

• 研究报告 •

雌雄异熟植物露蕊乌头开花时间对雌雄功能期及表型性别的影响

李琳¹ 路宁娜² 樊宝丽³ 赵志刚^{1*}¹ (兰州大学生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000)² (西北师范大学生命科学学院, 兰州 730000)³ (甘肃省治沙研究所, 兰州 730000)

摘要: 开花时间决定了植物雌雄功能的交配机会, 最终影响繁殖成功。交配环境假说认为雌雄异熟植物开花时间的差异能引起植物表型性别的变异, 改变种群内的交配环境, 影响植物对雌雄功能的最佳性分配。为了研究开花时间对雌雄异熟植物的雌雄性别时期及表型性别的影响, 本文以毛茛科雄性先熟植物露蕊乌头(*Aconitum gym-nandrum*)为实验材料, 记录了雄性和雌性功能期, 分析了植株开花时间、花的雌雄功能期和表型性别的关系。结果表明: 在植物同一花序内, 较晚开放的花有更长的雄性期和更短的雌性期, 性分配在时间上偏雄。雌雄功能期在时间上的相对分配随植物开花时间的变化表现出相似的趋势: 较晚开的花或较晚开花的个体, 花的雄性功能期相对于雌性功能期更长, 在时间上更偏向雄性功能。而且, 开花时间的差异影响种群内花的性比和植物个体的表型性别动态。随着开花时间由早到晚的变化, 种群内早期以雄花为主, 末期以雌花为主, 种群内性别环境由偏雄向偏雌变化, 因此植株个体的平均表型性别则从偏雌转向偏雄。本文结果支持交配环境假说, 雄性先熟的露蕊乌头开花早期, 种群内花的性别比偏雄, 种群表型性别环境偏雄, 因而植物个体平均表型性别偏雌, 性别分配(即时间分配)偏向雌性功能, 而晚开花个体的平均性别偏雄, 更偏向雄性功能的分配。

关键词: 露蕊乌头; 开花时间; 表型性别; 雄性先熟; 性别功能期

Effect of flowering time on floral sexual durations and phenotypic gender in dichogamous *Aconitum gym-nandrum*

Lin Li¹, Ningna Lu², Baoli Fan³, Zhigang Zhao^{1*}¹ School of Life Sciences, Lanzhou University, State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, Lanzhou 730000² College of Life Sciences of Northwest Normal University, Lanzhou 730000³ Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou 730000

Abstract: The flowering time plays an important role in the mating opportunities of male and female functions and final reproductive success in plants. The mating environment hypothesis predicts that the differences of flowering time in protandrous species can change individual's phenotypic gender and the mating environment within a population, finally affect the optimal allocation of resources to sexual functions. To determine the effect of flowering time on sexual durations and phenotypic gender in protandrous plants, we recorded the male and female phase durations of all flowers in protandrous *Aconitum gym-nandrum* (Ranunculaceae), and examined the relationships of flowering phenology and floral sexual durations and phenotypic gender. The results showed that the late flowers (top) had longer male duration versus female duration compared to early those (basal) within a inflorescence, showing temporally male-biased allocation. The relatively temporal allocations to both sexual durations also presented a similar trend among plants with different flowering time. Relatively longer male duration vs. female duration in the later flowers or late-flowering indi-

收稿日期: 2015-09-18; 接受日期: 2016-03-10

基金项目: 国家自然科学基金(31370402)、中央高校基本科研自由探索项目(lzujbky-2015-95)、甘肃省自然科学基金(145RJZA166)及草地农业生态系统国家重点实验室开放基金资助(SKLGAE201504)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhaozhg@lzu.edu.cn

viduals, showed temporally male-biased allocation. Furthermore, individual's variation in flowering time affected floral sex ratio within population and the dynamics of phenotypic gender of individuals. It showed a shift from male-biased to female-biased gender during flowering season in *A. gymnantrum* population, because most of the individuals had only male-phase flowers at the beginning of flowering stage and only female-phase flowers at the end. Therefore, mean phenotypic gender of individuals shifted from femaleness to maleness with flowering time. Our results support the mating environment hypothesis, i.e. male-biased floral sexual ratio (mating environment) early in protandrous *A. gymnantrum* population leads to female-biased phenotypic gender of individuals flowered early and thus female-biased temporal sex allocation in early-flowering individuals and early flowers within inflorescences in comparison with the late-flowering individuals and late flowers.

