

传粉生物学的研究进展

黄双全 郭友好*

(武汉大学生命科学院, 武汉 430072, *联系人)

摘要 传粉生物学是研究与传粉事件有关的种种生物学特性及其规律的一门学科, 是植物生殖生态学和进化生物学关注的焦点之一。概述了近年来的主要研究热点及其进展, 包括植物性表达的多样性及其进化、传粉者与花部特征的相互作用及其进化机制、传粉系统的进化、花粉竞争的生物学含义、花粉流的标记方法及散布规律的研究等 5 个方面。介绍了中国传粉生物学的现状及不足之处。结合国际上的发展趋势已由观察的、静态的描述传粉现象的阶段过渡到观察与实验相结合、动态的解释传粉现象的阶段, 提出今后研究中应注意的一些问题。有必要借用多学科的方法及手段进行不同层次的对比和综合细致的研究。

关键词 传粉生物学 进展

传粉是种子植物受精的必经阶段; 花粉的运动在很大程度上限定了植物的个体间的基因流和群体的交配方式, 从而影响后代的遗传组成和适合度; 花粉从雄性结构传送到雌性结构表面需借助一定的载体, 经过一定的空间, 至少这三方面的原因使传粉生物学研究涉及生殖生物学、遗传学和生态学的内容。而正是这个花粉携带精子运动的复杂过程, 为物种进化的研究提供了契机。

若以 18 世纪下半叶 Kolreuter 和 Sprengel 的工作作为传粉生物学建立的基础^[1,2], 传粉生物学已有两百年的历史。其间虽然经历了两次衰落和缓慢发展时期, 但伴随着人们对进化的逐步深入的认识, 传粉生物学已成为居群生物学和进化生物学中的热门领域^[2,3]。19 世纪下半叶, 继 Darwin 提出进化论以及他本人对兰科植物传粉的研究之后, 传粉生物学进入了一个蓬勃发展的阶段。20 世纪下半叶, 由于 Baker 和 Grant 等人的工作, 传粉生物学在经历了半个世纪的衰落后, 重新焕发了生机^[2]。20 世纪末, 传粉生物学又迎来了一次新的高潮。Inouye 等人^[4]专门著文对传粉生物学中不同学者有不同理解的术语进行了评述, 给出了他们的定义, 以便于交流和相互理解。Cruden 等人^[5]提倡在有胚植物(苔藓、蕨类和有花植物)中使用共同的一套性表型和繁育系统的术语。与绝大多数研究者注重传粉者与某一植物之间特化关系的研究不同, Waser 等人^[6]强调传粉生物学中共性与一般性研究的重要性。在以往的研究中, 植物与草食动物、植物与传粉者相互作用的研究基本上是分离的, 1997 年 Ecology 杂志刊载了专题讨论——食草和传粉联结的研究, 这一领域将为植物与动物的生态学和进化开辟新的内容。半个世纪以来, 传粉生物学在许多方面都得到了迅猛的发展, 这里仅就当前的几个研究热点和一些主要进展作一概述。

1 性表达及其进化

1.1 性表达的多样性

人类对传粉现象的认识, 最早记录可追溯到大约公元前 1500 年, 在亚术王国王宫内浮雕上, 用图画形式描绘了有人形和鹰头的巨物扇动翅膀, 进行枣椰树 *Phoenix dactylifera* 的人工杂交授粉^[2]。但传粉作为一个科学概念是建立在对植物“性”的认识基础上的。德国学者

Camerariu (1694 年)通过人工去雄、套袋等方法,在实验基础上证明了种子的产生必须有花药和心皮共同参与,确立了花的组成中雌雄两种相对的性器官.雌雄两性器官在植物中的分布有多种情况,不同性表达在被子植物中所占比例不同(表 1),包括两性花植物(hermaphroditism)、雌雄同株(monoecy)、雌雄异株(dioecy)、雄花两性花同株(andromonoecy)、雌花两性花同株(gynomonoecey)、雄花两性花异株(androdioecy)、雌花两性花异株(gynodioecy)、三性花同株(trimonoecey)和三性花异株(trioecy)等. Willson 等人^[7]统计自然界中性表达时,雄花两性花异株是否存在还是问号,1990 年才在四数木科的 *Datisca glomerata* 中首次发现^[8].

表 1 性表达的多样性及在被子植物中的比例^{a)}

Dioecious		百分比	Monoecious		百分比	Homoecious		百分比
Gyno-	[♀]+[♂]	6.0%	[♀+♂]	5.0%	[♀]	72 %		
	[♀]+[♀+♂]	7.0%						
	[♀]+[♀]							
Andro-	[♂]+[♀+♂]	< 1%	[♂+♀]	1.7%				
	[♂]+[♂]							
Tri-	[♀]+[♂]+[♀+♂]	< 1%	[♀+♂+♀]	?				
	[♀]+[♂]+[♀]							

a) ♂表示雄花, ♀表示雌花, ♀表示两性花, [] 表示个体

1.2 性表达的进化含义

不同形式的性表达状态的适应意义有着差别^[7]. 植物性分离的现象曾一直被认为是远交优势选择的结果. 但近年来, 定量评估雌雄亲本对后代相对贡献的研究表明, 植物多样的性表达不能完全解释为最适遗传重组选择的结果, 更多的研究者趋向于把不同性表达状态看作通过两性资源配置的不同模式来获得最适父本和母本的繁殖成功^[9]. 即两性亲本资源配置的模式反映了两性的进化适合度. 从性配置的角度来看, 植物性分离有利于增加生殖效率^[10]. 一个特定性表达状态必定受到传粉系统动力的影响^[11]. 两型花柱种细叶亚麻 *Linum tenuifolium*, 花柱异长的适应意义是提高个体的传粉效率^[12]. 同样, 三型花柱种雨久花科 *Pontederia cordata* 的花柱有 3 种形态, 长型花柱通常接受较高比例的合法(legimate, 意指互交亲合的)花粉, 中等长度的花柱次之, 短型花柱则很少有合法的传粉^[13]. 这一结果支持了 Darwin 提出的三型花柱的适应意义在于促进了相同高度的花药和柱头之间合法的传粉. 两性花植物雌雄功能在时间上的分离——雌雄异熟, 传统上认为是广泛阻止花内自花传粉的有效机制^[1]. Wyatt 综合前人的工作, 得出不同类别传粉者的觅食行为可能与雌雄异熟有关^[2]. 尽管有花植物中大多数是两性花的, 但其个体在功能上通常仅作为雄性或雌性, 或变化于两者之间. 一些学者认为植物在空间和时相上的性分离是为了减少柱头被不适合花粉侵占, 避免花粉-柱头之间的干扰, 提高父本或母本的相对适合度.

