

# 黄河三角洲怪柳的开花特性及传粉生态学研究

王仲礼<sup>1,2\*</sup>, 刘林德<sup>2</sup>, 方炎明<sup>1</sup>

(1. 南京林业大学森林资源与环境科学学院, 南京 210037; 2. 烟台师范学院生命科学学院, 山东 烟台 264025)

**摘要:**野外定位观测了怪柳(*Tamarix chinensis* Lour.)的开花物候、开花动态、访花者的种类、行为和访花频率,并对其进行繁育系统、花粉-胚珠比(P/O)、花粉活力进行了检测。结果表明,怪柳单朵花的花期仅1 d, P/O为390.9±81.0,繁育系统属于自交亲和、需要传粉者的类型。花的结构和开花式样适合以食蚜蝇为主的多种昆虫传粉。自然条件下的结实率为95.23%。怪柳的果实成熟期较短(15 d),整个居群有长达几个月的花期,开花数目众多,因此能产生大量的种子,在适宜条件下会形成大片的怪柳灌丛。

**关键词:**怪柳;开花特性;繁育系统;传粉;传粉者

中图分类号:Q944.43

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2005)04-0353-05

## Flowering Characteristics and Pollination Ecology in *Tamarix chinensis* (Tamaricaceae) in the Yellow River Delta

WANG Zhong-li<sup>1,2\*</sup>, LIU Lin-de<sup>2</sup>, FANG Yan-ming<sup>1</sup>

(1. College of Forest Resource and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China;

2. Faculty of Life Sciences, Yantai Normal University, Yantai 264025, China)

**Abstract:** Flowering characteristics and pollination ecology of *Tamarix chinensis* were investigated in the Nature Reserve of Yellow River Delta in Shandong Province. The flowering phase and dynamics, insect visitors and their behavior and visiting frequency were observed, and the breeding system, pollen-ovule ratio (P/O) and pollen viability were determined. The results showed that *T. chinensis* was self-compatible requiring pollinators. Syrphid flies (*Syrphus*) were the most common visitors. The duration of single flower of this plant lasted only one day, the P/O was 390.9±81.0. The fruits matured within 15 days. In natural condition, the fruit setting rate reached 95.23%. The population had a flowering period of several months (from May to September), which produced a large amount of seeds that would germinate and form a large area of *Tamarix* shrub.

**Key words:** *Tamarix chinensis*; Flowering characteristics; Breeding system; Pollination; Pollinator

怪柳(*Tamarix chinensis* Lour.)为怪柳科怪柳属一种典型耐盐碱、耐干旱植物,其分布较广<sup>[1,2]</sup>。在黄河三角洲,怪柳灌丛可以形成纯林,呈大面积连片分布;可以在低洼地区形成以怪柳为优势种、芦苇(*Phragmites communis*)为伴生种的怪柳灌丛;也可以在海拔较高的地区形成以怪柳为优势种、碱蓬(*Suaeda glauca*)为次优势种,伴生獐茅(*Aeluropus litoralis* var. *sinensis*)、二色补血草(*Limonium bicolor*)、盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)的怪柳灌丛;在黄河三角洲潮

上线的近海滩涂上,分布着天然的怪柳海岸灌丛,面积达8 126 hm<sup>2</sup>,是黄河三角洲最主要的野生资源植物之一<sup>[3]</sup>。有关怪柳科植物系统分类、水分生理、盐腺结构及种群生态等方面的研究已有不少的报道<sup>[4]</sup>,但有关怪柳传粉生态学方面未见系统的研究。怪柳能在黄河三角洲这片新生的处女地上取得优势地位,其生殖成功是先决条件。因此,我们对黄河三角洲怪柳的开花、传粉等生殖生态学进行了数年定位观测,以期为怪柳灌丛的资源保护和开发利用提供科学依据。

收稿日期:2004-11-02 接受日期:2005-03-10

基金项目:山东省教育厅项目(J01H03);烟台师范学院科研基金项目

\* 通讯作者 Corresponding author

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地自然概况

研究地点设在黄河三角洲自然保护区内。该保护区总面积约 153 000 hm<sup>2</sup>, 北临渤海, 东靠莱州湾, 地理坐标为 118°33′-119°20′E, 37°35′-38°12′N。黄河三角洲属暖温带季风型气候区, 主要特点是季风影响显著, 四季分明, 冷热干湿界限极明显, 春季干旱多风回暖快, 夏季炎热多雨, 秋季凉爽多晴天, 冬寒少雪多干燥等, 具明显的大陆性气候特点。年均温 12.3℃, 极端最高温 41.9℃, 极端最低温 -23.3℃, 年均无霜期 199 d, 年均降水量为 542.3 mm, 蒸发量为 1 926.1 mm, 蒸降比为 3.6:1。