Key words: *Aconitum gymnantrum*; flowering time; phenotypic gender; dichogamous; sexual durations

开花时间即繁殖的时机决定了植物的交配机会和最终的繁殖成功。两性花植物的繁殖成功由花的雌性和雄性功能贡献的总和来决定。对多花的植物来说,花序内的花陆续开放,这种开花不同步性使得花的雌雄功能有不同的交配机会生产后代,因而导致花或个体通过两性功能所获得的适合度收益不同,选择将有利于使个体适合度最大化的最优性分配比例(Lloyd, 1980; Austen & Weis, 2014; Austen et al, 2015)。

在雌雄异熟的植物中,花的雄蕊和雌蕊在成熟时间上发生分离,因此雄性期花和雌性期花在种群中的相对丰富度(交配环境)随开花季节发生变化,造成不同时间开放的花在花粉传递机会上存在差异,导致个体通过雌、雄功能获取的适合度收益不同,最终驱动个体间花的最佳性分配的变化。这就是交配环境假说(Brunet & Charlesworth, 1995)。许多研究已发现雄性先熟植物中,花序内开放较早的花(通常为基部的花)对雌性功能分配更多(Diggle, 1995; Brunet, 1996; Vogler et al, 1999; Herrera, 2009)。相似地,种群内开花较早的个体先进入雄性功能期,种群内花的性比(交配环境)发生由雄到雌的转变,因此个体的最优性分配应是从开花早期的偏雌向开花末期的偏雄变化(Brunet & Charlesworth, 1995; Brookes & Jesson, 2010)。例如,对雄性先熟的翠雀属植物*Delphinium glaucum*的研究表明,在开花早期,种群中只有雄性期花,随着开花时间的推移,雌性期花数目增加,种群中花的性别比呈现出偏雄到偏雌的变化,而个体的平均表型性别则相应地表现出由偏雌到偏雄的动态(Ishii & Harder, 2012)。

尽管交配环境假说(Brunet & Charlesworth,

1995)得到了许多实验证据的支持,但是探讨雌雄异熟植物的开花时间与花的雌、雄功能期(即时间性分配)及表型性别动态的相互关系的研究仍然比较少。本研究通过检验雄性先熟的露蕊乌头(*Aconitum gymnantrum*)的开花时间与雌、雄功能期和植物性别的关系,主要探讨:(1)花水平和个体水平雌雄功能期与开花时间的关系;(2)植物表型性别动态随开花时间的变化。

1 材料和方法

1.1 研究物种及地点

露蕊乌头属毛茛科乌头属,虫媒传粉的直立草本。两性花,雄性先熟,自交亲合,传粉昆虫主要是采食花蜜的熊蜂类(Lu et al, 2015)。总状花序(3–30朵花),花蓝紫色,开花顺序为顶向式;花序轴有时产生数个侧枝(每个侧枝1–4朵花不等);花期6–8月,单花持续时间5–10天;雄蕊30–90,露出花被之外,心皮6–13,每心皮含多个胚珠;雄蕊开裂结束后,柱头呈现可受性(Zhao et al, 2008);果期7–9月。

本研究在兰州大学高寒草地与湿地生态系统定位研究站内完成。实验站位于甘肃省甘南州合作市(102°53' E, 34°55' N),海拔2,900 m,属大陆性季风气候,年均降水量约550 mm,主要集中在6–9月。年均气温2℃左右,每年的12月到次年2月平均气温–8.9℃,每年的6–8月的平均气温为11.2℃。

1.2 实验方法

将2012年在青藏高原高寒草甸不同海拔的8个种群采集的成熟种子种入花盆内。每个种群种7盆,共计56盆,每盆1–3株。花盆直径30 cm、深16 cm,填充土壤为草甸土,充分混匀、去除土壤内种子和根系。盆栽实验可以控制土壤异质性对植物开花物

