

翠雀属植物的生物学特性与系统分类研究进展

樊露泽¹, 郭李智², 吕 婷^{1*}

¹青海大学农牧学院, 青海 西宁

²青海省药品检验检测院, 青海 西宁

收稿日期: 2025年3月7日; 录用日期: 2025年4月30日; 发布日期: 2025年5月14日

摘 要

翠雀属植物主要为多年生草本植物, 因富含二萜生物碱类化合物而具有显著的药用价值, 同时在园艺造景和插花艺术中也具有重要的应用价值。本文系统梳理了翠雀属植物系统分类的研究历程, 全面总结了该属植物在资源分布、形态特征、遗传特性、生理特征及分子生物学等领域的研究进展, 并对未来研究方向进行展望, 以期为深入揭示该属植物的适应机制及其遗传资源的开发利用提供借鉴。

关键词

翠雀属, 系统分类, 资源分布, 生物学特征

Research Advances in the Biological Characteristics and Systematic Classification of *Delphinium*

Luze Fan¹, Lizhi Guo², Ting Lv^{1*}

¹College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining Qinghai

²Qinghai Provincial Drug Inspection and Testing Institute, Xining Qinghai

Received: Mar. 7th, 2025; accepted: Apr. 30th, 2025; published: May 14th, 2025

Abstract

Delphinium primarily consists of perennial herbaceous plants that are renowned for their significant medicinal value, which is attributed to their rich content of diterpenoid alkaloids. Additionally, they have significant application value in horticultural landscaping and floral art. Therefore, this paper

*通讯作者。

文章引用: 樊露泽, 郭李智, 吕婷. 翠雀属植物的生物学特性与系统分类研究进展[J]. 植物学研究, 2025, 14(3): 103-110. DOI: 10.12677/br.2025.143013

systematically reviews the historical research on the taxonomic classification of *Delphinium*, comprehensively summarizes the research progress in areas such as resource distribution, morphological characteristics, genetic traits, physiological features and molecular biology, and makes a prospect for the future research direction. The aim is to offer insights for further elucidating the adaptive mechanisms of these plants and the development and utilization of their genetic resources.

Keywords

Delphinium, Systematic Classification, Resource Distribution, Biological Characteristics

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

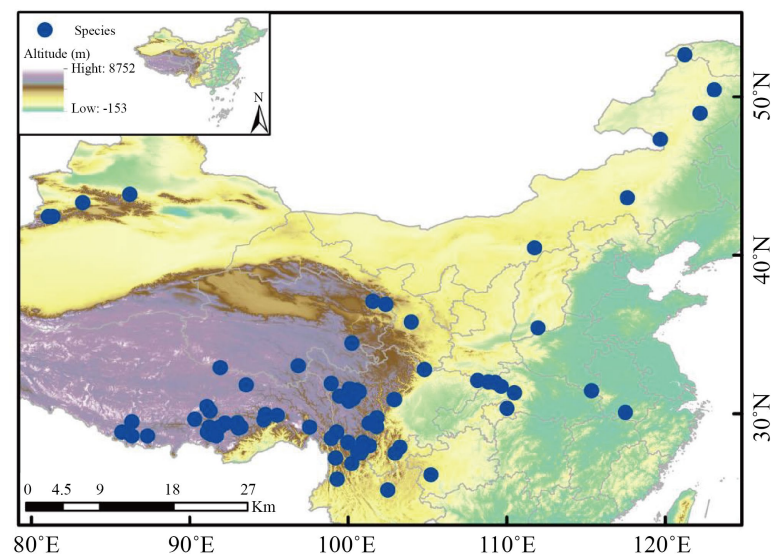
翠雀属(*Delphinium* L.)主要为多年生草本植物,少数种类为一年生或二年生[1]。在全球范围内,该属约有 365 种植物,它们主要分布于北温带地区[2]。在我国,翠雀属的植物资源相当丰富,共计约有 232 种,其中大约有 200 种是中国特有的。作为一个物种丰富的植物属,翠雀属主要分布于我国大陆的 27 个省(区),而在台湾和海南省尚未发现其分布。该属植物中的部分种类,其全草和根部具有显著的药用价值,被广泛用于治疗多种症状,包括止痛、祛风湿、跌打损伤、活血、流感、喘咳和定惊等。同时,该属植物也可外用,具有杀虫、灭虱以及治疗皮肤病和疮疡等功效[3]。此外,翠雀属植物因其花型美丽且独特,常被应用于园艺布置和插花艺术中,具有较高的观赏价值。如:烟台翠雀花(*Delphinium chefoense* Franch.)是一种珍贵的蓝色花卉资源,因其花期相对较长、花序分布密集和花型独具特色,以及较强的自我繁衍能力和较好的环境适应性,因而在园林景观中的应用前景十分广阔[4]。尽管学界已对翠雀属植物的系统分类和生物学特征开展了系列研究,但受限于研究方法的局限性和样本覆盖范围的不足,相关结论仍需进一步验证和完善。此外,部分翠雀属物种因生境破坏和过度采集,面临濒危的风险,亟需加强保护和可持续利用。因此,本文从生物学特性的多维视角,系统综述了翠雀属植物在资源分布、系统分类、形态特征、遗传特性、生理特征及分子生物学等领域的研究进展,以期为深入解析该属植物的适应机制及其遗传资源的开发利用提供理论依据和研究思路。

