

高山植物花的向日运动及其适应意义

张舒^{1,2}, 郁文彬^{1,2}, 王红^{1*}

(1. 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650204;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 花的向日性是一种花部运动的行为, 通过花梗的弯曲或转动使花冠或花序能够追踪太阳, 从而有效改善花内或花序温度, 有利于吸引传粉者和促进其生殖器官的发育, 以提高繁殖成功率。花的向日性是高山植物热量适应行为的典型代表之一。通过对花的向日性研究, 有助于进一步了解花部运动对植物雌雄功能的影响。而到目前为止, 对它的运动机制和进化过程的认识仍存在着许多疑问, 如植物是如何平衡向日增温和蒸腾失水, 花的哪些部位对追踪太阳起主导作用等。主要概述了植物(尤其是高山植物)的花向日性生物学特性、运动行为及其生态适应意义, 并结合作者已开展的工作, 对进一步深入研究花的向日运动提出一些有益的建议。

关键词: 高山植物; 花向日性; 运动行为; 繁育适应

中图分类号: Q945.7; Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2008)02-0197-06

Flower Heliotropism of Alpine Plants and Its Adaptive Significance

ZHANG Shu^{1,2}, YU Wen-Bin^{1,2}, WANG Hong^{1*}

(1. Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: Flower heliotropism is a type of plant behavior whereby the corolla or inflorescence tracks the sun by bending or rotating its peduncle. By improving the temperature within flowers or inflorescences, this behavior may accelerate the growth of sexual organs and/or increase pollinator attraction, such that reproductive success is enhanced. Flower heliotropism of alpine plant thus represents an adaptive behavior in response to solar heat. Studies on flower heliotropism may provide important information on the differential benefits of floral movement in correlation with male and female function. Several puzzles remain regarding movement mechanisms and the evolution of the flower heliotropism, such as how plants balance the heat gained via heliotropism with water loss via transpiration, and which floral parts drive flower heliotropism. In this paper, we summarize recent advances in the study of alpine flower heliotropism, especially with respect to biological characters, movement behavior and adaptive significance. In conjunction with our field observations, we propose some suggestions for future studies of flower heliotropism.

Key words: Alpine plant; Flower heliotropism; Movement behavior; Breeding adaptation

长期以来,多样化的植物花部运动一直受到生物学家的普遍关注。花的向日性(flower heliotropism)是花冠或花序通过花梗的弯曲或旋转来追踪太阳的运动^[1,2]。对植物而言,繁殖的成功率既由自身因素决定,同时又受到外界环境影响^[3,4],花的向日性就是植物自身及其与所处环境中生态因子共同作用的结果,是植物吸收热量及生态适应的典型代表之一。

植物花向日性早在一个多世纪前就被生物学家所发现^[5],这种现象主要出现在蔷薇科(Rosaceae)、

罂粟科(Papaveraceae)、毛茛科(Ranunculaceae)、菊科(Compositae)、延龄草科(Trilliaceae)和旋花科(Convolvulaceae)的植物中;一些国外学者研究发现,具向日性的植物大多生长在寒冷和高海拔地区,它们主要通过花梗运动追踪太阳,从而改善花冠或花内温度来作为传粉回报,以及促进花粉管萌发和合子发育等^[6-14]。然而,到目前为止对这方面的相关研究国内鲜有报道。

本文主要概述了花向日性的研究进展,特别是对高山植物花向日运动生物特性、运动行为和生态适

收稿日期: 2007-08-08, 修回日期: 2007-10-31。

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2007CB411600); 国家自然科学基金资助项目(30670160)。

作者简介: 张舒(1983 -), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物繁育生物学研究。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: wanghong@mail.kib.ac.cn)。