Lloyd^[10]提出把植物的性表达状态看作一个定量的特征,并区分表型的性(phenotypic gender)和功能的性(functional gender)两个不同的概念,从而使人们对植物性的功能意义建立起更深刻的认识.表型的性一般通过植物在开花时的形态特征来度量,而功能的性通常通过植物雄性功能(使卵受精)和雌性功能(种子生产)的相对成功率来度量.现今对性表达进化含义的解释趋向于从遗传和生态两方面来认识.例如,在雄花两性花异株种 *Datisca glomerata* 中存在高异交率、近交衰退以及雄花比两性花的花粉量高3倍多而具较高的适合度^[14],维持了这种稀有的性表达状态.在伊比利亚半岛上的葫芦科喷瓜属 *Ecballium elaterium* 的两个亚种,一亚种为雌雄异株,生长在南部的干旱地区;另一亚种为雌雄同株,生长在北部的较湿润的地区.沿着气候梯度的6个实验样地,显示出一个明显的模式:在较干旱的地方提高了性分化^[15].这一结果反应了资源的有限性决定了性配置的差异.

两性花植物通常产生比果实(或种子)更多的花(或胚珠)是植物性配置理论中的一个经典问题^[16,17].围绕生殖力这一主题,近年来已有广泛的研究.一类主张生殖力受花粉限制、另一类主张受资源限制;也有结果表明,花粉或资源限制这种严格的二歧分支是极少发生的^[18].仅凭少数花的人工辅助授粉提高了结实率,来推断结实率低是授粉不易可能导致错误的判断.Zimmerman 对多叶花葱 *Polemonium foliosissimum* 进行的仔细研究表明,植物的资源能在个体内重新分配,从而纠正了他以前认为结实率受花粉限制的观点^[19].另外,还有实验表明辅助授粉虽在一季度提高结实,但在下季度或次年生殖力却降低.这种以次年的生殖损失为代价的辅助授粉,显然并不能提高植株的结实率^[20].由于传粉环境的不确定性,胚珠被包在分开的结构或花中,通常是随机的接受花粉和受精.那么不同的胚珠安置方式对有限生殖资源的利用效率可能有别.Burd^[21]预测当一植株上花之间传粉和受精是随机变化的,每花最适的胚珠数将超过平均接受的花粉管数.所以他认为花粉限制是一个普遍现象,并统计了已发表的数据,大部分的结果支持他的预测.

2 花部特征与传粉者的关系

2.1 花部特征吸引传粉者的访问

尽管植物有固着生长的习性,但它们已逐渐发展了影响传粉者行为和运动的特征.植物与其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.相互作用表现在花部特征对访问者行为和花粉传递机制的影响;被访问者传送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^[2].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.

植物花的特征可从两个层次来认识,即花部构成(floral design)和花的开放式样(floral display)^[22].花部构成是指包括花的结构、颜色、气味和蜜汁产量等单个花的所有特征;花的开放式样是指花在某一时间开放的数量和在花序上的空间排列,可看作花在群体水平上表现出的特征.花部诱物和报酬与传粉者的觅食动力学的研究成为植物与动物协同进化研究的一条重要纽带.如花色素的化学成分与昆虫的视觉反应;花的气味对访花者的识别和行为反应;花蜜和花粉的营养成分与访花者的觅食偏好等等^[23].不同类型的访问者对光的敏感程度不同.虫媒花通常有紫外光的反射光谱,能被许多昆虫视觉所接受^[24].花蜜和花粉也可能在近距离有诱导作用.Thorp 等人^[25]在多种蜂媒传粉植物中发现,花蜜可吸收紫外光谱而被昆虫敏锐觉

察. 花蜜反射荧光的式样和光谱范围为传粉者提供了花蜜的存在和丰富性程度的信息. 这种机制提高了昆虫的觅食效率, 减少对已传粉花(花蜜已采食)的访问, 同时也提高了传粉效率. 在一些种的花冠上有色斑被称为蜜导(honey guide), 其作用能在近距离引导昆虫迅速地找到蜜源.

花的群体特征与传粉者和花粉流之间的相互作用, 近年来开始引起一些研究者的重视. 通过人为控制凤眼莲属两性花植物 *Eichhornia paniculata* 1 天的开花数量, 发现多花的式样明显地提高了传粉者的访问; 但是花序上有较多的花同时开放, 同株异花传粉的几率较大, 等位酶的分析也表明有较高度度的自交^[26]. 蜂鸟传粉的 *Besleria triflora*, 其性表达状态为两性花和雌蕊败育的雄花. 雄花在功能上不作为花粉的供体, 但花在开放式样上更为醒目, 从而增强了对传粉者的吸引; 雄花的适应意义在于提高了两性花的传粉效率^[27]. 分布在哥伦比亚安第斯山脉东部的一种灌木, *Befaria resinosa* 的开花数量波动很大, 开花的高峰期被开花较少的较长时期隔开. 用荧光染料标记 *B. resinosa* 花粉流, 结果表明少花期长距离的花粉流可能对开花高峰期造成的近交有拮抗作用^[28]. 慈姑 *Sagittaria trifolia* 雌雄同株, 但雌雄花的开放式样不同, 导致雌雄花开放的比例随时间大幅度波动, 从而影响了花粉流散布的模式^[29].

花提供的花粉和花蜜都是富含营养的报酬, 补偿了传粉者访花付出的能量消耗^[30]. 此外, 植物已发展了许多有利于传粉者活动的机制. 分布在西班牙东南部的早春植物长苞水仙 *Narcissus longispathus*, 尽管气候不利, 昆虫的活动很少, 但 6 年的调查表明大多数花都得到成功的传粉. 其蜂类传粉者的活动受温度的调控, 只在晴天才觅食. 传粉者在阳光的照射下体温得到上升; 同时阳光的照射使花内温度提高达 8°C, 花内温度的提高配合了传粉者的活动^[31]. 更奇妙的是, 已发现 3 种植物的花, 即天南星科的 *Philodendron selloum*, *Symplocarpus foetidus* 和荷花 *Nelumbo nucifera*, 可像恒温动物那样调节自身的温度. *P. selloum* 在环境气温为 4~39°C 的变化下, 保持花部温度 38~46°C 达 18~24 h. 这些植物进化出调节温度的功能被解释为向传粉者提供的、为促进繁殖而保持温暖的环境. *P. selloum* 的花序有上部的可育雄花、中部的不育雄花(为昆虫提供营养报酬和主要产热部位)和下部的雌花构成. 花序 18~24 h 调温期与雌花对花粉的接受期吻合. 在此期间, 包裹着的佛焰苞充分打开, 携带花粉的甲虫喜爱接触温暖的不育雄花和营养物. 佛焰苞变冷后关闭, 将一些甲虫包在里面, 这期间甲虫的活动使下部的雌花授粉. 大约 12 小时之后, 花的温度回升, 佛焰苞又部分打开, 此时上部的雄花开裂释放花粉, 甲虫爬出时带走花粉, 飞到其他花序重复上述过程. 花的温度调节与昆虫的异花传粉表现出巧妙的适应^[32].