2. 翠雀属植物的资源分布情况

本文翠雀属植物资源分布数据主要来源于中国数字植物标本馆(CVH, <http://www.cvh.ac.cn/>)和国家标本资源共享平台(<http://www.nsii.org.cn>),共获得 81 个分布点。由图 1 可以看出,我国翠雀属的分布中心主要位于四川西部的横断山区和云贵高原北部,并逐渐向西扩展至西藏南部及喜马拉雅山区,这些地区特殊的地理条件为翠雀属的演化提供了良好的生存环境。其中,在我国西南地区,现已知共有约 167 种;中部地区分布相对稀少,约 21 种,而在东南部地区比较罕见,仅有还亮草一种。由此可见,该属植物在不同区域的分布具有不均衡性。此外,随着翠雀属植物分布区域的不同,其在花萼、退化雄蕊和种子等形态演化方面也呈现出完整的系列变迁[3]。

3. 翠雀属植物的资源分布情况

植物分类学作为一门专注于研究植物多样性及其相互关系的科学,其目的是通过分析植物的形态特征、生殖方式和遗传关系等多种属性,建立一个科学合理的分类体系,并深入探讨植物的起源、演化历



图片来源：审图号为 GS(2019)1822 的地图。

Figure 1. Geographic distribution map of 81 species in the *Delphinium*
图 1. 翠雀属 81 个物种的地理分布图

程和亲缘关系，从而为植物的保护、合理利用和相关研究提供坚实的理论基础。翠雀属的分类经历了多个关键的历史阶段，生动展示了植物分类学的发展脉络。中国的著名植物分类学家王文采于 2019 年对中国毛茛科中的翠雀属进行了系统的修订，并提供了该属分类学研究的简要历史回顾[3]。追溯至 1818 年，瑞士植物学家 Candolle 对翠雀属做出了广义的定义，并首次将其细分为四个组，奠定了后续分类研究的基础。至 1839 年，法国植物学家 Spach 对该属的分类进行了更为细致的划分，将其细分为五个属。随着研究的深入发展，1891 年，德国植物学家 Prantl 首次提出了“退化雄蕊”这一概念，用以描述侧萼片与雄蕊之间具有爪而无蜜腺的结构，这一理论显著提升了我们对该属形态特征的理解。随后，俄国植物学家 Malyutin 对该属的 365 种植物进行了进一步的分类，提出将其划分为 4 个亚属和 10 个组。此外，1868 年，Hance 首次描述了我国的翠雀属植物还亮草(*Delphinium anthriscifolium* Hance)，这一发现标志着我国对翠雀属植物研究的起步，开启了对该属植物深入探索的全新篇章。从 1882 年至 1922 年间，诸如粗距翠雀花(*Delphinium pachycentrum* Hemsl.)、唐古特翠雀花(*Delphinium tanguticum* (Maxim.) Huth)、黑水翠雀花(*Delphinium potaninii* Huth)、秦岭翠雀花(*Delphinium giraldii* Diels)、短距翠雀花(*Delphinium forrestii* Diels)、拟螺距翠雀花(*Delphinium bulleyanum* Forrest ex Diels)、毛梗翠雀花(*Delphinium eriostylum* H. Lév.)、长距翠雀花(*Delphinium tenii* H. Lév.)、宽距翠雀花(*Delphinium beesianum* W. W. Sm.)和察瓦龙翠雀花(*Delphinium chrysotrichum* Finet et Gagn. var. *tsarongense* (Hand.-Mazz.) W. T. Wang)等新种相继被记录，尤其是对短距翠雀花的研究，确认其退化雄蕊呈无毛特性，并进一步证实了该种为翠雀属的原始种。自 1935 年以来，中国学者开始对翠雀属植物展开了全面的探索与研究。其中，关克俭教授首次对我国 79 个翠雀属植物进行了系统报道，并编制了该属 44 个物种的检索表，为后续研究提供了重要的基础资料。在此基础上，陈封怀教授对翠雀属的分类进行了详细整理，他列出了 26 个种和 5 个变种，其中包括 7 个新种，进一步丰富了该属植物的知识体系。尤为引人瞩目的是，王文采院士于 1962 年对我国翠雀属植物进行了第一次系统修订，将 104 个物种分类为 2 个亚属和 5 个组别；1979 年，对《中国植物志》进行了第二次修订，确定了物种总数为 113 种，并新增了一个亚属；2001 年，随着与 Warnock 博士的合作，《Flora of China》完成了第三次修订，涵盖了 173 种植物，并将其划分为 5 个组别，使翠雀属植物的分类更加清晰。

