

# 黑果枸杞两种花型的花部综合征与传粉特性

哈里布努尔<sup>1</sup> 古丽扎尔·阿不都克力木<sup>1,2</sup> 热依拉穆·麦麦提吐尔逊<sup>1</sup>  
艾沙江·阿不都沙拉木<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>喀什大学生命与地理科学学院, 新疆喀什 844000; <sup>2</sup>新疆帕米尔高原生物资源与生态重点实验室, 新疆喀什 844000

**摘要** 黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)是中国西北地区极端环境中分布的国家二级保护植物, 该物种在新疆南部的自然种群中出现了同型花柱类型(同位花)和柱头探出式雌雄异位类型(异位花)个体, 并且遭遇沙尘暴频繁的种群中异位花个体出现频率减少。该研究对喀什市自然种群中黑果枸杞两种不同花型植株的花部综合征和传粉特性进行比较研究, 以期探讨该物种不同花型植株在南疆早春极端环境中的花部特征的可塑性及其适应性机制。结果表明: 同位花雌蕊高度间无显著差异, 而异位花雌蕊高度显著高于雄蕊; 同位花花冠直径、花冠筒长、胚珠数均高于异位花, 而异位花雌雄蕊空间距离、花粉数及花粉胚珠比均比同位花高。黑果枸杞同位花个体比例(68%)高于异位花个体(32%), 种群水平及个体水平同位花花期((117.00 ± 2.25) d, (101.65 ± 1.98) d)比异位花((26.00 ± 1.00) d, (18.75 ± 1.00) d)长, 而单花水平上异位花单花寿命((4.50 ± 0.14) d)比同位花((3.13 ± 0.11) d)长。两种类型花在花早期(紫色)分泌的花蜜量均高于花后期(白色)。在紫色花阶段(花开放早期), 同位花上的主要传粉者意大利蜜蜂、熊蜂和食蚜蝇的访花频率和停留时间均高于异位花; 而白色花阶段(花开放后期)意大利蜜蜂、熊蜂在异位花上的访花频率比同位花高。在不同花色阶段, 同位花柱头花粉落置数、花粉移出率、花粉传递效率均比异位花高, 并且同位花自然坐果率及结籽率均比异位花高。在新疆南部的沙尘暴极端环境下, 同位花通过较高的自交亲和性保障繁殖, 而异交为主的异位花提高了异交率。异位花与同位花的花部综合征和花报酬上的差异, 是影响其繁殖成功的主要因素。

**关键词** 黑果枸杞; 同位花柱; 柱头探出式雌雄异位; 传粉特性

哈里布努尔, 古丽扎尔·阿不都克力木, 热依拉穆·麦麦提吐尔逊, 艾沙江·阿不都沙拉木 (2022). 黑果枸杞两种花型的花部综合征与传粉特性. 植物生态学报, 46, 1050-1063. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0463

## Flower syndrome and pollination characteristics of two flower morphs in *Lycium ruthenicum* (Solanaceae)

Halibunuer<sup>1</sup>, Gulzar ABDUKIRIM<sup>1,2</sup>, Reyilamu MAIMAITITUERXUN<sup>1</sup>, and Aysajan ABDUSALAM<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>College of Life and Geographic Sciences, Kashi University, Kashi, Xinjiang 844000, China; and <sup>2</sup>Key Laboratory of Biological Resources and Ecology of Pamirs Plateau in Xinjiang Uygur Autonomous Region, Kashi, Xinjiang 844000, China

### Abstract

**Aims** Flower syndrome and pollination characteristics are the basis and main driving forces of the evolutionary success of flowering plants. *Lycium ruthenicum* is a national second-class protected plant distributed in northwest China, with two flower morphs, i.e. homostylous flower (style length is similar to stamen length) and flower with approach herkogamy (style length is longer than stamen length). However, little is known about the flower syndrome and pollination characteristics of the different flower types of *L. ruthenicum*.

**Methods** In this study, we compared the flowering phenology, flower characteristics, flower reward, and pollination characteristics of two different flower morphs of *L. ruthenicum*.

**Important findings** In Kashi natural populations, there is no significant difference in the height of sexual organs of homostylous flower, but it is significant in the herkogamous flowers. The corolla diameter, corolla tube length, number of ovules of homostylous flowers are higher than that of herkogamous flowers. The stamen-stigma distance, number of pollen and pollen/ovule (P/O) of herkogamous flowers are higher than that of homostylous flower. The proportion of homostylous individuals (68%) is higher than that of herkogamous (32%). Population and individual level flowering times were significantly different between the flower morphs and were longer for

收稿日期Received: 2021-12-09 接受日期Accepted: 2022-05-07

基金项目: 国家自然科学基金(31860121)、"天山雪松计划"青年拔尖人才后备人选培养项目和新疆维吾尔自治区高层次人才培养计划项目(QN2016BS0597)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31860121), the "Tianshan Xuesong" Young Top Talent Reserve Project and the High-level Personnel Training Program of the Xinjiang Uygur Autonomous Region (QN2016BS0597).

\* 通信作者Corresponding author (aysajanxj@sina.com)



homostylous flower individuals ( $(117.00 \pm 2.25)$  d,  $(101.65 \pm 1.98)$  d) than that of herkogamous flower individuals ( $(26.00 \pm 1.00)$  d,  $(18.75 \pm 1.00)$  d), but the longevity of herkogamy flowers ( $(4.50 \pm 0.14)$  d) are longer than that of homostylous flowers ( $(3.13 \pm 0.11)$  d). At early flower stage (purple phase) the nectar volume of two morphs is significantly higher than late stage (white phase). In the purple phase the main pollinators were *Bombus* sp., *Apis mellifera* and Syrphidae, and the visiting frequency and duration of stay on the homostylous flowers are higher than that of herkogamy flowers. In the white phase, the main pollinators on the herkogamous flower have higher visiting frequency than that of homostylous flower. At the different phases the number of pollen deposited on the stigma, pollen removal rate, pollination efficiency of homostylous flowers are higher than that of herkogamous flowers. The fruit and seed set of homostylous flowers are higher than that of herkogamous flowers. Under the extreme environment of sandstorms in southern Xinjiang, homostylous flowers can secure reproduction through high self-compatibility, and herkogamous flowers will increase outcrossing rate in the population. These differences in flower traits and pollination adaptations may be the main factor affecting the reproductive success of *L. ruthenicum*.

**Key words** *Lycium ruthenicum*; homostylous; approach herkogamy; pollination characteristic

Halibunuer, Abdurkirim G, Maimaituerxun R, Abdusalam A (2022). Flower syndrome and pollination characteristics of two flower morphs in *Lycium ruthenicum* (Solanaceae). *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 1050-1063. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0463

花作为被子植物演化的基础(汤晓辛和黄双全, 2012; 王晓月等, 2019), 在花设计(花颜色、花结构、花气味以及花报酬)和花展示(开花进程、花寿命以及花的花序上的数量、空间排列)组成的花部综合征上表现出多样性或可塑性(Barrett, 1998; 黄双全和郭友好, 2000; 张大勇, 2004; Spigler & Kalisz, 2013)。花部综合征的多态性是在极端环境繁殖限制下的繁殖对策及遗传基因共同作用的结果(Nicotra *et al.*, 2010; Spigler & Kalisz, 2013), 它不仅影响传粉媒介的种类、活动及花粉的有效移出和落置效率, 还影响交配格局、后代适合度以及种群扩散能力(Barrett, 2003; Sun *et al.*, 2005; Wiemer *et al.*, 2011), 并进一步驱动物种进化(阮成江等, 2006; Barrett, 2010)。

动物传粉植物在不同极端环境长期适应过程中通过两个或多种多态的花部结构来适应选择压力(Harder & Johnson, 2009), 并形成较为复杂的繁殖方式和交配对策(Barrett *et al.*, 2000; 张大勇和姜新华, 2001)。自从Darwin (1872)首次提出“异型花柱”的概念以来, 学者们对动物传粉植物的花内雌雄蕊空间位置变化导致的花性状的可塑性进行了较为深入的研究, 并提出不同的观点; 如锦葵科的木棉(*Bombax ceiba*)黄花个体雌雄异位程度较红花个体更大, 能更有效地避免雌雄功能干扰和自花授粉(向文倩和任明迅, 2019); 龙胆科的线叶龙胆(*Gentiana lawrencei* var. *farreri*)花开放后通过花柱逐渐伸长来避免单花内的自交(侯勤正等, 2009); 而姜科山姜属(*Alpinia*)植物通过花柱卷曲来促进异交(张玲和李庆军, 2002; 孙杉等, 2010)。总之, 被子植

物的花在传粉者及交配成功率受到限制的极端环境下改变或向多态性方向演化(Brummell *et al.*, 1999; Barrett, 2003; Bonamour *et al.*, 2019)。

