

贯叶连翘的开花动态与繁育系统研究

姜波^{1,2}, 沈宗根¹, 阮仙利², 吕洪飞^{2*}

(1. 常熟理工学院 生物与食品工程学院, 江苏 常熟 215500; 2. 浙江师范大学 化学与生命科学学院, 浙江 金华 321004)

摘要: 野外观察贯叶连翘的开花进程和花部形态特征, 运用花粉萌发、杂交指数、花粉-胚珠比等方法测定其繁育系统。结果显示: 贯叶连翘雌雄异熟, 柱头先花药成熟, 雌雄蕊无明显异位。单花花期 4~5 d。仅在开花当日有昆虫传粉, 蜜蜂为主要传粉者。花粉在花药开裂 1 h 后活力最大, 萌发率达 40.10%, 花粉在柱头萌发 3 h 后接近子房。根据杂交指数(OCD)推测其繁育系统属于异交, 部分自交亲和, 有时需要传粉者。花粉-胚珠比(P/O)则表明贯叶连翘的繁育系统为兼性异交。贯叶连翘结实率低, 可能与花粉活力, 花粉管的生长速度及花粉在柱头的竞争有关。

关键词: 贯叶连翘; 繁育系统; 花粉活力; 杂交指数; 花粉-胚珠比; 相对生殖成功率

中图分类号: Q945.6 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2012)04-0457-07

Floral biology and breeding system of *Hypericum perforatum*

JIANG Bo^{1,2}, SHEN Zong-Gen¹, RUAN Xian-Li², LÜ Hong-Fei^{2*}

(1. School of Biology and Food Engineering, Changshu Institute of Technology, Changshu 215500, China;

2. College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China)

Abstract: In order to understand the reproductive biology of *Hypericum perforatum*, the floral biology and breeding system were investigated in the present manuscript by means of the field observations on the flowering duration, pollen viability, out-crossing index and pollen-ovule ratio. The results showed that *H. perforatum* was protogynous, the female organ mature before male organ and there was no obvious herkogamy. A single flower lasted for 4 days. Pollinators visited only at the first day of flowers blooming and bees were the main pollinator. The pollen viability reached the highest one hour later after the anther split (the viability of pollen was about 40.10%), and pollen tube approached ovary three hours later. The out-crossing index(OCD) was 3 or 4. According to criteria proposed by Dafni, *H. perforatum* was determined as outcrossing, partially self-compatible, sometimes demanding for pollinators. The pollen-ovule ratio(P/O) was approximately 591.5. *H. perforatum* was concurrently xenogamied by Cruden's criterion. Possible reasons that relative reproductive success(RRS) rate of the species was only 7.88% may be lower pollen viability, the growth speed of pollen tube and competition of the pollen grains on stigmas.

Key words: *Hypericum perforatum*; breeding systems; out-crossing index; pollen viability; relative reproductive success

生殖是生物繁衍后代延续种族最基本的行为和过程, 它不仅是种群形成、发展和进化的核心问题之

一, 也是生物群落和生态系统演替的基础(黄双全等, 2000)。植物繁育系统是植物有性生殖过程中的

* 收稿日期: 2011-11-22 修回日期: 2012-04-09

基金项目: 江苏省“六大人才高峰”项目(2011NY032); 苏州科技计划项目(SYN201014); 常熟市科技计划项目(CN201108)[Supported by Six Key talents Program of Jiangsu(2011NY032); Technolgy Research and Development Program of Suzhou (SYN201014); Technolgy Research and Development Program of Changshu (CN201108)]

作者简介: 姜波(1981-), 江苏泗阳人, 男, 硕士, 讲师, 主要从事植物学等教学和研究, (E-mail)jiang19810@163.com。

* 通讯作者: 吕洪飞, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事植物发育、植物生理学研究, (E-mail)luhongfei63@yahoo.com.cn。

所有特征和行为体系,它通常是指代表所有影响后代遗传组成的有性特征的总和,主要包括花综合特征、花各性器官的寿命、花开放式样、自交亲和程度和交配系统,它们结合传粉者和传粉行为是影响生殖后代遗传组成和适合度的主要因素,其中交配系统是核心(Wyatt,1983)。对植物花部结构和繁育系统的了解是认识植物生活史的前提,也是其他相关研究所需的基本背景。

贯叶连翘(*Hypericum perforatum*)为藤黄科(Guttiferae)金丝桃属(*Hypericum*)多年生草本植物。该植物是我国传统的中药材之一,在欧美也有悠久的应用历史,具有抗抑郁、抗病毒、抗肿瘤的作用(Linde等,1996)。以往,国内外研究者对贯叶连翘的解剖学、植物化学、药理学等方面做了大量深入的研究(梁小燕,1998;Lu等,2001;Meruelo等,1988;Traynor等,2005;Trofimiuk等,2005;Howard等,2009;Hammera等,2010),但对该植物的生殖生物学的研究却很少。本实验从贯叶连翘花的形态,传粉方式,花粉活力、子房发育等方面对该植物进行研究,以期能够深入了解贯叶连翘的繁育系统特征,为该植物的发育演化提供生殖生态学依据,同时也为保护其野生资源提供一些理论指导。