2.2 传粉者框定了花的进化(花部特征是由传粉者塑造)

近年来的研究表明, 传粉者能选择与繁殖成功有关的花部特征, 如花冠大小/形状、花色、花蜜产量和花序大小等. 植物花的大小并不与植物个体大小有一致的趋势, 如有些小草本, 有显著大的花. 有证据表明, 花的大小为配合其传粉者的有效传粉, 而独立于对营养繁殖特征大小的选择^[33].

传粉者的形态和花的形状影响传粉者的觅食速率. Darwin 曾推测管状花的进化可能是由于长吻传粉昆虫的选择. Nilsson^[34]在实验条件下降低花冠深度, 花粉传递率降低, 降低了植物的生殖力, 即吻长的提高导致花管深度的进化, 证实了 Darwin 的猜想. 此外, 对 10 种植

物的传粉和花对称性关系的研究表明, 传粉者偏爱自由地访问对称性花, 且停留时间长. 传粉者的偏爱和潜在的适合度利益选择了花对称性的变化^[35].

由于可供资源的限制, 提高传粉者的访问已不能导致母本繁殖的进一步提高, 但可能导致父本功能的差异. 如小萝卜 *Raphanus raphanistrum* 有黄色和白色花, 由于传粉昆虫对黄花的偏爱, 尽管两种花色的相对母本功能(果实和种子产量)没有统计上的差异, 但较之少受访问的白花个体而言, 黄色个体是更成功的父本(花粉供体). 因此, Stanton 等人^[36]认为花色等花部特征的进化是来自传粉者对雄性功能的选择. 此外, 花色随时间或空间的变化指引了传粉者的运动, 减少了不必要的访问, 同时提高了传粉效率^[24].

通常认为传粉者促进了花的分化, 但传粉者与植物严格的相互关系可能在功能上抑制了进化. 对单药爵床属 *Aphelandra* 进行了传粉者联系与系统发育的研究, 有特化蜂鸟传粉的种比一般蜂鸟传粉的种原始^[37]. 最近分子系统学的证据表明, *Dalechampia* 中存在从特化的(specialized)传粉到一般的(generalized)传粉的进化转变^[38].

Galen^[39]通过传粉者选择实验研究了花的进化速率, 传粉者种类和丰富度对 *Polemonium viscosum* 居群花冠开口的宽度有快速影响, 仅一代熊蜂传粉的选择可使子代的花冠开口宽度提高 9%, 结果表明植物居群能迅速适应传粉者的突然变化. 传粉者框定了花的进化, 近来也得到了分子生物学的支持. 对分布区重叠的 *Mimulus lewisii* (熊蜂传粉)和 *M. cardinalis* (蜂鸟传粉)的花部特征进行遗传作图, 结果表明实现熊蜂传粉到蜂鸟传粉的进化只需要基因的极小变化^[40].

3 传粉系统

3.1 传粉系统的多样性

维系传粉系统的 3 个组成部分包括花粉、柱头和传粉媒介. 根据传粉媒介的不同类型可将传粉系统分为生物传粉和非生物传粉. 化石资料表明, 早白垩纪和中白垩纪的花无疑是虫媒传粉的^[41]. 至今已发现生物传粉的媒介包括昆虫、鸟类和哺乳动物. 除了蝙蝠外, 最近观察发现一些不能飞行的哺乳动物如啮齿类、有袋类和灵长类都有传粉作用. 将 *Banksia serrata* 的花序仅暴露给夜间活动的动物可以结实, 在此类植物中鼠类可能是相当重要的传粉者, 在它们的粪便中有这类植物的花粉^[42]. 对马达加斯加美人蕉 *Ravenala madagascariensis* 的一种狐猴传粉的研究表明, 该种植物的花冠位于树冠下, 易被树栖动物接近、花外坚韧的苞片只有大型动物才能将其打开; 坚挺的花柱可承受动物粗野的行为; 且有花蜜作为传粉者的食物报酬. 狐猴的毛皮携带花粉在单株内和株间传递^[43]. Carthew^[44]调查了 3 种有袋动物在 *Banksia spinulosa* 的觅食行为. 尽管该植物上有 10 个花序, 72% 的访花运动是株间进行的, 约 70% 的运动距离超过 5 m, 有的达 59 m. 有袋动物在异株间传递大量花粉, 可能比访花的鸟类更有效.

非生物传粉可分为风媒传粉和水媒传粉两大类. 非生物传粉的花含有的花粉量通常比虫媒传粉的植物高, 曾被看作是较高花粉损耗的传粉方式. 但风媒植物在不同的分类群中广泛存在, 近年来的一些研究表明, 非生物传粉的种也拥有许多有利于提高传粉效率的机制. 大多数风媒或水媒植物常常成片或成簇地生长, 减少了花粉必须穿越的距离. Niklas^[45]的研究表明, 风媒植物的花部结构和附属的结构不但可对空气中的花粉起过滤作用, 排除不合适的花

粉和尘埃,并有利于将含有同种植物花粉的气流引导到柱头表面.水媒传粉作为另一种特殊的非生物传粉方式也进化得极其完美.水表传粉植物 *Amphibolis*, 丝粉藻属 *Cymodocea*, 二药藻属 *Halodule* 等的花粉释放于水表面并粘附在一起,花粉形成花粉筏(search vehicles);这种方式在水表面(二维空间)增大搜寻面积,提高了花粉与柱头相遇的机会.海草包括大叶藻科 *Zosteraceae*, 丝粉藻科 *Cymodoceaceae* 和波喜荡科 *Posidoniaceae* 等,传粉完全在水下进行.这3科植物的花粉和柱头,形态上十分特殊,都呈丝状(或花粉未接触到柱头时能在水中萌发出花粉管,也呈丝状),这些丝状花粉或先期萌发的(precocious)花粉,根据计算机模拟可能的碰撞几率和流体动力学的模拟,球形花粉转变为长形花粉增加了水下三维空间的传粉效率^[46].

