

# 稀有植物小丛红景天花部综合特征与繁育系统

牟勇 张云红 娄安如\*

(北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

**摘要** 对稀有物种生物学特征及繁育系统的研究将有利于我们对稀有物种的保育。该文通过野外定位观测稀有植物小丛红景天 (*Rhodiola dumulosa*) 的花部综合特征, 并运用杂交指数、花粉-胚珠比的方法首次对其繁育系统进行初步测定。结果表明: 该物种单花花期一般为 5~6 d, 开花过程中花柱逐渐伸长并向外弯曲, 子房开裂并逐渐伸长, 花药散粉具有先后顺序, 一般外轮对萼花药先散粉, 其后 1 d 左右对瓣花药开始散粉。单花花期依照其形态和散粉时间可分为 6 个阶段: 花蕾期、内轮散粉期、内轮散粉末期、外轮散粉期、外轮散粉末期和凋谢期。而种群花期一般可持续 30 d 以上, 不同海拔观测地点有所不同, 海拔 2 202 m 处的观测地点 B 开花物候最为滞后。由于其杂交指数不小于 4, 花粉-胚珠比在 700~1 000 之间, 根据 Dafni (1992) 和 Cruden (1977) 的标准, 初步判定该物种的繁育系统属于异交为主, 部分自交亲和, 传粉过程需要传粉者。

**关键词** 小丛红景天 繁育系统 杂交指数 花粉-胚珠比

## A PRELIMINARY STUDY ON FLORAL SYNDROMA AND BREEDING SYSTEM OF THE RARE PLANT *RHODIOLA DUMULOSA*

MU Yong, ZHANG Yun-Hong, and LOU An-Ru\*

School of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

**Abstract** *Aims* Knowledge of floral syndrome and breeding system is important for understanding reproduction and population dynamics of plants, especially rare plants. Our objective was to determine the floral syndrome, flowering course and dynamics and functional floral morphology of the rare plant *Rhodiola dumulosa* in Dongling Mountain, Beijing, China, to determine its breeding system.

*Methods* For individual flower, flowering lasted 5 to 6 days, the flowering process for one flower of this species can be divided into 6 periods according to the flower morphology and anther dehiscence: " Budding period"—petals are visible but not open, two rings of anthers are red and no dehiscence; " Inside-dehiscence"—petals are open in a way, and the inside anthers dehiscence; " Post-inside-dehiscence"—after 1–2 days of flowering, the inside anthers over the pollen exposure and the color changes to black; " Outside-dehiscence"—the outside anthers dehiscence, ovary becomes bigger and then split, stigma stretches out; " Post-outside-dehiscence"—petals are open well, all anthers over the pollen exposure and the color changes to black or brown; " Withering period"—after 5–6 days of flowering, the color of filaments and ovary changes to red, petals start wilting.

*Important findings* In the process of flowering, styles become long and curved slowly. The anthers dehiscence in order of priority. The inside anthers accounting for 50% of whole anthers whose dehiscence pattern is longitudinal always dehiscence first, followed by the outside others. The flowering span among populations is about 30–40 days. The flowering course of every observation plots is different, the observation plot B whose altitude is 2 202 m lagged behind other observation plots, and we presume that different weather condition of every observation plot and disturbances of tourists should be the great factors. The species is protandrous with an outcrossing index of 4 bases. According to criteria of Dafni (1992), the breeding system is outcrossing with partial self-compatibility, needing pollinators. The pollen-ovule ratio (P/O) is about 700–1 000. Based on Cruden's criterion (1977), the breeding system is facultative xenogamy.

**Key words** *Rhodiola dumulosa*, breeding system, outcrossing index, pollen-ovule ratio

收稿日期: 2006-04-19 接受日期: 2006-07-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(30470290)和高等学校博士学科点专项科研基金资助项目(20050027024)

北京师范大学郭延平老师、吴东丽、高婷和侯艳阅读了本文初稿并提出了宝贵意见, 在此一并致谢

\* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: louanru@bnu.edu.cn

植物花的综合特征(Floral syndrome)包括两个方面:花设计(Floral design)和花展示(Floral display)。花设计主要包括花的结构、颜色、气味、分泌物类型及其产量等单个花的所有特征;而花展示是指花在某时间开放的数量、花在花序上的空间排列状况、个体花期和种群花期等,是花在个体和种群水平上的表现特征(Barrett, 1998; 黄双全和郭友好, 2000)。

