

DOI: 10.13376/j.cbls/2014019

文章编号: 1004-0374(2014)02-0118-07

花部特征演化的最有效传粉者原则：证据与疑问

黄双全

(华中师范大学生命科学学院, 武汉 430079)

摘要: 自然界千姿百态的花是如何演化而来? 前人曾提出花部特征是由当地最频繁的、最有效的传粉者所塑造的观点, 但是吸引传粉者的特征也可能吸引植物的敌人——植食动物。花的特征与其他特征一样也经受着环境因子的选择作用。论述了支持花部特征演化的最有效传粉者原则的证据, 该原则受到质疑的论点; 再从植食作用、环境、传粉后的选择等方面, 就花部特征选择的生态因子, 列举了一些前人和作者提出的证据, 以及需要深入研究的问题。

关键词: 花部特征; 传粉者; 植食者; 环境; 多重选择

中图分类号: Q11; Q944.58 **文献标志码:** A

Most effective pollinator principle of floral evolution: evidence and query

HUANG Shuang-Quan

(School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China)

Abstract: How do flowers evolve with extremely diverse morphologies? Stebbins (1970) proposed that floral traits are moulded by local most frequent and effective pollinators. However, characteristics of the flowers that are attractive to pollinators may be susceptible to plant enemies – herbivores. Meanwhile, as other traits of plants, flowers are under selection of physical environments. To illustrate multifactor selection on the evolution of flowers, here I first list experimental evidence in support of (or not) the Most Effective Pollinator Principle. Then, I consider other potential selection from predation, environment and postpollination events on floral evolution through analyzing recent studies from my group and others. Important questions are presented to motivate new ideas in study of floral evolution.

Key words: floral traits; pollinators, floral herbivores; physical environment; multifactor selection

自然界也许没有哪一个类群的生殖器官, 具有被子植物的花那样高的多样性。花的形态、组成、结构、大小、颜色、气味等极大的多样性与变异, 为生物演化的研究提供了无数的原材料。

自然界千姿百态的花是如何演化而来? 由于植物固着生长的习性, 其有性生殖过程依赖所处环境中一定的媒介传递花粉, 后受精结实, 因而花的生态学功能被认为是适应于传粉^[1]。近 90% 的被子植物的花产生鲜艳的颜色、气味或提供食物报酬来吸引动物, 动物访花试图获取报酬的同时, 为植物传递了花粉; 植物与传粉者之间这种互惠的关系经历了长期演化。自达尔文以来, 大多学者认同植物与传粉者在形态特征上的配合 (mechanical fit) 构成了

其特化的传粉系统 (specialized pollination system), 即传粉者不同的形态特征和觅食偏好介导了不同花部特征的形成^[1-5]。著名进化生物学家 Stebbins^[6] 曾提出花部特征是由当地最频繁访问的、最有效的传粉者所塑造的。这个观点后来被衍生为花部特征演化的最有效传粉者原则 (most effective pollinator principle^[7-8])。化石记录也表明, 被子植物与昆虫的主要目的在晚白垩纪之后几乎同时经历了快速的分化, 传粉者隔离 (pollinator isolation) 被认为是被子

收稿日期: 2013-12-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(31030016)

通信作者: E-mail: sqhuang@whu.edu.cn

植物物种分化的重要动力之一^[9-10]。支持花部特征受传粉者选择的观点的证据，还来自于不同科属的植物在享有类似的传粉者时，表现出花部特征的趋同演化^[2-3,11]。也有研究表明，分布在不同地理位置上的同一种植物受到不同传粉者的选择，其花部特征也出现明显的分化^[2,8]。

