植物生态学报 2025, **49** (10): 1643-1655 DOI: 10.17521/cjpe.2024.0405
Chinese Journal of Plant Ecology CSTR: 32100.14.cjpe.2024.0405

新疆特有濒危植物雪白睡莲繁殖生物学研究

周鑫宇[1,2] 刘会良[1,3,4*] 高 贝[1,3] 卢妤婷[1] 陶玲庆[1] 文晓虎[1] 张 岚[1,2] 张元明[1]

[1]干旱区生态安全与可持续发展全国重点实验室, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; [2]中国科学院大学, 北京 100049; [3]新疆抗逆植物基因资源保育与利用重点实验室, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; [4]天山野果林生态系统新疆野外科学观测研究站, 伊犁植物园, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆新源 835800

摘 要 雪白睡莲(*Nymphaea candida*)是中国新疆特有的国家II级重点保护野生植物, 面临濒危风险, 亟须保护。该研究以雪白睡莲自然种群为研究对象, 系统研究了其开花物候、花部形态、繁育系统、传粉过程及种子萌发特性, 从繁殖生物学角度探讨其濒危原因。结果表明, 雪白睡莲的花部结构呈现原始特征, 属于标准两性花。其花在5–9月间持续开放, 单花花期约4天, 柱头的可授性较短, 仅为1–2天。传粉者以食蚜蝇科昆虫为主, 访花频率低且易受阴雨天气影响。实验表明, 雪白睡莲繁育系统为以异交为主、具自交亲和性的混合交配系统。雪白睡莲种子活力为(45.33 ± 4.29)%, 自然状态下受到种皮障碍限制, 萌发率低, 仅为(2.67 ± 1.63)%。雪白睡莲在花部特征、传粉过程及种子萌发上均存在繁殖限制, 主要包括有限的传粉者数量、访花频率及种子活力。此外, 环境因素(如阴雨天气)导致传粉限制。在传粉不稳定的环境中, 雪白睡莲倾向选择自交策略, 可能引发近交衰退, 从而加剧濒危风险。

关键词 濒危植物; 雪白睡莲; 开花物候; 繁育系统; 传粉; 种子萌发; 濒危因素

周鑫宇, 刘会良, 高贝, 卢妤婷, 陶玲庆, 文晓虎, 张岚, 张元明 (2025). 新疆特有濒危植物雪白睡莲繁殖生物学研究. 植物生态学报, 49, 1643-1655. DOI: 10.17521/cjpe.2024.0405

Reproductive biology of endangered and endemic species *Nymphaea candida* in Xinjiang, China

ZHOU Xin-Yu[1,2], LIU Hui-Liang[1,3,4*], GAO Bei[1,3], LU Yu-Ting[1], TAO Ling-Qing[1], WEN Xiao-Hu[1], ZHANG Lan[1,2], and ZHANG Yuan-Ming[1]

[1]State Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China; [2]University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; [3]Xinjiang Key Lab of Conservation and Utilization of Plant Gene Resource, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China; and [4]Xinjiang Field Scientific Observation Research Station of Tianshan Wild Fruit Forest Ecosystem, Yili Botanical Garden, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Xinyuan, Xinjiang 835800, China

Abstract

Aims *Nymphaea candida*, an endangered species endemic to Xinjiang and classified as a National Class II Protected Wild Plant in China, faces a high risk of extinction, necessitating immediate conservation measures. This study aims to reveal its reproductive characteristics and explore factors associated with its endangered status from a reproductive biology perspective.

Methods This study systematically examined the flowering phenology, floral morphology, breeding system, pollination process, and seed germination characteristics of *N. candida* in natural populations.

Important findings The flowering period spanned from May to September, with individual flowers persisting for approximately 4 d, while stigmatic receptivity was limited to 1–2 d. Pollinators were primarily hoverflies (Syrphidae), but their visitation rates were low and further reduced by adverse weather conditions. Experimental data indicated a mixed breeding system in *N. candida*, predominantly outcrossing but self-compatible, with pollinator dependency for successful reproduction. Seed viability was determined to be (45.33 ± 4.29)%, yet germination rates under natural conditions were significantly lower (2.67 ± 1.63)% due to physical dormancy imposed by seed coat barriers. Reproductive limitations in *N. candida* arose from its floral traits, pollination challenges (e.g., limited pollinator availability and low visitation rates), and low seed viability. Environmental

收稿日期Received: 2024-11-07 接受日期Accepted: 2025-04-08
基金项目: 新疆维吾尔自治区天山英才项目(2023TSYCCX0082)。Supported by the Tianshan Talent Program of the Xinjiang Uygur Autonomous Region (2023TSYCCX0082).
* 通信作者Corresponding author (liuhuiliang@ms.xjb.ac.cn)

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

stressors (e.g., frequent rainfall) exacerbated pollination constraints. In unpredictable pollination environments, *N. candida* relied on autonomous self-pollination, which may result in inbreeding depression, thereby escalating its endangerment risk.

Key words endangered species; *Nymphaea candida*; flowering phenology; breeding system; pollination; seed germination; endangerment factor

Zhou XY, Liu HL, Gao B, Lu YT, Tao LQ, Wen XH, Zhang L, Zhang YM (2025). Reproductive biology of endangered and endemic species *Nymphaea candida* in Xinjiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 49, 1643-1655. DOI: 10.17521/cjpe.2024.0405

近年来, 生物多样性丧失日益加剧(Orsenigo et al., 2018), 尤其分布狭窄、种群规模小且分散的特有植物种群, 面临较高的灭绝风险(Anderson, 1994; Cowling et al., 1996; 张金菊等, 2008; Cogoni et al., 2019)。目前全球约21%的高等植物面临灭绝风险, 近年来濒危植物的保护问题备受关注(Pimm et al., 2014; Yesuf et al., 2021; Forgiarini et al., 2023)。除气候变化和人为干扰等外部因素外, 生殖力衰退也是濒危植物灭绝的关键因素(Duan & Liu, 2007)。研究表明, 大多数濒危植物存在生殖障碍, 包括花粉活力不足(Byers, 1995)、柱头可授性差(刘开全和邓洪平, 2011)、传粉过程受限(Rathcke & Jules, 1993; Schurr et al., 2019)及种子萌发困难(任飞艳等, 2021)等问题。因此, 探索濒危植物的繁殖机制对其生态保育具有重大意义(Evans et al., 2003; Eckert et al., 2010)。

目前, 相关研究主要集中于开花物候、花部特征、传粉、花的繁育系统类型与种子生理生态等方面。其中开花物候和模式代表了植物在不同生物尺度上的繁殖行为, 显著影响濒危植物的繁殖(Harder et al., 2004; 王洁等, 2011)。开花时机与传粉者活动的匹配尤为重要, 开花时机不当和对传粉者吸引力不足常导致濒危植物繁殖失败(Ollerton & Diaz, 1999; Zhang & Zhang, 2023)。植物花部特征包括“花部构成”与“开放式样” (Barrett & Harder, 1996; 杨柳等, 2023), 它们通过影响对传粉者的吸引力与花粉置出, 主导植物交配过程, 进而影响濒危植物的繁殖过程(Barrett, 1998; 哈里布努尔等, 2022)。濒危植物通常因其花部特征对传粉者吸引力较弱, 导致传粉过程受到限制, 从而影响繁殖成功率(牟勇等, 2007)。过多或过少的开花样式均可能导致自交增加或传粉不足, 限制濒危植物的繁殖成功率(Jordan & Harder, 2006; Duffy & Stout, 2008)。

开花物候、花部特征与植物的繁育系统密切相关, 它们与传粉特性一起决定了后代的遗传组成和适合度, 对濒危植物有着重要意义(牟勇等, 2007)。授粉限制常被视为濒危植物灭绝风险的一个关键因素(Moza & Bhatnagar, 2007; Sinébou et al., 2016), 许多濒危植物存在着花粉活力不足(张颖等, 2017)、花粉量少(Sawyer, 2010)、花粉活力与柱头可授性不匹配(宋玉霞等, 2008)、花粉和柱头失活快(杨旭等, 2012)等问题, 这些因素共同限制了有效授粉, 进而降低结实率, 影响种群的更新和维持(黄至欢, 2020)。繁育系统作为直接影响后代遗传组成的所有有性特征, 其核心是交配系统(Real, 1983; 何亚平和刘建全, 2003)。而不适宜的繁育系统类型也是导致物种濒危的原因之一(Dudash & Fenster, 2001; Escaravage et al., 2001; 何亚平和刘建全, 2003)。如雌雄异熟和雌雄异位是避免植物自交和减少雌雄器官干扰的机制(Barrett, 2003; 阮成江和姜国斌, 2006)。但可能导致植物依赖特定的传粉者进行异交, 传粉者数量不足或环境变化会限制传粉机会, 从而增加濒危风险(张大勇, 2004; Marcinko & Randall, 2008)。许多濒危植物在自然条件下种子数量少、萌发率低, 这限制了其种群规模的扩展和更新(柴胜丰等, 2010; N’Danikou et al., 2011; 任飞艳等, 2021)。种子萌发的限制使得濒危植物种群更易受到外界不利因素的影响, 进一步加剧了其灭绝风险。