花的综合特征与植物的繁育系统密切相关。繁育系统是指直接影响后代遗传组成的所有有性特征,主要包括花部综合特征、花部各性器官的寿命、花开放式样、自交亲和程度和交配系统(Wyatt, 1983),它们与传粉者和传粉行为一起决定了植物后代的遗传组成和适合度,其中花综合特征与交配系统是核心。植物繁育系统是当今生态学和进化生物学研究的热点领域之一,该研究领域国内已有专著出版(张大勇, 2004)。在我国,刘林德等(2002)、肖宜安等(2004)、汪小凡和陈家宽(2001)分别就不同植物的繁育系统做过报道,而花综合特征与交配系统的定量测定已经成为繁育系统研究中相对独立的必需内容,理论、方法和实践已有许多学者做过报道(张大勇和姜新华, 2001; 何田华和葛颂, 2001; 陈小勇等, 2001; 张冬梅等, 2001),国内不少学者也已对繁育系统理论及方法进行了比较全面的综述(王崇云和党承林, 1999; 何亚平和刘建全, 2003)。另一方面,濒危或稀有植物(Endangered or rare plant)的繁育系统很可能具有一定的特殊性,对于该类植物的保护与管理、生物多样性研究具有重要意义,目前已经有一些工作对一些濒危或稀有植物的繁育系统开展了研究(肖宜安等, 2004; 张仁波等, 2006),为相关稀有植物的保护与利用提供了有价值的参考资料。

由Deborah Rabinowitz和她的合作者开创的稀有物种生物学属于新兴研究领域(Gaston & Kunin, 1997)。物种的稀有性是由地理分布、生境的特异性和局域种群的大小3个方面的因素决定的(Rabinowitz *et al.*, 1986)。有些物种地理分布很窄,而且又被严格限制在特殊的生境中,这样的物种被生物学家们称为经典的稀有物种;有些物种地理分布较广,但却被限制在某一类特殊的生境中而且每一分布区内的种群数量较少,这样的物种常被用来作为某类生境的指示者。因此稀有物种通常是指那些分布区比较狭窄或者分布范围虽广但数量比较稀少而所需生态环境又比较特殊的种类(Gitzendanner & Soltis, 2000; Kelly *et al.*, 2001; Moora *et al.*, 2003)。

小丛红景天(*Rhodiola dumulosa*)为景天科红景

天属,多年生草本,常呈亚灌木状。枝簇生,叶散生。花序聚伞形,着4~7花,直径2~3 cm。花5基数,白色。雄蕊为花瓣数的两倍,2轮。果,种子小。花期7~8月,果期9~10月。在我国分布于四川西北部、青海、甘肃、陕西、湖北、山西、河北、北京、内蒙古和吉林,仅生长在海拔1 600~3 900 m的有岩石露出地表的石缝处(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1984)。其分布虽广,但被限制在特殊的生境中。不同山脉之间种群呈岛屿状分布,而且同一山峰上由于裸露岩石的离散性种群也呈岛屿状分布且种群数量有限。对小丛红景天种群的研究目前主要集中在化学成分含量分析等方面(罗定强等, 2005; 李伯祥等, 1997),其繁育系统的研究尚未见有关报道。该物种仅生长于高海拔地区有岩石露出地表的石缝处,并呈岛屿状分布,这种独特的生境及分布是否造成了其独特的花部特征及繁育系统?海拔是否对其开花进程产生影响?本文通过对该物种花部特征的观察,揭示该物种的花部特征和开花规律,初步确定其繁育系统的类型,为进一步阐明其交配系统类型提供第一手资料,为有效保育和利用小丛红景天提供理论依据。

