

露蕊乌头(毛茛科)不同海拔居群的传粉生态学

^{1,2}张挺峰 ^{1,2}段元文 ¹刘建全*

¹(中国科学院西北高原生物研究所青藏高原生物进化与适应开放实验室 西宁 810001)

²(中国科学院研究生院 北京 100039)

Pollination ecology of *Aconitum gymnandrum* (Ranunculaceae) at two sites with different altitudes

^{1,2}ZHANG Ting-Feng ^{1,2}DUAN Yuan-Wen ¹LIU Jian-Quan*

¹(Laboratory of the Qinghai-Tibetan Plateau Biological Evolution and Adaptation, Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

²(Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract In this paper, we compared pollination characteristics of *Aconitum gymnandrum* at two sites respectively with elevations of 2460 and 3200 m in the northeast Qinghai-Tibetan Plateau. This species is an alpine biennial with unique systematic position and floral morphology in the tribe Delphinieae, Ranunculaceae. We found that the floral longevity and male and female phase durations in the high altitude population were significantly longer than those in the low altitude population. Seeds cannot be set through apomixis in this species. *Aconitum gymnandrum* is highly self-compatible, but autonomous self-pollination within the individual flower is ruled out through a combination of protandry and herkogamy during floral development, suggesting that pollen vectors were indispensable for successful seed sets of *A. gymnandrum*. Bumblebees are main pollinators of *A. gymnandrum* in both populations. Within each raceme, pollinators visited flowers at the bottom first, and then spirally moved upwards; however, 3.9% and 2.7% of the visits were downward respectively in the low altitude population and the high altitude population. In addition, 37.7% and 29.3% of the movements occurred between different racemes within the same plant; therefore geitonogamous self-pollination could not be completely avoided. The higher seed sets of artificially pollinated flowers than the intact flowers suggested the existence of pollination limitation in both populations. Visiting frequency of bumblebees at the low altitude was higher than that at the high altitude, but seed sets of the intact flowers in both populations did not differ remarkably, probably due to that the longer duration of the stigmatic receptivity in the high altitude population compensates the decrease of seed sets because of the low visiting frequency of pollinators at this site.

Key words *Aconitum gymnandrum*, dichogamy, herkogamy, breeding system, pollination, bumblebee.

摘要 对青藏高原东北部两个不同海拔地点(互助, 2460 m和海拔, 3200 m)的露蕊乌头*Aconitum gymnandrum*的传粉生态学进行了比较研究。研究结果表明高海拔居群的单花花期、雄性期持续时间、雌性期持续时间比低海拔长。露蕊乌头不存在无融合生殖现象, 尽管高度自交亲和, 但产生种子必须依

2005-10-08 收稿, 2006-04-04 收修改稿。

基金项目: 国家自然科学基金项目(30270253); 中国科学院知识创新工程方向性项目(KSCX-SW2-106); 全国优秀博士论文专项基金 (Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30270253; the Key Innovation Plan from the Chinese Academy of Sciences (KSCX-SW2-106); and Special Fund of Outstanding Ph.D. Dissertation from the Chinese Academy of Sciences)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: ljqdx@public.xn.qh.cn)。

赖传粉媒介。熊蜂是露蕊乌头的主要传粉昆虫, 两个居群均存在传粉限制。熊蜂取食花蜜为主, 在同一个花序上的访问顺序以由下向上为主, 但在互助居群和海北居群有3.9%和2.7%的访花是由上向下进行的。统计发现有37.7%和29.3%的访问行为发生在同一植株内; 因此, 同株异花传粉造成的自交在露蕊乌头中仍然不能避免。低海拔居群的熊蜂种类和访花频率均高于高海拔居群, 但自然状态下两个居群的结实率并没有显著差异。高海拔露蕊乌头居群可能具有较长的柱头持续时间, 从而补偿了由于访花频率低带来的结实率降低。

