

DOI:CNKI:61-1390/S.20110810.1101.024

网络出版时间:2011-08-10 11:01:00

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20110810.1101.024.html>

濒危植物繁育系统研究进展

王 洁, 杨志玲, 杨 旭

(中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

[摘 要] 基于国内外学者对濒危植物繁育系统的相关研究成果,从开花生物学和生殖构件特征 2 个方面,综合分析了目前关于濒危植物繁育系统的研究进展及发展趋势。

[关键词] 濒危植物;繁育系统;开花生物学;生殖构件

[中图分类号] Q944

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2011)09-0207-07

Advances in the studies of endangered plants' breeding system

WANG Jie, YANG Zhi-ling, YANG Xu

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang, Zhejiang 311400, China)

Abstract: Based on relevant study on breeding system of many endangered plants by scholars both at home and abroad, this paper analysed comprehensively the recent advances and some future development trends of endangered plant breeding system from two aspects: the flowering biology and the characteristics of reproductive modules.

Key words: endangered plant; breeding system; flowering biology; reproductive modules

繁育系统通常指代表直接影响后代遗传组成的所有有性特征^[1],主要包括花部综合特征、花各性器官的寿命、花开放式样、自交亲和程度和交配系统,它们与传粉者和传粉行为共同构成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。繁育系统中诸如花的开放式样、花的形态特征及花各性器官的寿命等因素,对植物的交配系统有重要影响^[2]。

繁育系统对植物的进化路线和表征变异有较大影响,是种群有性生殖的纽带,已成为当今进化生物学研究中最活跃领域之一^[3]。濒危植物繁育系统的生殖力、存活力、适应力低下等内在因素是植物走向濒危的根本原因,在相同的外界生境条件下,普通植物(如广布种)尚能正常生长发育,而濒危植物则不能,关键是其内在属性所致^[4]。

植物繁育系统的研究在国内外始终受到重视,研究的种类不断扩大^[3]。近几年,许多学者将濒危植物的繁育系统与传粉生物学相结合,开展了相关的工作。为此,笔者对濒危植物繁育系统的研究进展进行了综述,以期对濒危植物的保护和管理提供科学依据。

1 濒危植物的开花生物学

1.1 花粉活力与柱头可授性

花粉活力和柱头可授性因植物而异,花粉与柱头同时处于高度活力状态,有利于植物顺利完成授粉、识别、受精过程。宋玉霞等^[5]对濒危植物肉苁蓉(*Cistanche deserticola*)的花粉活力、柱头可授性进行了研究,结果显示,花粉和柱头同时处于较高活力状态的时间大约是 18 h,并且花粉活力和柱头可授

* [收稿日期] 2011-03-14

[基金项目] 浙江省自然科学基金重点项目(Z3100041);国家科技部公益性林业专项(200704022)

[作者简介] 王 洁(1986—),女,山东淄博人,在读硕士,主要从事药用植物濒危机制研究。E-mail:wo153215@126.com

[通信作者] 杨志玲(1969—),女,湖南祁阳人,副研究员,博士,硕士生导师,主要从事药用植物选育及其生理基础研究。

E-mail:zlyang0002@126.com

性受外界环境如温度、湿度的影响较大;肉苁蓉花粉、柱头共同保持较高活力的时间短,使其授粉受影响,导致结实率不高,这可能是其濒危的原因之一。顾垒等^[6]用 MTT 法检测四药门花(*Loropetalum subcordatum*)的花粉活力和柱头可授性,发现花粉在花药刚开裂时就有活力,花粉活力可以持续 26 h 左右,柱头从花瓣展开直至花瓣脱落均有可授性,因此花粉活力和柱头可授性不是导致其结实率低的因素。花粉活力受地域影响很大,钟国成等^[7]对不同省份的丹参(*Salvia miltiorrhiza*)进行花粉活力和柱头可授性测定,结果发现,河南丹参花粉的平均活力最高,云南丹参花粉的平均活力最低,不同地域对柱头可授性的影响不显著,因此限制其产量的主要因素是地域环境对花粉活力的影响。

此外,花粉量少是某些植物濒危的原因之一。Sawyer^[8]对“花粉限制是 *Trillium recurvatum* 濒危的主要因素”进行验证,发现在相同条件下,与自然授粉的植株相比,人工授粉的植株结实率和种子数量明显升高,证明花粉量少确实对植物濒危有影响。云南蓝果树(*Nyssa Yunnanensis*)是一种极度濒危的雄全异株植物,有的个体只开雄花,有的植株开两性花,对两性花的花粉进行检测发现,花粉没有萌发孔,不具有活力,自花授粉受限,并且其种群中开雄花的植株较开两性花的植株少,花粉总量相对较少可能是其濒危的原因之一^[9]。