3.2 传粉系统的进化

传粉系统被认为是被子植物多样化最重要的一个因素^[47].一般认为非生物传粉是生物传粉的衍生状态,但传粉系统在进化上是不稳定的.一些典型风媒传粉的禾本科植物在热带雨林中是依赖昆虫传粉的^[1].Stebbins 曾认为在被子植物中从优势的异花传粉到自花传粉是最广泛和普遍的进化转变.分布区重叠的物种形成往往是由不同传粉者的行为引起的生殖隔离造成的.Darwin 在“兰科植物的受精”一书中描述了兰科植物对异花传粉的种种巧妙机制,但他对少数种如蜜蜂眉兰 *Ophrys apitera* 也有巧妙的结构适应自花受精感到惊奇.他在书的总结时写道:“应特别注意的是,所有上面列举的自花受精的物种,它们的花保留有种种无疑是适应异花受精的结构.这些自花受精的物种,在某个时间还可能回复到原来的状态,如果这样,对异花受精的各种适应就会再度发挥作用”.尽管 Darwin 坚信“自然界的物种讨厌永恒的自花受精”,显然他已认识到传粉系统的易变性.

Grant^[48]考察了由不同传粉者所隔离的两种之间,杂交对传粉系统以及传粉者对杂交结果的影响.物种 A 和 B 杂交, F_1 代有中间类型的花部特征;物种 A 和 B 的传粉者对杂交群体行使选择压力.如果在杂交群体中 A 的正常传粉者比 B 的更丰富、更有活力和有效,选择将趋向转变到 A 的花部特征和传粉系统.在相反的条件下, B 的传粉者为优势,将导致相反的结果,即转变到 B 的花部特征和传粉系统.如果两种类型的传粉者在访问频率和传粉效率上相近,则将产生适合两种传粉者的具中间类型花部特征的后代.在美国西北部3个属 *Ipomopsis*, *Aquilegia*, *Diplacus* 的观察支持了 Grant 的预测.

4 花粉竞争

花粉竞争很可能在自然界中广泛存在.因为即使在传粉媒介缺乏的情况下,在不同时间,随机落置柱头的花粉量可能有多有少(例如,蜂类足部的采粉筐与柱头的一次接触就撒落数量可观的花粉),而且这些花粉可能有不同的来源.花粉竞争的强度与花粉落置柱头的数量、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^[2].传粉的数量通常与每个果实种子数呈正相关.在一些种中,柱头上花粉数量的增多,花粉竞争对提高子代的品质有关^[49],如在种子干重、幼苗生长和幼苗对不利环境的忍耐力方面提高.从9株萝卜上59个果实(每个果实2~8个种子)共246株幼苗的同工酶位点分析表明:9个植株都显示出多种交配,至少85%的果实中种子有不同的父本,8%的果实中有4个父本来源,20%的果实至少有3个父本来源.其结果表明同一花接受了不同来源的花粉^[50],但花粉供体的多寡对结

实率没有影响. Marshall 等人^[51]进一步实验表明, 混合花粉供体比单一供体的花粉萌发数量少, 而且干扰表现在不同花粉供体结实的频率上. 由于自然传粉中花粉常常是混合的, 他们认为花粉之间的干扰竞争对植物繁殖的生态学和进化有重要作用. 花粉竞争与植物性选择也是近年来的热门话题, 可见 *American Naturalist* 1994 年的增刊上的 11 篇文章和 Grant^[52]的评述.

如果是不亲和花粉落置柱头表面, 可能会堵塞花柱道, 影响亲和花粉的萌发和受精. 对 *Campsis radicans* 的人工授粉实验表明, 当自花花粉先于或同时和异花花粉到达柱头时, 结实率比单独异花传粉的结实率低. 这种自交不亲和花粉降低生殖力的现象也出现在 *Amianthium muscaetoxium* 中^[53]. 但在自然情况下, 多数花存在部分的雌雄异熟, 开花系列降低了同株内的花粉流, 减少了花粉的浪费和降低不亲和花粉对柱头的阻塞. 一年生水生植物 *Eichhornia paniculata* 为三型花柱种, 有较高水平的异交, 花粉管的生长速率是导致不同花粉坐果能力的主要原因^[54].

此外, 柱头还可能落置异种植物的花粉(如访花昆虫的不专一性访问), 种间花粉传递可能会降低这些植物的生殖成功. 一方面降低了花粉到达同种植物柱头上的机会, 另一方面花粉化学的或机械的干扰同种花粉在柱头上的萌发. 例如, 花粉从旋花科番薯属 *I. pomoea purpurea* 传递到去雄后的 *I. hederacea*, 降低了后者的种子产量^[55]. 异种花粉的严重干扰, 种间传粉导致凤仙花属 *Impatiens capensis* 与 *I. pallida* 两种植物结实率都降低^[56]. 但最近对自交不亲和种 *Palicourea lasiorrachis* 的自然居群研究表明, 尽管异种传粉频繁发生, 异种的花粉只侵占了柱头空间的极小部分且对花粉管生长无可见的影响, 极少有 *Palicourea* 的花粉落置在其他种的柱头上. 相反, 大量异种的花粉被滞留在花瓣等其他结构上^[57].

5 花粉流

5.1 花粉流的标记方法

由于花粉的运动肉眼不易观察, 至今已有多种方法来尝试研究植物花粉的运动^[2,58]. 间接标记方法包括: (i) 荧光染色和金属粉尘标记, 此方法要求在荧光未消失前, 在荧光显微镜下及时观察; (ii) 花粉粒的化学标记, 如采用同位素示踪的方法, 此法虽然精确但易造成环境的污染, 因而未被其他人采用; 或采用染料进行花粉粒的染色^[29]; (iii) 传粉者运动. 直接方法包括: (1) 人工模拟, 主要用于风媒和水媒传粉; (2) 统计柱头上花粉粒, 此方法适用于少数在居群内花粉的颜色和形态上有差异的类群; (3) 子代分析, 通过在子代中检测存在于亲本居群中的非随机分布的基因来进行父系分析. 已有多种分子标记的技术包括同工酶^[59]、微卫星 DNA^[60]、RAPD^[61]等被用来研究花粉的运动. 还有针对特殊的类群采取的方法, 如在兰科植物中, 采用一种事先编号的微型胶带贴在花粉块的下方, 当昆虫移动花粉块时, 将标有数字的胶带带走, 从而有效地显示了花粉块在植株间的运动^[62], 但此方法仅适合具花粉块的类群. 水下传粉植物的花粉流很难用直观的方法操作. Philbrick^[63]用 RAPD 位点进行父系排除分析法, 证实 *Callitriche hermaphroditica* 水下异花传粉的存在, 但此方法未能确定父本, 难以提供花粉流散布距离的有关信息. 同样, 对自然界中大多自交亲和的两性花植物, 花粉流的标记也很困难, 借助于分子标记的方法可能得以解决. 我们用 RAPD 方法对鹅掌楸进行父系分析, 表明该濒危植物的花粉流可达 100 m^[61].