## 1 研究地区概述

研究地区位于北京市门头沟区东灵山,39°48'~40°00' N, 115°24'~115°36' E。该地区处于太行山北段小五台山余脉,属温带半湿润-半干旱季风气候,年均温2~8℃,年平均降水量为611.9 mm,年平均相对湿度为66%,全年总日照数为2 003.9 h,生长季(5~10月)为1 194.8 h,占全年的59.6%,太阳总辐射为2 985~3 095 MJ·m<sup>-2</sup>(李海涛和陈灵芝, 1999)。主峰东灵海拔2 303 m,为北京市最高峰。东灵山地区是北京市植物种类最为丰富的地区之一,其森林植被具有暖温带典型落叶阔叶林的植被特征。但海拔1 800(2 000 m)~2 200 m之间为亚高山草甸带,海拔2 200~2 303 m主要分布的是亚高山灌丛草甸(娄安如, 2004)。

## 2 研究方法

### 2.1 花部特征及开花进程的观察

2005年7月在东灵山地区对小丛红景天物种进行考察后发现,东灵山地区小丛红景天分布的海拔最低限为1 927 m,而主峰高2 303 m,故按100 m左右的高差为标准,从主峰峰顶向山下依次设置了4个观测地点:位于东灵山主峰顶2 303 m处的观测

地点 A,位于二龙岗海拔 2 202 m 的观测地点 B,位于六郎峰海拔 2 106 m 的观测地点 C 以及六郎峰东侧山脊海拔 2 018 m 的观测地点 D(表 1)。为了解该物种的花部特征,在其种群较大的观测地点 C 处对该物种单花开花进程及其单花的结构、颜色、气味、分泌物类型进行观察。每 1~3 d 观察 1 次花蕾,直到花朵开放。开放之后,每天观察 1 次,直到花朵脱落。每次观察,均注意记录花朵开放、花粉散

出、柱头伸长的时间;记录柱头与花药的空间距离、花朵形状、大小、颜色及它们的时空动态。

为检测东灵山地区小丛红景天开花进程随海拔升高所发生的变化,按照 Dafni(1992)的标准描述各观测地点小丛红景天的开花进程并记录其开始的时间,具体标准是:25% 以下的植株开花;50% 以上的植株开花;25% 以下的植株尚处于花期,余者已经凋谢;开花末期(少于 10% 的植株仍在开花)。

表 1 各观测地点概况  
Table 1 The background of each observation plot

观测地点 Observation plot	海拔 Altitude(m)	坡向 Aspect	坡度 Slope	取样数目 Numbers of sampling
A	2 303	SW 30°	30°	20
B	2 202	SE 30°	30°	20
C	2 106	SW 15°	45°	20
D	2 018	NE 40°	45°	20

## 2.2 杂交指数(Outcrossing index, OCI)的估算

按照 Dafni(1992)的标准,在观测地点 C 处选取干扰较少的个体 5 株,每株 5 个花序,进行花序直径、花朵大小、开花行为的测量并进行繁育系统的评判。评判标准为:OCI = 0 时,繁育系统为闭花受精(Cleistogamy);OCI = 1 时,繁育系统为专性自交(Obligate autogamy);OCI = 2 时,繁育系统为兼性自交(Facultative autogamy);OCI = 3 时,繁育系统为自交亲和,有时需要传粉者;OCI = 4 时,繁育系统为异交为主,自交部分亲和且需要传粉者。

## 2.3 花粉-胚珠比(Pollen-ovule ratio, P/O)的估算

2005 年 7 月底在观测地点 C 处,随机采刚开放而花药尚未裂开的花序数个,用 FAA 固定后带回实验室。返回实验室后选取大小基本一致、开花进程相同的花朵 5 个,参照 Dafni(1992)介绍的方法,将每朵花的单个雄蕊挤碎于含有染料(0.5% 的亚甲基蓝溶液)和去垢剂(0.1% 的 TWEEN-20 溶液)的 70% 乙醇溶液中,然后定容至 1 ml,制成花粉悬浮液,取 10  $\mu$ l 在血球计数板上并于显微镜下统计花粉数量,重复 6 次,计算可得每一雄蕊的花粉数;将每朵花 10 个雄蕊的花粉数量统计完后,求和,便得到单花花粉总数。在体视显微镜下用解剖针划开心皮,统计每朵花的胚珠数。依据 Cruden(1977)的标准,P/O 为 2.7~5.4 时,其繁育系统为闭花受精;P/O 为 18.1~39.0 时,繁育系统为专性自交;P/O 为 31.9~396.0 时,繁育系统为兼性自交;P/O 为 244.7~2 588.0