应意义进行了综合分析,并结合作者在野外的观察和实验,对今后开展高山植物花的向日性研究提出了一些有益的建议。

1 花的向日运动

1.1 运动特性及类型

植物不能象动物一样自由移动整体的位置,但它们的某些器官如花梗、茎等可以在空间上产生位置的移动以适应各种不同环境^[15,16]。在自然条件下,植物的茎端会朝着光源的方向生长,这种特性称之为向光性。植物通过向光性,可以捕获更多光能,提高光合产物的产出,促进植物的营养生长和繁殖。而在本文中所提到的向日性与通常所说的向光性有一定的区别。首先,向日性的运动器官不会发生营养生长,而只是追踪太阳的一种运动;其次是向日性具有的昼夜节律或季节节律。相比之下,向光性一般是指植物的营养器官朝向一个固定的光源生长,它并不会追踪太阳。但两者之间又存在一些相似之处,它们都可以从光源获得报偿。因此,花的向日性也可以被看作是向光性中一种更为优化的向光性行为。

花的向日运动在不同植物类群中既有共同性又

有各自的特性。太阳位置的变化是决定花向日运动的首要因素。因此,向日性植物可分为两类:如旋花科植物(*Merremia borneensis*, *Ipomoea pes-caprae*)为季节性花向日运动,即花随着太阳在一年中位置的变化而运动^[17,18];而蔷薇科、罂粟科、毛茛科、菊科和延龄草科植物均为昼夜花向日性,即花随着每天太阳位置的变化而运动,但不同植物类群向日运动的精确性及持续时间不尽相同^[2,6-10,12,13,19-24]。

生长在不同环境下的植物花向日性有一定差异(表1)。目前已报道的花向日性植物可分为适应高寒气候生长和适应温暖气候生长两类。据报道,生长在高寒环境下的植物主要通过花的向日运动提高花内温度,如在北极生长的罂粟科罂粟属植物 *Papaver radicum* 和蔷薇科仙女木属植物 *Dryas integrifolia*、*D. octopetala* 晴天绝大部分时间都保持向日运动,花内平均温度显著高于外界^[1,6,9,19];而生长在低温条件下,毛茛科的植物通过花向日运动都不同程度地提高了花内温度^[2,6,10-13,20];在毛茛科白头翁属(*Pulsatilla* Mill.)和延龄草科延龄草属(*Trillium* L.)植物中,如果使花荫蔽一段时间,花内温度会降至周围环境温度,而重新让其暴露于太阳下后,向日运动又能使花内温度升高^[8,12,20]。另有研究表

表1 已报道的花具向日性的植物种类
Table 1 List of the flower heliotropism in different families and species

科名 Family	种名 Species	运动类型 Motorial type	生长环境 Habitat	文献来源 Reference
罂粟科 Papaveraceae	<i>Papaver radicum</i> Rottb.	昼夜向日性	高寒区域	Hocking and Sharplin, 1965; Kevan, 1972, 1975; Molgaard, 1989
蔷薇科 Rosaceae	<i>Dryas integrifolia</i> M. Vahl	昼夜向日性	高寒区域	Hocking and Sharplin, 1965; Kevan, 1972, 1975
	<i>Dryas octopetala</i> L.	昼夜向日性	高寒区域	Kjellberg et al., 1982; Wada, 1998
毛茛科 Ranunculaceae	<i>Adonis ramosa</i> Franch.	昼夜向日性	高寒区域	Kudo, 1995
	<i>Anemone patens</i> L.	昼夜向日性	高寒区域	Knutson, 1981
	<i>Callianthemum coriandrifolium</i> Rchb.	昼夜向日性	高寒区域	Luzar and Gottsberger, 2001
	<i>Pulsatilla alpina</i> (L.) Del.	昼夜向日性	高寒区域	
	<i>Ranunculus acris</i> L.	昼夜向日性	高寒区域	Totland, 1996
	<i>Ranunculus adoneus</i> A. Gray	昼夜向日性	高寒区域	Stanton and Galen, 1989; Sherry and Galen, 1998; Galen and Stanton, 2003; Galen, 2006
	<i>Ranunculus alpestris</i> L. <i>Ranunculus montanus</i> Willd.	昼夜向日性 昼夜向日性	高寒区域 高寒区域	Luzar and Gottsberger, 2001
菊科 Compositae	<i>Calendula arvensis</i> L.	昼夜向日性	温暖区域	Orueta, 2002
	<i>Helianthus annuus</i> L.	昼夜向日性	温暖区域	Lang and Begg, 1979
	<i>Leucanthemopsis alpina</i> (L.) Heyw.	昼夜向日性	高寒区域	Luzar and Gottsberger, 2001
	<i>Oritrophium limnophilum</i> Cuatr.	昼夜向日性	高寒区域	Smith, 1975
延龄草科 Trilliaceae	<i>Trillium nivale</i> Riddell	昼夜向日性	温暖区域	Knutson, 1981
旋花科 Convolvulaceae	<i>Merremia borneensis</i> Merr.	季节向日性	温暖区域	Patino and Grace, 2002; Patino et al., 2002
	<i>Ipomoea pes-caprae</i> (L.) Sweet	季节向日性	温暖区域	

