

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201603016

引文格式: 徐旭剑, 孙杉, 操国兴. 云南草寇花序内不同部位的性分配 [J]. 广西植物, 2017, 37(3):335-341

XU XJ, SUN S, CAO GX. Variation in floral sex allocation within inflorescences of *Alpinia blepharocalyx* [J]. Guihaia, 2017, 37(3):335-341

云南草寇花序内不同部位的性分配

徐旭剑¹, 孙杉², 操国兴^{1,3*}

(1. 四川农业大学 林学院, 成都 611130; 2. 兰州大学生命科学学院, 兰州 730000;

3. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303)

摘要: 两性花植物花序内的性分配常存在差异, 资源竞争、结构效应、交配环境(雌雄异熟、传粉者定向访花行为等)或授粉不均匀等几种假说可以解释这种现象。为验证上述假说, 该研究以云南草寇两种表型(雄先熟型和雌先熟型)为材料, 分析了其花序内不同部位(基部、中部和顶部)的每花花粉数、胚珠数、花粉/胚珠比、结实率和结籽率, 花序内传粉者的定向访花行为, 以及人工辅助授粉和去花处理对结实率和结籽率的影响。结果表明: 两种表型花序内每花花粉数不随部位而变化, 每花胚珠数、结实率和结籽率由基部到顶部依次降低, 每花花粉/胚珠比由基部到顶部依次增加, 表明顶部花存在偏雄的性分配。人工辅助授粉后, 结实率、结籽率仍由基部到顶部依次降低, 表明授粉不均匀假说不能解释云南草寇花序内不同部位结实率、结籽率的差异。去除基部和中部花后, 顶部花人工辅助授粉条件下的结实率、结籽率与基部花人工辅助授粉条件下的结实率、结籽率无差异, 表明云南草寇花序内不同部位结实率、结籽率的差异主要由资源竞争引起。雌先熟表型每花花粉数、花粉/胚珠比高于雄先熟表型, 表明两种表型存在性分配差异。传粉者主要先访问云南草寇基部的花, 然后向顶部移动。云南草寇花序内顶部偏雄的性分配可能是由资源竞争和传粉者定向访花造成的。

关键词: 云南草寇, 部位, 性分配, 花粉数, 胚珠数, 异型异熟

中图分类号: Q948.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2017)03-0335-07

Variation in floral sex allocation within inflorescences of *Alpinia blepharocalyx*

XU Xu-Jian¹, SUN Shan², CAO Guo-Xing^{1,3*}

(1. College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2. School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; 3. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China)

Abstract: Intra-inflorescence variation in floral sex allocation is common in hermaphroditic plants, and several non-exclusive hypotheses, including resource competition, architectural effect, the mating environment or non-uniform pollination, have been formulated to explain this phenomenon. To test the above hypotheses, we investigated floral sex allocation within racemes of two morphs in heterodichogamous *Alpinia blepharocalyx*. Flowers on each raceme were sampled and assigned to one of three relative positions: basal, middle and distal, variations in pollen number, ovule number, the pollen/ovule (P/O) ratio, and fruit and seed production among positions within racemes were quantified. Ecological causes for fruit and seed production were evaluated by flower removal and supplemental pollination, directional movements of pollinators within racemes were also observed. Pollen number per flower did not change with relative positions, ovule

收稿日期: 2016-06-19 修回日期: 2016-12-12

基金项目: 国家自然科学基金(30870388, 31370436); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项(lzujbky-2015-89) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (30870388, 31370436); Fundamental Research Fund for the Central Universities (lzujbky-2015-89)].

作者简介: 徐旭剑(1993-), 男, 山西忻州人, 硕士研究生, 主要从事植物繁殖生态学, (E-mail) 1508460191@qq.com.