时,繁育系统为兼性异交;P/O 为 2 108.0~195 525.0 时,繁育系统为专性异交;也就是说,P/O 值的降低意味着近交程度的升高,P/O 值的升高伴随着远交程度的上升(Dafni,1992)。

## 3 结果

### 3.1 花部特征与开花进程

根据野外观察,依据小丛红景天花内各器官状态、颜色变化的一般规律,如图 1 所示,单花开花进程可分为 6 个阶段:外轮雄蕊即对瓣雄蕊,内轮则为对萼雄蕊;在花蕾期(Budding period),花瓣闭合,两轮雄蕊的花药均呈红色(图 1-1);在内轮散粉期(Inside-dehiscence),随着花蕾的逐渐开放,子房生长并伸长,内轮花药成熟,开始散粉,颜色变为黄色,花瓣未完全展开,呈三角状,持续 1~2 d(图 1-2);内轮散粉末期(Post-inside-dehiscence),在开放后不久,心皮发育导致顶端逐渐开裂,花柱和柱头均隐约可见,内轮花药散粉完毕,颜色变为黑色,花瓣略微展开呈筒状,传粉者开始频繁活动,持续时间 1 d(图 1-3);外轮散粉期(Post-inside-dehiscence)时,外轮花药成熟并开始散粉,子房开始膨大并分裂,柱头伸长,持续 1 d(图 1-4);外轮散粉末期(Post-outside-dehiscence),花瓣完全展开并向外伸展,子房充分膨大,导致内轮花丝向外扩张,柱头略成红色,散粉过程已接近完结,持续 1 d 左右(图 1-5);凋谢期(Withering period),散粉完毕,心皮、柱头以及花丝不同程度地呈现红色

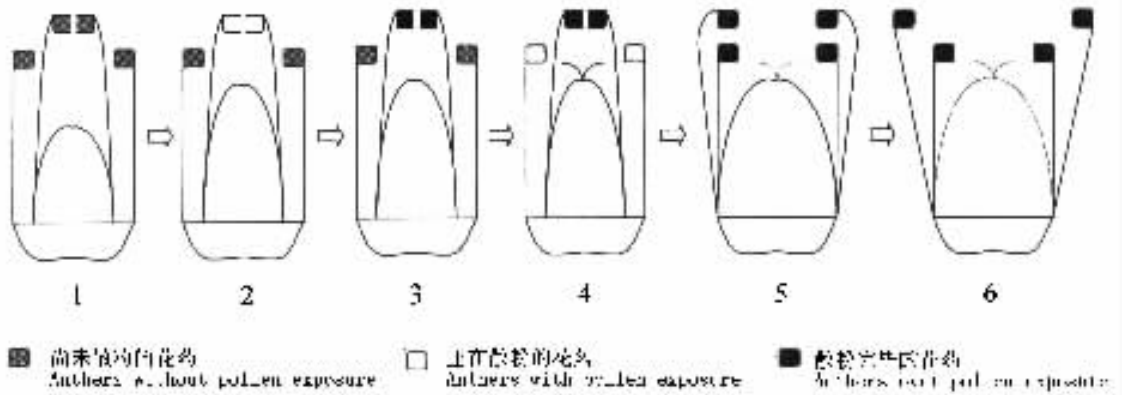


图 1 单花开花进程示意图  
Fig.1 Sketch map about course in single flower



图 2 单花开花进程实例  
Fig.2 Examples map showing the course in single flower

并开始枯萎(图 1-6)。随后,花部各器官将迅速枯萎并凋谢。在实物照片中(图 2),我们可以清晰地看到这 6 个阶段,只是在图 2-4 中,对瓣雄蕊散粉状态不是很明显,但仍然可以看到部分花药刚刚散粉完毕,略微呈现黄色。

单花开花持续时间不长,一般 5~6 d 就会枯萎,其主要特点在于两轮雄蕊的次成熟,尚未散粉的花药均呈红色。在已经接受花粉之后,柱头和心皮及花瓣会依次变为红色。

由于该物种花序属于聚伞花序,因此同一花序

上的数朵花,一般中心位置的花首先开放,在开放后花瓣基部的腺体开始分泌无色液体物质,无气味,无甜味(表 2)。同时在野外观测中发现其败育情况比较普遍,特别是直径较小、分枝数较少的植株和单花花枝败育的情况更加严重。