明,生长在温暖环境下的菊科(除 *Calendula arvensis* L. 外)和旋花科的向日性植物,可以依靠向日运动来降低花内或花序温度^[17,18,21-23],但它们的共同之处是都可以通过改变花内热能的方式来吸引传粉者,同时降低生产花蜜或香味等所需的能量,以及提高自身的繁殖成功率^[1,6,7]。

植物不同的花冠形态对花向日性所起的作用不同。如罂粟科植物 *P. radicum* 和蔷薇科仙女木属植物 *D. integrifolia* 被称为“太阳灶”植物^[1,6],因为它们的花瓣决定了植物的向日运动,其具有类似于凸透镜的聚光作用,可以将太阳辐射热能集中于繁殖器官上;并带动茎随着太阳入射方向的变化而弯曲转动,以保证其繁殖器官能够获得最大的热能;而毛茛科植物 *Ranunculus adoneus* 的花瓣对植物追踪太阳无太大影响,而花梗对花的向日性起到决定作用,研究发现其花梗顶部为光的接收中心,去除花瓣的花梗仍有精确的向日性^[11]。

植物的花期决定了花向日性的强弱。一般盛花期时植物有较精确的向日运动,而随着花的逐渐凋谢,向日性逐渐消失。如生活在温暖环境下的向日葵(*Helianthus annuus*)的向日运动是一个随花盘发育而变化的过程,花盘未发育成熟时,花梗白天随太阳由东向西转动,正午时分以后慢慢转向西方,到夜间8点半钟左右由西向东转,至子夜葵花又朝向东方,而花盘成熟后直至结果花梗都固定面向东方不再转向西方^[21,25]。而关于向日葵的这种运动机制的形成及演化还有待进一步的深入研究。

花向日性的发生通常与气候变化密切相关,而太阳运动和花的向日运动之间存在着时间上的滞后,不同植物类群花的向日角度与太阳入射角间的差异各不相同^[10,12]。当太阳辐射较弱时,如雾天、多云等,花向日运动就会减弱,甚至消失^[7,19]。总之大多数具有花向日性的植物通过运动能有效地促进花发育,无论对于生长在温暖还是寒冷环境下的植物而言,花的向日运动都是其非常重要的适应行为。

1.2 运动机制

据报道,叶片的向日运动是由叶柄基部运动细胞膨压的波动来驱动的^[26]。目前为止,对花向日运动的机制主要有以下两种观点:即太阳辐射导致运动细胞膨压的短期波动而使花梗产生向日转动^[27];或植物生长素有差别的迁移到花梗阴面,从而触发背阴面细胞伸长,进而导致花梗弯曲产生向

日运动^[9,11]。研究发现,高山毛茛(*R. adoneus*)花的向日性和叶片向日性一样都对蓝光敏感而对红光迟钝,推测是一种依赖于蓝光的反应,花梗的顶部是接收蓝光,刺激细胞变化导致向日性的中心部位^[28];但花和叶片向日性的不同在于,花对于已发生的运动和位置没有明显的记忆,花向日运动主要是由太阳光的刺激决定而不仅仅受生理节奏的控制^[28]。

