

濒危植物长柄双花木自然种群结实的花粉和资源限制

肖宜安^{1,2}, 曾建军¹, 李晓红¹, 胡文海¹, 何 平^{2*}

(1. 井冈山师范学院生命科学学院, 江西 吉安 343009; 2. 西南师范大学生命科学学院, 重庆 400715)

摘要:长柄双花木(*Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T.Chang)只零星分布于湖南、江西和浙江等省的少数县,已处于濒危状态。通过对其野外自然种群试验,研究了花粉和资源的有效性对雌性生殖的影响,并进一步探讨了长柄双花木“花多果少”的生殖机制。结果表明:不同来源的花粉对长柄双花木结果率及结籽率均产生显著影响。花粉来源而不是花粉数量对长柄双花木结实存在显著影响。自然条件下,长柄双花木“花-果转化率”约为 54.8,“胚珠-种子转化率”约为 83.19。施肥处理有利于花芽发育,可使植株花芽败育率明显下降,开花比例升高;同时座果率和结籽率均显著提高,而果实败育率则显著降低。随剪除叶片量的增加,结果率明显降低,但果实败育率在处理间无显著差异;剪除弱小枝条及病虫枝后,个体总开花数虽有所下降,但是结果率和结籽率均显著提高。去除花后,长柄双花木平均单果重、单粒种子重均显著降低。营养水平的时空异质性使自然种群结籽率受到资源和花粉的限制;补充资源可以通过增强花对传粉者的吸引而间接影响传粉。长柄双花木自然种群的坐果率极低,而且存在严重的“大小年”结果现象,不同的因子可能对其低水平坐果率产生相互作用。选择性败育、子房供应和雄性功能假说似乎是长柄双花木“花多果少”的生殖策略的最合理解释。

关键词:花粉限制;资源限制;补充授粉;结实率;长柄双花木

文章编号:1000-0933(2006)02-0496-07 **中图分类号:**Q948 **文献标识码:**A

Pollen and resource limitations to lifetime seed production in a wild population of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang (Hamamelidaceae)

XIAO Yi-An^{1,2}, ZENG Jian-Jun¹, LI Xiao-Hong¹, HU Wen-Hai¹, HE Ping^{2*} (1. School of Life Science, Jinggangshan Normal College, Ji'an, Jiangxi 343009, China; 2. School of Life Science, Southwest China Normal University, Chongqing 400715, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 496 ~ 502.

Abstract: *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T.Chang, a plant species that only occurs in a few counties in Hunan, Jiangxi and Zhejiang Provinces and with relatively small numbers of individuals, is ranked as a 2nd Class endangered species for conservation in China. we have studied the effect of pollens and resource available to the female reproduction, and the reproductive mechanism of “excess flowers production, but few fruit set” in *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T. Chang was discussed. The results are as follows:

Pollens which had from different sources have significant effect on fruit set and seed set of *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T.Chang. The pollen source rather than pollen numbers effected significantly on the reproduction of this species. In wild populations, producing one fruit needs about 54.8 flowers, and one satiation seed needs about 6.6 flowers or 83.19 ovules.

Fertilizing was propitious to the flowers developing, and after fertilizing, the abortion rate of flower bud was decreasing, but

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30560025;30560089)

收稿日期:2004-10-16; **修订日期:**2005-04-19

作者简介:肖宜安(1968~),男,江西人,博士,副教授,主要从事保护生物学和植物生态学教学与研究. E-mail: iyanxiao@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: heping@swnu.edu.cn

Foundation item: The project was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30560025;30560089)

Received date:2004-10-16; **Accepted date:**2005-04-19

Biography: XIAO Yi-An, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in conservation biology and plant ecology. E-mail: iyanxiao@yahoo.com.cn

the flowering rate increasing. The fruit set and seed set also was significantly increasing, while abortion rate of fruit was significantly decreasing. With the increasing percentages of cutting leaves, the fruit set decreased, but the abortion rate of fruit was not significantly differentiation among what treatments. After cutting the puny branches, broken and insect pest branches, the flower number appeared a little decreasing, but the fruit set and seed set all increased significantly. After removing some flowers, the fruit set was calculated with respect to the number of flowers remaining after the treatment increased with increasing of percentages of flower removal, whereas fruit set calculated with respect to the initial number of flowers remained constant, and the mean weights of per fruit and per seed all decreased significantly.