*通信作者: 操国兴, 博士, 教授, 主要从事植物繁殖生态学, (E-mail) cgxing@sicau.edu.cn.

number per flower declined from basal to distal positions, and the P/O ratio per flower increased from basal to distal positions in both morphs, thus distal flowers performed male-biased function. Under natural pollination condition, fruit and seed set declined distally in both morphs, therefore, female reproductive success at the relative positions showed the same pattern as that of sex allocation at flowering stage. After hand-supplemental pollination, both fruit and seed set decreased from basal to distal positions in each morph, thus, lower female reproductive success at distal positions could not be attributed to pollen limitation. After the removal of basal and middle flowers, the fruit and seed set of distal flowers did not differ from those of basal flowers when extra pollen was added, indicating that the low fruit and seed set of distal flowers was simply attributed to resource competition rather than architectural effect. Pollen number and the P/O ratio was higher for protogynous than protandrous morph, but fruit and seed set did not differ between morphs, indicating that sexual specialization occurred at flowering stage. Pollinators tended to visit basal flowers first and then moved upwards within an inflorescence, which would result in directional pollen flow from basal to distal flowers. Both inter-flower resource competition and directional pollinator movement may be responsible for intra-inflorescence variation in floral sex allocation of *A. blepharocalyx*.

Key words: *Alpinia blepharocalyx*, positions, sex allocation, pollen number, ovule number, heterodichogamous

近二三十年来,花序内不同部位的性分配(资源在两性之间的相对投入)引起了学者的关注(Thomson, 1989; 赵志刚等, 2005)。两性花植物花序内每花胚珠数、结实率和结籽率由花序基部到顶部依次降低,而每花花粉数不变或略有下降(Cao et al, 2015)。花序内不同部位之间的这种性分配格局可能与资源竞争有关。资源竞争假说认为,位于花序内基部(通常也是先开放)的花常靠近资源供应器官的近端(叶、根等),在资源获取上有空间(或时间)上的优势,因此具有偏雌的性分配(Mazer & Dawson, 2001)。一些实验去除基部的花后,发现顶部每花资源的投入显著增加了,与资源竞争假说的解释相一致(Diggle, 1995)。花序内不同部位的性分配格局也可能是花序自身的结构效应(Architectural effect)决定的,结构效应表现在去除花序基部的花后,花序内不同部位每花资源投入的差异仍然存在(Diggle, 1995; Ashman & Hitchens, 2000; Cao et al, 2011; Liu & Huang, 2012)。花序不同部位的性分配格局也可能是由交配环境引起的(the mating environment hypothesis, Brunet & Charlesworth, 1995; Ishii & Sakai, 2002)。交配环境假说认为,花序内不同部位的花其花粉输出和/或接收的机会存在差异,因此有不同的性分配。花序内不同部位的结实率和结籽率也可能是由于授粉不均匀引起的(Ashman & Hitchens, 2000)。授粉不均假说,可以通过人工辅助授粉来验证。

姜科山姜属(*Alpinia*)植物有独特的型二态现象(Li et al, 2001),每种植物包括两种表型的个体:雄先熟型(下垂型)和雌先熟型(上举型)。本研究以

山姜属的云南草蔻(*Alpinia blepharocalyx*)为材料,分析了其两型个体花序内不同部位的性分配格局,主要回答了如下问题:(1)云南草蔻两种表型花序内不同部位的花粉/胚珠比变化格局;(2)云南草蔻两种表型花序内不同部位的结实率和结籽率变化格局,及这种变化可以用结构效应、授粉不均匀或资源竞争解释吗?

1 材料与方 法

1.1 研究材料

云南草蔻(*Alpinia blepharocalyx*)是姜科(Zingiberaceae)山姜属(*Alpinia*)山姜亚属(subgen. *Catimbium*)植物,株高1~3 m。总状花序下垂,由基部向顶部依次开放,雄先熟平均每花序花数为33.1±1.0(SE)(变化范围为18~58),雌先熟平均每花序花数为31.2±1.0(变化范围为13~58),每花序每天开放花数2~10朵不等,单花寿命1 d,花期4~6月,果期7~12月。传粉者主要是熊蜂属的萃熊蜂(*Bombus eximius*)和瑞熊蜂(*B. richardis*)(孙杉等, 2010)。