### 1.2 研究材料

柽柳花和花序的结构已有记载<sup>[2]</sup>, 现结合我们的观察归纳如下: 柽柳的枝条顶端发育出花序。由花梗较短的 35-90 朵小花先组成总状花序, 再由数目、大小不等的总状花序 (少至 3.5 个, 多则几百个) 集生成圆锥花序。柽柳花较小, 为两性花, 每朵花的直径约 2-3 mm。花萼、花瓣、雄蕊各 5 枚。花瓣离生, 淡红色至白色, 花冠高度约 2 mm; 雄蕊与花瓣互生, 长约 2.5-3.5 mm; 丁字药, 花药 4 室, 白色。子房上位, 三心皮构成 1 室, 基底胎座, 一般具 12-20 个胚珠。雌蕊高度约为 2 mm, 花柱 3, 棍棒状, 分离, 花朵开放时, 花柱展开, 柱头间隔约 1 mm, 位于花药下花丝中上部。下位花盘 5 裂, 或每一裂片再裂成 10 裂片状, 褐色, 位于瓶状子房基部。由于总状花序结构紧密, 开花动态、昆虫访花行为和频率在总状花序水平上进行; 柱头可授性和繁育系统检测在总状花序水平上操作, 最后统计花、果总数及结实率。其它实验在单花水平上进行。

### 1.3 开花动态、访花昆虫的种类和访花频率

每天选取 3 个即将开花的花序, 对整个总状花序的开花动态进行连续观察, 重复三次。参照 Kudo<sup>[9]</sup>和 Spira<sup>[10]</sup>的方法, 于盛花期选择 4 个当日开花最多的总状花序, 将未开放的花蕾和前一天开放的花朵用镊子摘除, 以便连续观察花朵从开花到结实的昆虫访花特点。开花当天至第三天, 从 7:00 到 19:00 进行连续观察; 第四天至第九天在 7:00-19:00 间进行四次间断观察。记录访花昆虫的类别和访花频率。观察时做两种处理: 一是自然条件下当日开花的花序; 二是在花药散粉前 (7:00 前) 去雄的当日开花的花序。采集访花昆虫, 用含有乙酸乙酯的毒瓶杀死, 将其制成标本, 鉴定到种, 扫描电镜检查昆虫携带花粉的情况。

### 1.4 花粉活力的测定

参照胡适宜<sup>[7]</sup>的方法, 作适当修改。将蔗糖浓度改为 20%, 萌发时间改为 24 h, 用悬滴法测定花粉萌发率。将当日开放的花朵取回, 置于室内, 测定其开花当天、第 2 天和第 3 天的花粉萌发率。每天用 3 个花朵。

### 1.5 花粉-胚珠比 (pollen-ovule ratio, P/O) 的测定

取 3 个柽柳的总状花序, 在其上、中、下三个部位, 各选取刚开放的花朵 (花药未开裂) 1 个 (共 9 朵), 分别将各花朵的花药 (5 个) 挤碎于含有醋酸洋红染液和去垢剂的乙醇溶液中; 转移到 10 ml 容量瓶内, 仔细冲洗花药壁、镊子和刀片以防材料丢失, 定容; 取 10 μl 于血球计数板上, 在显微镜下统计其花粉粒数目, 重复 3 次; 取其平均值乘以 100 算出每个花朵的花粉粒总数。解剖镜下剥离子房, 取出胚珠, 统计胚珠数目。每朵花的 P/O 比为该花的花粉总数除以胚珠数目。

### 1.6 柱头可授性的检测

开花去雄后套袋, 分别在当天、第 2 天、第 3 天人工授粉后再套袋。每天的授粉时间是在花药开裂后进行。授粉方法是用其它花药已开裂的花序, 轻轻涂扫去雄待测的花序。12 d 后统计结实率。

### 1.7 繁育系统的检测

采用尼龙纱网套袋的方法。做以下几种处理:

1. 开花前套袋, 隔离传粉者。检测是否需要传粉者。
2. 开花后, 去雄套袋 (花药未开裂前)。检测有无风媒传粉。
3. 开花去雄后, 不套袋。
4. 开花后人工辅助授粉。
5. 自然条件下, 不套袋。利用盆栽柽柳, 开花前置于人工气候箱内, 做隔离空气中花粉的处理。气候箱型号为 LRH-400-GSI, 每天光照 12 h, 温度范围 17-27℃, 每箱一盆, 做 2 个处理: 1. 将花去雄后, 检测是否进行无融合生殖。2. 自然开放的花序, 检测是否自交亲和。分别统计结实率。

### 1.8 柽柳结实率的计算

柽柳的花较小, 每个总状花序的花朵数目较多, 很难在统计花朵数目时不影响花以后的生长发育。但柽柳花的苞片宿存, 因此可根据苞叶数目计算原来的开花数目。结实率为果实数目除以苞片数目。

## 2 结果

### 2.1 花期物候

将柽柳的开花过程分为蕾期和花期两部分。黄河三角洲的柽柳第一次蕾期出现在 4 月下旬至 5

月上旬, 5月上旬或中旬进入花期。早期开花各居群比较同步, 至五月中旬第一个花期结束时, 都有 10 d 左右的无花期, 即蕾期, 为大量花蕾的形成期, 随后进入五月底或六月初的花期。对于一个柽柳居群来说, 进入六月份以后, 蕾期产生的花蕾多, 时间长, 常和花期交错, 有的花期和蕾期是同步进行的, 因而形成了六、七月份连续开花的盛花期。整个居群的花期可以从 5 月上旬一直延续 (或间隔期很短) 到 9 月下旬甚至 10 月初。对于柽柳个体来说, 蕾期和花期交替出现或交错出现, 一年内一般有 5 个左右的交替。柽柳单花的花蕾期约 15 d, 单花期仅为 1 d, 果实成熟约需 15 d。

## 2.2 开花动态

总状花序内花朵的开放顺序大致是从下到上。在居群的盛花期间, 对一个即将开放的总状花序来说, 第 1 天开花数目一般较少, 第 2、3 天开花最多。每个总状花序的花朵全部开放约需 2-5 d。花瓣展开时间一般在上午 4:30-8:00, 天气晴好时, 8:00 之后绽放的花蕾很少。花瓣展开后, 花丝伸长, 花药露出花冠并稍外展, 花药与柱头之间有约 1 mm 的间隔。花开后, 花药相邻两个药室连通, 纵向开裂后, 花粉以单粒的形式散出。花药开裂的时间短而集中, 天气晴好时, 8:00 之前, 几乎所有开放的花朵都已经散粉。花药开裂时, 柱头开始展开, 柽柳花虽小, 但平展的柱头却很明显。花开后, 可见在子房基部与花瓣的间隙有蜜汁出现。开花第 2 天, 花药、花丝干瘪脱落, 但花瓣呈膜质, 不脱落, 宿存至果实成熟。柽柳的开花易受天气状况影响。如遇阴雨天气, 其开花时间较不集中, 散粉的时间也会相应推迟。

## 2.3 花粉活力、花粉-胚珠比

在悬滴培养条件下, 花粉 2 h 即开始萌发, 但各花粉的萌发速度不同。把统计时间延长至 24 h, 其萌发率基本稳定。开花当天花粉萌发率为 92.0±3%, 第 2 天为 81.3±6.8%, 第 3 天为 40.0±12.4%。

通过对不同花序不同部位的 9 朵花的花粉及胚珠的统计, 其花粉-胚珠比 (P/O) 为 390.9±81.0。依据 Cruden<sup>⑧</sup>的标准, P/O 为 244.7-2 588.0 时, 繁育系统为兼性异交。

## 2.4 访花昆虫及其访花行为

### 2.4.1 昆虫的访花频率

通过对开花当天、第 2 天和第 3 天的连续观察以及第 4 天到第 9 天的间断观察, 发现昆虫的访花

活动主要集中在开花当天。从开花第 2 天一直到幼果出现, 几乎没有昆虫拜访。

开花当天, 去雄与未去雄的花序都有昆虫拜访。表 1 为开花当日自然花序与去雄花序上访花昆虫的记录。从访花频率上来看, 两者无论在上午 (13:00 以前)、下午 (13:00 以后) 还是全天都没有明显的差异 ( $P>0.05$ ), 这表明去雄的花序对昆虫的访花频率影响不明显。自然条件下的花序, 上午的访花昆虫明显比下午多 ( $P<0.05$ ); 而去雄后的花序上午和下午的差异不明显 ( $P>0.05$ )。昆虫的访花频率受天气影响 (如有无风、晴阴等) 而有所差异。一般在无风和晴到多云的情况下, 访花昆虫的频率大些, 而在下雨时, 访花昆虫相对较少。