Sufficient spatial or temporal heterogeneity in nutrient levels might allow limitation of seed set by resources and pollen in a natural population, supplying resources may indirectly effect on pollination by increasing the attraction of the flower to pollinators. There were very low fruit set and seed set in natural populations of *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T.Chang. Different facts may have interaction to its low fruit set. The selection abortion hypothesis, ovary reserve hypothesis and male function hypothesis seem to be the most likely explanations for the reproductive strategy of "excess flowers production, but few fruit set" by *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T.Chang.

Key words: pollen limitation; resource limitation; hand-pollinated; seed set; *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T. Chang

在两性花植物中常常只有很小的一部分花能发育为成熟的果实,平均只有五分之一的花发育为果实,而在成熟果实中只有 50%~85% 的胚珠发育为种子^[1];大量剩余的花对结实似乎“没有贡献”^[2,3]。这种现象常常被认为是植物早期花的过量形成而导致后期果实成熟受到有效资源持有量不足的限制^[2]。在有花植物中,低结实率常可能是由低的有效资源、低花粉转运,或者是花、种子被掠夺所引起的^[4]。在过去的近 20a 中,研究人员对于这些因素的相对重要性做了许多工作。同时花粉和资源限制也已经引起了进化生物学家的特别注意。

尽管常见的性别配置理论对花粉限制给予了充分的认识,资源限制理论也体现在许多这种预测“性别配置”理论中^[5]。有关自然种群中结实率是否受花粉限制的研究也已有一些报道^[6~8]。但目前的许多研究常常将资源和花粉限制孤立起来看待,对同一自然种群是否同时受到资源和花粉限制的研究却极少^[4]。

长柄双花木(*Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T.Chang)只零星分布于湖南、江西和浙江等省的少数县,分布区狭窄,且个体数量稀少^[9,10],目前已处于濒危状态,被列为国家二级重点保护的濒危物种。为了揭示其濒危的原因和机制,作者曾对其自然种群动态、繁育系统及开花物候等方面进行了初步研究^[11~13],李根有等^[14]报道了浙江分布的长柄双花木数量及林学特征,史晓华等^[15]对其种子休眠与萌发进行了初步研究,其它研究目前未见报道。作者前期研究表明,长柄双花木自然种群存在“花多果少”的结实现象,其原因可能与其传粉过程中的“花粉竞争”有关^[12]。本文通过长柄双花木自然种群试验,主要探讨:①通过测定结实率、每果种子数量以及种子总生物量,以探讨花粉和资源的有效性对雌性生殖的影响;②补充资源是否通过增强花对传粉者的吸引而间接影响传粉;③长柄双花木“花多果少”的生殖机制。

1 研究样地及其自然概况

研究样地设于江西省井冈山国家级自然保护区长柄双花木分布区内,所处区域位于罗霄山脉中段,植被为亚热带常绿阔叶林被破坏后形成的天然次生林或次生灌丛^[11]。所设样地内的优势种为长柄双花木、阔叶箬竹(*Indocamus latifolius*)、圆锥绣球(*Hydrangea davidii*)等,长柄双花木位于林冠层。样地海拔 900m,东南坡向,土壤主要为红壤。其年均气温 15.1℃,1 月份平均气温 3.9℃,7 月平均气温 23.7℃,极端最低温 -13.4℃,极端最高温 35.2℃。年降水量 1872mm,无霜期 247~263d。气候温凉,雨水多,云雾重,湿度较大。

2 试验设计与数据处理

2.1 补充授粉

采用人工授粉试验,以测定长柄双花木自然种群结实是否存在花粉种类和密度限制。具体方法如下:开

花前标记生境、个体年龄和树冠大小基本一致的植株 30 株。自开花当天开始,每株标记生殖枝 20 个,共计标记 400 个生殖枝,约 2600 个花序(5200 朵花)。对各生殖枝上的全部花分别进行人工补充授粉试验,花粉来源见表 1(其中异株花粉来源于距离处理植株 2~3m 的个体)。人工授粉自散粉初期开始进行,直到散粉末期。