传粉是指花粉通过自身或传粉媒介的作用从花粉囊中散发到自花或异花柱头上并萌发成花粉管的过程(黄双全和郭友好, 2000; Zych *et al.*, 2018)。被子植物的有性繁殖过程要依赖不同的传粉媒介, 其中90%的开花植物通过动物传粉(Navarro *et al.*, 2007; Etcheverry *et al.*, 2008; Ivey & Carr, 2011; Ollerton *et al.*, 2011; Shivanna *et al.*, 2020)来实现多样的传粉策略(泛化传粉和专性传粉), 并影响演化趋向(Li *et al.*, 2001; Zych *et al.*, 2018)。动物传粉植物的传粉往往受到生物因素(传粉者和资源分配等)和非生物因素(气候因子等)的影响(Bosch & Blas, 1994; Elliott & Irwin, 2009); 如在早春荒漠环境中的开花植物更易受到风沙、低温、大风等气候因子的影响, 导致植物物候的推迟、传粉昆虫多样性的降低、昆虫群落结构的变化及传粉者活动减少(施雨含等, 2021), 从而影响植物与传粉者之间报酬和服务的平衡节律, 导致“传粉服务”的损失(Arroyo *et al.*, 1985; Bingham & Orthner, 1998; Bhatnagar *et al.*, 2019), 减少落置到柱头上的花粉, 影响植物的繁殖适合度(张大勇和姜新华, 2001; 吴云等, 2015)。在缺乏传粉者或传粉者间竞争激烈的极端环境中, 植物往往会采取多种繁殖策略实现自身的繁殖保障(段元文等, 2007), 一些高山植物会通过改变花寿命来得到更多的交配机会(Pacheco *et al.*, 2016), 在传粉昆虫少的高原环境中线叶龙胆通过延长花寿命内的柱头可



授性时间得到更多的传粉机会(侯勤正等, 2009)。

黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)在我国主要分布于西北地区, 是国家二级保护的多年生灌木(http://www.forestry.gov.cn/main/5461/20210908/162515850572900.html), 生长于平原荒漠、盐碱土荒地、沙地及高山带等极端环境中(米吉提·胡达拜尔地和潘晓玲, 2004)。戴国礼等(2013)对黑果枸杞的青海和宁夏种群繁育系统的研究发现, 花内雌雄蕊长度一致(同位花); 但在新疆南部, 黑果枸杞不同自然种群中存在有雌蕊高于雄蕊的异位花及雌雄蕊长度一致的同位花(图1), 并且两种类型的花在不同自然种群中有同位-异位花同株(同位花和异位花共存植株)和同位-异位花异株(同位花植株、异位花植株)的现象(未发表数据)。南疆地区黑果枸杞出现两种花型的适应意义还尚未有针对性的实验研究。本研究以沙尘暴频繁出现并且由同位花植株和异位花植株组成的黑果枸杞喀什自然种群为研究对象, 对两种类型花的开花式样、花设计及花展示等花部综合征和传粉特性等方面进行了比较研究。本研究不仅揭示两种类型花花部综合征和传粉特性的异同点, 并可探讨该物种两种类型花在种内演化过程及同位花和异位花对极端环境的适应性对策提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究材料与研究地点

黑果枸杞隶属于茄科枸杞属, 为多年生灌木, 主要分布于中亚、高加索和欧洲等地区; 在我国生长在甘肃、宁夏、青海、新疆等地海拔1 100–3 200 m区域, 是重要的“药食同源”型植物资源(米吉提·胡达拜尔地和潘晓玲, 2004)。黑果枸杞花为筒状的两性花, 总状花序, 花萼窄钟状, 花瓣和雄蕊均5枚, 雄蕊着生于花冠筒中部; 花刚开放时花瓣紫色, 花后期逐渐转为白色; 花为雌雄蕊长度一致的同位花(戴国礼等, 2013)。而在新疆南部的不同自然种群及不同个体中, 均出现同位花及雌蕊高于雄蕊的异位花(图1A)。我们对新疆南部16个自然种群调查发现该物种种群结构由同位-异位花同株(47%)、同位-异位花同株和同位-异位花异株共存(33%)、同位-异位花异株(20%) 3种类型构成(未发表数据); 该物种在新疆南部荒漠环境中每年3月中旬开始萌芽, 4月中旬开花, 5月中旬开始进入果实阶段。果实黑紫色, 扁平或圆球形浆果, 种子肾形。

本研究于2017–2019年4–6月在新疆喀什市吐曼河周围的黑果枸杞同位-异位花异株的自然种群(39.47° N, 75.98° E; 海拔1 200–1 280 m)(图2)进行。该区域年平均气温12 °C, 年降水量70 mm, 春季沙尘暴较多, 气候干燥, 属于典型的暖温带荒漠气候。

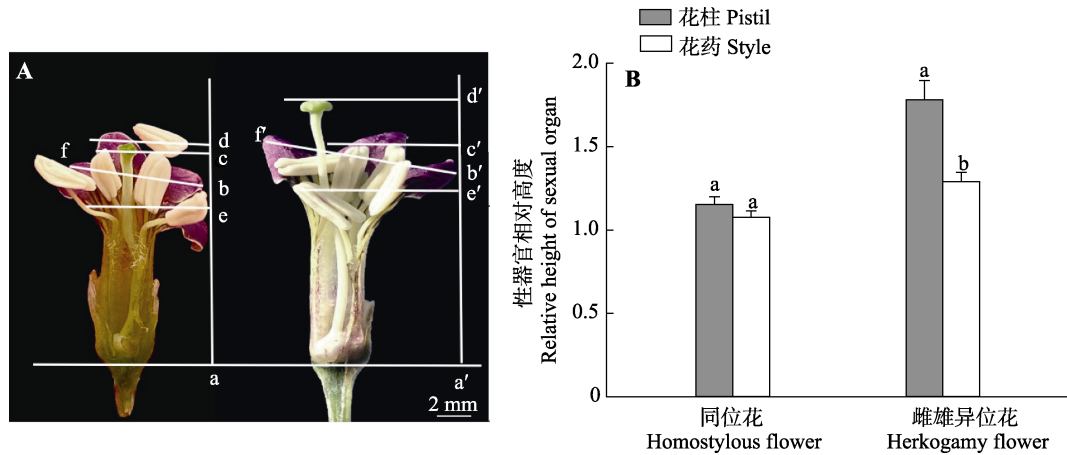
## 1.2 研究方法

### 1.2.1 花部特征及性分配特点检测

**1.2.1.1 花各部位特征及性分配特点的检测** 随机标记处于盛花期的同位及异位植株各20株, 从每个植株随机标记发育良好的花各3朵, 两种类型花各60朵, 共120朵, 在花寿命早期(紫色)以及花后期(白色)(图2A、2B、2H), 均选取20朵带回实验室, 使用便携式SE-2000型数显电子游标卡尺(精度为0.02 mm)测量每朵花的花冠直径、花冠筒长度、雌雄蕊长度(雄蕊的长度为平均雄蕊长度)、雌雄蕊空间距离(雄蕊长度–雌蕊长度)、花冠口与雄蕊间距离(花冠筒长度–雄蕊长度)及花冠口与雌蕊间距离(花冠筒长度–雌蕊长度), 并计算雌(雄)蕊器官相对高度, 雌(雄)蕊相对高度=雌(雄)蕊长度/花冠筒长度。在盛花期内随机选取两种类型植株的新鲜且花药未开裂的花各10朵, 将每一朵花的花药全部取下放在离心管中, 充分压碎, 加入2 mL水充分摇匀制成花粉溶液, 使用5 μL微量进样器将花粉液滴于载玻片上做5个视野点(每个视野点为1 μL), 每朵花重复6次, 在Motic B1型光学显微镜下统计花粉数量, 计算单花总花粉数; 同时将两种类型花的子房置于SZM45型解剖镜下解剖, 统计其胚珠数, 用平均花粉粒数除以胚珠数计算花粉胚珠比(P/O值)。

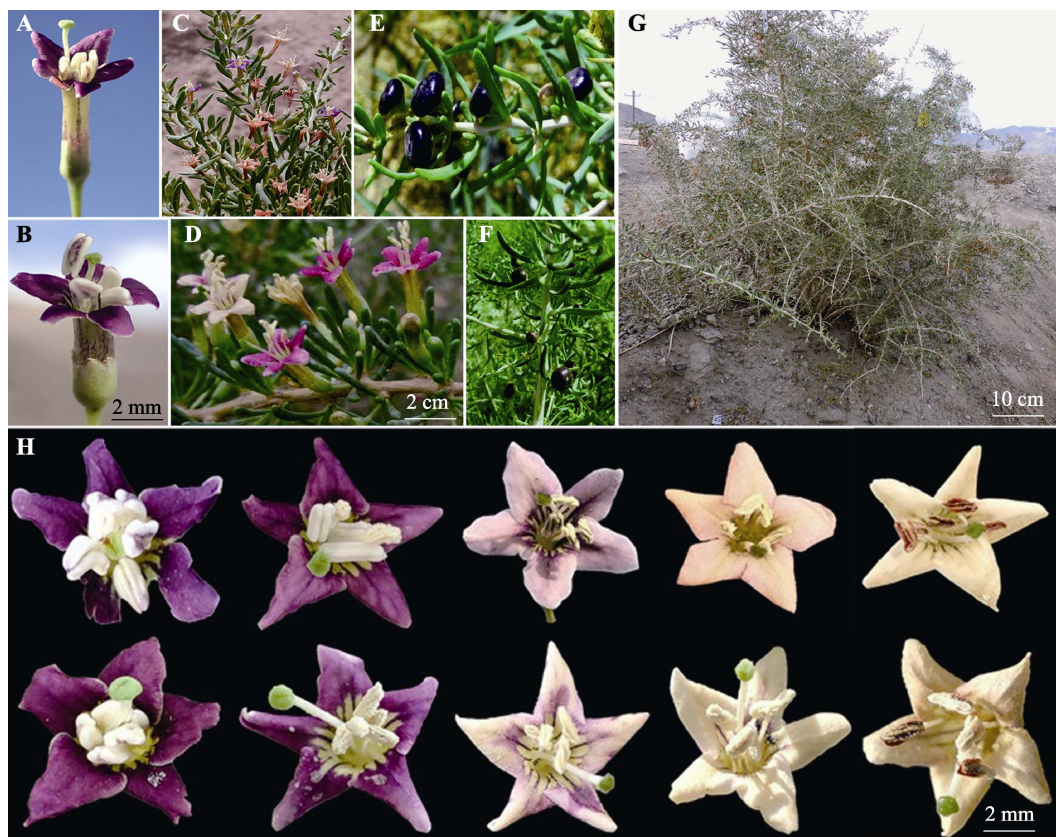
**1.2.1.2 花粉活力和柱头可授期特点检测** 用MTT法(Dafni, 2005)检测不同类型花的花寿命早期和后期的花粉活力, 从两种类型植株随机标记即将开放的花各50朵, 在花刚开放(花冠紫色)、花药散粉、花冠淡紫色、花冠白色以及花冠褐色时(图2H)各选取10朵花, 取少许花粉置载玻片上滴加MTT溶液静置10 min后在Motic B1光学显微镜下观察, 若被染成蓝紫色则为有活力的花粉, 未被染色则为无活力花粉, 计算花粉活力百分比(花粉活力百分比=被染色花粉数/(被染色花粉数+未被染色花粉数) × 100%); 同时取花柱头, 用联苯胺-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>溶液染色, 若柱头被染成蓝色且有大量的气泡, 则柱头具有可授性, 无气泡或气泡很少则说明柱头没有可授性(Dafni, 2005)。