1.2 繁育系统类型的判断指标

杂交指数(OCI)和花粉-胚珠比(P/O)是判断濒危植物繁育系统类型常用的 2 个指标,其中由 Dafni 于 1992 年提出的杂交指数(OCI)是近几年濒危植物繁育系统研究的常用指标之一,在检测显花植物的繁育系统中被国内外学者广泛采用。宋玉霞等^[5]根据 Dafni 的估算标准得出,肉苁蓉的杂交指数(OCI)为 3,繁育系统自交亲和,属于雌雄同株植物中营自交亲和且以自交为主的种,这导致种内遗传一致性增强,对可变环境的适应能力低下。Li 等^[10]研究石莲子(*Caesalpinia crista*)繁育系统时,对其进行杂交指数(OCI)估算,发现其繁育系统自交不亲和,雌蕊先熟,异株异花授粉,这与用套袋试验和以花粉-胚珠比(P/O)为判断指标得出的结论一致。

虽然将花粉-胚珠比(P/O)作为植物繁育系统的指示参数受到质疑,但仍有许多研究者认为,花粉-胚珠比(P/O)是判断某些两性植物繁育系统类型的很好指标^[11]。Linares 等^[12]研究发现,*Amorpha herbacea* var. *crenulata* 有较高的花粉-胚珠比

(P/O)和双核花粉粒,表明其繁育系统主要是杂交,异型杂交时结实率高,种子数量较多,但是这种植物分布区域狭窄,异型杂交受限是其濒危的原因之一。张文标等^[11]测定了濒危腊梅(*Sinocalycanthus chinensis*)的花粉/胚珠比(P/O),结果显示该植物专性异交。但 Li 等^[13]研究表明,不同夏蜡梅居群间的遗传分化显著,基因流很低,可能存在一定程度的近交,对这种无香味和分泌物、以花粉作为吸引传粉者重要组分的植物,判断其繁育系统时需要结合其他指标或方法,如杂交指数(OCI)、人工授粉试验等。Michalski 等^[14]统计了 107 种被子植物的花粉-胚珠比(P/O)和杂交率,发现多数植物的花粉-胚珠比(P/O)越高,杂交率越高;且与虫媒植物相比,风媒植物花粉-胚珠比(P/O)与杂交率的相关性要高得多。

1.3 花部综合特征与传粉者的相互作用

植物在进化过程中逐渐发展了影响传粉者种类、行为和运动的特征,其与其传粉者之间相互作用,从而推动被子植物花的进化。花部综合特征可以影响到访花者的行为和花粉传递机制;与此同时,传粉者传送的花粉数量和品质又反作用于植物,影响着亲本的生殖成功率^[15-16]。

1.3.1 花部构成与传粉者 花部构成包括单个花的结构、颜色、气味和蜜汁产量等^[17]。种群中濒危植物的花冠直径小、颜色不鲜艳或者气味、蜜汁淡等,使之与种群中其他物种相比对传粉者的吸引力减弱,造成传粉者种类少、访花频率低,进而影响传粉,导致植物濒危。虽然有关濒危植物繁育系统花部综合特征的研究报道很多,但多数仍将花部特征作为判定繁育系统类型的一个指标,很少将其与传粉者联系起来详细阐述;而花部构成与传粉者相互适应的关系在兰科植物及其他非濒危植物中的研究较详细。Martins 等^[18]研究发现,非洲的兰科植物中很多花的白色长花距限制了为其传粉的昆虫种类,长花距的兰花一般通过长舌天蛾传粉,短舌天蛾只能为花距相对较短的兰花传粉,传粉者种类少是很多兰花濒危的原因之一。

植物花冠的形状、直径大小、花色等通过视觉反应而影响传粉者的种类和访花频率。小丛红景天(*Rhodiola dumulosa*)的球面状花结构方便传粉者移动,使传粉者在同株异花间传粉,造成后代适合度较低,竞争能力弱,在种间竞争中处于弱势,限制了该物种的生长发育并造成其分布的局限性^[19]。王伟等^[20]研究表明,菊花(*Dendranthema morifoli-*

um)的花冠直径与访花蜂数呈显著负相关,管状花花盘直径与访花蜂数呈极显著正相关,西方蜜蜂对黄色花表现出明显的趋向性,而大红蛱蝶对红色花表现出明显的趋向性。说明花的外部形态对传粉者种类的影响很大。

