

文章编号: 1001-1498(2009)03-0373-06

滇丁香的繁育系统研究

马宏¹, 王雁², 李正红^{1*}, 万友名¹, 刘秀贤¹, 梁宁¹

(1. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 云南 昆明 650224; 2. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

摘要:从花部形态、花粉活力、柱头可授性、花粉与胚珠比、杂交指数、套袋实验、传粉观察等方面,对花柱二型植物滇丁香的繁育系统进行了研究。结果表明:针型花植株的单株花序数明显较多,而花冠管和柱头裂片长却明显较短;散粉 8 h 后,滇丁香的花粉活力达到最高值 70% 左右,从花药始散粉期至末花期其柱头均具过氧化物酶活性;针型花和线型花的花粉与胚珠比分别为 $1\ 641.7 \pm 365.84$ 和 947.3 ± 194.84 , 杂交指数均为 3。结合套袋实验和传粉观察结果认为:在自然条件下,滇丁香为虫媒花植物,其中针型花和线型花所接受的亲和性花粉分别为异株同型花和异型花提供。滇丁香不仅是形态意义而且是功能意义上的花柱二型植物。

关键词:滇丁香;花柱二型;针型花;线型花;繁育系统

中图分类号: Q945.5 S722.3 **文献标识码:** A

A Study on the Breeding System of *Luculia pinciana*

MA Hong¹, WANG Yan², LI Zheng-hong¹, WAN You-ming¹, LIU Xiu-xian¹, LIANG Ning¹

(1. Research Institute of Resource Insect, CAF, Kunming 650224, Yunnan, China;

2. Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China)

Abstract: Breeding system is theoretically considered as a principal factor which has the most apparent effects on plant evolution and population genetic structure. This paper presents the floral traits, pollen viability, stigma receptivity, pollen-ovule ratio, out-crossing index, fruit sets under a serious pollination treatments, and pollinating observation of *Luculia pinciana*. The result showed that the number of inflorescence per pin plant was significantly higher, while the corolla tube and the stigma lobe of the pin flower were significantly shorter in length. The pollen viability of *L. pinciana* peaked around 70% after the anther losing pollen for 8 h, and its stigma had peroxidase activity from the early phase of the anther losing pollen until the end of flowering. The pollen-ovule ratio of pin flower and thrum flower was $1\ 641.7 \pm 365.84$ and 947.3 ± 194.84 respectively and both of their out-crossing index was 3. Combining with the result of emasculation, bagging, artificial pollination and pollinating observation, it was concluded that *L. pinciana* should be anthophilous flower plant under natural condition. The compatible pollen of pin flower and thrum flower was respectively provided by the same type flower of different plant and the pin flower. The distyly of *L. pinciana* born not only morphological but also functional sense.

Key words: *Luculia pinciana*; distyly; pin flower; thrum flower; breeding system; ornamental plant

滇丁香 (*Luculia pinciana* Hook.) 隶属茜草科 (Rubiaceae) 滇丁香属 (*Luculia*), 为常绿灌木或乔木, 分布于亚洲东南部, 其中云南省是滇丁香的主要

分布区之一, 也是滇丁香属植物种类最为丰富的地区^[1]。滇丁香属所有种类均为典型的花柱二型植物, 即同种植物既有具长花柱的针型花植株 (花柱

收稿日期: 2009-01-03

基金项目: 科技部基础条件平台项目“花卉种质资源标准化整理、整合及共享试点 (2005DKAZ1003-6)”

作者简介: 马宏 (1979—), 男, 山东威海人, 博士, 主要从事野生花卉植物资源的保护与利用研究。

* 通讯作者。

长,柱头伸出花冠管,花药生于花冠管口略低的位置),也有具短花柱的线型花植株(花柱短,柱头藏于花冠管内,花药位于花冠管口略高的位置)。该特征被认为是受遗传控制的花部多态现象,为花柱异型现象(包括花柱二型和花柱三型)的一种,不同花型的柱头和花药存在垂直高度上的相互对应关系^[2-3]。花柱异型现象一直备受植物学家关注,迄今已在 28 科植物中有过报道^[4],其中对报春花科、紫草科等的研究居多^[5-9]。