**图1** 黑果枸杞花各部位特征测量(A)和不同花型花柱及花药相对高度(B)(平均值±标准误)。a(a')-e(e'), 花冠筒长度; a(a')-d(d'), 雌蕊长; a(a')-c(c'), 雄蕊长; f(f')-b(b'), 花冠口直径。B中不同小写字母表示同一花型花不同性器官间差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 1** Measurements of flower traits (A) and relative height of sexual organs (B) of two flower morphs of *Lycium ruthenicum* (mean  $\pm$  SE). a(a')-e(e'), flower length; a(a')-d(d'), pistil length; a(a')-c(c'), stamen length; f(f')-b(b'), corolla diameter. Different lowercase letters in B indicate significant difference between different sexual organs of the same flower morph ( $p < 0.05$ ).



**图2** 新疆喀什黑果枸杞的植株、花序、果实、花型及花颜色变化。A, 雌雄异位花。B, 同位花。C, 异位花花序。D, 同位花花序。E, F, 果实。G, 植株。H, 不同花型花在花寿命内的花色变化(上部为同位花, 下部为异位花)。

**Fig. 2** Individual plant, inflorescence, fruit, flower morphs and flower color changes in *Lycium ruthenicum* in Kashi, Xinjiang, China. A, Herkogamous flower. B, Homostylous flower. C, Inflorescence of herkogamous flower. D, Inflorescence of homostylous flower. E, F, Fruit. G, Individual plant. H, Change of flower color in different phases of flower longevity in two flower morphs of *L. ruthenicum* (upper, homostylous flower; lower, herkogamous flower).



### 1.2.2 开花式样观察

为比较该物种同位及异位花植株的开花式样特点,在自然种群中开展以下实验:(1)种群水平:记录种群中同位及异位花植株的第一朵花开放到最后一朵花凋落的持续时间;(2)个体水平:随机标记大小不同的同位及异位花各20个植株,记录每个植株上第一朵花开放到最后一朵花凋落的持续时间;(3)单花水平:从不同花型植株中随机选取10株,从每个植株选取4个花苞,各40朵花,观察并记录花寿命(花蕾打开至花凋落的持续时间)。

### 1.2.3 花报酬的测定

为了检测两种类型花在花寿命早期和后期的花报酬(花蜜)是否存在差异,每天从两种类型花植株随机标记将要开放的花各选10朵并套网袋,在紫色和白色阶段用2  $\mu$ L毛细管对标记花的花蜜分泌量( $\mu$ L)进行测量,每次测量在同一朵花上进行,测完后套袋以隔离传粉者,重复3次。另取两种类型花植株紫色和白色阶段的花各70朵,放入20 mL顶空瓶内,用压盖器封紧瓶盖,室温放置2 h后用Portable Electronic Nose PEN3型电子鼻(Airsense Analytics, Schwerin, Germany),10种传感器检测不同类型花花气味中的化学成分,计算每种化合物占总化合物含量的百分比,检测时间调至60 s,传感器自动清洗时间调至120 s,Connectvial倒计时提示1 s时,同时将进样针和补气针插入顶空进样器至瓶身2/3处,开始检测挥发性物质,当Removevial倒计时提示1 s时迅速拔出进样针和补气针,停止检测,各重复检测3次。

### 1.2.4 传粉生物学特性观测

在盛花期晴朗天气里,随机标记同位和异位花植株各10个,从每个植株选取随机标记发育良好且第二天早晨即将开放的花5朵,在单花花期内的每天10:00–18:00 (每小时观测30 min,每天共观测240 min),观测昆虫访花频率及停留时间的变化规律;同时,通过摄影仪拍摄主要传粉者在花寿命早期和后期的访花行为变化规律。用昆虫网捕获昆虫(每种6只),放入毒瓶致死,将各类访花昆虫的一部分制成标本用于种类鉴定,另一部分在Nikon SMZ-800N型数码体视解剖镜下观察携粉部位,并用70%的乙醇冲洗数次,将冲洗液涂片置Motic B1型光学显微镜下,通过昆虫携带的花粉与不同花型花的花粉比较观察,以判断其是否为传粉者。

### 1.2.5 传粉效率、坐果率及结籽率检测

为了检测同位及异位花在花寿命早期和后期的花粉传递效率及其坐果率和结籽率间的差异,在盛花期选取两种类型花植株各10株,从每个植株上标记发育状态及大小一致的花6朵,做以下3种实验:(1)花颜色褪为淡紫色时(紫色阶段),从不同花型植株已标记的花中选取2朵,将其柱头和5枚花药分别且对应地放在5 mL的离心管内,将花药捣碎,加入2 mL水制成花粉溶液,摇匀后使用5  $\mu$ L微量进样器将花粉液滴于载玻片上做5个视野点(每个视野点为1  $\mu$ L),在Motic B1型光学显微镜下统计每朵花花药内剩余的花粉数,每朵花重复6次;将柱头置于载玻片上滴加1–2滴蒸馏水,在Motic B1型光学显微镜下统计落置在柱头上的花粉数;(2)花快掉落时(白色阶段),从不同花型植株各另选已标记的2朵花,将其柱头和花药分别且对应地放在离心管内,统计落置在柱头上的花粉数以及每朵花花药内剩余的花粉数;(3)不同花型各植株剩余的2朵花做标记,在果实成熟时,统计坐果率和结籽率。参照Gong和Huang (2014)的方法计算花粉传递效率(PE),  $PE = D/(P - R) \times 100\%$ ,其中D为每朵花落置到柱头上的总花粉数,P为单花总花粉数,R为每朵花上剩余花粉数;紫色阶段被移出花粉数=单花平均花粉数-紫色阶段花上剩余的花粉数,而白色阶段被移出花粉数=紫色阶段花上剩余的花粉数-快掉落花上剩余的花粉数。花寿命早期和后期的花粉移出率(PR)通过公式 $PR = (P - R)/P \times 100\%$ 来计算,其中的P为单花总花粉数或紫色阶段花上剩余的花粉数,R为不同颜色阶段花上剩余的花粉数。

### 1.3 数据分析

数据分析在SPSS 22.0软件中进行,所有数据在分析前均进行方差齐性和正态分布检验,对服从正态分布的数据,利用广义线性模型中的正态分布模型-恒定函数,种群花期、个体花期、单花寿命、花部特征、花蜜体积、访花频率、停留时间作为自变量,两种花型作为因变量进行比较分析。利用泊松分布模型-对数线性函数,两种花型的花粉数、胚珠数、柱头落置花粉数作为自变量,两种花型作为因变量进行比较分析。坐果率及结籽率采用二项式分布-Logistic关联函数分析比较。所有统计数据用平均值 $\pm$ 标准误表示,使用SigmaPlot 10.0软件作图。



## 2 结果和分析

### 2.1 两种类型花性状

黑果枸杞两种类型花的花部特征受到阶段、花型及阶段和花型交互作用不同程度的影响(表1)。其中同位花在花寿命早期(紫色)和后期(白色)的花冠直径、花冠筒长度及雄蕊长度均比异位花长, 而异位花在花寿命早期和后期的雌-雄蕊空间距离均比同位花长(表1)。异位花雌雄蕊相对高度间存在极显著差异(Wald  $\chi^2 = 15.263, p < 0.001$ , 图1B), 反而同位花间无显著差异(Wald  $\chi^2 = 1.668, p = 0.196$ )。此外, 该物种花的雌蕊在花寿命内有一定的生长, 其中异位花类型更明显(表1)。异位花的花粉数( $486\ 750 \pm 142.4$ )比同位花( $188\ 900 \pm 79.4$ )多, 且花粉胚珠比( $21\ 118.4 \pm 1\ 122.5$ )比同位花( $12\ 714.2 \pm 857.3$ )高, 并且二者间均存在极显著差异(Wald  $\chi^2_{\text{花粉数}} = 3\ 418\ 750.190, p < 0.001$ ; Wald  $\chi^2_{\text{P/O}} = 35.410, p < 0.001$ ), 反而后者的胚珠数( $21.3 \pm 1.1$ )比前者( $17.3 \pm 0.8$ )多, 且二者间存在显著差异(Wald  $\chi^2 = 359.720, p < 0.001$ )。