处理后 5~7d 采集各花序用 FAA 固定,每处理 5 个花序(10 朵花),用于检测置落柱头的花粉数目。其余用于统计座果率、结籽率。

2.2 资源限制

在长柄双花木花芽发育初期(6 月底至 7 月初)标记生境、个体年龄、树冠大小和花芽数量均基本一致的植株,分别进行以下试验。

2.2.1 补充无机养分 对所标记的每一植株进行施肥处理,施肥量平均为 $1000\text{g}\cdot\text{株}^{-1}$,以不施肥作对照,每处理(含对照)各 50 株。肥料成分及其比例为 $\text{NO}:\text{P}_2\text{O}_5:\text{K}_2\text{O}=3:3:2$ 。另外在植株开花初期、盛花期用含有 0.5% 的上述肥料水溶液进行叶面喷施各一次,每植株用量一致,均为 2000g 溶液。此处理用以检测植株座果是否受有机养分的限制。

2.2.2 去花处理 对各植株分别去除其总花芽数的 0(对照)、20%、50%、80%。每处理各 15 株,共 60 株。在去花芽时,尽量保证所去除的花芽与植株上保留花芽的一致性。

记录处理前、后植株花数,处理后统计各植株的座果率,结籽率及其与去花前后花数之间的关系等。

2.2.3 去叶片 对各植株分别标记 50 个生殖枝,对其上每一叶片均进行剪叶处理,叶片剪除量分别为:1/4 叶片、1/2 叶、3/4 叶片及全叶剪除(只留叶柄)。每处理(含对照)各 15 株,以不剪叶为对照。选择生殖枝时,注意各个生殖枝上着生的叶片数量、叶面积基本一致。以减少光合产物的积累,检测植株座果是否受有机养分的限制。

2.3 数据分析

数据在当年的 12 月至次年 1 月记录,以避免低温冻死幼果而引起误差,并以此时所得发育正常胚珠数与总胚珠数之比为结籽率。

所得试验数据均计算平均值和标准误,并进行显著性分析。所有统计分析均用 SPSS 软件进行。

3 结果与分析

3.1 花粉限制

不同来源的花粉对长柄双花木结果率及结籽率均产生显著影响(表 1)。自花授粉的个体无论是结果率还是结籽率均是最低的,分别仅为 0.75% 和 0.51%;其次就是自然授粉(对照),而异花授粉则均显著高于自花授粉和对照。异花授粉,尤其是异株授粉对提高结果率和结籽率的效果均极为明显。表明花粉来源对长柄双花木结实存在显著影响。

表 1 补充授粉对长柄双花木结实的影响

Table 1 Effect on seed production of supplement pollination in *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang

花粉来源 Source of pollen	自花花粉 From the same flower	同株异花花粉 The different inflorescence in the same plant	异株花粉 Other plant	对照 Control
处理花数 Number of flowers	400	350	400	1500
单花胚珠数 Ovules per flower	12.3 ± 0.11	13.1 ± 0.39	11.9 ± 0.22	12.6 ± 0.67
总结果数 Total fruits	3a [*]	36c	59c	26b
结果率 Fruit set(%)	0.75a	4.59c	4.75c	1.73d
总饱满种子数 Satiation seeds	25a	373c	452d	257c
结籽率 Seed set(%)	0.51a	3.14c	3.70c	1.36d
柱头平均花粉数 Pollens per stigma	$57.3 \pm 1.29a$	$59.6 \pm 1.78a$	$55.7 \pm 1.91a$	$24.1 \pm 2.07b$

* 处理间字母不同表示其间差异达显著水平 Different letters show significant differentiation among treatments