1 花部特征受传粉者选择的经典例证

Darwin^[12]在《兰科植物的受精》一书中描述了多种兰花的形态结构及其授粉的方式，其中有一个通过花部特征预测传粉者的经典例子。达尔文注意到马达加斯加的白色彗星兰 (*Angraecum sesquipedale*) 具有 30 cm 长的距 (spur)，距的顶端有花蜜。他预测在马达加斯加必定生活着一种吻特别长的蛾子，来采集花蜜并为彗星兰授粉。41 年后，人们果然在马达加斯加发现了吻长约 30 cm 的天蛾；90 多年后，终于找到此种天蛾为彗星兰传粉的证据^[13]。为验证长的花冠管是由长吻昆虫的选择所致，Nilsson^[14]在实验条件下缩短蛾类传粉的一种舌唇兰 (*Platanthera bifolia*) 的花冠管长度，结果花粉块的移出和接受率都降低。当传粉者有较长的吻时，容易获取花蜜。植物只有相应地提高花冠管长度才容易被授粉，从而提高生殖力。Alexandersson 和 Johnson^[15]进一步在自然居群中研究了南非一种鸢尾 (*Gladiolus longicollis*)，其花管长度在 56~129 mm 之间，而主要传粉者天蛾的吻长为 85~135 mm。调查表明花管长与结实率正相关，原因在于花管长影响花粉接受 (短管花的柱头不能有效地接触长吻天蛾的头部)；结果表明选择与传粉者之间结构上相配，导致管长的演化。Muchhala 和 Thomson^[16]研究了一种长舌蝙蝠 (*Anoura fistulata*) 和靠其传粉的桔梗科植物 (*Centropogon nigricans*)，该植物的花管长与蝙蝠舌长类似 (8~9 cm)，他们也发现长花管的雄性花能传递出更多的花粉，长管的雌性花也能接受更多的花粉。

Nilsson^[14]的先驱性工作支持了传粉者选择导致管长的演化，但没有证据表明长的花冠管是导致传粉者吻长的因子。给彗星兰传粉的天蛾，可取食多种植物的花蜜，可在没有彗星兰的地方存活；人们质疑其极长的吻在彗星兰没有出现以前就已经演化出来，很可能是避免捕食者而演化出来的^[17-18]。目前，只有 Pauw 等^[19]在南非的研究工作支持了达尔文的猜想：长花管与长吻传粉者之间的军备竞赛，或者说植物与传粉者之间交互的选择导致了管长的

演化。他们发现蝇类 (*Moegistorhynchus longirostris*: Nemestiniidae) 的吻长与鸢尾科植物 (*Lapeirousia anceps*) 的花管长在不同群落中都有大量变异，在地理分布上呈现相匹配的变化格局。长吻蝇类的吻短时很少能获取长管鸢尾科植物的花蜜，吻长时可获取不同管长花中的蜜。当植物的花冠管短于蝇类的吻，接受很少的花粉，花冠管长于蝇类的吻就授粉高。这些结果支持吻长与花冠管长有交互的选择作用，同时作者也指出两者之间是否为协同进化 (coevolution) 还不确定，因为长吻蝇也访问群落中短管花的植物。

耧斗菜属 (*Aquilegia*) 不同物种的花蜜距长有明显的分化，分别对应于蜂类、蜂鸟和蛾类传粉。对该属的系统发育分析表明，蜂类传粉，距较短的物种集中在系统树的基部；而蛾类传粉，距长的物种是从蜂鸟传粉、距中等长度的物种演化而来的。系统发育的分析表明，传粉动物的出现明显早于植物的分化，Whittall 和 Hodges^[20]提出传粉者的转变可能是导致耧斗菜属距长进化的诱因。最近在兰科植物及其传粉者长舌花蜂中，结合传粉行为和系统发育的分析也表明，长舌花蜂的演化早于兰花，而兰花在传粉者之后出现了迅速分化^[21]，其结果也支持传粉者选择了花部特征的演化，而传粉动物在植物分化以前已经演化出来。

花部特征反映了对某一类群传粉者的适应^[1,5,8]，导致了传粉综合征 (pollination syndrome) 概念的产生。例如，鸟媒传粉的植物虽然分布在不同的科属，但其花一般为红色，花药和柱头突出，无气味，分泌大量稀的花蜜；蛾类传粉的花通常为白色的管状花，傍晚或夜间开放，产生花蜜，有明显的气味等^[22]。而且，大多表型的操作实验也支持花的进化是由传粉者介导的^[14-16,19,22-24]，但是有不少调查和实验结果不完全支持这个经典观点^[7,25-27]。