花的气味、花蜜和花粉的营养成分也会影响传粉者的种类和访花频率。气味是较古老的吸引机制,访花昆虫能精确地识别花中特定的气味组分。相关研究认为,与花冠直径、形状、花色等花部外形特征相比,气味对传粉者的吸引更重要,因为花部释放出的挥发性气体向外扩散,可以吸引数千米以外的传粉者^[21-22]。Majetic等^[23]研究了欧亚香花芥(*Hesperis matronalis*)的花部气味对传粉者的影响,结果表明,散发的气味越浓,其传粉者访问频率越高,种子数量也越多,气味是该植物传粉成功的保证。有些相近种之间因花散发的气味不同,吸引了不同的传粉者,降低了杂交的可能性和后代的适应性,导致物种数量下降。Waelti等^[24]研究了蝇子草属(*Silene*)的2个相近种花部气味对传粉者的影响,结果表明,花散发出的气味不同时,吸引的传粉者也不同,减少了种群间花粉的相互传递。花粉和花蜜富含营养,可以补偿传粉者访花付出的能量消耗,蜜量多少也是影响传粉者访花的重要因素,蜜量较多可使觅食者访问少数花后即离开植株,减少了花粉折损^[25]。

雌雄异熟和雌雄异位的物种雌雄器官分别在时间和空间上出现分离,是避免自交和雌雄干扰的方式^[26-27],其通过交配系统对传粉者的吸引影响植物的繁殖。牟勇等^[19]发现,稀有植物小丛红景天的花部特征具有一定的特殊性,其外轮对萼雄蕊在花完全开放时散出花粉,待其枯萎时内轮对瓣雄蕊才开始开裂,之后柱头充分发育,具有可授性,花药散粉初期雌蕊尚未成熟,因此雌雄器官在成熟时间上分离,避免了自交,但却由于仅限于异交的生殖方式因缺乏必要的传粉者而造成了小丛红景天的稀少;濒危植物 *Ptilimnium nodosum* 可以进行自交,但是开花时雌雄异熟,导致自交结实率很低,并且开花时缺乏传粉者,交配系统雌雄异熟与环境因素共同造成了该植物的濒危^[28]。在不同物种中,雌雄空间异位的表现方式不尽相同,有些可能仅仅表现在花柱的不同变化上(柱高二态),有些则可能是在不同异位方式之间存在着性器官的交互对应关系(互补式雌雄异位)^[29]。钟智波等^[30]研究表明,绣球茜(*Dun-
nia sinensis*)是典型的二型花柱植物,其具有长花柱

和短花柱2种花型,花柱与花药位置互补(互补式雌雄异位),这种两性器官的互补式位置关系促进了花粉在两种花型植物之间的有效传递,并且该植物花期集中,所以可以排除传粉者缺乏对其濒危的影响。

1.3.2 开花式样与传粉者 开花式样是一定时期内一个植株上的开花数目、开花类型和花的排列方式。开花式样影响着植物对传粉者的吸引力、花粉输出和花粉的散布,主导着开花植物的交配机遇,是研究植物生殖生态学繁育系统的基本单位^[31]。在一定范围内,多花的开花式样对传粉者的吸引力较大,可以增加坐果率和花粉输出率^[32]。Victor等^[33]对一种热带兰(*Myrmecophila christinae*)的开花式样进行了研究,结果发现开花数目多少与其对传粉者的吸引力和坐果率等呈正相关。相同条件下,当稀有植物 *Spiranthes romanzoffiana* 密度大时,开花物候期花序密度大,对传粉者的吸引力也大,花序密度小的种群中,该植物的传粉者少,结实率低^[34]。但是传粉者在同一植株上的活动增多,会增加同株异花授粉的几率,导致较高的自交率。少花的开花式样对传粉者没有足够的吸引力,及多花的开花式样引起的过高自交率,都可能是导致植物濒危的原因^[35]。花在植株上具有特定的空间结构,使开花式样具有一定的空间属性。花的不同排列方式对传粉者的吸引力不同,进而影响传粉者的觅食路径及能量消耗,决定了最终的交配结果^[36]。但国内外有关花排列方式的研究较少,是今后需要重点研究的问题。

1.4 开花物候

植物的开花时间和开花模式可以在个体(如过于幼小的植物体无法储备足够的资源以保证果实成熟)、种群(如植物花期异步,导致雄花缺乏)及物种(如植物在“不合适”的时间开花,导致没有传粉昆虫访问)等不同水平上影响生殖成功^[37-38]。植物个体的开花物候(开花持续时间和开花强度格局)常在两个极端之间变化,即集中开花模式和持续开花模式。一般认为,集中开花模式有利于物种吸引更多昆虫,有助于传粉成功,但可能会增加个体和邻近个体间的花粉传递,导致广泛的自交和近交衰退;而持续开花模式不利于传粉成功,但可以获得适度的基因型组分^[39-40]。柴胜丰等^[41]研究表明,金花茶(*Camellia nitidissima*)的始花日期与坐果率呈负相关,即开花越早,坐果率越高;又由于金花茶是集中开花模式,开花早、数量大,能吸引较多的传粉者,坐果率