由于花的朝向与花各器官的发育有密切联系,因此它们对花的向日性有很大影响^[11,13];但花各器官在追踪太阳的运动中所起的作用不尽相同^[24,29]。至今为止,对高山植物花向日运动机制研究最多的见于毛茛科植物^[2,11,12,20,28]。尤其以毛茛属的高山毛茛为热点,其花追踪太阳的运动机制与幼苗的向光萌发机制相似,花梗的顶部接收光信号,使花梗隐蔽面细胞伸长生长而导致弯曲,花梗顶部对花的向日性起到决定作用,因为去除花后花梗仍有精确的向日运动^[11]。我们通过对毛茛科银莲花属草玉梅(*Anemone rivularis* L.)的研究发现¹⁾,其花在白天能够追踪太阳,而夜晚花会自然闭合,花梗早晚都保持下垂,而正午垂直向上,植物被去除花萼后向日性消失;而对于自然状态的花,当雌雄蕊完全成熟后,其向日运动也同时消失,这与向日葵的运动形式相似而不同于已报道的毛茛属植物。此外,草玉梅的向日运动还受限于花梗长度的变化,随着花的逐渐成熟,花梗增长使其向日性明显提高。

据研究,菊科植物的茎顶及总花苞驱动了花盘的向日运动^[21,25]。而蔷薇科、罂粟科或延龄草科植物的花冠或花被在其花追踪太阳的运动中起着关键作用^[6,7,9,19,24]。然而,到目前为止,在花具向日性的不同植物种类中,对它们运动机制的研究还存在许多疑问,有待进一步深入探讨。

2 花向日性的适应意义

迄今为止,关于花向日性的适应意义主要存在两种假说,即促进花生长发育假说^[1,7,9,30]和传粉者假说^[6,23]。植物的花追踪太阳能够提高种子结实率,吸引传粉昆虫,促进花粉萌发和繁育资源的平衡利用等^[2,7-10,31],尤其在寒冷及高海拔环境下,花向日性被认为是一种有效吸收太阳辐射的行为适应^[1,6]。

2.1 温度适应特征

植物繁殖器官对温度敏感性比营养器官更

1) Zhang S, Yu W B, Wang H. Ecological significance of flower heliotropism in the alpine perennial *Anemone rivularis* (Ranunculaceae) from the Sino-Himalayas (unpublished).

强^[14,32,33]。自然条件下,如果温度是一个限制因子,花内温度对植物繁殖成功率的影响显得尤为重要^[2,8-10,13,30,34]。在炎热条件下,叶片追踪太阳需要付出过分蒸腾带来的水份流失、向日运动的能量消耗,以及紫外线对叶绿体膜质的损害等代价。但植物叶片的向日性能通过改变角度而避免在追踪太阳过程中遭受灼伤^[35]。而花的向日运动通常缺乏背离太阳光的能力^[14]。那么花是如何平衡向日增温与蒸腾失水的,花的向日性是否是为了适应特殊的环境而演化形成的呢?

研究发现,高山寒冷地区气温的显著变化会给盛花期的植物带来不利影响,具体表现在传粉活动受到限制而带来基因流的减小^[36];花粉萌发和花粉管生长受到限制,进而影响植物结实率^[10,37]。因此,在寒冷及高海拔环境下生长的植物,花的向日性通过促进雌性及雄性的功能表达而提高了繁殖成功率,被认为是植物对低温环境的一种适应行为^[1,2,6,9]。然而,高山毛茛的向日性对雌性功能的影响较雄性功能的大^[2],而草甸毛茛(*Ranunculus acris*)的向日性则更有利于提高其雄性适合度^[20]。