两种类型花在花寿命早期和后期的花粉活力和柱头可授性间无显著差异(图3)。新开放(深紫色)花

的花粉均有很强的活性, 而柱头有较弱的可授性, 两种类型花均属于半同熟类型。花药将要散粉时(紫色阶段)两种类型花的花粉活力均达到最高水平, 随着开花时间的延长、花瓣颜色的逐步褪色(白色阶段)花粉活力也逐渐降低, 反而柱头可授性逐渐增强(图3); 总之, 在花寿命内两种类型花的花粉活力与柱头可授性间存在权衡关系。

### 2.2 两种类型花开花式样

黑果枸杞在喀什自然种群中3月中旬开始萌芽, 在4月中旬开花, 种群中同位花个体所占比例(68%)高于异位花个体(32%)。种群水平上, 同位及异位花植株的花期之间存在极显著差异(Wald  $\chi^2 = 1\ 459.545, p < 0.001$ ), 其中同位花植株的种群水平花期(4月中旬至8月, ( $117.00 \pm 2.25$ ) d)比异位花植株长(4月下旬至5月下旬, ( $26.00 \pm 1.00$ ) d)。而个体水平上, 同位花个体的花期(( $101.65 \pm 1.98$ ) d)比异位花个体(( $18.75 \pm 1.00$ ) d)长, 二者之间存在极显著差异(Wald  $\chi^2 = 1\ 472.949, p < 0.001$ )。异位花的单花寿命(( $4.50 \pm 0.14$ ) d)比同位花(( $3.13 \pm 0.11$ ) d)长, 并且二者间存在极显著差异(Wald  $\chi^2 = 59.563, p < 0.001$ ); 两种类型花在花寿命内紫色阶段的持续时

表1 黑果枸杞同位花和雌雄异位花在花寿命早期(紫色)和后期(白色)花部特征(平均值±标准误)的比较(广义线性模型)

Table 1 Comparisons of flower traits (mean ± SE) among two flower morphs at early flowering phase (purple) and late flowering phase (white) of *Lycium ruthenicum* using generalized linear model (GLM)

花部特征 Flower characteristic	紫色阶段 Purple phase				白色阶段 White phase				花型×阶段 Morph × phase	
	同位花 Homostylous flower	雌雄异位花 Herkogamous flower	Wald $\chi^2_1$	$p_1$	同位花 Homostylous flower	雌雄异位花 Herkogamous flower	Wald $\chi^2_2$	$p_2$	Wald $\chi^2_3$	$p_3$
花冠直径 Corolla diameter (mm)	8.29 ± 0.25	7.36 ± 0.33	10.411	0.001	7.18 ± 0.23	6.70 ± 0.43	0.914	0.659	17.380	0.001
花冠筒长 Corolla tube length (mm)	14.28 ± 0.31	10.70 ± 0.54	32.514	<0.001	14.92 ± 0.39	9.71 ± 0.57	57.284	<0.001	4.188	0.242
雌蕊长 Pistil length (mm)	11.99 ± 0.33	12.20 ± 0.57	0.104	0.747	12.06 ± 0.33	13.07 ± 0.48	3.005	0.083	0.043	0.998
雄蕊长 Stamen length (mm)	11.99 ± 0.24	10.20 ± 0.42	13.574	<0.001	12.37 ± 0.36	11.14 ± 0.53	3.745	0.053	1.481	0.687
雌雄蕊空间距离 Stamen-stigma distance (mm)	0.65 ± 0.16	2.00 ± 0.27	18.588	<0.001	1.02 ± 0.18	1.93 ± 0.27	8.042	0.005	4.358	0.225
雌蕊-花冠口距离 Corolla tube-stigma distance (mm)	2.29 ± 0.22	1.50 ± 0.39	3.175	0.075	2.86 ± 0.28	3.36 ± 0.42	0.975	0.323	12.430	0.006
雄蕊-花冠口距离 Corolla tube-stamen distance (mm)	0.70 ± 0.28	2.29 ± 0.16	24.444	<0.001	2.55 ± 0.29	1.86 ± 0.42	1.865	0.172	1.208	0.751

Wald  $\chi^2_1$ 、Wald  $\chi^2_2$ 表示在不同阶段不同花型花部特征各指标之间的比较,Wald  $\chi^2_3$ 表示阶段和花型之间的交互作用。

Wald  $\chi^2_1$ , Wald  $\chi^2_2$  refers to the comparison of flower characteristics between two flower morphs at different phases; Wald  $\chi^2_3$  represents the interaction between phase and morph.



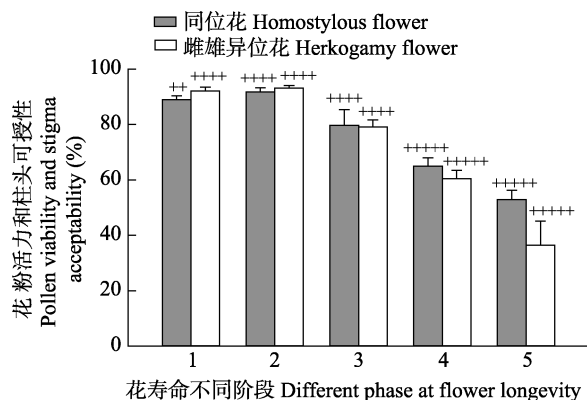


图3 黑果枸杞不同花型花紫色阶段(1、2和3)和白色阶段(4和5)花粉活力及柱头可授性比较(平均值±标准误)。“+”表示柱头可授性强弱程度。

**Fig. 3** Pollen viability and stigma acceptability in purple phase (1, 2 and 3) and white phase (4 and 5) of two flower morphs of *Lycium ruthenicum* (mean ± SE). “+” indicates the degree of acceptability of stigma.

间比白色阶段长。

### 2.3 两种类型花花报酬

黑果枸杞两种类型花的花报酬均为花蜜和花粉,蜜腺位于花冠筒的基部,花蜜为无色分泌物。同位花在花寿命早期和后期产生的花蜜量均高于异位花(图4),其中两种类型花在紫色阶段的花蜜量呈极显著差异(Wald  $\chi^2 = 11.975$ ,  $p < 0.001$ ),在白色阶段的花蜜量无显著差异(Wald  $\chi^2 = 2.636$ ,  $p = 0.104$ );同位和异位花在紫色阶段分泌的花蜜量往往高于白色阶段的花蜜量(Wald  $\chi^2_{\text{同位花}} = 14.934$ ,  $p < 0.001$ ; Wald  $\chi^2_{\text{异位花}} = 6.236$ ,  $p = 0.013$ , 图4)。两种类型花均分泌10大类化合物,其中有4类芳香类化合物(表2)。同位花( $35.73\% \pm 1.34\%$ )和异位花( $35.29\% \pm 0.71\%$ )在紫色阶段分泌的芳香类化合物含量无显著差异(Wald  $\chi^2 = 0.140$ ,  $p = 0.708$ ),而异位花在白色阶段分泌的芳香类物质含量( $33.91\% \pm 0.16\%$ )高于同位花( $32.02\% \pm 0.51\%$ )且差异极显著(Wald  $\chi^2 = 18.723$ ,  $p < 0.001$ , 图4)。

### 2.4 传粉昆虫及访花行为

黑果枸杞两种类型花在喀什自然种群的访花者均为熊蜂(*Bombus* sp.)、意大利蜜蜂(*Apis mellifera*)、食蚜蝇(*Syrphidae*)、淡脉隧蜂(*Lasioglossum occidens*)、丝光绿蝇(*Lucilia sericata*)及蚂蚁(*Tetramorium* sp.);其中的熊蜂、意大利蜜蜂、食蚜蝇是两种类型花的共同传粉者(图5),传粉昆虫在花寿命早期和后期访花行为存在差异,紫色阶段的访花频率往往比白色阶段高(图6)。其中意大利蜜蜂和熊蜂在两种类型花

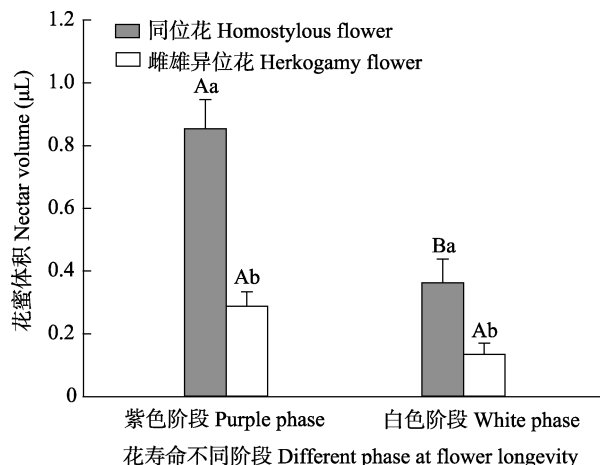


图4 黑果枸杞不同花型花在花寿命早期(紫色)和后期(白色)的花蜜分泌量(平均值±标准误)。不同大写字母表示同种类型不同阶段间的差异显著,不同小写字母表示同一阶段不同花型间的差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 4** Nectar volume at early flowering phase (purple) and late phase (white) of two flower morphs of *Lycium ruthenicum* (mean ± SE). Different uppercase letters indicate significant difference between different phases of the same flower morph, and different lowercase letters indicate significant difference between different flower morphs at the same phase ( $p < 0.05$ ).