2 传粉者的种类及其有效性

花荵科鲜红吉利草 (*Ipomopsis aggregata*) 具有红色的管状花，被认为是适应于蜂鸟传粉。对其进行 5 年的观察研究表明，蜂鸟确实是该种最频繁的访花者，但长舌的熊蜂一次访问能给鲜红吉利草带来的异交花粉是蜂鸟的 3 倍。虽然熊蜂访问少，但传粉效率 (和导致的结实率) 明显比蜂鸟高，这些结果与最有效的传粉者原则不符^[7]。Herrera^[25-26]对唇形科宽叶薰衣草 (*Lavandula latifolia*) 的 6 年调查表明，该种植物的传粉者达 85 种左右，包括长吻

的膜翅目、双翅目以及鳞翅目等昆虫。调查还显示在不同地区、不同年份,传粉者的主要种类都有明显差异,而且不同昆虫种类的传粉质量有差别,蜂类访花频繁但提高了同株异花授粉(geitonogamy),蝶类访花少但因飞行远促进了异株传粉^[25]。不同传粉者的选择作用如何维持该种较为特化的花部特征,人们常常认为携带花粉能力强的访花者,是效率更佳的传粉者;但有研究表明,传粉者对花粉移出(pollen removal)或柱头接受花粉(pollen receipt)的作用可能不同,如采集花粉为主的蜂类,能移出凤仙花属 *Impatiens capensis* 植物的大量花粉,但给柱头上带来花粉的主要是采集花蜜的熊蜂^[28]。这些研究质疑了传粉者在花部特征中的作用,是以雄性或雌性适合度为主。

Waser 等^[27]认为泛化的传粉系统应为自然界中主流的传粉系统。虽然花部特征反映了对某一类传粉者的适应^[8],但是只有少数植物类群中存在着极端特化的、植物与传粉者一一对应的关系(例如兰科、大戟科、鸢尾科、榕属等)。另外,植物与传粉者的关系并不是一成不变的,而是存在着较大的时空变异,如家养蜜蜂可以给数千种植物授粉,一些物种迁入到新的生境(离开了原来的传粉动物),可以很快与当地的传粉者建立新的联系^[5]。凤梨科艳红凤梨属植物(*Pitcairnia angustifolia*)花蜜量大,管状红橙色花,花特征预示为长嘴的蜂鸟传粉。野外调查表明,雀形目鸟类蕉森莺(*Coereba flaveola*)访问频率最高但以盗蜜为主;绿芒果蜂鸟(*Anthracothorax viridis*)确实为有效的传粉者,一次访问带到柱头上的花粉量最高,但访问频率最低;外来的意大利蜜蜂的传粉效率比绿芒果蜂鸟低但访问频率却高。这3类访花者在生殖成功的贡献上同等重要^[29]。莲花(*Nelumbo nucifera*)有典型的甲虫传粉的花部特征,没有花蜜,拥有花瓣形成的闭合空腔、大量的雄蕊、浓烈的香气,而且在开花时自身产热维持花内较高温度。一个假说认为,莲花温度调节是为其传粉的甲虫提供能量报酬^[30]。本课题组调查了11个野生莲花和1个人工移栽的莲花居群中的传粉者种类,通过在3个居群中的传粉实验来检测莲花两种主要传粉者(蜂类和甲虫)的传粉作用。结果发现在野生的莲花居群中,蜂类和蝇类是访问频率最高的访问者,甲虫只出现在少数居群中。传粉者隔离实验证实甲虫是莲花有效的传粉者,符合甲虫传粉综合特征的预测并且支持了莲花的保温为甲虫提供能量报酬的假说。本课题组的野外调

