

珍稀濒危植物蒜头果传粉生物学研究

赖家业^{1,2} 石海明² 潘春柳² 陈尚文³ 叶燕钻² 李明² 陈放¹

(1 四川大学生命科学学院 2 广西大学国家林业局中南速生材繁育重点实验室 3 广西大学农学院)

摘要:2003—2005年在广西巴马县对我国特有的珍稀濒危植物蒜头果花部形态特征、开花进程、繁育系统、访花者类别、访花行为和传粉效果进行了研究。结果表明:①蒜头果通常于4月初开花,花期约30 d,单花开放的持续时间约8 d,开花期间具有较为浓烈的香气。②蒜头果虽然具备自交亲和能力,但在自然环境中则以异花传粉为主,且需要传粉者;蒜头果不存在无融合生殖,其繁育系统属于混合交配型。③记录到蒜头果访花昆虫共有8目36科43种;经过鉴定,确定传粉昆虫有7目18科19种;昆虫的访花频率因昆虫的种类不同而有很大的差别,以蜂类的访花频率最高。④连续3年观察到的传粉昆虫种类不同,花期阴雨天气对昆虫访花活动和传粉效果的影响是蒜头果濒危的重要原因之一。

关键词:蒜头果;开花进程;繁育系统;传粉昆虫

中图分类号: Q944.43 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1522(2008)02-0059-06

LAI Jia-ye^{1,2}; SHI Hai-ming²; PAN Chun-liu²; CHEN Shang-wen³; YE Yan-zuan²; LI Ming²; CHEN Fang¹.

Pollination biology of rare and endangered species *Malania oleifera* Chun et Lee. *Journal of Beijing Forestry University* (2008) 30(2) 59-64 [Ch, 24 ref.]

1 College of Life Science, Sichuan University, Chengdu, 610064, P. R. China;

2 Key Laboratory of Fast-Growing Tree Breeding and Cultivation in Central South China, State Forestry Administration, Guangxi University, Nanning, 530004, P. R. China;

3 College of Agriculture, Guangxi University, Nanning, 530004, P. R. China.

The rare and endangered species *Malania oleifera* Chun et Lee was investigated from 2003 to 2005 in terms of morphological characteristics, flowering process, breeding system, species of visiting insects and their foraging behavior, pollination efficiency. The results show that: 1) *M. oleifera* usually flowers in early April, the florescence is about 30 days, the duration of florets is about eight days with a very dense fragrance during its florescence; 2) The species is self-compatible, but it cannot self-pollinate spontaneously under natural conditions. The out-crossing is its main pollination pattern and pollinators are required. There is no apomixes in *M. oleifera* and its breeding system is mixed with self-pollination and out-crossing; 3) Forty-three species of visiting insects, which belong to eight orders, 36 families, are recorded, and 19 species pollinators, which belong to seven orders, 18 families, are determined. The species of insect visitors differ in visiting rate with the highest of bees; 4) Species of pollination insects recorded in the three years are different, and the effect of rainy days during the florescence on the activities of visiting insects and pollination efficiency might be one of the crucial reasons of its endangerment.

Key words *Malania oleifera* Chun et Lee; flowering process; breeding system; pollination insects

蒜头果(*Malania oleifera* Chun et Lee)又名山桐果、马兰后(壮语),为铁青树科(Olacaceae)蒜头果属常绿乔木^[1]。蒜头果为我国特有的单种属植物^[2],

目前已知的自然分布仅限于云南东南部和广西西部的狭窄区域。蒜头果现为国家二级保护植物,并被列入《中国植物红皮书》^[3-4]。植物濒危的原因分为

收稿日期:2007-05-20

http://www.bjfujournal.cn, http://journal.bjfu.edu.cn

基金项目:广西科学基金资助项目(桂科青229005)、广西林业科技项目(林科字1996-21)。

第一作者:赖家业,博士生,副教授。主要研究方向:植物学。电话:0771-3271428 Email:laijiaye@263.net 地址:530004 广西大学林学院。

责任作者:陈放,教授,博士生导师。主要研究方向:植物学。电话:028-85412280 Email:chenfang@scu.edu.cn 地址:610064 四川成都四

内部和外部两大因素,就外部因素而言,有光照、水分、温度、土壤、放牧、毁林、开垦等;内部因素有生活力、适应力、生殖力、遗传力等^[5]。传粉是种子植物有性生殖过程中一个不可缺少的重要环节,通过对濒危植物传粉生物学特性的研究,对确定濒危植物的濒危因素具有特别重要的意义^[6]。传粉生物学是一个既古老又年轻的学科,近年来在国内受到越来越多的关注,如有关学者已对濒危植物杭州石荠苎(*Mosla hangzhouensis*)、短柄五加(*Acanthopanax brachypus*)、刺五加(*A. senticosus*)、矮牡丹(*Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea*)、南川升麻(*Cimicifuga nanchuanensis*)、鹅掌楸(*Airiodendron chinense*)、长柄双花木(*Disanthus cercidifolius*)、缙云卫矛(*Euonymus chloranthoides*)等植物的传粉过程或花粉散布规律做过实地考察或试验研究^[7-14],而有关蒜头果在传粉生物学和繁育系统方面的研究至今系统性的报道较少。本文通过对蒜头果花部形态特征、开花进程、花期访花者类别、访花者在花序上的访花行为和传粉效果进行研究,以了解制约蒜头果有性生殖的某些因素,为研究蒜头果分布狭窄的原因、物种形成、居群遗传学及保护生物学提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 研究地点

野外观察和实验工作在2003—2005年进行。经详细野外踏查后选择广西巴马县燕峒乡安乐村良丰屯(105°08'E, 24°08'N)作为观察地点。样地海拔600 m,半阴坡,坡度28°,下坡,石头裸露约90%。

1.2 方法

1.2.1 开花动态的观察

在花蕾期,野外条件下用耐久的彩色标牌在蒜头果植株上标记至少5个花序(20株)。每2~3 d观察1次花蕾,直至花朵开放。花朵开放当天,每隔2~3 h观察1次。花朵开放后,每天观察1次,直至花朵脱落或成为果实。每次观测均记录花朵开放、花粉散出、柱头伸长、花蜜与气味开始出现和持续的时间。花序内开放花朵的百分率=某一特定日期的开花数目/(开放花朵数目+未开放花蕾数目+凋落或结果的花朵数目)。另外,使用下述标准描述观测地点蒜头果种群的开花进程并记录其开始的时间:①开始开花;②25%以下的植株开花;③50%以上的植株开花;④25%以下的植株尚处于花期,余者已经谢花;⑤开花末期(少于10株植株仍在开花)。

1.2.2 花部形态特征的观测

随机选取正开放的花序30个,在解剖镜下分别测量花序直径、花梗长度、花朵直径、花盘直径、花萼

长、花萼宽、花瓣长、花瓣宽、雄蕊长、柱头长等花部形态指标。

1.2.3 花粉量及花粉胚珠比(P/O)的测定

参照王业进等^[15]的方法,从花枝上随机剪下600粒花药分别放入6个指形管中;每个指形管各100粒花药作为6个样本,在28℃条件下放置3 d让其充分开裂;待测定时再加入10 mL的2.5%蔗糖溶液进行稀释,稀释完毕充分振荡,让花粉可以脱离花药散到溶液中。吸取时也要充分振荡,使花粉粒均匀分布于溶液中,用显微镜观察计数1 mm×1 mm面积内的花粉量,从而计算每粒花药和每朵花的平均花粉量。

用刀片横切子房,在解剖镜下记录胚珠数目。每朵花的花粉胚珠比(P/O)用该花的花粉总量除以胚珠数目得到^[16]。

1.2.4 杂交指数(Outcrossing index, OCI)的估算

按照Dafni^[17]的标准进行花序直径、花朵大小及开花行为的测量及繁育系统的评判。具体方法是:①花朵或花序直径<1 mm记为0;1~2 mm记为1;2~6 mm记为2;>6 mm记为3。②花药开裂时间与柱头可授期之间的时间间隔,同时雌蕊先熟记为0;雄蕊先熟记为1。③柱头与花药的空间位置,同一高度记为0;空间分离记为1。三者之和为OCI值。④OCI=0时,繁育系统为闭花受精;OCI=1时,繁育系统为专性自交;OCI=2时,繁育系统为兼性自交;OCI=3时,繁育系统为自交亲和,有时需要传粉者;OCI=4时,繁育系统为部分自交亲和,异交,需要传粉者。

1.2.5 访花昆虫的观察和鉴定

于盛花期选择3个花序,从6:00到19:00进行连续观察。记录访花昆虫的类别、访花频率和访花行为。采集访花昆虫,毒瓶杀死,阴干制成标本,鉴定到科或种。

1.2.6 传粉效果的检测

2003年3—4月将尚未开放的花序进行以下6个处理:①对照。不去雄,不套袋,检测自然条件下的传粉效果;②不去雄,套细眼纱网袋,检测是否需要传粉者;③去雄,套细眼纱网袋,人工同株异花授粉,检测同株异花传粉;④去雄,套细眼纱网袋,人工异株异花授粉,检测异株异花传粉;⑤去雄,不套袋,检测自然条件下的异花传粉是否受花粉的限制;⑥去雄,套细眼纱网袋,检测有无无融合生殖现象。50 d后观察结实情况。

2 结果与分析

2.1 野外花期观察及开花动态

蒜头果一般在3月上旬现蕾,但是,若当年长期

无雨,气候异常,天气干燥,则推迟到3月中旬才有花蕾出现,花蕾期20 d左右。蒜头果通常于4月初开花,花期约30 d,开花后6 d就开始出现落花现象,盛花期在4月中旬(开花率达50%及以上),4月底至5月初为末花期(表1)。在一天当中,花朵全天均开放,开花高峰期在9:00—10:00,花枝花序开花顺序为自下而上,小花的开放顺序为自中心向周围,再到周边。单花开放持续时间约为8 d,开花期间具有较为浓烈的香气,花部的主要形态变化依次是:花瓣向外反卷,花药白,柱头浅绿(第1天)→花药纵裂(第2天)→有花蜜(第3天)→花丝脱落(第4天)→花瓣脱落(第5天)→花柱伸长,柱头白(第6天)→子房膨大,柱头褐色(第7至第8天)。

表1 蒜头果种群的开花进程

TABLE 1 Flowering process of *M. oleifera* populations

观测项目	时间		
	2003年	2004年	2005年
个别植株开花	04-03	03-28	04-01
25%的植株开花	04-11	04-06	04-08
50%及以上的植株开花	04-17	04-14	04-15
25%以下的植株尚处于花期,余者已经谢花	04-27	04-23	04-24
开花末期,少于10%的植株仍在开花	05-03	04-30	05-02

2.2 花部形态特征

蒜头果的花为一个以主茎为中心的由小聚伞花序构成的复合圆锥状花序,多集中在树冠上部;花蕾近椭圆形,0.9 mm×1.8 mm,花序直径2.3~2.6 cm,花序梗平均长度为6.5~8.4 mm,每个枝条平均着生约9个花序,最多可达16个。构成每个花序的小聚伞花序数目一般为4个。小聚伞花序的直径1.1~1.4 cm,所含有花的数量一般为8~10朵。一朵成熟的蒜头果花,平均直径3.9 mm,花梗平均长度为3.5 mm,花托为浅杯状,花萼短小,浅四裂,小瓣成齿状;花冠为离瓣花,具有4瓣,镊合状排列,浅黄至黄色,花瓣全缘2.8~4.0 mm×0.8~1.5 mm,长椭圆形,反卷;雄蕊8枚,少数9或10枚;每个雄蕊花丝呈圆锥状,表面光滑;花药1.8~2.4 mm×0.4~0.8 mm,着生方式为背着药,距下端1/4处,具4药室,纵裂;花丝着生在花托上,长2.1~3.2 mm;子房上位,子房下部2室,上部1室,每室有1枚悬垂胚珠,合生心皮,基生胎座;花柱呈圆锥状,中空,在花冠开放前为倒棒锤状。

2.3 花粉量及花粉胚珠比(P/O)

蒜头果花粉量较大,平均每个花药有花粉3 033粒,平均每朵小花的花粉量24 264粒,胚珠数3枚,花粉胚珠比8 088。依据Cruden^[16]的标准,其繁育系统为专性异交类型。

2.4 杂交指数

蒜头果花直径为3.9 mm。该种虽属两性花,但开花时柱头与花药分离,直到花药散粉盛期,柱头位置仍比花药低;且花药散粉初期雌蕊尚未成熟。因此可以认为其雌、雄器官在空间和时间上是分离的。其杂交指数(OCI)为4。根据Dafni^[17]的标准,其繁育系统为异交,部分自交亲和,需要传粉者。

2.5 访花昆虫的观察结果

2.5.1 蒜头果传粉昆虫种类及其活动规律

记录到的蒜头果访花昆虫共有8目36科43种。经过鉴定,确定传粉昆虫有7目18科19种。其中膜翅目和双翅目最多,各有5科5种;鞘翅目次之,有3科4种;鳞翅目2科2种;缨翅目、同翅目、半翅目各有1科1种。蒜头果的传粉昆虫见表2和图1。

昆虫的访花频率因昆虫的种类不同而有很大的差别,以蜂类的访花频率最高。经观察,传粉频率较高的昆虫有中华蜜蜂(*Apis cerana*)、大金箍胡蜂(*Vespa tropica leefmansii*)、花蓟马(*Frankliniella intonsa*)、小花蝽(*Orius minutus*)、菜粉蝶(*Pieris rapae*)、小青花金龟(*Oxycetonia jucunda*)、皮蝇(*Hypoderma* sp.),共7种,其中中华蜜蜂和花蓟马为主要的传粉昆虫。花蓟马虽然个体小,但数量最多,一个花序里最多达35个;中华蜜蜂的数量虽较少,但它的携粉量大,特别是后足携粉量比中足大。不太经常出现的传粉昆虫有红胸兰花萤(*Cantharis* sp.)、熊蜂(*Bombus speciosus*)、叶舌蜂(*Hylaeus* sp.)、变侧异腹胡蜂(*Parapolybia varia varia*)、水虻(*Stratiomyia apicalis*)、黄腹宽食蚜蝇(*Dideides latus*)、绿丽蝇(*Lucilia caesar*)等。绝大多数昆虫大约从6:00开始活动,19:00基本停止,只有极少数昆虫例外。花朵开放的高峰期在9:00左右,到11:00当天应开的花朵基本绽开,昆虫活动在9:00—10:00急剧增加,这与蒜头果开花的时间基本一致。

2.5.2 传粉昆虫的访花行为

蒜头果花朵开放后,花药很快开裂,花粉暴露,花柱逐渐伸长,并有花蜜分泌。对经常出没于蒜头果花或花序上的主要传粉昆虫的访花行为进行观察,结果发现体形较大的传粉昆虫,如熊蜂、中华蜜蜂等口器较长,只需把头部伸入花冠的一定深度,便可吸取到花蜜。在取食过程中,用附肢攀附着花丝、花药或花瓣在花序上爬动,其附肢、头部和腹部能不断地触碰到花药而粘上花粉。体宽与花朵的直径接近的昆虫,如黄腹宽食蚜蝇、绿丽蝇等必须将身体挤入花中才能吸到花蜜。而体形极小的传粉昆虫如小

表2 蒜头果传粉昆虫名录

TABLE 2 Pollination insects of *M. oleifera*

目	科	种	第1次	第2次	第3次
缨翅目 (Thysanoptera)	蓟马科(Thrinidae)	花蓟马	√		√
同翅目 (Homoptera)	叶蝉科(Cicadellidae)	叶蝉 (<i>Empoasca</i> sp.)	√		
半翅目 (Hemiptera)	花蝽科 (Anthocoridae)	小花蝽	√		√
鳞翅目 (Lepidoptera)	粉蝶科 (Pieridae)	菜粉蝶		√	√
	灰蝶科 (Lycaenidae)	灰蝶 (<i>Elastrina argiolus</i>)		√	√
鞘翅目 (Coleoptera)	叶甲科 (Chrysomelidae)	叶甲 (<i>Cleoporus variabilis</i>)	√		
		黄叶甲 (<i>Xanthonia varipennis</i>)	√		
鞘翅目 (Coleoptera)	花萤科 (Cantharidae)	红胸兰花萤			√
	花金龟科 (Cetoniidae)	小青花金龟		√	√
膜翅目 (Hymenoptera)	熊蜂科 (Bombidae)	熊蜂	√		
	蜜蜂科 (Apidae)	中华蜜蜂	√		√
	分舌蜂科 (Colletidae)	叶舌蜂	√		
	异胡蜂科 (Polybiidae)	变侧异腹胡蜂		√	
	胡蜂科 (Vespidae)	大金箍胡蜂		√	√
双翅目 (Diptera)	水虻科 (Stratiidae)	水虻	√		
	食蚜蝇科 (Syrphidae)	黄腹宽食蚜蝇	√		
	果蝇科 (Drosophilidae)	果蝇 (<i>Drosophila melanogaster</i>)	√		√
	丽蝇科 (Calliphoridae)	绿丽蝇	√		
	皮蝇科 (Hypodermatidae)	皮蝇			√

注:第1次为2003年4月采集,第2次为2004年4月采集,第3次为2005年4月采集。

花蝽等可以自由钻入花中,除吸食花蜜外还大量采食花粉;采食花粉时,身体的各个部位特别是腿部均能粘上花粉粒,这些昆虫来往于各雄蕊之间,有时会爬到柱头上与柱头接触从而完成了传粉过程。

蜂类飞行的距离短,一般采取“就近原则”,从同一花序的一朵花飞到另外一朵花。蜂类虽个体大小

不一(1.4~19.6 mm 之间),但都飞行迅速,在花上的滞留时间虽较短,一般约 2~3 min,但访花的频率高。花蓟马在花上滞留的时间最长,而菜粉蝶在花上滞留的时间最短,但其访花次数较多。一些大的蝇类较活跃,其行为和蜂类相似,拜访的花序较多,主要在花盘上舔吸花蜜。个别体型小的蝇则长时间



1. 皮蝇; 2. 小青花金龟; 3. 红胸兰花萤; 4. 黄腹宽食蚜蝇

图1 部分蒜头果传粉昆虫

FIGURE 1 Some of the pollination insects for *M. oleifera*

停留在小花梗或总花梗上,其间每隔几分钟便到上面的小花上活动 3~5 min,偶尔长达 10 min,将每个小花的花药、花柱及花盘舔食一遍。甲虫只是爬在花序上取食花粉或花蜜,活动较慢。有时也可见蜂类捕食蚂蚁和小的蝇类。

2.6 传粉效果的检测结果

由表 3 可知,去雄套袋后对蒜头果分别进行人工同株异花授粉和异株异花授粉,蒜头果均能够受

精结实,说明蒜头果具有杂交亲和和自交亲和的能力。不去雄、套袋的实验结果表明,蒜头果虽然具备自交亲和的能力,但在自然环境中不能进行自发的自花传粉,以异花传粉为主,且需要昆虫的访花活动才能达到传粉的目的。在自然传粉情况下,去雄与否不影响蒜头果的授粉结实,说明蒜头果的结实情况不受自身花粉的限制。在去雄套袋的情况下不能结实说明蒜头果不存在无融合生殖。

表 3 蒜头果繁育系统的检测结果

TABLE 3 Test results of breeding system for *M. oleifera*

检测处理	不去雄,不套袋,自由传粉	去雄,不套袋,自由传粉	去雄,套袋,同株异花授粉	去雄,套袋,异株异花授粉	不去雄,套袋	去雄,套袋
结实情况	结实	结实	结实	结实	不结实	不结实

3 结论与讨论

3.1 繁育系统

植物繁育系统的多样性一直受到许多生物学家的关注。对植物花的结构和繁育系统的认识是认识植物生活史的前提,也是其他相关研究所必需依赖的基本背景知识^[9,18]。被子植物中与繁育系统密切相关的一个重要因素是雌雄性功能表达在时间上的差异,即雌雄异熟^[11]。本研究中蒜头果在单花水平上表现为雄蕊先熟,花药开裂散粉时柱头还未成熟。而在植株个体水平上,由于蒜头果为圆锥状花序,在整个花序内小花的开放时间存在差异,出现雌雄性功能表达时间的重叠,因此可以进行同株异花授粉,即可以进行部分自交。但从蒜头果雌雄异熟,雌雄器官在空间上分离,花药纵裂,柱头有花蜜分泌,且有昆虫访花等特点上看,蒜头果仍是以异交为主,以虫媒传粉为主,这与去雄一套袋一人工授粉实验的结果一致。根据杂交指数(OCI)、花粉胚珠比(P/O)和去雄一套袋一人工授粉实验所检测到的繁育系统的结果基本上是一致的,而以杂交指数(OCI)和去雄一套袋一人工授粉实验的结果最为一致。由于蒜头果自交亲和,杂交可育,其繁育系统属于混合交配型。

3.2 蒜头果吸引昆虫的策略

通常认为花的颜色、形状、气味等均可能是引诱昆虫传粉的因素^[19-21],而花粉和花蜜则是花朵提供给昆虫的重要报酬。蒜头果的花朵较小,颜色淡黄,花形态没有特化,这些特征使得它提供的酬物适合于不同的昆虫采食。花序较大和花粉具有香味起着强烈吸引昆虫的作用,因此,仅就访花昆虫的种类来看,3年共观察到蒜头果的访花昆虫累计多达40余种,而传粉昆虫多达19种,且访花者的访花频率都较高。参照 Bawa 等^[22]对传粉者类型的划分,蒜头果应属于多种不同昆虫传粉的植物,即包括蜂类、蝇

类、蝶类和部分甲虫等都可以是传粉者,但未见同一种传粉昆虫连续3年参与蒜头果的传粉,由此认为在植物与昆虫之间尚未形成恒定的组合。

3.3 影响蒜头果传粉成功的因素

许多因素,如光照、大风、温度、湿度、阴雨天气、同期植物、人工放蜂甚至年份等都可能影响访花者的数量、访花行为和访花频率,进而影响蒜头果的传粉和坐果^[23]。其中影响较为明显的是花朵完全开放时的天气状况,如遇到持续阴雨天气传粉即不能成功。气象因素可能会影响昆虫区系,进而影响昆虫访花行为、访花频率和传粉效果。蒜头果花期在4月初至5月初,在该段时间内,经常出现的阴雨天气对花药散粉、花蜜的分泌以及昆虫的活动均产生不良的影响,进而降低传粉效率。同时,这种不稳定的天气状况很可能是连续3年观测到的传粉昆虫种类不相同的原因之一。

此外,生境中温度、光照不足,处于阴暗处的花序可能难于接受到花粉或因资源配置不足而不能结实。生境昆虫数量不足,尤其是蜂类数量不足,也会使蒜头果的传粉过程受到限制。

3.4 关于蒜头果濒危原因的探讨

从传粉生物学角度上看,虽然蒜头果具有适于昆虫访花的机制,但连续3年观察到的传粉昆虫种类不同,说明其缺乏专性的传粉者,这就有可能使蒜头果在特殊年份出现传粉者缺乏现象,这对该物种的后代延续来说极为不利;而在蒜头果花期出现的阴雨天气会影响访花者的数量、访花行为和访花频率,对蒜头果传粉不利,传粉不成功造成大量的落花,结实后又大量落果,这是蒜头果濒危的重要原因之一。

野外调查发现,生境破坏是蒜头果分布面积逐渐减少,导致其濒危的主要原因。在蒜头果分布区,由于人们的环境保护意思薄弱,森林遭到大面积的破坏,蒜头果成年树遭到大量的砍伐,林下荫生幼苗也

受到毁灭性的威胁,蒜头果个体植株呈现逐年减少的趋势。蒜头果固有的生物学特性不利于其种群的发展,动物对蒜头果果实的取食和危害又使得本来就有限的种子数量大为减少,这也是导致其濒危的原因之一^[24]。从蒜头果的传粉过程来看,可能是无性系内的自交衰退造成的,而蒜头果种子的质量和传播对于其繁衍、迁移、扩张都是相当重要的因素。

参 考 文 献

- [1] 李树刚. 油料植物一新属——蒜头果属[J]. 东北林学院植物研究室汇刊, 1980, 1(6): 67-72.
LI S G. *Malania*, a new genus of oil yielding plant [J]. *Bull Bot Lab NorthEast Forest Inst.* 1980, 1(6): 67-72.
- [2] 应俊生, 张云龙. 中国种子植物特有属[M]. 北京: 科学出版社, 1994.
YING J S, ZHANG Y L. *Endemic genus of Chinese seed plants* [M]. Beijing: Science Press, 1994.
- [3] 国家环境保护局. 中国珍稀濒危保护植物名录[M]. 北京: 科学出版社, 1987.
State Environmental Protection Administration. *List of rare and endangered plants in China* [M]. Beijing: Science Press, 1987.
- [4] 傅立国. 中国植物红皮书: 第1册[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
FU L G. *China plant red data book: Vol. 1* [M]. Beijing: Science Press, 1991.
- [5] 国家环境保护局. 珍稀濒危植物保护与研究[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 1991.
State Environmental Protection Administration. *Protection and studies on rare and endangered plants* [M]. Beijing: China Environmental Science Press, 1991.
- [6] 张文辉, 祖元刚, 刘国彬. 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析[J]. 生态学报, 2002, 22(9): 1 512-1 520.
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): 1 512-1 520.
- [7] 周世良, 潘开玉, 洪德元. 杭州石茅茛和石香薷(唇形科)的传粉生物学比较研究[J]. 植物学报, 1996, 38(7): 530-540.
ZHOU S L, PAN K Y, HONG D Y. Comparative studies on pollination biology of *Mosla hangzhouensis* and *M. Chinensis* (Labiatae) [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(7): 530-540.
- [8] 王仲礼, 刘林德, 田国伟, 等. 短柄五加开花及传粉生物学研究[J]. 生物多样性, 1997, 5(4): 251-256.
WANG Z L, LIU L D, TIAN G W, et al. Flowering and pollination biology of *Eleutherococcus brachypus* [J]. *Chinese Biodiversity*, 1997, 5(4): 251-256.
- [9] 刘林德, 祝宁, 申家恒, 等. 刺五加、短梗五加的开花动态及繁育系统的比较研究[J]. 生态学报, 2002, 22(7): 1 041-1 048.
LIU L D, ZHU N, SHEN J H, et al. Comparative studies on floral dynamics and breeding system between *Eleutherococcus senticosus* and *E. sessiliflorus* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(7): 1 041-1 048.
- [10] 罗毅波, 裴颜龙, 潘开玉, 等. 矮牡丹传粉生物学的初步研究[J]. 植物分类学报, 1998, 36(2): 134-144.
LUO Y B, PEI Y L, PAN K Y, et al. A study on pollination biology of *Paeonia suffruticosa* ssp. *spontanea* (Paeoniaceae) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1998, 36(2): 134-144.
- [11] 奇文清, 尤瑞麟, 陈晓麟. 濒危植物南川升麻传粉生物学的研究[J]. 植物学报, 1998, 40(8): 688-694.
QI W Q, YOU R L, CHEN X L. Pollination biology in *Cimicifuga nanchuanensis*, an endangered species (Ranunculaceae) [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(8): 688-694.
- [12] 周坚, 樊汝汶. 中国鹅掌楸传粉生物学研究[J]. 植物学通报, 1999, 16(1): 75-79.
ZHOU J, FAN R W. Pollination of *Liriodendron chinense* [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(1): 75-79.
- [13] 肖宜安, 何平, 李晓红. 濒危植物长柄双花木的花部综合特征与繁育系统[J]. 植物生态学报, 2004, 28(3): 333-340.
XIAO Y A, HE P, LI X H. Floral syndrome and breeding system of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* Maxim var. *longipes* [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(3): 333-340.
- [14] 张仁波, 窦全丽, 何平, 等. 濒危植物缙云卫矛繁育系统研究[J]. 广西植物, 2006, 26(3): 308-312.
ZHANG R B, DOU Q L, HE P, et al. Study on the breeding system of the endangered plant *Euonymus chloranthoides* Yang [J]. *Guihaia*, 2006, 26(3): 308-312.
- [15] 王业进, 盛炳成, 於镜, 等. 桃花粉生活力及其贮藏特性的研究[J]. 中国果树, 1987(2): 13-16.
WANG Y J, SHENG B C, YU J, et al. Study on the vitality and storage property of peach pollen [J]. *Chinese Fruit*, 1987(2): 13-16.
- [16] CRUDEN R W. Pollen ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants [J]. *Evolution*, 1997, 31: 32-46.
- [17] DAFNI D. *Pollination ecology: A practical approach* [M]. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- [18] 边才苗, 金则新. 云锦杜鹃的开花动态与繁育系统研究[J]. 广西植物, 2005, 25(2): 169-173.
BIAN C M, JIN Z X. Studies on floral dynamic and breeding system of *Rhododendron fortunei* [J]. *Guihaia*, 2005, 25(2): 169-173.
- [19] 赵运林. 兰科植物传粉生物学研究概述[J]. 植物学通报, 1994, 11(3): 27-33.
ZHAO Y L. A survey on the study of pollination biology of Orchidaceous plants [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1994, 11(3): 27-33.
- [20] KUDO G. Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches [J]. *Amer J Bot*, 1993, 80(11): 1 300-1 304.
- [21] 钦俊德. 昆虫与植物的关系[M]. 北京: 科学出版社, 1987.
QIN J D. *Relationship between insects and plants* [M]. Beijing: Science Press, 1987.
- [22] BAWA K S, BULLOCK S H, PERRY D R, et al. Reproductive biology of tropical low land rain forest trees: Pollination systems [J]. *Amer J Bot*, 1985, 72(3): 346-356.
- [23] MCCALL C, PRIMACK R B. Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities [J]. *Amer J Bot*, 1992, 79(4): 434-442.
- [24] 梁月芳, 吴曙光, 黎向东. 蒜头果的濒危原因研究[J]. 广西植物, 2003, 23(5): 404-407.
LIANG Y F, WU S G, LI X D. Study on the endangered causes for *Malania oleifera* [J]. *Guihaia*, 2003, 23(5): 404-407.

(责任编辑 冯秀兰)