1.2 研究地点

云南省普洱市莱阳河自然保护区(22°30' N, 101°22' E, 1 200 m)。

1.3 研究方法

1.3.1 数据收集

1.3.1.1 花序内不同部位的花粉和胚珠 在3月,云南草蔻逐渐开花时,先确认一些正在开花的花序是雄先熟还是雌先熟个体;然后标记属于同一个无性系的处于蕾期的花序,共标记34个雄先熟花序和

37 个雌先熟花序。在野外,同一个体无性系的植株由于共有一个地下茎联接,常常成丛生状,不同无性系之间比较容易区别。对标记的花序于花蕾开放前的 1~2 d 将其取下(已开放的花除外),去除唇瓣、花药和雌蕊分别置于 1.5 mL 离心管中,并加入 70% 乙醇,同时计数每一花序花蕾数(含已开放的花),将每一花序上的花蕾分为 3 个部位(即基部、中部和上部)。采集的样品带回实验室,在解剖镜下计数每一花蕾的胚珠数。在实验室将花药从装有 70% 乙醇的离心管中取出,用镊子将花药完全碾碎,用 5 mL 悬浮液(冰醋酸:甘油=3:1)冲洗转置于 10 mL 离心管中,在混合搅拌器上搅拌至均匀后,用移液枪取 20 μm 到血球计数板上计数所有花粉数,8 次重复,取平均值乘以 250 倍,即为每朵花的花粉数。计算每花序每部位(基部、中部和顶部)平均每朵花的花粉数、胚珠数以及花粉/胚珠比。

1.3.1.2 花序内不同部位的结实率和结籽率 于盛花期,分别标记 100 个雄先熟和雌先熟花序,其中 50 个雄先熟和雌先熟花序未经任何处理(即自然授粉),另 50 个雄先熟和雌先熟花序用于人工辅助授粉实验,人工授粉过程如下:当花序上第一朵花开始开放时,于上午 10-11 点间采集雄先熟个体的花粉对雌先熟个体正在开放的每朵花进行人工辅助授粉,在下午 3-4 点采集雌先熟个体的花粉对雄先熟个体正在开放的每朵花进行人工辅助授粉,人工辅助授粉从 3 月下旬开始到 4 月中下旬每天进行,至所标记的花序所有花开完为止。7 月底果实成熟时,收获所有标记的花序,计数每果序成熟果实数及败育花梗数,成熟的果实数及败育的花梗数分为 3 个部位(基部、中部和上部),计数每果成熟种子数和败育胚珠数。由于虫害等原因,自然授粉处理只收获了 27 个雄先熟花序和 27 个雌先熟花序,人工授粉处理只收获了 31 个雄先熟花序和 29 个雌先熟花序。计算每花序不同部位结实率和结籽率。

为验证花序内每花结实率和结籽率是受资源限制还是结构效应决定的,于 3 月另随机分别标记 30 个雄先熟和 30 个雌先熟花序,计数每花序的花数,将花序分为 3 个部位,去除基部和中部的花,只留每花序顶部的花,对每朵花进行人工辅助授粉。7 月底成熟时,收获所有标记的花序,计数每花序成熟的果实数、每果成熟种子数和败育胚珠数,计算了每个花序顶部结实率和每花结籽率。共收获 19 个雄先熟和 20 个雌先熟花序。

1.3.1.3 花序内传粉者访花行为 盛花期,于 3 个正常天气日,每日分别随机标记两型花序各 10 株,观测记录熊蜂在花序内的访问行为,共观测约 20 h。

1.3.2 数据分析 花序内不同部位每花花粉数、胚珠数和花粉/胚珠比,以及自然授粉和人工辅助授粉条件下花序内不同部位的结实率和结籽率,采用双因素方差分析,不同部位(基部、中部和顶部),表型(雄先熟和雌先熟)及部位和表型间的交互作用为固定变量。上述分析的残差经 Shapiro-Wilk 检验符合正态分布。每种表型去花处理顶部每花结实率、结籽率和人工辅助授粉处理基部或顶部结实率、每花结籽率间的比较采用非参数 Mann-Whitney 检验。

