

图3 蓝翠雀花去除退化雄蕊经阳光照射不同时间后的花粉萌发率

Fig. 3 Pollen germination rate of *Delphinium caeruleum* with and without staminodes removed under different periods of sunlight exposure

随着光照时间增加, 花粉萌发率进一步降低, 说明退化雄蕊可以显著降低阳光直射对蓝翠雀花花粉萌发率的影响。

2.3 雨水冲刷对花粉数量的影响

如图4所示, 雨水冲刷后, 去除退化雄蕊的花粉数量为 (489.5 ± 45.35) 个, 显著低于自然对照组的 (624.5 ± 88.5) 个, 而自然对照组和套袋组之间不存在显著差异(图4)。结果说明蓝翠雀花的退化雄蕊可以有效避免雨水冲刷对花内器官的损害。

2.4 结籽率与坐果率分析

蓝翠雀花在自然状态下的坐果率为 $(68.75 \pm 8.33)\%$, 而去除退化雄蕊处理后的坐果率 $((47.31 \pm 8.43)\%)$ 显著下降。结籽率也呈现类似的趋势, 去除退化雄蕊组的结籽率 $((35.1 \pm 7.11)\%)$ 显著低于自然对照组 $((49.36 \pm 6.56)\%)$ (表2)。

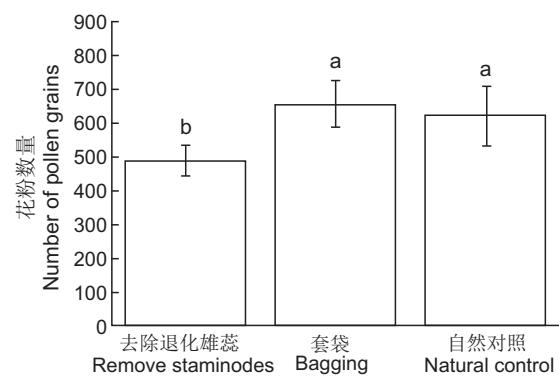


图4 蓝翠雀花在去除退化雄蕊、套袋、自然状态下经雨水冲刷后的花粉数量

Fig. 4 Pollen grain count of *Delphinium caeruleum* with and without staminodes, bagging after rain wash

表2 结籽率及坐果率

Table 2 Seed and fruit set ratios

组 Group	结籽率 / % Seed set ratio	坐果率 / % Fruit set ratio
自然对照	49.36 ± 6.56 a	68.75 ± 8.33 a
去除退化雄蕊	35.1 ± 7.11 b	47.31 ± 8.43 b

注: 不同字母表示在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。

Note: Different letters indicate significant difference at $P < 0.05$ level.

2.5 昆虫啃咬观察

蓝翠雀花花内结构的植食者为一种膜翅目昆虫的幼虫, 主要取食花药和花丝(图5)。去除退化雄



图5 蓝翠雀花植食昆虫示意图

Fig. 5 Schematic of herbivorous insects on *Delphinium caeruleum*

蕊后, 唾咬率为 $(26.53 \pm 3.42)\%$; 而对照组的唾咬率为 $(25.2 \pm 2.32)\%$, 二者不存在显著性差异。该结果表明蓝翠雀花的退化雄蕊不能阻止植食者对花内器官的啃食。

3 讨论

退化雄蕊的一个极其重要的功能是对传粉者的吸引作用。退化雄蕊通常比较大甚至呈花瓣状, 普遍发生于番杏科、玉蕊科、亚麻科、帽花木科、豆科、刺莲花科的一些属中^[20, 27, 28]。该类退化雄蕊对传粉过程及效率有着重要的调节作用^[9]。张婵等^[13]对蓝翠雀花退化雄蕊鬃毛的功能进行了研究, 发现鬃毛具有蜜导的作用, 可以增加植物的花粉输出, 从而提高植物的雄性繁殖适合度。本研究也支持这一观点, 去除退化雄蕊后, 蓝翠雀花的访花次数下降, 说明翠雀属的退化雄蕊对于吸引传粉昆虫有重要意义。