截至目前, 翠雀属包括 2 个亚属和 5 个组, 其中翠雀亚属(Subgen. *Delphinastrum*)涵盖短距翠雀组(Sect. *Aconitoides*)、密花翠雀组(Sect. *Elatopsis*)、翠雀组(Sect. *Delphinastrum*)和三出翠雀组(Sect. *Oligophyllon*), 而还亮草亚属(Subgen. *Delphinium*)仅包含还亮草组(Sect. *Anthriscifolium*)。

综上所述, 翠雀属的分类历程不仅体现了植物分类学的演变, 从早期的广义定义到细化分类、提出新概念, 最终到中国特有种的发现, 这一系列的发展为深入研究翠雀属植物奠定了坚实的基础。

4. 翠雀属植物的生物学特性研究现状

4.1. 形态特征

形态特征作为系统分类学的重要依据, 能够通过系统比较物种的外部形态、内部结构等特征, 将其准确归类至相应的分类单元中。同时, 这些特征也为物种的精准鉴定提供了关键依据, 并有助于推断物种间的进化关系及其共同祖先, 从而揭示生物多样性的演化历程。目前, 诸多学者从根、茎、叶、花、果实、种子和花粉 7 个层面对翠雀属植物的形态结构进行了深入研究, 不仅为植物的分类提供依据, 同时也探讨了植物的系统进化。从根的形态结构来看, 翠雀属植物根的横切面包括周皮、内皮、基本组织、髓射线、毛状体以及维管束等结构[5]。值得注意的是, 该属植物根皮层不发达, 且无明显的胞间隙, 这一特征表现出较高的稳定性[6]。同时, 以黑水翠雀花(*Delphinium suave* Huth)为例, 翠雀属植物茎的横切面由角质层、表皮、髓细胞、维管束等结构组成, 表面由被毛覆盖; 叶呈三裂状, 网状叶脉, 上下表面均被毛覆盖, 具有角质层[5]。此外, 王立军等[7]对大花翠雀(*Delphinium grandiflorum* L.)幼苗初生维管系统进行研究, 发现其子叶节区下部存在着外始式二原型十字形单中柱。

从花的形态结构来看, 野生型翠雀属植物具有典型的螺旋排列特征, 花器官数量相对恒定。然而, 变异品种的花器官数量显著增加, 呈现出更加多样化的形态特征, 如花被的形态、花的对称性以及花瓣和雄蕊的镶嵌结构等[8]。此外, 研究者们在对翠雀属植物的花形态结构进行研究时, 发现该属背侧萼片和花瓣在系统分类学上具有重要的鉴定价值[9]。同时, 带刺的背侧萼片包围着一对花蜜刺, 这些花序由水平排列的两个背侧花瓣构成[10]。值得一提的是, 翠雀属植物的花粉结构在不同物种之间并未表现出明显的差异, 其外部形态主要呈现出圆球形、近长球形、长球形和超长球形等多样性[11]。这种外部形态的差异主要与其生境的适应性密切相关。除此之外, 翠雀属植物的种子和果实的微观形态特征常用于不同物种的鉴定。譬如, Hadidchi 等[12]对伊朗部分翠雀属植物的种子和果实形态特征进行聚类分析, 结果将其分为三个分支。第一个分支的种子呈黑色, 果实具有腺毛和卷曲毛; 第二个分支的种子呈棕色, 果实具有腺毛和绒毛; 第三个分支的种子颜色多样, 果实毛形态各异。