查表明,在莲花野生居群中,甲虫的传粉作用被一些泛化的传粉者所替代。这个结果说明,现阶段的莲花传粉者种类不能真实反映其传粉综合特征^[31]。

Fenster 等^[8]提出需要运用传粉者功能群(functional group)的概念来考察传粉者对花的选择压力,即类似的传粉者对花产生类似的选择作用,如石竹科白玉草(*Silene vulgaris*)表现出明显的蛾类夜间传粉的综合特征,野外4年的调查共记录了26种蛾类访花。尽管传粉者有多个物种,但它们对白玉草施加了相似的选择压力,从而维持了蛾类传粉的综合特征^[32]。近年来群落水平的调查表明,一种传粉者往往给多种植物传粉,而一种植物往往也有多种传粉者,植物与传粉者之间的网络结构是嵌套的^[33]。那么如何解释花部的综合特征和如何评价传粉者在花部特征演化中的作用,是值得深入研究的课题。本课题组连续3年在云南香格里拉高山植物园对固定样方内的植物进行观察,记录不同传粉者的访花频率和偏好,发现传粉者功能群在不同年份都表现出对某些花部特征的组合有明显偏好^[34]。达尔文曾提出,如果某一性状受到稳定的选择,其变异幅度将减小。前人调查发现,两侧对称的植物花大小的变异比花辐射对称的植物小^[35],但是否与传粉者稳定的选择有关仍不确定。本课题组通过花部特征的测定,结合访花者行为的观察,在群落水平上定量分析了27种开花植物的传粉者泛化水平(pollinator generalization level)。对比14种花两侧对称的与13种花辐射对称的植物,发现传粉者泛化水平在两侧对称花中显著低于辐射对称的花。这一结果支持了花部特征的变异幅度受传粉者稳定选择的影响^[36]。

如果“传粉综合特征”的概念是对的,那么通过花部特征应该能够预测传粉者。大戟科的黄蓉花属的雌雄花聚集在一起,基部有2个明显的苞片,主要分布在新热带地区。Scott Armbruster 教授对该属植物进行了30多年的研究,奠定了该属传粉生物学研究相当好的背景。本课题组在西双版纳进行了实地考察,通过调查在中国分布的黄蓉花,发现在亚洲分布的一个种具有与美洲热带地区分布的一些种有类似的花部特征:花没有花蜜但有树脂,蜂类传粉者收集树脂带回去筑巢。根据理论预测,这个种应该具有类似的传粉者。野外观察表明,亚洲的种也是由一种切叶蜂传粉。通过花部特征的测量预测虫体的大小,预测结果与实际观察相吻合^[37],从而支持了“传粉综合特征”概念至少在特化花的

类群中具有合理性。

如果传粉者选择是花部特征演化的主要动力，那如何解释在一些类群中花部特征有明显的分化但享有类似的传粉者^[38]。这其中让人费解的一个大类群就是马先蒿属 (*Pedicularis*)，全世界大约有 500~600 种，有近 2/3 的种类集中分布于喜马拉雅-横断山地区，该地区被认为是其物种多样化中心^[39-40]。马先蒿属花冠形态与花冠管长度具有极大的多样性，有的管长 1 cm 左右的，有的长达 10 cm 以上的（例如极丽马先蒿 *Pedicularis decorissima*）；但其传粉者类似，除少数几个种也接受蜜蜂等其他传粉者外，绝大多数是依赖熊蜂传粉的^[41-42]。虽然国内外学者对马先蒿属的传粉生态学进行了长期研究，但其长花管的演化仍然是一个未解之谜^[43]。

3 花部特征的演化受多种因子的选择

3.1 植食动物

人们质疑传粉者在花部特征演化中的作用，还在于近年来认识到花部特征的演化受到多种因子的影响^[22,44]。吸引传粉者的花部特征，同样会吸引啃食者的注意。植食动物会吃掉整朵花或破坏花的部分结构，因而花处在一个两难的境地，即既要吸引传粉者，也要避免或减少被植食动物啃食。近年来研究发现，花蜜是提供给传粉者的报酬，是营养品；但对另一些动物有明显的毒性，有毒花蜜的演化被认为是植物阻止无效传粉者来夺取花蜜的一种防御策略^[45]。对萝卜 (*Raphanus sativus*) 进行的大量研究表明，花色多样性（含黄色、粉色、青铜色、白色 4 种花色个体）受到传粉者和植食者的选择。虽然黄色个体更易吸引传粉者但同样植食者也多，含有色素的个体能够产生更多的抗植食者的代谢物硫代葡萄糖苷 (glucosinolates)，导致植食性昆虫偏好那些不含色素的个体，因而传粉者和植食者共同维持了花色的多态性^[46]。本课题组对雌花两性花异株植物缘毛鸟足兰的研究表明，两性花个体花大，接受熊蜂传粉者的比例高，但同时两性花被昆虫啃食的比例也明显高于雌性个体^[47]，提示花部特征受到啃食者的选择。