关键词 露蕊乌头; 雌雄异熟; 雌雄异位; 繁育系统; 传粉; 熊蜂

高山严酷的自然环境条件, 如强风、低温和较短的生长季节等, 常不利于植物种子的生产(Molau, 1993)。对于依赖昆虫传粉的植物种类, 不利的环境限制了传粉昆虫的种类、数量、活动频率(Kearns & Inouye, 1994; Bingham & Orthner, 1998), 因而可能会进一步降低它们的种子结实率。但已有的研究表明, 具有异花传粉繁育系统的植物在高山植物群落中普遍存在, 它们通过延长花持续期等策略来克服传粉昆虫的缺乏, 从而保障居群的延续(Arroyo et al., 1982, 1985; Körner, 1999)。

露蕊乌头 *Aconitum gymrandrum* Maxim. 是毛茛科 Ranunculaceae 翠雀族 tribe Delphinieae 乌头属 *Aconitum* L. 露蕊乌头亚属 subgen. *Gymnaconitum* (Stapf) Rapaics 的唯一物种, 仅分布在中国—喜马拉雅植物亚区系及近邻地区, 主要分布范围是在青藏高原。因其独特的形态特征和一年生生活史特点, 露蕊乌头被认为代表了乌头属演化水平的最高阶段(李良千, 1988; Luo et al., 2005)。我们在高海拔的人工栽培实验表明该物种是二年生植物。由于缺乏营养繁殖的能力, 这一物种在每个生长季都会面临结实的压力。然而露蕊乌头却是高原退化草地上的常见物种, 表现出它对高原环境极强的生殖适应能力。花形态特征的进化通常认为与传粉媒介有关(黄双全, 郭友好, 2000), 露蕊乌头的雄蕊外露和花萼片开张的独特花形态是否促进了该物种对极端环境传粉过程的适应性? 本文对露蕊乌头在两个不同海拔地点的居群进行了传粉生态学研究。研究结果不但有助于理解该物种本身特殊的生殖适应能力, 也可为探讨非多年生植物适应高寒极端环境、保障繁殖成功的适应性问题提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究对象

露蕊乌头为毛茛科翠雀族二年生直立草本, 植株高20–80 cm, 每年7月上旬开始进入花期。总状花序。花萼5, 上萼片1, 船形, 侧萼片2, 相对成拱形, 下萼片2, 不规则形, 向上开张。花瓣2, 具爪, 并列紧贴于上萼片内, 长0.6–1.2 cm, 每一花瓣顶部爪下有一蜜腺窝, 分泌花蜜。雄蕊多数, 外露。心皮6–14。主要分布在海拔2000 m以上的高山地区, 一般偶见于高山草地中, 最常见于青稞收割田中或附近山坡, 在退化草地中经常有较大居群。

1.2 研究时间和地点

2005年7–9月对分别在青海省互助县北山林场(HZ居群)(北纬36°51′–36°55′, 东经102°28′–102°29′, 海拔2460 m)和青海省门源县中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研

究站(HB居群)(北纬37°29′–37°45′, 东经101°12′–101°23′, 海拔3200 m)进行了野外观察和试验。

1.3 开花过程和花特征

随机选取位于不同植株上的15个花序做标记, 观察记录花序的开花顺序。为避免资源分配带来的误差, 我们选择每个花序上位于中间部位的花蕾进行标记, 每天10:00和17:00记录花的状态, 包括花雌雄蕊位置变化及单花花持续期、雄性(蕊)持续期(the male phase duration)和雌性(蕊)持续期(the female phase duration)。单花花持续期即从标记的花蕾刚张开时记录至花瓣凋落柱头萎蔫的时间; 雄性持续期即花药开始散粉时至所有花药散粉结束的时间; 雌性持续期从柱头张开时至柱头萎蔫为止。同时统计两地植株平均花序数目。