的花寿命早期和后期的访花频率均存在显著差异,在紫色阶段二者在同位花上的访花频率均比异位花高(Wald  $\chi^2_{\text{意大利蜜蜂}} = 4.660$ ,  $p = 0.031$ ; Wald  $\chi^2_{\text{熊蜂}} = 4.292$ ,  $p = 0.038$ );而在白色阶段二者在异位花上的访花频率往往比同位花高(Wald  $\chi^2_{\text{意大利蜜蜂}} = 4.706$ ,  $p = 0.030$ ; Wald  $\chi^2_{\text{熊蜂}} = 5.625$ ,  $p = 0.018$ )。在紫色阶段传粉者同位花上的停留时间比异位花长,其中意大利蜜蜂在两种类型花上停留时间差异显著(Wald  $\chi^2 = 8.732$ ,  $p = 0.003$ )。

### 2.5 传粉效率、坐果率及结籽率

在花寿命早期和后期同位花的花粉移出率、花粉落置数及花粉传递效率均比异位花高(图7A–7C);并且同位和异位花的花粉移除率(Wald  $\chi^2_{\text{紫色}} = 21.805$ ,  $p < 0.001$ ; Wald  $\chi^2_{\text{白色}} = 23.087$ ,  $p < 0.001$ )、柱头花粉落置数(Wald  $\chi^2_{\text{紫色}} = 3.599$ ,  $p = 0.050$ ; Wald  $\chi^2_{\text{白色}} = 20.910$ ,  $p < 0.001$ )及花粉传递效率(Wald  $\chi^2_{\text{紫色}} = 10.379$ ,  $p = 0.01$ ; Wald  $\chi^2_{\text{白色}} = 32.555$ ,  $p < 0.001$ )间均存在显著差异。同位花的自然坐果率( $69.27\% \pm 5.99\%$ )及结籽率( $72.75\% \pm 5.27\%$ )均比异位花的自然坐果率( $51.13\% \pm 2.87\%$ )及结籽率( $55.22\% \pm 4.56\%$ )高,并且二者的坐果率和结籽率存在显著差异(Wald  $\chi^2_{\text{坐果率}} = 76.248$ ,  $p < 0.001$ ; Wald  $\chi^2_{\text{结籽率}} = 6.480$ ,  $p = 0.01$ , 图7D)。



表2 新疆喀什黑果枸杞不同花型花在花寿命不同阶段(紫色和白色)花气味中的化学成分占总化合物百分比(平均值±标准误)的比较

Table 2 Mean relative composition of two flower morphs at early flowering phase (purple) and late flowering phase (white) of *Lycium ruthenicum* flower volatiles in Kashi, Xinjiang, China (mean ± SE)

传感器 Sensor	物质 Substance	紫色阶段 Purple phase				白色阶段 White phase				花型×阶段 Morph × phase	
		同位花 Homostylous flower	雌雄异位花 Herkogamy flower	Wald $\chi^2_1$	$p_1$	同位花 Homostylous flower	雌雄异位花 Herkogamy flower	Wald $\chi^2_2$	$p_2$	Wald $\chi^2_3$	$p_3$
W1C	芳香成分苯类 Benzenoids	8.58 ± 0.37	9.26 ± 0.46	1.408	0.235	6.31 ± 0.20	8.23 ± 0.04	130.437	<0.001	3.385	0.066
W3C	氨类, 芳香成分 Ammonia, benzenoids	8.19 ± 0.40	7.01 ± 1.49	0.463	0.496	5.45 ± 0.27	7.76 ± 0.05	106.682	<0.001	3.120	0.077
W5C	烷烃芳香成分 Alkane aromatic composition	8.06 ± 0.41	8.92 ± 0.55	1.566	0.211	5.28 ± 0.28	7.64 ± 0.05	103.141	<0.001	3.424	0.064
W2W	芳香成分, 有机硫化物 Benzenoids, organic sulfide	10.92 ± 0.39	10.11 ± 0.27	4.025	0.045	14.97 ± 0.24	10.28 ± 0.22	309.736	<0.001	87.539	<0.001
W1S	甲基类 Methyl	19.83 ± 0.55	15.87 ± 1.60	4.450	0.035	25.47 ± 1.01	19.86 ± 0.31	42.106	<0.001	0.531	0.466
W1W	无机硫化物 Inorganic sulfide	7.61 ± 2.61	10.25 ± 0.22	2.484	0.115	13.67 ± 0.19	10.48 ± 0.14	267.990	<0.001	9.389	0.002
W2S	醇类, 醛酮类 Alcohols, aldehydes and ketones	10.40 ± 0.30	10.67 ± 0.14	1.223	0.269	10.92 ± 0.39	10.70 ± 0.10	0.357	0.550	0.279	0.598
W3S	烷烃 Alkane	8.28 ± 0.40	8.99 ± 0.53	1.131	0.288	5.37 ± 0.27	7.77 ± 0.04	112.877	<0.001	4.695	0.030
W5S	氮氧化物 Nitrogen oxides	9.68 ± 0.29	9.85 ± 0.33	0.160	0.689	7.41 ± 0.36	9.35 ± 0.09	40.361	<0.001	10.389	0.001
W6S	氢化物 Hydride	8.46 ± 0.39	9.08 ± 0.51	0.952	0.329	5.46 ± 0.26	7.93 ± 0.05	125.947	<0.001	6.120	0.013

Wald  $\chi^2_1$ 、Wald  $\chi^2_2$ 表示不同花型在不同阶段花气味化学成分之间的比较, Wald  $\chi^2_3$ 表示不同花型和不同阶段之间的交互作用。  
Wald  $\chi^2_1$ , Wald  $\chi^2_2$  refers to the comparison of flower odour chemicals between two flower morphs at different phases; Wald  $\chi^2_3$  represents the interaction between phase and morph.

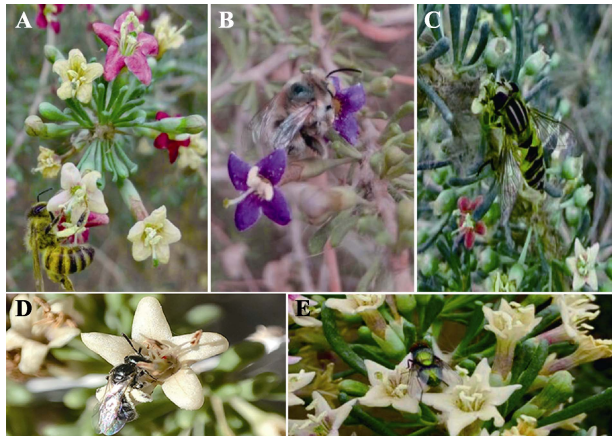


图5 黑果枸杞主要访花昆虫。A, 意大利蜜蜂。B, 熊蜂。C, 食蚜蝇。D, 淡脉隧蜂。E, 丝光绿蝇。  
Fig. 5 Main visiting insects of *Lycium ruthenicum*. A, *Apis mellifera*. B, *Bombus* sp. C, *Syrphidae*. D, *Lasioglossum occidens*. E, *Lucilia sericata*.

3 讨论

3.1 花部综合征的差异

被子植物的花作为植物演化的基本单位在结构上具有多样化的适应机制, 并通过花大小、颜色、

花气味、雌雄蕊空间位置及花粉活力和柱头可授性、花寿命不同阶段的动态变化等多样化的花部特征来保障繁殖成功(Ashman *et al.*, 2004; 张大勇, 2004; He *et al.*, 2005; Abdusalam *et al.*, 2021)。动物传粉植物常常通过改变开花式样及花药和柱头的接近距离等花部特征来保障繁殖和母本适合度(Webb & Lloyd, 1986; Barrett *et al.*, 2000; Cheptou, 2012); 其中柱头和花药的结构、位置和时间上的分离及变化程度一直被认为是应对恶劣气候条件及避免自交和雌雄性器官功能干扰而演化的花部机制, 它们会直接影响植物繁殖成功率(Brummell *et al.*, 1999; Barret, 2003; Oliveira *et al.*, 2022); 如草地老鹳草(*Geranium pratense*)通过雌雄蕊空间距离及雌雄异熟特征来避免雌雄功能干扰(Abdusalam *et al.*, 2021)。在本研究中, 黑果枸杞在花寿命内雌雄蕊空间位置较稳定, 同位花的雌蕊和雄蕊长度无显著差异, 而异位花有较大的雌雄蕊空间距离(表1); 两种类型花柱头可授性和花粉活力均具有较高的同步性, 属于半同熟类型。同位花雌雄蕊功能在空间和时间