2 结果与分析

2.1 花序内不同部位每花花粉数、胚珠数和花粉/胚珠比

云南草蔻每花花粉数与部位无关,在两种表型间存在差异:雌先熟表型各部位每花花粉数均显著高于雄先熟(表 1 和图 1:A)。每花胚珠数与部位有关,不受表型影响:两种表型每花胚珠数均由基部到顶部依次降低(表 1 和图 1:B)。每花花粉/胚珠比与部位和表型均有关(表 1):雌先熟表型每花花粉/胚珠比高于雄先熟表型,两种表型每花花粉/胚珠比均由基部到顶部依次增加(图 1:C)。上述表明雌先熟表型具有偏雄的性分配。

2.2 花序内不同部位每花结实率和结籽率

2.2.1 自然授粉处理 自然授粉条件下,云南草蔻结实率和结籽率均显著受部位影响,但均与表型无关(表 2):两种表型结实率和结籽率均由基部到顶部依次降低(图 2:A,B)。

2.2.2 人工辅助授粉处理 人工辅助授粉条件下,云南草蔻每花结实率和结籽率均显著受部位影响,但均与表型无关(表 3):两种表型每花结实率和结籽率均由基部到顶部依次降低(图 3:A,B)。

2.2.3 去花处理 去除基部和中部花后,顶部人工辅助授粉条件下结实率雄先熟表型为 0.71 ± 0.05 (SE),与人工辅助授粉未去花处理雄先熟表型基部结实率无显著差异($Z = -0.676, P = 0.499$);雌先熟表型为 0.77 ± 0.04 ,与人工辅助授粉未去花处理雌先熟表型基部结实率无显著差异($Z = -0.095, P = 0.924$);两种表型数据合并后顶部结实率 0.74 ± 0.03 ,也与人工辅助授粉未去花处理两种表型合并后的基部结实率

表 1 两种表型花序内不同部位每花花粉数、胚珠数和花粉/胚珠比方差分析

Table 1 Results of two-way ANOVA testing whether differences in pollen number, ovule number and pollen/ovule ratio per flower in *Alpinia blepharocalyx* are affected by morph and floral position

性状 Character	来源 Source	自由度 df	均方 Mean square	F 值 F-value	P 值 P-value
花粉数 Pollen number	部位 Position	2	7.64×10^6	0.13	0.882
	表型 Morph	1	3.75×10^8	6.18	0.014
	部位 * 表型 Position * Morph	2	5.26×10^6	0.09	0.917
	残差 Error	207			
胚珠数 Ovule number	部位 Position	2	208.69	7.91	<0.001
	表型 Morph	1	43.89	1.66	0.199
	部位 * 表型 Position * Morph	2	5.88	0.22	0.800
	残差 Error	207			
花粉/胚珠比 P/O ratio	部位 Position	2	1.66×10^5	3.28	0.039
	表型 Morph	1	4.16×10^5	8.22	0.005
	部位 * 表型 Position * Morph	2	9 445.17	0.19	0.830
	残差 Error	207			