有关滇丁香属的基础研究相对匮乏。国内多是对其观赏价值、化学成分及组织培养方面的报道^[10-19],而国外仅见 Murray^[20]对来源不详、种植于新西兰的馥郁滇丁香(*L. grattissima* (Wall.) Sweet)花部形态和花粉管萌发特性进行过研究。因此,本文选取分布较广泛的滇丁香作为实验材料,首次对其繁育系统包括花部形态、花粉活力及柱头可授性、花粉胚珠、杂交指数及传粉特征等进行研究,不仅为探讨滇丁香属的花柱二型现象积累资料,更为今后开发利用这一珍贵的野生花卉资源提供理论依据和实践指导。

1 研究地点及其自然概况

研究样地位于云南省文山州西畴县法斗乡与董马镇交界处(104°55'E, 23°25'N; A: 1360 m)石灰岩山腰上,为典型的喀斯特地貌。样地群落结构中无乔木层,灌木层以滇丁香占绝对优势。气候类型属亚热带低纬季风气候区,干湿季节分明,立体气候明显,年均气温 15.9℃,年均无霜期 340~362 d,年均降水量 1294 mm,年日照时数 1500~1600 h,年均相对湿度为 82%。土壤类型为偏酸性棕壤,土层厚度较薄,一般不超过 20 cm。

2 研究内容及方法

2.1 花部形态特征的观测

随机选取针型花和线型花不同植株正开放的花序各 30 个,测量花序直径、单花直径、花被片及雄蕊长宽、花冠管及柱头裂片长等花部形态指标;其中花被片及花药长宽、柱头裂片长用游标卡尺测量。注意观察上述性状的变异幅度,尤其是萼管、总花梗毛被的有无、疏密及其是否稳定;花冠裂片内面附属物的有无及该性状的稳定性。

2.2 花粉活力检测

用 TTC (2, 3, 5-triphenyl tetrazolium chloride)法

测定花粉的活力和寿命^[21]。具体方法是:将开花后不同时间的花粉撒在载玻片上,滴加含 0.5% TTC 的蔗糖溶液,迅速盖上盖片,置入垫有湿滤纸的培养皿中,放在 25℃ 黑暗条件下培养 2 h 左右。显微镜下观测 5 个视野中红色花粉所占的比例。

2.3 柱头可授性检测

用联苯胺—过氧化氢法^[21]测定柱头可授性。具体方法是:取不同时期的花朵,将其柱头浸入凹面载玻片中含有联苯胺—过氧化氢反应液(1%联苯胺 3%过氧化氢 水=4:11:22)的凹陷处。若柱头具可授性,则柱头周围的反应液呈现蓝色并且有气泡出现。

2.4 花粉量与胚珠比(P/O)的估算

随机取花药尚未开裂的花固定于 FAA 中,取单花的全部花药挤碎于含有 0.5% 亚甲蓝染液的乙醇溶液中,定容至 1 mL。摇匀后用移液器取 1 μ L 悬浮液在显微镜下统计花粉量,重复 5 次,最后得出单花花粉总量。在解剖镜下记录胚珠数。每朵花的 P/O 比用该花的花粉总量除以胚珠数得到。依据 Cruden^[22]的标准: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,为兼性自交;P/O 为 244.7~2588.0 时,为兼性异交;P/O 为 2108.0~195525.0 时,为专性异交,亦即,P/O 值的降低意味着近交程度的升高,而 P/O 值的升高伴随着远交程度的上升。

2.5 杂交指数的估算(out-crossing index, OCI)

