

青藏高原特有植物祁连獐牙菜(龙胆科)的花综合征与虫媒传粉

^{1,2}段元文 ¹刘建全*

¹(中国科学院西北高原生物研究所青藏高原生物进化与适应开放实验室 西宁 810001)

²(中国科学院研究生院 北京 100039)

Floral syndrome and insect pollination of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Swertia przewalskii* (Gentianaceae)

^{1,2}DUAN Yuan-Wen ¹LIU Jian-Quan*

¹(Laboratory of the Qinghai-Tibet Plateau Biological Evolution and Adaptation, Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

²(Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract A combination of dichogamy and herkogamy in hermaphroditic plants is an effective mechanism to encourage outcrossing and avoid selfing. In this paper, we studied whether such a mechanism completely avoids geitonogamous selfing in *Swertia przewalskii* Pissjauk., a perennial endemic to the Qinghai-Tibet Plateau. We studied the floral syndrome of this species and found that its flowers are characteristic of dichogamy and herkogamy. Each individual plant of this species has an average of three flowers ranging from one to six, at both staminate and pistillate stages with a ratio of 2:1 in full anthesis. No autonomous selfing was found in the breeding experiments, indicating that this species is pollinator-dependent for seed. But artificial selfing production for geitonogamy produced high seed set, which implies that selfing can not be completely avoided if effective pollinators move continuously between flowers within an individual plant. A variety of insects were observed to visit *S. przewalskii*, but the most effective and common pollinators were *Bombus keshimirensis* Friese (Bumbidae) and *Apis mellifera* L. (Apidae). A further statistic observation of these two effective pollinators indicated that they showed no preference to either staminate or pistillate flowers but always visited them from the lower flowers to upper ones within individuals. We further calculated the frequency of their visits between and within individual plants. Among the pollinators' bouts, the proportion of geitonogamous visits within an individual plant occupied about 37%. Such a case implied that geitonogamous selfing was not avoided in *S. przewalskii* in spite of floral dichogamy and herkogamy, suggesting that dichogamy and herkogamy in hermaphroditic plants play a more important role in reducing interference between male and female function than in encouraging outcrossing.

Key words *Swertia przewalskii*, dichogamy, herkogamy, outcrossing, geitonogamous selfing, bisexual interference.

摘要 雌雄异熟和异型花在一些被子植物中的共同存在被认为是一种有效避免两性花植物自交并促进异交的机制。本文报道青藏高原特有植物祁连獐牙菜 *Swertia przewalskii* Pissjauk. 的花同时具有雌雄异熟

2003-03-24 收稿, 2003-07-14 收修改稿。

基金项目: 国家自然科学基金项目(30270253); 中国科学院知识创新工程方向性项目(KSCX-SW-106); 全国优秀博士论文专项基金(Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30270253), Key Knowledge Innovation Project of the Chinese Academy of Sciences (KSCX-SW-106) and Special Fund for Outstanding PhD Dissertations from the Chinese Academy of Sciences)。

*通讯作者(Author for correspondence. E-mail: ljdxqy@public.xn.qh.cn; Tel.: 0971-6153387; Fax: 0971-6143282)。

和异型花这两种特征。在此基础上,我们详细观察了该植物访花昆虫的访花行为,主要探讨这种促进异花传粉的机制是否能完全避免株内异花传粉的自交。繁育系统试验证明祁连獐牙菜单花套袋不结实,说明雌雄异熟和异型花的花特征完全避免了单花的自花传粉,自然结实必须依赖昆虫传粉才能完成。然而,该植物却是高度自交亲和的,因为人工株内异花自交具有较高的种子结实率。每个植株在盛花期开放 1-6 朵,平均具有 3 朵开放的雄性期或者雌性期的花,二者的比例为 2:1,在植株上的分布没有规律。我们观察到多种昆虫访问该植物的花,其中,克什米尔熊蜂 *Bombus keshimirensis* Friese 和蜜蜂 *Apis mellifera* L. 是该植物最常见与最有效的传粉者。进一步的观察发现,这两类传粉昆虫对雌性阶段和雄性阶段的花的访问没有选择,但在一个植株上访花顺序的总体趋势是由下向上的。它们在同一植株上访花数超过 1 朵的访问比例约占 37.1%。因此可以初步推断,祁连獐牙菜中异型花和雌雄异熟现象的共同存在并没有完全避免同株异花传粉导致的自交。结果支持两性花中的这种雌雄异熟和异型花现象可能在避免两性冲突上具有更为重要的功能。