雨水冲刷会降低花药和柱头的花粉数量, 同时也会稀释花蜜, 从而损害植物的繁殖^[21, 24-26]。研究表明, 植物的花可以通过以下适应策略来减少雨水造成的潜在损害: (1)花冠下垂; (2)花器官特化, 如宝盖草(*Lamium amplexicaule* L.)特化的花冠上唇, 秋茄参(*Mandragora autumnalis* Bertal)花冠管中的簇生鬃毛; (3)具狭窄的管状花冠; (4)花闭合; (5)改变花的朝向^[8, 29, 30]。以上措施除了保护花内生殖器官之外, 也可以避免雨水稀释花蜜^[31]。除此之外, Sprengel^[32]及 Fulton^[33]提出 *Scrophularia Lyrata* Willd. 和 *S. scorodonia* L. 中的退化雄蕊可能是阻止雨水进入花内的物理屏障。Rodríguez-Riaño 等^[21]对玄参属(*Scrophularia*)中退化雄蕊的研究支持了上述观点。本研究中, 去除退化雄蕊显著降低了蓝翠雀花的花粉数量, 说明其退化雄蕊具有类似的机制。此外, 花粉作为植物繁殖的重要功能单元极容易受到 UV-B 辐射以及阳光直射带来的高温等因素的影响^[34-36]。因此, 对于不具有花粉保护措施的植物而言, 花粉暴露于阳光直射之下(尤其是强紫外线辐射)会造成较强程度的花粉破坏^[7]。植物可以通过花冠下垂以及花闭合等措施来保护花粉免受外界极端环境的损害^[8, 37-40]。相比于自然对照组, 去除退化雄蕊后, 蓝翠雀花的花粉活力在阳光直射下显著下降, 并且随着阳光直射时间增长而下降, 表明退化

雄蕊可以有效降低阳光直射对花粉的损害。以上结果表明, 雨水及阳光辐射在高原植物的花部结构进化中起到了重要推动作用, 而蓝翠雀花的退化雄蕊正是极端环境选择压力下植物与环境相适应的结果。

本研究中, 去除退化雄蕊显著降低了蓝翠雀花的坐果率与结籽率, 可能主要受传粉者访花次数下降的影响。此外, 雨水冲刷和阳光直射会导致花粉质量及数量下降, 这种花粉折扣也可能导致结籽率的下降。植物花内环境的稳定对于植物的繁殖有着重要意义^[41-45], 而去除退化雄蕊无疑会破坏这种稳定的内环境, 从而影响其花内器官的发育, 导致后代适合度的降低。昆虫与植物间的相互作用对植物花部结构进化有着重要的选择作用^[46], 除了作为传粉者对花性状和交配系统进行选择, 还可以作为植食者对防御性状的进化施加选择压力^[47-50]。研究表明, 植物的退化雄蕊具有保护花内器官的作用。Endress^[20]的研究发现木兰藤科植物内轮退化雄蕊可以将雌蕊群包住, 以防被昆虫食用。金莲木科、毛茛科耧斗菜属(*Aquilegia*)以及玉蕊科的退化雄蕊也具有类似的功能^[51-53]。而柳叶菜科的退化雄蕊则起着保护可育雄蕊的作用^[54]。蓝翠雀花去除退化雄蕊后与自然状态下的昆虫啃食率无显著差异, 表明蓝翠雀花的退化雄蕊可能没有阻止植食者的功能。不过不同居群中植食者的种类与体型可能存在较大的差异, 而本实验仅在蓝翠雀花的一个居群中进行, 因此要准确理解蓝翠雀花退化雄蕊与植食者的关系还需在多个居群开展进一步的研究。

参考文献:

- [1] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学的研究进展[J]. 科学通报, 2000, 45(3): 225-237.
Huang SQ, Guo YH. New advances in pollination biology and the studies in China[J]. Chinese Science Bulletin, 2000, 45(16): 1441-1447.
- [2] 黄双全. 植物与传粉者相互作用的研究及其意义[J]. 生物多样性, 2007, 15(6): 569-575.
Huang SQ. Studies on plant-pollinator interaction and its significances[J]. Biodiversity Science, 2007, 15(6): 569-575.
- [3] Hattori M, Nagano Y, Itino T. Geographic variation in flower size and flower-visitor composition of two bumblebee-pollinated, spring-flowering herbs, *Lamium album* L. var. *barbatum* (Lamiaceae) and *Meehania urticifolia* (La -
<http://www.plantscience.cn>

- miaceae) [J]. *Amer J Plant Sci*, 2015, 6(5): 737–735.
- [4] Cariveau D, Irwin RE, Brody AK, Garcia-Mayeya LS, von der Ohe A. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits [J]. *Oikos*, 2004, 104(1): 15–26.
- [5] Zhang C, Irwin RE, Wang Y, He YP, Yang YP, Duan YW. Selective seed abortion induced by nectar robbing in the selfing plant *Comastoma pulmonarium* [J]. *New Phytol*, 2011, 192(1): 249–255.
- [6] Hase AV, Cowling RM, Ellis AG. Petal movement in cape wildflowers protects pollen from exposure to moisture [J]. *Plant Ecol*, 2006, 184(1): 75–87.
- [7] Zhang C, Yang YP, Duan YW. Pollen sensitivity to ultraviolet-B (UV-B) suggests floral structure evolution in alpine plants [J]. *Sci Rep*, 2014, 4: 4520.
- [8] 侯勤正, 任昱兰, 文静, 赵东光, 王思源. 灌木铁线莲繁育系统特征及其花下垂现象的适应性意义 [J]. 西北植物学报, 2016, 36(11): 2283–2290.
- Hou QZ, Ren YL, Wen J, Zhao DG, Wang SY. Breeding system characters and the adaptive significances of downward orientation flowers in *Clematis fruticosa* Turcz. [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2016, 36(11): 2283–2290.
- [9] Appleton AD, Schenk JJ. Evolution and development of staminodes in *Paronychia* (Caryophyllaceae) [J]. *Int J Plant Sci*, 2021, 182(5): 377–388.
- [10] 陈珊, 任宗昕, 王红, 吴丁. 被子植物退化雄蕊的功能类型及其意义 [J]. 植物分类与资源学报, 2015, 37(6): 683–692.
- Chen S, Ren ZX, Wang H, Wu D. The classification and functional significance of staminodes in angiosperms [J]. *Plant Diversity and Resources*, 2015, 37(6): 683–692.
- [11] Li BX, Xu FX. Homology and functions of inner staminodes in *Anaxagorea javanica* (Annonaceae) [J]. *AoB Plants*, 2020, 12(6): plaa057.
- [12] Wang ML, Huang SY, Li MR, McKey D, Zhang L. Staminodes influence pollen removal and deposition rates in nectar-rewarding self-incompatible *Phanera yunnanensis* (Caesalpinoideae) [J]. *J Trop Ecol*, 2019, 35(1): 34–42.
- [13] 张婵, 查绍琴, 杨水平, 段元文. 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, 2012, 20(3): 348–353.
- Zhang C, Zha SQ, Yang YP, Duan YW. Effects of the yellow barbs of the staminodes on reproductive success of *Delphinium caeruleum* (Ranunculaceae) [J]. *Biodiversity Science*, 2012, 20(3): 348–353.
- [14] Edens-Meier R, Westhus E, Bernhardt P. Floral biology of large-flowered *Thelymitra* species (Orchidaceae) and their hybrids in Western Australia [J]. *Telopea*, 2013, 15: 165–183.
- [15] Bänziger H, Sun HQ, Luo YB. Pollination of a slippery lady slipper orchid in south-west China: *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) [J]. *Bot J Linn Soc*, 2005, 148(3): 251–264.
- [16] Classen-Bockhoff R, Heller A. Floral synorganization and secondary pollen presentation in four marantaceae from Costa Rica [J]. *Int J Plant Sci*, 2008, 169(6): 745–760.
- [17] Li P, Luo Y, Bernhardt P, Kou Y, Perner H. Pollination of *Cypripedium plectrochilum* (Orchidaceae) by *Lasioderum spp.* (Halictidae): the roles of generalist attractants versus restrictive floral architecture [J]. *Plant Biol*, 2008, 10(2): 220–230.
- [18] Ley AC, Claßen-Bockhoff R. Pollination syndromes in African Marantaceae [J]. *Ann Bot*, 2009, 104(1): 41–56.
- [19] 张勃, 孙杉, 张志强, 李庆军. 杠杆状雄蕊及其进化生态学意义 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 89–99.
- Zhang B, Sun S, Zhang ZQ, Li QJ. A review of the evolutionary and ecological significance of lever-like stamens [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 89–99.
- [20] Endress PK. The role of inner staminodes in the floral display of some relic *Magnoliales* [J]. *Plant Syst Evol*, 1984, 146(3–4): 269–282.
- [21] Rodríguez-Riaño T, Valtueña FJ, López J, Navarro-Pérez ML, Pérez-Bote JL, Ortega-Olivencia A. Evolution of the staminode in a representative sample of *Scrophulariaceae* and its role as nectar safeguard in three widespread species [J]. *Sci Nat*, 2015, 102(5–6): 37.
- [22] Wang WC, Fu DZ, Li LQ, Bartholomew B, Brach AR, et al. *Ranunculaceae* [M]//Wu ZY, Raven PH, Hong DY, eds. *Floral of China*. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2001: 133–438.
- [23] 张婵, 安宇梦, Jäschke Y, 王林林, 周知里, 等. 青藏高原及周边高山地区的植物繁殖生态学研究进展 [J]. 植物生态学报, 2020, 44(1): 1–21.
- Zhang C, An YM, Jäschke Y, Wang LL, Zhou ZL, et al. Processes on reproductive ecology of plant species in the Qinghai-Xizang Plateau and adjacent highlands [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(1): 1–21.
- [24] Wang Y, Meng LH, Yang YP, Duan YW. Change in floral orientation in *Anisodus luridus* (Solanaceae) protects pollen grains and facilitates development of fertilized ovules [J]. *Amer J Bot*, 2010, 97(10): 1618–1624.
- [25] Dafni A. Autumnal and winter pollination adaptations under Mediterranean conditions [J]. *Bocconeia*, 1996, 5: 171–181.
- [26] Mao YY, Huang SQ. Pollen resistance to water in 80 angiosperm species: flower structures protect rain-susceptible pollen [J]. *New Phytol*, 2009, 183(3): 892–899.
- [27] Armstrong JE, Irvine AK. Functions of staminodia in the

- beetle-pollinated flowers of *Eupomati laurina* [J]. *Biotropica*, 1990, 22(4): 429–431.
- [28] Botnaru L, Schenk JJ. Staminode evolution in *Mentzelia* section *Bartonia* (Loasaceae) and its impact on insect visitation rates [J]. *Bot J Linn Soc*, 2019, 190(2): 151–164.
- [29] Weberling F. Morphology of Flowers and Inflorescences [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1989: 405.
- [30] Corbet SA. Pollination and the weather [J]. *Isr J Bot*, 1990, 39(1–2): 13–30.
- [31] Aizen MA. Down-facing flowers, hummingbirds and rain [J]. *Taxon*, 2003, 52(4): 675–680.
- [32] Sprengel CK. Das Entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen [M]. Berlin: Bei Friedrich Vieweg Dem Aeltern, 1793; 1–431.
- [33] Fulton TW. The inflorescence, floral structure and fertilisation of *Scrophularia aquatica* and *S. nodosa* [J]. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*, 1886, 16(1–4): 379–389.
- [34] Aylor DE. Survival of maize (*Zea mays*) pollen exposed in the atmosphere [J]. *Agric Forest Meteor*, 2004, 123(3–4): 125–133.
- [35] Sato S, Peet MM, Thomas JF. Determining critical pre- and post-anthesis periods and physiological processes in *Lycopersicon esculentum* Mill. exposed to moderately elevated temperatures [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(371): 1187–1195.
- [36] Feng HY, An LZ, Tan LL, Hou ZD, Wang XL. Effect of enhanced ultraviolet-B radiation on pollen germination and tube growth of 19 taxa in vitro [J]. *Environ Exp Bot*, 2000, 43(1): 45–53.
- [37] Pressman E, Moshkovitch H, Rosenfeld K, Shaked R, Gamliel B, Aloni B. Influence of low night temperatures on sweet pepper flower quality and the effect of repeated pollinations, with viable pollen, on fruit setting [J]. *J Hort Sci Biotechnol*, 1998, 73(1): 131–136.
- [38] Von Hase A, Cowling RM, Ellis AG. Petal movement in cape wildflowers protects pollen from exposure to moisture [J]. *Plant Ecol*, 2006, 184(1): 75–87.
- [39] Wu JY, Jin C, Qu HY, Tao ST, Xu GH, et al. Low temperature inhibits pollen viability by alteration of actin cytoskeleton and regulation of pollen plasma membrane ion channels in *Pyrus pyrifolia* [J]. *Environ Exp Bot*, 2012, 78: 70–75.
- [40] Prokop P, Jersáková J, Fančovičová J, Pipíška M. Flower closure enhances pollen viability in *Crocus discolor* G. Reuss [J]. *Flora*, 2019, 250: 68–71.
- [41] Bynum MR, Smith WK. Floral movements in response to thunderstorms improve reproductive effort in the alpine species *Gentiana algida* (Gentianaceae) [J]. *Amer J Bot*, 2001, 88(6): 1088–1095.
- [42] Van Doorn WG, van Meeteren U. Flower opening and closure: a review [J]. *J Exp Bot*, 2003, 54(389): 1801–1812.
- [43] He YP, Duan YW, Liu JQ, Smith WK. Floral closure in response to temperature and pollination in *Gentiana straminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Plant Syst Evol*, 2005, 256(1–4): 17–33.
- [44] Zhang S, Ai HL, Yu WB, Wang H, Li DZ. Flower heliotropism of *Anemone rivularis* (Ranunculaceae) in the Himalayas: effects on floral temperature and reproductive fitness [J]. *Plant Ecol*, 2010, 209(2): 301–312.
- [45] Hou QZ, Zhao X, Pang X, Duan ML, Ehmet N, et al. Why flowers close at noon? A case study of an alpine species *Gentianopsis paludosa* (Gentianaceae) [J]. *Ecol Evol*, 2022, 12(1): e8490.
- [46] Guimarães PR, Pires MM, Jordano P, Bascompte J, Thompson JN. Indirect effects drive coevolution in mutualistic networks [J]. *Nature*, 2017, 550(7677): 511–514.
- [47] Kalisz S, Vogler DW, Hanley KM. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating [J]. *Nature*, 2004, 430(7002): 884–887.
- [48] Gervasi DDL, Schiestl FP. Real-time divergent evolution in plants driven by pollinators [J]. *Nat Commun*, 2017, 8: 14691.
- [49] Agrawal AA, Hastings AP, Johnson MTJ, Maron JL, Salminen JP. Insect herbivores drive real-time ecological and evolutionary change in plant populations [J]. *Science*, 2012, 338(6103): 113–116.
- [50] Züst T, Heichinger C, Grossniklaus U, Harrington R, Kliebenstein DJ, Turnbull LA. Natural enemies drive geographic variation in plant defenses [J]. *Science*, 2012, 338(6103): 116–119.
- [51] Cronquist A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants [M]. New York: Columbia University Press, 1981: 599–600.
- [52] Brayshaw TC. Buttercups, Waterlilies and their Relatives in British Columbia [M]. New York: Columbia University Press, 1989: 1–253.
- [53] Prance GT. The pollination and androphore structure of some Amazonian Iecythidaceae [J]. *Biotropica*, 1976, 8(4): 235–241.
- [54] Piltmann U, Raven PH, Breedlove DE. The systematics of *Lopeziaeae* (Onagraceae) [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 1973, 60(2): 478–563.

(责任编辑:周媛)