表 1 天气晴好时昆虫的访花频率 (时间: 2004 年 6 月 9 日  
天气: 晴, 微风)

Table 1 Visiting frequency of insects in fine and breezy weather on 9 June 2004

时间 Time	温度 Temperature (°C)	自然花序 Natural inflorescence				去雄花序 Em. scutated inflorescence			
		A	B	C	D	A'	B'	C'	D'
7:00-9:00	22-27.5	18	38	4	2	15	35	1	2
9:00-11:00	27.5-29.5	10	11	24	15	17	12	9	8
11:00-13:00	29.5-33	4	4	3	2	17	8	0	2
13:00-15:00	33-33.5	3	8	11	6	11	5	7	10
15:00-17:00	33.5-31	3	0	13	3	7	2	7	4
17:00-19:00	31-27	1	0	0	0	3	0	0	0

A, B, C, D 和 A', B', C', D' 表示不同的花序, 每个花序约有 50-60 朵花。A, B, C, D and A', B', C', D' represent different inflorescences, each of which has 50-60 flowers.

### 2.4.2 访花昆虫的种类及行为

每个花期访花昆虫的种类和数量尽管不尽相同, 但以食蚜蝇为主的蝇类的访花频率和数量一直是最高的。常见的食蚜蝇有黄环粗股蚜蝇 (*Syrphoctonus pipiens*), 优食蚜蝇属一种 (*Eupeodes* sp.), 黑带食蚜蝇 (*Episyrphus balteatus*), 大灰食蚜蝇 (*Metasyrphus corollae*), 印度细腹食蚜蝇 (*Sphaerophoria indiana*), 宽尾细腹食蚜蝇 (*S. rueppelli*), 四条小蚜蝇 (*Paragus quadrifasciatus*), 梯斑墨蚜蝇 (*Melanostoma scalare*), 黑色斑眼蚜蝇 (*Eristalinus aeneus*) 等, 其它蝇类主要有红头丽蝇 (*Calliphora erythrocephala*), 家蝇 (*Musca domestica vicina*) 和灰地种蝇 (*Delia platura*) 等。

许多蝇类在无干扰的情况下会逗留很长时间 (1-5 min)。经常可以看到蝇类爬在花序上, 其口器几乎舐遍花序上的每朵花。由于柱头在花冠内展

开,花药稍伸出花冠外。蝇类的爬行及其舐吸行为不断地使自己的头部和身体接触到花药、花冠和柱头。蜜蜂 (*Apis indica*) 在六、七月份的盛花期出现,但其数量较少,访花频率也较蝇类小。进入九月份,蜜蜂的访花次数更少。在访花行为上,蜜蜂与蝇类也有所不同,常常访问时间短、访问次数稍多,有时只访问花序上的几朵花,有时则对花序上所有的花都有拜访。金龟子类 (*Cetoniidae*) 在六、七月份的盛花期很常见,它们只是爬在花序上取食花粉或花蜜,活动范围只在有限的几个总状花序间。蚁类(常见的有草地蚁 *Tetramorium caespitum*) 常最早或最晚出现,数量少,且活动范围很小。

由于怪柳的花为下位花盘,上部又有展开的花柱及顶端的柱头遮挡,取食花蜜的昆虫,必须将口器伸到柱头和花冠之间,这些访花者不可避免地会触到柱头,从而完成传粉过程。选取有代表的访花昆虫进行扫描电镜检测,发现蝇类、蜂类、甲虫以及蚂蚁的体表都带有怪柳的花粉。

## 2.5 柱头可授性

授粉时间从 2004 年 9 月 20 日开始,12 d 后统计结实率。从表 2 可见,开花当天授粉的花朵结实率最高,第 2 天授粉结实率极显著降低 ( $t=7.697$ ,  $t_{0.01}=2.576$ ,  $t_{0.001}=3.291$ ,  $P<0.001$ ), 第 3 天授粉不结果。这表明,开花当天,柱头具有可授性,并且可授性最高,第 2 天柱头可授性极显著降低,第 3 天柱头完全丧失了可授性。

表 2 柱头可授性的检测

Table 2 Receptivity of stigma of *Tamarix chinensis* 20 days after pollination

授粉时间 Time of pollination	花序数目 Total inflorescences	花朵数目 Total flowers	果实数目 No. of fruits	结实率 Fruit set (%)
第1天 I	5	147	71	51
第2天 II	5	153	16	10
第3天 III	5	143	0	0

I, II and III represent the time of pollination was on the same day, the next day and the third day of flowering.