关键词 祁连獐牙菜; 雌雄异熟; 异型花; 异交; 同株异花传粉自交; 两性冲突

雌雄异熟 (dichogamy) 和异型花 (herkogamy) 是两性花植物的雄蕊和雌蕊在时间和空间上分离的现象,这两种机制在两性花植物中广泛存在 (Renner, 2001)。这两种机制在植物中的共同存在长期以来被认为主要是促进植物异花传粉、避免自交 (Lloyd & Webb, 1986; Webb & Lloyd, 1986); 但最近的模型模拟以及理论研究揭示这种现象可能更为主要的功能是避免两性冲突 (bisexual interference) (Barrett, 1998, 2002)。龙胆科的许多植物同时具有雌雄异熟和异型花现象 (Webb & Littleton, 1987; Bynum & Smith, 2001; Petanidou et al., 1991, 1995, 1998, 2001), 但是对这种机制的生物学效应缺少深入的实验研究; 这种机制的主要功能是避免自交还是两性冲突? 为此,我们选择青藏高原特有和濒危植物祁连獐牙菜 *Swertia przewalskii* Pissjak. 作为代表,研究了该植物的花综合征 (floral syndrome), 发现在该植物仍然存在这两种机制,进而观察了传粉昆虫的访花行为,主要探讨这两种机制是否避免了该植物的完全自交。

獐牙菜属植物约有 150 种,是龙胆科具有辐状花冠类型中最大的一个属,主要分布在中国的青藏高原及其邻近的高山地区 (何廷农等, 1994)。但迄今为止,有关该属植物传粉生物学的报道很少。祁连獐牙菜是青藏高原隆升产生的特有种之一 (Liu et al., 2001), 仅分布于青海省的祁连县和门源县海拔 3200 - 4300 m 的范围内,主要生长在河边和沼泽周围的湿地上,植株个体稀少,并且生长地周围 (10 m 范围内) 经常无同期开花植物。在同一地域开花的植物,主要有菊科 Compositae 橐吾属 *Ligularia* Cass. 植物和风毛菊属 *Saussurea* DC. 植物以及部分毛茛科 Ranunculaceae 植物,如翠雀属 *Delphinium* L. 植物和毛茛属 *Ranunculus* L. 植物等。本文对祁连獐牙菜花综合征和虫媒传粉的研究,对于理解龙胆族中辐状花冠种类的起源与物种进化辐射以及青藏高原高山植物对极端环境的生存适应机制具有重要的参考价值。

1 研究地点和方法

野外观察和试验的地点设在青海省门源县中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站 (以下称为海北站)。海北站地处青藏高原东北部,北纬 37°29' - 37°45', 东经 101°12' - 101°23', 海拔约 3200 m, 年平均温度为 -1.7℃, 平均降雨量 426 - 860 mm (Zhao & Zhou, 1999)。随机选取 10 朵将要开放的花,观察花的开放过程,记录雌雄蕊的持续时期,从早

上 8:00 到晚上 18:00 每隔 1 小时观察 1 次。在种群的盛花期,分别测量不同性表达阶段花的雄蕊和雌蕊长度以及雄蕊群的直径,并比较两个阶段是否存在差异。调查植株的花综合征,统计每个植株上产生的花总数、开花数目及雌性阶段和雄性阶段花的比例,以及这些雌雄阶段花在植株上的分布位置。

在对繁育系统的研究中,我们进行了以下试验:(1)自然授粉(natural pollination);(2)去雄后自然授粉(natural pollination after emasculation);(3)不去雄套袋(isolation without emasculation);(4)去雄套袋(isolation after emasculation);(5)人工同株异花授粉,即利用同一植株上的花粉为另一朵花授粉(artificial geitonogamy);(6)人工异株异花授粉(artificial xenogamy)。去雄操作均在花药未散粉时进行,套袋的时间均在柱头未张开以前;试验(3)在花蕾期进行。人工授粉的时间依据种群中花柱头的张开时间而定。8 月底种子成熟而果实未裂开时采收种子,放在纸袋内让果实自然裂开,统计结实率。