如表 3 所示,各观测地点的开始开花时间基本相同,一般相差不会超过 1~2 d,开花持续时间也基本一致,一般可持续 30 d 以上,但是开花进程有所不同。有证据显示海拔每升高 100 m 温度则下降 0.55℃,温度的降低会引起物候期的推迟(Ozenda,

表 2 小丛红景天花形态功能特征  
Table 2 The functional floral morphology of *Rhodiola dumulosa*

观测项目 Items of observation		观测结果 Results of observation
花瓣雄蕊枯萎顺序	Flower organs wilting order	雄蕊→花瓣 Stamen→Petal
花瓣发育状态	颜色变化 Color changes	白色→黄色→红色 White→Yellow→Red
	大小变化 Size changes	伸长→卷缩 Stretch→Rolling
雄蕊发育状态	颜色变化 Color changes	红色→黄色→黑色→褐色 Red→Yellow→Black→Brown
	花丝长短 Filament length	无明显变化 No obvious changes
	花药与柱头间距 Distance from anthers to stigma	小→大 Short→Long
雌蕊发育状态	花药开裂方式 Mode of anther dehiscence	纵裂 Longitudinal dehiscence
	柱头 Stigma	颜色 Color
	颜色 Color	绿色→黄色→红色 Green→Yellow→Red
	形状 Shape	无明显变化 No obvious changes
	位置 Position	直立→弯曲 Upright→Curve
子房 Ovary	伸出时间 Time of stretching out	内轮散粉末期 Post-inside-dehiscence
	颜色 Color	绿色→红色 Green→Red
	发育状态 Development	联合→开裂 Combine→Split
气味 Odour		无 No
分泌物 Nectar		有 Yes

表 3 小丛红景天各观测地点开花进程(日/月)  
Table 3 The flowering process of *Rhodiola dumulosa* observation plots (Date/Month)

观测项目 Items of observation	观测地点 Observation plot			
	A	B	C	D
25% 植株开花 25% individuals flowering	29/6	30/6	28/6	27/6
50% 及以上植株开花 50% or more individuals flowering	1/7	3/7	2/7	30/6
< 25% 植株尚在开花, 其余谢花 Less than 25% individuals flowering, the rest already shed	13/7	15/7	12/7	11/7
开花末期, 仅 10% 植株开花 End of flowering, less than 10% individuals flowering	15/7	17/7	14/7	13/7

1985)。但是根据我们的观察,小丛红景天物种在观测地点 B 却是开花物候最为滞后的,而观测地点 A 的开花物候却与观测地点 C 较为相似。

### 3.2 杂交指数和花粉-胚珠比

按照 Dafni(1992)的方法对小丛红景天进行杂交指数的测量,结果如下:小丛红景天花朵直径 2~6 mm,花序直径 20~30 mm;该物种属两性花,开花时柱头与花药分离,而且花药散粉初期雌蕊尚未成熟。因此可以认为其雌、雄器官在空间位置和成熟时间上是分离的。根据 Dafni(1992)的标准,其 OCI 指数大于等于 4,故可判定其繁育系统可定为异交为主,部分自交亲和,需要传粉者。

由表 4 可知,小丛红景天的 P/O 为 700~1 000 之间,按照 Cruder(1977)的标准,该物种的繁育系统属于兼性异交类型。

## 4 讨论

对植物花部结构和繁育系统的了解是认识植物生活史的前提,也是其他相关研究所需的基本背景(王崇云和党承林,1999)。许多学者都已经指出,植

表 4 小丛红景天的花粉-胚珠比  
Table 4 Pollen-ovule ratio of *Rhodiola dumulosa*

观测项目 Items of observation	结果 Results
每花花粉数量 Pollen number per flower	64 933.26 ± 13 368.90 ( <i>p</i> = 0.002)
每花胚珠数目 Ovule number per flower	74.5 ± 19.43 ( <i>p</i> = 0.005)
花粉-胚珠比 Pollen-ovule ratio	883.80 ± 119.78 ( <i>p</i> = 0.001)
繁育系统类型 Type of breeding system	兼性异交 Facultative xenogamy