在热带和温带地区,植物若暴露在强太阳辐射下,其必须通过带走花向日运动产生的过多热量来保护繁殖器官免受热害。向日葵的花盘盛开后就固定面向东方以减少对太阳辐射的吸收,并且加速蒸腾,以失水为代价来维持花内温度^[21]。旋花科植物 *M. borneensis*, *I. pes-caprae* 的喇叭型花冠能季节性向日运动,不仅可以吸引昆虫,还起到遮阳伞的作用,并且花内热量吸收和蒸腾失水能达到一定平衡,从而维持雌雄器官在最佳温度范围内^[19]。因此,追踪太阳和汽化冷却的相互作用可能在植物的繁殖结构与繁育策略之间产生了协同效应,而高山植物必须通过水份利用和热能获取之间的权衡才能真正体现花向日性的生态价值。

2.2 传粉适应特性

大多数具向日性植物的花开放并且追踪太阳以获取必要的热量,形成了植物和传粉者双方获益的协同关系。对花性状的自然选择受到传粉者喜好及访问率的影响,而后者又受制于花所提供的回报^[38]。大多数生长在寒冷或高海拔地区植物的向日运动能同时温暖花和传粉者。一方面,向日性升高了花内温度而有利于植物自身的发育;另一方面,花向日运动增加了对传粉者的吸引力,它们可以从

相对于外界温度较高的花内受益^[7,13,18,20,22]。

通过对菊科植物 *Oritrophium limnophilum* 的花在自然状态和人为限制向日条件下的比较发现,昆虫能够粗略辨别花的方向及温度^[23]。而高山毛茛花的向日性不仅给传粉昆虫提供了热量回报,同时提高了自身结实率及增加了种子重量^[2]。据研究,北美草原上的银莲花(*Anemone patens*)具有不精确的花向日性,在花期极少分泌蜜腺,但大多昆虫喜好从其花中取暖,植物通过这种方式既吸引了传粉者又减少了蜜腺和花粉等回报的提供^[8]。此外,侧金盏花属植物 *Adonis ramose* 通过向日性运动,不用消耗产热或花蜜的资源就可以有效地增加花内温度和吸引传粉昆虫^[10]。

然而,并非所有具花向日性的植物与传粉者都是双赢关系。草甸毛茛花的向日性能使花内温度显著升高,但对吸引传粉者行为影响较小^[20]。而鸢尾属(*Iris* L.)植物的花早晨面向东方吸收太阳辐射,为夜间在花内庇护的昆虫提供热能,但对自身繁殖器官的发育影响不大^[34]。我们通过对草玉梅植物的研究表明,传粉昆虫对花萼存在与否并没有特别偏好,这可能是由于其成熟花粉具有芳香气味而成为吸引昆虫的主要条件,而其花的向日运动能促进雌雄性器官的发育,提高繁殖成功率^[2]。

2.3 繁殖适应特性

通常而言,种子的产量与其营养和生殖生长过程有密切关系。对豆科大翼豆属植物(*Macroptilium lathyroides*)的研究发现,在水分条件较好的情况下,叶片的向日性能提高种子产量^[39]。花粉和胚珠是繁殖成功的关键,尤其在高山环境下两者都受到花内温度的制约,而花向日性是改善花内温度、提高雌雄功能表达的一种捷径^[13]。对仙女木属植物(*D. octopetala*)的研究发现,受限制向日的植物所结种子的重量轻于在自然状态下所结的种子,而这两者的结实率没有太大区别^[9]。

对毛茛属植物(*R. adoneus*)的研究认为,花的向日性既提高结实率又增加种子数量,并且花冠移除对异交和自交实验的结实率都有影响,这是由于花冠能有效地将太阳光折射到花中心,而低温会限制花粉管萌发,而花的向日运动对雌性功能的影响较大^[2]。此外,花向日运动提高了花各组织的水分蒸发率,为花粉发育提供了较适的花内微环境,从而提高了花粉的质量和性能^[13,14]。

2) Zhang S, Wang H. Flower heliotropism in the alpine populations of *Anemone rivularis* (Ranunculaceae): effects on flower temperature and seed production (unpublished).