1 研究地点及其自然概况

研究样地位于浙江省金华市北山(119°38' E, 29°13' N),选取北山南山脚处和靠近浙江师范大学苗圃附近的两个野生居群进行观察。选取的每个居群约10 m²,每个居群中零星分布贯叶连翘10~15株,伴生小连翘、地榆、蛇莓、鼠尾草、金钟花等草本和低矮小灌木。金华北山地处中亚热带北缘,面积约10 km²,主峰大盘尖海拔1312 m,属亚热带山地季风气候,年平均气温10.9~17.2℃,年降水量在1500~1800 mm之间。土壤以亚热带山地红壤及黄壤为主,植被主要为亚热带常绿阔叶林、次生性针叶林及处于不同演替阶段的混交林。

2 研究方法

2.1 花部性状特征观察

在两个研究样地的自然居群中随机选取正在开放的花20朵,分别测量花被片长度、花口径、柱头、雌蕊群、雄蕊群长度、雄蕊群数量等。

2.2 开花动态及访花者观察

于2009年4月15日至6月20日,对选取的2个野生居群进行连续观察。随机选取每个居群5株贯叶连翘,每植株上标记5个花蕾,共计50朵花蕾。每天观察1次花蕾,直至花朵开放。花开放期内,从早上5:00开始持续观察至下午18:00,记录实验植株的开花动态。开花后连续观察访花者的种类、数量、访花者的行为及活动规律,并对访花者在花部的行为进行拍照。注意观察天气变化对访花者行为的影响。

2.3 花粉活力测定及花粉管萌发

经过正交法筛选后确定最适培养基为2.5%蔗糖+0.1 μmol/L 硼+0.05 μmol/L Ca²⁺。在此条件下,做不同时期(花药开裂后0、1、3、6、12、24 h)的花粉萌发实验,每个时期重复3次,统计花粉萌发率。随后取花药开裂后萌发率最高时期的花粉,在最佳离体培养基中培养,分别在0.5、1、2、4 h后镜检,每次随机选取5个视野统计花粉管长度,测量不同萌发时间的花粉管长度。

2.4 花粉在柱头的萌发

在花苞开展前去雄套袋,人工授粉。授粉1、2、3、12 h后,分别取整个雌蕊于FAA中固定,经5 mol/L的NaOH软化12 h,水洗,用0.01%水溶性苯胺蓝染色,荧光显微镜观察花粉在柱头的萌发及花粉管的生长情况。

2.5 杂交指数(OCI)的估算

按照Dafni(1992)的标准进行花序直径,花朵大小及开花行为的测量及繁育系统的评判。具体方法:(1)花朵或花序直径<1 mm记为0;1~2 mm记为1;2~6 mm记为2;>6 mm记为3。(2)花药开裂时间与柱头可授期之间的时间间隔,同时或雌蕊先熟记为0;雄蕊先熟记为1。(3)柱头与花药的空间位置,同一高度记为0;空间分离记为1。三者之和为OCI值。评判标准为:OCI=0时,繁育系统为闭花受精;OCI=1时,繁育系统为专性自交;OCI=2时,繁育系统为兼性自交;OCI=3时,繁育系统为自交亲和,有时需要传粉者;OCI=4时,繁育系统为部分自交亲和,异交,需要传粉者。

2.6 花粉-胚珠比(P/O)的测定

取刚开放而花药未开裂的花20朵固定于FAA中,按宋志平等(2000)的方法统计单花总花粉数和单花总胚珠数。所得单花花粉总数除以单花总胚珠数,即为P/O比。依据Cruden(1997)的标准进行

判定。P/O 为 2.7~5.4 时,其繁育系统为闭花受精;P/O 为 18.1~39.0 时,繁育系统为专性自交;P/O 为 31.9~396.0 时,繁育系统为兼性自交;P/O 为 244.7~2 588.0 时,繁育系统为兼性异交;P/O 为 2 108.0~195 525.0 时,繁育系统为专性异交;亦即,P/O 值的降低意味着近交程度的升高,P/O 值的升高伴随着远交程度的上升。

2.7 相对生殖成功率 (RSS)

统计各植株的花朵数、胚珠数、果实数、种子数,依据杨利平等(2005)方法计算贯叶连翘的相对生殖成功率(Relative Reproductive Success)。

相对生殖成功率(%)=(果实数/花朵数)×(种子数/胚珠数)×100。

3 结果与分析

3.1 贯叶连翘花部特征

贯叶连翘常二歧聚伞花序,生于茎及分枝顶端,多个聚伞花序再组成顶生圆锥花序(图 1:A,C)。花冠呈辐射对称,花被片有两轮,每轮 5 枚(图 1:A)。雄蕊多枚,为三体雄蕊,花丝长短不一,与花柱无明显的异位。子房 1 室,花柱柱头三分离(图 1:

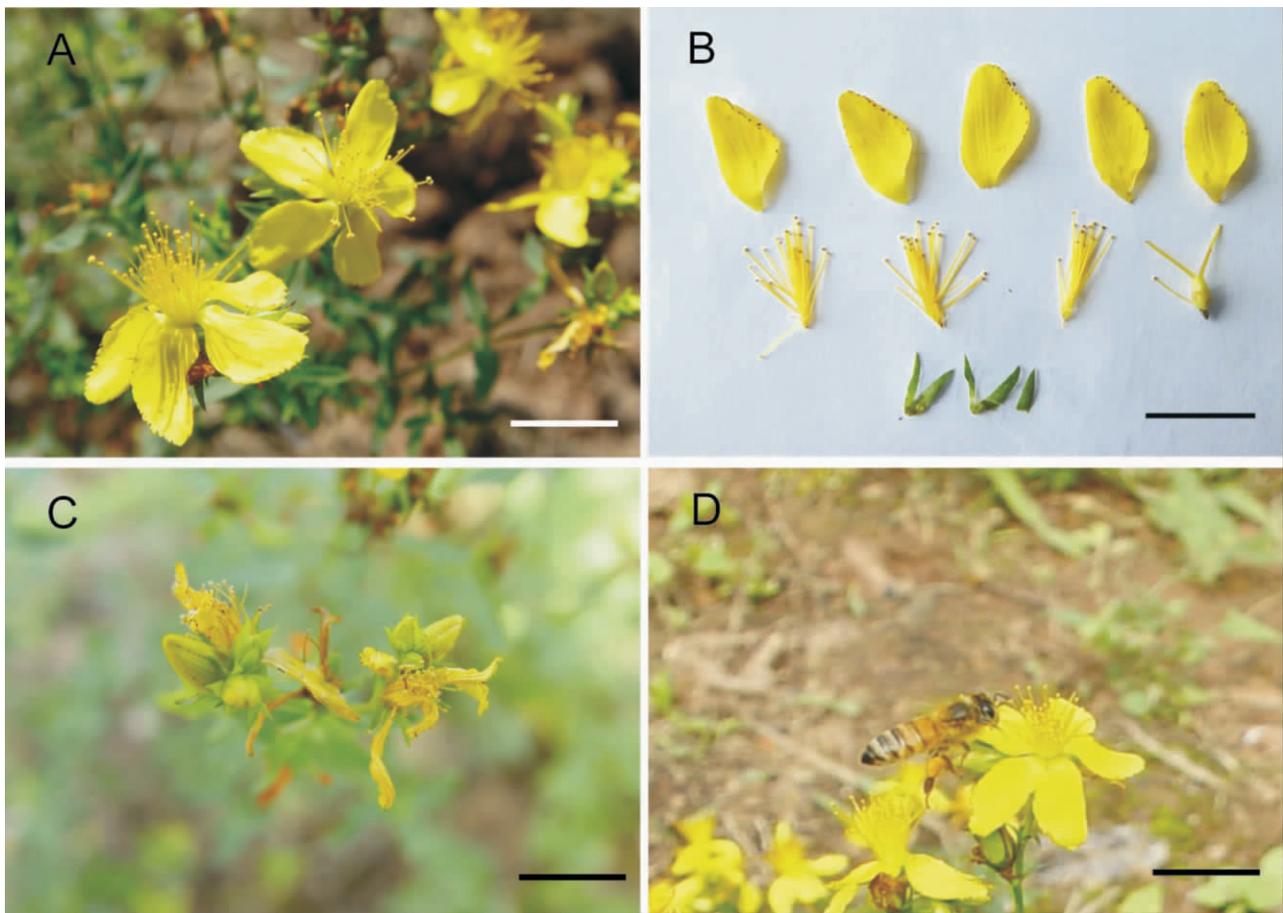


图 1 贯叶连翘的开花动态 A. 开花当日的花; B. 花部结构解剖图; C. 开花第 4 天的花; D. 蜜蜂访花。标尺=1 cm。

Fig. 1 Floral biology of *H. perforatum* A. The flowers blooming at the first day; B. The floral structure;

C. The flowers blooming after 4 days; D. Flowers visiting by bees. Scale bar=1 cm.

B)。花部形态特征参数见表 1。

3.2 贯叶连翘的开花动态及访花者

观察显示贯叶连翘的始花时间在 4 月底至 5 月初之间,始花后一周内进入盛花期,群体花期从 4 月底至 7 月中旬,单花开放延续 4~5 d。在自然状态下,单花的开花时间在早上 5:00~6:00 之间,开花

后第 4 天完全枯萎。单花开放前花瓣略松散,柱头略伸出花蕾,上有红色饱满的乳突细胞(图 2:A),此时柱头已具有可授性。花药一般于开花当日 6:00~8:00 间成熟开裂。花粉落入柱头上,柱头具透明薄膜包被的红色饱满乳突细胞(图 2:B)。开花第二天后,柱头乳头细胞、花丝逐渐萎缩至枯萎,子房逐

