

动物传粉植物花粉呈现时序的进化意义

陆 婷 谭敦炎*

(新疆农业大学林学院, 乌鲁木齐 830052)

摘要: 由动物传粉的植物为了使供体花粉能够被高效地传递到受体柱头上, 进化出了多种多样的花部特征, 花粉呈现时序便是其中之一。植物主要通过包装机制和分摊机制控制花粉呈现的速度以限制昆虫一次拜访转移的花粉量。花粉呈现理论(PPT)认为: 花粉逐步呈现策略倾向于出现在传粉者数量丰富但传粉效率低的植物中, 而花粉同时呈现策略则多出现在传粉者少但传粉效率高的植物中。本文对花粉呈现时序的相关研究进行了总结, 重点介绍: (1) 限制花粉转移的花部机制; (2) 花粉呈现理论; (3) 花粉呈现时序的适应意义。目前的研究主要集中在花粉呈现时序对传粉动物的适应性上, 但环境因子对花粉呈现时序也有一定的影响。PPT数学模型还不能完全预测特定环境中植物的花粉呈现时序。因此, 有必要选择合适的植物类群, 从花部综合特征、传粉系统、交配系统和环境等方面进行综合研究, 进一步揭示动物传粉植物花粉呈现时序的适应意义。

关键词: 花粉呈现, 包装策略, 分摊策略, 花粉呈现理论

Evolutionary implications of pollen presentation schedules in animal-pollinated plants

Ting Lu, Dunyan Tan*

College of Forestry Sciences, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052

Abstract: In order to donate pollen to recipient stigmas efficiently, animal-pollinated plants have evolved a variety of floral characteristics. Pollen presentation schedule is one of them. Plants can control the pace of pollen presentation and distribute pollen among pollinators by either packaging or dispensing mechanisms. Pollen presentation theory (PPT) predicts that gradual pollen presentation should be favored when pollinators are abundant or inefficient at delivering the pollen they remove; while synchronous pollen presentation should be favored when pollinators are infrequent or efficient at delivering the pollen they remove. Here, we present a review of recent advances in this field, with an emphasis on: (1) floral mechanisms restricting pollen removal; (2) pollen presentation theory; and (3) evolutionary advantages of pollen presentation schedules. Current research focuses on the adaptability of pollen presentation schedule to the pollinating animals, while environmental factors also work on the schedule. The PPT model cannot fully predict the pollen presentation temporal schedule of plants distributed in special environments, thus further combined studies and analyses are needed regarding floral syndromes, pollination systems, mating systems and environment factors in suitable groups. These results will help us have a better understanding of the adaptive advantages of pollen presentation schedules.

Key words: pollen presentation, packaging mechanism, dispensing mechanism, PPT

吸引更多动物参与传粉过程和提高传粉效率是推动植物花部特征进化的重要驱动力。在此驱动力作用下, 能够增加花粉输出量和转运到柱头上的

花粉量的花部特征进化都有可能提高花粉贡献 (pollen donation) 的有效性, 从而提高雄性生殖成功率。实现此目标的途径主要有两个: 一是产生更多

收稿日期: 2007-06-29; 接受日期: 2007-10-11

基金项目: 国家自然科学基金(90302004)和新疆高校科研计划重点项目(XJEDU2004123)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tandunyan@163.com

花粉。但在资源有限的情况下,多投入雄性功能资源就要以减少雌性功能的投入为代价,这可能会导致总的繁殖力下降。另一条途径是对花粉呈现时间进行特殊配置。因为通过调整花粉呈现时间可以把花粉分配给不同的传粉者,从而减少花粉传递中的不可靠性,提高花粉成功沉降到柱头上的几率(Lloyd & Yates, 1982; Harder & Thomson, 1989; Thomson, 2003)。

在被子植物的开花过程中,花粉呈现的时间特征即花粉呈现时序(pollen presentation schedules)可分为逐步呈现(gradual pollen presentation)和同时呈现(synchronous pollen presentation)。花粉逐步呈现或称花粉交错呈现(staggered pollen presentation),指花粉从各级包装单元(花药、花、花序)中缓慢、逐渐地被释放和呈现给传粉者的方式;花粉同时呈现是指相对于花粉逐步呈现而言,花粉从包装单元中以同步和较快的速度散出的方式(Harder & Thomson, 1989; Harder & Wilson, 1994; Castellanos *et al.*, 2006)。自然界中没有哪种被子植物将个体上所有花粉包装在一个大的花药中一次呈现给传粉者,而总是将它们分摊到各级包装单元(花序、花、花药)中;随着包装单元的次序开放或开裂,这些花粉在不同时间被释放出来。因此花粉逐步呈现是绝对的,而同时呈现是相对的。

花粉呈现的时序对植物成功繁衍后代具有十分重要的影响。Percival (1955)观察到了花粉逐步呈现的普遍性,并对花粉呈现时序的进化意义进行了探讨。但随后较长的一段时间内,它却成为植物花部特征研究中被忽略的一个重要内容,直到20世纪80年代后才重新被人们所关注(Thomson & Thomson, 1989, 1992; Harder & Wilson, 1994; Sarala *et al.*, 1999; Sargent & Roitberg, 2000; Thomson *et al.*, 2000; Sargent, 2003; Castellanos *et al.*, 2006)。迄今为止,国际上有关的研究还集中在少数植物类群中,已有的理论和数学模型还不能完全解释和预测特定环境中植物花粉呈现的理想时序,国内也仅见对个别类群花粉逐步呈现现象的描述(肖宜安等, 2004; 李新蓉, 2006)。为此,本文在广泛查阅相关文献的基础上,从控制花粉呈现的花部机制、花粉呈现理论及花粉呈现时序的进化适应意义等方面,对国际上的研究动态进行了综合分析,并对今后的发展趋势进行了展望,以期有助于我国学者了解花粉

逐步呈现的相关理论,加强对该现象的重视,为推动我国植物繁殖生物学研究提供理论资料。

1 控制花粉呈现的花部机制

被子植物花粉呈现时序在种间和种内、甚至同种植物花期的不同阶段都存在着显著差异(Devlin & Stephenson, 1984; Richardson & Stephenson, 1989; Harder, 1990; Thomson *et al.*, 2000; Sargent, 2003)。植物开花过程中的许多方面(包括花序大小、花部形态、花药开裂方式、花蜜产量、雌雄异熟等)都有可能限制花粉输出,其中决定传粉者适时采集花粉的花部特征很可能是植物的性选择目标(Lloyd & Yates, 1982)。那么,植物在花部形态结构上是如何控制花粉呈现的时间及限制昆虫一次拜访转移的花粉量呢?已有的研究表明,植物主要通过包装机制(packaging mechanism)和分摊机制(dispensing mechanism)两种途径来控制花粉呈现(Lloyd & Yates, 1982; Harder & Thomson, 1989, 1994; Castellanos *et al.*, 2006)。

1.1 包装机制

包装机制是指植物个体将其所有花粉分装到花序、单花、雄蕊甚至花粉囊等不同包装单元中,并从这些单元中逐步释放、呈现出来,以达到控制花粉呈现时间和速度的策略。在任何一种植物中,一个花序上花朵的交错开放或者一朵花中花药的交错开裂都属于包装机制(Harder & Thomson, 1989)。Harder和Wilson(1994)认为花粉呈现策略中的“包装”一词容易和繁殖分配中的“包装”混淆,所以建议使用“暴露花粉库”(exposed pollen pool, EPP)一词。

不同植物在对环境的适应过程中形成了各种复杂多样、精妙有趣的包装方式(Harder & Thomson, 1989),如百合科猪牙花属植物*Erythronium grandiflorum*的6枚雄蕊排成两轮,外轮3枚完全开裂后内轮的才开裂,两轮花药间的开裂散粉很少发生重叠,并且在同一轮雄蕊中,3枚花药也表现出开裂不同步的特性(Thomson & Thomson, 1992)。*Bomarea acutifolia*是生长在新热带高海拔地区由蜂鸟传粉的雄性先熟的藤本植物,具有顶生伞形花序,花中雄蕊有显著的异熟现象,6枚雄蕊依次开裂,一个花序的散粉时间大约持续9 d (Snow & Grove, 1995)。豆科植物*Caesalpinia pulcherrima*在花药大小和开裂

时间上均表现出二型性,一朵花中的10枚花药不同时开裂:7枚小花药在早晨8:30之前开裂,另外3枚大花药在中午开裂(Sarala *et al.*, 1999)。

1.2 分摊机制

分摊机制是指在花部形态和结构上限制传粉者在一次拜访中从一个包装单元中带走的花粉数量的策略(Lloyd & Yates, 1982)。Percival (1965) 将花粉转移的分摊机制归结为4种:

(1) 花粉二次呈现(secondary pollen presentation),指花粉从花药中散出后被释放到另一个花器官表面,再从此部位呈现给传粉者的花部特征(Howell *et al.*, 1993)。如在桔梗科的不少植物中,花柱上端和柱头裂片末端具有能集聚花粉的表皮毛(the pollen-collecting hairs, PCHs),花药开裂后先将花粉释放到这些毛上,随着花柱上表皮毛的慢慢回缩,花粉才逐渐被传粉者取走,从而控制了花粉转移的数量(Lloyd & Yates, 1982)。在菊科、天南星科、南石南科、檀香科、茜草科、山龙眼科、竹芋科、远志科、头花草科、半边莲科、蕉芋科、豆科、桃金娘科、草海桐科和篮针花科等类群中都有花粉二次呈现的例子(Howell *et al.*, 1993)。

(2) “拉链式”(Unzipping)散粉,是指细长的花药从一端到另一端逐渐开裂散出花粉,如百合科的 *Erythronium grandiflorum* (Thomson & Thomson, 1989)。

(3) “收缩挤压式”(contraction of the anther)散粉,指通过花药收缩把花粉从花药的顶孔中逐渐挤出的散粉方式,如杜鹃花属(*Rhododendron*)植物(Escaravage *et al.*, 2001)。

(4) “触碰式”(tripped)散粉,是指花药必须借助传粉动物的力量才能散粉的方式,如杜鹃花科山月桂属(*Kalmia*)植物,其雄蕊反折将花药插入花冠筒上的一个小“囊”中,当有传粉者触动花丝,花药就弹起来将花粉粘到传粉者身体上(Nagy *et al.*, 1999)。

此外,Harder和Thomson(1989)认为孔裂花药也应该是分摊策略之一,因为这种花药中的花粉只能通过花药顶端的孔状裂口逐步散出,而且往往需要特化的传粉者,所以也能控制花粉散出的速度和数量。

1.3 包装机制和分摊机制的关系

包装机制和分摊机制并不互相排斥,经常是同

时发生的。如在 *Erythronium grandiflorum* 的一朵花中,两轮花药在不同时间开裂呈现花粉(包装机制);其花药细长,类似拉开拉链式的花药开裂方式也有效地控制了一定时间内暴露给传粉昆虫的花粉量(分摊机制)(Thomson & Thomson, 1992)。对两种机制同时存在的解释是:植物生产和维系包装单元需要投入资源,生产许多小的包装单元比生产几个大的包装单元投入资源更多,因而减少包装单位对植物来说更经济,但这意味着植物控制花粉呈现的能力要因而受到限制,而采用包装和分摊联合的策略既可以减少在包装单元上的资源投入,又能达到严格控制花粉输出的目的(Harder & Thomson, 1989)。

包装机制和分摊机制可能造成与其他花部特征间的冲突,因为这两种机制都倾向于降低传粉者在每朵花上的觅食效率,从而影响了传粉者的吸引力和柱头对花粉的接受能力。在雌雄异熟的植物中,雌性阶段和雄性阶段不同的花蜜分泌水平是解决上述矛盾的一个常见途径。因为传粉者一次拜访移出的花粉量(输出)与沉降在柱头上的花粉量(输入)取决于传粉者在一朵花上拜访时间的长短(Thomson, 1986);而觅蜜传粉者在一朵花上拜访停留的时间长短又与花蜜体积和粘度有关(Montgomerie, 1984; May, 1985; Pivnick & McNeil, 1985; Harder, 1986; Tamm & Gass, 1986; Harder & Thomson, 1989)。因此,在雄性阶段不分泌或只分泌少量花蜜可减少觅蜜昆虫的停留时间,从而控制花粉输出量;而在雌性阶段快速、大量或高浓度的花蜜生产可延长觅蜜昆虫的停留时间,从而增加沉降在柱头上的花粉量。由此可见,除上述两种机制外,植物还可通过控制花蜜生产而间接控制花粉输出和输入量。

2 花粉呈现理论

在被子植物中,花粉呈现时序的多样性已引起植物繁殖与进化生物学家高度关注。Harder 和 Thomson(1989)在对 *Erythronium grandiflorum* 花粉呈现时序研究的基础上,综合 Lloyd 和 Yate(1982)等人的研究成果,首次提出了“花粉呈现理论”(pollen presentation theory, PPT),并建立了一个数学分析模型。此后一些学者又对此理论进行了补充和完善(Harder & Wilson, 1994, 1997, 1998; Le-Buhn & Holsinger, 1998; Thomson, 2003)。Thomson

等(2000)将该理论用一个简化的数学模型 $D=R^g$ 来说明,在此模型中, R 表示访花者一次拜访移出的花粉数量, D 表示移出的花粉中最终能沉降在柱头上的数量,系数 g 描述了曲线的衰减程度。LeBuhn 和 Holsinger(1998)将 g 称为“传粉者效率(pollinator efficiency)”,因为它反映的是花粉从供体到受体散布过程中的损失,该值总是小于 1 (Thomson & Thomson, 1989; Campbell *et al.*, 1996)。因此 R 和 D 之间形成了收益递减(diminishing return)关系。在此关系中,增加单个传粉者花粉移出量对总的雄性生殖力是有害的,因为一次移出大量花粉反而会降低能使胚珠受精的花粉比例。因此,在传粉者数量充足的前提下,限制单个传粉者一次拜访转移的花粉数量和吸引更多的传粉者参与传粉是提高繁殖力的有效途径(Thomson *et al.*, 2000)。

3 花粉呈现时序的进化意义

3.1 通过对传粉者的适应提高花粉转移效率

在动物传粉的植物中,植物与传粉者的相互作用被认为是被子植物花进化的重要推动力。这种相互作用主要表现为花部特征对访问者行为和花粉传递机制的影响,反过来被访问者传递的花粉数量和质量又反作用于植物作为雌性(花粉受体)或雄性(花粉供体)亲本的生殖成功,即花部特征与传粉者行为、传粉机制和植物适合度间有着内在的联系(黄双全和郭友好, 2000)。花粉呈现时序的进化同样也与传粉者密切相关(Harder & Thomson, 1989)。

花粉呈现时序首先是对传粉者数量的适应。在传粉者稀少的条件下,植物偏好于同时呈现花粉,这样可避免最后一次拜访后花药中仍残存大量花粉而造成雄性资源浪费;相反在传粉者丰富的环境中,植物严格限制花粉输出(花粉逐步呈现)的策略可以使每个传粉者只得到少部分花粉,而使更多的传粉者参与传粉过程,由于花粉输出量 R 和花粉输入量 D 之间的收益递减关系,成功沉降到柱头上的花粉比率得以提高,从而提高了雄性适合度(Harder & Thomson, 1989; Thomson & Thomson, 1992)。

花粉呈现时序还是对传粉效率的响应。昆虫在转运花粉过程中会造成大量花粉的损失,能够成功沉降到柱头上的花粉比例通常都低于1% (Thomson *et al.*, 2000)。Harder 和 Thomson (1989) 将造成花粉大量损失的原因归结为: (1) 作为回报被传粉者

食用或被收集到花粉筐带回巢中; (2) 在昆虫飞行和梳理体毛过程中以及在与除柱头外的植物其他器官接触中丢失; (3) 花粉在昆虫身体上的成层堆积; (4) 在花上直接被传粉者碰落。

不同传粉者移出和沉降花粉的能力不尽相同(Wilson & Thomson, 1991), Goodell 和 Thomson (1997) 根据传粉效率的不同将传粉动物划分为高移出高沉降(high-removal-high-deposition, HRHD)、低移出低沉降(low-removal-low-deposition, LRLD)、低移出高沉降(low-removal-high-deposition, LRHD) 和高移出低沉降 (high-removal-low-deposition, HRLD) 四类。针对传粉效率低的传粉者,植物往往采取花粉逐步呈现的策略,而对传粉效率高的传粉者,植物则多采取花粉同时呈现的策略(Harder & Wilson, 1994; Thomson *et al.*, 2000; Castellanos *et al.*, 2006)。

3.2 削弱雄性竞争以提高雄性适合度

植物的实际花粉产量为什么会远远超出生产种子所需的花粉量呢?原因之一是在被子植物中存在为了争夺柱头(或胚珠)而发生的雄性生殖竞争(Charnov, 1982)。花粉竞争很可能在自然界中广泛存在,花粉竞争的强度与花粉沉降在柱头上的数量、时间、花粉启动萌发的时间、萌发花粉管数量、萌发速率和花柱长度有关(黄双全和郭友好, 2000)。雄性竞争能促进花部吸引特征的进化,如色彩艳丽的花被片和快速补充的花蜜等(Wilson *et al.*, 1994); 雄性竞争还对花粉呈现的时间特征产生选择压力(Castellanos *et al.*, 2006),到达受体的同胞花粉为进入胚珠的竞争会降低总的收益率,这促使植物向更严格控制花粉输出的方向进化,因此花粉逐步呈现进化意义之一可能是为了减少雄性竞争(Robertson & Lloyd, 1993; Harder & Wilson, 1994)。

3.3 增加对环境变化的适应

花粉呈现时序还可能对气候环境的适应。因为恶劣的环境条件可能会造成花期花粉的大量损失、花粉寿命的缩短和花药开裂速度的变化。如 *Erythronium grandiflorum* 的花药在温暖、干燥的气候条件下开裂快,而高的相对湿度则大大减缓花药开裂速度,如果花药被雨水打湿,花药壁会因复水作用又重新闭合(Thomson & Thomson, 1992)。因此,花粉逐步呈现可以减少不良环境条件下的花粉损失(Richardson & Stephenson, 1989)。

综上所述, 提高雄性适合度是动物传粉的被子植物花粉呈现时序的核心进化驱动力, 而这种进化历程必然和植物特定的传粉者数量和传粉效率以及开花物候等诸多因素密切相关。

4 花粉呈现时序研究中存在的问题及展望

国际上对被子植物花粉呈现时序的进化研究主要集中在近20年。在此期间, 一些研究者从传粉者适应角度对植物花部特征的进化进行了探讨, 使花粉呈现理论得以形成并不断完善。但植物花部特征的进化并非一个适应性模型所能阐述, 而是处在特殊和复杂的综合选择体系中(杨春锋和郭友好, 2005)。现有的花粉呈现理论和模型还无法对以下问题进行很好的回答:

首先, 基于PPT建立的花粉呈现时序模型还不能准确预测特定环境中植物花粉呈现时序。如*Erythronium grandiflorum*在开花期传粉者拜访率低, 但它却采取逐步呈现花粉的策略(Thomson & Thomson, 1992), 而*Drosera tracyi*有着高的昆虫拜访率, 但却同时呈现花粉(Wilson, 1995)。Thomson和Thomson(1992)的解释是:*E. grandiflorum*的花粉逐步呈现策略是对其短花粉寿命的适应, 因为在昆虫拜访率低的情况下花粉同时呈现就意味着大量花粉在到达受体柱头前便丧失了活性。Wilson(1995)的解释是: 在*D. tracyi*居群中, 所有花的柱头呈现同步性很强, 雄蕊处在尽快散粉和花粉管快速萌发的强大选择压力下, 同时呈现花粉的策略更利于雄性繁殖成功。这些例子说明花粉呈现时序的进化还和其他花部特征有特定联系, PPT理论模型的完善还需考虑更多的因素, 例如究竟还有哪些花部特征作用于花粉呈现时序? 它们如何作用? 它们之间如何相互作用?

其次, 已有的研究主要集中在花粉呈现时序与传粉动物间的适应性上, 然而并不是所有花和花序形态结构的进化都是为了适应传粉者, 很多花和花序特征影响着花粉散布并和交配策略密切相关(如自交不亲和及近交衰退)(Berrett, 2003)。花粉呈现时序是否也与花粉散布及交配策略相关? 我们注意到具有典型的花粉逐步呈现特点(如单花水平上的花药逐次开裂)的一些植物同时也具有雌雄异熟的花部特征, 如紫草科勿忘我属的*Myosotis colonsoi*(Robertson & Lloyd, 1993)、花蔺科的*Butomus um-*

bellatus (Bhardwaj & Eckert, 2001)和六出花科的*Bomarea acutifolia* (Snow & Grove, 1995)。此外, 花粉二次呈现是限制花粉输出的分摊机制之一, 它与雌雄异熟及异位等花部特征密切相关。雌雄时空异位被认为具有避免自交和避免性别干扰等进化意义(Lloyd & Yates, 1982; Howell *et al.*, 1993; Barrett, 2002)。花粉逐步呈现与这些雌雄分离的花部特征是一种巧合还是有一定的相关性? 在一朵花内花药依次开裂的花部特征是雌雄功能分离进化的副产品还是另有其适应意义?

第三, 植物是通过雌性、雄性或雌雄两性途径达到适合度增益的机会(Charnov, 1982)。Thomson(2006)将性分配理论(sex allocation theory)与花粉呈现理论联系起来对雄性繁殖成功的策略进行了探讨, 认为仅从对传粉者适应的角度探讨花粉呈现时序的进化意义是远远不够的; 花粉呈现理论的研究不能仅考虑雄性繁殖成功, 而忽略雌性繁殖成功, 甚至完全不考虑交配方式对后代产生的影响。

第四, 已有文献报道环境因子对花粉呈现时序造成影响, 但相关研究相对薄弱。环境因子是如何作用于花粉呈现时序的? 某种花粉呈现时序是否有其特定的气候适应类型?

若要很好地回答上述问题, 有必要从以下方面进行深入研究:

(1)在研究内容上, 选择合适的植物类群(如不同居群间花粉呈现时序产生明显分化的、花粉呈现时序不同但同域分布且亲缘关系接近的, 以及在同一个个体的不同开花阶段花粉呈现时序不同的植物类群), 将其花部特征、传粉系统、交配系统和外界环境的关系进行综合考虑, 以验证和完善花粉呈现理论, 揭示被子植物花粉呈现的内在调控机制, 深入探讨花粉呈现时序的进化适应意义。

(2)在研究手段和方法上, 目前研究中的一些实际问题仍不能得以很好的解决。如花粉活力测定的方法很多, 但没有一种方法既能准确反映花粉活力和寿命同时又便于野外测量(Thomson & Thomson, 1992); 测定动物传粉效率时很难准确测定传粉者一次访问所携带的花粉量、落到柱头上的花粉量和最终能使胚珠受精的花粉量。此外, 在控制条件下模拟动物传粉过程也十分困难(Harder & Wilson, 1994; Castellanos *et al.*, 2006)。因此, 尚需借助快速而精准的实验仪器, 并设计出更严格的观测分析方

法和人工操控的对比试验。如用于数据分析和建模的电脑及相关软件、计数花粉数量的电子微粒计数器(electronic particle analyser)、观察花粉流的花粉标记技术以及检测交配系统的分子生物学手段等。

参考文献

- Barrett SCH (2002) Sexual interference of the floral kind. *Hereditas*, **88**, 154–159.
- Berrett SCH (2003) Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, **358**, 991–1004.
- Bhardwaj M, Eckert CG (2001) Functional analysis of synchronous dichogamy in flowering rush, *Butomus umbellatus* (Butomaceae). *American Journal of Botany*, **88**, 2204–2213.
- Campbell DR, Waser NM, Price MV (1996) Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregate*. *Ecology*, **77**, 1463–1472.
- Castellanos MC, Wilson P, Keller SJ, Wolfe AD, Thomson JD (2006) Anther evolution: pollen presentation strategies when pollinators differ. *The American Naturalist*, **167**, 288–296.
- Charnov EL (1982) *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Devlin B, Stephenson AG (1984) Factors that influence the duration of the staminate and pistillate phases of *Lobelia cardinalis* flowers. *Botanical Gazette*, **145**, 323–328.
- 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.
- Goodell K, Thomson JD (1997) Comparisons of pollen removal and deposition by honeybees and bumblebees visiting apple. *Acta Horticulturae*, **437**, 103–107.
- Harder LD (1986) Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumble bees. *Oecologia*, **69**, 309–315.
- Harder LD (1990) Pollen removal by bumble bees and its implications for pollen dispersal. *Ecology*, **71**, 1110–1125.
- Harder LD, Thomson JD (1989) Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal-pollinated plants. *The American Naturalist*, **133**, 323–344.
- Harder LD, Wilson WG (1994) Floral evolution and male reproductive success: optimal dispensing schedules for pollen dispersal by animal-pollinated plants. *Evolutionary Ecology*, **8**, 542–559.
- Harder LD, Wilson WG (1997) Theoretical perspectives on pollination. *Acta Horticulturae*, **437**, 83–101.
- Harder LD, Wilson WG (1998) Theoretical consequences of heterogeneous transport conditions for pollen dispersal by animals. *Ecology*, **79**, 2789–2807.
- Howell GJ, Slater AT, Knox RB (1993) Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance. *Australian Journal of Botany*, **41**, 417–438.
- Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好) (2000) New advances in pollination biology. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **45**, 225–237. (in Chinese)
- LeBuhn G, Holsinger K (1998) A sensitivity analysis of pollen dispensing schedules. *Evolutionary Ecology*, **12**, 111–121.
- Li XR (李新蓉) (2006) *The Reproductive Biology of Ammopiptanthus Cheng f. (Fabaceae)* (沙冬青属植物繁殖生物学研究). PhD dissertation, Xinjiang Agricultural University, Urumqi. (in Chinese with English abstract)
- Lloyd DG, Yates JMA (1982) Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution*, **36**, 903–913.
- May PG (1985) Nectar uptake rates and optimal nectar concentrations of two butterfly species. *Oecologia*, **66**, 381–386.
- Montgomerie RD (1984) Nectar extraction by hummingbirds: response to different floral characters. *Oecologia*, **63**, 229–236.
- Nagy ES, Strong L, Galloway LF (1999) Contribution of delayed autonomous selfing to reproductive success in Mountain Laurel, *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *The American Midland Naturalist*, **142**, 39–46.
- Percival MS (1955) The presentation of pollen in certain angiosperms and its collection by *Apis mellifera*. *New Phytologist*, **54**, 353–368.
- Percival MS (1965) *Floral Biology*. Pergamon, Oxford
- Pivnick KA, McNeil JN (1985) Effects of nectar concentration on butterfly feeding: measured feeding rates for *Thymelicus lineola* (Lepidoptera: Hesperidae) and a general feeding model for adult Lepidoptera. *Oecologia*, **66**, 226–237.
- Richardson TE, Stephenson AG (1989) Pollen removal and pollen deposition affect the duration of the staminate and pistillate phases in *Campanula rapunculoides*. *American Journal of Botany*, **76**, 532–538.
- Robertson AW, Lloyd DG (1993) Rates of pollen deposition and removal in *Myostis colensoi*. *Functional Ecology*, **7**, 549–559.
- Sarala BS, Lokesh R, Vasudeva R (1999) Anther dimorphism, differential anther dehiscence, pollen viability and pollination success in *Caesalpinia pulcherrima* L. (Fabaceae). *Current Science*, **76**, 1490–1494.
- Sargent RD, Roitberg BD (2000) Seasonal decline in male-phase duration in a protandrous plant: a response to increased mating opportunity? *Functional Ecology*, **14**, 484–489.
- Sargent RD (2003) Seasonal changes in pollen-packaging schedules in the protandrous plant *Chamerion angustifolium*. *Oecologia*, **135**, 221–226.
- Snow AA, Grove KF (1995) Protandry, a neuter phase, and unisexual umbels in a hermaphroditic, neotropical vine (*Bomarea acutifolia*, Alstroemeriaceae). *American Journal of Botany*, **82**, 741–744.
- Tamm S, Gass CL (1986) Energy intake rates and nectar con-

- centration preferences by hummingbirds. *Oecologia*, **70**, 20–23.
- Thomson JD (1986) Pollen transport and deposition by bumble bees in *Erythronium*: influences of floral nectar and bee grooming. *Journal of Ecology*, **74**, 329–341.
- Thomson JD (2003) When is it mutualism? *The American Naturalist*, **162** (Suppl.), 1–9.
- Thomson JD (2006) Tactics for male reproductive success in plants: contrasting insights of sex allocation theory and pollen presentation theory. *Integrative and Comparative Biology*, **46**, 390–397.
- Thomson JD, Thomson BA (1989) Dispersal of *Erythronium grandiflorum* pollen by bumble bees: implications for gene flow and reproductive success. *Evolution*, **43**, 657–661.
- Thomson JD, Thomson BA (1992) Pollen presentation and viability schedules in animal pollinated plants: consequences for reproductive success. In: *Ecology and Evolution of Plant Reproduction* (ed. Wyatt R), pp. 1–24. Chapman & Hall, New York.
- Thomson JD, Wilson P, Valenzuela M, Malzone M (2000) Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon*. *Plant Species Biology*, **15**, 11–29.
- Wilson P, Thomson JD (1991) Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology*, **72**, 1503–1507.
- Wilson P, Thomson JD, Stanton ML, Rigney LP (1994) Beyond floral Batemanian: gender biases in selection for pollination success. *The American Naturalist*, **143**, 283–296.
- Wilson P (1995) Selection for pollination success and the mechanical fit of *Impatiens* flowers around bumblebee bodies. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **55**, 355–383.
- Xiao YA (肖宜安), He P (何平), Li XH (李晓红) (2004) The flowering phenology and reproductive features of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* H. T. Chang (Hamamelidaceae). *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **28**, 333–340. (in Chinese with English abstract)
- Yang CF (杨春锋), Guo YH (郭友好) (2005) Floral evolution: beyond traditional viewpoint of pollinator mediated floral design. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **50**, 2575–2582. (in Chinese)

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 周玉荣)