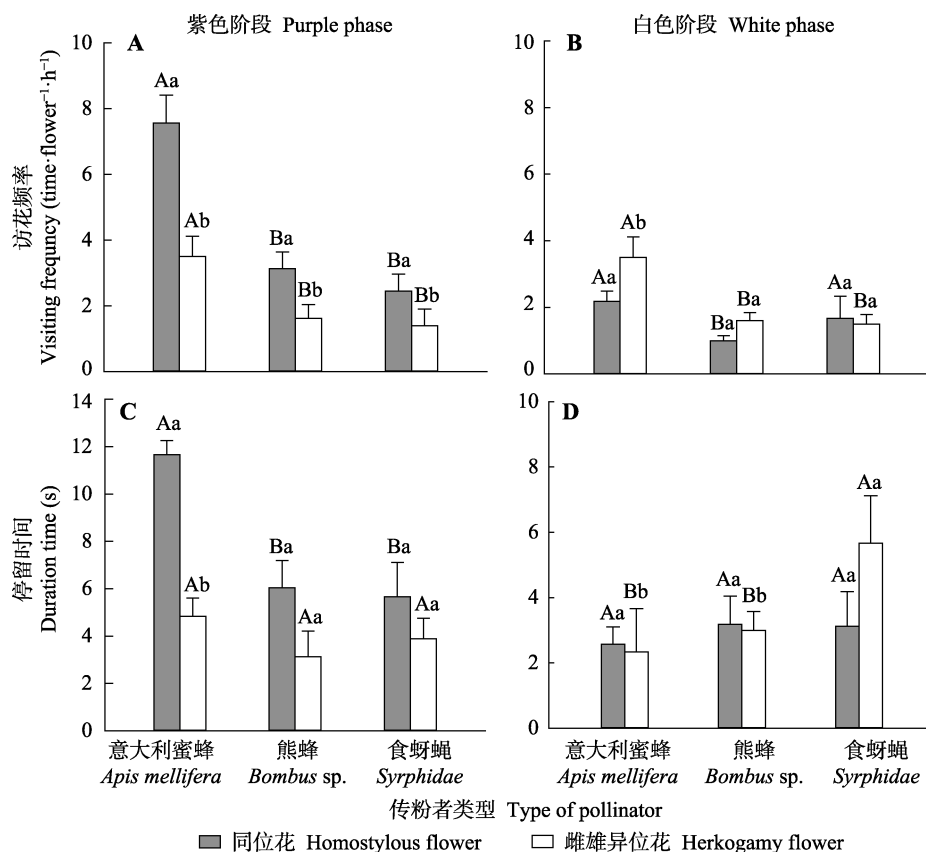


图6 黑果枸杞不同花型花主要传粉者在花寿命早期(紫色)和后期(白色)的访花频率及停留时间(平均值±标准误)。不同大写字母表示同种花型不同传粉者间的差异,不同小写字母表示同一传粉者不同花型间的差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 6** Visiting frequency of main pollinators at early flowering phase (purple) and late flowering phase (white) of *Lycium ruthenicum* of two flower morphs (mean  $\pm$  SE). Different uppercase letters indicate significant difference between different pollinators of the same morph, and different lowercase letters indicate significant difference between different flower morphs of same pollinator ( $p < 0.05$ ).

上的重叠会促进传粉者活动导致的花内传粉及自交(Charlesworth & Charlesworth, 1979; 张大勇, 2004),该类群同位花表现出适应缺乏传粉者的早春荒漠极端环境下保障自花传粉的花部特征;而异位花表现出通过雌雄蕊的空间隔离来减小雌雄功能干扰、避免花内花粉传递及促进异花传粉的花部特征。两种类型花的雌雄蕊在空间上的隔离程度是导致二者在花结构上分化的主要因素。

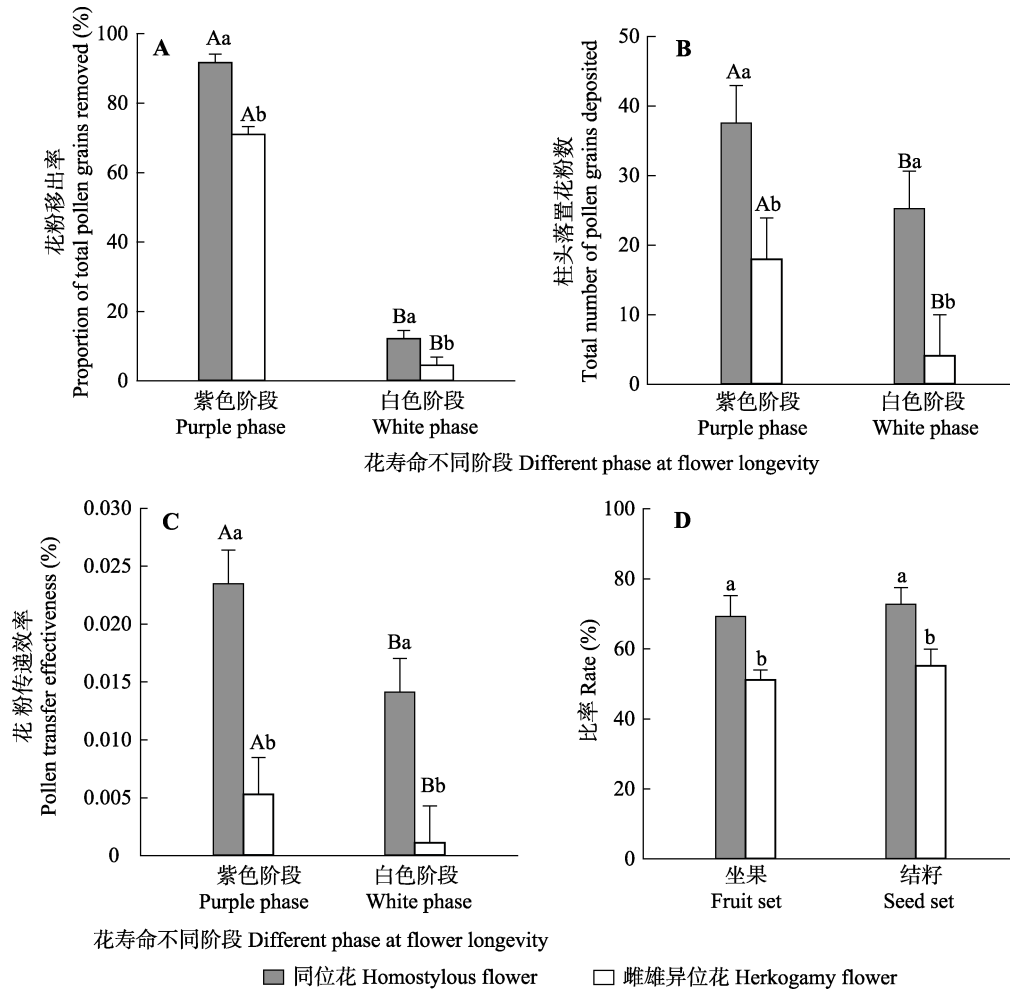
花寿命具有很强的可塑性,环境的变化往往会改变花寿命的长短(Clark & Husband, 2007; 张志强和李庆军, 2009; Torres-Díaz *et al.*, 2011),延长花寿命是植物在传粉者稀少的情况下确保传粉成功的一个重要策略(Primack, 1985; Ashman & Schoen, 1994; Ishii & Sakai, 2002),例如姜科植物毛姜花原变种(*Hedychium villosum* var. *villosum*) 在传粉者稀少和不稳定的高山环境中通过较长的花寿命提高传粉成功率和坐果率以及花粉输出率来提高雌雄适合度

(高江云等, 2009),短穗柽柳(*Tamarix laxa*)通过延长开花时间吸引更多有效的传粉者,减少在南疆早春极端环境导致的花粉限制(艾沙江·阿不都沙拉木和古丽扎尔·阿不都克力木, 2018)。本研究中,异位花单花寿命比同位花长,这可能是促进具有异花传粉花部特征的异位花,在传粉者或授粉限制的极端环境下,通过延长花寿命得到更多的访问机会来减少繁殖损失,并且实现繁殖成功(Webb & Lloyd, 1986; Cheptou, 2012)。两种类型花表现出的花部特征均与其他种群研究结果一致,总之,该物种两种类型花在雌雄蕊空间位置、花报酬及花寿命上的差异是二者为了保障繁殖成功演化出的花部综合征。

### 3.2 传粉生物学特性及雄性繁殖特点

传粉是被子植物授精的必经阶段,昆虫与植物进化过程中形成了相互共生的体系(Barrett, 2010; Ivey & Carr, 2011),虫媒传粉的开花植物通过花部综合征与传粉昆虫间形成的“以报酬换服务”的关系





**图7** 黑果枸杞不同花型花在花寿命早期(紫色)和晚期(白色)花粉移出率(A)、柱头落置花粉数(B)、花粉传递效率(C)、自然坐果率和结籽率(D)(平均值±标准误)。A–C不同大写字母表示同种花型不同阶段间的差异显著, 不同小写字母表示不同花型间差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 7** Proportion of total pollen grains removed (A), deposited pollen grains (B), pollen transfer efficiency (C) and fruit and seed set rate (D) in the two flower morphs of *Lycium ruthenicum* at early flowering phase (purple) and late flowering phase (white)(mean  $\pm$  SE). Different uppercase letters indicate significant difference between different phases of the same morph, and different lowercase letters indicate significant difference between different flower morph at the same phase ( $p < 0.05$ ).