渐膨大,花瓣卷曲、干枯(图 2:C,D)。至开花第 5 天,花柱也完全枯萎,子房膨大更明显,之后进入果实发育成熟期。贯叶连翘的花瓣、花丝、花柱枯萎后不脱落(图 1:C)。

观察显示,蜜蜂是贯叶连翘主要的传粉者(图 1:D)。在开花当日,花药刚开裂便有蜜蜂来访花,蜜蜂在一朵花上停留的时间很短,但访花能力很强,每次访问中,连续访花的数目多达 50 余朵。此外,还有少量白粉蝶、蝇类等昆虫来访花,但出现的频率及访花的能力远不及蜜蜂。

3.3 花粉活力和花粉管萌发

由图 3:A 显示,花药开裂后不同时期贯叶连翘离体花粉萌发的情况。花粉在刚散出时活力为 38.28%,花药开裂 1 h 后花粉活力达到最高值

(40.10%),之后花粉活力逐渐下降,24 h 后贯叶连翘的花粉活力仅为 6.69%。以花药开裂后 1 h 的花粉为研究材料,测定离体花粉管的生长速率。在前 4 h 花粉管的生长较快,4 h 后花粉管长度无明显变化(图 3:B)。

表 1 贯叶连翘花部形态特征

Table 1 Floral morphology of *H. perforatum*

参数 Parameters	平均值 Mean
外轮花被片长度 Length of outside perianth (mm)	6.28±0.61
内轮花被片长度 Length of inside perianth (mm)	10.25±2.38
花口径 Diameter of corolla (mm)	22.64±2.27
雄蕊数 Number of stamen	69.86±3.90
雄蕊长度 Length of stamen (mm)	最短 Shortest 5.36±0.80
	最长 Longest 8.57±0.97
花柱长度 Length of style (mm)	5.18±0.68