按照 Dafni^[21]的标准进行花序直径、花朵大小及开花行为的测量及繁育系统的评判。具体方法是:(1)花朵或花序直径 <1 mm 记为 0;1~2 mm 记为 1;2~6 mm 记为 2;>6 mm 记为 3。(2)花药开裂时间与柱头可授期之间的时间间隔,同时雌蕊先熟记为 0;雄蕊先熟记为 1。(3)柱头与花药的空间位置,同一高度记为 0;空间分离记为 1,三者之和即为 OCI 值。评判标准为,OCI=0 时,繁育系统为闭花受精;OCI=1 时,为专性自交;OCI=2 时,为兼性自交;OCI=3 时,为自交亲和,有时需要传粉者;OCI=4 时,为部分自交亲和,异交,需要传粉者。

2.6 套袋实验

依 Dafni^[21]描述的方法进行下述处理:对照:不套袋,不去雄自由传粉,用于检测自然条件下的传粉情况;开花前套硫酸纸袋,不去雄,检测是否存在自交;同株异花授粉,去雄,套硫酸纸袋,同株异花之间人工授粉,检测是否存在同株异花式自交

及是否亲和; 异株异花授粉,套硫酸纸袋、去雄,用不同植株相同类型花的花粉进行人工授粉,检测杂交是否亲和; 自然条件下的异花传粉,不套袋、去雄,自由传粉,与前面四项的结果比较,检测座果状况是否受采粉者限制以及各种授粉方式所占的比例; 去雄,套网袋,检测风媒传粉的效果; 去雄,套硫酸纸袋,检测是否有无融合生殖; 针型花和线型花间的人工授粉,套硫酸纸袋,检测两种类型植株间杂交是否亲和。两种类型植株每组实验各处理和标记单花 20 朵,共计 320 朵。

2.7 传粉观察

在样地内选取植株较为集中,20 m ×20 m 的样方,于盛花期连续一周每天 08:00—18:00 对样方内两种类型植株的虫媒传粉过程进行观察。样方内针型花和线型花植株的比例大致相同。记录访花昆虫的种类、频率、时间和行为等。

上述实验数据用 SPSS13.0 进行分析。

3 结果与分析

3.1 花部形态特征

滇丁香花期较长,单花期在 15 d 左右,有的达 1 月之久。同株同一花序的不同单花、不同花序及居群内不同植株的花期可从 3 月初直至 12 月底。同株的花期和果期往往重叠,即座果的同时,又不断有新花序形成和开放。同一植株仅包括一种类型的花朵。针型花和线型花植株花期基本一致,具体的花各部大小见表 1。其中针型花植株的单株花序数明

显较多,而花冠管和柱头裂片长却明显较短,其余各花部大小则差异不显著。所有植株的萼管均无毛或具不明显的秕糠状疏毛,总花梗无毛,花冠裂片内部均有片状附属物。

表 1 滇丁香针型花和线型花植株花部指标参数

指标	针型花	线型花	F 值	Sig 值
单株花序数 / 个	35.20 ±26.27	22.70 ±11.06	133.285	0.00**
花序直径 / cm	18.20 ±2.93	18.70 ±2.90	0.159	0.695
单花直径 / cm	4.70 ±0.51	4.90 ±0.40	0.863	0.365
萼片长 / cm	1.69 ±0.33	1.50 ±0.16	2.957	0.103
萼片宽 / cm	0.36 ±0.09	0.34 ±0.06	0.367	0.552
花冠管长 / cm	5.30 ±0.21	6.10 ±0.29	57.681	0.00**
花药长 / cm	0.54 ±0.04	0.56 ±0.03	11.319	0.266
花药宽 / cm	0.15 ±0.03	0.16 ±0.02	3.497	0.078
柱头裂片长 / cm	0.64 ±0.08	1.21 ±0.09	222.171	0.00**