盗蜜 (nectar robbing) 是特指访花者不是从花冠开口处进入，而是通过在花冠上直接打洞并从中取食花蜜的行为。常见的盗蜜者是蜂类，尤以熊蜂和木蜂为多^[48-49]。长吻的传粉者选择长花管的演化，同时排除无效或低效的短吻访花者夺取花蜜，可能也促进花管伸长；但盗蜜者可从花管基部打洞获取

花蜜而不起传粉作用，对过长的花管造成相反的选择作用^[50]。Galen 和 Cuba^[51] 对花荵科 *Polemonium viscosum* 的研究表明，传粉者熊蜂偏爱访问向外伸展且花冠管长的花，选择形成漏斗状花冠；但盗蜜的蚂蚁也在花的演化中起作用，表型的操作实验表明，花冠管短的花更容易遭到蚂蚁破坏。另一方面，花冠开口窄、管状的花接受熊蜂带来的花粉量以及种子产量低于花冠开口较宽的花，这些结果支持了植食动物在选择细长形花冠管中的作用。更多的例证可以参考 Strauss 和 Whittall^[44] 的综述。

3.2 环境因子

除了传粉者与植食作用的选择外，非生物因子同样影响花的进化^[22]。珙桐是我国特有的山地树木，头状花序有 2 个白色苞片，苞片在花药开裂前为绿色但在花药开裂时苞片变白且继续长大。Sun 等^[52] 的实验结果表明，白色苞片不仅提高了对传粉者的吸引，裸露雄花在大的苞片保护下，花粉避免了雨水冲刷和活力降低。通过对武汉地区春季开花的 80 种植物的花部形态、雨中的开花行为、花粉在水中的寿命等的研究，发现那些开口朝上开放（没有结构保护花粉）的花，其花粉在水中的活力期明显长于花粉受到保护的花，其花粉的耐水性显著高于花开口朝下的花^[53]。这些结果支持了花部特征受到环境因子的选择。

花的颜色，如其中重要的色素分子花青素，可能与对抗不利的环境有直接的关系^[54-57]。Warren 和 Mackenzie^[54] 在干旱和水分充足的条件下对比 5 种具有花色多态性的植物，发现含有色素的表型在干旱的环境下表现更好，其长势好并产生更多的种子，而无色素的表型则在水分充足的条件下具有更高的适合度。对沙漠植物 *Linanthus parryae* 的长期研究也表明，蓝色花表型在干旱条件下比白色花表型具有更高的适应性，相反白色花表型在降雨量较高的条件下表现更好^[55-56]。这些研究表明，花色的多态性与土壤水分有关。本课题组在我国东北地区发现水生单子叶植物花蔺 *Butomus umbellatus* 的雌蕊群有粉色和白色两种不同的个体^[57]。该种具有罕见的雌蕊群颜色的二态性，为考察花色的演化提供了好材料。连续两年的野外调查表明，不同类型的传粉者对两种花色没有明显的偏好。在人工授粉情况下，发现雌蕊为红色的个体在高水位时种子产量低于低水位时，而白色个体在两种水位下则没有显著差异。通过降雨量和种子产量的回归分析，发现虽然白色个体较红色个体的结实率低，但白色个体在水位高

时表现出相对耐淹,从而支持波动的水位维持了花蒴花色的多态性^[58]。

3.3 传粉后的选择

花部特征的演化也可能与传粉后的选择有关。系统发育的分析表明,虽然被子植物演化的主要趋势是从离生心皮到合生心皮,但仍存在着约 1/4 的逆向转变,即从合生心皮到离生心皮^[59]。相对于离生心皮(因为珠被等的阻隔不能利用落在其他柱头上的花粉),合生心皮中的胚珠可以利用落置在柱头上的多个花粉,从而具有明显的优势,那为什么合生心皮要逆向演化为离生心皮。最近在多个离生心皮的植物类群中的调查发现,存在着较为普遍的心皮间花粉管生长,即在离生心皮中,一个雌蕊中生长的花粉管可进入到其他的未授精的雌蕊中,释放精子使胚珠受精,从而提高了结实率。由于这些类群的离生心皮在功能上类似于合生心皮,能分享落置在不同雌蕊上的花粉,那么逆向演化就没有降低生殖成功的机会,这为心皮着生方式的演化提供了一个可能的解释^[60]。