4.2. 遗传特征

翠雀属植物的染色体多为二倍体, 其常见的核型公式为 $2n = 2m + 6sm + 8st$ [13]-[15], 如: 囊谦翠雀花(*Delphinium nangchienense* W. T. Wang)、单花翠雀花(*Delphinium candelabrum* Ostf. var. *monanthum* (Hand.-Mazz.) W. T. Wang)、展毛翠雀花(*Delphinium kamaoense* Huth var. *glabrescens* (W. T. Wang) W. T. Wang)、蓝翠雀花(*Delphinium caeruleum* Jacquem. ex Cambess.)和多枝翠雀花(*Delphinium maximowiczii* Franch.)等。然而, 该属植物的核型公式也存在一些特殊形式, 如: 大通翠雀花(*Delphinium pylzowii* Maxim.)和毛翠雀花(*Delphinium trichophorum* Franch.)的核型为 $2n = 16 = 2m + 4sm + 10st$, 白蓝翠雀花(*Delphinium albocoeruleum* Maxim.)的核型为 $2n = 16 = 2m + 4sm (2SAT) + 10st$, 而唐古拉翠雀花(*Delphinium tangkulaense* W. T. Wang)的核型则为 $2n = 16 = 2m (2SAT) + 6sm + 8st$ [14]。此外, 翠雀属植物的染色体也存在四倍体的情况。如: 还亮草(*D. anthriscifolium*), 染色体数目为 $2n = 32$ [13]。目前, 关于翠雀属的核型不对称性

被推断主要与花的两侧对称相关，这一结论也为探索植物核型演化机制提供了新的方向。

4.3. 生理特征

4.3.1. 发育生理特征

植物的生长发育是光合作用、激素调控和气候环境协同作用的结果，这一过程不仅实现了生物量的有效积累，也确保了遗传信息的稳定传递。其中，乙烯是一种重要的植物生长激素，对多种植物的生长发育过程产生深远影响。在翠雀属植物中，乙烯尤其在萼片脱落的过程中扮演了关键角色。近年来，Okamoto 等[16]探讨了翠雀属植物乙烯与萼片脱落间的分子机制，发现 *DgACS3* 和 *DgACO1* 等基因在雌蕊乙烯的产生过程中起到了重要作用，而花托对乙烯生成的响应强于雌蕊。在授粉后，仅花托中的相关基因 *ACS* 和 *ACO* 表达水平显著增加，推断花托是调控乙烯合成的关键器官，基于此提出了萼片脱落模型[16]。此外，气候条件对翠雀属植物的生长发育也产生了一定影响。譬如，提早融雪会使翠雀属的果期延长，但保温处理会增加单株花数，却减少了种子总数[17]。周丽等[18]利用不同土壤基质对云南翠雀花(*Delphinium yunnanense* Franch)进行栽培实验，结果发现以泥炭土与珍珠岩(1:1)的混合基质栽培的单株根重最高，这表明疏松透气的土壤基质在提高翠雀花产量方面具有更为显著的效果。

此外，种子成熟度在种子发育过程中具有显著影响。已有研究报道，云南翠雀花(*D. yunnanense*)成熟种子的萌发率高达 99.17%，而半成熟种子的萌发率为 72.50% [18]。进一步研究发现，成熟种子的萌发规律呈现正弦分布特点，而半成熟种子的萌发过程较为波动且启动时间明显滞后。此外，种子贮藏期延长也会使种子的发芽启动时间延迟，同时降低发芽率和其他关键生长指标。因此，为了确保种子的发芽效果，建议在种子采收后及时播种，或选择在次年三月份进行播种，以最大限度地提高种子的萌发率和生长潜力[18]。