物性别系统的不同会导致多样化的繁育系统类型。自交虽然有很多优势,但是由于近交衰退的存在,其后代适合度往往大打折扣,而远交也伴随着所谓的远交衰退。因此,在自然界中,纯粹的自交和异交种是很少见的,大多数异交植物可以自我授粉,而大多数自交物种也可以异交(Lloyd,1979;Barrett & Eckert,1990;Vogler & Kalisz,2001)。Barrett(2002)采用等位酶遗传标记对 169 种动物传粉的植物进行了调查,发现其中有 1/3 是混合交配的,混合交配系统在

植物中占有如此大的比例,一方面是因为繁育系统由异交向自交的变化是一种最常见的进化转折(Stebbins,1957),而混合交配作为一个过渡过程自然不可避免地存在;另一方面在于由自交向异交的变化基本不可能发生,在面对多变的环境时,遗传多样性较低的自交物种便会因适合度不高而不断地灭绝(Takebayashi & Morrell,2001)。

根据 Dafni(1992)的标准得到的杂交指数表明,两性花植物小丛红景天的繁育系统属于异交,部分自交亲和,需传粉者。按照 Gruden 的花粉-胚珠比(P/O)标准划分,其繁育系统属于兼性异交类型。因此我们认为小丛红景天的繁育系统正是属于混合交配系统。许多学者的研究已经表明(刘林德等,2002;肖宜安等,2004),杂交指数、P/O 是一种可信且在野外条件下比较简便的检测两性显花植物繁育系统的方法,因此我们认为,该研究结果是对该物种繁育系统比较客观且准确的反映。为了更加准确地确定该物种的繁育系统类型,还需要更加详细的实验来进行验证,如套袋实验,特别是需要分子标记的方法,如等位酶电泳实验等。同时,对不同成熟阶段雄蕊的花粉活力及时间差异、遗传变异程度及其与生境关系等方面的研究也有待深入。

需要注意的是,该物种花部特征具有一定的特殊性。已有学者发现,在景天科物种 *Sedum acre* 的金黄色花中 5 枚外轮对萼雄蕊在花完全开放时先散出花粉,内轮对瓣雄蕊在柱头未成熟时尚是闭合的,只有当外轮对萼雄蕊枯萎时,其内轮对瓣雄蕊在花心取代它们的位置而开裂,柱头紧跟着充分发育(Rendle,1965)。小丛红景天也具有与 *Sedum acre* 相似的花设计特征。另外在开花末期,心皮及柱头不同程度地呈现红色,由于许多传粉者都可以分辨颜色(Kay,1978),因此,我们认为,该物种心皮及柱头颜色由青而红的变化是对传粉者作出“植株已经授粉”的提醒。目前这种比较特殊的花部特征并没有得到学者的充分关注,特别是从繁育系统和繁殖生态学过程的角度分析这种特征。我们将针对这些特征开展更深层次的传粉生物学研究以揭示此种特征所能获得的适应意义。

在野外观测中我们发现,各观测地点植株密度比较大,开花时规模较大,会产生比较明显的“广告效应”,从而增加对传粉者的吸引力。同时该物种枝簇生,并向地上各方向辐射状伸出,使得植株呈现近似的半球状,开花时花序正好处于球面,且密度较大,传粉者在传粉时可以非常便利的在各花序间移

动,以获取花瓣基部蜜腺所产生的分泌物。但是这种情况会导致同株异花传粉的几率增加(Snow *et al.*,1996;Vrieling *et al.*,1999)。野外观察发现,直径较小、分枝数较少的植株和单花花枝,在开花之后会出现败育、脱落的现象,这从另外一个方面说明了植株的部分花就是作为“广告效应”的功能而存在的。由于传粉者限制、资源限制等其它因素的影响而没有行使繁殖功能,这就使真正产生种子的花数量有所减少,进而使得后代数目相对减少,加之生存环境的特殊性,强烈的种间和种内竞争就会导致该物种的种子萌发、出苗并长成植株面临困难,这可能是该物种在野外稀有的原因之一。

通过对小丛红景天的观察我们发现该物种各观测地点开花进程会因为海拔的不同而呈现不同的进度,但是海拔最高的观测地点并不是最为滞后的一个观测地点,这说明在对开花进程的影响方面,海拔升高所引起的温度降低并不是唯一的因素。因为不同坡向及地理位置能够造成太阳辐射的不同;另外,观测地点 A 靠近峰顶,旅游者的活动相对更加频繁,这种人为的干扰也可能是因素之一。以上种种因素的综合作用就会导致观测地点 A 微环境与其它观测地点的不同,从而影响开花进程。