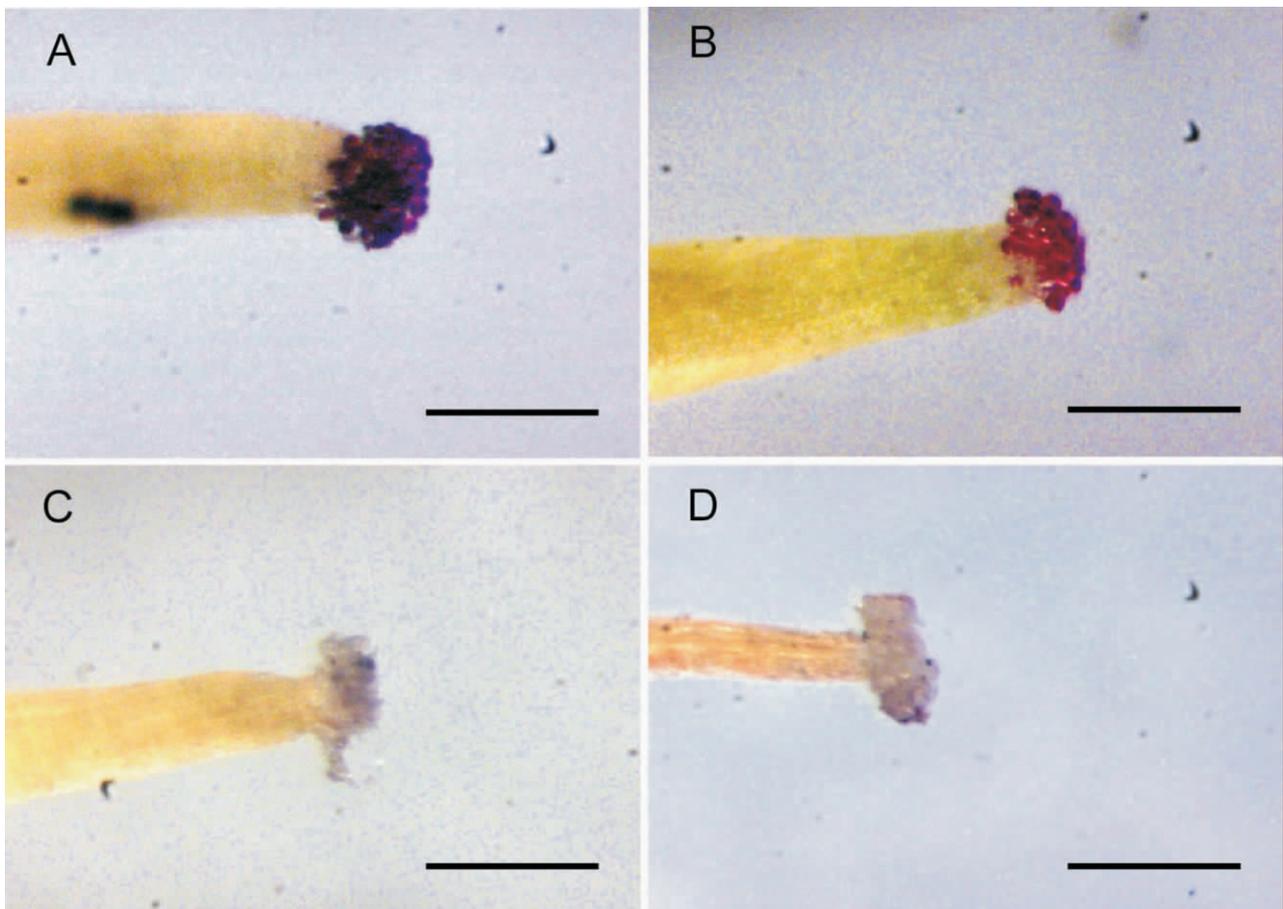


图 2 贯叶连翘花柱头授粉前后变化 A. 开花前一天柱头; B. 开花授粉当日柱头; C. 授粉后第 2 天的柱头; D. 授粉后第 4 天的柱头。标尺=0.2 mm。

Fig. 2 The stigma changes after pollination of *H. perforatum* A. Stigma of one day before flowering; B. Stigma in the pollinating day; C. Stigma in the second pollinating day; D. Stigma in the fourth pollinating day. Scale bar=0.2 mm.

3.4 花粉在柱头的行为

观察发现,花药开裂前,同朵花的柱头内已有花粉萌发,说明在开花前柱头就有可授性,即雌蕊先

熟。荧光显微镜观察显示,授粉 1 h 后,花粉就开始萌发(图 4:A)。随后 2 h 花粉管在花柱中迅速生长(图 4:B),约 3 h 后花粉管便接近子房(图 4:C)。

3.5 花的杂交指数(OCI)与花粉-胚珠比(P/O)

依据 Dafni 的方法进行贯叶连翘杂交指数(OCI)的测量,结果见表 2。贯叶连翘为两性花,花丝长短不一,其花药与柱头的位置既有同一高度,又有不同高度,两者在空间上无明显的分离。贯叶连

翘花药开裂前,同朵花的柱头内已有花粉萌发,说明在开花前柱头就有可授性,即雌蕊先熟。因此,贯叶连翘的杂交指数(OCI)为 3 或 4,繁育系统属于异交,部分自交亲和,有时需要传粉者(表 2)。花粉-胚珠比(P/O)为 591.5,表明贯叶连翘的繁育系统

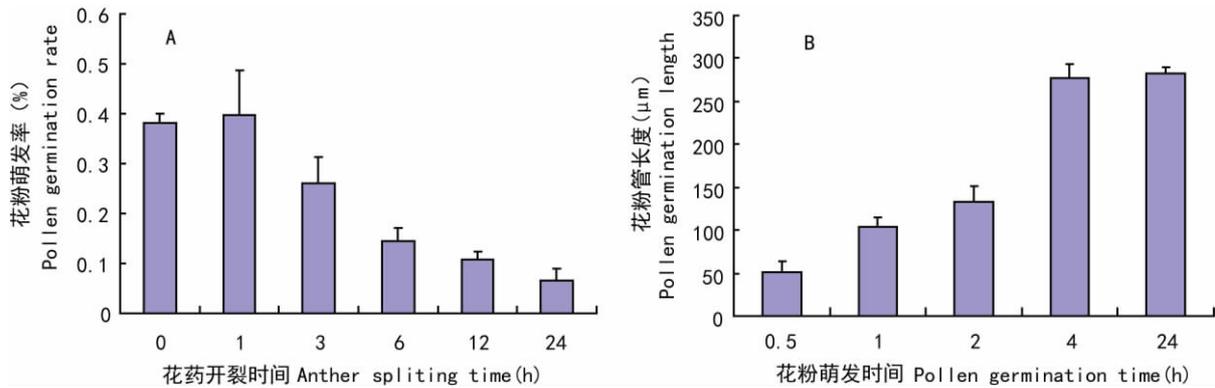


图 3 贯叶连翘的花粉活力 A. 花药开裂不同时间的花粉萌发率; B. 花粉管生长情况。

Fig. 3 Pollen viability of *H. perforatum* A. Pollen grains germination rate at the different time after anther splitting; B. Pollen tube growth length.