1.4 繁育系统

雄蕊先熟植物早期开花与晚期开花资源分配差异显著(Brunet, 1996), 因此为避免资源分配而引起的结实率差异, 在每个试验样地随机选择位于不同花序中间位置的花, 分别做如下处理: (1)人工异株异花授粉(artificial xenogamy), (2)人工同株异花授粉(artificial geitonogamy), (3)不去雄套袋(bagged without emasculation), (4)去雄套袋(bagged after emasculation), (5)去雄后自然授粉(natural pollination after emasculation)。所有的去雄操作均在花药未散粉时进行, 处理3在花蕾时进行, 人工授粉的时间依据试验处理花柱头的张开时间而定。每种处理不少于30朵花。另外随机选择未做任何处理的花作为对照。一个月后果实成熟但未裂开时收集果实, 分别装在纸袋内让果实自然裂开, 室内统计成熟种子数。

1.5 访花昆虫种类和行为

传粉昆虫行为观察均在试验样地盛花期时记录。采用Arroyo等(1985)的方法: 选定一定数量位于不同花序上的所有花作为对象, 记录所有来访昆虫的访花次数和行为(主要记录该昆虫在花上或花中活动时是否接触花药或柱头)。考虑到人视觉范围和可能的干扰, 熊蜂记录在3 m外观察, 其他昆虫在1 m外观察(每个居群不少于20 h), 访花频率用次·花⁻¹·min⁻¹表示。另外在每个居群跟踪观察30头熊蜂, 记录其在花序上的访问顺序以及在植株上的访问行为。观察结束后捕捉主要的访花昆虫并鉴定。

1.6 统计分析

用SPSS11.0 for Windows 统计软件中one-way ANOVA和Post hoc-LSD(SPSS Inc., 2002)分析繁育系统处理居群内和居群间的结实率差异, 用独立样本 t 检验分析不同居群间访花频率的差异和花持续期差异。

2 结果

2.1 开花过程和花特征

露蕊乌头HZ居群7月初开始进入花期, 而HB居群8月初开花。花萼由绿色变成蓝紫色后张开(图1: A, B), 雄蕊露出一天后花药开始散粉(图1: C), 花药散粉结束后花丝向外弯



图1 露蕊乌头花特征及其部分传粉者。A, B, 花被张开。C, 雄性期开始。D, 雄性期结束。E, F, 雌性期开始。G, 传粉过程结束。H, 克什米尔熊蜂访花。I, 苏氏熊蜂访花。

Fig. 1. Floral syndrome and pollinators of *Aconitum gymnanthum*. A, B, Opening flower at the earliest stage. C, The start of the male phase duration. D, The termination of the male phase duration. E, F, The start of the female phase duration. G, The termination of pollination process. H, *Bombus kashmirensis* visiting a flower for nectar. I, *B. sushikini* visiting a flower for nectar.

曲(图1: D), 花柱直立后柱头张开成刷状(图1: E, F)。授粉后柱头萎蔫(图1: G), 萼片和花瓣脱落, 因此露蕊乌头的花有雌雄异熟(dichogamy)和雌雄异位(herkogamy)的特点。在同一个花序上, 位于花序最底端的花首先开放, 其他花向上依次开放。自然状态下HB居群露蕊乌头单花持续时间($t = 9.929, df = 29, P < 0.01$)、雄性期持续时间($t = 7.695, df = 29, P < 0.01$)、雌性期持续时间($t = 5.272, df = 29, P < 0.01$)均显著高于HZ居群(图2)。HZ居群植株平均花序数目为 $6.87 \pm 0.53(n = 32)$, HB居群为 $5.72 \pm 0.53(n = 32)$ 。

2.2 繁育系统

HZ居群的繁育系统结果与HB居群相似, 同种处理的结实率在两个居群间没有显著差异(表1)。去雄套袋处理的花没有产生种子, 说明露蕊乌头不存在无融合生殖(apomixis)现象。人工异株异花授粉和人工同株异花授粉都产生大量的种子, 而且两种处理的结实率没有差异(表1), 因此露蕊乌头高度自交亲和。两个居群自然状态下的结实率与去雄后不套袋处理没有显著差异, 但均小于人工异株异花授粉处理的结实率(表1), 说明去雄处理对种子的产生没有影响, 而且两个居群均有传粉限制, 同时野外观察发现去除雄蕊也不影响熊蜂访花。另外, 不去雄套袋处理的花产生了少量的种子(表1)。