## 2.6 繁育系统的检测

表 3 为 2004 年 9 月 24 日对怪柳繁育系统的检测结果。去雄+套袋和去雄+气候箱的结实率均为 0, 因为套袋和气候箱处理隔离了外来的传粉者及可能的风媒传粉,而去雄又使其失去了自花传粉的

机会,这表明怪柳不能进行风媒传粉,也没有无融合生殖。自然+套袋和自然+气候箱的处理能产生极少量的果实,和自然条件下相比,结实率极显著降低 ( $t=34.33$ ,  $t_{0.01}=2.576$ ,  $P<0.01$ )。这表明,怪柳是自交亲和的,但缺乏自花传粉的机制。去雄+不套袋仍能产生大量的果实,虽和自然条件下的结实率比较,有明显的差异 ( $t=3.3345$ ,  $t_{0.01}=2.576$ ,  $P<0.01$ ),但仍表明由昆虫的活动导致的异花传粉(包括同株异花传粉)的比率很高。自然条件下为 95.23%,人工授粉虽可增加结实率,但与自然条件下的无显著差异 ( $t=1.857$ ,  $t_{0.05}=1.96$ ,  $P>0.05$ )。

表 3 怪柳繁育系统的检测

Table 3 The result of breeding system of *Tamarix chinensis*

处理 Treatments	花序数目 Total inflorescences	花数 Total flowers	果数 No. of fruits	结实率 Fruit set (%)
自然 In natural condition	19	776	739	95.23
自然+人工授粉 Artificial pollination	15	602	585	97.18
自然+套袋 Covered with bag	18	640	25	3.9
去雄+不套袋 Emasculated without bag	14	504	456	90.48
去雄+套袋 Emasculated with bag	15	535	0	0
自然+气候箱 Naturally in climatic chamber	17	611	21	3.4
去雄+气候箱 Emasculated in climatic chamber	14	501	0	0

## 3 讨论

### 3.1 怪柳的开花与传粉的关系

植物花的特征可从两个层次来认识,即花部构成和花的开放式样。花部构成包括花的结构、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<sup>[9,10]</sup>。怪柳的单花较小,仅为 2-3 mm,颜色较淡。花柱较短,柱头在花冠内展开,花药略伸出花冠,这些特征表明柱头要接受花粉是需要传粉媒介的。多个近无梗的单花形成排列紧密的总状花序利于昆虫在其上的爬行,开花时间相对集中(盛花时,总状花序开花需 2-3 d),颜色较单花鲜艳。根据对花的特点、访花

昆虫种类及其访花行为的观察,怪柳的传粉类型和 Bawa 等人<sup>[11]</sup>描述的相似,即为小型的以蝇类为主的多种昆虫传粉的类型。花粉和蜜汁是重要的访花酬物<sup>[9,10,12-14]</sup>,怪柳提供给访花者的报酬也是花粉和花蜜。去雄后的花序对访花昆虫及访花频率没有明显的影响,但其结实率却明显降低。原因可能是:去雄没有改变花序吸引昆虫的结构、颜色和气味等;结实率降低可能是因为去雄不仅降低了自花授粉的机会,而且也降低了花朵间异花授粉的机会,从而使花粉受到限制<sup>[13]</sup>。

### 3.2 怪柳的繁育系统和繁育系统指标

通过对其繁育系统的检测,怪柳没有无融合生殖现象,自交亲和但缺乏自花传粉的机制,需要传粉媒介,蝇类和蜜蜂等多种昆虫都可以为其传粉。

有关植物的繁育系统常可以用间接的方法估测。常用的指标为 P/O(Pollen/Ovule)<sup>[8]</sup>和 OCI(Outcrossing index)指数<sup>[13]</sup>。怪柳的 P/O 为  $390.9 \pm 81.0$ ,当 P/O 为 244.7-2 588.0 时,繁育系统为兼性异交。OCI 指数为 3(花朵直径 2-3 mm,记为 2,花药开裂与柱头可授期无间隔为 0,柱头与花药有空间分离为 1,合计为 3),属于自交亲和需要传粉者的类型。两种指标的结果与我们的实际检测结果是吻合的。