我们首先观察和统计了访花昆虫种类,然后对这些昆虫的访花行为、访花频率进行了详细观察和统计。访花频率的观察采用 Arroyo 等(1985)的方法。选定一定数量的固定植株,以这些植株上的固定花为对象,记录所有来访昆虫的访花次数和行为(主要记录该昆虫在花上或花中活动时是否接触柱头)。考虑到人的视觉范围和可能的干扰,熊蜂和蜜蜂的记录和其他昆虫分开,且在 3 m 外观察,而其他昆虫则在 1 m 外观察(共 3 天,21 h),访花频率用次/花/min 表示。经过前期的观察,我们发现克什米尔熊蜂 *Bombus keshimirensis* Friese 和蜜蜂 *Apis mellifera* L. 是该植物最常见、也可能是最有效的传粉昆虫,然后集中时间对这两种昆虫在每植株上的访花数目和访花方向进行了统计;主要采用跟踪每个昆虫访花的方法,即统计每个昆虫在一个植株上访问了多少朵花以及接触访花的方向。

捕捉到的所有访花昆虫经初步鉴定后,用扫描电子显微镜(Hitachi S-800)扫描部分代表昆虫身上所携带的花粉,并与从祁连獐牙菜花药所取花粉的纹饰做对比;所携带的其他植物花粉通过文献资料查对。

2 观察结果

2.1 花综合征

祁连獐牙菜在 7 月底开始进入花期,位于植株顶端的花首先开放,其余花的开放顺序没有规律,8 月底至 9 月初种子成熟。雄性先熟,每朵花萼片、花瓣和雄蕊的数量多数为 5,极少数是 4 或 6;雌蕊 1 个;每个花瓣基部有 2 个蜜腺(样本量 $n = 300$,下同)。在自然状态下单花花期持续 6.3 ± 1.5 d ($n = 9$)。花瓣张开后,围绕在雌蕊周围的蓝色花药开始散粉,在正常的天气情况下,散粉持续 5.2 ± 3.3 h ($n = 5$);散粉结束后,花药随着花丝开始向周围移动(图 2:A, D, E, G),柱头张开直到花瓣最后闭合,持续 76.9 ± 47.3 h ($n = 7$)。祁连獐牙菜雄性阶段和雌性阶段的雌、雄蕊的长度及雄蕊群的直径如图 1 所示。统计结果表明,不同阶段的雄蕊长度($F = 2.52$, $P = 0.124$)没有显著的差异;然而不同阶段的雌蕊长度($F = 19.56$)、雄蕊群的直径($F = 47.18$)均有显著差异($P < 0.01$),说明祁连獐牙菜的花具有雄性先熟和异型花的特征。对植株的调查发现,每个植株共产生 4 - 12 朵花,平均 8 ± 3 朵($n = 232$);在盛花期每株上开花数为 1 - 6 朵花,平均 3 ± 2 朵($n = 232$),其中处

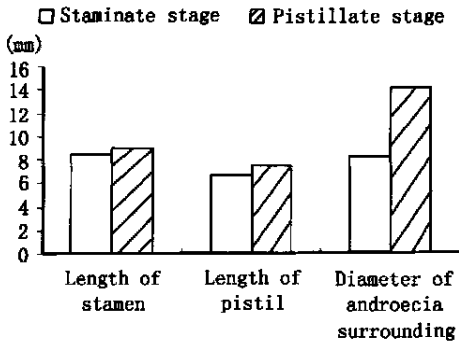


图1 祁连獐牙菜不同阶段雌、雄蕊的长度及雄蕊群直径
 Fig. 1. Length of stamen, pistil and diameter of androecia surrounding in *Swertia przewalskii*.