注:水平为 95%,Sig 值大于 0.05 差异不显著,小于 0.05 差异显著(*),小于 0.01 差异极显著(**)。

3.2 花粉活力及柱头可授性检测结果

滇丁香的花粉活力及柱头可授性检测结果见表 2,其花药的始散粉期在花开放前几小时不等,散粉 8 h 后,针型花和线型花的花粉活力均达到了最高值 70% 左右。24 h 后,花粉活力有不同程度的下降,其中线型花幅度较大。从花药始散粉期(花未打开)直至末花期滇丁香柱头均有过氧化物酶活性。针型花的柱头裂片形态从刚开放的略张直至向下卷曲,颜色也由黄绿色逐渐变成褐黄色。线型花的柱头由于内藏于花冠管内,其裂片基本保持微张状态,颜色则由黄绿色逐渐变为褐色。

表 2 滇丁香针型花和线型花植株花粉活力、柱头可授性及形态特征

散粉后时间 / h	花粉活力 / %		柱头可授性		柱头裂片形态特征	
	针型花	线型花	针型花	线型花	针型花	线型花
1	42.57 ±6.10	50.04 ±6.09	+	+	微张,黄绿色	闭合,黄绿色
4	51.55 ±7.01	53.74 ±6.09	++	++	张开,黄绿色	微张,黄绿色
8	69.36 ±4.58	71.81 ±6.13	++	++	水平,浅黄色	微张,黄绿色
24	62.57 ±5.29	53.70 ±3.88	+	++	略反卷,黄色	微张,浅黄色
48	50.42 ±7.26	36.29 ±4.00	+	++	反卷,黄色	微张,褐黄色
72	23.26 ±3.80	20.07 ±3.22	+/-	++	反卷,黄色	微张,褐黄色
96	14.91 ±2.15	9.87 ±1.57	+/-	+	反卷,褐黄色	微张,褐色

注: + 示柱头具可授性; ++ 示柱头可授性强; +/- 示部分柱头具可授性或可授性较弱。

3.3 花粉量与胚珠比 (P/O)、杂交指数结果

滇丁香针型花和线型花的 P/O 比分别为 1 641.7 ±365.84 和 947.3 ±194.84, 不同类型的花之间差异极显著 (F = 28.085)。这主要是由于针型花植株的花粉较小而数量较多所致。依据 Cruden^[22] 的标准,二者均为兼性异交植物。

两种类型植株的单花直径介于 4~5 cm,花药开裂

与柱头可授期之间无间隔,柱头与花药不在同一高度。按照 Dafni^[21] 的标准,滇丁香的 OCI=3,即自交亲和,有时需要传粉者,这与 P/O 比检测的结果相一致。

3.4 套袋实验结果

自然条件下,滇丁香针型花植株的结实率较线型花高,但二者自交均不亲和。前者同株异花授粉的亲和性较高,而后者仅座果 1 个,且果实发育不

良,不含可育种子。二者在人工异株同型花授粉方面的结实率相近,但前者在自然条件下异花授粉的结实率为后者的近二倍。开花前去雄、套网袋处理的结果均为 0,说明对滇丁香来说,风力不是有效的传粉媒介。开花前去雄、套硫酸纸袋处理的结果亦为 0,说明滇丁香不存在无融合生殖现象。针型花

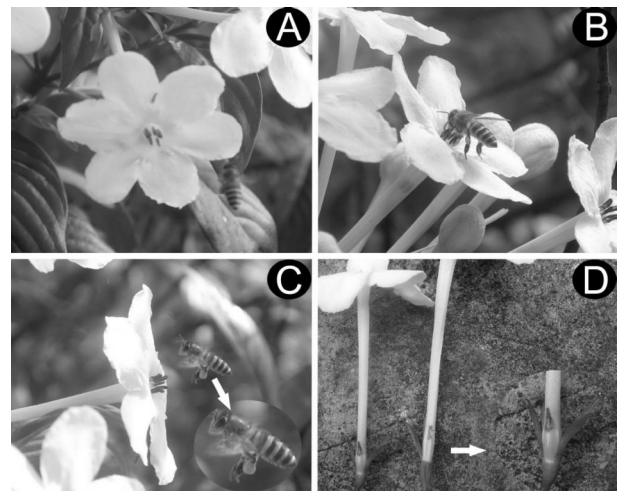
和线型花植株在人工异型花授粉的结实率均较高,分别与人工同株异花和人工异株同型花授粉的结实率相近(表 3)。上述结果表明:滇丁香针型花植株仅同株异花式自交亲和,而线型花植物自交不亲和,两者在自然条件下均需要传粉者,这也与前面的研究结论基本一致。