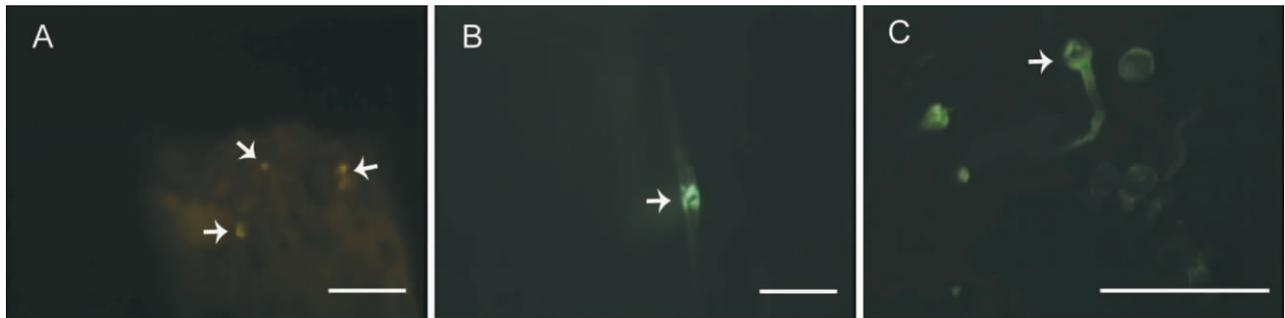


图 4 花粉管在花柱中的生长

Fig. 4 Pollen germination and pollen tube growth in the pistil in *H. perforatum*

A. 授粉 1 h 后的花粉在柱头萌发; B. 授粉 2 h 后的花粉管在花柱道中生长; C. 授粉 3 h 后的花粉管在花柱道中生长。标尺=200 μm
A. Pollen germination on the stigma pollinated after one hour; B. Pollen tube growth in the style pollinated after two hours; C. Pollen tube growth in the style pollinated after three hours. Scale bar=200 μm.

表 2 贯叶连翘花的 OCI 和花粉-胚珠比(P/O)的观测结果

Table 2 Outcrossing index (OCI) and pollen-ovule ratio of *H. perforatum*

观测项目 Items	表现 Representation	繁育系统类型 Types of breeding systems
花朵直径 Diameter of the flower	3	异交、部分自交亲和、有时需要传粉者
雌雄时间分离 Temporal separation of ♀ and ♂	0	
雌雄空间分离 Spatial separation of ♀ and ♂	0~1	
杂交指数 Outcrossing index	3~4	
单花花粉数目 Pollen No. per flower	223933.2±67231.5	兼性异交 Concurrently xenogamy
单花胚珠数目 Ovule No. per flower	378.6±40.4	
花粉-胚珠比 Pollen-ovule ratio	591.5	

为兼性异交(表 2)。

3.6 相对生殖成功率

贯叶连翘的相对生殖成功率见表 3。依据杨利

平等(2005)的方法,计算可知贯叶连翘的着果率、结实率、相对生殖成功率分别为 85.33%,9.23%,和 7.88%,表明贯叶连翘的生殖率成功率较低。

表 3 贯叶连翘的相对生殖成功率
Table 3 Rate of relative reproductive success in *H. perforatum*

数量 No.				着果率	结实率	相对生殖成功率
种子	花朵	果实	胚珠	Fruit set (%)	Seed set (%)	
Seed	Flower	Fruit	Ovule			RSS (%)
300	256	379	35	85.33	9.23	7.88

4 结论与讨论

开花植物的生育力通常是受到花粉传递的限制,传粉服务质量的下降会带来很多负面的影响,包括花粉限制导致的生殖失败、近交作用导致的种群遗传多样性下降和近交衰退(Petersen, 1982; Larson, 1999; Paschke, 2005)。花粉保持活力的时间长短深刻影响着植物传粉成功率,最终影响其繁育系统(Dafni, 1992)。贯叶连翘花粉在花药开裂 1 h 后活力达到最高为 40.10%,随后活力逐渐下降,花粉在 24h 后活力仅为 6.69% (图 3: A), Arda 等(2006)通过对贯叶连翘离体花粉活力研究也证实其花粉萌发率极低,仅为 12.85%,这比缙云卫矛(张仁波等, 2006)、夏腊梅(张文标等, 2009)等濒危植物的花粉萌发率还低。因此,花粉萌发率低可能是影响贯叶连翘的种子结实成功率的最主要原因。

柱头可授期的长短是影响传粉成功率的决定因素(Mani, 1999; Renner, 2001)。尽管贯叶连翘有异常高的花粉量,但研究发现,贯叶连翘的柱头乳突细胞在授粉前后的变化严重影响了柱头可授期的长短,减少了柱头对花粉的识别。授粉前,柱头具明显的红色乳突细胞,柱头乳突细胞表面有透明薄膜,可能是亲水性的蛋白质薄膜。授粉后乳突细胞出现萎缩,而未授粉柱头细胞萎缩现象不明显,可见授粉导致柱头细胞的萎缩。因而,当一部分花粉在柱头萌发后,使柱头乳突细胞萎缩,影响和阻碍了柱头进一步授粉,从而影响了结实率。自然界中两性花植物通常产生比果实或种子更多的花,结实率低的原因有几种:一种可能是花粉限制,另一种可能是资源限制,或者两者兼而有之(Huang 等, 2000)。实验观察发现,贯叶连翘为雌蕊先熟,其大部分花粉比柱头晚熟,而一旦柱头接受授粉后,便导致柱头细胞萎缩(图 2),从而使花粉与柱头的识别很难再进行下去。因此,花粉在柱头上的竞争影响了柱头对花粉的识别也是贯叶连翘结实率低的主要原因之一。