雪白睡莲(*Nymphaea candida*)为睡莲科多年生耐寒水生植物, 能在–22 ℃冰层泥土中自然越冬, 花为昼开夜闭, 兼具观赏和药用价值, 对维持湿地生态系统稳定性有着重要作用(唐毓玮等, 2019; 牛忠泽等, 2022)。该物种隶属被子植物基部分支的睡莲属(*Nymphaea*, 起源约1.6亿年前), 是研究早期被子植物演化的重要模型。Marliac块茎型耐寒睡莲是该属演化程度最高的类群之一, 为解析水生植物适应性进化及气候响应策略提供了重要模式材料(黄国振等, 2003; 唐毓玮等, 2019)。该物种主要分布于中欧、北欧及北亚, 是我国仅有的5种睡莲原生种之一, 在我国仅见于新疆的阿勒泰、伊犁河谷湿地及

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

博斯腾湖等地，呈狭窄分布，个体数量少于10 000株，已被列为国家二级保护野生植物，并在《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》中被归类为濒危物种(Liu et al., 2023; 杨军等, 2023)。但目前尚未对雪白睡莲开展针对性的科学系统的研究，对于其繁殖生物学的研究仍存在空白。本研究以新疆特有濒危植物雪白睡莲自然种群为对象，系统探讨其开花物候、花部形态特征、繁育系统、传粉过程、人工授粉及种子萌发特性，旨在揭示其繁殖特征，并从繁殖生物学角度探索濒危成因，为雪白睡莲的保护与利用提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料及研究区概述

研究材料雪白睡莲来自新疆伊犁巩留县塔斯托别乡(43.44° N, 82.16° E)，分布地海拔为740 m。该地区属北温带大陆性半干旱气候区，具有冬长夏短、春迟秋早、四季分明、光照充足的特点。

雪白睡莲位于沼泽湿地中，呈零星状分布，通过根部观察法发现种群大小为50株，主要伴生种有芦苇(*Phragmites australis*)、水葱(*Schoenoplectus tabernaemontani*)、菖蒲(*Acorus calamus*)、东方香蒲(*Typha orientalis*)、浮叶眼子菜(*Potamogeton natans*)、小黑三棱(*Sparganium emersum*)等。

1.2 实验方法

1.2.1 开花动态及花部形态特征观测

在2023至2024年间，选择同一种群生长良好且即将进入生殖生长期的植株10株，选取20朵单花，记录其单花花期。每日12:00观察其开花动态。开花首日进行7次观测(8:00–20:00，每次间隔2 h)，随后每日观察1次。观测内容包括花朵形态的变化、花丝与花粉的动态变化、柱头与雄蕊的空间位置及形态特征的变化，以及花冠色泽等特征的变化。选择同一种群的10个植株，随机选取25朵单花，使用游标卡尺测量花冠直径、花瓣的长宽、萼片的长宽、花丝和花药的长度等参数。同时，根据Dafni和Maués (1998)的标准记录观测地点雪白睡莲的种群开花进程，如始花期(10%植株开始开花)、盛花期(50%植株开花)、末花期(10%以下植株开花)等。

1.2.2 花粉活力与柱头可授性检测

在2024年盛花期，随机挑选来自不同植株并处于正常发育状态的花总计40朵花，在开花第1、2、3、4天，各选取10朵花，各层雄蕊花粉进行独立观察，每朵花共进行3次观察，每次观察选择10个以上的视野。确保每个个体统计的花粉数均在500粒以上。每次将所取花粉均匀涂抹于载玻片，滴加5%蔗糖溶液(含0.5% TTC)，并将载玻片置于黑暗室温环境下2 h。在显微镜下统计具有活力的红色花粉比例。即有活力花粉百分比(%) =被染色花粉数/观察花粉总数×100。

采用联苯胺-过氧化氢法检测柱头的可授性(Dafni, 1992; Rodriguez-Riano & Dafni, 2000)。为减少花粉限制的干扰，在2024年盛花期，选择并标记来自不同个体的处于开花第1、2、3、4天的花各10朵，剥离雄蕊，并将其柱头浸入凹面载玻片中，载玻片中盛有联苯胺-过氧化氢溶液(1%联苯胺:3%过氧化氢:蒸馏水体积比4:11:22)。观察柱头的变化，如果柱头周围的反应液呈现蓝紫色并产生大量气泡，则表明柱头具有可授性。根据颜色的深浅、产生气泡的速度和数量来判断可授性的强弱。具体标准如下：a: “–”表示柱头无反应，不具有可授性; b: “–/+”表示有少量气泡且呈蓝色，具有可授性; c: “+”表示有较多气泡且呈深蓝色，可授性较强。

1.2.3 花粉胚珠比与杂交指数检测

在盛花期，随机选取10朵健康且花药未开裂的花朵。使用镊子将每朵花的所有花药取下，放入离心管中，用蒸馏水定容至0.5 mL。随后，使用镊子碾碎花药以释放全部花粉，并用滴管取一滴花粉液滴在载玻片上。覆盖带有小格子的盖玻片，并在显微镜下采用血球计数板测定法计算花粉粒数，以确定全部花粉粒数。同时，将每朵花的子房置于解剖镜下进行解剖，统计其胚珠数。使用平均花粉粒数除以胚珠数计算雪白睡莲的花粉胚珠比(P/O)。

杂交指数(OCI)的测定方法如下：随机抽取25朵单花，根据Dafni (1992)的标准，通过测量雪白睡莲花冠大小、花药开裂与柱头可授性时间、花药与柱头的空间位置，对其繁育系统进行判定。具体标准为：①花冠的大小或直径大于1 mm时，记为0; 大小在1–2 mm时，记为1; 在2–6 mm时，记为2; 大于6 mm时，记为3; ②当花药开裂散粉的时间与柱头具可授性的时间一致或柱头具可授性先于花药散粉时，记为0; 花药散粉先于柱头具可授性时，记为1; ③当柱头与花药在同一高度时，记为0; 空间分离时记为1。三者之和即为杂交指数。

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0405

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

1.2.4 传粉媒介的行为观察及种类鉴定

采用定点观察法，在雪白睡莲盛花期，随机标记即将开放的10朵单花，进行连续观察直至不再开放。观察时间段为8:00–20:00 (每小时记录前30 min)，记录访花昆虫的种类和数量、访花次数以及停留时间。对每一种昆虫的访花行为进行详细观察和描述，同时记录天气变化对访花者的影响。在观察过程中，采集访花者的标本，以备后续的种类鉴定。

1.2.5 人工套袋实验

为检测雪白睡莲的繁育系统，在盛花期，随机选择未开或即将开放的60朵花进行人工授粉实验。根据Dafni (1992)的方法，设置6个处理，每个处理包含10朵花：①自然状态下的亲和性检测：不做任何处理，自由授粉；②是否需要传粉者检测：开花前套袋，不去雄；③结实率是否受传粉者限制检测：花不套袋，去雄，自由授粉；④有无自交不亲和检测：去雄，套袋，同株异花之间传粉；⑤杂交是否亲和检测：去雄，套袋，异株异花之间传粉；⑥无融合生殖检测：去雄，套袋，不授粉。用硫酸纸袋套袋后挂上标签，10天后去袋，然后在种子成熟期对结实个数和结实率进行统计，结实率(%) =结实数/实验花朵数× 100。