于雌性期、雄性期的比例大约为 2:1,雌雄阶段的花在一个植株无明显的分布规律,即从上往下,或者从下往上开放。

2.2 繁育系统

繁育系统各种处理的种子结实率如表 1 所示。不去雄套袋和去雄套袋的处理都没有结实,说明祁连獐牙菜既不能进行每个单花的自花传粉,也不能通过无融合生殖 (apomixis) 产生种子。自然授粉和去雄后自然授粉两种处理均具有较高的种子结实率,证明在自然条件下昆虫传粉的情况下,该植物能正常结实。人工同株异花授粉处理具有较高的种子结实率,证明祁连獐牙菜是高度自交亲和的。

2.3 访花昆虫

共观察到约 6 种昆虫访问祁连獐牙菜的花。在开花盛期共对 12 株祁连獐牙菜的 61 朵花进行了 3 天 (21 h) 的观察,发现克什米尔熊蜂 (图 2:A, B, C) 和蜜蜂 (图 2:D, E, F) 是祁连獐牙菜的主要访花昆虫,而且具有较高的访花频率 (熊蜂:0.0101 ± 0.0063 次/花/min; 蜜蜂:0.0116 ± 0.0133 次/花/min)。通常两类昆虫的访花行为相似,虫体的一侧接触花冠或者张开的雄蕊,口器伸向蜜腺取食花蜜,然后昆虫围绕柱头转动直到完成对一朵花的取食 (图 2:C, F); 如果花较小或花冠张开较小,昆虫虫体则伏在花上 (图 2:A, E)。访花过程中昆虫的后足或腹部在花的女性阶段接触正在散粉的花药,在雌性阶段则接触张开的柱头,从而完成祁连獐牙菜的传粉过程。电镜扫描的结果表明熊蜂和蜜蜂的后足和虫