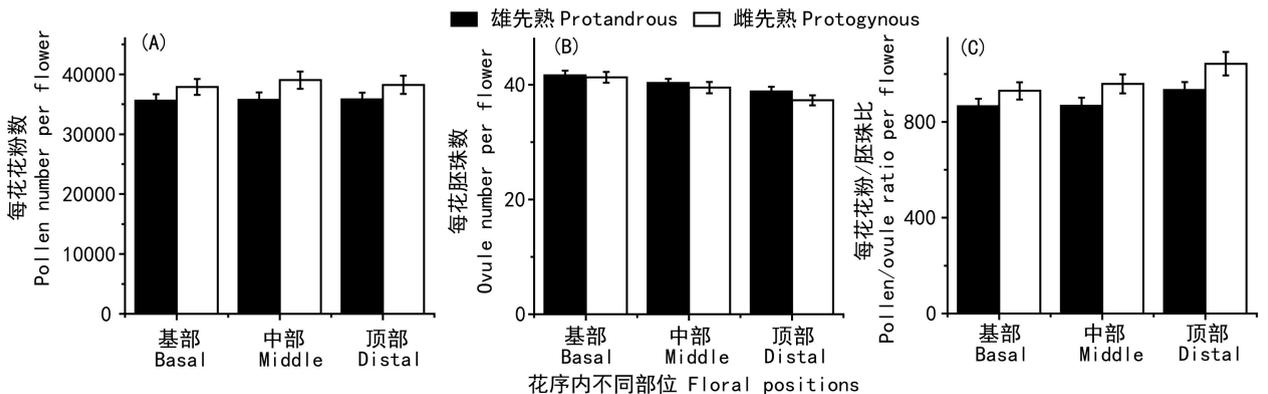


图 1 云南草寇两种表型花序内不同部位的每花花粉数(A)、每花胚珠数(B)和每花花粉/胚珠比(C)

Fig. 1 Variations in pollen number (A), ovule number (B) and pollen / ovule ratio (C) per flower within inflorescences of two morphs in *Alpinia blepharocalyx*

无显著差异 ($Z = -0.610, P = 0.542$)。

去除基部和中部花后,顶部人工辅助授粉条件下每花结籽率雄先熟表型为 0.63 ± 0.04 ,与人工辅助授粉未去花处理雄先熟表型基部每花结籽率无显著差异 ($Z = -0.135, P = 0.893$);雌先熟表型为 0.62 ± 0.03 ,与人工辅助授粉未去花处理雌先熟表型基部每花结籽率无显著差异 ($Z = -0.685, P = 0.493$);两种表型数据合并后顶部每花结籽率 0.62 ± 0.03 ,也与人工辅助授粉未去花处理两种表型合并后的基部

每花结籽率无显著差异 ($Z = -0.279, P = 0.780$)。

2.3 花序内传粉者访问行为

在 3 d 20 h 的熊蜂访问行为观测中,访问雄先熟表型的有 197 次,其中由花序基部向顶部访问的有 138 次,占总访问的 70%,由顶部向基部访问的有 41 次,占总访问的 21%,只访问 1 朵花的有 18 次,占总访问的 9%;访问雌先熟表型的有 185 次,其中,由花序基部向顶部访问的有 125 次,占总访问的 69%,由顶部向基部访问的有 30 次,占总访问的 16%,只访

表 2 自然授粉处理云南草寇两种表型花序内不同部位结实率和结籽率方差分析结果
Table 2 Results of two-way ANOVA testing whether differences in fruit set and seed set in *Alpinia blepharocalyx* are affected by morph and flower position under natural pollination

性状 Character	来源 Source	自由度 df	均方 Mean square	F 值 F-value	P 值 P-value
结实率 Fruit set	部位 Position	2	1.273	17.756	<0.001
	表型 Morph	1	0.001	0.016	0.898
	部位 * 表型 Position * Morph	2	0.183	2.555	0.081
	残差 Error	156			
结籽率 Seed set	部位 Position	2	0.749	15.603	<0.001
	表型 Morph	1	0.003	0.055	0.815
	部位 * 表型 Position * Morph	2	0.97	2.019	0.136
	残差 Error	156			