自然条件下,长柄双花木“花-果转化率”约为 54.8,“胚珠-种子转化率”约为 83.19。即大约每 54.8 朵花

中有一朵花形成饱满果实,约每 6.6 朵花或约 83.19 个胚珠中有一粒饱满种子形成。

经检测,人工授粉后柱头上花粉数量比自然授粉条件下柱头的花粉数量明显增加,但是人工自花授粉的结果率和结籽率均显著低于自然授粉的结果率和结籽率。另外,长柄双花木每一朵花有 2 个柱头,即每朵花接受的平均花粉量最低也有约 48 粒(自然授粉,表 1),每一朵花有平均有约 12.6 个胚珠,所以每朵花接受的花粉数远远大于其胚珠数。因此可以认为,花粉数量并不是限制长柄双花木结实的主要因素。

3.2 补充施肥

补充施肥对长柄双花木芽期败育芽数具显著影响(表 2)。施肥处理有利于花芽发育,可使植株花芽败育率明显下降,开花比例升高。同时座果率和结籽率均显著提高,而果实败育率则显著降低。

表 2 补充施肥对长柄双花木花芽败育及结实的影响

Table 2 Effect on buds Abortion and seed production of fertilizer-added in *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T. Chang

处理 Treatment	单株开花数* Flowers per plant	单株花芽败育率** Percentage of abortive Flower buds per plant	座果率(%)** Percentage of Fruit Set	果实败育率* Percentage of abortive Fruits	结籽率(%)** Percentage of Seed Set
不施肥 No fertilizing(CK)	2297.57 ± 46.34	0.38 ± 0.015	1.55 ± 0.013	68.94 ± 1.165	1.27 ± 0.012
施肥 Fertilizing	2666.42 ± 22.13	1.58 ± 0.009	2.61 ± 0.011	89.62 ± 1.597	2.29 ± 0.033

数据均为平均数 ± 标准误 The data all are "means ± Std. Error", * $p = 0.05$, ** $p = 0.01$

3.3 去叶处理

剪除叶片对长柄双花木结实同样具有显著影响,随剪除叶片量的增加,结果率明显降低,但果实败育率在剪除叶片的各个处理间及其与对照间均无显著差异(表 3)。剪除植株上着生的弱小枝条及病虫枝后,个体总开花数虽有所下降,但是结果率和结籽率均显著提高。

表 3 剪除叶片对长柄双花木结实的影响

Table 3 Effect on seed production of cutting leaves in *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T. Chang

观测项目 Items of observation	处理 Treatments					
	对照 Control	去 1/4 叶片 Cutting off 1/4 blade	去 1/2 叶片 Cutting off 1/2 blade	去 3/4 叶片 Cutting off 3/4 blade	去全叶 Cutting off whole blade but leafstalk	修剪 Clip the infirm branches
总开花数 Total Flowers	3243a*	2964a	3867a	3142a	3286a	2591b
结果数 Fruits	21a	5.8b	2c	4.25b	2.2c	28a
结果率 Fruit set(%)	0.494a	0.202a	0.052c	0.159b	0.091c	1.081d
饱满种子总数 Satiation seeds	183a	51b	19c	38b	19c	257d
结籽率 Seed set(%)	0.617a	0.186b	0.049c	0.136b	0.068c	1.083d
饱满种子总重量 Dry weight of satiation seeds (g)	4.983a	1.032b	0.192c	0.257b	0.133c	7.315a
平均单粒种子重量 Dry weight per satiation seed	0.027a	0.020b	0.010c	0.007c	0.007c	0.028a
单果饱满种子数 Satiation seeds per fruit	8.714a	8.500a	9.500a	7.600a	6.333b	9.179a

* 处理间字母不同表示其间差异达显著水平 Different letters show significant differentiation among treatments

3.4 去花处理

去除 20% 的花后,用保留的花数计算其坐果率没有受到影响;但是去除 50% ~ 80% 的花则导致坐果率显著提高。而用去除花之前的花数与坐果率之间进行比较时,其差异则均不显著。去除花后,长柄双花木平均单果重、单粒种子重均显著降低(表 4)。

4 讨论

4.1 自然种群结实的花粉和资源限制机制

已有的许多有关花粉和资源限制的讨论中,主要把重点集中在结果率方面,而较少关注于结籽率、每花种子生物量以及花的产生。尽管结籽率的提高将可能以减少同一植株或者种群在未来年份中花产生的数量,而