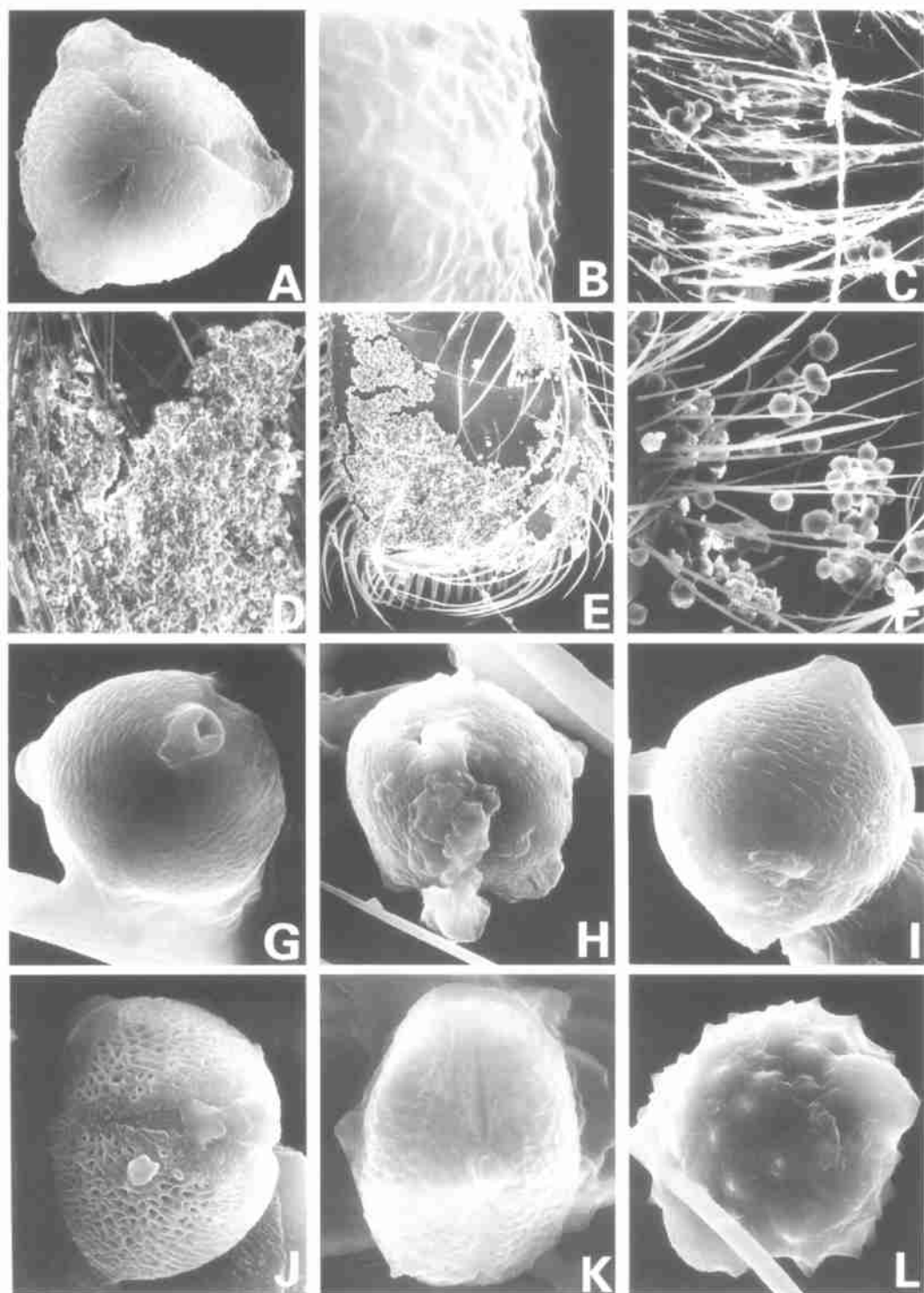
表 1 不同处理的祁连獐牙菜的结实率

Table 1 Seed set of *Swertia przewalskii* under different treatments

传粉处理 Pollination treatment	结实率 (平均值 ± 标准差) Seed set (Mean ± SE)	样本量 No. of sample
自然授粉 Natural pollination	0.71 ± 0.16	27
去雄套袋 Isolation after emasculation	0	53
不去雄套袋 Isolation without emasculation	0	25
去雄后自然授粉 Natural pollination after emasculation	0.62 ± 0.28	15
人工同株异花授粉 Artificial geitonogamy	0.52 ± 0.23	39
人工异株异花授粉 Artificial xenogamy	0.56 ± 0.21	33

图 2 A. 熊蜂在许多花同时开放的祁连獐牙菜植株上访问。B. 熊蜂的腹部接触柱头。C. 熊蜂的后足接触柱头。D. 蜜蜂访问雌性阶段的花。E. 蜜蜂访花时花粉筐接触柱头。F. 蜜蜂访问雄性阶段的花。G. 地蜂科的昆虫偶尔访问 *S. przewalskii* 为花粉和接触柱头。
 Fig. 2. A, A bumblebee visiting individual plant with many flowers in anthesis. B, The abdomen of bumblebee touching stigma. C, The hind leg of bumblebee touching stigma. D, A visiting bee in pistillate flower of *S. przewalskii*. E, The pollen cup of bee touching stigma of *S. przewalskii*. F, A visiting bee in staminate flower of *S. przewalskii*. G, Some species of Andrenidae occasionally visiting *S. przewalskii* for pollen and touching stigma of *S. przewalskii*.





体腹部都携带有祁连獐牙菜的花粉(图 3:C,D,E,G,H)。观察到的其他昆虫中有极少数的地蜂科 Andrenidae 昆虫(图 2:G)也访问祁连獐牙菜,虽然这类昆虫的虫体上也携带有祁连獐牙菜的花粉(图 3:F,I),而且这类昆虫偶尔也与柱头接触(图 2:G),但由于其较小的身体以及有限的活动能力,这类昆虫只能为极少数的花传粉,不能作为整个祁连獐牙菜种群的有效传粉昆虫;其他昆虫如苍蝇仅在花上做短暂的停留,不能为祁连獐牙菜传粉。野外发现两类有效传粉昆虫的飞行距离较远,它们也同时访问祁连獐牙菜沼泽地之外的同期开花植物,如菊科和毛茛科植物;我们在电镜下观察也发现它们携带有较多的非祁连獐牙菜花粉(图 3:J,K,L)。

对克什米尔熊蜂和蜜蜂(共 69 头)在植株上访花行为的观察表明,两类昆虫在一个植株上的访花数目不确定,访问 1 朵、2 朵、3 朵、4 朵和 5 朵花的比例分别为 62.9%、27.5%、7.3%、1.5%和 0.8%(两种昆虫访问的花的总数, $n = 1052$) (表 2)。其中访问 1 朵花的比例最大,访问 2 朵以上的比例是 37.1%,暗示同株异花传粉发生的可能性很大。两类昆虫在一个植株上访花顺序的总体趋势是从下向上($n = 26$) (表 3)。