表 3 滇丁香套袋实验结果

处理方法	统计花数 / 个		结果数 / 个		结实率 / %	
	针型花	线型花	针型花	线型花	针型花	线型花
自然条件下对照	29	28	16	11	55	39
开花前套纸袋	21	27	0	0	0	0
人工同株异花授粉	28	25	18	1	64	4
人工异株同型花授粉	26	28	12	13	46	46
开花前去雄,不套袋	30	29	12	6	40	21
开花前去雄,套网袋	30	30	0	0	0	0
开花前去雄,套硫酸纸袋	22	23	0	1	0	0
人工异型花授粉	27	26	17	11	63	42

3.5 传粉观察结果

在盛花期内连续观察发现,滇丁香的访花昆虫包括蜜蜂属 (*Apis*) 的小蜜蜂 (*A. florea* Fabricius) 以及胡蜂属 (*Vespa*)、熊蜂属 (*Bombus*)、蓟马属 (*Thrips*)、鳞翅目的蝶类和双翅目的蝇类各 1 种(表 4)。虽然熊蜂属昆虫访花频率相对较高、活动范围大,但其访花时主要通过强有力的口器直接刺穿花冠管基部以吸食其中的花蜜(图 1:D),而足上黏附的花粉块则是访问其它种类植物所致,因而不但没有起到传粉作用,反而破坏了花部结构;胡蜂属、蝇类和蝶类昆虫仅偶尔或极少访花且没有携带花粉;偶尔有蓟马属昆虫访花且足上携带少量花粉,但其仅限于啃食花粉,常停于花冠上,很少在花间飞行,不符合有效传粉昆虫的特点;小蜜蜂的访花频率最高,访花时,两对胸足钩住花药,一对后足搭在花冠上维持平衡,用口器取食花粉,其足上携带有明显的花粉块(图 1:A - C)。小蜜蜂大多数时间访问的是线型花,访花时间一般介于 1~2 s,最长 10.09 s,最短 0.18 s;平均每天仅有 10 余次访问针型花外露的柱头且时间为 1 s 左右。访问线型花的频率在 1 d 中呈现出“双峰”曲线式变化(图 2),峰值分别出现在 9:00—10:00 和 16:00—17:00,中午 12:00—14:00 及下午 6:00 以后小蜜蜂则极少出现。



A: 飞向线型花; B: 取食线型花花粉; C: 飞离线型花; D: 被刺穿的花冠管
图 1 小蜜蜂访问线型花的过程及被熊蜂属昆虫破坏的花冠管基部

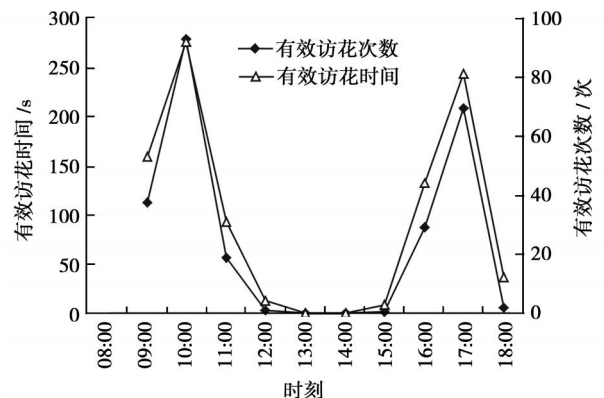


图 2 小蜜蜂访问线型花的平均次数和时间

表 4 访花昆虫平均每天的访花频率和携带花粉情况

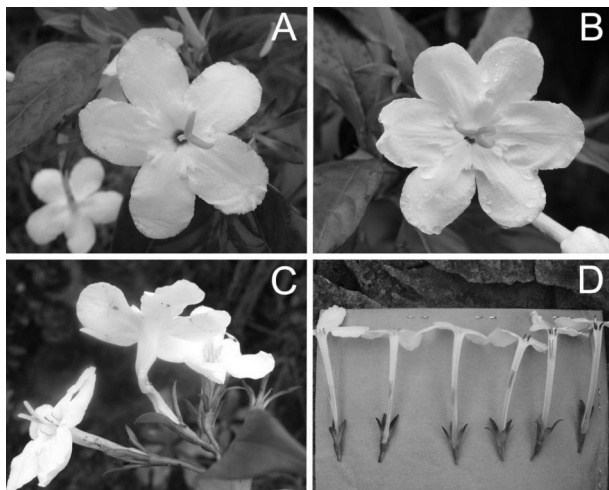
	小蜜蜂	胡蜂属	熊蜂属	蓟马属	蝶类	蝇类
访花频率 / (次 · d ⁻¹)	237.6	9.7	27.1	2.5	0.3	2.2
携带花粉	明显存在	没有	明显存在	存在	没有	没有

4 讨论

4.1 花部特征的分类学意义

花柱异型现象在中等进化程度、具管状花的植物中较为常见^[23]。滇丁香针型花的柱头明显伸出花冠,花药位于花冠管口略低的位置。线型花的柱头则内藏于花冠管内,花药伸出花冠比花冠管口略高。较一般报春属、软紫草属等植物^[3, 5, 8, 23],滇丁香的花柱异长更为典型,为研究该现象的极佳材料。

滇丁香属滇丁香和中型滇丁香 (*L. intermedia* Hutchins.) 的主要区别在于花冠裂片间附属物的形态不同,前者为片状,而后者为活瓣状突起,后因滇丁香花冠裂片间亦具有活瓣状突起而将二者合并为 1 个种^[1]。作者在对云南部分滇丁香资源调查的过程中发现,滇东南(红河、文山州)分布的滇丁香其附属物均为片状且花瓣较薄,而滇西北(大理、怒江州)分布的滇丁香其附属物均为活瓣状突起且花瓣较厚。因而,将中型滇丁香归并于滇丁香是否合理,有待进一步研究。Murray^[20]认为本属馥郁滇丁香线型花的花冠明显较大,而作者对滇丁香的研究结果则表明:2 种花型间的单花直径无明显区别,但针型花植株的花序数明显比线型花多,花冠管和柱头裂片长却明显较短。此外,针型花的柱头裂片数一般为 2,但极个别具 3 个裂片(图 3: A - B)。线型花的柱头一般藏于花冠管内,但有时由于蚜虫等对花冠管的叮咬使其扭曲变短,从而柱头伸出花冠管外(图 3: C)。不同线型花花柱的长度显著不同,从不及花冠管长度的一半到几乎等长都有(图 3: D)。



A: 正常的针型花柱头; B: 3 裂的针型花柱头;
C: 变态的线型花; D: 线型花不同长度的花柱

图 3 滇丁香的不同的花部形态

4.2 不同类型植株的繁育系统特点

根据 P/O 比、杂交指数的检测结果,滇丁香为自交亲和,但有时需要传粉者的兼性异交植物。套袋实验结果说明:针型花植株同株异花及异株同型花间授粉均亲和;线型花自花、同株异花间均不亲和,但异株同型花间亲和。这与馥郁滇丁香所有同型花间授粉均不亲和的研究结果不同^[20]。Bawa 等^[24]研究了 10 种哥斯达黎加产茜草科植物,其中 9 种表现出同型花粉不亲和性,而另外 1 种则与滇丁香的特点相似。