另外,该物种生境的特殊性也一直未受到足够的重视。通过试验,我们发现该物种种子萌发率较高,但成活率却较低,加之野外环境中激烈的种间竞争,我们推测,该物种生境的特殊性是由于其竞争能力不够造成的,而竞争能力的缺乏也许是由于传粉者在植株球面状花结构上便利的移动造成了同株异花传粉而产生了适合度较低的后代。但是这种推测尚未得到足够的证明,我们认为,这可能是限制该物种生长发育并造成其分布局限性的一个重要因素。我们需要结合生境特征对其稀有性进行更加深入的探讨,以便能从生态学的角度更加深入地了解该物种,并最终指导我们采取必要的措施对其进行更有效的保育。

与大多数由于人为干扰后呈现片断化的物种不同,小丛红景天只见于山脊石缝中,因而其分布呈现天然的片断化,众所周知,片断化的分布将会影响物种的基因流和交配格局,因此对天然片断化分布的小丛红景天繁育系统展开深入研究,并结合现有的有关经人为干扰后造成种群片断化的物种繁育系统的研究成果,将会有助于我们了解天然片断化的种群与人为干扰造成片断化的种群的基因流、交配格局之间的差异。

## 参 考 文 献

- Barrett SCH (1998). The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, 3, 335 – 341.
- Barrett SCH (2002). The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, 3, 274 – 284.
- Barrett SCH, Eckert CG (1990). Variation and evolution of plant mating systems. In: Kawano S ed. *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. Academic Press, New York, 229 – 254.
- Chen XY (陈小勇), Li N (厉宁), Shen L (沈浪) (2001). The mating system of *Ardisia crenata* var. *bicolor* (Myrsinaceae), a subtropical understory shrub in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 161 – 165. (in Chinese with English abstract)
- Cruden RW (1977). Pollen-ovule ratio: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 35, 1 – 6.
- Dafni A (1992). *Pollination Ecology*. Oxford University Press, New York, 1 – 57.
- Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agenda Academiae Sinicae Edita (中国科学院中国植物志编辑委员会) (1984). *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Science Press, Beijing, 171. (in Chinese)
- Gaston KJ, Kunin WE (1997). Rare-common differences: an overview. In: Kunin WE, Gaston KJ eds. *The Biology of Rarity: Causes and Consequences of Rare-Common Differences*. Chapman & Hall, London, 13 – 29.
- Gitzendanner MA, Soltis PS (2000). Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany*, 87, 783 – 792.
- He TH (何田华), Ge S (葛颂) (2001). Mating system, paternity analysis and gene flow in plant populations. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 144 – 154. (in Chinese with English abstract)
- He YP (何亚平), Liu JQ (刘建全) (2003). A review on recent advances in the studies of plant breeding system. *Acta Phytocologica Sinica* (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). Advances in the studies of pollination biology. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 45, 225 – 237. (in Chinese)
- Kay QON (1978). The role of preferential and assortative pollination in the maintenance of flower colour polymorphisms. In: Richards AJ ed. *The Pollination of Flowers by Insects*. Academic Press, London, 175 – 190.
- Kelly CK, Smith HB, Buckley YM, Carter R, Franco M, Johnson W, Jones T, May B, Ishiwaru RP, Perez-Jimenez A, Magallanes AS, Steers H, Waterman C (2001). Investigations in commonness and rarity: a comparative analysis of co-occurring, congeneric Mexican trees. *Ecology Letters*, 4, 618 – 627.
- Li BX (李伯祥), Hu YF (胡月芬), Wang JX (王军宪), Li JS (李教社), Li XH (李星海) (1997). Study on the content and chromatogram of the flavones content in *Rhodiola dumulosa*. *Northwest Pharmaceutical Journal* (西北药学杂志), 12, 156 – 157. (in Chinese)
- Li HT (李海涛), Chen LZ (陈灵芝) (1999). Study on the microclimate in the mountain forest in the warm temperate zone. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 23, 139 – 147. (in Chinese with English abstract)
- Liu LD (刘林德), Zhu N (祝宁), Shen JH (申家恒), Zhao HX (赵惠勋) (2002). Comparison studies on floral dynamics and breeding system between *Eleutherococcus senticosus* and *E. sessiliflorus*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 1041 – 1048. (in Chinese with English abstract)
- Lloyd DG (1979). Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *American Naturalist*, 113, 67 – 79.
- Lou AR (娄安如) (2004). A preliminary study analysis of characteristic of plant communities and their floristic composition in Dongling Mountain in Beijing. *Journal of Beijing Normal University* (Natural Science) (北京师范大学学报(自然科学版)), 40, 507 – 512. (in Chinese with English abstract)
- Luo DQ (罗定强), Zhao XY (赵翔宇), Wang JX (王军宪) (2005). Studies on the chemical constituents from *Rhodiola dumulosa* (I). *Journal of Chinese Medicinal Materials* (中药材), 28, 98 – 99. (in Chinese with English abstract)
- Moora M, Söber V, Zobel M (2003). Responses of a rare (*Viola elatior*) and a common (*Viola mirabilis*) congeneric species to different management conditions in grassland—is different light competition ability responsible for different abundances? *Acta Oecologica*, 24, 169 – 174.
- Ozenda P (1985). *Alpine Vegetation of the Chains in European Mountain Space*. Masson, Paris, France. (in French)
- Rabinowitz D, Cairns S, Dillon T (1986). Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: Soule ME ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, INC. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 182 – 204.
- Rendle AB (Translated by Zhong BQ (钟补求), Yang YZ (杨永执)) (1965). *The Classification of Flowering Plants* 2nd edn. Science Press, Beijing, 17 – 18. (in Chinese)
- Snow AA, Spira TP, Simpson R, Klips RA (1996). The ecology of geitonogamous pollination. In: Lloyd DG, Barrett SCH eds. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Chapman and Hall, New York, 191 – 216.
- Stebbins GL (1957). Self fertilization and population variability in higher plant. *American Naturalist*, 9, 337 – 354.
- Takebayashi N, Morrell PL (2001). Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach. *American Journal of Botany*, 88, 1143 – 1150.
- Vogler DW, Kalisz S (2001). Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution*, 55, 202 – 204.
- Vrieling K, Saumitou-Laprade P, Cuguen J, van Dijk H, de Jong