新西兰的一种倒挂金钟属植物 *Fuchsia excorticata* 的花开始为绿色,几天后变为红色。吸蜜鸟只访问有花蜜的绿色花,而不访问无蜜的红色花。为什么鸟媒传粉的植物先产生绿色的花? Delph 和 Lively^[61] 调查表明,去掉红色花不影响鸟儿对绿色花的访问。花色变化给传粉者一个信号,红色花是没有报酬的。该种植物的花柱长,花粉管需要生长 3 d 才到达子房,而后花柱与花冠管一起脱落。花色的变化被认为与维持花粉管生长的选择相关。近年来群落水平上种间花粉传递的研究表明,柱头的表面积、花柱长度与异种花粉干扰的程度有关^[62-63]。花柱长度的变异也被推测是性选择的结果^[64]。

很多植物开花后仍保留花被片,如毛茛科多年生的臭嚏根草 *Helleborus foetidus* 的花萼为绿色。Herrera^[65] 的实验处理显示,花萼对蓇葖果的大小、结实率没有影响,但影响种子大小,表明绿色花萼为种子的发育提供了营养资源。一些花部特征除了与传粉者有关,可能与胚胎受精和种子的发育有关。

综上所述,已有研究阐明,花部特征的演化受到包括传粉者在内的多种因子的影响。另外,花部特征的演化也受到系统发育或个体发育的抑制,如本课题组对露蕊乌头 (*Aconitum gymnantrum*) 花序不同位置的花特征之间的遗传相关性进行分析,发现其总状从花序基部向顶,性状之间的相关随开花次序降低^[66]。共存物种之间的传粉竞争或传粉促进,

也可能导致花部特征的分化,然而这些方面的证据还很少见。正是由于影响花部特征演化的多重因子,自达尔文以来,花多样性及其演化的研究一直方兴未艾。探索花的演化,就是认识美和发现美的过程。对被子植物有性生殖过程的研究,不仅促进人们认识生物多样性的发生与发展,而且有利于人们认识动植物相互作用以及它们在陆地生态系统中的重要作用。

致谢: 感谢北京师范大学张大勇先生给本文提出有益的修改建议,研究生方强、高杰等就本文主题进行了有益的讨论。

[参 考 文 献]

- [1] Fægri K, van der Pijl L. The principles of pollination ecology [M]. Oxford: Pergamon Press, 1966
- [2] Grant V, Grant KA. Flower pollination in the phlox family [M]. New York: Columbia University Press, 1965: 180
- [3] 郭友好. 传粉生物学与植物进化 [M]// 陈家宽, 杨继. 植物进化生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 1994: 232-80
- [4] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学的研究进展. 科学通报, 2000, 45(3): 225-37
- [5] 黄双全. 植物与传粉者相互作用的研究及其意义. 生物多样性, 2007, 15(6): 569-75
- [6] Stebbins GL. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms I: pollination mechanisms. Annu Rev Ecol Syst, 1970, 1(1): 307-26
- [7] Mayfield MM, Waser NM, Price MV. Exploring the 'Most Effective Pollinator Principle' with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregate*. Ann Bot, 2001, 88(4): 591-6
- [8] Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, et al. Pollination syndromes and floral specialization. Annu Rev Ecol Syst, 2004, 35(1): 375-403
- [9] Crepet WL. The role of insect pollination in the evolution of angiosperms [M]// Real LA. Pollination Biology. New York: Academic Press, 1983: 31-48
- [10] Herrera CM, Pellmyr O. Plant-animal interactions: an evolutionary approach [M]. Oxford: Blackwell Science, 2002
- [11] Johnson SD, Steiner KE. Generalization versus specialization in plant pollination systems. Trends Ecol Evol, 2000, 15(4): 140-3
- [12] Darwin C. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects [M]. London: John Murray, 1862
- [13] Wasserthal LT. The pollinators of the Malagasy star orchid *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. Bot Acta, 1997, 110: 343-59
- [14] Nilsson LA. The evolution of flowers with deep corolla tubes. Nature, 1988, 334(6178): 147-9
- [15] Alexandersson R, Johnson SD. Pollinator-mediated

- selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proc R Soc Lond: Biol Sci*, 2002, 269(1491): 631-6
- [16] Muchhala N, Thomson JD. Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized bat-flower mutualism. *Proc R Soc Lond: Biol Sci*, 2009, 276(1665): 2147-52
- [17] Wasserthal LT. Deep flowers for long tongues. *Trends Ecol Evol*, 1998, 13(11): 459-60
- [18] Jermy T. Deep flowers for long tongues: a final word. *Trends Ecol Evol*, 1999, 14(1): 34
- [19] Pauw A, Stofberg J, Waterman RJ. Flies and flowers in Darwin's race. *Evolution* 2009, 63(1): 268-79
- [20] Whittall JB, Hodges SA. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature*, 2007, 447(7145): 706-9
- [21] Ramírez SR, Eltz T, Fujiwara MK, et al. Asynchronous diversification in a specialized plant-pollinator mutualism. *Science*, 2011, 333(6050): 1742-6
- [22] Galen C. Why do flowers vary? *Bioscience*, 1999, 49(8): 631-40
- [22] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004
- [23] Schemske DW, Bradshaw HD. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(21): 11910-5
- [24] Fulton M, Hodges SA. Floral isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. *Proc R Soc Lond: Biol Sci*, 1999, 266(1435): 2247-52
- [25] Herrera CM. Components of pollinator 'quality': comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 1987, 50(1): 79-90
- [26] Herrera CM. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biol J Linn Soc*, 1988, 35(2): 95-125
- [27] Waser NM, Chittka L, Price MV, et al. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 1996, 77(4): 1043-60
- [28] Wilson P, Thomson JD. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology*, 1991, 72(4): 1503-7
- [29] Fumero-Cabán JJ, Meléndez-Ackerman EJ. Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *Am J Bot*, 2007, 94(3): 419-24
- [30] Seymour RS, Schultze-Motel P. Thermoregulating lotus flowers. *Nature*, 1996, 383(6598): 305
- [31] Li JK, Huang SQ. Effective pollinators of Asian sacred lotus (*Nelumbo nucifera*): contemporary pollinators may not reflect the historical pollination syndrome. *Ann Bot*, 2009, 104(5): 845-51
- [32] Pettersson MW. Pollination by a guild of fluctuating moth populations: option for unspecialization in *Silene vulgaris*. *J Ecol*, 1991, 79(3): 591-604
- [33] 方强, 黄双全. 传粉网络的研究进展: 网络的结构和动态. *生物多样性*, 2012, 20(3): 300-7
- [34] Gong YB, Huang SQ. Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits. *Oecologia*, 2011, 166(3): 671-80
- [35] Wolfe LM, Krstolic JL. Floral symmetry and its influence on variance in flower size. *Am Nat*, 1999, 154(4): 484-8
- [36] Gong YB, Huang SQ. Floral symmetry: pollinator-mediated stabilizing selection on flower size in bilateral species. *Proc R Soc Lond: Biol Sci*, 2009, 276(11): 4013-20
- [37] Armbruster WS, Gong YB, Huang SQ. Are pollination "syndromes" predictive? Asian *Dalechampia* fit neotropical models. *Am Nat*, 2011, 178(1): 135-43
- [38] Wilson P, Thomson JD. How do flowers diverge? [M]// Lloyd DG, Barrett SCH. *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York: Chapman & Hall, 1996: 88-111
- [39] Hong DY. The distribution of Scrophulariaceae in the Holarctic with special reference to the floristic relationships between eastern Asia and eastern North America. *Ann Missouri Bot Garden*, 1983, 70(4): 701-12
- [40] Yang HB, Holmgren NH, Mill RR, et al. *Flora of China* [M]. Beijing: Science Press, 1998, 18: 97-209
- [41] Macior LW. Plant community and pollinator dynamics in the evolution of pollination mechanisms in *Pedicularis* (Scrophulariaceae) [M]// Armstrong JA, Powell JM, Richards AJ. *Pollination and Evolution*. Sydney: Royal Botanic Gardens, 1982: 29-45
- [42] 郁文彬, 蔡杰, 王红, 等. 马先蒿属植物花冠分化与繁殖适应的研究进展. *植物学通报*, 2008, 25(4): 392-400
- [43] Huang SQ, Fenster CB. Absence of long-proboscid pollinators for long-corolla-tubed Himalayan *Pedicularis* species: implications for the evolution of corolla length. *Int J Plant Sci*, 2007, 168(3): 325-31
- [44] Strauss SY, Whittall JB. Non-pollinator agents of selection on floral traits [M]// Harder LD, Barrett SC. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford: Oxford University Press, 2006: 120-38
- [45] Adler LS. The ecological significance of toxic nectar. *Oikos*, 2000, 91(3): 409-20
- [46] Strauss SY, Irwin RE, Lambrix VM. Optimal defence theory and flower petal colour predict variation in the secondary chemistry of wild radish. *J Ecol*, 2004, 92(1): 132-41
- [47] Huang SQ, Lu Y, Chen YZ, et al. Parthenogenesis maintains male sterility in a gynodioecious orchid. *Am Nat*, 2009, 174(4): 578-84
- [48] 张彦文, 王勇, 郭友好. 盗蜜行为在植物繁殖生态学中的意义. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 695-702
- [49] Irwin RE, Bronstein JL, Manson JS, et al. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Ann Rev Ecol Syst*, 2010, 41: 271-92
- [50] Lara C, Ornelas J. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia*, 2001, 128(2): 263-73
- [51] Galen C, Cuba J. Down the tube: pollinators, predators, and the evolution of flower shape in the alpine skypilot,