候的干扰,而源自不同种群的种子可以使个体间的开花时间表现出较大的变异。我们定义植物第一朵花(即位于花序基部的花)花瓣完全展开时为初次开花时间;雄性期开始的标志为有1个雄蕊开裂,结束的标志为所有花药枯萎;雌性期开始的标志为柱头升起、分叉可接受花粉,结束的标志为柱头表面变黑并伴随子房膨大、花瓣开始凋落。2014年7月,露蕊乌头开始开花,每天观察记录每株植物每朵花的初次开花时间及雌、雄性功能期的时间。共观察了104株。为检验花雌雄功能期在花序内的变异,将其中94株植物(不包含只有1朵花而无基部和顶部之分的10株植物)花序内的最顶部的一朵和最基部的一朵分别定义为基部(low)和顶部(top)。

从功能角度来看,一株植物的性别并不能完全用其花的性别比来描述,因为它不能完全表示雌性和雄性成功交配的机会,一株植物的性别与整个种群内花的性别比有关(Lloyd, 1980)。因此,本文用下列公式量化开花植物个体的表型性别和平均表型性别(Ishii & Harder, 2012)。公式(1)计算第*i*株植物第*t*天的表型性别(*G*值越大表明其表型性别越偏雌)。

$$G_{i,t} = \frac{f_{i,t}}{f_{i,t} + m_{i,t} E_t} \quad (1)$$

其中 $f_{i,t}$ 指第*i*株植物第*t*天处于雌性期的花数目; $m_{i,t}$ 指第*i*株植物第*t*天处于雄性期的花数目; E_t 是当量因子,是指第*t*天种群中雌性期花数目与雄性期花数目的比值,表示平均每个雄性期的花能够利用的、可授粉的雌性花的数量(公式2)(Lloyd, 1980)。

$$E_t = \frac{\sum_i f_{i,t}}{\sum_i m_{i,t}} \quad (2)$$

由此看出,即便花的性别比相同,植株的表型性别也可能不同,因为个体的交配机会取决于种群的性别环境(Ishii & Harder, 2012)。由于同一个体的性别也是随时间变化的,需要根据公式(3)计算植物在整个花期的平均表型性别(Lloyd, 1980)

$$\bar{G}_i = \frac{\sum_i G_{i,t} n_{i,t}}{\sum_i n_{i,t}} \quad (3)$$

这里, $n_{i,t}$ 是指第*i*株植物第*t*天开放的花数目。

1.3 数据分析

花水平及个体水平单花花期、雌雄功能期与初次开花时间的关系用线性回归进行分析。花雌雄功

能期在花序内的变化用单因素方差分析(One-Way ANOVA)检验。植物表型性别、个体平均表型性别与初次开花时间的关系用一般线性模型进行分析。以上统计分析采用SPSS 19.0统计软件完成。

2 结果

2.1 花序内雌雄功能期的变化

花序内随开花时间的推移,雄性期增长($F_{1,186} = 26.379, P < 0.001$),从8.05天增加到了9.44天;雌性期缩短($F_{1,186} = 7.414, P < 0.05$),从3.34天缩短为2.79天左右(图1)。花序内晚开的(顶部的)花有更长的雄性期、更短的雌性期,花期更偏向雄性功能。

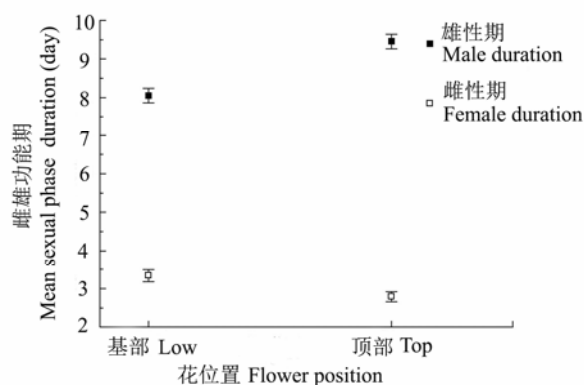


图1 露蕊乌头雌雄功能期(平均值±标准误)与花序内花位置的关系($n = 94$)