这种减少仍是基于传粉水平不受同一季节中产生的花数量的影响^[16,17]。然而这种争论还是依赖于花序发育的类型。上述作者在对兰科植物的研究中认为,花仅仅只在花芽完全形成之后开放,这就防止了在同一季节中对花产生的补偿性影响。例如, *Ipomopsis aggregata* 具有一个不确定的花序,而且在开花季节花的产生主要也依赖于营养的补充。在这种情况下,对每花结籽数的有效性资源就可能受到花的产生数量的影响,反之亦然 (and vice versa)^[4]。在 *Raphanus sativus* 中,在某一季节早期投入到结果的资源量就影响后期花的产生^[18]。长柄双花木则属于前者,即花仅仅只在花芽完全形成之后开放,因而在同一季节中不存在对花产生的补偿性影响。

表 4 去花对长柄双花木结果的影响
Table 4 Effect on reproduction of flower removal in *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang

去花比例 Flower removal	花数量 Number of flowers		结果数 Number of fruits	结果率 Fruit-set (%)		平均单果重 Dry weight per fruit (g)	单粒种子重 Dry weight per seed (g)
	初始花数 Initially	去花后 After removal		去花前 Before removal	去花后 After removal		
0%	10108	10108	139a *	1.38a	1.38a	0.895 ± 0.031a	0.019 ± 0.009a
20%	10446	8356	142a	1.36a	1.70a	0.529 ± 0.025b	0.012 ± 0.0013b
50%	12358	6178	220b	1.78a	3.56b	0.482 ± 0.019b	0.011 ± 0.0018b
80%	9670	3868	206b	2.13a	5.34b	0.341 ± 0.057c	0.010 ± 0.0011b

* 处理间字母不同表示其间差异达显著水平 Different letters show significant differentiation among treatments

在本研究中,人工授粉和施肥都提高了每个果实和每花中的平均种子数,这两种补充都可以提高每一个果实的种子数。另外不同来源的花粉对结实的效应不同,花粉之间可能存在相互竞争现象。长柄双花木自花授粉结实率极低,在自然条件下,其柱头上的大部分花粉都属于自花花粉^[12]。这也表明长柄双花木既受到营养限制,也受到花粉限制。尽管这种影响值得进一步研究,但是营养水平的时空异质性使自然种群结籽率受到资源和花粉的限制。

结实的资源和花粉限制的另一个途径是,有效资源本身影响花对传粉者的吸引。在 *I. Aggregata* 中,施肥可能由于增加了土壤中 P 和 K 的水平而提高了花蜜的产率^[4]。在一些农作物中,K 肥增加花蜜的分泌量^[19]。就长柄双花木而言,施肥前植株花蜜产量未能测出,施肥处理使植株在开花第 3 天平均每花产生花蜜 0.312 μ l(用微量移液器共测了 50 朵花),花直径明显增大 ($r^2 = 0.735$, $p = 0.01$),颜色更为鲜艳。在自然种群中更高的花蜜产量意味着传粉者更高的访问频率^[20],而且这种访花频率的增加已经转化为对结实的明显影响(表 2)。结果表明补充资源可以通过增强花对传粉者的吸引而间接影响传粉。

4.2 生态和进化应用

试图将某一植物种分为花粉限制或者资源限制是极为单纯的。这两种因子在植物种群中的相对主要性的不一致性已经在昆虫传粉和蜂鸣鸟传粉植物中均得到证实^[6,21]。结果表明,这两种作用都可以在一个种群中发生。所以不论是花粉还是资源都需要作出谨慎解释。比如,因为存在通过传粉者吸引的间接影响的可能性,而不能机械的从一个资源补充试验中得出结籽率没有受到低的花粉运转的限制的结论。类似的,人工传粉后结籽率提高并不意味着补充资源不能进一步提高其结籽率。

虽然人工授粉花结实率的提高可能是由其它花结实率的降低或者减少花的数量来作为补偿,但人工授粉仍然常被用来说明结实或多或少地受到柱头所接受的花粉数量和(或)质量的限制^[22]。