1.2.6 种子萌发实验

挑选300粒大小一致且饱满健康的雪白睡莲种子，使用0.1% $HgCl_2$浸泡10–20 min后，用无菌水充分冲洗种子。将处理好的种子放入盛有蒸馏水的培养瓶中，每个处理放置25粒种子，并设定4个重复，在培养箱中进行实验。共设3个处理：①自然对照，温度设置为25 ℃，相对湿度为54%，光照设置为昼夜交替(光照13 h/黑暗11 h)；②模拟生境处理，温度设置为15–25 ℃，其余条件同上；③划破种皮处理，萌发前使用手术刀在种子尖端轻轻划破种皮，光温条件设置同②。统计其萌发率，萌发率(%) =萌发数/种子总数×100。

萌发实验结束后，使用氯代三苯基四氮唑(TTC)法测定种子活力：将种子沿中轴线纵向剖开，露出种胚。将剖开的种子取一半，立刻放入培养皿中，加入0.5% TTC溶液，置于30 ℃恒温培养箱中避光染色3 h。染色结束后，用清水漂洗，然后置于体视显微镜下观察并记录。将胚和胚乳染色部分小于1/3或不染色记为无活力。

2 结果

2.1 雪白睡莲花部形态特征

雪白睡莲作为睡莲科植物，处于植物系统发育演化史的基部位置，其花部结构呈现较原始的形态，属于标准两性花。雪白睡莲的花可被明确分为萼片、花瓣、雄蕊和雌蕊四部分，排列从外到内(图1)。如表1所示，其单花的花冠直径为(102.24 ± 9.23) mm。萼片有4枚，形状为长卵形，正面为纯白色，背面为草绿色，长(51.72 ± 3.95) mm，宽(17.01 ± 1.30) mm。花瓣数量约为25枚，形状为长椭圆形，上部略尖，颜色为纯白，长(49.90 ± 3.59) mm，宽(17.66 ± 1.33) mm，内层花瓣较短，无明显香气。雄蕊从内到外分为3层，均由花丝(纯白)和花药(纯黄色)两部分组成。最外层的雄蕊花丝宽且扁平，长(24.12 ± 1.74) mm，花药呈尖状，较不发达，只占雄蕊的1/5，长(5.03 ± 0.67) mm；中层的雄蕊花丝较纤细，长(27.77 ± 1.68) mm，花药长(9.92 ± 0.78) mm；最内层的雄蕊长(17.57 ± 1.62) mm，花药发达，长约(7.13 ± 0.76) mm (图1)。雌蕊位于花冠筒内部，由心皮(聚合心皮)、胚珠、花柱和柱头四部分组成。柱头位于雌蕊的顶部，具有较多突起，花托为方形，是其重要的辨识标志。

2.2 雪白睡莲开花物候与开花模式

根据2023和2024年的野外实验观察，雪白睡莲群体的花期从5月中旬开始，随着当地气温的升高和光照的加强，在6月中旬至7月下旬达到盛花期(超过50%的花盛开)。直到9月下旬，仍有少量花朵开放，花期接近5个月。观察结果表明，雪白睡莲的单花花期为4天，且与耐寒睡莲以及多数热带睡莲一致，属于白天开放、夜间闭合类型，开放时间为每天8:00–19:00。其花朵开放时间受季节和温度的影响。在开花的第1天，花瓣尚未完全张开，三层雄蕊呈圆筒状竖立，花药尚未开裂以散出花粉，柱头显露，并且柱头盘分泌约0.3 mL的柱头液，能接受外来花粉以完成受精过程。到第2天时，雌蕊柱头盘上的蜜汁消失，柱头干燥变色，表明其已失去接受花粉进行受精的条件。然而，如果第1天开花时未接受外来花粉，柱头盘上的蜜汁可以保留到第2天，以接受外来或自花的花粉。从第2天起，内层雄蕊已达到成熟，花药开始开裂散出花粉。散粉后的雄蕊向花心弯扣，覆盖住柱头盘，而在第3–4天时，外层

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

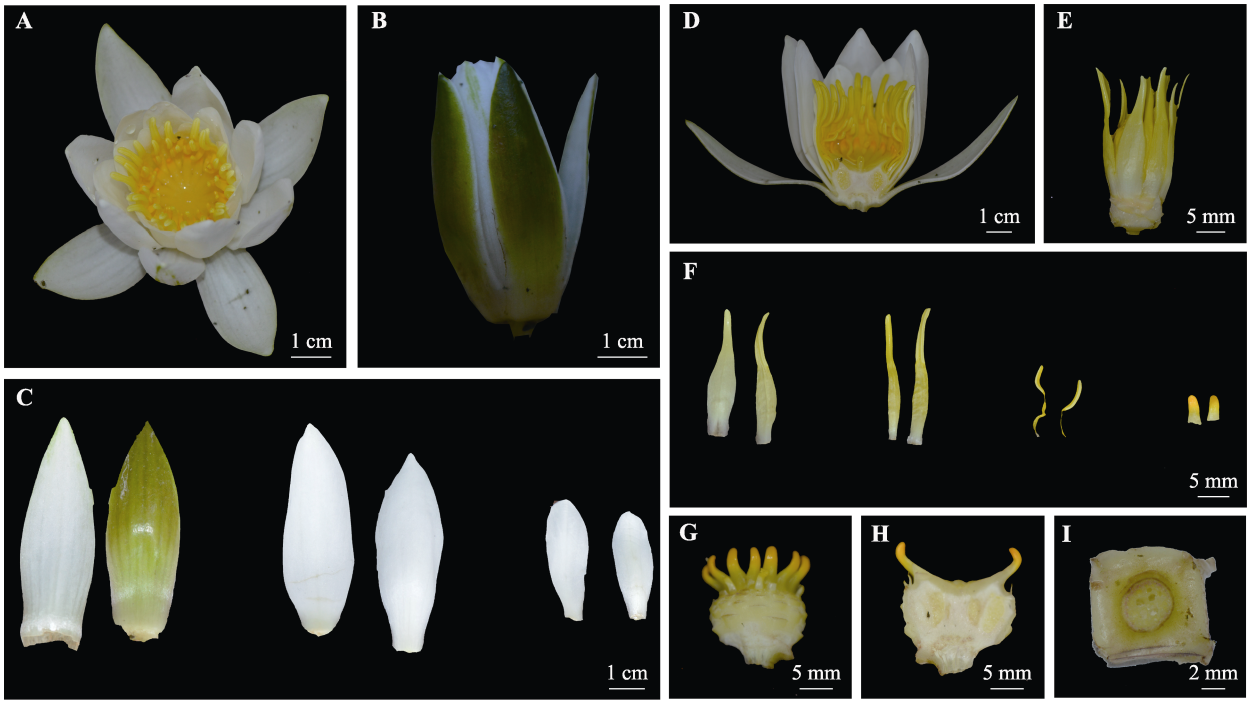


图1 雪白睡莲花部形态特征。**A,** 花部(开放)。**B,** 花部(闭合)。**C,** 萼片和花瓣(从左至右依次为萼片、外层花瓣、内层花瓣)。**D,** 花部剖面。**E,** 雄蕊(整体)。**F,** 外层雄蕊、中层雄蕊、内层雄蕊和心皮附属物。**G,** 心皮。**H,** 心皮剖面。**I,** 花托。
Fig. 1 Morphological characteristics of floral organs in *Nymphaea candida*. **A,** Floral organs (open). **B,** Floral organs (closed). **C,** Sepals and petals (from left to right: sepal, outer petal, inner petal). **D,** Cross-section of floral organs. **E,** Stamen (whole view). **F,** Outer stamen, middle stamen, inner stamen, and carpel appendages. **G,** Carpel. **H,** Cross-section of the carpel. **I,** Receptacle.