Fig. 1 Relationships between flower position and male and female phase duration (mean \pm SE) in *Aconitum gymnanthum* ($n = 94$)

2.2 花及个体间雌雄功能期、单花花期与开花时间的关系

回归分析结果表明,开花时间对植株单花花期、雄性功能期和雌性功能期的影响显著(图2):开花时间越晚,单花花期越长($R^2 = 0.068, P < 0.001$;图2A);雄性功能期也越长,而雌性功能期越短($R^2 = 0.274, P < 0.001$)。较晚开的花雄性功能期相对于雌性功能期更长,在花期的时间上更偏向雄性功能(图2B)。在个体水平上,单花花期持续9.50–13.53天,平均为 11.88 ± 1.35 天。植株的初次开花时间越晚,平均单花花期越长($R^2 = 0.061, P < 0.05$;图3A),雄性功能期也越长,而雌性功能期则缩短($R^2 = 0.286, P < 0.001$)。因此,开花晚的个体,平均雄性功能期相对于雌性功能期更长,在时间上更偏向雄性功能

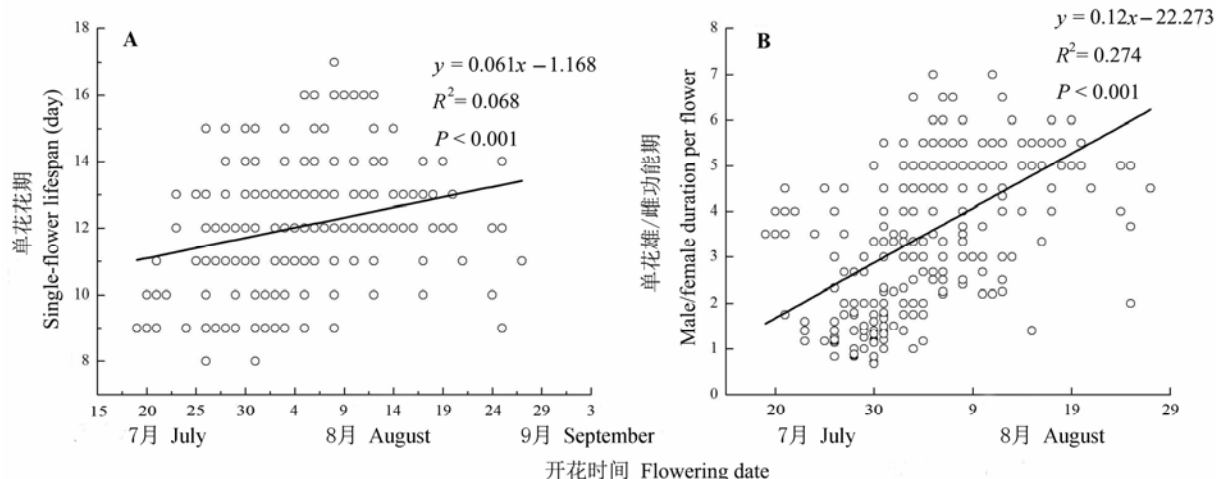


图2 露蕊乌头花水平单花花期(A)和雄性/雌性功能期(B)随开花时间的变化($n = 312$)

Fig. 2 A variation of single-flower lifespan and sexual durations with the flowering date in *Aconitum gymnantrum* ($n = 312$). (A) The effect of the flowering date per flower on single-flower lifespan; (B) The relationship between the flowering date and the male/female duration per flower.