4.3.2. 繁殖生理特征

翠雀属植物中的“退化雄蕊”在植物繁殖中发挥着重要作用，能够有效地保护花内的生殖器官免受气候条件的影响，这体现了该属植物对高原环境的适应能力[19]。当退化雄蕊被去除后，花内的稳定环境便遭到破坏，进而导致坐果率和结籽率的显著下降。此外，不同翠雀属物种在繁殖特性上与海拔之间的相关性存在差异。譬如，粗距翠雀花(*D. pachycentrum*)的根生物量投入以及繁殖部分的投入并不随海拔的变化而改变，而大通翠雀花(*D. pylzowii*)的繁殖投入则随着海拔的升高而增加[18][20]。这一现象表明，不同物种在适应高海拔环境时可能采取了不同的策略，导致其繁殖特性的多样性。同时，自然界中的生物行为对翠雀属植物的繁殖也产生了一定的影响，如抢蜜昆虫的活动[21]。然而，关于退化雄蕊、抢蜜昆虫与传粉者三者之间的相互作用机制仍需进一步的研究和探讨，以便更全面地揭示影响翠雀属植物繁殖的因素和途径。

4.3.3. 抗性生理特征

抗性生理研究在农业、林业和生态修复等领域的应用日益受到重视。它不仅为培育抗逆性品种提供了强有力的科学依据，还能够有效提高作物的生产力和生态系统的稳定性。目前，已有学者针对全球变化所引发的翠雀属植物氮含量上升和干旱频发现象开展了相关研究。研究发现，光序翠雀花(*Delphinium kamaonense* Huth)在氮富集的环境中，其氮再吸收效率未明显降低，而磷再吸收效率呈现上升趋势；同时干旱会降低该物种氮再吸收效率，但不显著[22]。随后，李博[23]对大花飞燕草(*D. grandiflorum*)种子及幼苗进行 PEG 模拟干旱胁迫研究，发现随着干旱胁迫的增强，幼苗的相对电导率与丙二醛含量呈现上升趋势，脯氨酸含量先保持稳定后上升再下降，可溶性蛋白含量呈现降低趋势，过氧化物酶与超氧化物歧化酶的活性先升后降。此外，适宜的盐碱浓度对大花飞燕草(*D. grandiflorum*)种子萌发具有显著的促进作用。

据报道,低浓度的盐处理有助于调节细胞膜的渗透性或刺激呼吸酶的活性,进而促进种子萌发,而高浓度的盐处理则对其产生抑制作用[24]。总之,抗性生理研究还有助于应对日益严峻的气候变化和生态环境退化问题,为农业实践和生态保护提供新颖的思路。

4.4. 分子生物学特征

近年来,随着分子生物学领域的迅速发展,DNA 分子标记技术已被广泛应用于翠雀属植物的相关研究。譬如,Zhang 等[25]利用叶绿体片段探讨了船苞翠雀花(*Delphinium naviculare* W. T. Wang)的遗传多样性、遗传结构和群体历史动态,发现该物种的种群遗传分化始于更新世早期,并在更新世中期加剧。Duan 等[26]基于基因组测序技术揭示了翠雀(*D. grandiflorum*)与露蕊乌头(*Gymnaconitum gymnandrum* (Maxim.) Wei Wang & Z. D. Chen)之间的亲缘关系,为后续探讨翠雀属在毛茛科系统进化中的地位提供了关键的分子证据。同时,Miyagawa 等[27]采用分子克隆等相关技术,明确了 DFR 基因表达水平与花色强度之间的相关性,为揭示翠雀属花色调控的分子机制提供了关键的酶学证据及核心调控因子信息。此外,诸多学者还利用酶活性测定技术、转基因植株分析和亚细胞定位等技术对翠雀属植物进行深入的研究,极大地推动了翠雀属植物相关领域的后续研究[28]-[30]。截至目前,表观遗传学的研究逐渐揭示了 DNA 甲基化和组蛋白修饰在植物抗性中的重要作用。通过这些机制的深入探讨,我们能够更好地理解环境因子如何影响基因表达,从而影响植物的抗逆性表现。因此,未来的研究方向将更加注重多组学联合分析,通过整合基因组学、转录组学、蛋白质组学等多方面的数据,力求全面解析抗性生理的分子机制,由此揭示复杂的生物学现象,进而推动植物抗性的改良与提升。

5. 未来展望

综上所述,以往对翠雀属植物的研究已取得了诸多成果,涵盖了系统分类、资源分布、形态特征、细胞特性、生理特征以及分子生物学等多个方面,尤其是在抗逆性和利用分子技术的研究中积累了大量成果。然而,现有研究仍存在一些不足之处,亟待进一步探讨。比如:在分类学上,虽然已经经历了多次修订,但部分物种的界限仍然存在争议,尤其是形态相似的物种和过渡类型,其分类标准需要进一步精确和细化。在微观层面上,尽管已经明确了某些物种花发育的关键基因,但基因互作机制等方面的研究仍然较为浅显。同时,关于翠雀属植物的演化机制也尚未明晰,缺乏必要的动态证据支持,这影响了对该属物种演化历史的全面理解。此外,关于种群特征和解剖学特征的研究往往局限于特定区域,缺乏对翠雀属植物系统性的综合分析。鉴于此,后续亟需从多个层面对翠雀属植物的分类地位、基因互作机制和演化历史等进行深入探讨,有助于揭示翠雀属植物的形成机制,为其物种鉴定、新种培育和合理利用等提供重要的遗传信息。此外,该属植物具有重要的药用价值,未来应更进一步地探讨翠雀属植物的化学成分和药理药效之间的相互关系,挖掘其相关功能基因,明确其作用机理,使其得到更好的应用。

基金项目

青海大学 2023 年青年科研基金(2023-QNY-10);青海省科技计划项目(2024-ZJ-993)。

参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第 27 卷[M]. 北京: 科学出版社, 1993: 354.
- [2] Maljutin, N.I. (1987) The System of the Genus *Delphinium* (Ranunculaceae) Based on the Morphological Features of Seeds. *Botanicheskii Zhurnal*, **72**, 683-693.
- [3] 王文采. 中国翠雀花属修订(一) [J]. 广西植物, 2019, 39(11): 1425-1469.
- [4] 李媛, 刘庆华, 王奎玲, 李伟. 烟台翠雀开花特性研究[C]//2016 年中国观赏园艺学术研讨会. 北京: 中国林业出

- 版社, 2016: 443-447.
- [5] Ahmad, I. and Dastagir, G. (2023) Micromorphological and Phytochemical Profiling of *Delphinium suave* Huth. from Hindukush Range, Lower Dir Khyber Pakhtunkhwa Pakistan. *Microscopy Research and Technique*, **87**, 446-469. <https://doi.org/10.1002/jemt.24445>
 - [6] 程薪宇. 中国毛茛科植物形态结构的系统学价值[D]: [博士学位论文]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2015: 27-33.
 - [7] 王立军, 谷安根. 大花翠雀幼苗初生维管系统的解剖学研究[J]. 植物研究, 1994, 14(1): 76-80+110.
 - [8] Espinosa, F., Damerval, C., Le Guilloux, M., Derooin, T., Wang, W., Pinedo-Castro, M., *et al.* (2020) Homeosis and Delayed Floral Meristem Termination Could Account for Abnormal Flowers in Cultivars of *Delphinium* and *Aquilegia* (Ranunculaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **195**, 485-500. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa063>
 - [9] Chen, Y., Jabbour, F., Novikov, A., Wang, W. and Gerber, S. (2018) A Study of Floral Shape Variation in Delphinieae (Ranunculaceae) Using Geometric Morphometrics on Herbarium Specimens. *Botany Letters*, **165**, 368-376. <https://doi.org/10.1080/23818107.2018.1427145>
 - [10] Chartier, M., Dressler, S., Schönenberger, J., Mora, A.R., Sarthou, C., Wang, W., *et al.* (2016) The Evolution of Afro-Montane *Delphinium* (Ranunculaceae): Morphospecies, Phylogenetics and Biogeography. *TAXON*, **65**, 1313-1327. <https://doi.org/10.12705/656.6>
 - [11] 杨永红, 赵汝能. 翠雀属花粉的扫描电镜观察[J]. 云南农业大学学报, 1995, 10(4): 263-267.
 - [12] Hadidchi, A., Attar, F. and Ullah, F. (2019) Using Microscopic Techniques for Taxonomic Implications of Seed and Fruits of *Delphinium* L. (Sensu Lato) (Ranunculaceae). *Microscopy Research and Technique*, **83**, 99-117. <https://doi.org/10.1002/jemt.23393>
 - [13] Luo, X., Nie, T., Liu, H., Ding, X., Huang, Y., Guo, C., *et al.* (2023) Karyotype and Genome Size Variation in *Delphinium* Subg. *Anthriscifolium* (Ranunculaceae). *PhytoKeys*, **234**, 145-165. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.234.108841>
 - [14] 刘建全, 何廷农. 青海南部七种翠雀属植物的核型[J]. 植物分类与资源学报, 1999, 21(4): 471-476.
 - [15] 杨亲二. 国产十五种翠雀族植物的核型研究[J]. 植物分类学报, 1996, 34(1): 39-47.
 - [16] Okamoto, M., Niki, T., Azuma, M., Shibuya, K. and Ichimura, K. (2022) Expression of Ethylene Biosynthesis Genes in the Gynoecium and Receptacle Associated with Sepal Abscission during Senescence in *Delphinium grandiflorum*. *Plant Growth Regulation*, **97**, 593-609. <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00822-z>
 - [17] Jerome, D.K., Petry, W.K., Mooney, K.A. and Iler, A.M. (2021) Snow Melt Timing Acts Independently and in Conjunction with Temperature Accumulation to Drive Subalpine Plant Phenology. *Global Change Biology*, **27**, 5054-5069. <https://doi.org/10.1111/gcb.15803>
 - [18] 周丽, 隆林, 王苑, 龙林梅, 等. 云南翠雀花繁育生物学特性研究[J]. 兴义民族师范学院学报, 2021(1): 119-124.
 - [19] 钟玉琴, 敏文睿, 赵祥, 等. 蓝翠雀花退化雄蕊的功能及其适应意义[J]. 植物科学学报, 2022, 40(6): 744-750.
 - [20] 樊宝丽, 孟金柳, 赵志刚, 等. 海拔对青藏高原东部毛茛科植物繁殖特征和资源分配的影响[J]. 西北植物学报, 2008, 28(4): 4805-4811.
 - [21] Hou, Q., Wang, T., Yang, G., Shao, W., Min, W. and Zhong, Y. (2022) A Decrease in the Staminode-Mediated Visitor Screening Mechanism in Response to Nectar Robbers Positively Affects Reproduction in *Delphinium caeruleum* Jacq. ex Camb. (Ranunculaceae). *Biology*, **11**, Article No. 1203. <https://doi.org/10.3390/biology11081203>
 - [22] Zhao, Q., Guo, J., Shu, M., Wang, P. and Hu, S. (2020) Impacts of Drought and Nitrogen Enrichment on Leaf Nutrient Resorption and Root Nutrient Allocation in Four Tibetan Plant Species. *Science of the Total Environment*, **723**, Article ID: 138106. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138106>
 - [23] 李博. 水分胁迫对大花飞燕草种子萌发及幼苗生理特性的影响[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011: 32-40.
 - [24] 张彦妮, 李博, 何淼. 盐胁迫对大花飞燕草种子萌发的影响[J]. 草业科学, 2012, 29(8): 1235-1239.
 - [25] Zhang, H. and Zhang, M. (2012) Genetic Structure of the *Delphinium* Naviculare Species Group Tracks Pleistocene Climatic Oscillations in the Tianshan Mountains, Arid Central Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **353**, 93-103. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.07.013>
 - [26] Duan, H., Lu, Y., Duan, X., Zhou, X., Wang, C., Tian, F., *et al.* (2019) Characterization of the Complete Chloroplast Genome of *Delphinium grandiflorum* L. *Mitochondrial DNA Part B*, **5**, 35-36. <https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1692707>
 - [27] Miyahara, T., Hamada, A., Okamoto, M., Hirose, Y., Sakaguchi, K., Hatano, S., *et al.* (2016) Identification of Flavonoid 3'-Hydroxylase in the Yellow Flower of *Delphinium* Zalil. *Journal of Plant Physiology*, **202**, 92-96. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.07.013>

-
- [28] Ishii, I., Sakaguchi, K., Fujita, K., Ozeki, Y. and Miyahara, T. (2017) A Double Knockout Mutant of Acyl-Glucose-Dependent Anthocyanin Glucosyltransferase Genes in *Delphinium Grandiflorum*. *Journal of Plant Physiology*, **216**, 74-78. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.05.009>
- [29] Sarvas, C., Puttick, D., Forseille, L., Cram, D. and Smith, M.A. (2021) Ectopic Expression of cDNAs from Larkspur (*Consolida ajacis*) for Increased Synthesis of Gondoic Acid (Cis-11 Eicosenoic Acid) and Its Positional Redistribution in Seed Triacylglycerol of Camelina Sativa. *Planta*, **254**, Article No. 32. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03682-5>
- [30] Matsuba, Y., Sasaki, N., Tera, M., Okamura, M., Abe, Y., Okamoto, E., *et al.* (2010) A Novel Glucosylation Reaction on Anthocyanins Catalyzed by Acyl-Glucose-Dependent Glucosyltransferase in the Petals of Carnation and Delphinium. *The Plant Cell*, **22**, 3374-3389. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.077487>