表1 雪白睡莲花部形态参数(n = 25)
Table 1 Morphological parameters of *Nymphaea candida* flowers (n = 25)

花部参数 Flower parameter	平均值(±标准误) Average value (± *SE*)	最大值 Maximum	最小值 Minimum
花冠直径 Corolla diameter (mm)	102.24 ± 9.23	123.26	89.14
花冠口直径 Corolla mouth diameter (mm)	30.73 ± 2.79	37.32	25.44
萼片长度 Sepal length (mm)	51.72 ± 3.95	60.08	40.48
萼片宽度 Sepal width (mm)	17.01 ± 1.30	19.66	14.63
花瓣长度 Petal length (mm)	49.90 ± 3.59	58.28	39.96
花瓣宽度 Petal width (mm)	17.66 ± 1.33	19.66	14.47
外层雄蕊长度 Outer stamen length (mm)	24.12 ± 1.74	26.97	20.15
外层雄蕊花药长度 Outer stamen anther length (mm)	5.03 ± 0.67	6.24	3.29
中层雄蕊长度 Middle stamen length (mm)	27.77 ± 1.68	29.56	23.17
中层雄蕊花药长度 Middle stamen anther length (mm)	9.92 ± 0.78	11.37	8.08
内层雄蕊长度 Inner stamen length (mm)	17.57 ± 1.62	19.56	13.54
内层雄蕊花药长度 Inner stamen anther length (mm)	7.13 ± 0.76	7.97	5.90
花柱长度 Flower column length (mm)	12.28 ± 1.73	15.18	10.05
子房宽度 Ovary width (mm)	12.17 ± 1.49	15.37	10.49

雄蕊相继散粉。到第5天，花朵不再开放，并逐渐下弯入水。

2.3 雪白睡莲花粉活力与柱头可授性

在调查中发现，从开花第2天起，花药开始开裂。在开裂的第1天，花粉活力为89.68%；第2天为88.02%；第3天为86.98%。柱头在花药开裂前就具有可授性。在开花后的第1天，柱头呈浅黄色，具有最高的可授性；第2天已接受花粉的柱头则逐渐干燥，颜色加深，丧失可授性，未经授粉的柱头仍呈淡黄色，具有一定的可授性；到了第3–4天，柱头颜色开

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0405

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

表2 雪白睡莲花粉活力及柱头可授性
Table 2 *Nymphaea candida* pollen vitality and stigma receptivity

开花时间 Flower time (d)	花粉活力 Pollen viability (%)	柱头可授性 Stigma receptivity	柱头形状 Stigma shape
开花1天 Flowering 1 d	0	++	竖立 Erect
开花2天 Flowering 2 d	89.68	+/–	竖立 Erect
开花3天 Flowering 3 d	88.02	–	竖立、内扣 Erect, incurved
开花4天 Flowering 4 d	86.98	–	内扣 Incurved

++, 柱头具最强可授性; +/–, 部分柱头具可授性; –, 柱头无可授性。
++, maximal receptivity; +/–, partial receptivity (subset of stigmas receptive); –, absent.

始变黑或褐色, 失去可授性(表2)。以上结果表明, 雪白睡莲虽然花粉能够长时间保持高活力, 但柱头的可授期较短, 且与花粉活力的重叠期较短。

2.4 雪白睡莲花粉胚珠比及杂交指数

实验表明, 雪白睡莲单花的花粉数约为511 019.23粒(内层雄蕊: 324 325.23粒; 中层雄蕊: 161 854.62粒; 外层雄蕊: 24 839.38粒); 单花的胚珠数约为1 167.33枚, 其P/O为437.77。雪白睡莲的花冠直径平均约为102.24 mm, 超过6 mm, 赋值为3; 雌蕊先熟, 且柱头在花药未开裂前即具备可授性, 赋值为0; 柱头与花药空间分离, 赋值为1。因此, 其OCI值为4。依据Dafni (1992)的标准, 其繁育系统属于异交型, 且具有部分自交亲和, 需依赖传粉者。

2.5 雪白睡莲传粉昆虫种类及访花行为

根据野外观察, 雪白睡莲的访花昆虫主要有3种, 均为食蚜蝇科昆虫。这3种访花者的平均单花停留时间为30 s。食蚜蝇通常在花冠上空盘旋5–8 s, 随后落在花瓣上, 用中足和后足支撑身体, 头部伸入花冠中, 同时前足搓动花粉; 或者沿着竖立的雄蕊进入花冠筒深处, 使用喙舔舐花蜜, 开花第1天花蜜分泌量最高可使传粉者受陷, 以完成传粉。

雪白睡莲的访花昆虫活动时间为9:00–19:00, 整体来看, 11:00前昆虫访花频率较低。随着温度升高, 在12:00–16:00之间, 访花频率逐渐增加, 并在15:00–16:00时达到高峰。随后, 在17:00–19:00期间, 昆虫的访花频率逐渐降低。同时观察到, 访花昆虫的活动次数明显受天气温度的影响。在阴雨天, 访花昆虫数量较少, 尽管访花高峰期仍为15:00–16:00, 访花次数仅为晴天的1/3 (图2)。综上所述, 雪白睡莲的访花昆虫种类较少, 且访花频率较低, 访花过程受到阴雨天气的影响。

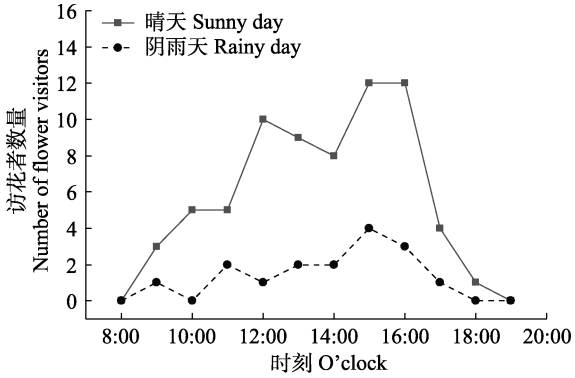


图2 不同天气情况下访花者的日活动总量。
Fig. 2 Total daily activity of floral visitors under different weather conditions.

2.6 雪白睡莲不同处理下结实率

根据套袋实验结果(表3), 雪白睡莲在自然对照下的结实率为46.67%, 相对较低。自然自花授粉处理的结实率为40.00%, 表明存在自交亲和现象, 且能够自发进行自交。在自然异花授粉处理下, 结实率仅为30.00%, 说明其需要依赖传粉者, 并受到传粉者的限制。同株异花授粉和异株异花授粉的结实率分别为70.00%和80.00%, 均明显高于自然结实率。这表明雪白睡莲的繁育系统以异花传粉为主, 并且可能存在传粉限制或传粉干扰。无融合授粉处理的结实率为0.00%, 说明不存在无融合授粉。综上所述, 雪白睡莲的繁育系统是自交与异交并存的混合交配系统, 不存在无融合生殖, 传粉者在传粉过程中发挥着极其重要的作用, 且可能存在一定的传粉限制。

2.7 雪白睡莲种子萌发率与种子活力

雪白睡莲种子萌发实验结果(图3)表明, 雪白睡莲在自然条件下萌发率仅为(2.67 ± 1.63)%, 在模仿

表3 不同处理下雪白睡莲结实率
Table 3 Seed-set ratio of *Nymphaea candida* under different treatments

处理 Treatment	授粉花数 Flower number	结实数 Fruit number	结实率 Seed-set ratio (%)
自然对照 Natural control	15	7	46.67
自然自花授粉 Natural self-pollination	10	4	40.00
自然异花授粉 Natural cross-pollination	10	3	30.00
同株异花授粉 Cross-pollination in one plant	10	7	70.00
异株异花授粉 Cross-pollination in different plant	10	8	80.00
无融合授粉 No fusion pollination	10	0	0.00

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

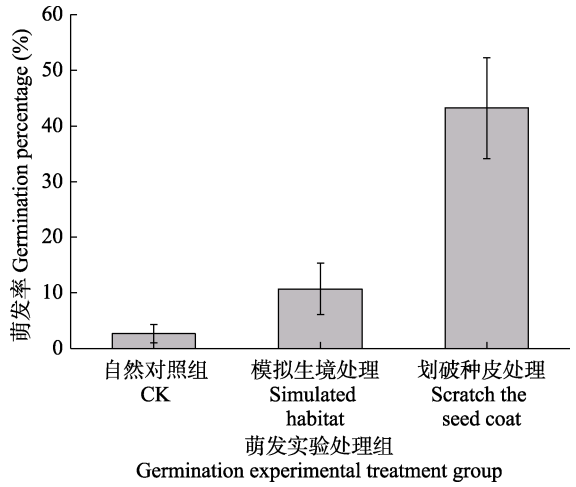


图3 不同处理下雪白睡莲种子萌发率(平均值±标准误)。
Fig. 3 Germination rate of *Nymphaea candida* seeds under different treatments (mean ± *SE*). CK, control.