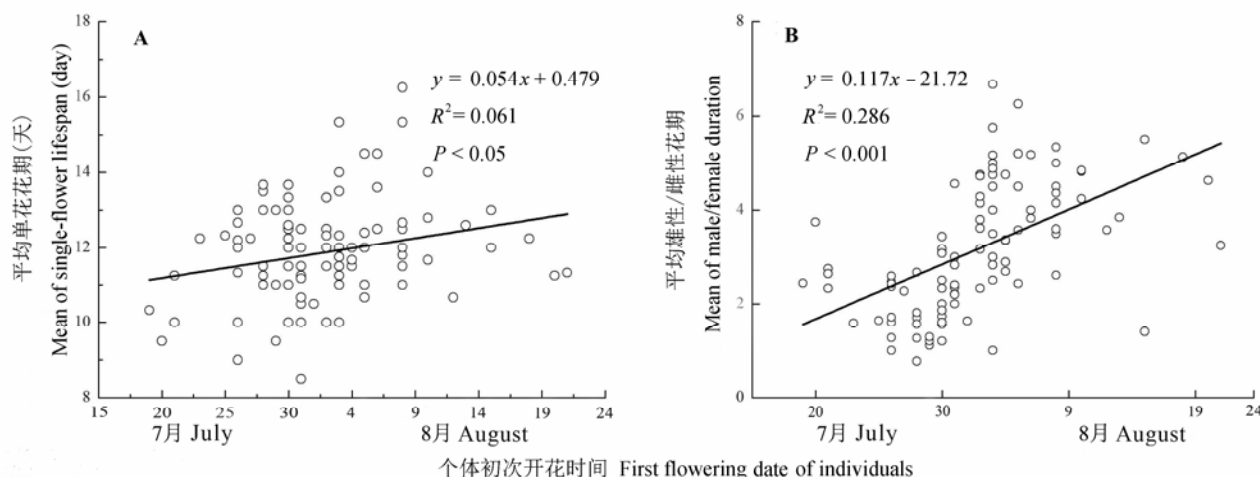


图3 露蕊乌头个体初次开花时间与平均单花花期及平均雄性/雌性功能期(即个体平均雄性期与雌性期的比值)的关系($n = 104$)。 (A)个体初次开花时间对平均单花花期的影响; (B)个体初次开花时间与平均每朵花雄性/雌性功能期的关系。

Fig. 3 The relationship between the first flowering date of individuals and the mean single-flower lifespan, and the mean male/female phase duration in *Aconitum gymnantrum* ($n = 104$). (A) The effect of the first flowering date of individuals on the mean of single-flower lifespan; (B) The relationship between the first flowering date and the mean male/female duration per plant.

(图3B)。

2.3 植物性别动态与开花物候

露蕊乌头种群从7月19日开始开花, 早期开放的花都是雄性期花, 雄性期花开放高峰时雌性期花也达到了开花高峰; 而在开花季晚期, 种群内以雌性功能期的花为主(图4A)。由于露蕊乌头的雄性先熟模式, 致使种群花的性别比在开花季早期是雄性功能期花多于雌性功能期花, 因而开花早期种群的表型性别是偏雄的(图4B)。但是, 开花早的个体(如

图4B中的植株1)开花时, 由于种群内花的性别比是偏雄的, 因此它们的表型性别是偏雌的; 相对地, 开花晚的个体(如图4B中的植株99)开始产生雄性期花时, 种群中的大部分花在雌性功能期, 所以植株99开始的表型性别是偏雄的, 然后再转向偏雌。由于不同个体在初次开花时, 种群相应的性别环境是不同的, 因此这两个个体的表型性别也呈现了不同的动态变化(图4B)。由于种群内花性别从偏雄到偏雌在时间上的变化, 花的性别比相同的个体如果有

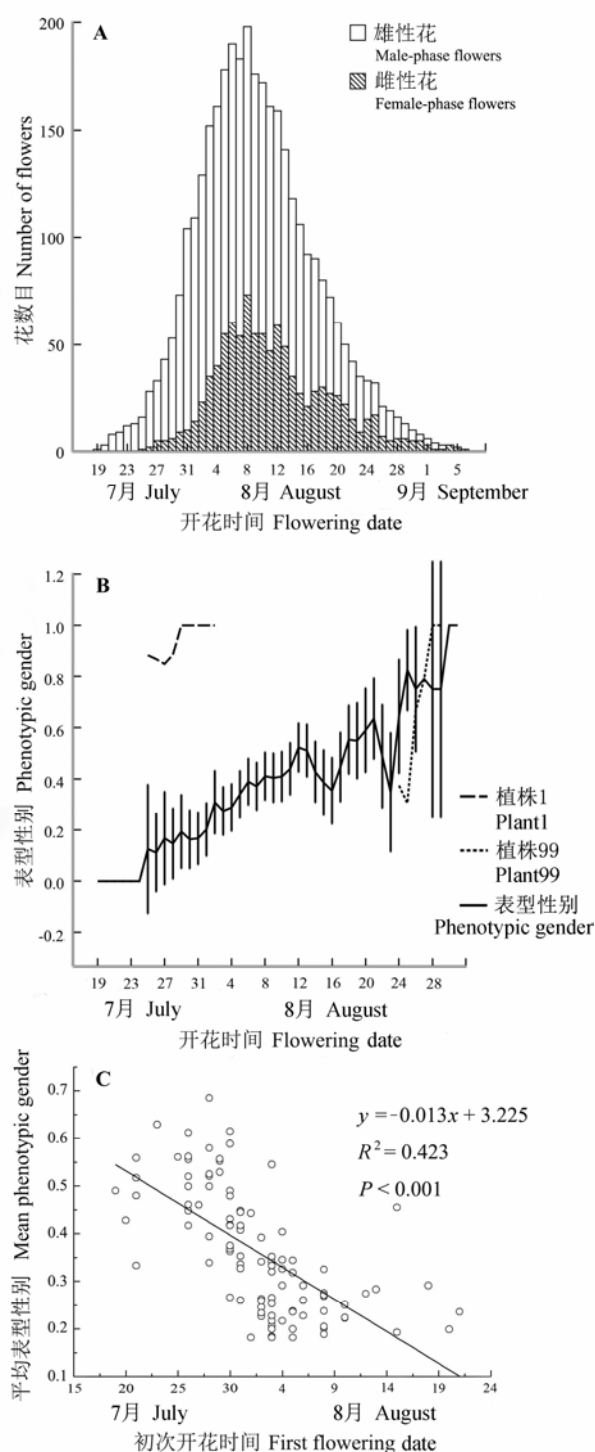


图4 植株的开花动态。(A)雌雄功能期的花数目随开花时间的变化;(B)种群的表型性别(平均值±标准误)和植株1(长虚线)、植株99(短虚线)分别随开花时间的变化;(C)个体水平初次开花时间(FFD)与平均表型性别之间的关系。

Fig. 4 Flowering dynamics for *Aconitum gymnanthum* plants. (A) The variation of flower numbers of male and female phase duration with the flowering date; (B) The change in phenotypic gender (mean±SE) in population, plant 1 (long dashed line) and plant 99 (short dashed line) with flowering date; (C) The relationship between first flowering date and mean phenotypic gender.

不同的开花时间,其在种群中拥有的交配机会也会不同。开花早期,种群中雄性期花占优势,早开花个体的平均性别应该偏雌,而种群开花末期雌性花占多数,晚开花的个体平均性别则偏雄。因此植株的平均表型性别和初次开花时间之间呈显著负相关($R^2 = 0.423$, $P < 0.001$, 图4C)。

3 讨论

雄性先熟的露蕊乌头的开花时间显著影响花的雌雄功能期(时间性分配)和个体表型性别。花序内较晚开放的花的雄性期增加,而雌性期缩短,即时间性分配偏雄。随着开花时间的推移,种群内花的性别比由偏雄转向偏雌,晚开的花或晚开花的个体有一个相对更长的雄性期和相对更短的雌性期,在花的时间分配上更偏向雄性功能。在露蕊乌头种群的开花早期,大部分个体只有雄性期的花(花性比偏雄),种群的表型性别偏雄;但是,从开花时间的变化(早期到晚期),交配环境发生变化,花性比从偏雄转向偏雌,个体的平均表型性别由偏雌转向偏雄,结果与交配环境假说一致(Brunet & Charlesworth, 1995; Brookes & Jesson, 2010)。

露蕊乌头花序内从早开的花(基部)到晚开的花(顶部),分配在雄性期的时间相对雌性期更多:随开花时间的推移,雄性期平均增加了1.39天,雌性期平均减少了0.55天,表现出偏雄的性别分配。Ishii和Harder (2012)同样发现雄性先熟的翠雀属植物 *Delphinium glaucum* 花序内随花位置的升高(较晚的花),雄性期增加而雌性期缩短,表现出偏雄的分配。