2.3 访花昆虫种类和行为

野外观察发现熊蜂是露蕊乌头稳定的传粉昆虫。熊蜂访花时口器伸到花瓣顶部的蜜

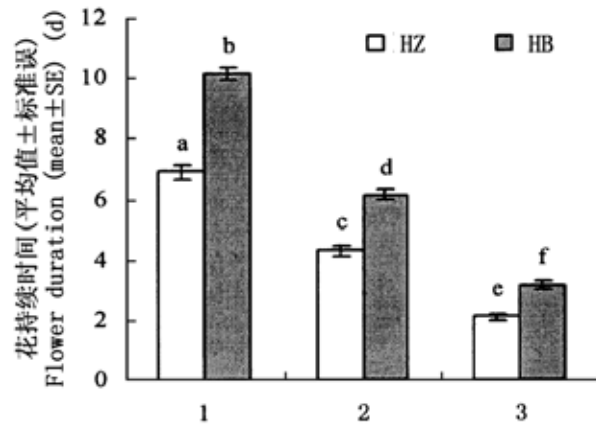


图2 露蕊乌头互助(HZ)和海北(HB)居群花持续期1、2和3分别表示单花持续期、雄性持续期和雌性持续期。不同字母表示在0.01水平上有显著性差异。

Fig. 2. Floral longevity and male and female phase duration of *Aconitum gymnantrum* in Huzhu and Haibe populations with different altitudes. 1, the total floral longevity; 2, the male phase duration; 3, the female phase duration. Bars with different letters indicate a distinct significance at the 0.01 level.

表1 露蕊乌头两个不同海拔居群不同处理的结实率

Table 1 Seed sets of the two populations of *Aconitum gymnantrum* with different elevations under different treatments

处理 ¹⁾ Treatments ¹⁾	互助 Huzhu		海北 Haibe		显著性 Significance
	结实率(平均值±标准误) Seed set (mean ± SE)	样本量 No. of sample	结实率(平均值±标准误) Seed set (mean ± SE)	样本量 No. of sample	
A	0.927±0.017 a	21	0.916±0.016 a	28	0.834
B	0.938±0.013 a	20	0.891±0.026 a	26	0.361
C	0.124±0.044 b	19	0.117±0.037 b	28	0.887
D	0 b	22	0 b	30	1.000
E	0.716±0.038 c	39	0.732±0.031 c	50	0.664
F	0.726±0.032 c	40	0.759±0.026 c	52	0.356

1) A、B、C、D、E和F分别表示人工异株异花授粉、人工同株异花授粉、不去雄套袋、去雄套袋、去雄后自然授粉和自然授粉。不同小字母表示在0.01水平上具有显著性差异

1) A, B, C, D, E and F denote artificial xenogamy, artificial geitonogamy, bagged without emasculation, bagged after emasculation, natural pollination after emasculation and natural pollination, respectively. Values with different letters indicate that the difference is significant at the 0.01 level.

腺取食花蜜, 在这个过程中熊蜂的胸部和腹部与散粉的花药或张开的柱头接触完成花粉的输出或输入。在HZ居群有3种熊蜂访花, 分别是克什米尔熊蜂*Bombus kashmirensis* Friese、普熊蜂*B. potanini* Morawitz和关熊蜂*B. consobrinus* Dahlbom, 而HB居群有2种熊蜂访花, 即克什米尔熊蜂和苏氏熊蜂*B. sushikini* Skorikov(图1: H, I)。除熊蜂外, 我们还观察到蝴蝶、苍蝇等昆虫访花, 但均没有取食花蜜或者花粉的行为, 仅在花冠上停留, 因此我们认为蝴蝶和苍蝇不是露蕊乌头的传粉昆虫。熊蜂在HZ居群的总访花频率(0.073 ± 0.003 次·花⁻¹·min⁻¹)远远高于在海北居群的总访花频率(0.036 ± 0.002 次·花⁻¹·min⁻¹)($t=11.116, df=149, P<0.01$, 图3)。HZ居群的克什米尔熊蜂访花频率高于普熊蜂和关熊蜂的访花频率($F=361.549, df=2, P<0.01$), 但普熊蜂和关熊蜂的访花频率没有显著差异($P=0.063$, 图4)。而在HB居群, 克什米尔熊蜂的访花频率高于苏氏熊蜂的访花频率($t=13.47, df=138, P<0.01$, 图4)。

在HZ居群对30头熊蜂访花行为的观察发现, 被访问的77株植株中, 熊蜂由下向上的花序占96.1%, 而由上向下的顺序占3.9%。在被访问的花序中, 有37.7%是发生在植株内, 62.3%在植株间。在HB居群, 被30头熊蜂访问的植株共99株, 由下向上访问的花序比例为97.3%, 由上向下的顺序占2.7%, 其中29.3%发生在植株内, 而70.7%发生在植株间。高海拔居群同株内的访花比例高于低海拔居群($P < 0.01$)。

3 讨论

露蕊乌头的花颜色鲜艳, 并产生大量的花蜜, 具有吸引昆虫的特点, 花开放时花药首先散粉。以异花传粉为主的植物其花药散粉持续时间主要由昆虫的访问频率决定, 如果昆虫较少, 花药散粉的持续时间延长, 雌雄性表达将会在一朵花中发生时间上的重叠(Mallick, 2001)。尽管高海拔居群散粉持续期长于低海拔居群, 但我们未在前一居群中发

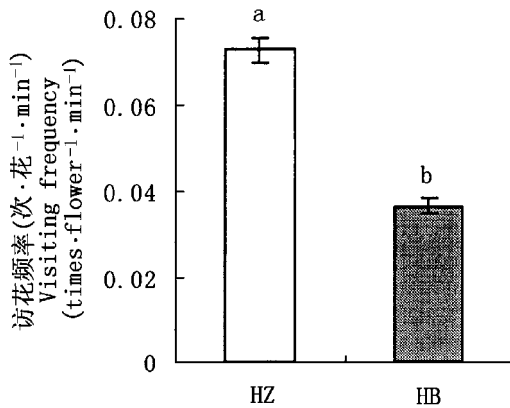


图3 露蕊乌头互助(HZ)和海北(HB)居群的访花频率 不同字母表示在0.01水平上有显著性差异。
Fig. 3. The total visiting frequencies of visitors in the Huzhu population and the Haibei population in *Aconitum gymnanthum*. Bars with different letters show a distinct significance at the 0.01 level.

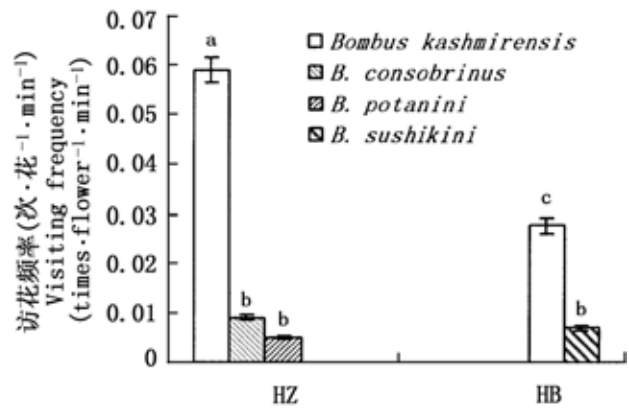


图4 露蕊乌头不同访花昆虫在互助(HZ)和海北(HB)的访花频率 不同字母表示在0.01水平上有显著性差异。
Fig. 4. The visiting frequencies of each visitor in the Huzhu population and the Haibei population in *Aconitum gymnanthum*. Bars with different letters show a distinct significance at the 0.01 level.