维持传粉者规律性的访问关系并完成雌雄繁殖过程。丰富的花报酬、鲜艳的花颜色及花气味能向传粉者提供信号, 并促进传粉者的访问频率和传粉过程(Nuttman *et al.*, 2006; Ida & Kudo, 2010), 能影响传粉昆虫在花上的活动、传粉及雄性繁殖率(Sun *et al.*, 2005; Wiemer *et al.*, 2011)。花报酬及花信号(颜色及气味)及其动态变化是影响花粉移出和落置过程的关键因素。在本研究中, 两种类型花早期(紫色)产生的花蜜量比后期(白色)多, 同位花在花寿命早期和后期产生的花蜜量均比异位花产生的花蜜多(图4); 传粉者活动与花报酬间存在相互促进作用, 因此该物种在花报酬较丰富的紫色阶段有较高的访花频率及较长的停留时间, 且花报酬较丰富的同位

花的访花频率及停留时间均比异位花高。在虫媒传粉的开花植物中, 花色素和花分泌的特殊气味能够引起传粉者的视觉、识别和行为反应, 是重要的蜜导信号(黄双全和郭友好, 2000; 张大勇, 2004); 该物种两种花型花在花寿命内花色由鲜艳的紫色逐步褪色为褐色(图2H), 这导致在褪色阶段两种类型花的访花频率和停留时间均减少(图6)。在花寿命早期和后期内两种花型均分泌4类芳香类化合物(表2), 且异位花芳香类物质的分泌量均比同位花高, 异位花白色阶段分泌更多的芳香物质来吸引昆虫。传粉者的觅食行为能够影响花粉移出和落置到柱头的水平, 在花药和花柱头等高的同位花内传粉者活动能将其自花花粉落置到柱头上, 引起辅助自花授粉,



因此该类型柱头有较高的花粉落置数(图7B)。同位花通过丰富的花报酬及花气味吸引更多的昆虫, 获得高的访花频率、花粉移出率、柱头落置花粉数及花粉传递效率, 因此该类型有较高的坐果率及结籽率(图7D)。探出式柱头可以通过提高柱头与传粉者身体的接触机会促进花粉的有效传递(Campbell *et al.*, 1996; Nishihira *et al.*, 2000), 而该物种异位花在传粉者限制的早春极端环境下, 低的花报酬和低的访花频率, 导致其较低的花粉落置和传粉效率, 因此该类型坐果率和结籽率较低(图7D)。总之, 该物种两种类型花花部特征以及花报酬的差异影响了二者的雄性及雌性繁殖率。

### 3.3 花部特征与传粉生物特性对繁殖的影响

动物传粉植物的花部综合征不仅影响其对传粉者的吸引、花粉散布、传粉者访花行为、自花和异花授粉程度以及雌雄适合度, 而且进一步影响植物的繁殖成功率(Barrett & Harder, 1996; 张大勇, 2004)。在新疆南部沙尘暴环境早春开花的黑果枸杞所面临的环境具有低温、沙尘暴、多风等气候特点可能导致该物种在传粉过程的传粉者及授粉限制(Arroyo *et al.*, 2013; Abdusalam & Tan, 2014); 本研究中, 异位花的访花频率及坐果率比同位花低, 这与二者的传粉者及授粉限制以及自交亲和性相关, 其中属于自交不亲和类型的异位花(自交亲和性系数为0.136)的授粉限制比部分自交不亲和类型的同位花(自交亲和性系数为0.351)更明显(未发表数据); 因此, 部分自交不亲和的同位花通过表现出自花传粉的花部综合征来减少早春沙尘暴极端环境下的授粉压力。

该物种同位花的花部结构、花报酬及花信号上表现出吸引传粉者、促进花内花粉传递的花部特征, 反而异位花的花部结构、花报酬及花信号上表现出促进花间传粉传递的花部特征。同位花虽然吸引更多的传粉者, 但雌雄蕊空间位置及雌雄半同熟的花设计促进其雌雄功能干扰程度和花内花粉传递过程, 并通过较高的传粉效率及自交亲和性来提高坐果率; 而异位花较大的雌雄蕊空间距离、较低的花报酬和访花频率限制其花粉移出和落置及较低的自交亲和性, 导致其传粉效率和自然坐果率降低。因此, 异位花通过延长花寿命来应对沙尘暴环境中传粉者不足导致的花粉限制。在南疆早春沙尘暴等极端环境中, 同位花具有适应于自花传粉的花部综合征来降低面

临的花粉限制及保障繁殖成功, 而以演化出异花传粉为主的花部特征的异位花则面临更高的花粉限制。因此, 在缺乏传粉者或外源花粉时同位花通过花内花粉传递、较短的花寿命及较高的自交亲和性来保障繁殖成功。我们在另外的研究中发现其异位花的异交率(83.33%)较同位花(70.31%)高, 异位花在不同种群的基因组( $2.64 \pm 0.012$  Gb)比同位花( $2.62 \pm 0.006$  Gb)大(未发表结果), 说明其异位花的遗传多样性比自交亲和性高的同位花高, 但二者后代适合度的差异未知。因此, 新疆南部沙尘暴环境对该物种两种类型花繁殖成功的影响还有待进一步在不同种群间研究。总之, 该物种通过自交亲和性较高的同位花保障繁殖和保持种群稳定性, 而通过异位花保障种群更新和扩大的繁殖格局, 这些特点是该物种为了繁殖保障及后代的连续性的繁殖对策。

**致谢** 感谢云南省植物繁殖适应与进化生态学重点实验室开放课题(KC10114119)资助。

### 参考文献

- Abdusalam A, Abdulkirim G (2018). Pollination characteristics of two sympatrically distributed *Tamarix* species in south Xinjiang, China. *Plant Science Journal*, 36, 162-169. [艾沙江·阿不都沙拉木, 古丽扎尔·阿不都克力木 (2018). 同域分布柽柳属两种植物的传粉生物学研究. 植物科学学报, 36, 162-169.]
- Abdusalam A, Maimaituerxun R, Hashan H, Abdulkirim G (2021). Pollination adaptations of group-by-group stamen movement in a meadow plant with temporal flower closure. *Plant Diversity*, 43, 308-316.
- Abdusalam A, Tan DY (2014). Contribution of temporal flower closure to reproductive success of the spring-flowering *Tulipa iliensis*. *Journal of Systematics and Evolution*, 52, 186-194.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Primack RB (1985). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution*, 149, 187-203.
- Arroyo MTK, Dudley LS, Jespersen G, Pacheco DA, Cavieres LA (2013). Temperature-driven flower longevity in a high-alpine species of *Oxalis* influences reproductive assurance. *New Phytologist*, 200, 1260-1268.
- Ashman TL, Knight TM, Steets JA, Amarasekare P, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mazer SJ, Mitchell RJ, Morgan MT, Wilson WG (2004). Pollen limitation of plant reproduction ecological and evolutionary



- causes and consequences. *Ecology*, 85, 2408-2421.
- Ashman TL, Schoen DJ (1994). How long should flowers live? *Nature*, 371, 788-791.
- Barrett SCH (1998). The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, 3, 335-341.
- Barrett SCH (2003). Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 358, 991-1004.
- Barrett SCH (2010). Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 365, 99-109.
- Barrett SCH, Harder LD (1996). Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 73-79.
- Barrett SCH, Jesson LK, Baker AM (2000). The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Annals of Botany*, 85, 253-265.
- Bhatnagar S, Meena D, Singh S (2019). Effect of climate change on plants and their pollinators: a review. *International Journal of Biotech Trends and Technology*, 9, 34-39.
- Bingham RA, Orthner AR (1998). Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391, 238-239.
- Bonamour S, Chevin LM, Charmantier A, Teplitsky C (2019). Phenotypic plasticity in response to climate change: the importance of cue variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 374, 20180178. DOI: 10.1098/rstb.2018.0178.
- Bosch J, Blas M (1994). Foraging behaviour and pollinating efficiency of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* on almond (Hymenoptera: Megachilidae, Apidae). *Applied Entomology and Zoology*, 29, 1-9.
- Brummell DA, Harpster MH, Dunsmuir P (1999). Differential expression of expansin gene family members during growth and ripening of tomato fruit. *Plant Molecular Biology*, 39, 161-169.
- Campbell DR, Waser NM, Price MV (1996). Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregata*. *Ecology*, 77, 1463-1472.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1979). A model for the evolution of distyly. *The American Naturalist*, 114, 467-498.
- Cheptou PO (2012). Review: part of a special issue on plant mating systems, Clarifying Baker's Law. *Annals of Botany*, 109, 633-641.
- Clark MJ, Husband BC (2007). Plasticity and timing of flower closure in response to pollination in *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *International Journal of Plant Science*, 168, 619-625.
- Dafni A, Kevan PG, Husband BC (2005). *Practical Pollination Biology*. Enviroquest, Ontario, Canada. 130-141.
- Dai GL, Qin K, Cao YL, Jiao EN, Zhang B (2013). Characteristics of flower dynamic and breeding system of *Lycium ruthenicum*. *Guihaia*, 33, 126-132. [戴国礼, 秦垦, 曹有龙, 焦恩宁, 张波 (2013). 黑果枸杞的花部结构及繁育系统特征. 广西植物, 33, 126-132.]
- Darwin C (1872). *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. D. Appleton and Co, New York.
- Duan YW, He YP, Zhang TF, Liu JQ (2007). Delayed selfing in an alpine species *Gentianopsis barbata*. *Journal of Plant Ecology*, 31, 110-117. [段元文, 何亚平, 张挺锋, 刘建全 (2007). 高山植物扁蕾的延迟自交机制. 植物生态学报, 31, 110-117.]
- Elliott SE, Irwin RE (2009). Effects of flowering plant density on pollinator visitation, pollen receipt, and seed production in *Delphinium barbeyi* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 96, 912-919.
- Etcheverry AV, Alemán MM, Fleming TF (2008). Flower morphology, pollination biology and mating system of the complex flower of *Vigna caracalla* (Fabaceae: papilionoideae). *Annals of Botany*, 102, 305-316.
- Gao JY, Yang ZH, Li QJ (2009). Effects of flower longevity on male and female fitness in *Hedychium villosum* var. *villosum*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 89-96. [高江云, 杨自辉, 李庆军 (2009). 毛姜花原变种花寿命对两性适合度的影响. 植物生态学报, 33, 89-96.]
- Gong YB, Huang SQ (2014). Interspecific variation in pollen-ovule ratio is negatively correlated with pollen transfer efficiency in a natural community. *Plant Biology*, 16, 843-847.
- Harder LD, Johnson SD (2009). Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for flower adaptation. *New Phytologist*, 183, 530-545.
- He YP, Duan YW, Liu JQ, Smith WK (2005). Flower closure in response to temperature and pollination in *Gentiana straminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant Systematics and Evolution*, 256, 17-33.
- Hou QZ, Duan YW, Si QW, Yang HL (2009). Pollination ecology of *Gentiana lawrencei* var. *farreri*, a late-flowering Qinghai-Tibet Plateau species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 1156-1164. [侯勤正, 段元文, 司庆文, 杨慧玲 (2009). 青藏高原晚期开花植物线叶龙胆的传粉生态学. 植物生态学报, 33, 1156-1164.]
- Huang SQ, Guo YH (2000). Advances in pollination biology. *Chinese Science Bulletin*, 45, 225-237. [黄双全, 郭友好 (2000). 传粉生物学研究进展. 科学通报, 45, 225-237.]
- Hudabaiardi M, Pan XL (2004). *Flora Xinjiangensis: Tomus 4*. Xinjiang Science & Technology Publishing House, Ürümqi. 353-354. [米吉提·胡达拜尔地, 潘晓玲 (2004). 新疆植物志(第四卷). 新疆科学技术出版社, 乌鲁木齐. 354-355.]
- Ida TY, Kudo G (2010). Modification of bumblebee behavior by flower color change and implications for pollen transfer in *Weigela middendorffiana*. *Evolutionary Ecology*, 24, 671-684.
- Ishii HS, Sakai S (2002). Temporal variation in flower display