而相对较多的研究探讨了雌雄异熟植物花序内花对雌雄功能的资源分配上的变异。如对金光花 (*Nartheciss asiaticum*) 的研究发现随着花序的顶向式开花,顶部花表现出偏雄的性分配,因此顶部晚开的花的雌性适合度会降低(Ishii & Sakai, 2002)。同样,对东北延胡索 (*Corydalis ambigua*) 的研究发现,花序基部的花对雌蕊的投入更大,而顶部的花表现出偏雄的表型性别(Kodu et al, 2001)。Huang等(2004)比较了雌性先熟的华北耬斗菜 (*Aquilegia yabeana*) 和雄性先熟的蓝花耬斗菜 (*Aqu. caerulea*) 花序内花的性分配,结果发现雄性先熟物种花序内随开花时间从早到晚的变化:胚珠数减少、花粉数量不变,花序内早开的花比晚开的花对雌性功能有更

多投入;相反,雌性先熟物种花序内随开花时间推移,花粉数减少、胚珠数不变,早开的花表现出偏雄的性分配。以上结果支持了交配环境假说。

雄性先熟植物个体间的交配环境同样随着开花时间发生显著的变化,影响植物对两性功能的资源分配(Pellmyr, 1987; Brunet & Charlesworth, 1995)。雄性先熟的露蕊乌头种群开花早期,种群内花的性比偏雄,而在末期处于雌性期的花更多,种群平均性别(即交配环境)由雄性向雌性变化。因此,开花早期交配机会(有效的柱头)的缺乏使得花的雄性期变短、雌性期更长,有助于减少花粉损失、提高柱头的花粉接受机会,因而早开花个体更注重雌性功能;而花末期种群内花粉的不足使花的雄性期延长、雌性期缩短,有助于增加花粉扩散、提高向柱头授粉的机会,故晚开花个体更偏向雄性功能。在整个花期,露蕊乌头种群内个体的平均表型性别由雌性向雄性转变。对其他雌雄异熟植物的研究也发现了相似的结果(Brookes & Jesson, 2010; Ishii & Harder, 2012)。例如, Ishii和Harder (2012)对雄性先熟的六出花(*Delphinium glaucum*)的研究发现,早开花个体的表型性别偏雌,在资源和时间上更偏向雌性功能的分配。对雄性先熟的*Lobelia sessiliflora*的研究表明,随开花时间的推移,花粉数和胚珠数的比值变大,平均每朵花的雄性期/雌性期增加,晚开的花比早开的花对雄性功能有更多的资源分配,从而导致偏雄的性别(Hiraga & Sakai, 2007)。但是,对雄性先熟的六出花(*Alstroemeria aurea*)的研究发现,虽然种群内花的性比随开花时间发生由雄向雌的变化,但是性分配(对花粉和胚珠的分配及雌雄功能期的分配)并没有发生相应的改变(Aizen, 2001)。另外,雌雄异熟植物的雌、雄功能期与传粉活动密切相关,访花昆虫的数量影响花粉输出和柱头受粉,进而使单花花期和雌性期的长短产生差异(Arroyo et al, 1985),可见昆虫传粉能缩短花两性功能的持续时间(Evanhoe & Galloway, 2002; Zhang et al, 2011)。露蕊乌头晚开的花或开花较晚的个体有更长的单花花期,更长的花寿命,特别是种群开花末期雄性期的延长可能与高山地区的传粉者访花频率较低有关,能够弥补传粉者限制引起的繁殖力降低(Bingham & Orthner, 1988; Blionis et al, 2001)。

影响植物雌雄功能期的因素有很多,除本文探讨的开花时间外,非生物因素如温度也会影响雌雄

功能期的长短。对*Pseudowintera colorata*的研究中发现环境温度与雌性期长度呈现负相关关系(Wells & Lloyd, 1991)。而生物因素如访花昆虫也会对雌雄功能期的长短造成影响。今后工作应该综合考虑开花物候、气候和传粉情况,进一步区分各种因素的作用,更全面地分析雌雄异熟雌雄功能期和表型性别的变化模式及其适合度意义。