现雌雄性重叠的状况。此外,只有在花药散粉结束、花丝向四周弯曲后,雌蕊才能展现出来;因此,该物种的花开放也表现为典型的雌雄异位。雌雄异熟和雌雄异位在翠雀族植物中广泛存在(Bosch & Waser, 1999, 2001; Bosch et al., 1997, 1998),这两种机制的共同存在被认为有效促进了植物的异花传粉并避免了两性冲突(Lloyd & Webb, 1986; Webb & Lloyd, 1986; Barrett, 2002; 段元文, 刘建全, 2003; Duan et al., 2005; He et al., 2006)。露蕊乌头中雌雄异熟和雌性异位相结合的机制完全避免了同一朵花内的自花传粉,然而试验结果表明两个居群的不去雄套袋处理的花均产生了少量的种子。但在自然条件下,该物种花药散粉完毕、花丝反卷后,柱头才张开,花粉和柱头存在时间和空间的隔离。套袋后产生种子的原因可能是人工套袋后避免了昆虫和风雨的自然干扰,滞留在纸袋中的花粉使胚珠受精而结实。

露蕊乌头的花结构复杂,花萼特化为花瓣状,呈蓝紫色;花瓣分泌花蜜,侧萼片和下萼片向上开张,雄蕊和心皮外露;不同于翠雀族其他物种的花形态。但我们的观察表明,与翠雀族其他物种的传粉方式(Waser & Price, 1990; Bosch et al., 1997, 1998; Bosch & Waser, 2001)相似,熊蜂仍然是该物种的主要传粉者。对 *A. japonicum* var. *montanum* Nakai 的研究发现,去除下萼片不影响传粉行为和效率,但是去除侧萼片却明显影响传粉行为和生殖成功(Fukuda et al., 2001);进一步表明露蕊乌头中两个下萼片的开张应该不影响熊蜂作为其有效的传粉昆虫。高山环境中的昆虫多样性水平和访花频率随海拔的升高而降低(Arroyo et al., 1985; Kearns & Inouye, 1994; Bingham & Orthner, 1998),缺乏传粉昆虫是限制高山植物有性繁殖的一个重要因素(Stenström & Molau, 1992)。为克服这一限制因素,高山环境中的部分种类演化为多年生、通过营养繁殖(vegetative growth)产生后代(Oostermeijer et al., 2002),而一年生或两年生植物通常演化为自花传粉(Spira & Pollak, 1986; Escaravage et al., 2001)。但露蕊乌头是两年生植物,缺乏营养繁殖的能力,而且开花过程表明也不能发生自花传粉。高海拔 HB 居群的熊蜂种类和访花频率均低于低海拔 HZ 居群;但与其他高山地区相比,熊蜂在两个居群的访花频率均相对较高(南美安第斯山, $0.0029 \text{ 次} \cdot \text{花}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$, Arroyo et al., 1985; 北美高山, $0.0017 \text{ 次} \cdot \text{花}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$, Bingham & Orthner, 1998)。露蕊乌头在 HB 居群熊蜂的访花频率($0.036 \pm 0.002 \text{ 次} \cdot \text{花}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)远高于在海北分布同期开花的麻花艹(*Gentiana straminea* Maxim., 熊蜂访花频率为 $0.005 \text{ 次} \cdot \text{花}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$; 何亚平, 刘建全, 2004)。但我们的试验结果表明,在两个居群人工辅助传粉后,露蕊乌头的结实率显著提高(表 1)。因此,尽管熊蜂的访花频率相对较高,但传粉限制仍然是影响露蕊乌头结实的一个重要因素。

已有的研究表明,熊蜂在访问乌头属植物时,其访问顺序是由下向上依次访问(Hegi, 1974)。我们的研究表明熊蜂在露蕊乌头花序中的访问顺序也主要是由下向上。露蕊乌头为总状花序,雄蕊先熟,因此熊蜂在访问露蕊乌头花序的行为中可能会避免同株异花传粉造成的自交。Utelli和Roy(2000)统计了熊蜂对 *A. lycoctonum* L. 的访花行为后发现,在单个花序上20%的访问顺序是由上向下,而且还有20%的访问是在同一植株间的不同花序间进行的,因此同株异花传粉造成的自交在该物种中不能完全避免。露蕊乌头雄性先熟、自交也亲和,熊蜂在露蕊乌头的一个花序上由上向下访问的频率只有3.9%(HZ)和2.7%(HB);但是,同一植株内的不同花序访问频率为37.7%(HZ)和29.3%