- size and individual flower sex allocation in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 89, 441-446.
- Ivey CT, Carr DE (2011). Tests for the joint evolution of mating system and drought escape in *Mimulus*. *Annals of Botany*, 109, 583-598.
- Li QJ, Xu ZF, Kress WJ, Xia YM, Zhang L, Deng XB, Gao JY, Bai ZL (2001). Flexible style that encourages outcrossing. *Nature*, 410, 432. DOI: 10.1038/35068635.
- Navarro L, Ayensa G, Guitián P (2007). Adaptation of flower traits and mating system to pollinator unpredictability: the case of *Disterigma stereophyllum* (Ericaceae) in south-western Colombia. *Plant Systematics and Evolution*, 266, 165-174.
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, Poot P, Purugganan MD, Richards CL, Valladares F, van Kleunen M (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15, 684-692.
- Nishihira J, Washitani I, Thomson JD, Thomson BA (2000). Patterns and consequences of stigma height variation in a natural population of a distylous plant *Primula sieboldii*. *Functional Ecology*, 14, 502-512.
- Nuttman CV, Semida FM, Zalut S, Willmer PG (2006). Visual cues and foraging choices: bee visits to flower colour phases in *Alkanna orientalis* (Boraginaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 87, 427-435.
- Oliveira LC, Matias R, Furtado MT, Romero R, Brito VLG (2022). What explains the variation in length of stamens and styles in a pollen flower? A study exemplified by *Macairea radula* (Melastomataceae). *Plant Systematics and Evolution*, 308, 1-13.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321-326.
- Pacheco DA, Dudley LS, Cabezas J, Cavieres LA, Arroyo MTK (2016). Plastic responses contribute to explaining altitudinal and temporal variation in potential flower longevity in high Andean *Rhodolirion montanum*. *PLOS ONE*, 11, e0166350. DOI: 10.1371/journal.pone.0166350.
- Primack RB (1985). Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 15-37.
- Ruan CJ, Qin P, Yin ZF (2006). Advancements in reproductive assurance and delayed selfing. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 195-204. [阮成江, 钦佩, 尹增芳 (2006). 繁殖保障和延迟自交的研究进展. 生态学报, 26, 195-204.]
- Shi YH, Ren ZX, Zhao YH, Wang H (2021). Effect of climate change on the distribution and phenology of plants, insect pollinators, and their interactions. *Biodiversity Science*, 29, 495-506. [施雨含, 任宗昕, 赵延会, 王红 (2021). 气候变化对植物-传粉昆虫的分布区和物候及其互作关系的影响. 生物多样性, 29, 495-506.]
- Shivanna KR, Tandon R, Koul M (2020). "Global Pollinator Crisis" and its impact on crop productivity and sustenance of plant diversity//Tandon R, Shivanna KR, Koul M. *Reproductive Ecology of Flowering Plants: Patterns and Processes*. Springer, Singapore. 395-413.
- Spigler RB, Kalisz S (2013). Phenotypic plasticity in mating-system traits in the annual *Collinsia verna*. *Botany*, 91, 597-604.
- Sun S, Cao GX, Luo YJ, Li QJ (2010). Maintenance and functional gender specialization of flexistylus. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 827-838. [孙杉, 操国兴, 罗燕江, 李庆军 (2010). 花柱卷曲性的维持及功能性别特化. 植物生态学报, 34, 827-838.]
- Sun SG, Guo YH, Giture RW, Huang SQ (2005). Corolla wilting facilitates delayed autonomous self-pollination in *Pedicularis dunniana* (Orobanchaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 251, 229-237.
- Tang XX, Huang SQ (2012). Research progress on diversity and variation in flower color. *Plant Diversity and Resources*, 34, 239-247. [汤晓辛, 黄双全 (2012). 花色多样性与变异的研究进展. 植物分类与资源学报, 34, 239-247.]
- Torres-Díaz C, Gómez-González S, Stotz GC, Torres-Morales P, Paredes B, Pérez-Millaqueo M, Gianoli E (2011). Extremely long-lived stigmas allow extended cross-pollination opportunities in a high Andean plant. *PLOS ONE*, 6, e19497. DOI: 10.1371/journal.pone.0019497.
- Wang XY, Zhu XX, Yang J, Liu YJ, Tang XX (2019). Variation in style length and the effect on reproductive success in Chinese plums (*Armeniaca mume*). *Biodiversity Science*, 27, 159-167. [王晓月, 朱鑫鑫, 杨娟, 刘云静, 汤晓辛 (2019). 梅花个体内花柱长度的变异及其对繁殖成功的影响. 生物多样性, 27, 159-167.]
- Webb CJ, Lloyd DG (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 24, 163-178.
- Wiemer AP, Sérsic AN, Marino S, Simões AO, Cocucci AA (2011). Functional morphology and wasp pollination of two south American asclepiads (Asclepiadoideae-Apocynaceae). *Annals of Botany*, 109, 77-93.
- Wu Y, Liu YR, Peng H, Yang Y, Liu GL, Cao GX, Zhang Q (2015). Pollination ecology of alpine herb *Meconopsis integrifolia* at different altitudes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1-13. [吴云, 刘玉蓉, 彭瀚, 杨勇, 刘光立, 操国兴, 张强 (2015). 高山植物全缘叶绿绒蒿在不同海拔地区的传粉生态学研究. 植物生态学报, 39, 1-13.]
- Xiang WQ, Ren MX (2019). Adaptive significance of yellow flowered *Bombax ceiba* (Malvaceae). *Biodiversity Science*, 27, 373-379. [向文倩, 任明迅 (2019). 木棉黄花个体的适应意义. 生物多样性, 27, 373-379.]
- Zhang DY (2004). *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology*. Science Press, Beijing. 96-180. [张



- 大勇 (2004). 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京. 96-180.]
- Zhang DY, Jiang XH (2001). Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytoecologica Sinica*, 25, 130-143. [张大勇, 姜新华 (2001). 植物交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性. 植物生态学报, 25, 130-143.]
- Zhang L, Li QJ (2002). Flexistylis and its evolutionary ecological significance. *Acta Phytoecologica Sinica*, 26, 385-390. [张玲, 李庆军 (2002). 花柱卷曲性异交机制及其进化生态学意义. 植物生态学报, 26, 385-390.]
- Zhang ZQ, Li QJ (2009). Review of evolutionary ecology of flower longevity. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 598-606. [张志强, 李庆军 (2009). 花寿命的进化生态学意义. 植物生态学报, 33, 598-606.]
- Zych M, Junker RR, Nepi M, Stpiciżyńska M, Stolarska B, Roguz K (2018). Spatiotemporal variation in the pollination systems of a supergeneralist plant: Is *Angelica sylvestris* (Apiaceae) locally adapted to its most effective pollinators? *Annals of Botany*, 123, 415-428.
- 特邀编委: 任明迅 责任编辑: 李 敏