高,因此可以推断开花物候不是其濒危的原因。李向前等^[42]研究发现,群落中不同物种的开花峰值时间与花期持续时间呈负相关,开花越早的植物,其花期持续时间越长;有些濒危植物开花较晚,花期持续时间也不长,且与同时期的其他物种相比,对传粉者的吸引力不足,种间竞争力弱,因而坐果率低,最终导致植物稀有。

国外目前关于开花物候的研究主要集中在 4 个方面:物候模式的系统发生和生活型的综合分析,共存种的物候分化,单个种的种群沿海拔、纬度梯度或者在生态异质生境中的变化,种群内的物候变异。国内对植物的开花物候研究主要集中在开花物候与环境的关系方面,而针对单个物种或群落的开花物候对濒危植物生殖成功影响的相关研究较少^[38]。

开花物候是植物生活史的一个重要组成部分,其不仅与植物类群的系统发生(常为属内)及遗传特性有关,而且还与环境条件有关;影响植物开花物候的主要环境因子有温度、光照、水分和海拔^[43-44],各个环境因子共同对植物的开花物候起作用。

李小艳等^[45]研究表明,温度升高会影响林线交错带西川韭(*Allium xichuanense*)与草玉梅(*Anemone rivularis*)的开花物候,使 2 种植物的始花时间、最大开花日和抽茎时间均明显提前,延长了二者的花期,提高了开花率。关于光照对濒危植物开花物候影响的研究报道较少,Thomas^[46]以拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为研究对象,通过调节日照长短、光照强度、光质等因素,可以使植物提早开花或延迟开花。Prieto 等^[47]研究发现,降雨量大小和降雨时间的差异是造成密花欧石楠(*Erica multiflora*)在不同年份开花时间不同的一个重要诱因。海拔不同地区的植物因所处的温度、光照等条件不同,进而影响植物的开花物候。张文标等^[40]对夏腊梅(*Sinocalycanthus chinensis*)的开花物候进行了研究,发现由于海拔升高、温度降低,夏腊梅的始花日和开花中值日明显推迟,但花期持续时间延长。

2 濒危植物的生殖构件特征

遗传特性是濒危植物果实和种子的形态性状尤其是质量和数量性状的决定因素,环境因子对果实和种子的形态变异也有重要影响^[48-49]。蔡琰琳等^[49]对夏腊梅果实种子的形态变异进行研究后发现,遗传控制对其果实和种子形态变异起主导作用。地理阻隔和不同自然环境的长期作用可使果实和种子在植物居群间产生较大的差异^[48]。李珊等^[50]对

濒危植物云南金钱槭(*Dipteronia dyeriana*)的果实、种子形态分化及其与环境因子的相关性进行了研究,结果表明,表型性状与生态因子、海拔高度之间存在着一定程度的相关性,在居群间存在不同程度的变异,变异幅度最大的是果实质量。果实、种子表型性状在各居群内也存在一定的变异,而且变异幅度随着小生境异质性的增大而增加。柴胜丰等^[48]发现,金花茶同一居群内的光照、土壤含水量、土壤有机质等条件差异越显著,其果实和种子的表型性状变异幅度就越大。

每种植物的生殖构件都有一定的分布格局和数量变化动态,不少物种枝系构件自主性强,生殖枝开花结实的多少与其本身的同化能力及对植株内营养物质的获取和要求有关^[41]。从构件水平深入研究植物与环境的相互作用,有望对植物种群和群落动态发展演化机制的认识有所突破,同时构件种群统计还为研究珍稀濒危植物的生理、生态提供了切实可行的方法^[51]。肖宜安等^[52]对濒危植物长柄双花木(*Disanthus cercidifolius* var. *longipes*)自然种群生殖构件的时空动态进行了研究,结果表明,其生殖枝数量和花序数受植株年龄、海拔的影响,且冠层间差异显著;生殖构件的败育率与海拔高度不相关,而与构件发育时间、分布的树冠层次以及所处的群落类型相关。柴胜丰等^[41]对金茶花的生殖构件进行研究后发现,生殖与营养竞争导致其单株花数和生殖枝数量受地径和冠层的影响较大,中、下层的生殖枝数量和生殖枝比率显著高于上层,上层生殖枝花数最多,植物积累的资源有限,过高的花期、果期败育率使金花茶结实率低,种子产量少,这是其濒危的一个主要原因。