致谢:感谢兰州大学的李晓晖、丁天凤在野外植物特征测定过程中给予的帮助。

参考文献

- Aizen MA (2001) Flower sex ratio, pollinator abundance, and the seasonal pollination dynamics of a protandrous plant. *Ecology*, 82, 127–144.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Primack R (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution*, 149, 187–203.
- Austen EJ, Weis AE (2014) Temporal variation in phenotypic gender and expected functional gender within and among individuals in an annual plant. *Annals of Botany*, 114, 167–177.
- Austen EJ, Forrest JRK, Weis AE (2015) Within-plant variation in reproductive investment: consequences for selection on flowering time. *Journal of Evolutionary Biology*, 28, 65–79.
- Bingham RA, Orthner AR (1988) Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391, 238–239.
- Blionis GJ, Halley JM, Vokou D (2001) Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olynipos, Greece. *Ecography*, 24, 696–706.
- Brookes RH, Jesson LK (2010) Do pollen and ovule number match the mating environment? An examination of temporal change in a population of *Stylidium armeria*. *International Journal of Plant Sciences*, 171, 818–827.
- Brunet RH, Charlesworth D (1995) Floral sex allocation in sequentially blooming plant. *Evolution*, 49, 70–79.
- Brunet J (1996) Male reproductive success and variation in fruit and seed set in *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae). *Ecology*, 77, 2458–2471.
- Diggle PK (1995) Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 531–552.
- Evanhoe L, Galloway LF (2002) Floral longevity in *Campanula americana* (Campanulaceae): a comparison of morphological and functional gender phases. *American Journal of Botany*, 89, 587–591.
- Herrera CM (2009) Multiplicity in Unity: Plant Subindividual Variation and Interactions With Animals. University of

- Chicago Press, Chicago.
- Hiraga T, Sakai S (2007) The effects of inflorescence size and flower position on biomass and temporal sex allocation in *Lobelia sessiliflora*. *Plant Ecology*, 188, 205–214.
- Huang SQ, Tang LL, Yu Q, Guo YH (2004) Temporal floral sex allocation in protogynous *Aquilegia yabeana* contrasts with protandrous species: support for the mating environment hypothesis. *Evolution*, 58, 1131–1134.
- Ishii HS, Harder LD (2012) Phenological associations of within- and among-plant variation in gender with floral morphology and integration in protandrous *Delphinium glaucum*. *Journal of Evolutionary Biology*, 100, 1029–1038.
- Ishii HS, Sakai S (2002) Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 89, 441–446.
- 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? *Journal of Ecology*, 89, 48–56.
- Lloyd DG (1980) Sexual strategies in plants. III. A quantitative method for describing the gender of plants. *New Zealand Journal of Botany*, 18, 103–108.
- Lu NN, Li XH, Li L, Zhao ZG (2015) Variation of nectar production in relation to plant characteristics in protandrous *Aconitum gymnandrum*. *Journal of Plant Ecology*, 8, 122–129.
- Pellmyr O (1987) Multiple sex expressions in *Cimicifuga simplex*: dichogamy destabilizes hermaphroditism. *Biological Journal of the Linnean Society*, 31, 161–174.
- Vogler DW, Peretz S, Stephenson AG (1999) Floral plasticity in an iteroparous plant: the interactive effects of genotype, environment, and ontogeny in *Campanula rapunculoides* (Campanulaceae). *American Journal of Botany*, 86, 482–494.
- Wells MS, Lloyd DG (1991) Dichogamy, gender variation and bet-hedging in *Pseudowintera colorate*. *Evolutionary Ecology*, 5, 310–326.
- Zhang YW, Zhao JM, Wang Y (2011) The dynamics of pollen removal and deposition, and its effects on sexual phases in a protandrous plant: *Glechoma longituba*. *Nordic Journal of Botany*, 29, 105–111.
- Zhao ZG, Meng JL, Fan BL, Du GZ (2008) Reproductive patterns within racemes in protandrous *Aconitum gymnandrum* (Ranunculaceae): potential mechanism and among-family variation. *Plant Systematics and Evolution*, 273, 247–256.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 时意专)