当地光温条件处理萌发率为(10.67 ± 4.62)%, 进行种皮划破处理组的萌发率为(43.2 ± 9.12)%, 显著高于自然对照组。后续进行种子活力检测表明种子活力仅为(45.33 ± 4.29)%。综上所述雪白睡莲存在着种子活力低下, 存在一定种皮障碍等问题, 自然状态下萌发率低下。

3 讨论

3.1 雪白睡莲繁殖特性及限制因素

植物的花部特征不仅影响传粉者的行为、花粉传递机制和传粉效率, 也决定了交配模式、后代适合度及种群扩散潜力(Kudo, 1993; 黄双全和郭友好, 2000; Wiemer et al., 2012)。其中花色、花味作为食源信号, 促使昆虫定向寻找, 从而影响花粉移出和落置(Andersson & Dobson, 2003; 王伟等, 2008)。研究显示, 不同传粉者对颜色的感知差异显著, 进而影响其访花偏好与活动频率(王洁等, 2011)。在本研究中, 尽管雪白睡莲花部结构较大, 但因花色单一、无明显香气, 对访花者的吸引力有限, 可能限制了访花者的多样性及频率(王伟等, 2008; Majetic et al., 2009)。开花物候是植物生活史中的关键特征, 并构成植物繁殖生物学的重要研究内容(McIntosh, 2002; 陈波等, 2003)。本研究发现, 雪白睡莲种群花期从5月下旬延续至9月下旬, 其中6月中旬至7月底为开花高峰期, 单花花期较短, 仅约4天。而巩留县自5月降雨量逐步增加, 6月达最高值39 mm (图4)。该地区5–7月降水量最高, 恰逢雪白睡莲盛花期, 因此降雨等不良气候条件易对授粉过程产生不利影响, 如雄蕊脱落、花蜜和花粉被冲刷、传粉者活动受限等, 可能是导致雪白睡莲濒危的因素之一。

在传粉过程中, 花粉在最佳活力状态下与高可受性柱头的相遇是传粉成功的关键, 且易受环境因素的影响。研究表明, 雪白睡莲单花柱头可授期与花粉活力高峰的重叠时间较短, 且柱头蜜液的分泌受阴雨天气的影响, 这可能导致授粉过程受到阻碍。传粉昆虫数量的限制也是多种植物生殖失败并走向濒危的主要原因(张金菊等, 2008; 唐荣等, 2020)。本研究发现, 雪白睡莲的访花昆虫种类较少, 且传粉行为易受阴雨和低温等天气影响, 可能会减少授粉机会并导致传粉失败(Lawson & Rands, 2019; Goodwin et al., 2021)。此外, 昆虫在传递花粉的过程中还会造成大量花粉的流失(彭东辉等, 2014; 胡佳等, 2024)。

繁育系统的多样性及其机制研究是理解植物类群进化的重要基础(Takebayashi & Morrell, 2001; 牟勇等, 2007; 张金菊等, 2008)。研究结果表明, 雪白睡莲采用自交与异交并存的混合交配系统, 且无无融合生殖现象, 传粉过程需要传粉者。雌雄异熟与雌雄异位是植物避免花内自交、提高异交率的重要机制(Routley & Husband, 2003)。例如, 丰都车前(*Plantago fengdouensis*)柱头先于雄蕊伸出花冠, 在花粉散发前失去大部分可授性, 从而增加异交机会(万海霞等, 2018)。雪白睡莲具有明显的雌雄异熟和雌雄异位特征, 即雌蕊先于雄蕊成熟, 二者在空间上分离。同时开花第二日少量植株柱头的残余可受性和其位于雄蕊下侧的特征为自发自花授粉提供了可能性。然而, 长期自交行为可能导致遗传多样性降低, 并引发近交衰退(Li & Jin, 2006; 谷海燕等, 2024)。同时研究显示, 多种濒危植物普遍存在种子产量低、活力差、发芽率低等问题, 最终导致幼苗存活率低、物种更新受阻(Jawhari et al., 2023)。本研究发现, 雪白睡莲的种子在自然状态下存在种皮障碍, 且生活力与萌发率均较低。种子转化为幼苗的成功率较低, 导致种群缺乏更新资源, 进而影响种群延续。

综上所述, 雪白睡莲的繁殖特性表现出一定的适应性和局限性, 在繁殖过程中存在多种限制因素, 可能增加其濒危风险。

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0405

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

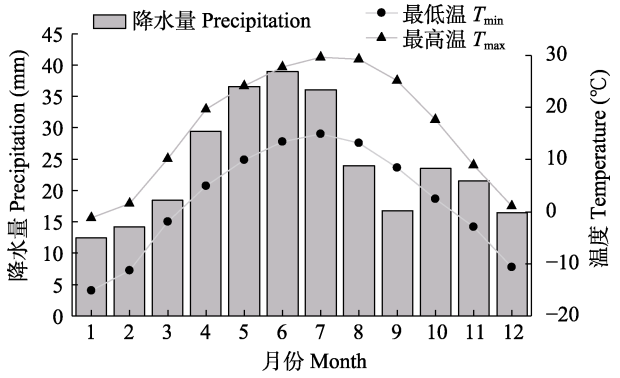


图4 雪白睡莲种群分布地温度、降雨量变化与花期。
Fig. 4 Temperature and rainfall variation in *Nymphaea candida* populations' habitats in relation to flowering period. T_{max}, maximum temperature; T_{min}, minimum temperature.

3.2 雪白睡莲繁殖特性及生态学意义

传粉者选择压力指在植物与传粉者的相互作用中，传粉者通过选择性作用影响花部特征的演化及植物繁殖策略(Galen, 1996)。雪白睡莲的花瓣在花药成熟后逐渐展开，以增大花展示面积，从而更有效地吸引昆虫传粉。开花首日，雄蕊花药呈亮黄色，与心皮附属物共同形成竖筒状结构，引导传粉者接触柱头盘。依赖昆虫传粉的植物在进化中与昆虫共生形成了“传粉服务”关系，通过提供“报酬”来维持传粉昆虫的规律性访问“服务” (Arroyo et al., 1985; Zhang & Gao, 2021)。充足的“报酬”能够提高传粉者的访问频率，从而增强其在花上的活动，提高传粉效率及繁殖率(Wang et al., 2019)。在本研究中，雪白睡莲的雄蕊数量较多，散粉后向花心内弯，花丝和花冠筒内壁附有大量花粉，便于花粉转移至传粉者身上，提高利用效率。柱头盘具有较多突起，开花首日会分泌约0.3 mL蜜汁，可使昆虫受陷，以便更好地接受花粉。雪白睡莲的花部特征对传粉者吸引力有限，但通过雌雄蕊的空间位置及花蜜等报酬与传粉者产生互动，从而保障繁殖成功。

植物花寿命是保障传粉成功的关键性状，具有高度可塑性，受环境变化影响显著(Ashman & Schoen, 1994; 张志强和李庆军, 2009; 哈里布努尔等, 2022)。有研究发现，在传粉环境不稳定的条件下，短花期可减少植物在花朵维持上的能量消耗，降低传粉失败和资源浪费的风险，从而集中资源以应对不利条件下的繁殖需求(Xu & Servedio, 2021)。雪白睡莲属于“持续开花模式” (steady-state)，即群体中个体每日或在较长周期内(几天或几周)少量开花(Buide et al., 2002; Okullo et al., 2004)。其通过延长开花期并减少同时开放的花朵数量，减少自交现象，适应环境波动，降低不利天气对生殖的影响。雪白睡莲开花持续时间较长，表现出开花的不同步性，可能是一种长期适应不确定生殖环境的策略。

自然界中完全自交或异交的植物类群极为罕见，大多数植物采取自交与异交的混合交配策略。然而，在不稳定环境中，一些植物可能改变繁殖策略以保障生殖成功，例如演化出自交亲和性或自交依赖机制，并调整雌雄资源投入(Goodwillie, 1999; 邹金莲和张志强, 2022)。本研究表明，雪白睡莲能够自发传粉，且P/O值较高。P/O值常用于衡量植物雄性资源的分配。这可能是由于雪白睡莲常处于片断化的生境中，且个体数量较少，导致访花昆虫的种类和数量受限，限制了其有效传粉。因此，雪白睡莲增加了雄性资源投入以提升传粉成功率，并通过自发自交机制确保在极端条件下的有性繁殖成功。总之，雪白睡莲通过与传粉者的互动、不同步开花及调整雌雄资源投入等策略来保障其繁殖成功，对于提高其环境适应性具有重要的生态学意义。