3 问题与展望

3.1 存在问题

1)近年来关于濒危植物繁育系统方面的研究逐渐增多,但研究对象多以具集中开花模式的灌木、草本植物为主,而对持续开花模式的木本濒危植物的研究较少,这是由于与集中开花模式的灌木及草本植物相比,持续开花模式的乔木在开花动态、套袋、传粉生物学等方面的试验过程更繁琐,耗费的时间、人力及物力也较多。研究表明,花期长、开花同步性低的植物开花时间越早,坐果率越高^[41]。这可能是由于植物始花期早,同花期的植物少,仅有较少的植物与其竞争传粉者造成的,但该观点有待于进一步在其他濒危植物上证实。

2)花部综合特征是植物繁育系统的考察重点,但目前相关研究并不深入,如有些两性花序中同时有长雄蕊和少量的短雄蕊,这2种雄蕊在植物生殖过程中的作用及花部变异对传粉昆虫访花行为和结籽率的影响等问题,尚有待探讨。

3)由于不同种群所处的生境条件不同,其花期、访花者有可能也不一样,但生境的特殊性会引起植物种群交配系统发生何种改变,以及生境特征在种群水平上对植物濒危的作用机制,均有待深入研究。

3.2 展望

1)扩大研究对象的种类。加强对持续开花模式的本本濒危植物的研究,提供足够的人力、物力对其繁育系统进行研究,比较木本植物与灌木和草本植物在繁育系统上的不同,在濒危植物保护中采取针对性的措施。

2)加强有关近交衰退的交配模式的遗传学问题的研究。增加种以上水平和群落水平上近交衰退对后代适合度影响的研究,并深入研究濒危植物花部特征及其表型变异对传粉者种类与行为及交配系统的影响和适应。

3)探讨繁育系统分化的生态原因和基因调控位置及其相互之间的一致性。用观察统计的方法,从生态学角度分析繁育系统分化的原因,并将其与分子手段相结合,将RAPD、SSR、AFLP等分子生物学技术应用到繁育系统的研究中,研究濒危植物的杂交率、遗传多样性分布等,探讨其濒危机制。

[参考文献]

- [1] 何亚平,刘建全.植物繁育系统研究的最新进展和评述[J].植物生态学报,2003,27(2):151-163.
He Y P, Liu J Q. A review on recent advances in the studies of plant breeding system[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27(2):151-163. (in Chinese)
- [2] Barrett S C H, Harder L D. Ecology and evolution of plant mating[J]. Trends in Evolution and Ecology, 1996, 11(2):73-78.
- [3] 肖宜安.濒危植物长柄双花木(*Disanthus cercidifolius* var. *longipes*)繁殖生态学与光合适应性研究[D].重庆:西南师范大学,2004.
Xiao Y A. Studies on reproductive ecology and photosynthetic adaptability of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang [D]. Chongqing: Southwest China Normal University, 2004. (in Chinese)
- [4] 张文辉,祖元刚,刘国彬.十种濒危植物的种群生态学特征及濒危因素分析[J].生态学报,2002,22(9):1512-1520.
Zhang W H, Zu Y G, Liu G B. Population ecological characteristics and analysis on endangered cause of ten endangered plant species [J]. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(9):1512-1520. (in Chinese)
- [5] 宋玉霞,郭生虎,牛东玲,等.濒危植物肉苁蓉(*Cistanche deserticola*)繁育系统研究[J].植物研究,2008,28(3):278-287.
Song Y X, Guo S H, Niu D L, et al. A study on breeding system of the endangered plant *Cistanche deserticola* [J]. Bulletin of Botanical Research, 2008, 28(3):278-287. (in Chinese)
- [6] 顾垒,张奠湘.濒危植物四药门花的自花授粉[J].植物分类学报,2008,46(5):651-657.
Gu L, Zhang D X. Autogamy of an endangered species: *Loropetalum subcordatum* (Hamamelidaceae) [J]. Journal of Systematics and Evolution, 2008, 46(5):651-657. (in Chinese)
- [7] 钟国成,张利,杨瑞武,等.丹参及其近缘种花粉活力与柱头可授性研究[J].中国中药杂志,2010,35(6):686-689.
Zhong G C, Zhang L, Yang R W, et al. Pollen viability and stigma receptivity of *Salvia miltiorrhiza* and its relative [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2010, 35(6):686-689. (in Chinese)
- [8] Sawyer N W. Reproductive ecology of *Trillium recurvatum* (Trilliaceae) in Wisconsin [J]. The American Midland Naturalist, 2010, 163(1):146-160.
- [9] Sun B L, Zhang C Q, Porter P, et al. Cryptic dioecy in *Nyssa Yunnanensis* (Nyssaceae): A critically endangered species from tropical Eastern Asia [J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 2009, 96(4):672-684.
- [10] Li S J, Zhang D X, Li L, et al. Pollination ecology of *Caesalpinia crista* (Leguminosae: *Caesalpinioideae*) [J]. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(3):271-278.
- [11] 张文标,金则新.濒危植物夏蜡梅花部综合特征与繁育系统[J].浙江大学学报:理学版,2009,36(2):204-210.
Zhang W B, Jin Z X. Floral syndrome and breeding system of endangered plant *Sinocalycanthus chinensis* [J]. Journal of Zhejiang University: Science Edition, 2009, 36(2):204-210. (in Chinese)
- [12] Linares L J, Koptur S. Floral biology and breeding system of the crenulate leadplant, *Amorpha herbacea* var. *crenulata*, an endangered south florida pine rockland endemic [J]. Natural Areas Journal, 2010, 30(2):138-147.
- [13] Li J M, Jin Z X. High genetic differentiation revealed by RAPD analysis of narrowly endemic *Sinocalycanthus chinensis* Cheng et S. Y. Chang, an endangered species of China [J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2006, 34(10):725-735.
- [14] Michalski S G, Durka W. Pollination mode and life form strongly affect the relation between mating system and pollen to ovule ratios [J]. New Phytologist, 2009, 183(2):470-479.
- [15] 方海涛,斯琴巴特.蒙古扁桃的花部综合特征与虫媒传粉[J].生态学报,2007,26(2):177-181.
Fang H T, Seqinbate. Flora syndrome and insect pollination of *Prunus mongolica* Maxim [J]. Chinese Journal of Ecology, 2007, 26(2):177-181. (in Chinese)
- [16] 黄双全,郭友好.传粉生物学研究进展[J].科学通报,