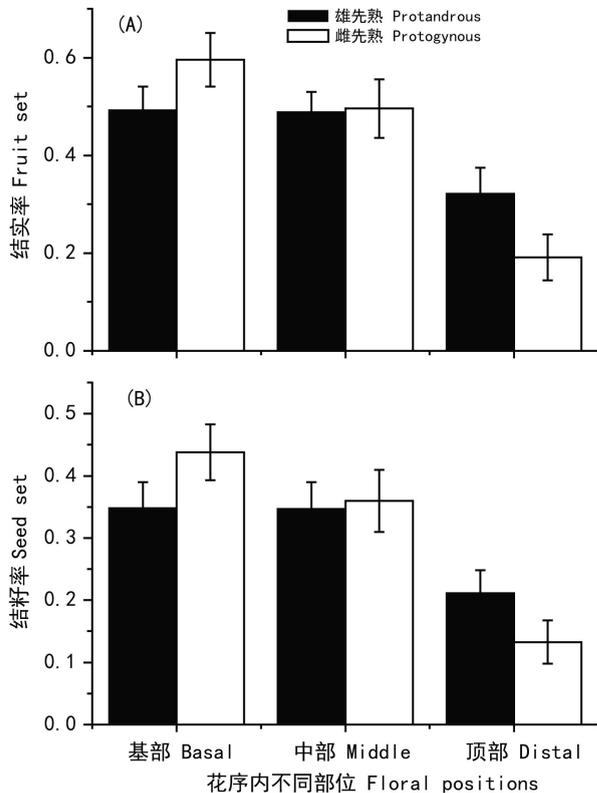


图 2 自然授粉云南草寇两种表型花序内不同部位的结实率 (A) 和结籽率 (B)

Fig. 2 Variations in fruit set (A) and seed set (B) within inflorescences of two morphs in *Alpinia blepharocalyx* under natural pollination

3 讨论

3.1 云南草寇花序内不同部位的花粉/胚珠比变化

和大多数研究一样 (Kudo et al, 2001; Ishii & Sakai, 2002; Cao et al, 2007; 樊宝丽等, 2008; 马晓丽等, 2011), 云南草寇花序内的每花花粉数不依赖于部位, 而每花胚珠数由基部到顶部依次降低, 因此每花花粉/胚珠比由基部到顶部依次增加。云南草寇花序内的性分配格局可能不是由结构效应决定的, 因为结构效应应该导致每花花粉数和胚珠数都由基部到顶部下降 (Huang et al, 2004)。云南草寇花序内每花胚珠数由基部到顶部依次降低, 人工辅助授粉后每花结实率和结籽率也由基部到顶部依次降低, 表明资源由基部向顶部下降, 因此资源竞争假说可以解释云南草寇花序内的性分配格局 (Mazer & Dawson, 2001)。熊蜂先访问云南草寇花序内基部的花, 然后向顶部移动, 因此基部可以接收更多的异交花粉而顶部可以输出更多的花粉, 定向访花行为也可以解释云南草寇花序内的性分配格局 (Brunet & Charlesworth, 1995; Kudo et al, 2001)。Brunet & Charlesworth (1995) 预测, 雌先熟植物早开的花每花花粉/胚珠比应比晚开的高, 她们的预测曾在两种雌先熟植物得到了验证 (Huang et al, 2004; Guitián, 2006), 但云南草寇雌先熟表型没有出现这种现象, 可能和其花寿命只有 1 d 有关。

3.2 花序内不同部位每花结实率和结籽率

与大多数研究一样 (Diggle, 1995; Ashman & Hitch-

问 1 朵花的有 30 次, 占总访问的 15%。因此, 云南草寇存在由基部到顶部的定向访花行为。

表 3 人工辅助授粉处理云南草寇两种表型花序内不同部位结实率和结籽率方差分析

Table 3 Results of two-way ANOVA testing whether differences in fruit set and seed set in *Alpinia blepharocalyx* are affected by morph and floral position under hand-supplemental pollination

性状 Character	来源 Source	自由度 df	均方 Mean square	F 值 F-value	P 值 P-value
结实率 Fruit set	部位 Position	2	6.378	132.913	<0.001
	表型 Morph	1	0.000	0.003	0.957
	部位 * 表型 Position * Morph	2	0.032	0.675	0.510
	残差 Error	174			
结籽率 Seed set	部位 Position	2	4.458	117.035	<0.001
	表型 Morph	1	0.003	0.070	0.792
	部位 * 表型 Position * Morph	2	0.019	0.506	0.604
	残差 Error	174			