然而就目前所知,花粉和资源限制的时空变异原则,就像花数量的配置,远还没有被揭示出来。以后的研究需要从构件途径来考虑,需要考虑资源补充后花的产生和分配到一朵花中雌雄功能间的平衡。

4.3 长柄双花木“花多果少”的生殖机制

关于植物“花多果少”的生殖机制已有多种假说,比如选择性败育假说,子房供应假说,雄性功能假说等等^[23]。

选择性败育假说认为植物有选择性地败育“低质量的果实”^[2]。根据这一假说,去除花将限制植物果实的“选择”败育,也就导致“低质量的果实”获得更高的生存几率^[24,25]。长柄双花木去除花的个体座果率显著提

高,但是其单个果实和单粒种子重量则显著低于对照组的。根据 Richardson 等^[26]的种子重量与其后代活力呈正相关的观点,因此在这一方面作者的结果支持选择性败育假说。

在去除花的实验中,坐果率随着去除花的百分比的提高而提高,而与其初始花数无关。这表明尽管花的死亡率有变异,但是对应初始花数而言坐果率却没有变异,从而支持子房供应假说。根据这一假说,尽管可能有无法预测死亡,植物在选择压力下保持恒定的果实/花比例^[27]。

雄性功能假说预示花粉供应可以比花数量更迅速地提高种子产量^[28,29]。这一结果在其它一些植物中也已经得到验证。人工补充授粉结果表明,补充授粉可以提高长柄双花木中的结实率,花粉的有效性严格限制坐果率。这表明雄性功能假说在这一物种中得到证实。

总之,自 1998 年以来的野外观察结果显示,长柄双花木自然种群的坐果率一直是较低的,而且存在严重的“大小年”结果现象,不同的因子可能对这些低水平坐果率产生相互作用。选择性败育、子房供应和雄性功能假说似乎是长柄双花木“花多果少”的生殖策略的最合理的解释。

References:

- [1] Martin T M. Female fertility per flower and trade-offs between size and number in *Claytonia virginica* (Portulacaceae). *American Journal of Botany*, 1998, 85: 1231 ~ 1236.
- [2] Stephenson A G. Flower and fruit abortion proximate cause and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1981, 12: 253 ~ 279.
- [3] Sutherland S, Delph L F. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. *Ecology*, 1984, 65: 1093 ~ 1104.
- [4] Campbell D R, Halama K J. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology*, 1993, 74: 1043 ~ 1051.
- [5] Charlesworth D, Charlesworth B. The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plants. *Evolution*, 1987, 41: 948 ~ 968.
- [6] Johnston M O. Pollen limitation of female reproduction in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica*. *Ecology*, 1991, 72: 1500 ~ 1503.
- [7] Huang S Q, Guo Y H, Chen J K. Pollination rates and pollen tube growth in a vulnerable plant, *Liriodendron chinense* (Hemsl.) sarg. (Magnoliaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1998, 36: 310 ~ 316.
- [8] Huang S Q, Guo Y H. Pollination environment and sex allocation in *Liriodendron chinense*. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20: 49 ~ 52.
- [9] Fu L G. The red book of plants in China—rare and endangered plants (I). Beijing: Science Press, 1992. 324 ~ 325.
- [10] Xiao Y A, He P, Deng H P, et al. Numerical analysis of population morphological differentiation of *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* in Jinggangshan. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2002, 20: 365 ~ 370.
- [11] Xiao Y A, He P, Li X H, et al. Study on Numeric Dynamics of Natural Populations of the Endangered Plant *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H.T.Chang. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28: 252 ~ 257.
- [12] Xiao Y A, He P, Li X H. Floral Syndrome and Breeding System of the Endangered Plant *D. cercidifolius* Maxim. var. *longipes*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28: 333 ~ 340.
- [13] Xiao Y A, He P, Li X H. The flowering phenology and reproductive features of the endangered plant *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang (Hamamelidaceae). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24: 14 ~ 21.
- [14] Li Y G, Chen Z H, Yue Y Q, et al. Quantitative distribution and forestry features of *Disanthus cercidifolius* in Zhejiang. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2002, 19(1): 20 ~ 23.
- [15] Shi X H, Xu B M, Li N L, et al. Preliminary study on dormancy and germination of *Disanthus cercidifolius* Maxim var. *longipes* H. T. Chang seeds. *Seed*, 2002, 6: 5 ~ 7.
- [16] Ackerman J D, Montalvo A M. Short- and long-term limitations to fruit production in tropical orchid. *Ecology*, 1990, 71: 263 ~ 272.
- [17] Zimmerman J K, Aide T M. Patters of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resources limitation. *American Journal of Botany*, 1989, 76: 67 ~ 73.
- [18] Stanton M L, Bereezky J, Hasbrouck H D. Pollination thoroughness and maternal yield regulation in wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *Oecologia (Berlin)*, 1987, 74: 68 ~ 76.
- [19] Rathcke B J. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. In: Hunter M D, Ogushi T, Price P W. Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego, California, USA, 1992.
- [20] Campbell D R, Waser N M, Price M V, et al. Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregate*. *Evolution*, 1991, 45: 1458 ~ 1467.