表 2 访花昆虫在一个植株上的访花数目(样本量 $n = 1052$)

Table 2 Number of flowers visited by one visitor on individual plant ($n = 1052$)

一个植株上的访花数目 Number of visited flower on individual plant	被访植株总数目 Number of visited plants	所占调查植株总数的比例(%) Ratio of number of visited plants to all plants investigated (%)
1	662	62.9
2	289	27.5
3	77	7.3
4	16	1.5
5	8	0.8

表 3 访花昆虫在一个植株上的访花顺序(样本量 $n = 26$)

Table 3 Visiting order of a visitor on individual plant ($n = 26$)

	访花顺序 Visiting order		
	向上 Upward	向下 Downward	同一高度 In the same height
熊蜂 <i>Bombus keshimirensis</i>	7	0	14
蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	6	0	4

图 3 A. 祁连獐牙菜的花粉。B. 祁连獐牙菜花粉的表面纹饰。C. 熊蜂腹部携带的祁连獐牙菜的花粉。D. 熊蜂后足携带的祁连獐牙菜的花粉。E. 蜜蜂后足携带的祁连獐牙菜的花粉。F. 地蜂后足携带的祁连獐牙菜的花粉。G. 蜜蜂后足携带的祁连獐牙菜的花粉的放大。H. 熊蜂腹部和后足携带的祁连獐牙菜的花粉的放大。I. 地蜂后足携带的祁连獐牙菜的花粉的放大。J. 蜜蜂后足携带的其他种(龙胆科)的花粉。K. 熊蜂后足携带的其他种(毛茛科)的花粉。L. 地蜂后足携带的其他种(菊科)的花粉。

Fig. 3. A, Pollen of *Swertia przewalskii*. B, Surface of pollen of *S. przewalskii*. C, Pollen of *S. przewalskii* on abdomen of bumblebee. D, Pollen of *S. przewalskii* on hind leg of bumblebee. E, Pollen of *S. przewalskii* on hind leg of bee. F, Pollen of *S. przewalskii* on hind leg of some species of Andrenidae. G, Magnification of pollen of *S. przewalskii* on hind leg of bee. H, Magnification of pollen of *S. przewalskii* on abdomen and hind leg of bumblebee. I, Magnification of pollen of *S. przewalskii* on hind leg of some species of Andrenidae; J, Pollen of other species (Gentianaceae) on hind leg of bee. K, Pollen of other species (Ranunculaceae) on hind leg of bumblebee. L, Pollen of other species (Compositae) on hind leg of some species of Andrenidae. A, G, J, $\times 2700$; B, $\times 9900$; C, $\times 180$; D, $\times 90$; E, $\times 54$; F, $\times 198$; H, I, $\times 2250$; K, $\times 4500$; L, $\times 1800$.

3 讨论

祁连獐牙菜在开花初期,花药首先开始散粉。散粉结束后,花药随着花丝向周围移动,然后柱头张开直到花冠最后闭合。与其他的龙胆科植物(Webb & Littleton, 1987; Bynum & Smith, 2001; Petanidou et al., 1991, 1995, 1998, 2001)相似,祁连獐牙菜的雄蕊和雌蕊在时间和空间上发生了严格的分离,雌雄异熟和异型花现象在祁连獐牙菜中共同存在。祁连獐牙菜不能进行自花传粉(autonomous self-pollination)。在昆虫访问处于雄性阶段花的过程中,即使存在昆虫震落的花粉,但由于花的柱头没有张开,不能接受花粉,所以昆虫的访花行为也不会引起祁连獐牙菜的自花传粉,从而避免了便利自花传粉(facilitated self-pollination)的发生。因此,在自然条件下,祁连獐牙菜不能自花传粉,必须依靠传粉昆虫协助其完成传粉过程。