- 2000,45(3):225-237.
- Huang S Q,Guo Y H. Research advance on pollination biology [J]. Chinese Science Bulletin,2000,45(3):225-237. (in Chinese)
- [17] Jones C E,Little R J. Handbook of experimental pollination biology [M]. New York:Van Nostrand Reinhold,1983.
- [18] Martins D J,Johnson S D. Hawkmoth pollination of aerangoid orchids in Kenya, with special reference to nectar sugar concentration gradients in the floral spurs [J]. American Journal of Botany,2007,94:650-659.
- [19] 牟 勇,张云红,娄安如. 稀有植物小丛红景天花部综合特征与繁育系统 [J]. 植物生态学报,2007,31(3):528-535.
- Mou Y,Zhang Y H,Lou A R. A preliminary study on floral syndrome and breeding system of the rare plant *Rhodiola dumulosa* [J]. Journal of Plant Ecology,2007,31(3):528-535. (in Chinese)
- [20] 王 伟,戴华国,陈发棣,等. 菊花花部特征及花冠精油组分与访花昆虫的相关性 [J]. 植物生态学报,2008,32(4):776-785.
- Wang W,Dai H G,Chen F L,et al. Correlation between floral traits of chrysanthemum (*Dendranthema morifolium*) and insect visitors [J]. Journal of Plant Ecology,2008,32(4):776-785. (in Chinese)
- [21] Eevin G N,Wetzel R G. Allelochemical autotoxicity in the emergent wetland macrophyte *Juncus effusus* (Juncaceae) [J]. American Journal of Botany,2000,87:853-860.
- [22] Andersson S,Dobson H E. Behavioral foraging responses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lanata camara* floral scent [J]. Journal of Chemical Ecology,2003,29(10):2303-2318.
- [23] Majetic C J,Raguso R A,Ashman T L. The sweet smell of success:Floral scent affects pollinator attraction and seed fitness in *Hesperis matronalis* [J]. Functional Ecology,2009,23(3):480-487.
- [24] Waelti M O,Muhlemann J K,Widmer A,et al. Floral odour and reproductive isolation in two species of *Silene* [J]. Journal of Evolutionary Biology,2008,21(1):111-121.
- [25] 唐璐璐,韩 冰. 开花式样对传粉者行为及花粉散布的影响 [J]. 生物多样性,2007,15(6):680-686.
- Tang L L,Han B. Effects of floral display on pollinator behavior and pollen dispersal [J]. Biodiversity Science,2007,15(6):680-686. (in Chinese)
- [26] Barrett S C H. Mating strategies in flowering plants:the out-crossing-selfing paradigm and beyond [J]. Biological Sciences,2003,358:991-1004.
- [27] 阮成江,姜国斌. 雌雄异位和花部行为适应意义的研究进展 [J]. 植物生态学报,2006,30(2):210-220.
- Ruan C J,Jiang G B. Adaptive significance of herkogamy and folral behaviour [J]. Journal of Plant Ecology,2006,30(2):210-220. (in Chinese)
- [28] Marcinko S E,Randall J L. Protandry, mating systems, and sex expression in the federally endangered *Ptilimnium nodosum* (Apiaceae) [J]. The Journal of Torrey Botanical Society,2008,135(2):178-188.