随着开花时期的不同,花向日性对繁殖功能的影响会发生相应变化,通常较晚开的花追踪太阳的能力较早期开的花弱。草甸毛茛花的向日性在开花末期会减弱,而败育率却没有受到向日运动的影响^[23]。而茅膏菜属植物(*Drosera tracyi*)的花朝向对花粉迁移和沉积没有直接影响,对传粉者的吸引也不太明显,推测其花运动可能是一种无益行为^[40]。

总之,对于生长在寒冷及高海拔环境下的植物,花的向日性运动对其发育和繁殖有以下益处:①向日性增加了花序和花内温度,吸引昆虫拜访,从而提高传粉效率^[6,7,24];②向日性优化了花内微环境而促进花的生长及繁殖,通常包括增加花粉产量及散布,加速雌雄性器官的成熟和花粉管生长,促进胚珠受精,提高合子成活率,使植物在相对短暂生长季节里完成繁殖^[2,14,17,19,37,41,42]。然而对在不同环境下,花具向日性的不同植物类群的繁育功能及其适应性还需要进一步深入研究。

3 结语与展望

复杂多样的花向日运动从很早就引起了研究者们极大的兴趣。到目前为止,对花向日性的研究主要集中在欧洲和北美;在我国,这方面的工作尚处于初始阶段。综合分析以往的研究,我们不难发现已报道的花具向日性的植物主要生长在高寒区域。为了适应较为极端的生长环境,植物通过花的向日来提高花内温度以促进植物繁殖^[2,9,14,20,39],而不同的植物对于其生长环境采取不同的策略^[10]。因此,我们可以看出不同高寒植物的花向日性机制存在明显不同,而它们的向日性也可能是对环境适应的趋同表现。

过去的研究主要集中于对花向日性的生态意义方面。而对于花向日性的运动机制至今尚未研究清楚。在已报道的花具向日性的高山植物中,既有花冠被去除后向日性减弱^[7,9,19,24],也有花梗被去除后仍具精确的向日性^[11,28]的现象。在毛茛科中具向日性植物种类最多,是研究花向日性演化的理想材料,它们追踪太阳的运动十分复杂多样,如 *Ranunculus alpestris* 和 *Callianthemum coriandrifolium* 花的向日性不做垂头运动,而 *Pulsatilla alpina* 和 *Ranunculus montanus* 花会垂头并闭合^[10]。为什么同一科植物的向日运动会有如此大差异?我们只有先了解了向日运动是如何发生的,才能进而探讨不同植物类群的向日运动是如何改变及演化的。此外,在今后的工作中应该将野外观察与人工实验紧密结合,

通过比较不同处理下的花向日运动来进一步揭示植物向日运动的驱动因素。

无论在寒冷还是温暖环境下,向日运动都会使植物蒸腾失去一定水分。但不同的是在寒冷环境下,植物减少蒸腾并通过向日运动使花内升温而促进植物繁殖器官生长发育^[2,9,14,20,40];而在温暖环境下,植物改变花的结构和加速蒸腾来避免向日性带来的过多热量而保证繁殖成功^[17,21]。蒸腾失水虽然可以提高花内的湿度有利于植物花粉和种子的发育,但却要消耗不少植物的能量。因此不同类群的植物调节着向日性升温与蒸腾失水之间的平衡来适应不同的生长环境,从而达到最佳的繁育状态。因此在今后的研究中,我们应该更加注重比较植物在不同生长环境条件下向日性的变化规律,并且花的温度与湿度应该作为花向日性研究的重要参数之一。

花具向日性的高山植物与传粉者的关系多样化。花开放并且追踪太阳以获取必要的热量,在大多数植物类群中形成了两者都获益的协同关系^[1,2,8-10,12,18,19,23],但也存在花向日性仅使植物自身受益^[20],或者对植物或昆虫都无显著影响的现象^[40]。对于向日性花吸引昆虫,除了由于花内升温所致,是否还有其他原因使昆虫更倾向于选择面向太阳的花?对这些问题的深入研究,将有助于我们更好地认识花向日性的演化过程,以及植物与传粉者的相互关系。而到目前为止,关于花向日运动和繁育适应的研究尚未涉及到对其子代生长发育的影响。从理论上来说,由于向日运动使得花粉和胚珠都有相对较好的发育环境,从而有利于提高子代的适合度。但是向日性在不同植物类群中所起的作用不尽相同,其在不同植物种类中的繁育意义,及其在演化路线上所扮演的角色还有待于通过大量的实验来进一步验证。