在高山环境中,传粉昆虫的种类和数量都比较少,活动频率也比较低(Murray, 1987; Kearns & Inouye, 1994; Bingham & Orthner, 1998),从而增加了这种依赖昆虫传粉植物生殖保障的风险,特别是对于那些依赖专一性昆虫传粉的植物来说更是如此(Köner, 1999)。但是我们的观察发现,两种有效传粉昆虫对祁连獐牙菜的访问频率比其他高山植物高(0.0217次/花/min)。南美安第斯山34种高山植物主要传粉昆虫在3200-3600m的访花频率为0.0029次/花/min(Arroyo et al., 1985);北美高山植物*Campanula rotundifolia* L.的传粉昆虫在3300-3500m的访花频率为0.0017次/花/min(Bingham & Orthner, 1998)。即使同一地点的龙胆科植物麻花苳*Gentiana straminea* Maxim.的平均访花频率也只有0.005次/花/min(未发表数据)。此外,几乎所有已有报道的龙胆科植物均是熊蜂传粉(Webb & Littleton, 1987; Bynum & Smith, 2001; Petanidou et al., 1991, 1995, 1998, 2001);然而,除克什米尔熊蜂之外,我们发现蜜蜂也能为祁连獐牙菜传粉。这可能与已经报道的龙胆科植物均是管状花有关,这些龙胆科植物具有较深的花冠筒,蜜腺位于花冠筒基部或者子房基部,只有熊蜂类昆虫较长的口器才能与之匹配(Webb & Littleton, 1987; Bynum & Smith, 2001; Petanidou et al., 1991, 1995, 1998, 2001)。而祁连獐牙菜具辐状花,花冠深裂,几乎没有冠筒,对于取食花蜜的昆虫的口器长度没有特殊要求,这也可能是该植物具有多类访问昆虫的主要原因。昆虫在访问祁连獐牙菜过程中以取食花蜜为主,我们未观察到专门取食花粉的昆虫,因此传粉的完成只是昆虫取食的副产物。可以断定昆虫对花的选择不取决于花粉量的多少。祁连獐牙菜这种非专一性昆虫传粉和传粉昆虫访花频率高的生物学特征十分有利于该植物在极端环境下的生殖保障。

尽管祁连獐牙菜的花综合征促进异交,避免了单花的自交,但是昆虫的部分访问在同一个植株上存在连续性。即使昆虫在植株上访花顺序的总体趋势是由下向上的,但由于同一植株上雄性阶段和雌性阶段的花随机分布,因而同株异花传粉导致的自交完全有可能发生。最近,由于对两性花中雌雄异熟和异型花功能的关注,许多实验性的研究揭露出植物昆虫访花行为和植物开花式样之间的相互关联性,发现在一些类群中由于传粉昆虫访花行为的特殊性,从而完全避免了自交。Ishii 和 Sakai (2002)发现在*Nartheicum asiaticum* Maxim.中,同株异花传粉自交发生的可能性很小,因为在这种植物中,不管花的开放式样如何,它的有效传粉昆虫在一个植株上只访问一朵花。Bhardwaj 和 Eckert (2001)的研究发

现在 *Butomus umbellatus* L. 中同株异花传粉也可以完全避免, 因为虽然昆虫的访花顺序没有规律而且在一个植株上访花数目也不确定, 但雌雄异熟在一个植株上是同步发生的。而另外一些类群则与祁连獐牙菜相似, 没有完全避免同株异花传粉导致的自交。在 *Campanula americana* L. 中, 传粉者经常在同一植株内, 先访问雄性阶段的花, 然后再访问雌性阶段的花, 从而不可避免地造成了株内异花传粉的自交, 并且这种自交趋势随着花序的增大而加强 (Galloway et al., 2002)。具有严格开花顺序的植物, 如乌头属植物 *Aconitum lycoctonum* L., 即使昆虫在同一花序内是严格先访问雌性阶段的花, 然后再访问雄性阶段的花, 在同一植株内不同花序之间的跳跃式访花也必然导致株内异花传粉造成的自交 (Utel-li & Roy, 2000)。对于像祁连獐牙菜这种开花顺序没有规律, 雌、雄阶段的花在一个植株上随机分布的植物来说, 昆虫只有在每一植株上访问一朵花才能完全避免自交的发生。但对祁连獐牙菜访花昆虫的统计结果显示, 访花昆虫在一个植株上访花数目超过 2 朵的比例达到 37.1%, 因而不可避免地导致同株异花传粉自交的发生。虽然祁连獐牙菜花综合征的雌雄异熟和异型花现象促进植物异交, 却由于花的开放式样和传粉昆虫在同一植株的连续访花行为引起植物的同株异花传粉, 从而导致植物不可避免地发生自交。因此, 我们的经验性研究结果支持理论和模型模拟提出的类似祁连獐牙菜两性花中的雌雄异熟和异型花在具有促进异交功能的同时, 更为重要的可能是在避免两性冲突方面具有重要作用, 因为它们并没有完全避免株内自交 (Barrett, 1998, 2002), 但这需要更多的实验与数据来证明。