- T, Klinkhamer PG (1999). Direct and indirect estimates of the selfing rate in small and large individuals of the bumblebee pollinated *Cynoglossum officinale* L. (Boraginaceae). *Ecology Letters*, 2, 331 – 337.
- Wang CY (王崇云), Dang CL (党承林) (1999). Plant mating system and its evolutionary mechanism in relation to population adaptation. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 17, 163 – 172. (in Chinese with English abstract)
- Wang XF (汪小凡), Chen JK (陈家宽) (2001). Floral expression, pollination mechanism and mating system of *Sagittariapotam potamogetifolia*. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 25, 155 – 160. (in Chinese with English abstract)
- Wyatt R (1983). Pollinator—plant interactions and the evolution of breeding systems. In: Real L ed. *Pollination Biology*. Academy Press, Orlando, 51 – 95.
- Xiao YA (肖宜安), He P (何平), Li XH (李晓红) (2004). Floral syndrome and breeding system of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes*. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 28, 333 – 340. (in Chinese with English abstract)
- Zhang DM (张冬梅), Shen XH (沈熙环), He TH (何田华) (2001). A paternity analysis of seeds from different clones in a *Pinus tabulaeformis* Carr. seed orchard. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 25, 166 – 174. (in Chinese with English abstract)
- Zhang DY (张大勇), Jiang XH (姜新华) (2001). Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 25, 130 – 143. (in Chinese with English abstract)
- Zhang DY (张大勇) (2004). *Plant Life History Evolution and Reproductive Ecology* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang RB (张仁波), Dou QL (窦全丽), He P (何平), Xiao YA (肖宜安), Liu Y (刘云), Hu SJ (胡世俊) (2006). Study on the breeding system of the endangered plant *Euonymus chloranthoides* Yang. *Guihaia* (广西植物), 26, 308 – 312. (in Chinese with English abstract)

责任编辑 : 陈小勇 责任编辑 : 刘丽娟