- [21] Campbell D R. Interpopulational variation in fruit set: the role of pollination-limitation in the Olympic Mountains. *American Journal of Botany*, 1987, 74: 269 ~ 273.
- [22] Zimmerman M, Pyke G H. Reproduction in *Polmonium*: assessing the factors limiting seed set. *American Naturalist*, 1988, 131: 723 ~ 738.
- [23] Guitian J. Why *Prunus Mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits. *American Journal of Botany*, 1993, 80: 1305 ~ 1309.
- [24] Stephenson A G, Winsor J A. *Lotus corniculatus* regulate offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution*, 1986, 40: 453 ~ 458.
- [25] Sutherland S. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mekeleyana*. *Evolution*, 1987, 41: 750 ~ 759.
- [26] Richardson T E, Stephenson A G. Effects of parentage, prior fruit set and pollen load on fruit and seed production in *Campanula Americana* L. *Oecologia*, 1991, 87: 80 ~ 85.
- [27] Ehrlén J. Why do plants produce surplus flowers? A reserveovary model. *American Naturalist*, 1991, 138: 918 ~ 933.
- [28] Campbell D R. Inflorescence size: test of the male function hypothesis. *American Journal of Botany*, 1989, 76: 730 ~ 738.
- [29] Queller D C. Sexual selection in a hermaphroditic plant. *Nature*, 1983, 305: 706 ~ 707.

参考文献:

- [7] 黄双全, 郭友好, 陈家宽. 渐危植物鹅掌楸的授粉率及花粉管生长. *植物分类学报*, 1998, 36: 310 ~ 316.
- [8] 黄双全, 郭友好. 鹅掌楸的传粉环境与性配置. *生态学报*, 2000, 20: 49 ~ 52.
- [9] 傅立国. 中国植物红皮书——稀有濒危植物(第1册). 北京: 科学出版社, 1992. 324 ~ 32.
- [10] 肖宜安, 何平, 邓洪平, 等. 井冈山长柄双花木形态分异的数量分析. *武汉植物学研究*, 2002, 20: 365 ~ 370.
- [11] 肖宜安, 何平, 李晓红, 等. 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态. *植物生态学报*, 2004, 28: 252 ~ 257.
- [12] 肖宜安, 何平, 李晓红. 濒危植物长柄双花木花部综合特征与繁育系统. *植物生态学报*, 2004, 28: 333 ~ 340.
- [13] 肖宜安, 何平, 李晓红. 濒危植物长柄双花木开花物候与生殖特性. *生态学报*, 2004, 24: 14 ~ 21.
- [14] 李根有, 陈征海, 邱瑶德, 等. 浙江省长柄双花木数量分布与林学特性. *浙江林学院学报*, 2002, 19(1): 20 ~ 23.
- [15] 史晓华, 徐本美, 黎念林, 等. 长柄双花木种子休眠与萌发的初步研究. *种子*, 2002, 6: 5 ~ 7.