参 考 文 献

- Arroyo M T K, Armesto J J, Primack R B. 1985. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution* 149: 187 - 203.
- Barrett S C H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* 3: 335 - 341.
- Barrett S C H. 2002. Sexual interference of the floral kind. *Heredity* 88: 154 - 159.
- Bhardwaj M, Eckert C G. 2001. Functional analysis of synchronous dichogamy in flowering rush, *Butomus umbellatus* (Butomaceae). *American Journal of Botany* 88: 2204 - 2213.
- Bingham R A, Orthner A R. 1998. Efficient pollination of alpine plants. *Nature* 391: 238 - 239.
- Bynum M R, Smith W K. 2001. Floral movements in response to thunderstorms improve reproductive effort in the alpine species *Gentiana algida* (Gentianaceae). *American Journal of Botany* 88: 1088 - 1095.
- Galloway L F, 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.
- Ho T-N (何廷农), Xue C-Y (薛春迎), Wang W (王伟). 1994. The origin, dispersal and formation of the distribution pattern of *Swertia* L. (Gentianaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 32: 525 - 537.
- Ishii H S, Sakai S. 2002. Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Nartheicum asiaticum* (Liliaceae). *American Journal of Botany* 89: 441 - 446.
- Kearns C A, Inouye D W. 1994. Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany* 81: 1091 - 1095.
- Köner C. 1999. *Alpine Plant Life—Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag. 259 - 290.
- Liu J Q, Chen Z D, Lu A M. 2001. A preliminary analysis of the phylogeny of the Swertiinae (Gentianaceae) based on ITS data. *Israel Journal of Plant Sciences* 49: 301 - 308.
- Lloyd D G, Webb C J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in

- angiosperms. I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135 - 162.
- Murray D F. 1987. Breeding system in the vascular flora of arctic North America. In: Urbanska KM ed. *Differentiation Patterns in Higher Plants*. London: Academic Press. 239 - 262.
- Petanidou T, den Nijs J C M, Ellis-Adam A C. 1991. Comparative pollination ecology of two rare Dutch *Gentiana* species, in relation to population size. *Acta Horticulture* 288: 308 - 312.
- Petanidou T, den Nijs J C M, Oostermeijer J G B. 1995. Pollination ecology and constraints on seed set of the rare perennial *Gentiana cruciata* L. in The Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 55 - 74.
- Petanidou T, Ellis-Adam A C, den Nijs J C M, Oostermeijer J G B. 1998. Pollination ecology of *Gentianella uliginosa*, a rare annual of the Dutch coastal dunes. *Nordic Journal of Botany* 18: 537 - 548.
- Petanidou T, Ellis-Adam A C, den Nijs J C M, Oostermeijer J G B. 2001. Differential pollination success in the course of individual flower development and flowering time in *Gentiana pneumonanthe* L. (Gentianaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 135: 25 - 33.
- Renner S S. 2001. How common is heterodichogamy? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 595 - 597.
- Utelli A B, Roy B A. 2000. Pollinator abundance and behavior on *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae): an analysis of the quantity and quality components of pollination. *Oikos* 89: 461 - 470.
- Webb C J, Littleton J. 1987. Flower longevity and protandry in two species of *Gentiana* (Gentianaceae). *Annals of Missouri Botanical Garden* 74: 51 - 57.
- Webb C J, Lloyd D G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 163 - 178.
- Zhao X Q, Zhou X M. 1999. Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei Alpine Meadow Research Station. *Ambio* 28: 642 - 647.