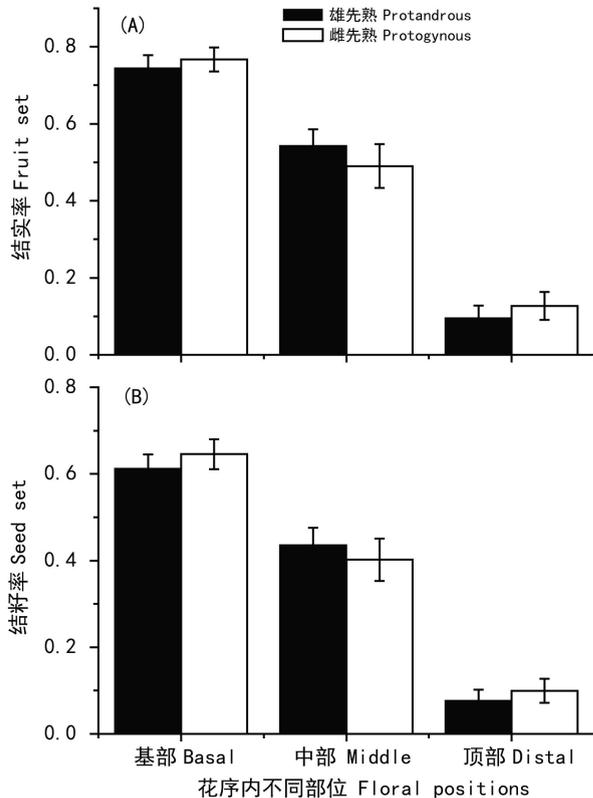


图 3 人工辅助授粉云南草寇两种表型花序内不同部位的结实率(A)和结籽率(B)

Fig. 3 Variations in fruit set (A) and seed set (B) within inflorescences of two morphs in *Alpinia blepharocalyx* under hand-supplemental pollination

丽等,2011),云南草寇花序内每花结实率和结籽率也由基部到顶部依次降低,顶部较低的结实率和结籽率不是由授粉不均引起的,因为在人工辅助授粉后顶部每花结实率和结籽率仍然低于基部。去除基部和顶部花并人工添加花粉后,云南草寇花序内顶部每花结实率和结籽率与其人工辅助授粉处理基部的每花结实率和结籽率没有差异,表明顶部较低的结实率和结籽率是由资源竞争引起的,而不能用结构效应来解释(Diggle, 1995)。在前人的研究中,授粉不均匀、资源竞争或结构效应所导致的顶部较低的结实率或结籽率常因物种而异(Diggle, 1995; Medrano et al, 2000)。

3.3 两种表型的性分配

云南草寇雌先熟表型每花花粉数和花粉/胚珠比均高于雄先熟表型,表明了其两种表型出现了某种程度的性别特化。Wang et al (2004)研究了姜科37种异型雌雄异熟植物两种表型的花粉/胚珠比,也发现大多数植物的两种表型有某种程度的性别特化,他们认为异型雌雄异熟植物处于从雌雄同体到雌雄异株进化的中间状态。云南草寇两种表型每花结实率和结籽率没有差异,因此其性别特化主要发生在花期。

4 结论

在两性生活植物中,每朵花的适合度来自于雄性适合度和雌性适合度两个部分。云南草寇花序内基部较高的雌性投入可能反映了果实和种子比花粉生

产更耗费资源,同时由于传粉者从基部向顶部定向访问,顶部相对较高的雄性投入有利于更多的花粉输出,因此,云南草寇花序内每花花粉/胚珠比由基部到顶部增加的性分配格局可能是一种适应策略。

参考文献:

- ASHMAN TL, HITCHENS MS, 2000. Dissecting the causes of variation in intra-inflorescence allocation in a sexually polymorphic species, *Fragaria virginiana* (Rosaceae) [J]. *Am J Bot*, 87(2): 197–204.
- BRUNET J, CHARLESWORTH D, 1995. Floral sex allocation in sequentially blooming plants [J]. *Evolution*, 49(1): 70–79.
- CAO GX, KUDO G, IDA TY, 2007. Floral sex allocation in a hermaphrodite herb with 1-day flowers, *Hosta rectifolia* (Liliaceae) [J]. *Plant Spec Biol*, 22(3): 191–96.
- CAO GX, XUE L, LI Y, et al, 2011. The relative importance of architecture and resource competition in allocation to pollen and ovule number within inflorescences of *Hosta ventricosa* varies with the resource pools [J]. *Ann Bot*, 107(8): 1413–1419.
- CAO GX, XIE T, WU BX, et al, 2015. Floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Hosta ventricosa*, a pseudogamous apomict [J]. *J Plant Ecol*, 8(2): 142–153.
- DIGGLE PK, 1995. Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 26:531–552.
- FAN BL, ZHAO ZG, MENG JL, et al, 2008. Position-dependent sex allocation within inflorescence of *Aconitum gymnandrum* Maxim [J]. *Acta Ecol Sin*, 28(6): 2909–2915. [樊宝丽, 赵志刚, 孟金柳, 等, 2008. 露蕊乌头 (*Aconitum gymnandrum* Maxim) 花序内位置依赖的性分配 [J]. *生态学报*, 28(6): 2909–2915.]
- GUITIÁN P, 2006. Phenotypic gender variation within inflorescences of the protogynous species *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, 258(3–4): 137–146.
- HUANG SQ, TANG LL, YU Q, et al, 2004. Temporal floral sex allocation in protogynous *Aquilegia yabeana* contrasts with protandrous species: support for the mating environment hypothesis [J]. *Evolution*, 58(5): 1131–1134.
- ISHII HS, SAKAI S, 2002. Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Nartheicum asiaticum* (Liliaceae) [J]. *Am J Bot*, 89(3): 441–46.
- KUDO G, MAEDA T, NARITA K, 2001. Variation in floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Corydalis ambigua* (Fumariaceae): pollination efficiency or resource limitation? [J]. *J Ecol*, 89(1): 48–56.
- LI QJ, XU ZF, KRESS WJ, 2001. Flexible style that encourages outcrossing [J]. *Nature*, 410(6827): 432–432.
- LIU CQ, HUANG SQ, 2012. Does the relative importance of resource competition and architectural effect in floral variation vary with stages of floral ontogeny? [J]. *J Syst Evol*, 50(2): 119–124.
- MA XL, TAN DY, LI XR, 2011. Variation in floral sex allocation, pollinator movement and reproductive success in *Ammopiptanthus mongolicus* inflorescences [J]. *Biodivers Sci*, 19(4): 432–440. [马晓丽, 谭敦炎, 李新蓉. 2011. 蒙古沙冬青花序内性分配的变化, 传粉者运动与繁殖成功 [J]. *生物多样性*, 19(4): 432–440.]
- MAZER SJ, DAWSON KA, 2001. Size-dependent sex allocation within flowers of the annual herb *Clarkia unguiculata* (Onagraceae): ontogenetic and among-plant variation [J]. *Am J Bot*, 88(5): 819–31.
- MEDRANO M, GUITIAN P, GUITIAN J, 2000. Patterns of fruit and seed set within inflorescences of *Pancreatium maritimum* (Amaryllidaceae): nonuniform pollination, resource limitation, or architectural effects? [J]. *Am J Bot*, 87(4): 493–501.
- SUN S, CAO GX, LUO YJ, et al, 2010. Maintenance and functional gender specialization of flexistyly [J]. *Chin J Plant Ecol*, 34(7): 827–838. [孙杉, 操国兴, 罗燕江, 等, 2010. 花柱卷曲性的维持及功能性别特化 [J]. *植物生态学报*, 34(7): 827–838.]
- THOMSON JD, 1989. Deployment of ovules and pollen among flowers within inflorescences [J]. *Evol Trends Plants*, 3(1): 65–68.
- WANG YQ, ZHANG DX, CHEN ZY, 2004. Pollen histochemistry and pollen: ovule ratios in Zingiberaceae [J]. *Ann Bot*, 94(4): 583–591.
- ZHAO ZG, DU GZ, LIU ZJ, 2005. Sex allocation in hermaphroditic plants [J]. *Acta Ecol Sin*, 25(10): 2725–2733. [赵志刚, 杜国祯, 刘左军. 2005. 雌雄同花植物的性分配 [J]. *生态学报*, 25(10): 2725–2733.]