5.2 花粉流散布规律的研究

已有的研究表明, 风媒、水媒和生物为媒介的花粉流都具尖峰态散布 (Leptokurtic distribution) 的显著特点. 传粉者往往在相邻的花上觅食, 许多传粉者飞行距离的分布形状相似, 都呈尖峰态分布. 如蜂类传粉的植物, 通常发现至少 80% 的飞行在 1m 之内, 99% 的飞行在 5 m 之内, 偶尔有较远的飞行^[58].

通过观察传粉者的运动, 对虫媒植物的花粉流进行了较多的研究. 花粉散布与访问者的行为、植物的开花习性、居群结构和生态环境等紧密相关. 石蒜科斯坦堡属 *Sternbergia clusiana* 的雄蕊有两种形态, 蜜蜂从排列在里面的短花药上采集花粉, 而食蚜蝇类从外围的长花药上采集花粉^[2]. 花提供食物报酬的多寡对传粉者觅食行为的影响也影响花粉流的散布范围. 如单花花蜜的增多, 访问者停留在每朵花上的时间增加, 花粉被采集和传送的量也会增加. 但低花蜜产量的植物一般比高花蜜产量植物的花粉传送得更远^[20]. 不少研究表明昆虫飞行动力学和脊椎动物传粉者行为与花的密度有强烈的联系. 通常, 当植株密度大时, 传粉者趋向近距离的运动. 有相同植物数目和总密度的芸苔属 *Brassica campestris* 的两个实验居群, 不同的空间安排也导致了花粉流的差异^[2]. 非生物传粉的花粉流同样与植株的立地条件、小生境和居群结构有关. 风媒传粉的加拿大红豆杉 *Taxus canadensis* 的授粉胚珠比率与最邻近个体距离呈正相关^[64]. Guo 等人^[65]的观察表明, 水下传粉的角果藻 *Zannichellia palustris* 雄花开裂后花粉在静水体中可缓慢降落到同株的雌花上; 而在流水体的植株, 花粉可被水流带走, 此环境下则存在一定程度的异交.

花粉运动是一个动态的过程, 花粉流的变化可以说是植物微观进化的重要源泉. 如大多居群的聚集型分布式样, 居群较高密度下, 花粉散布的尖峰态模式导致有限的基因流可能使居群建立地方分化, 加强了这些植物对当地选择压作出反应的能力并产生遗传漂变. 传粉者的隔离或缺乏花粉载体环境下, 往往引起居群的分化或使一些种的繁育系统发生转变, 走向自花受精.

5.3 花粉流与基因流

传粉者从一朵花上带走的花粉, 不一定全部或部分落置在下一访问的花的柱头上. 那么, 传粉者携带的花粉可能来自多朵花, 也有可能多朵花的柱头接受同一朵花的花粉, 这一现象被称为花粉滞落 (pollen carryover). Schaal^[59]将具同工酶标记位点的 *Lupinus texensis* 的植株种植在不出现这一位点标记的植株的中央. 从这些外围植株的 F_1 代检测标记位点, 统计外源基因出现的距离和传粉者运动的距离. 结果发现基因流的散布范围较小, 但超过传粉者的飞行距离, 证实了花粉传递的延期滞落现象. 近来一些研究表明, 花粉携带的基因流范围并不是像 80 年代普遍认为是很有限的. Stacy 等人^[66]研究了 3 种新热带区的乔木低密度居群的花粉散布. 多位点父系排除分析表明藤黄科长叶红厚壳 *Calophyllum longifolium* 至少有 62% 的有效花粉传到 210 m 以外, 漆树科槟榔青属 *Spondias mombin* 超过 300 m 的花粉流在 1992 年占 5.2%, 1993 年占 2.5%. 开花株的空间分布强烈影响 3 个种的花粉散布, 当开花株分散分布时, 花粉流至少可达几百米, 大大超过邻近的繁殖个体; 相反, 当开花株成簇分布时近距离的花粉流导致主要的交配在邻近的个体之间. Chase 等人^[60]采用比较新的遗传标记——简单的重复序列 (SSRs), 对热带的林冠树种 *Pithecellobium elegans* 的有效居群大小和基因流的研究

表明, 28 个成株基因流的平均距离为 142 m, 他们认为这一数据还可能低估了实际的花粉流距离. 新近对 6 种热带榕属植物的研究表明, 这些种的花粉散布范围为 5.8~14.2 km^[67], 其结果大大超过以前记录过的花粉流散布距离.

有关传粉生态学的内容在历史上与植物遗传学中繁育系统的研究相分离. 近年来越来越多的研究趋向于将两者综合在植物交配系统研究的框架里面. Baker 曾指出植物的花部特征、昆虫的访花行为和繁育系统必定是一起发育而来的. 传粉与植物交配系统的研究进展可参考郭友好^[3]和 Barrett 等人^[22]的综述.

6 我国传粉生物学的现状

传粉生物学作为一门学科虽然是近代产生的, 但对传粉现象的认识可能和人类文明史一样古老^[2]. 尽管公认对植物性别的认识归功于 1864 年 Camerarius 的人工实验, 但在 2 000 多年前, 中国古代人民已把大麻的雌雄性别区分开来. 《尔雅》载: “汉麻雄者名臬麻, 雌者名苴麻”. 北魏贾思勰著《齐民要术·种麻子》, 准确记载了雌雄异株的大麻结实需要传粉作用: “既放勃, 拔去雄. 若未放勃去雄者, 则不成子、实”; “未勃者收, 皮不成; 放勃不收, 而即骊”. 勃指花粉, 放勃即花粉释放. 此记载道明, 雄麻的花粉释放与否, 不仅影响雌麻的结实; 而且还涉及雄麻纤维额收成. 在古代对自然现象的观察, 中国丝毫不比西方国家差, 甚至某些方面有过之而无不及. 但当西方“文艺复兴”之后, 迅速开展结合实验的观察和研究, 推动了许多科学领域的大踏步前进. 我国近代科学的缓慢发展更加大了这一差距.