(HB); 很显然, 这些访花方式不可避免地导致同株异花传粉自交的发生, 并且造成的自交频率高于乌头属其他已有报道的物种(如 Bosch et al., 1997, 1998; Bosch & Waser, 2001)。

异花传粉繁育系统较为普遍地存在于高山植物中(Arroyo et al., 1985); 它们通常通过延长柱头的持续可授时间以弥补高山环境中传粉昆虫的缺乏(Bingham & Orthner, 1998)。我们的比较研究发现, 这一现象可能也存在于青藏高原分布的高山植物露蕊乌头中, 因为在自然状态下高海拔居群的花持续期明显长于低海拔居群(图2)。但是, 单花花持续期和雌性柱头持续期有可能受花粉输出和柱头授粉的影响(Arroyo et al., 1985)。高海拔居群传粉昆虫相对较少, 访花频率也较低海拔居群低, 使花粉不能及时地输出, 柱头不能及时接受花粉。因此我们这里观察到的花持续期增加可能是由于这一原因造成的。由于我们没有进行控制条件下的柱头持续期比较试验, 尚不知道这种差异是由于传粉者缺乏引起的还是高海拔居群本身适应性差异造成的。极有可能是因为两者的共同作用导致了柱头的持续期(即雌性期)延长。如果两个不同海拔居群本身在柱头适应持续期没有时间上的差别, 由于熊蜂在高海拔HB居群的访花频率低于在HZ居群的访花频率, HB居群露蕊乌头的传粉限制程度应该比HZ居群更为严重, 即高海拔居群的自然结实率应该低于低海拔居群。但研究结果表明自然状态下两个居群的结实率并没有显著差异(表1)。因此, 高海拔露蕊乌头柱头的持续时间延长补偿了由于受传粉频率影响带来的结实率降低。

露蕊乌头萼片开张以及散粉雄蕊或柱头外露是适应风媒传粉的特点(Whitehead, 1969), 而风媒传粉同样是保证植物在极端环境下成功繁殖的一种重要方式(Goodwillie, 1999)。而且, 许多植物能同时通过虫媒和风媒两种传粉方式结实(Stelleman, 1984; Gomez & Zamora, 1996; Goodwillie, 1999)。对HZ和HB两个居群的研究发现, 熊蜂的访花频率较高, 因此这两个居群主要是通过熊蜂传粉结实, 但它们均存在传粉限制, 从而表明可能风媒在该植物的有性繁殖中也具有一定的作用。我们正在设计相关的试验来验证这一假设并检测风媒在不同海拔居群中的贡献。

参 考 文 献

- Arroyo M T K, Primack R, Armesto J J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. American Journal of Botany 69: 82-97.
- Arroyo M T K, Armesto J J, Primack R. 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.
- Barrett S C H. 2002. Sexual interference of the floral kind. Heredity 88: 154-159.
- Bingham R A, Orthner A R. 1998. Efficient pollination of alpine plants. Nature 391: 238-239.
- Bosch M, Simon J, Blanche G, Molero J. 1997. Pollination ecology in tribe Delphineae (Ranunculaceae) in W Mediterranean area: floral visitors and pollinator behaviour. Lagascalia 19: 545-562.
- Bosch M, Simon J, Molero J, Blanché C. 1998. Reproductive biology, genetic variation and conservation of the rare endemic dysploid *Delphinium bolosii* (Ranunculaceae). Biological Conservation 86: 57-66.
- Bosch M, Waser N M. 1999. Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttallianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). American Journal of Botany 86: 871-879.
- Bosch M, Waser N M. 2001. Experimental manipulation of plant density and its effect on pollination and reproduction of two confamilial montane herbs. Oecologia 126: 76-83.
- Brunet J. 1996. Male reproductive success and variation fruit and seed set in *Aguilegia caerulea*