- [29] Barrett S C H,Jesson L K,Baker A M. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants [J]. Annal Botany,2000,85(1):253-265.
- [30] 钟智波,罗世孝,李爱民,等. 绣球茜的二型花柱及其传粉生物学初步研究 [J]. 热带亚热带植物学报,2009,17(3):267-274.
- Zhong Z B,Luo S X,Li A M,et al. Distyly and pollination biology of *Dumnia sinensis* (Rubiaceae) [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany,2009,17(3):267-274. (in Chinese)
- [31] Harder L D,Jordan C Y,Gross W E,et al. Beyond floriscen-trism: The pollination function of inflorescences [J]. Plant Species Biology,2004,19(3):137-148.
- [32] Makino T T,Ohashi K,Sakai S. How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a plant [J]. Functional Ecology,2007,21(1):87-95.
- [33] Victor P T,Vargas C F. Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit-pollinated tropical orchid [J]. Acta Oecologica,2007,32(1):26-35.
- [34] Duffy K J,Stout J C. The effects of plant density and nectar reward on bee visitation to the endangered orchid *Spiranthes romanzoffiana* [J]. Acta Oecologica,2008,34(2):131-138.
- [35] Karron J D,Mitchell R J,Holmquist K G,et al. The influence of floral display size on selfing rates in *Mimulus ringens* (Scrophulariaceae) [J]. Heredity,2004,92:242-248.
- [36] Jordan C Y,Harder L D. Manipulation of bee behavior by inflorescence architecture and its consequences of plant mating [J]. The American Naturalist,2006,167(4):496-509.
- [37] Rathcke B,Lacey E P. Phenological patterns of terrestrial plants [J]. Ann Rev Ecol Syst,1985,16:179-214.
- [38] 肖宜安,何 平,李晓红. 濒危植物长柄双花木开花物候与生殖特性 [J]. 生态学报,2004,24(1):14-21.
- Xiao Y A,He P,Li X H. The flowering phenology and reproductive features of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* H. T. Chang (Hamamelidaceae) [J]. Acta Ecologica Sinica,2004,24(1):14-21. (in Chinese)
- [39] Buide M L,Diaz-Peioomingo J A,Guitian J. Flowering phenology and female reproductive success in *Silene acutifolia* Link ex Rohrb [J]. Plant Ecology,2002,163(1):93-103.
- [40] 张文标,金则新. 濒危植物夏蜡梅 (*Sinocalycanthus chinensis*) 的开花物候与传粉成功 [J]. 生态学报,2008,28(8):4037-4046.
- Zhang W B,Jin Z X. Flowering phenology and pollination success of an endangered plant *Sinocalycanthus chinensis* [J]. Acta Ecologica Sinica,2008,28(8):4037-4046. (in Chinese)
- [41] 柴胜丰,韦 霄,蒋运生,等. 濒危植物金花茶开花物候和生殖构件特征 [J]. 热带亚热带植物学报,2009,17(1):5-11.
- Chai S F,Wei X,Jiang Y S,et al. The flowering phenology and characteristics of reproductive modules of endangered plant *Camellia nitidissima* [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany,2009,17(1):5-11. (in Chinese)
- [42] 李向前,贾 鹏,章志龙,等. 青藏高原东缘高寒草甸植物群落