3.3 雪白睡莲濒危原因及保护措施

雪白睡莲的濒危是由多方面因素导致的(图5)。研究显示，雪白睡莲种群分布狭窄，且因人为干扰和环境因素导致其栖息地大面积破坏，形成分离的小斑块，最终造成生境片段化。从繁殖生物学的角度来看，该物种花部特征相比于伴生种对传粉者的竞争力较弱，难以保证每朵花的授粉成功。此外，该物种的雌蕊柱头可授时间较短，与花粉活力高峰的重叠时间也有限，进一步增加了授粉难度。同时，该物种的盛花期恰逢多雨季节，传粉容易受天气影响，访花昆虫的种类和频率较低。阴雨天和低温条件会降低传粉昆虫的活动，导致花粉损失，从而降低传粉效率。该物种的种群密度低且分布碎片化，存在传粉限制，当面临不利于有性传粉的环境因素时，通常会选择自发自交作为适应策略。然而，尽管自交亲和性可在短期内维持生殖，长期却可能引发近交衰退，使基因纯合度逐步上升，导致植物的开花、结实等有性生殖能力也会进一步减弱。在自然状态下，雪白睡莲的种子因种皮限制及活力较低，导致萌发率低，并在幼苗阶段易受温度等环境因素影响。

综上所述，应首先对雪白睡莲种群进行系统调查，为后续研究及保护措施制定奠定基础。目前已

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

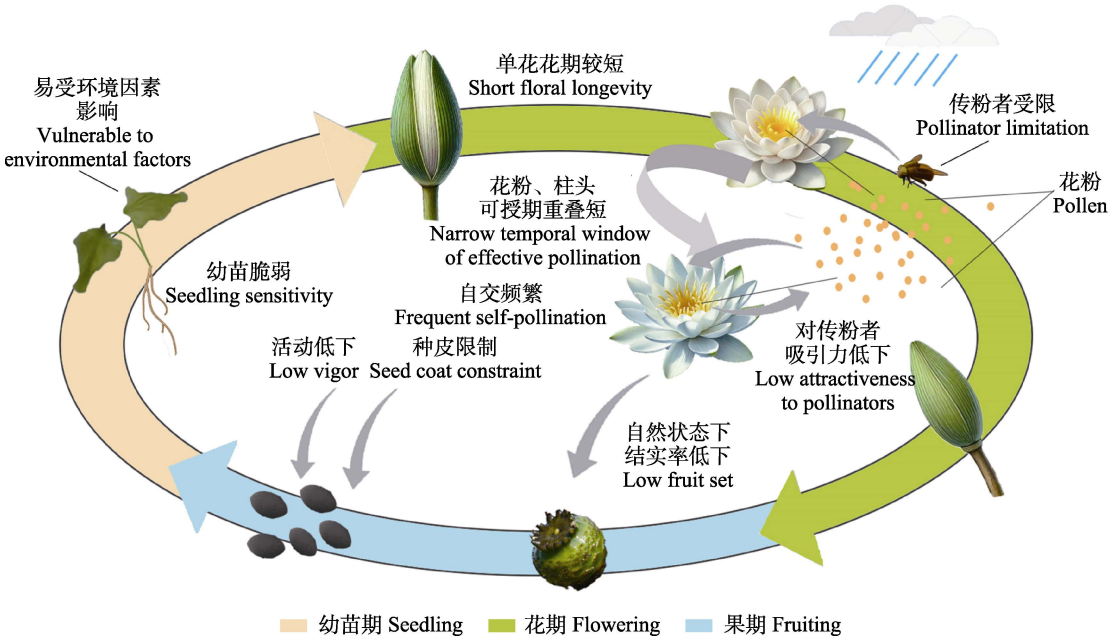


图5 雪白睡莲繁殖过程及濒危因素概念图。
Fig. 5 Conceptual diagram of the reproductive process and endangerment factors of *Nymphaea candida*.

记录的雪白睡莲分布点共有3个，除博斯腾湖分布点外均未建立有效保护区，种群实际状况不明，亟需系统调查。此外，应结合国家及地方政策，并考虑当地社会历史背景，加强濒危植物保护宣传。根据雪白睡莲的繁殖生物学特性，应采取措施保护和引入传粉者及人工授粉等措施。可通过引入外来蜜蜂或人工饲养蜜蜂等方式，增加传粉昆虫的数量，以提高访花频率。同时，可对不同种群进行异株异花的远距离人工授粉，以提高异交率和传粉率。加强就地保护，对种群生境进行合理干预，例如适当修伐伴生植物，为雪白睡莲的生长和传粉提供空间。同时，应开展迁地保护。目前伊犁植物园已成功引种，计划建立完整的组织培养体系。每年在种子成熟期采收进行资源保存，并开展播种、驯化及繁育工作，以扩大栽培面积。在适宜气候区域进行移栽以增加种群数量；条件成熟时，将人工繁育个体再引入自然环境，以提高遗传多样性和生态多样性。

4 展望

尽管水生生态系统对气候变化具有较高的缓冲能力，减少了水生植物的生存胁迫。但是在全球变化背景下，全球约65.2%的湖泊中水生植被显著减少(Zhang et al., 2017)。目前对于水生植物的环境适应性影响的研究仍处于初步阶段。而睡莲属这一被子植物基部类群自白垩纪以来保持了形态保守性，特别是雪白睡莲作为该属中进化演变最完善的类群之一，为研究水生植物表型可塑性提供了理想模型。本研究发现相较于热带睡莲，雪白睡莲表现出了更强的环境适应性(雄蕊充分分化，花药由内至外的散粉方式，显著的季节性生长周期) (黄国振等, 2003)。但雪白睡莲仍存在显著的繁殖限制(传粉者限制，种子休眠障碍)，表明其对气候变化可能具有较高敏感性，可作为早期保护预警。未来的研究需进一步建立长期生态监测网络，深入了解其在气候变化中的适应机制，开发基于繁殖特性的生态位优化保护方案。为未来探究气候变化背景下濒危水生植物生存繁衍策略及预测水生生态系统韧性提供范式参考。

参考文献

Anderson S (1994). Area and endemism. *The Quarterly Review of Biology*, 69, 451-471.

Andersson S, Dobson HEM (2003). Behavioral foraging responses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lantana camara* floral scent. *Journal of Chemical Ecology*, 29, 2303-2318.

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.

Ashman TL, Schoen DJ (1994). How long should flowers live?

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0405

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

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, Harder LD (1996). Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 73-79.

Buide ML, Díaz-Peromingo JA, Guitián J (2002). Flowering phenology and female reproductive success in *Silene acutifolia* Link ex Rohrb. *Plant Ecology*, 163, 93-103.

Byers DL (1995). Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 82, 1000-1006.

Chai SF, Jiang YS, Wei X, Wang ML, Li H, Qi XX (2010). Seed germination characteristics of endangered plant *Sinia rhodoleuca*. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 233-237. [柴胜丰, 蒋运生, 韦霄, 王满莲, 李虹, 漆小雪 (2010). 濒危植物合柱金莲木种子萌发特性. 生态学杂志, 29, 233-237.]

Chen B, Da LJ, Song YC (2003). Flowering Phenology and Floral Distribution of *Castanopsis fargesii* in Tiantong, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 27, 249-255. [陈波, 达良俊, 宋永昌 (2003). 常绿阔叶树种栲树开花物候动态及花的空间配置. 植物生态学报, 27, 249-255.]

Cogoni D, Sulis E, Bacchetta G, Fenu G (2019). The unpredictable fate of the single population of a threatened narrow endemic Mediterranean plant. *Biodiversity and Conservation*, 28, 1799-1813.

Cowling RM, Rundel PW, Lamont BB, Kalin Arroyo M, Arianoutsou M (1996). Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 362-366.

Dafni A (1992). *Pollination Ecology: a Practical Approach*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Dafni A, Maués MM (1998). A rapid and simple procedure to determine stigma receptivity. *Sexual Plant Reproduction*, 11, 177-180.

Duan YW, Liu JQ (2007). Pollinator shift and reproductive performance of the Qinghai-Tibetan Plateau endemic and endangered *Swertia przewalskii* (Gentianaceae). *Biodiversity and Conservation*, 16, 1839-1850.

Dudash MR, Fenster CB (2001). The role of breeding system and inbreeding depression in the maintenance of an outcrossing mating strategy in *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 88, 1953-1959.

Duffy KJ, Stout JC (2008). The effects of plant density and nectar reward on bee visitation to the endangered orchid *Spiranthes romanzoffiana*. *Acta Oecologica*, 34, 131-138.

Eckert CG, Kalisz S, Geber MA, Sargent R, Elle E, Cheptou PO, Goodwillie C, Johnston MO, Kelly JK, Moeller DA, Porcher E, Ree RH, Vallejo-Marín M, Winn AA (2010). Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 35-43.