此外,天气状况对贯叶连翘的开花授粉有很大影响,实验发现,阴雨天花药会推迟开裂,开裂后的花粉绝大部分呈长椭球形,而非发育正常的球形。Fox 等(1999)研究发现,夏天多雨会影响贯叶连翘的开花和生殖,同时也影响昆虫的传粉行为,导致着果率和结实率下降。运用杨利平等(2005)的方法,测算贯叶连翘的相对生殖成功率也验证了这一点。

尽管贯叶连翘花粉活力和相对生殖成功率比较低,但是其野外种子萌发为幼苗的成功率却比较高(Pérez-García 等, 2006)。开花植物野外生存机率低,主要原因除花粉保持活力的时间长短和柱头可授粉期的长短影响外(Mani, 1999; Renner, 2001),种子散布后的捕食和种子本身特定的萌发条件也起非常重要的作用(张文标等, 2009)。贯叶连翘叶片和花器官分布有大量的黑色腺点,研究已经证实这些黑色腺点是分泌金丝桃素和伪金丝桃素的主要结构(吕洪飞等, 2001; Lu 等, 2001),这一分泌结构也被认为是贯叶连翘对外界伤害的一种保护机制,可以避免病虫害和食草动物的啃食(Sirvent 等, 2002, 2003)。加之,贯叶连翘的种子见光条件下萌发率比较高(贺军民等, 2002; Pérez-García 等, 2006),因此,尽管结实成功率比较低,但是在野外经常可以见到长势良好的贯叶连翘种子萌发的幼苗。

植物两性花个体既接受花粉又散布花粉,最后又用作后代个体的父母本,在传粉和交配过程中,双重的性角色导致父母本功能的冲突和折衷(Barrett, 1998; 2002)。因此,传统认为的花形态上避免自交的机制,如雌雄蕊异熟(雌雄性功能的时间分离)等(Renner, 2001),从另一个角度看,也是为了避免两性冲突,减少雄性功能和雌性功能之间的相互干扰(Barrett, 1998; 2002)。由于贯叶连翘的雌雄蕊异熟并没有能成为提高异花受粉生殖率的有力保障,因此,它们更有可能是减少雄性功能和雌性功能之间的相互干扰。

繁育系统具有多样性,近交衰退使近交的优势减小,而远交的代价很高,受外界条件影响也大。因此,混合交配系统是对植物自身和环境条件适应的一种折中的机制。自然界绝对自交或异交的植物类群很少,大多是两者兼而有之的混和交配模式。贯叶连翘花序中花朵数目较多、花型大、颜色鲜艳,花粉量多等特征,表现为明显的异交花部综合。对开花动态的观察表明,虫媒对于贯叶连翘成功地结实也是很重要的。但贯叶连翘雌雄蕊在空间上没有明

显的分离,雄蕊在开裂后会包围柱头,虽然贯叶连翘是雌蕊先熟,但在花药开裂后,柱头还是具有一定的可授性,因此,贯叶连翘也体现出自交的特征。根据 Danfi 的标准所得出的杂交指数(OCI)表明,贯叶连翘的繁育系统属于异交,部分自交亲和,有时需要传粉者。从花粉-胚珠比(P/O)看,其繁育系统属于兼性异交类型。这些结果都表明贯叶连翘是混合的交配模式,因此,其繁育系统可能是处于从异交到自交的演化途中。

参考文献:

- 黄双全,郭友好. 2000. 传粉生物学的研究进展[J]. 科学通报, 45(3):225-237
- Arda H, Meric C, Unal S. 2006. In vitro pollen germination in *Hypericum perforatum* L. and *Hypericum rumeliacum* Boiss [J]. *Acta Biol Hung*, 57(1):97-103
- Berry PE. 2001. Pollination Ecology and Evolution in *Compositae* (Asteraceae)[J]. *Syst Bot*, 26(2):443-443
- Barrett SCH. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants[J]. *Trends Plant Sci*, 3(9):335-341
- Barrett SCH. 2002. Sexual interference of the floral kind[J]. *Hereditas*, 88(2):154-159
- Cruden RW. 1997. Pollen-ovule ratios; a conservative indicator of breeding systems in flowering plants[J]. *Evolution*, 31:32-46
- Dafni A. 1992. Pollination ecology; a practical approach[M]. New York: Oxford Univ Press; 1-57
- Fox LR, Ribeiro SP, Brown VK, et al. 1999. Direct and indirect effects of climate change on St John's wort, *Hypericum perforatum* (Hypericaceae)[J]. *Oecologia*, 120:113-122
- Hammera KDP, Yum MY, Dixon PM, et al. 2010. Identification of JAK-STAT pathways as important for the anti-inflammatory activity of a *Hypericum perforatum* fraction and bioactive constituents in RAW 264.7 mouse macrophages[J]. *Phytochemistry*, 71(7):716-725
- He JM(贺军民), Li RF(李发荣), She XP(余小平), et al. 2002. Effects of light, gibberellin and ethephon on germination of seed of *Hypericum perforatum* (光、赤霉素和乙烯利对贯叶连翘种子萌发的影响)[J]. *Chin Trad Herb Drug* (中草药), 33(9):840-843
- Howard C, Bremner PD, Fowler MR, et al. 2009. Molecular Identification of *Hypericum perforatum* by PCR Amplification of the ITS and 5.8S rDNA Region[J]. *Plant Med*, 75(8):864-869
- Huang SQ, Song N, Wang Q, et al. 2000. Sex expression and the evolutionary advantages of male flowers in an andromonoecious species, *Sagittaria guyanensis* subsp. *lappula* (Alismataceae) [J]. *Acta Bot Sin*, 42(11):1108-1114
- Larson BMH, Barrett SCH. 1999. The ecology of pollen limitation in buzz-pollinated *Rhexia virginica* (Melastomataceae) [J]. *J Ecol*, 87(3):371-381
- Liang XY(梁小燕). 1998. Research advances in *Hypericum* (金丝桃属植物的研究进展)[J]. *Guihaia* (广西植物), 18(3):256-262
- Linde K, Berner M, Egger M, et al. 2005. St John's wort for depression; Meta-analysis of randomised controlled trials[J]. *Br Med J*, 186:99-107
- Lu HF, Shen ZG, Li JY, et al. 2001. The patterns of secretory structure and their relation to hypericin content in *Hypericum* [J]. *Acta Bot Sin*, 43:1085-1088
- Meruelo D, Lavie G, Lavie D. 1988. Therapeutic agents with dramatic antiretroviral activity and little toxicity at effective doses; aromatic polycyclic diones hypericin and pseudohypericin[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 85:5230-5234
- Paschke M, Bernasconi G, Schmid B. 2005. Effects of inbreeding and pollen donor provenance and diversity on offspring performance under environmental stress in the rare plant *Cochlearia bavarica* [J]. *Basic Appl Ecol*, 6(4):325-338
- Petersen C, Brown JH, Kodric-Brown A. 1982. An experimental study of floral display and fruit set in *Chilopsis linearis* (Bignoniaceae)[J]. *Oecologia*, 55(1):7-11
- Pérez-García F, Huertas M, Mora E, et al. 2006. *Hypericum perforatum* seed germination; Interpopulation variation and effect of light, temperature, presowing treatments and seed desiccation[J]. *Gen Res Crop Evol*, 53:1187-1198
- Renner SS. 2001. How common is heterodichogamy[J]. *Trends Ecol Evol*, 16(11):565-597
- Sirvent TM, Gibson DM. 2002. Induction of hypericins and hyperforin in *Hypericum perforatum* in response to biotic and chemical elicitors[J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 60:311-320
- Sirvent TM, Krasnoff SB, Gibson DM. 2003. Induction of *Hypericins* and *Hyperforins* in *Hypericum perforatum* in response to damage by herbivores[J]. *J Chem Ecol*, 29(12):2667-2681
- Song ZP(宋志平), Guo YH(郭友好), Huang SQ(黄双全). 2000. Studies on the breeding system of *Limncharis flava* (Butomaceae) (黄花蔺的繁育系统研究)[J]. *Acta Phytot Sin* (植物分类学报), 38(1):53-59
- Traynor NJ, Beattie PE, Ibbotson SH, et al. 2005. Photogenotoxicity of hypericin in HaCaT keratinocytes: Implications for St. John's Wort supplements and high dose UVA-1 therapy[J]. *Toxicol Lett*, 158(3):220-224
- Trofimiuk E, Walesiuk A, Braszko JJ. 2005. St John's wort (*Hypericum perforatum*) diminishes cognitive impairment caused by the chronic restraint stress in rats[J]. *Pharm Res*, 51(3):239-246
- Wyatt R. 1983. Pollinator-plant Interactions and the Evolution of Breeding Systems[M]//Real Led. Pollination Biology. Orlando: Academy Press; 51-95
- Yang LP(杨利平), Sun XY(孙晓玉). 2005. Characteristics of Reproduction and Breeding of *Lilium pumilum* (细叶百合的生殖特性和繁育规律研究)[J]. *Acta Horti Sin* (园艺学报), 32(5):918-921
- Zhang RB(张仁波), Dou QL(窦全丽), He P(何平), et al. 2006. Study on the breeding system of the endangered plant *Euonymus chloranthoides* Yang (濒危植物缙云卫矛繁育系统研究)[J]. *Guihaia* (广西植物), 26(3):308-312
- Zhang WB(张文标), Jin ZX(金则新). 2009. Floral syndrome and breeding system of endangered plant *Sinocalycanthus chinensis* (濒危植物夏蜡梅花部综合特征与繁育系统)[J]. *J Zhejiang Univ: Sci Edit* (浙江大学学报·理学版), 36(2):204-210