传粉生物学近年来引起了国内一些学者的重视, 尤其是“八五”期间国家自然科学基金重大项目“中国主要濒危植物保护生物学研究”, 促进了这一领域的研究. 传粉过程受居群所处环境的影响, 可能是一些物种导致濒危的关键环节. 如已对濒危植物杭州石荠苎 *Mosla hangchouensis*、攀枝花苏铁 *Cycas panzhihuaensis*、刺五加 *Eleutherococcus senticosus*、南川升麻 *Cimicifuga nanchuanensis*、矮牡丹 *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea*、鹅掌楸 *Liriodendron chinense* 等的传粉过程及花粉散布的规律进行了一些研究.

除上述以濒危植物保护为目的进行的一些研究外, 近年来国内学者也开展了以种为对象的传粉生物学观察. 如喜树的虫媒传粉、小檗科的桃儿七 *Sinopophyllum hexandrum* 的自花传粉机制、薛荔榕小蜂与薛荔 *Ficus pumila* 共生关系等的观察. 近年也开始了在群落水平上的研究, 如对滇西北马先蒿属 4 种植物与传粉者行为的比较研究. 农作物的收成受传粉强度的影响, 国内进行了一些传粉生物学的应用研究. 如对油松种子园花粉飞散规律的研究; 壁蜂在果园的访花行为和传粉效果; 测定小麦和玉米传粉期间, 空气中花粉的通量, 试图以此预报两种农作物的产量.

目前, 国内的主要研究仍处在对传粉现象的观察, 对植物性表达、花部特征及其适应意义, 传粉机制与植物交配系统、花粉流及传粉系统的演化等的研究还很少涉及.

7 展望

传粉生物学的研究在国内起步较晚, 与国外的差距是显而易见的. 近 25 年来, 发表于美国植物学杂志上有关传粉生物学的文章迅速增加, 共计 331 篇(见图 1). 从发表内容来看, 植物性表达及变异、繁育系统或交配系统的研究最多, 计 89 篇(占 28.9%), 其次是花部参数、性配置及功能意义的研究为 46 篇(占 13.9%), 花部的特征, 花蜜等诱物及与传粉者的关系的

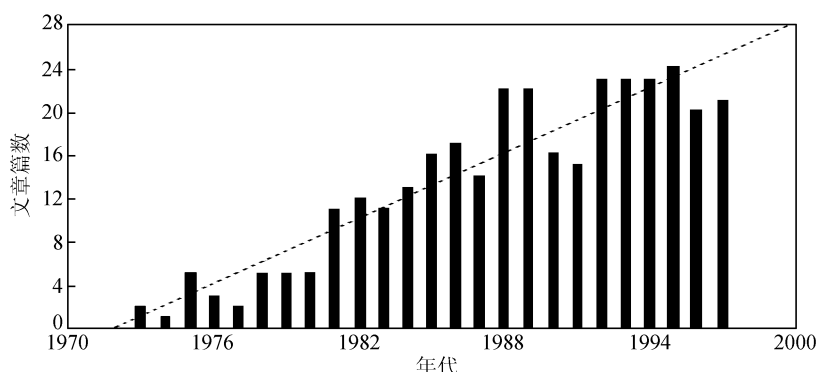


图1 1973年~1997年发表于美国植物学杂志上的有关传粉生物学的文章

研究为40篇(占12.1%);与花粉干扰和花粉竞争相关的研究30篇(占9.1%);花粉流28篇(占8.5%);其他在群落水平的传粉生物学、传粉系统演化、传粉机制的研究各约10余篇。从传粉媒介来看,非生物传粉的内容较少,风媒的12篇,水媒的4篇,大部分是生物媒的传粉。

预计在不远的将来,上述讨论的5个方面的工作将会得到更多研究者的关注,此外,结合花粉运动与植物交配系统的研究仍将是一个热点。但一个明显的特点是,对传粉生物学的研究已逐步转向到解释阶段,更加注重方法学的运用。

7.1 注重尺度概念

“Scale”是近年生态学领域中的流行的概念,传粉过程与环境因子密切联系,注重不同尺度上进行传粉生物学研究可能是将来发展的必然趋势。Real^[2]曾提出传粉生态型(pollination ecotype)的概念。对*Raphanus raphanistrum* 3年的观察表明,花的大小和数量提高,提高了食蚜蝇类的访问,但小型蜂并没有这种明显的联系,有可能是小型蜂对花的其他特征作出了反应却未测量。因此,理解植物特征对传粉者吸引的影响,通过一年、一个方法或仅测量一个特征是不够的^[68]。Fishbein等人^[69]强调对传粉者效率的评价必须在不同时间来观察。仅对一个季节传粉者有效性,即使是精确的测量也是潜在可疑的。国内近年来的有关研究大多以一年或一个地点的观察为基础,在今后的研究中应用尺度概念才会获得对一个种传粉过程的真正了解。

7.2 综合细致的研究

传粉生物学作为一门交叉学科,前已述及此领域的工作涉及生态、遗传与进化等方面。不同的传粉者可能有不同的传粉效率,每一种在访问一个特定环境的居群时必定有其“个性”^[2]。自然条件下,植物的居群结构、传粉者行为以及基因流间的相互作用可能非常复杂。一般认为花粉采集蜂在传粉上比采蜜蜂有效,但对凤仙花属*Impatiens capensis*的两个斑块地的观察发现,以采蜜为目的访花的熊蜂虽然花粉搬运的数量比采花粉的蜜蜂少,但它带入柱头上的花粉数量高得多^[70]。此工作提醒研究者们通过搬运花药中的花粉和传粉者的取食嗜好来推测花粉的散布时要作仔细研究。

从对花粉流的研究可看出,采用多学科的方法和手段大大促进了传粉生物学的发展。对运载花粉的媒介,生物媒介包括昆虫、鸟类和哺乳动物;非生物媒介包括风、水等运动规律的研究,如动物觅食动力学、风传花粉的空气动力学、水媒传粉的流体动力学等介入传粉生

物学领域,并促进了双边学科的发展.花粉是携带精子的结构,因此综合花粉流、基因流与植物交配系统的研究,从生态和遗传两方面将会更客观的认识植物的生殖及进化.早期在居群水平上对花部有特殊结构的类群的研究较多,最近有不少研究者开展了传粉的普遍性与一般性的研究,以期探索传粉生物学中的普遍规律.如对马来西亚西部低地的龙脑香林中的270种植物的传粉系统进行了长达53个月的研究^[71].生境的片断化导致小居群周边环境的变化,可能会部分改变植物与传粉者的关系,从而降低花粉流的强度和种子产量,但不同的种对片断化影响的反应不同.森林片断化对16种植物传粉和生殖的影响,部分种的每花柱花粉管数、坐果率和结实率与片断化有明显联系,有些种在柱头上花粉数量和结实率等并没有在小片断中降低^[72].