### 3.3 怪柳开花、传粉及繁育系统的适应性

花寿命指花开放和有功能的那段持续期。这一时期对于理解传粉生态学的动态过程非常重要<sup>[15]</sup>。怪柳的单花期仅为 1 d,从开花到果实成熟,昆虫也只有 1 d 的访问,如果受到外界环境的影响(如风、雨季等),昆虫不能在开花当天访花,结实率就可能很低或无果。这显然不利于种子的形成。然而,怪柳开花及繁殖策略仍具有很强的适应性。具体表现在以下几个方面:首先,怪柳居群的花期很长或花期很多,花朵和花序的数目也极多,并且每朵花中具有 10-20 个胚珠,这为其大量产生种子提供了前提条件。其次,虽然单花期只有 1 d,但一个总状花序上的所有花蕾需要 2-5 d 全部绽放,昆虫在访问当日花朵的同时,也就增加了对前一天开放花朵的访问机会,从而增加传粉成功的可能性。第三,怪柳果实的成熟期也比较短,有 15 d 左右,使其能快速产生种子。第四,怪柳为自交亲和植物,虽然自交并不都具有适应意义,但自交的适应进化至少有两个方面的选择优势:即繁殖保障效应和自动选择优势<sup>[16]</sup>。

总之,怪柳一年内多次结实、非特化的传粉机

制、较短的果实成熟期以及非常大的种子产量等特征,使得它能够在适宜的条件下,迅速形成和扩大其居住地。这是黄河三角洲之所以有大片的天然怪柳林的先决条件。

### 参考文献

- [1] Zhang P Y(张鹏云), Zhang Y J(张耀甲). Flora Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 50(2) [M]. Beijing: Science Press, 1990. 149-158. (in Chinese)
- [2] Chen H B(陈汉斌), Zheng Y J(郑亦津), Li F Z(李法曾). Flora of Shandong Vol. 2 [M]. Qingdao: Qingdao Press, 1997. 698-701. (in Chinese)
- [3] Tian J Y(田家怡), Jia W Z(贾文泽). Study on Biodiversity in the Yellow River Delta [M]. Qingdao: Qingdao Press, 1999. 12-29, 265. (in Chinese)
- [4] Zhang Y M(张元明), Pan B R(潘伯荣), Yin L K(尹林克), et al. The research history of the family Tamaricaceae [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin(西北植物学报), 2001, 21(c):796-804. (in Chinese)
- [5] 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):1300-1304.
- [6] Spira T P, Snow A A, Whigham D F, et al. Flower visitation, pollen deposition, and pollen-tube competition in *Hibiscus moscheutos* (Malvaceae) [J]. Amer J Bot, 1992, 79(4):428-433.
- [7] Hu S Y(胡适宜). Experimental methods in plant embryology (I): Determination of pollen viability [J]. Chin Bull Bot(植物学通报), 1993, 10(2):60-62. (in Chinese)
- [8] Cruden R W. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants [J]. Evolution, 1977, 31(1): 32-36.
- [9] Huang S Q(黄双全), Guo Y H(郭友好). Advances in pollination biology [J]. Sci Bull(科学通报), 2000, 45(3):225-237. (in Chinese)
- [10] Zhang D Y(张大勇). Plant Life History Evolution and Reproductive Ecology [M]. Beijing: Science Press, 2004. 97-164, 258-279. (in Chinese)
- [11] Bawa K S, Bullock S H, Perry D R, et al. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems [J]. Amer J Bot, 1985, 72:346-356.
- [12] Qin J D(钦俊德). Relationship between Insects and Plants [M]. Beijing: Science Press, 1987. 188-204. (in Chinese)
- [13] Dafni A. Pollination Ecology [M]. New York: Oxford Univ Press, 1992. 1-57.
- [14] Fang Y M(方炎明). Plant Reproductive Ecology [M]. Jinan: Shandong University Press, 1996. 1-56, 120-163. (in Chinese)
- [15] He Y P(何亚平), Liu J Q(刘健全). A review on recent advances in the studies of plant breeding system [J]. Acta Phytoecol Sin(植物生态学报), 2003, 27(2):151-163. (in Chinese)
- [16] Holsinger K E. Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants [J]. Evolut Biol, 1996, 29:107-149.