总之,花的向日运动是受自身以及外界多因子调控的复杂反应,为了进一步揭示高山植物花向日性的生物学和生态学意义,需要通过多学科的综合研究。已研究的花具向日性植物大多生长在寒冷和高海拔地区,而与此同时,以全球气候变暖给这些环境下生长的植物带来的影响,以及由此延伸出的对于这些植物的保护必将成为今后研究的热点问题。我们相信随着研究的进一步开展和深入,花向日性现象将会在更多植物类群中被发现,并能从多角度更好地阐释其进化机制和适应意义。

参考文献:

- [1] Kevan P G. Heliotropism in some arctic flowers [J]. *Can Field Naturalist*, 1972, 86: 41 - 44.
- [2] Stanton M L, Galen C. Consequences of flower heliotropism for reproduction in an alpine buttercup (*Ranunculus adoneus*) [J]. *Oecologia*, 1989, 78: 477 - 485.
- [3] McCall C, Primack R B. Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities [J]. *Am J Bot*, 1992, 79: 434 - 442.
- [4] Herrera C M. Microclimate and individual variation in pollinators: flowering plants are more than their flowers [J]. *Ecology*, 1995, 76: 1516 - 1524.
- [5] Hooker J D. The compass plant [J]. *Gardener's Chronicle*, 1881, 15: 74.
- [6] Hocking B, Sharplin C D. Flower basking by arctic insects [J]. *Nature*, 1965, 206: 215.
- [7] Kevan P G. Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects [J]. *Science*, 1975, 189: 723 - 726.
- [8] Knutson R M. Flowers that make heat while the sun shines [J]. *Natural History*, 1981, 90: 75 - 80.
- [9] Kjellberg B, Karlsson S, Kerstenson I. Effects of heliotropic movements of flowers of *Dryas octopetala* L. on gynoecium temperature and seed development [J]. *Oecologia*, 1982, 54: 10 - 13.
- [10] Kudo G. Ecological significance of flower heliotropism in the spring ephemeral *Adonis ramose* (Ranunculaceae) [J]. *Oikos*, 1995, 72: 14 - 20.
- [11] Sherry R A, Galen C. The mechanism of floral heliotropism in the snow buttercup, *Ranunculus adoneus* [J]. *Plant Cell Environ*, 1998, 21: 983 - 993.
- [12] Luzar N, Gottsberger G. Flower heliotropism and floral heating of five alpine plant species and the effect on flower visiting in *Ranunculus montanus* in the Austrian alps [J]. *Arct Antarct Alp Res*, 2001, 33: 93 - 99.
- [13] Galen C, Stanton M L. Sunny-side up: flower heliotropism as a source of parental environmental effects on pollen quality and performance in the snow buttercup, *Ranunculus adoneus* (Ranunculaceae) [J]. *Am J Bot*, 2003, 90: 724 - 729.
- [14] Galen C. Solar furnaces or swamp coolers: costs and benefits of water use by solar-tracking flowers of the alpine snow buttercup, *Ranunculus adoneus* [J]. *Oecologia*, 2006, 148: 195 - 201.
- [15] Darwin C, Darwin F. The power of movement in plants [M]. 2nd ed. New York: DaCapo Press, 1966.
- [16] Lloyd D G, Barrett S C H. Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants [M]. New York: Chapman and Hall Press, 1996. 140 - 190.
- [17] Patino S, Grace J. The cooling of convolvulaceous flowers in a tropical environment [J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 41 - 51.
- [18] Patino S, Jeffree C, Grace J. The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers [J]. *Oecologia*, 2002, 130: 373 - 379.
- [19] Wada N. Sun-tracking flower movement and seed production of mountain avens, *Dryas octopetala* L. in the high arctic, ny-ale-sund, svalbard [J]. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology*, 1998, 11: 128 - 136.