- (Ranunculaceae). *Ecology* 77: 2458–2471.
- Duan Y-W (段元文), Liu J-Q (刘建全). 2003. Floral syndrome and insect pollination of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Swertia przewalskii* (Gentianaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 41: 465–474.
- Duan Y W, He Y P, Liu J Q. 2005. Reproductive ecology of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Gentiana straminea* (Gentianaceae), a hermaphrodite perennial characterized by herkogamy and dichogamy. *Acta Oecologica* 27: 225–232.
- 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.
- Fukuda Y, Suzuki K, Murata J. 2001. The function of each sepal in pollinator behavior and effective pollination in *Aconitum japonicum* var. *montanum*. *Plant Species Biology* 16: 151–157.
- Gomez J M, Zamora R. 1996. Wind pollination in high-mountain populations of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Journal of Botany* 83: 580–585.
- Goodwillie C. 1999. Wind pollination and reproductive assurance in *Linanthus parviflorus* (Polemoniaceae), a self-incompatible annual. *American Journal of Botany* 86: 948–954.
- Hegi G. 1974. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Munich: Carl Hanser Verlag.
- He Y-P (何亚平), Liu J-Q (刘建全). 2004. Pollination ecology of *Gentiana straminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报) 24: 215–220.
- He Y P, Duan Y W, Liu J Q, Smith W K. 2006. Floral 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.
- Huang S-Q (黄双全), Guo Y-H (郭友好). 2000. Advances in pollination biology. *Chinese Science Bulletin* (科学通报) 45: 225–237.
- Kearns C A, Inouye D W. 1994. Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany* 81: 1091–1095.
- Körner C. 1999. *Alpine Plant Life—Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag. 259–290.
- Li L-Q (李良千). 1988. On distributional features of the genus *Aconitum* in Sino-Himalayan Flora. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 26: 189–204.
- Lloyd D G, Webb C J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135–162.
- Luo Y, Zhang F M, Yang Q E. 2005. Phylogeny of *Aconitum* subgenus *Aconitum* (Ranunculaceae) inferred from ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution* 252: 11–25.
- Mallick S A. 2001. Facultative dichogamy and reproductive assurance in partially protandrous plants. *Oikos* 95: 533–535.
- Molau U. 1993. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic and Alpine Research* 25: 391–402.
- Oostermeijer J G B, Luijten S H, Ellis-Adam A C, den Nijs J C M. 2002. Future prospects for the rare, late-flowering *Gentianella germanica* and *Gentianopsis ciliata* in Dutch nutrient-poor calcareous grasslands. *Biological Conservation* 104: 339–350.
- Spira T P, Pollak O D. 1986. Comparative reproductive biology of alpine biennial and perennial gentians (*Gentiana*: Gentianaceae) in California. *American Journal of Botany* 73: 39–47.
- SPSS Inc. 2002. *Statistic analysis software of large database: SPSS 11.0 for windows*. USA.
- Stenström M, Molau U. 1992. Reproductive ecology of *Saxifraga oppositifolia*: phenology, mating system, and reproductive success. *Arctic and Alpine Research* 24: 337–343.
- Stelleman P. 1984. Reflections on the transition from wind pollination to ambophily. *Acta Botanica Neerlandica* 33: 497–508.
- Utelli A B, Roy A B. 2000. Pollinator abundance and behavior on *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae): an analysis of the quantity and quality components of pollination. *Oikos* 89: 461–470.
- Waser N M, Price M V. 1990. Pollination efficiency and effectiveness of bumble bees and hummingbirds visiting *Delphinium nelsonii*. *Collectanea Botanica* (Barcelona) 19: 9–20.
- Webb C J, Lloyd D G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 163–178.
- Whitehead D R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28–35.