Escaravage N, Flubacker E, Pornon A, Doche B, Till-Bottraud I (2001). Stamen dimorphism in *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae): development and function. *American Journal of Botany*, 88, 68-75.

Evans MEK, Menges ES, Gordon DR (2003). Reproductive biology of three sympatric endangered plants endemic to Florida scrub. *Biological Conservation*, 111, 235-246.

Forgiarini C, Parzefall F, Reisch C (2023). The impact of ex situ cultivation on the genetic variation of endangered plant species—Implications for restoration. *Biological Conservation*, 284, 110221. DOI: 10.1016/j.biocon.2023.110221.

Galen C (1996). Rates of floral evolution: adaptation to bumblebee pollination in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 50, 120. DOI: 10.2307/2410786.

Goodwillie C (1999). Multiple origins of self-compatibility in *Linanthus* section *Leptosiphon* (Polemoniaceae): phylogenetic evidence from internal-transcribed-spacer sequence data. *Evolution*, 53, 1387. DOI: 10.2307/2640885.

Goodwin EK, Rader R, Encinas-Viso F, Saunders ME (2021). Weather conditions affect the visitation frequency, richness and detectability of insect flower visitors in the Australian alpine zone. *Environmental Entomology*, 50, 348-358.

Gu HY, Yang N, Xie KP, He LQ, Li CH (2024). Flowering dynamics and breeding system of *Holcoglossum omeiense*, a wild plant with extremely small populations. *Plant Physiology Journal*, 60, 1201-1210. [谷海燕, 杨楠, 谢孔平, 何利钦, 李策宏 (2024). 极小种群峨眉槽舌兰的开花动态及繁育系统. 植物生理学报, 60, 1201-1210.]

Harder LD, Jordan CY, Gross WE, Routley MB (2004). Beyond floricentrism: the pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology*, 19, 137-148.

Halibunuer, Abdukirim G, Maimaitituerxun 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. [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.]

He YP, Liu JQ (2003). A Review on Recent Advances in the Studies of Plant Breeding System. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 27, 151-163. [何亚平, 刘建全 (2003). 植

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

物繁育系统研究的最新进展和评述. 植物生态学报, 27, 151-163.]

Hu J, Jiang JL, Cheng WN, Wei LN, Wang Y, Hu FC, Deng XX, Li Y (2024). Pollination biology and breeding system of endangered plant *Petrocosmea qinlingensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 44, 8595-8604. [胡佳, 蒋景龙, 程文娜, 魏丽娜, 王勇, 胡凤成, 邓茜茜, 李耘 (2024). 濒危植物秦岭石蝴蝶传粉生物学与繁育系统研究. 生态学报, 44, 8595-8604.]

Huang GZ, Deng HQ, Zou XW, Li G (2003). Reproductive forms of *Nymphaea* species. *China Flowers & Horticulture*, (4), 26-27. [黄国振, 邓惠勤, 邹秀文, 李钢 (2003). 睡莲属植物的繁殖形式. 中国花卉园艺, (4), 26-27.]

Huang SQ, Guo YH (2000). Research progress in pollination biology. *Chinese Science Bulletin*, 45, 225-237. [黄双全, 郭友好 (2000). 传粉生物学的研究进展. 科学通报, 45, 225-237.]

Huang ZH (2020). The research progress of endangered causes and protection strategy of rare and endangered plants in China. *Journal of University of South China* (*Science and Technology*), 34, 42-50. [黄至欢 (2020). 中国珍稀植物濒危原因及保护对策研究进展. 南华大学学报(自然科学版), 34, 42-50.]

Jawhari FZ, Imtara H, El Moussaoui A, Khalis H, Es-safi I, Saleh A, Al Kamaly O, Parvez MK, Bari A (2023). Effects of pre-treatments and conservation conditions on seed viability and germination of two varieties of an endangered species *Anacyclus pyrethrum* (L.) Link (Asteraceae). *Horticulturae*, 9, 472. DOI: 10.3390/horticulturae9040472.

Jordan CY, Harder LD (2006). Manipulation of bee behavior by inflorescence architecture and its consequences for plant mating. *The American Naturalist*, 167, 496-509.

Kudo G (1993). Relationship between flowering time and fruit-set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *American Journal of Botany*, 80, 1300-1304.

Lawson DA, Rands SA (2019). The effects of rainfall on plant-pollinator interactions. *Arthropod-Plant Interactions*, 13, 561-569.

Li JM, Jin ZX (2006). High genetic differentiation revealed by RAPD analysis of narrowly endemic *Sinocalycanthus chinensis* Cheng et S. Y. Chang, an endangered species of China. *Biochemical Systematics and Ecology*, 34, 725-735.

Liu HL, Zhang YM, Guan KY, Zhou XY (2023). Successful ex situ conservation of *Nymphaea candida*. *Oryx*, 57, 560-560.

Liu KQ, Deng HP (2011). Floral biology and breeding system of endangered plant *Scutellaria tsinyunensis* endemic to Chongqing, China. *Bulletin of Botanical Research*, 31, 403-407. [刘开全, 邓洪平 (2011). 重庆特有濒危植物缙云黄芩的繁育系统研究. 植物研究, 31, 403-407.]

Majetic CJ, Raguso RA, Ashman TL (2009). The sweet smell of success: floral scent affects pollinator attraction and seed fitness in *Hesperis matronalis*. *Functional Ecology*, 23, 480-487.

Marcinko SE, Randall JL (2008). Protandry, mating systems, and sex expression in the federally endangered *Ptilimnium nodosum* (Apiaceae). *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 135, 178-188.

McIntosh ME (2002). Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, 159, 1-13.

Mou Y, Zhang YH, Lou AR (2007). A preliminary study on floral syndroma and breeding system of the rare plant *Rhodiola dumulosa*. *Journal of Plant Ecology* (*Chinese Version*), 31, 528-535. [牟勇, 张云红, 娄安如 (2007). 稀有植物小丛红景天花部综合特征与繁育系统. 植物生态学报, 31, 528-535.]

Moza MK, Bhatnagar AK (2007). Plant reproductive biology studies crucial for conservation. *Current Science*, 92, 1207-1207.

N'Danikou S, Achigan-Dako EG, Wong JLG (2011). Eliciting local values of wild edible plants in southern Bénin to identify priority species for conservation. *Economic Botany*, 65, 381-395.

Niu ZZ, Zhu YT, Han DY (2022). Assessment of the resource distribution of *Nymphaea candida* in Bosten Lake, Xinjiang. *Forestry of Xinjiang*, 6, 25-27. [牛忠泽, 朱跃韬, 韩大勇 (2022). 新疆博斯腾湖雪白睡莲资源分布评估报告. 新疆林业, 6, 25-27.]

Okullo JBL, Hall JB, Obua J (2004). Leafing, flowering and fruiting of *Vitellaria paradoxa* subsp. *nilotica* in savanna parklands in Uganda. *Agroforestry Systems*, 60, 77-91.

Ollerton J, Diaz A (1999). Evidence for stabilising selection acting on flowering time in *Arum maculatum* (Araceae): the influence of phylogeny on adaptation. *Oecologia*, 119, 340-348.

Orsenigo S, Montagnani C, Fenu G, Gargano D, Peruzzi L, Abeli T, Alessandrini A, Bacchetta G, Bartolucci F, Bovio M, Brullo C, Brullo S, Carta A, Castello M, Cogoni D, et al. (2018). Red Listing Plants under full national responsibility: extinction risk and threats in the vascular flora endemic to Italy. *Biological Conservation*, 224, 213-222.

Peng DH, Lan SR, Wu SS (2014). Pollination biology and breeding system of *Melastoma dendrisetosum*. *Forest Research*, 27, 11-16. [彭东辉, 兰思仁, 吴沙沙 (2014). 中国特有种枝毛野牡丹传粉生物学及繁育系统研究. 林业科学研究, 27, 11-16.]

Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, Raven PH, Roberts CM, Sexton JO (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction,

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0405

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

distribution, and protection. *Science*, 344, 1246752. DOI: 10.1126/science.1246752.

Rathcke B, Jules E (1993) Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science*, 65, 273-277.

Real L (1983). *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando.