- 的开花物候 [J]. 生态学杂志, 2009, 28(11): 2202-2207.
- Li X Q, Jia P, Zhang Z L, et al. Flowering phenology of alpine meadow plant community in eastern Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(11): 2202-2207. (in Chinese)
- [43] Ollerton J, Diaz A. Evidence for stabilizing selection acting on flowering time in *Arum maculatum* (Araceae): the influence of phylogeny on adaptation [J]. Oecologia, 1999, 119(3): 340-348.
- [44] 李新蓉, 谭敦炎, 郭 江. 迁地保护条件下两种沙冬青的开花物候比较研究 [J]. 生物多样性, 2006, 14(3): 241-249.
- Li X R, Tan D Y, Guo J. Comparison of flowering phenology of two species of *Ammopiptanthus* (Fabaceae) under ex situ conservation in the Turpan Eremophytes Botanical Garden, Xinjiang [J]. Biodiversity Science, 2006, 14(3): 241-249. (in Chinese)
- [45] 李小艳, 张远彬, 潘开文, 等. 温度升高对林线交错带西川韭与草玉梅生殖物候与生长的影响 [J]. 生态学杂志, 2009, 28(1): 12-18.
- Li X Y, Zhang Y B, Pan K W, et al. Effects of elevated temperature on reproductive phenology and growth of *Allium xichuanense* and *Anemone rivularis* in timberline ecotone [J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(1): 12-18. (in Chinese)
- [46] Thomas B. Light signals and flowering [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(13): 3378-3393.
- [47] Prieto P, Penuelas J, Ogaya R, et al. Precipitation-dependent flowering of *Globularia alypum* and *Erica multiflora* in mediterranean shrubland under experimental drought and warming, and its inter-annual variability [J]. Annals of Botany, 2008, 102(2): 275-285.
- [48] 柴胜丰, 韦 霄, 蒋运生, 等. 濒危植物金花茶果实、种子形态分化 [J]. 生态学杂志, 2008, 27(11): 1847-1852.
- Chai S F, Wei X, Jiang Y S, et al. Morphological differentiation of fruits and seeds of endangered plant *Camellia nitidissima* [J]. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(11): 1847-1852. (in Chinese)
- [49] 蔡琰琳, 金则新. 濒危植物夏腊梅果实、种子形态变异研究 [J]. 西北林学院学报, 2008, 23(3): 44-49.
- Cai Y L, Jin Z X. Morphological variation of fruits and seeds in endangered plant *Sinocalycanthus chinensis* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2008, 23(3): 44-49. (in Chinese)
- [50] 李 珊, 蔡宇良, 徐 莉, 等. 云南金钱槭果实、种子形态分化研究 [J]. 云南植物研究, 2003, 25(5): 589-595.
- Li S, Cai Y L, Xu L, et al. Morphological differentiation of samaras and seeds of *Dipteronia dyeriana* (Aceraceae) [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2003, 25(5): 589-595. (in Chinese)
- [51] 钟章成. 植物种群生态适应机制研究 [M]. 北京: 科学出版社, 2000: 7-8.
- Zhong Z C. Studies on the adaptation mechanism of plant population ecology [M]. Beijing: Science Press, 2000: 7-8. (in Chinese)
- [52] 肖宜安, 何 平, 胡文海, 等. 濒危植物长柄双花木自然种群生殖构件的时空动态 [J]. 应用生态学报, 2005, 16(7): 1200-1204.
- Xiao Y A, He P, Hu W H, et al. Temporal and spatial dynamics of reproductive modules of endangered plant *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* natural populations [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(7): 1200-1204. (in Chinese)
-
- (上接第 206 页)
- [10] 卢 钰, 董现义, 杜景平, 等. 花色苷研究进展 [J]. 山东农业大学学报: 自然科学版, 2004, 35(2): 315-320.
- Lu Y, Dong X Y, Du J P, et al. Research progress on anthocyanins [J]. Journal of Shandong Agricultural University: Natural Science, 2004, 35(2): 315-320. (in Chinese)
- [11] 白 逾, 丁来欣. “勿忘我”花色素的提取及稳定性研究 [J]. 食品科技, 2009, 34(3): 180-184.
- Bai Y, Ding L X. Study on extraction and stability of pigment in *Limonium sinuatum* [J]. Food Science and Technology, 2009, 34(3): 180-184. (in Chinese)
- [12] 雷 然, 庄华梅, 付 惠. 苜蓿花色素的提取及性质研究 [J]. 云南化工, 2007, 34(3): 35-37, 43.
- Lei R, Zhuang H M, Fu H. Extraction and property study of pigment from flowers of *Medicago sativa* L. [J]. Yunnan Chemical Technology, 2007, 34(3): 35-37, 43. (in Chinese)
- [13] 孙雪花, 高鹏飞. 超声波辅助提取紫甘蓝天然色素及其稳定性研究 [J]. 安徽农业科学, 2008, 36(32): 13927-13929.
- Sun X H, Gao P F. Studies on the ultrasound-assisted extraction purple cabbage pigment and its stability [J]. Journal of Anhui Agri Sci, 2008, 36(32): 13927-13929. (in Chinese)
- [14] 胡晓丹, 孙爱东, 王彩霞, 等. 超声波辅助提取紫苏叶中花色苷的工艺研究 [J]. 食品工业科技, 2008, 29(6): 183-185, 188.
- Hu X D, Sun A D, Wang C X, et al. Study on extraction of anthocyanins from perilla leaves by ultrasonic assisted extraction [J]. Science and Technology of Food Industry, 2008, 29(6): 183-185, 188. (in Chinese)
- [15] 姚钰蓉, 木泰华, 张 伟. 紫甘薯花青素的提取纯化及其稳定性研究 [J]. 食品科技, 2009, 34(6): 195-199.
- Yao Y R, Mu T H, Zhang W. Study on extraction, purification and stability of anthocyanins from purple sweet potato [J]. Food Science and Technology, 2009, 34(6): 195-199. (in Chinese)