- [20] Totland O. Flower heliotropism in an alpine population of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae): effects on flower temperature, insect visitation, and seed production [J]. *Am J Bot*, 1996, 83: 452 - 458.
- [21] Lang A R G, Begg J E. Movements of *Helianthus annuus* leaves and heads [J]. *J Appl Ecol*, 1979, 16: 299 - 305.
- [22] Orueta D. Thermal relationships between *Calendula arvensis* inflorescences and *Usia aurata* bombuliid flies [J]. *Ecology*, 2002, 83: 3073 - 3085.
- [23] Smith A P. Insect pollination and heliotropism in *Oritrophium limnophilum* (Compositae) of the Andean Paramo [J]. *Biotropica*, 1975, 7: 284 - 286.
- [24] Molgaard P. Temperature relations of yellow and white flowered *Papaver radicum* in north Greenland [J]. *Arct Alp Res*, 1989, 21: 83 - 90.
- [25] 李孟军, 王长春. 植物的向性运动及机理简介 [J]. *生物学通报*, 2003, 38: 23 - 24.
- [26] Koller D. The control of leaf orientation by light [J]. *Photochem Photobiol*, 1986, 44: 819 - 826.
- [27] Vogelmann T C. Site of light perception and motor cells in a suntracking lupine (*Lupinus succulentus*) [J]. *Physiol Plant*, 1984, 62: 335 - 340.
- [28] Stanton M L, Galen C. Blue light controls solar tracking by flowers of an alpine plant [J]. *Plant Cell Environ*, 1993, 16: 983 - 989.
- [29] Galen C, Dawson T E, Stanton M L. Carpels as leaves: meeting the carbon cost of reproduction in an alpine buttercup [J]. *Oecologia*, 1993, 95: 187 - 193.
- [30] Young T P. Solar irradiation increases floral development rates in Afro-alpine *Lobelia telekii* [J]. *Biotropica*, 1984, 16: 243 - 245.
- [31] Sapir Y, Shmida A, Ne'eman G. Morning floral heat as a reward to the pollinators of the *Oncocylus irises* [J]. *Oecologia*, 2006, 147: 53 - 59.
- [32] Lacey E P. Parental effects in *Plantago lanceolata* I. A growth chamber experiment to examine pre- and postzygotic temperature effects [J]. *Evolution*, 1996, 50: 865 - 878.
- [33] Erickson A N, Markhart A H. Flower developmental stage and organ sensitivity of bell pepper (*Capsicum annum* L.) to elevated temperature [J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 123 - 130.
- [34] 何亚平, 费世民, 刘建全, 陈秀明, 王鹏, 蒋俊明, 何飞. 高山植物繁育系统研究进展初探 [J]. *四川林业科技*, 2005, 26: 43 - 49.
- [35] Ehleringer J, Forseth I. Solar tracking by plants [J]. *Science*, 1980, 210: 1094 - 1098.
- [36] Totland O. Influence of climate, time of day and season, and flower density on insect flower visitation in alpine Norway [J]. *Arct Alp Res*, 1994, 26: 66 - 71.
- [37] Corbet S A. Pollination and the weather [J]. *Isr J Bot*, 1990, 39: 13 - 30.
- [38] Friedman J W, Shmida A. Pollination, gathering nectar and the distribution of flower species [J]. *J Theor Biol*, 1995, 75: 127 - 138.
- [39] Santos A M, Rosa L M, Franke L B, Nabinger C. Heliotropism and water availability effects on flowering dynamics and seed production in *Macroptilium lathyroides* [J]. *Revista Brasileira de Sementes*, 2006, 28: 45 - 52.
- [40] Wilson P. The east-facing flowers of *Drosera tracyi* [J]. *Am Midl Nat*, 1994, 131: 366 - 369.
- [41] Murcia C. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa* [J]. *Ecology*, 1990, 71: 1098 - 1109.
- [42] Stephenson A G. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1981, 12: 253 - 279.