Ren FY, Zhang F, Zhang LN, Wang SQ (2021). Seed germination traits of endangered mangrove plant *Sonneratia ovata*. *Molecular Plant Breeding*, 19, 5150-5156. [任飞艳, 张峰, 张丽娜, 王士泉 (2021). 濒危红树植物卵叶海桑的种子萌发特性. 分子植物育种, 19, 5150-5156.]

Rodriguez-Riano T, Dafni A (2000). A new procedure to asses pollen viability. *Sexual Plant Reproduction*, 12, 241-244.

Routley MB, Husband BC (2003). The effect of protandry on siring success in *Chamerion angustifolium* (Onagraceae) with different inflorescence sizes. *Evolution*, 57, 240-248.

Ruan CJ, Jiang GB (2006). Adaptive significance of herkogamy and floral behavior. *Journal of Plant Ecology* (*Chinese Version*), 30, 210-220. [阮成江, 姜国斌 (2006). 雌雄异位和花部行为适应意义的研究进展. 植物生态学报, 30, 210-220.]

Sawyer NW (2010). Reproductive ecology of *Trillium recurvatum* (Trilliaceae) in Wisconsin. *American Midland Naturalist*, 163, 146-160.

Schurr L, Affre L, Flacher F, Tatoni T, Le Mire Pecheux L, Geslin B (2019). Pollination insights for the conservation of a rare threatened plant species, *Astragalus tragacantha* (Fabaceae). *Biodiversity and Conservation*, 28, 1389-1409.

Sinébou V, Quinet M, Ahohuendo BC, Jacquemart AL (2016). Reproductive traits affect the rescue of valuable and endangered multipurpose tropical trees. *AoB Plants*, 8, plw051. DOI: 10.1093/aobpla/plw051.

Song YX, Guo SH, Niu DL, Zheng GQ, Ma HA, Li M (2008). A study on breeding system of the endangered plant *Cistanche deserticola*. *Bulletin of Botanical Research*, 28, 278-282. [宋玉霞, 郭生虎, 牛东玲, 郑国琦, 马洪爱, 李苗 (2008). 濒危植物肉苁蓉(*Cistanche deserticola*)繁育系统研究. 植物研究, 28, 278-282.]

Takebayashi N, Morrell PL (2001). Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach. *American Journal of Botany*, 88, 1143-1150.

Tang R, Huang BG, Sun WB, Chen G (2020). Pollination biology of *Amorphophallus albus* (Araceae), an endemic plant in the dry-hot valley of Jinsha River. *Plant Science Journal*, 38, 458-466. [唐荣, 黄保国, 孙卫邦, 陈高 (2020). 金沙江干热河谷特有植物白魔芋的传粉生物学研究. 植物科学学报, 38, 458-466.]

Tang YW, Mao LY, Yu YP, Lu ZZ, Ding LQ, Rong T, Long LY, Xie ZX (2019). Advances in breeding research of *Nymphaea* L. in China. *Agricultural Research and Application*, 32, 36-41. [唐毓玮, 毛立彦, 於艳萍, 陆祖正, 丁丽琼, 荣涛, 龙凌云, 谢振兴 (2019). 我国睡莲属植物育种研究进展. 农业研究与应用, 32, 36-41.]

Wan HX, Deng HP, He P, Jiang QQ, Liu Q (2018). Breeding system and pollination biology of endangered *Plantago fengdouensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 4018-4026. [万海霞, 邓洪平, 何平, 蒋庆庆, 刘钦 (2018). 濒危植物丰都车前的繁育系统与传粉生物学研究. 生态学报, 38, 4018-4026.]

Wang J, Yang ZL, Yang X (2011). Advances in the studies of endangered plants' breeding system. *Journal of Northwest A&F University* (*Natural Science Edition*), 39, 207-213. [王洁, 杨志玲, 杨旭 (2011). 濒危植物繁育系统研究进展. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 39, 207-213.]

Wang W, Dai HG, Chen FD, Guo WM (2008). Correlation between floral traits of Chrysanthemum (*Dendranthema morifolium*) and insect visitors. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 32, 776-785. [王伟, 戴华国, 陈发棣, 郭维明 (2008). 菊花花部特征及花冠精油组分与访花昆虫的相关性. 植物生态学报, 32, 776-785.]

Wang XY, Tang J, Wu T, Wu D, Huang SQ (2019). Bumblebee rejection of toxic pollen facilitates pollen transfer. *Current Biology*, 29, 1401-1406.

Wiemer AP, Sérsic AN, Marino S, Simões AO, Cocucci AA (2012). Functional morphology and wasp pollination of two South American asclepiads (Asclepiadoideae-Apocynaceae). *Annals of Botany*, 109, 77-93.

Xu KY, Servedio MR (2021). The evolution of flower longevity in unpredictable pollination environments. *Journal of Evolutionary Biology*, 34, 1781-1792.

Yang J, He J, Yang Y, Zhao J, Yang KX (2023). Resource investigation and research on biological characteristics of *Nymphaea candida* Presl in Xinjiang. *Shandong Forestry Science and Technology*, 53(4), 36-41. [杨军, 何江, 杨媛, 赵军, 杨可欣 (2023). 新疆雪白睡莲资源调查与生物学特性研究. 山东林业科技, 53(4), 36-41.]

Yang L, Zhou TH, Wang Y, Niu X (2023). Flowering and pollination biology of rare and endangered plant *Primula filchnerae* Knuth. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 43, 1218-1226. [杨柳, 周天华, 王勇, 牛鑫 (2023). 珍稀濒危植物陕西羽叶报春的开花及传粉生物学研究. 西北植物学报, 43, 1218-1226.]

Yang X, Yang ZL, Wang J, Tan GY, He ZS (2012). Floral syndrome and breeding system of endangered species *Magnolia officinalis* subsp. *biloba*. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 551-556. [杨旭, 杨志玲, 王洁, 檀国印, 何正松 (2012). 濒危植物凹叶厚朴的花部综合特征和繁育系统. 生态学杂志, 31, 551-556.]

Yesuf GU, Brown KA, Walford NS, Rakotoarisoa SE, Rufino MC (2021). Predicting range shifts for critically endangered plants: Is habitat connectivity irrelevant or necessary? *Biological Conservation*, 256, 109033. DOI:

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

10.1016/j.biocon.2021.109033.

Zhang DY (2004). *Evolution and Reproductive Ecology of Plant Life History*. Science Press, Beijing. 130-143. [张大勇 (2004). 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京. 130-143.]

Zhang FP, Zhang SB (2023). Floral longevity is related to flower nutrient stoichiometry in endangered orchids, *Paphiopedilum* species. *Global Ecology and Conservation*, 47, e02663. DOI: 10.1016/j.gecco.2023.e02663.

Zhang JJ, Ye QG, Yao XH, Zhang SJ, Huang HW (2008). Preliminary studies on the floral biology, breeding system and reproductive success of *Sinojackia huangmeiensis*, an endangered plant in a fragmented habitat in Hubei Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 32, 743-750. [张金菊, 叶其刚, 姚小洪, 张胜菊, 黄宏文 (2008). 片断化生境中濒危植物黄梅秤锤树的开花生物学、繁育系统与生殖成功的因素. 植物生态学报, 32, 743-750.]

Zhang WL, Gao JY (2021). A comparative study on the reproductive success of two rewarding *Habenaria* species (Orchidaceae) occurring in roadside verge habitats. *BMC Plant Biology*, 21, 187. DOI: 10.1186/s12870-021-02968-w.

Zhang Y, Li YH, Zhang XN, Yang Y (2017). Flower phenology and breeding system of endangered mangrove *Lumnitzera littorea* (Jack.) Voigt. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 23, 77-81. [张颖, 李燕华, 张晓楠, 杨勇 (2017). 濒危红树植物红榄李的开花生物学特征及繁育系统. 应用与环境生物学报, 23, 77-81.]

Zhang YL, Jeppesen E, Liu XH, Qin BQ, Shi K, Zhou YQ, Thomaz SM, Deng JM (2017). Global loss of aquatic vegetation in lakes. *Earth-Science Reviews*, 173, 259-265.

Zhang ZQ, Li QJ (2009). Review of the evolutionary ecology of floral 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.]

Zou JL, Zhang ZQ (2022). Application and progress of sexual selection and sexual conflict theory in plant reproductive evolutionary ecology. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 984-994. [邹金莲, 张志强 (2022). 性选择与性冲突理论在植物繁殖生态学中的应用与进展. 植物生态学报, 46, 984-994.]

责任编委: 陈伟乐 责任编辑: 李 敏

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0405

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology