

开花式样对传粉者行为及花粉散布的影响

唐璐璐^{1*} 韩冰²

1 (中南大学生物科学与技术学院, 长沙 410013)

2 (武汉大学生命科学院, 武汉 430072)

摘要: 理解植物花的特征可以从单花特征和群体特征两个层次入手。开花式样是植物的花在群体上的特征体现, 通过在开花数目、开花类型以及花的排列上的变化, 不同的开花式样对传粉者具有不同的吸引力, 影响昆虫在植株上的活动, 使花粉运动的方向发生相应变化, 从而影响着植物最终的交配结果。此外开花式样随环境改变也会发生一些变化。本文介绍了开花式样研究的进展, 对开花数目、开花类型以及花的排列等3个方面的已有研究进行了分别阐述, 并提出开花式样研究应更多地考虑影响传粉的各种因素。

关键词: 开花式样, 传粉者行为, 花粉散布, 传粉环境

Effects of floral display on pollinator behavior and pollen dispersal

Lulu Tang^{1*}, Bing Han²

1 Department of Biological Science and Technology, Central South University, Changsha 410013

2 College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072

Abstract: Complete understanding of floral function requires the recognition of floral traits at two aspects: floral design and floral display. Floral display, the fundamental unit of plant mating, refers to the number, type and arrangement of the open flowers on the plant in a certain period. Interactions between the flowers on a plant could influence pollinator behaviors on the plant and consequently may govern the mating outcomes. Pollinators prefer large floral displays, which often receive more visitations than smaller displays and thus could facilitate geitonogamous pollination. However, visitations for each flower do not increase with display size directly, suggesting that the variation of display size would balance the benefit of attractiveness against the cost of self-pollination. Flower morphs, such as unisexual or perfect flowers on one plant, may have different gender function varying with pollinator preference and when or how much reward is available. Flowers on one plant also vary on size, color and reward to affect pollinator's visitation behavior and minimize the potential self-pollination. Floral display often contains a three-dimensional floral arrangement that could influence pollinator attraction and forage energy at a large scale, and is dynamic in response to the complex pollination and physical environments. Here we briefly review the progress of studies on floral display. It is clear that further studies on the interactions between floral traits and various pollination environments would provide insights into ecological functions of diverse floral displays in angiosperms.

Key words: floral display, pollinator behavior, pollen dispersal, pollination environment

认识植物花部特征的生物学意义可以从两个层次着手: 单花的特征和花的群体特征(Barrett & Harder, 1996)。一直以来, 对于被子植物有性生殖的研究都是以单花为中心的(floricentrism, 单花中心论), 以花的结构即花部构成(floral design)为对象,

研究花部构成对传粉过程乃至植物交配系统的影响。直到最近, 传粉生物学家才越来越认识到花的群体特征的重要性。Harder等(2004)曾对花序的传粉生物学功能进行了分析, 总结了花序的开花式样、空间结构对同株异花受精以及花粉输出的影响,

收稿日期: 2007-08-21; 接受日期: 2007-11-05

基金项目: 国家自然科学基金 (30400025)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lltang@mail.csu.edu.cn

并指出研究植物生殖生态学尤其是传粉生物学, 应该以花的群体特征为基本单位。对于许多植物而言, 一个植株上通常会产生多个花序, 每个花序上产生一朵以上的花, 这些花在植株的生殖期内依次开放, 那么, 对于植物花的群体特征可以理解为整个植株所开的花, 而不仅仅是单个的花序。因此, 对于植物花的群体特征的探讨可以从一个植株上开的所有花这个层次上来认识。

花的群体特征通常用开花式样(floral display)来表述, 是指一定时期内一个植株上开花的数目、开花类型和花的排列方式(Barrett & Harder, 1996; Barrett, 1998; 黄双全等, 1999; 黄双全和郭友好, 2000)。花部构成和开花式样影响了传粉者吸引和花粉的散布, 从而主导着开花植物的交配机遇(Harder & Barrett, 1996)。本文从开花的数目、开花类型和花的排列方式三方面对近年来在开花式样的研究中所取得的工作进行总结, 希望对读者理解开花式样有所帮助。

1 开花式样大小(floral display size)

开花式样大小是对开花数目的描述, 是开花式样中最为表观的特征, 研究得最多。开花式样大小对植物交配系统的影响主要通过影响传粉者吸引, 进而影响花粉散布来达到。

一般来说, 多花的开花式样比少花的开花式样更为显著, 能吸引较多的传粉者访花(Podolsky, 1992; Thompson, 2001; Galloway *et al.*, 2002; Buide, 2006; Benitez-Vieyra *et al.*, 2006; Makino *et al.*, 2007), 从而导致较高的座果和花粉输出率(Stephenson, 1979; Schemske, 1980; Melampy, 1987; Ishii & Sakai, 2002)。相应地, 传粉者在同一植株上活动的增多, 也会使同株异花受粉发生的机会增大。例如Harder和Barrett(1995)通过人工控制凤眼莲属植物*Eichhornia paniculata*每天的开花数量, 分别设置3、6、9、12朵花的开花式样, 发现多花的开花式样吸引了更多的传粉者访花, 同时也增大了同株异花受粉的机会, 子代等位酶的分析也表明多花的开花式样自交程度较高。Karron等(2004)在*Mimulus ringens*居群中人工设置了分别含2、4、8、16朵花的4种花序组成的实验组, 对访花者行为进行观察, 检测自交率, 发现访花者在同一植株上的访花行为与自交率显著相关, 相关系数达到0.993;

而且自交程度也随开花式样的增大而上升。植株开花式样大小可能与昆虫对花色的反应有关。Ishii(2006)通过研究熊蜂对不同颜色的人造花组成的不同开花式样大小的访花行为, 发现熊蜂在访问了多花的植株后倾向于访问同色花。因此他认为当生境中存在其他竞争者时, 昆虫对于花色的忠实性(colour constancy)应该是植株选择多花的开花式样的理由。

虽然传粉者倾向于访问大花序, 多花的开花式样也有利于传粉者连续访花, 但是这种访花数目的增加存在一定的阈值。Harder等(2004)曾经对17个种的传粉观察数据进行了总结, 发现访花比例随开花式样增大而下降。最近Trapnell和Hamrick(2006)对兰科植物*Laelia rubescens*的生殖成功和开花式样大小(大、中、小3个集合)进行研究, 发现中等大小的开花式样(11-30个花序)的生殖成功指数比预期的要高。另外, 很多实验结果都表明, 不同大小的花序上平均每花接受访问的次数并不随开花数目的增加而线性增加, 而是在开花数目达到一定值后, 表现出了一定的稳定性(Harder & Barrett, 1995; Ohashi & Yahara, 1998, 2002; Ishii & Sakai, 2001; Kudo & Harder, 2005; Huang *et al.*, 2006)。Mitchell等(2004)在*Mimulus ringens*居群中人工设置了由2、4、8、16朵花的4种花序组成的实验组来探求开花式样大小和传粉者运动模式之间的关系, 发现对于多花的开花式样, 虽然被访问的花较多, 但是访花比例却是降低的。

近年来, 人们发现开花式样大小对传粉者的影响与开花背景比如植株密度有一定的关系(Grindeland *et al.*, 2005; Feldman, 2006; Makino *et al.*, 2007)。Grindeland等(2005)在对*Digitalis purpurea*的研究中发现植株访问率随开花式样增大而增加, 并且在开花植株较密的条件下植株访问率要大于开花植株较稀的情况。同样地, 开花植株的疏密也影响到了访花者的一次飞行距离以及访花比例。在开花植株较密的样方中, 少花的开花式样访问比例较大; 而在开花植株较稀的样方中, 多花的开花式样访问比例较高。植株周围的其他物种的开花情况也可能影响该植株的访花。Ghazoul(2006)发现当*Raphanus raphanistrum*的花与其他4种表型不同的植物的花一起组成开花式样时(在这个研究中, 开花式样被扩大至同一样方中不同植物开的所

有花), 植株被访问的次数增多。这种访花受到开花混合体密度和平衡性的调控。

开花式样大小对传粉的影响主要体现在传粉者吸引上。开花少, 吸引传粉者少; 开花多, 容易引起自交率的增加。开多少花最合算是有花植物开花式样进化的一个重要问题。因此, 对于开花式样大小的理解应该更多地与传粉环境联系。

2 开花类型(flower morph)

由于有花植物性系统复杂多样, 同一植株上可能存在不同类型的花, 使得开花式样在组成上也相当复杂。而不同类型的花在植物的有性生殖中所处的地位不同, 对于传粉者的吸引力也不一样, 因此对于花粉的散布会有一定的影响。

(1)同一植株上存在不同性别的两种花是有花植物中较为常见的一种情况。不同性别的花对传粉者的吸引并不相同, 很多实验都表明雄花和两性花较雌花更受传粉者欢迎(Bell, 1985; Kevan *et al.*, 1990; Ashman & Stanton, 1991; Muenchow & Delesalle, 1994; Ashman, 2000)。Bell(1985)曾经指出, 要理解性两型物种中小的雄花的适应意义, 必须理解花序对传粉者的吸引而非单花对传粉者的吸引。也就是说对于植物性两型的研究, 要从花的群体特征即开花式样的层次上进行, 这也是近些年来对于性两型进化含义研究的一个主要思路。

对于雌雄同株的物种而言, 雌花和雄花可能对传粉者的吸引不同。泽泻科慈姑属植物通常雌雄同株。Muenchow和Delesalle(1994)对*Sagittaria latifolia*和*S. australis*两种慈姑属植物开花式样的研究表明, 传粉者并不倾向于访问具有较大开花式样的雄花花序。对同属的慈姑(*S. trifolia*)而言, 传粉者对于雌花花序的增长更为敏感。慈姑花序从下到上依次开放, 雄花的数量是雌花的3倍多; 但两者的开放速率不同。雌花大多在两天内开完, 最多可以开17朵; 而雄花则要持续10来天, 每天不超过5朵, 在居群中形成雌雄花序在开花式样大小上的明显差异。Huang等(2006)通过人工控制雌花和雄花开花的多少设置由不同开花式样大小(3、6、9、12朵花)的雌花花序和雄花花序组成的实验组, 发现雌花花序对昆虫的吸引随花数的增多而增大, 但是多花的(9、12朵)雄花花序对昆虫的吸引力与6朵花的花序没有差异。

对于雄花两性花共存的物种而言, 两种类型的花对传粉者吸引的差异并不显著, 雄花的适应意义更多地与两性花的生殖成功紧密联系(Podolsky, 1992; Vallejo-Marín & Rausher, 2007)。例如由蜂鸟传粉的*Besleria triflora*具有雄花两性花两种花, Podolsky(1992)的研究表明, 雄花的存在并未实现其花粉供体的功能, 雄花的适应意义在于加大了开花式样, 从而提高了对传粉者的吸引; 另外, 花粉流的荧光标记表明仅当雄花存在时, 才提高了花粉的接收, 即提高了从两性花上输出花粉的效率。

雌花和两性花共存时, 虽然多数研究都表明雌花对于传粉者的吸引力较小, 但是Ashman和Stanton(1991)却发现对于具有雌花和两性花的植物*Sidalcea oregana*而言, 虽然雌株开的花较两性花植株的小, 但是, 雌株通过大量开花也能增加对传粉者的吸引。这也是一个从花的群体特征层次上理解植物性两型适应意义的例子。

(2)雌雄异熟(dichogamy)。雌雄异熟导致了两性花中出现了雌性生殖时期和雄性生殖时期, 使得同一植株上开的花出现了作为功能上的雌花和雄花的区别。处于不同生殖时期的花对不同种类传粉者的吸引力不同, 从而使得同株异花受粉的机会较少。比如说对于毛茛科植物*Aquilegia coerulea*, 鹰蛾传粉所访问的花数与别的传粉者没有区别, 但是由于其偏向于在一个植株上先访问雌期的花而提高了异交率(Brunet & Sweet, 2006)。对于人工控制雄蕊先熟的*Chamerion angustifolium*人工居群的研究也表明, 有雌雄异熟花与无雌雄异熟花的结实率虽然相当, 但是前者的异交率要高得多(Routley & Husband, 2003)。

(3)雌雄异位(herkogamy)。雌雄异位物种的雌雄器官在空间上出现了分离, 这被认为是一种避免花内自交的机制(Webb & Lloyd, 1986)。镜像花柱是一种花间的雌雄异位, 指的是花柱偏向花中轴的左边(左型花柱)或者右边(右型花柱)的现象。由于性器官位置的反转, 传粉者倾向于传递不同花型花间的花粉而不是同种花型花间的花粉(Bowers, 1975; Jesson & Barrett, 2002)。两种花型以不同比例组成开花式样, 其异交率也会发生相应变化。Jesson和Barrett(2002)在茄科植物*Solanum rostratum*中, 通过人为方式获得了直花柱型、单型镜像花柱型(既有左型花柱花又有右型花柱花)和二型镜像花柱型(只有

左型花柱花或者右型花柱花)3种花序;用等位酶方法来检验这3种花柱类型的异交率,结果表明,异交率随以上排列顺序依次递增。

(4)不同大小的花。花的大小也会影响传粉者访花。使花序上的花变小后,传粉者的访问次数也会减少,但是每次访问的花数却是上升的,所以Ishii和Harder(2006)认为大的花虽然不会减少每花接受访问的次数,但是可以减少同株异花传粉的发生。

(5)不同花色的花。花色变化在有花植物中普遍存在,至少有74个被子植物的科中都有这种现象(Weiss, 1991)。通常变色前的花比变色后的花提供更多的报酬,所以花色的变化对于传粉者来说是一种信号。但是,变色后的花通常还会在植株上保留较长的一段时间。这主要是为了增大开花式样,吸引访花者。例如豆科植物*Lupinus argenteus*花的旗瓣上有一个点,由黄色变为紫色表示花粉的减少,两种花一起组成开花式样。实验表明,传粉者不能在距植株0.4 m以外分辨出有报酬和无报酬的花,因此会选择多花的植株(Gori, 1989)。在有花色变化的马鞭草科物种*Lantana camara*中,刚开的花是黄色的,含有丰富的花蜜,1 d后花色变成橙色,再变成红色,后两种颜色的花基本上不含花蜜,但红色花可以开1-9 d。实验表明变色花的存在增大了开花式样,能远距离吸引更多的传粉者访花,而传粉者对颜色的偏好则在近距离内通过学习产生(Weiss, 1991)。变色花的存在虽有利于增大开花式样,但是过多变色花的存在,对于传粉成功形成阻碍。蒙氏马先蒿(*Pedicularis monbeigiana*)的白色花在接受花粉后会变成紫色,设置不同比例的白花和紫花组成同样大小的花序,发现全部由紫花组成的花序对熊蜂的吸引最弱,而且,紫花比例与接受成功访问的次数之间有显著的负相关关系(Sun *et al.*, 2005)。

(6)不同蜜量的花。蜜量多少也是影响传粉者访花的重要因素,产生不同量的蜜可导致觅食者访问少数花后离开植株,从而减少花粉折损(pollen discounting)。Biernaskie和Cartard(2004)在野外对9个种进行了观察,发现种内蜜量变化幅度和开花式样大小之间呈显著正相关。

开花类型是不同花部构成的花在植株上的总体体现,由于不同类型的花在花部构成上的差异(包括大小、颜色、报酬等)影响传粉者行为,不同类型的花接受访问的机会不同,导致最后交配结果的

差异。

3 花的排列方式(floral arrangement)

花在植株上的排列总是依据一定的规律,形成一定的空间结构,使得开花式样具有一定的空间属性。虽然花的排列方式也是开花式样的一个重要组成部分,但是对花的排列方式与花粉运动之间的关系还知之甚少(见Harder *et al.*, 2004)。Jordan和Harder(2006)认为不同的花排列方式对传粉者的觅食路径产生影响,从而决定了最终的交配结果。他们用人造花模拟了总状花序、伞形花序和圆锥花序,发现熊蜂在不同类型的花序上的访花数不同,总状花序上最少,圆锥花序上最多,与之相对的是觅食路径忠实性的降低。数学模型分析的结果表明,在所有花都输出和接受花粉的情况下,3种花序的自交传粉和花粉输出间差异很小;在花粉接受和花粉输出分离时,传粉者觅食路径的忠实性决定了交配机遇,总状花序自交传粉发生的机会大大小于伞形花序的,其花粉输出也是最多的。Hainsworth等(1983)通过构建人造花序的试验表明,传粉者在三维结构花序上的访花数要少于一维和二维结构的花序,也就是说空间结构的复杂程度对传粉者访花有影响。而自然界中的开花式样基本上都呈现出复杂的三维结构,对于传粉者的影响还需要进一步探究。

花序也具有一定的数量特征。植物可采取不同的策略:开多个花序每花序上开少量花,或少量的花序而每花序上开多朵花。例如Miyake和Sakai(2005)对具有总状花序的日本鼠尾草*Salvia nipponica*的研究发现,在高密度样方中,多个总状花序和每花序上开多朵花都能提高熊蜂的访问以及异交率;但是在低密度样方中,多个总状花序能提高熊蜂的访问,而每花序上开多朵花却没有。结果表明最适应的总状花序数目和单个总状花序上的花数与植株的开花密度有关(Miyake & Sakai, 2005)。

开多朵花的植物中同一花序上的花由于开花顺序的不同常在资源配置及花粉散布上出现差异。例如在*Nartheicum asiaticum*植株上,花由下往上依次开放,由于单花期的重叠,位置靠上的花开放时开花式样较大,这种多花的开花式样导致每朵花的花粉输出比例都较高,但是并没有导致一个较高的

胚珠受精率。与之对应的是由下往上胚珠数目的递减和雄蕊数目的递增(Ishii & Sakai, 2002)。

要理解植物开花式样的全部含义,就必须明白其重要组成部分花的排列方式的适应意义。开花式样的空间结构与传粉者吸引以及传粉者觅食时的能量消耗之间有紧密地联系,是今后传粉生物学工作中要考虑的重要问题之一。

4 开花式样的变化

一个花期内植物的开花式样是不断变化的。Tang 和 Huang(2005)对雨久花科植物 *Monochoria korsakowii* 在整个花期内进行观察,发现开花式样大小在植株和居群的整个花期内是变化的,开花的初期和末期的开花式样相对来说要小一些。这种变化与花粉运动密切相关。哥伦比亚安第斯山东部的一种灌木 *Befaria resinosa* 在整个花期内开花式样有较大的波动,少花的开花式样可以使得花粉流传播范围比较远,而长距离的花粉流可能对多花的开花式样造成的近交产生拮抗作用(Melampy, 1987)。

开花式样同时还具有一定的可塑性。植物可以通过花期长短来调控开花式样的大小(对于单花期较长的植物而言)。开花式样的可塑性使得植株在传粉者少的情况下增加对传粉者的吸引,在传粉者多的情况下则可以减少自交传粉(Harder & Johnson, 2005)。另外,有研究表明开花数目和花的大小之间有一个权衡(trade-off)的关系(Worley *et al.*, 2000; Frey *et al.*, 2007),但是,短期开花式样的进化,并不受这种权衡关系的制约(Worley & Barrett, 2000)。

植株的开花式样也会因植食作用而发生变化,例如Karban和Strauss(1993)发现 *Erigeron glaucus* 顶端的花常常被毛虫吃掉,作为补偿,侧生的花苞数会增多,这样,虽然总花数并不发生变化,但开花式样在排列方式上发生了一定的变化。而对于百合科植物 *Pancratium sickenbergeri* 而言,植食程度较严重的植株产生的花序要比植食程度较轻的植株花序矮,高的花序因为可以给传粉者提供更多的报酬而更受传粉者喜爱(Ruiz *et al.*, 2006)。开花式样的变化多与传粉环境变化相关联,有助于理解有花植物在花期内生殖资源的合理配置。

5 我国对开花式样研究的现状和展望

由于传粉生物学在我国的起步较晚,所以对于

花的认识目前主要集中在花部构成方面,对于花的群体特征的研究还比较少。我国开花式样的研究最早在慈姑属植物中进行,floral display曾翻译为花的开放式样(黄双全等,1999;杨春锋和郭友好,2005)。在最近的一些传粉生物学综述中,开花式样也被多次提及(黄双全和郭友好,2000;何亚平和刘建全,2003;杨春锋和郭友好,2005;张玉芬和张大勇,2006),说明我国的传粉生物学研究者也越来越认识到开花式样在被子植物交配系统中的重要性,也开始意识到要从花的群体特征上对花的进化进行理解。不过,对于开花式样的专门性研究却还是很少,只在列当科、泽泻科和雨久花科植物中有报道(Sun *et al.*, 2005; Tang & Huang, 2005; Huang *et al.*, 2006)。

随着传粉生物学研究的深入,人们希望通过对开花式样的研究,更好地理解有花植物各种适应性系统的适应意义所在。在认识了开花式样较为表层的特征后,研究者们开始探讨更为深入的问题,作者认为今后的研究将朝向三个基本方向进行:一是将开花式样的各组分以及花部构成联系起来,考虑它们之间的相互作用,以及这些相互作用如何影响植物的传粉;二是将花的群体特征进一步扩大,更多地考虑到开花式样的背景对传粉者选择的影响;三是对不同的开花式样的进化路线进行探讨。总之,对影响有花植物传粉的各种因素的综合考虑将是今后认识花部特征研究的一个重要内容。

致谢:感谢评审专家及编辑在本文修改过程中提出的有益建议。

参考文献

- Ashman TL, Stanton ML (1991) Seasonal variation in pollination dynamics of the sexually dimorphic species, *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae). *Ecology*, **72**, 993–1003.
- Ashman TL, Swetz J, Shivitz S (2000) Understanding the basis of pollinator selectivity in sexually dimorphic *Fragaria virginiana*. *Oikos*, **90**, 347–356.
- Barrett SCH, Harder LD (1996) Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 73–79.
- Barrett SCH (1998) The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, **3**, 335–341.
- Bell G (1985) On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, **224**, 223–265.
- Benitez-Vieyra S, Medina AM, Glinos E, Cocucci A (2006) Pollinator-mediated selection on floral traits and size of

- floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweat bee-pollinated orchid. *Functional Ecology*, **20**, 948–957.
- Biernaskie JM, Cartar RV (2004) Variation in rate of nectar production depends on floral display size: a pollinator manipulation hypothesis. *Functional Ecology*, **18**, 125–129.
- Bowers KAW (1975) The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, **62**, 633–638.
- Brunet J, Sweet HR (2006) Impact of insect pollinator group and floral display size on outcrossing rate. *Evolution*, **60**, 234–246.
- Buide ML (2006) Pollination ecology of *Silene acutifolia* (Caryophyllaceae) floral traits variation and pollinator attraction. *Annals of Botany*, **97**, 289–297.
- Feldman TS (2006) Pollinator aggregative and functional responses to flower density: does pollinator response to patches of plants accelerate at low-densities? *Oikos*, **115**, 128–140.
- Frey FM, Delph LF, Dinneen B, Twomey C (2007) Evolution of sexually dimorphic flower production under sexual, fertility, and viability selection. *Evolutionary Ecology Research*, **9**, 1–19.
- Galloway LF, Cirigliano T, Gremski K (2002) The contribution of display size and dichogamy to potential geitonogamy in *Campanula americana*. *International Journal of Plant Science*, **163**, 133–139.
- Ghazoul J (2006) Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*, **94**, 295–304.
- Gori DF (1989) Floral color change in *Lupinus argenteus* (Fabaceae): why should plants advertise the location of unrewarding flowers to pollinators? *Evolution*, **43**, 870–881.
- Grindeland JM, Sletvold N, Inas RA (2005) Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology*, **19**, 383–390.
- Hainsworth FR, Mercier T, Wolf LL (1983) Floral arrangements and hummingbird feeding. *Oecologia*, **58**, 225–229.
- Harder LD, Barrett SCH (1995) Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*, **373**, 512–515.
- Harder LD, Barrett SCH (1996) Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (eds Lloyd DG, Barrett SCH), pp. 140–190. Chapman & Hall, New York.
- Harder LD, Johnson SD (2005) Adaptive plasticity of floral display size in animal-pollinated plants. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, **272**, 2651–2657.
- Harder LD, Jordan CY, Gross WE, Routley MB (2004) Beyond floriculture: the pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology*, **19**, 137–148.
- He YP (何亚平), Liu JQ (刘健全) (2003) A review on recent advances in the studies of plant breeding system. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **27**, 151–163. (in Chinese with English abstract)
- 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)
- Huang SQ (黄双全), Jin BF (靳宝锋), Wang QF (王青锋), Guo YH (郭友好) (1999) Floral display and pollen flow in a natural population of *Sagittaria trifolia*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41**, 726–730. (in Chinese with English abstract)
- Huang SQ, Tang LL, Sun JF, Lu Y (2006) Pollinator response to female and male floral display in a monoecious species and its implications for the evolution of floral dimorphism. *New Phytologist*, **171**, 417–424.
- Ishii HS, Sakai S (2001) Implications of geitonogamous pollination for floral longevity in *Iris gracilipes*. *Functional Ecology*, **15**, 633–641.
- Ishii HS, Sakai S (2002) Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, **89**, 441–446.
- Ishii HS (2006) Floral display size influences subsequent plant choice by bumble bees. *Functional Ecology*, **20**, 233–238.
- Ishii HS, Harder LD (2006) The size of individual *Delphinium* flowers and the opportunity for geitonogamous pollination. *Functional Ecology*, **20**, 1115–1123.
- Jesson LK, Barrett SCH (2002) Solving the puzzle of mirror-image flowers—the genetically controlled orientation of floral sex organs encourages cross-pollination. *Nature*, **417**, 707.
- Jordan CY, Harder LD (2006) Manipulation of bee behavior by inflorescence architecture and its consequences of plant mating. *The American Naturalist*, **167**, 496–509.
- Karban R, Strauss SY (1993) Effects of herbivores on growth and reproductive of their perennial host, *Erigeron glaucus*. *Ecology*, **74**, 39–46.
- Karron JD, Mitchell RJ, Holmquist KG, Bell JM, Funk B (2004) The influence of floral display size on selfing rates in *Mimulus ringens* (Scrophulariaceae). *Heredity*, **92**, 242–248.
- Kevan PG, Eisikowitch D, Ambrose JD, Kemp JR (1990) Cryptic dioecy and insect pollination in *Rosa setigera* Michx. (Rosaceae), a rare plant of Carolinian Canada. *Biological Journal of the Linnean Society*, **40**, 229–244.
- Kudo G, Harder LD (2005) Floral and inflorescence effects on variation in pollen removal and seed production among six legume species. *Functional Ecology*, **19**, 245–254.
- Makino TT, Ohashi K, Sakai S (2007) How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a plant? *Functional Ecology*, **21**, 87–95.
- Melampy MN (1987) Flowering phenology, pollen flow and fruit production in the Andean shrub *Befaria resinosa*. *Oecologia*, **73**, 293–300.
- Mitchell RJ, Karron JD, Holmquist KG, Bell JM (2004) The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation patterns. *Functional Ecology*, **18**, 116–124.

- Miyake YC, Sakai S (2005) Effects of number of flowers per raceme and number of racemes per plant on bumblebee visits and female reproductive success in *Salvia nipponica* (Labiatae). *Ecological Research*, **20**, 395–403.
- Muenchow GE, Delesalle V (1994) Pollinators response to male floral display size in two *Sagittaria* (Alismataceae) species. *American Journal of Botany*, **81**, 568–573.
- Ohashi K, Yahara T (1998) Effects of variation in flower number on pollinator visits in *Cirsium purpuratum* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **85**, 219–224.
- Ohashi K, Yahara T (2002) Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: counterintuitive behaviour of nectar-collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. *Functional Ecology*, **16**, 492–503.
- Podolsky RD (1992) Strange floral attractors: pollinators attraction and the evolution of plant sexual systems. *Science*, **258**, 791–793.
- Routley MB, Husband BC (2003) The effect of protandry on siring success in *Chamerion angustifolium* (Onagraceae) with different inflorescence sizes. *Evolution*, **57**, 240–248.
- Ruiz N, Saltz D, Ward D (2006) Signal selection in a desert lily, *Pancreatium sickenbergeri*. *Evolutionary Ecology Research*, **8**, 1461–1474.
- Schemske DW (1980) Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution*, **34**, 489–493.
- Stephenson AG (1979) An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Evolution*, **33**, 1200–1209.
- Sun SG, Liao K, Xia J, Guo YH (2005) Floral colour change in *Pedicularis monbeigiana* (Orobanchaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **255**, 77–85.
- Tang LL, Huang SQ (2005) Variation in daily floral display and the potential for geitonogamous pollination in two monomorphic enantiostylous *Monochoria* species. *Plant Systematics and Evolution*, **253**, 201–207.
- Thompson JD (2001) How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia*, **126**, 386–394.
- Trapnell DW, Hamrick JL (2006) Floral display and mating patterns within populations of the neotropical epiphytic orchid, *Laelia rubescens* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, **93**, 1010–1017.
- Vallejo-Marín M, Rausher MD (2007) The role of male flowers in andromonoecious species: energetic costs and siring success in *Solanum carolinense* L. *Evolution*, **61**, 404–412.
- Webb CJ, Lloyd DG (1986) The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*, **24**, 163–178.
- Weiss MR (1991) Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature*, **354**, 227–229.
- Worley AC, Baker AM, Thompson JD, Barrett SCH (2000) Floral display in *Narcissus*: variation in flower size and number at the species, population, and individual levels. *International Journal of Plant Science*, **161**, 69–79.
- Worley AC, Barrett SCH (2000) Evolution of floral display in *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae): direct and correlated responses to selection on flower size and number. *Evolution*, **54**, 1533–1545.
- 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)
- Zhang YF (张玉芬), Zhang DY (张大勇) (2006) Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **30**, 174–183. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 周玉荣)