- Polemonium viscosum*. *Evolution*, 2001, 55(10): 1963-71
- [52] Sun JF, Gong YB, Renner SS, et al. Multifunctional bracts in the dove tree *Davidia involucrata* (Nyssaceae: Cornales): rain protection and pollinator attraction. *Am Nat*, 2008, 171(1): 119-24
- [53] Mao YY, Huang SQ. Pollen resistance to water in 80 angiosperm species: flower structures protect rain susceptible pollen. *New Phytol*, 2009, 183(3): 892-9
- [54] Warren J, Mackenzie S. Why are all colour combinations not equally represented as flower-color polymorphisms? *New Phytol*, 2001, 151(1): 237-41
- [55] Schemske DW, Bierzychudek P. Evolution of flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: Wright revisited. *Evolution*, 2001, 55(7): 1269-82
- [56] Schemske DW, Bierzychudek P. Spatial differentiation for flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: was Wright right? *Evolution*, 2007, 61(11): 2528-43
- [57] Huang SQ, Tang XX. Discovery of gynoeceum color polymorphism in an aquatic plant. *J Integr Plant Biol*, 2008, 50(9): 1178-82
- [58] Tang XX, Huang SQ. Fluctuating selection by water level on gynoeceum colour polymorphism in an aquatic plant. *Ann Bot*, 2010, 106(5): 843-8
- [59] Armbruster WS, Debevec EM, Willson MF. Evolution of syncarpy in angiosperms: theoretical and phylogenetic analysis of the effect of carpel fusion on offspring quantity. *J Evol Biol*, 2002, 15(4): 657-72
- [60] Wang XF, Armbruster WS, Huang SQ. Extra-gynoecial pollen-tube growth in apocarpous angiosperms is phylogenetically widespread and probably adaptive. *New Phytol*, 2012, 193(1): 253-60
- [61] Delph LF, Lively CM. The evolution of floral color change: pollinator attraction versus physiological constraints in *Fuchsia excorticata*. *Evolution*, 1989, 43(6): 1252-62
- [62] Montgomery BR, Rathcke BJ. Effects of floral restrictiveness and stigma size on heterospecific pollen receipt in a prairie community. *Oecologia*, 2012, 168(2): 449-58
- [63] Fang Q, Huang SQ. A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. *Ecology*, 2013, 94(5): 1176-85
- [64] Skogsmyr I, Lankinen A. Sexual selection: an evolutionary force in plants? *Biol Rev*, 2002, 77(4): 537-62
- [65] Herrera CM. Post-floral perianth functionality: contribution of persistent sepals to seed development in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *Am J Bot*, 2005, 92(9): 1486-91
- [66] Zhao ZG, Du GZ, Huang SQ. The effect of flower position on variation and covariation in floral traits in a wild hermaphrodite plant. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 91