7.3 对比研究

现今人们不再满足于对传粉现象的认识,逐步深入的研究将可能揭示与传粉现象相关的种种事件的本质.从对花的各种性状的适应意义,包括花序及花的大小、花冠、花色、花蜜、花的寿命等的研究已取得了重要的突破.这些结果获得中的一个共同的特点是将人工的控制实验和自然条件下作对比研究,因而其结果比较可信.另外,从系统发育的角度开展专科专属的传粉系统的演化研究、在群落水平上开展不同地域或不同生境的传粉生态学研究日益受到重视.

文献[23]的开篇引用著名进化生物学家 Grant 的一段话:“为了解一个种的传粉生态学,有必要和其居群生活在一起,在白天和晚上的不同时间,在不同的气候条件下,以及在花季不同阶段观察……,我们设法在不同地点不同时间看到活跃的传粉过程……”.时至今日,传粉生物学已由描述的、静态的研究发展到定量的、动态的研究.新技术新方法新理论不断地涌现,国内有关研究才刚刚起步.回顾国内外的研究,大力开展这一领域的研究迫在眉睫.

致谢 本工作为武汉大学自强科技创新基金青年博士基金项目(批准号:207990336)和国家自然科学基金(批准号:39391500)资助项目.

参 考 文 献

- 1 Faegri K, van der Pijl L. The Principles of Pollination Ecology. 3rd ed. Oxford: Pergamon Press, 1979
- 2 Real L, ed. Pollination Biology. Florida: Academic Press, 1983
- 3 郭友好. 传粉生物学与植物的进化. 见: 陈家宽, 杨继, 主编. 植物进化生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 1994. 232 ~ 280
- 4 Inouye D W, Gill D E, Dudash M R, et al. A model and lexicon for pollen fate. Amer J Bot, 1994, 81(12): 1517 ~ 1530
- 5 Cruden R W, Lloyd R M. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them. Amer J Bot, 1995, 82(6): 816 ~ 825
- 6 Waser N M, Chittka L, Price M V, et al. Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology, 1996, 77(4): 1043 ~ 1060
- 7 Willson M F. Plant Reproductive Ecology. New York: John Wiley and Sons, 1983
- 8 Liston A, Rieseberg L H, Elias T S. Functional androdioecy in the flowering plant *Datisca glomerata*. Nature, 1990, 343: 641 ~ 642
- 9 Charnov E L. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. Pro Natl Acad Sci USA, 1979, 76: 2480 ~ 2484
- 10 Lloyd D G. Parental strategies in angiosperms. In: International Symposium on Reproduction in Flowering Plants. New Zealand J Bot, 1979, 17: 595 ~ 605
- 11 Bawa K S, Beach J H. Evolution of sexual system in flowering plants. Ann Missouri Bot Gard, 1981, 68: 254 ~ 274

- 12 Nicholls M S. Pollen flow, population composition, and the adaptive significance of distyly in *Linum tenuifolium* L. (Linaceae). *Biol J Linn Soc*, 1985, 25(3): 235 ~ 242
- 13 Price S D, Barrett S C H. The function and adaptive significance of tristyly in *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae). *Biol J Linn Soc*, 1984, 21(3): 315 ~ 329
- 14 Philbrick C T, Rieseberg L H. Pollen production in the Androdioecious *Datisca glomerata* (Datiscaceae): implications for breeding system equilibrium. *Plant Species Biol*, 1994, 9: 43 ~ 46
- 15 Costich D E. Gender specialization across a climatic gradient: experimental comparison of monoecious and dioecious *Ecballium*. *Ecology*, 1995, 76(4): 1036 ~ 1050
- 16 Guitian J. Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits. *Amer J Bot*, 1993, 80(11): 1305 ~ 1309
- 17 黄双全, 郭友好, 吴 艳, 等. 鹅掌楸的花部数量变异与结实率. *植物学报*, 1998, 40(1): 22 ~ 26
- 18 Campbell D R, Halama K J. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology*, 1993, 74(4): 1043 ~ 1051
- 19 Zimmerman J K, Aide T M. Patterns of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resource limitation. *Amer J Bot*, 1989, 76: 67 ~ 73
- 20 Doust J L, Doust L L, eds. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. New York: Oxford Univ Press, 1988
- 21 Burd M. Ovule packaging in stochastic pollination and fertilization environments. *Evolution*, 1995, 49(1): 100 ~ 109
- 22 Barrett S C H, Harder L D. Ecology and evolution of plant mating. *Trends Ecol Evol*, 1996, 11(2): 73 ~ 79
- 23 Jones C E, Little R J, eds. *Handbook of Experimental Pollination Biology*. New York: Van Nostrand Reinhold, 1983
- 24 Weiss M R. Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature*, 1991, 354: 227 ~ 229
- 25 Throp R W, Briggs D L, Estes J R, et al. Nectar fluorescence under ultraviolet irradiation. *Science*, 1975, 189: 476 ~ 478
- 26 Harder L D, Barrett S C H. Mating cost of large floral display in hermaphrodite plants. *Nature*, 1995, 373: 512 ~ 515
- 27 Podolsky R D. Strange floral attractors: pollinator attraction and the evolution of plant sexual systems. *Science*, 1992, 258: 791 ~ 793
- 28 Melampy M N. Flowering phenology, pollen flow and fruit production in the Andean shrub *Befaria resinosa*. *Oecologia*, 1987, 73(2): 293 ~ 300
- 29 黄双全, 靳宝锋, 王青锋, 等. 慈姑花的开放式样及其花粉流. *植物学报*, 1999, 41(7): 726 ~ 730
- 30 Henrich B, Raven P H. Energetics and pollination ecology. *Science*, 1972, 176: 597 ~ 602
- 31 Herrera C M. Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology*, 1995, 76(1): 218 ~ 228
- 32 Seymour R, Schultze-Motel P. Thermoregulating lotus flowers. *Nature*, 1996, 383: 305
- 33 Conner J K, Rush S. Effects of flower size and number on pollinator visitation to radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia*, 1996, 105(4): 509 ~ 516
- 34 Nilsson L A. The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature*, 1988, 334: 147 ~ 149
- 35 Moller A P, Eriksson M. Pollinator preference for symmetrical flowers and sexual selection in plants. *Oikos*, 1995, 73(1): 15 ~ 22
- 36 Stanton M L, Snow A A, Handel S N. Floral evolution: attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science*, 1986, 232: 1625 ~ 1627
- 37 McDade L A. Pollinator relationships, biogeography, and phylogenetics. *BioScience*, 1992, 42(1): 21 ~ 26
- 38 Armbruster W S, Baldwin B G. Switch from specialized to generalized pollination. *Nature*, 1998, 394: 632
- 39 Galen C. Rates of floral evolution: adaptation to bumblebee pollination in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 1996, 50(1): 120 ~ 125
- 40 Bradshaw H D, Wilbert S M, Otto K G, et al. Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). *Nature*, 1995, 376: 762 ~ 765
- 41 Crane P R, Friis E M, Pedersen K R. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, 1995, 374: 27 ~ 33
- 42 Goldingay R L, Carthew S M, Whelan R J. The importance of non-flying mammals in pollination. *Oikos*, 1991, 61: 79 ~ 87
- 43 Kress W J, Schatz G E, Andrianifahanana M, et al. Pollination of *Ravenala madagascariensis* by lemurs in Malvaceae: evidence for an archaic coevolutionary system? *Amer J Bot*, 1994, 81: 542 ~ 551

- 44 Carthew S M. Foraging behaviour of marsupial pollinators in a population of *Banksia spinulosa*. *Oikos*, 1994, 69(1): 133 ~ 139
- 45 Niklas K J. The aerodynamics of wind pollination. *Bot Rev*, 1985, 51: 328 ~ 386
- 46 Cox P A. Hydrophilous pollination. *Ann Rev Ecol Syst*, 1988, 19: 261 ~ 280
- 47 Eriksson O, Bremer B. Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperms families. *Evolution*, 1992, 46: 258 ~ 266
- 48 Grant V. Effects of hybridization and selection on floral isolation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90: 990 ~ 993
- 49 Marshall D L, Whittaker K L. Effects of pollen donor identity on offspring quality in wild radish, *Raphanus sativus*. *Amer J Bot*, 1989, 76(7): 1081 ~ 1088
- 50 Ellstrand N C. Multiple paternity with the fruits of the wild radish, *Raphanus sativus*. *Amer Nat*, 1984, 123: 819 ~ 828
- 51 Marshall D L, Folsom M W, Hatfield C, et al. Does interference competition among pollen grains occur in wild radish? *Evolution*, 1996, 50(5): 1842 ~ 1848
- 52 Grant V. Sex selection in plants : pros and cons. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 1247 ~ 1250
- 53 Palmer M, Travis J, Antonovics J. Temporal mechanisms influencing gender expression and pollen flow within a self-incompatible perennial, *Arnianthium muscaetoxicum*. *Oecologia*, 1989, 78(2): 231 ~ 236
- 54 Cruzan M B, Barrett S C H. Contribution of cryptic incompatibility to the mating system of *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *Evolution*, 1993, 47(3): 925 ~ 934
- 55 Stucky J M. Pollination system of sympatric *Ipomoea hederacea* and *I. purpurea* and the significance of interspecific pollen flow. *Amer J Bot*, 1985, 72(1): 32 ~ 43
- 56 Randall J L, Hilu K W. Interference through improper pollen transfer in mixed stands of *Impatiens capensis* and *I. pallida*. *Amer J Bot*, 1990, 77: 939 ~ 944
- 57 Murcia C. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. *Ecology*, 1996, 77(2): 550 ~ 560
- 58 Richard A J. Plant Breeding Systems. London: George Allen & Unwin, 1986. 135 ~ 188
- 59 Schaal B A. Measurement of gene flow in *Lupinus texensis*. *Nature*, 1980, 284: 450 ~ 451
- 60 Chase M R, Moller C, Kessell R, et al. Distance gene flow in tropical trees. *Nature*, 1996, 383: 398 ~ 399
- 61 黄双全, 郭友好, 陈家宽, 等. 用 RAPD 方法初探鹅掌楸的花粉流. *科学通报*, 1998, 43(14): 1517 ~ 1519
- 62 Nilsson L A, Rabakonandrianina E, Pettersson B. Exact tracking of pollen transfer and mating in plants. *Nature*, 1992, 360: 666 ~ 669
- 63 Philbrick C T. Underwater cross-pollination in *Callitriche hermaphroditica* (Callitrichaceae): evidence from random amplified polymorphic DNA markers. *Amer J Bot*, 1993, 80 (4): 391 ~ 394
- 64 Allison T D. Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology*, 1990, 71(2): 516 ~ 522
- 65 Guo Y H, Sperry R, Cook C D K, et al. Pollination ecology of *Zannichellia palustris* L. *Aquat Bot*, 1990, 38: 341 ~ 356
- 66 Stacy E A, Hamrick J L, Nason J D, et al. Pollen dispersal in low-density populations of three neotropical tree species. *Amer Nat*, 1996, 148(2): 275 ~ 298
- 67 Nason J D, Herre E A, Hamrick J L. The breeding structure of a tropical keystone plant resource. *Nature*, 1998, 391: 685 ~ 687
- 68 Conner J K, Sterling A. Selection for independence of floral and vegetative traits: evidence from correlation patterns in five species. *Can J Bot Rev Can Bot*, 1996, 74(4): 642 ~ 644
- 69 Fishbein M, Venable D L. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 1996, 77(4): 1061 ~ 1073
- 70 Wilson P, Thomson J D. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology*, 1991, 72(4): 1503 ~ 1507
- 71 Momose K, Yumoto T, Nagamitsu, T, et al. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *Amer J Bot*, 1998, 85: 1477 ~ 1501
- 72 Aizen M A, Feinsinger P. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 1994, 75(2): 330 ~ 351

(1999-06-24 收稿, 1999-10-18 收修改稿)