结合进一步的传粉实验结果,作者认为在自然条件下,滇丁香为虫媒花植物,其中线型花所接受的亲和性花粉为异株同型花提供,并借助小蜜蜂传播,原因有三:线型花自花及同株异花式自交均不亲和;

风力不是有效的传粉媒介;昆虫极少访问针型花的花药。当小蜜蜂采访线型花时,其携带的异株同型花花粉通过重力作用散落到其柱头上,从而完成传粉过程;而针型花的亲和性花粉来源为线型花,传粉媒介同样为小蜜蜂,因为其柱头的垂直高度明显高于花药且小蜜蜂不取食针型花的花药。尽管小蜜蜂平均每天仅有 10 余次访问针型花,但已完成了有效的传粉过程,因为其携带的大量线型花花粉必定黏附在针型花湿润的柱头上。由于针型花的柱头不含报酬物,花药则位于花冠管内,因此,其吸引昆虫传粉的方式为“欺骗式”。根据以上滇丁香的传粉生物学特点,套袋实验中开花前去雄不套袋处理的结实率应与自然条件下的相同,而实际上却较低。这是由于滇丁香的花药成熟较早,该处理就必须选择较幼嫩的花蕾。当用镊子撕开花瓣去雄后,柱头过早的暴露在外界而导致其受伤,从而使结实率下降。

针型花的柱头明显高于花药且伸出花冠管外,该空间分布式样可有效避免自花授粉。其花药连同花柱紧密的排列于狭窄的花冠管中,花粉难以散出,以使针型花所接受的花粉不仅为异株而且是异型花提供,从而维持种群较高的遗传多样性;虽然线型花的柱头位于花药下方,但其自交不亲和,亦保证其亲和性花粉为异株所提供。因此,作者认为滇丁香不仅是形态意义上而且是功能意义上的花柱二型植物。陈明林^[5]发现花柱二型植物安徽羽叶报春存在一种有趣的传粉模式,即如果长柱花的花冠脱落,黏附在花冠筒下部带有花粉的花药会摩擦柱头,使花部分受精,但可能具有自交滞后的特点。然而,作者对滇丁香的研究并没有发现这一现象。

在研究样地内,滇丁香针型花植株的结实率较

高,这与对紫草科、苧菜科植物的研究结果一致^[18, 25-27];但花柱二型植物的结实率在很大程度上取决于传粉效率和两种表型的相对比例^[31]。作者研究的样地内,2种类型的植株比例大致相同,对于其它生境类型及种群结构的滇丁香植物,其结实率差异情况有待今后的研究。

4.3 滇丁香的开发潜力及应用前景

滇丁香株型优美,四季苍翠,伞房状的聚伞花序簇生枝顶,花期较长,花型较大且芬芳怡人。适合植于疏林下、草坪边、水边、花坛中,可列植为花篱,株型较小的还可作为盆花,具有极高的观赏价值和广阔的应用前景;然而,野生滇丁香多生于湿度较高、排水性好的路边坡地或水流旁,对生境的要求较为苛刻,使得这一珍贵的野生花卉资源没有得到应有的重视和开发利用。目前少量栽培于昆明的滇丁香多直接引种自滇东南,成年植株的抗寒性较差,低于 0 的冷害会使其叶色变成棕红色,引起过早落叶,严重时会导致死亡。此外,尽管滇丁香花期可长达十个月之久,但恰不包含春节前后这一销花旺期。至今,未见国内外对滇丁香属植物有关培育方面的报道,更没有新品种的问世。若能通过对不同地理种源甚至属内不同种间的杂交以提高抗性,运用花期调控技术及相应的栽培管理手段,相信今后必将会培育出具有自主知识产权的滇丁香属植物新品种,使其早日成为人们熟悉和喜爱的观赏植物。

参考文献:

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志 (第 71 卷第一册) [M]. 北京: 科学出版社, 1999: 238 - 242
- [2] Barrett S C H. The evolution and adaptive significance of heterostyly [J]. Trends in Ecology and Evolution, 1990, 5: 144 - 148
- [3] Kéry M, Matties D, Schmid B. Demographic stochasticity in population fragments of the declining distylous perennial *Primula veris* (Primulaceae) [J]. Basic and Applied Ecology, 2003, 4: 197 - 206
- [4] Barrett S C H, Jesson L K, Baker A M. The evolution and function of stylar polymorphism in flowering plants [J]. Annals of Botany, 2000, 85: 253 - 265
- [5] 陈明林. 安徽特有植物安徽羽叶报春的繁殖生物学研究 [J]. 生物多样性, 2007, 15 (6): 599 - 607
- [6] 邵剑文, 张小平, 张中信, 等. 安徽羽叶报春的有效传粉昆虫及花朵密度和种群大小对传粉效果的影响 [J]. 植物分类学报, 2008, 46 (4): 537 - 544
- [7] 张睿鹂, 贾茵, 张启翔. 滇北球花报春天然群体表型变异研究 [J]. 生物多样性, 2008, 16 (4): 362 - 368
- [8] 冯建菊, 谭敦炎. 软紫草二型花柱植株结实特性的比较研究 [J]. 西北植物学报, 2006, 26 (12): 2587 - 2591
- [9] Ishihara A F, Nakano C, Ueno S, et al. Seed set and gene flow patterns in an experimental population of an endangered heterostylous herb with controlled local opposite morph density [J]. Functional Ecology, 2003, 17: 680 - 689
- [10] 朱洲, 施宗明. 花中新秀滇丁香 [J]. 信息与咨询, 1996 (1): 19
- [11] 毕波, 陈强, 常恩德, 等. 滇丁香物候观测及其观赏、利用价值 [J]. 广西林业科学, 2005, 34 (3): 135 - 136
- [12] 周光兴. 滇丁香镇痛成分丹皮酚的分离 [J]. 中草药, 1982(6): 6
- [13] 康文艺, 杨小生, 赵洪芳, 等. 中型滇丁香抑菌及抗耐药菌株的作用 [J]. 天然产物研究与开发, 2002, 14 (5): 40 - 42
- [14] 康文艺, 杨小生, 赵超, 等. 中型滇丁香挥发油化学成分分析 [J]. 天然产物研究与开发, 2007, 14 (1): 39 - 41
- [15] 吴铨, 任美端. 抗菌药物细菌耐药性监测报道 () [J]. 中国药事, 1993, 7 (2): 119 - 120
- [16] 董晓东, 李继红. 滇丁香繁殖技术研究 [J]. 楚雄师范学院学报, 2007, 6 (22): 53 - 55
- [17] 张光飞, 苏文华. 光照和温度对滇丁香种子萌发的影响 [J]. 亚热带植物科学, 2003, 32(1): 14 - 16
- [18] 王俐, 龙春林, 杨德. 滇丁香茎段的离体培养 [J]. 云南农业大学学报, 2005, 20 (3): 446 - 447
- [19] 杨小琴, 张国良, 段琼, 等. 滇丁香的栽培管理 [J]. 中国花卉园艺, 2008, 2 (4): 26 - 27
- [20] Murray B G. Heterostyly and Pollen-tube Interactions in *Luculia glutissima* [J]. Annals of Botany, 1990, 65: 691 - 698
- [21] Dafni A. Pollination ecology [M]. New York: Oxford Univ Press, 1992: 59 - 89
- [22] Cruden R W. Pollen:ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants [J]. Evolution, 1977, 31(1): 32 - 36
- [23] Lloyd D G, Webb C J. The evolution of heterostyly [M] // Evolution and Function of Heterostyly (ed Barrett SCH). Berlin: Springer-Verlag, 1992: 151 - 178
- [24] Bawa K S, Beach J H. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest [J]. American Journal of Botany, 1983, 70: 1281 - 1288
- [25] Omduff R. Comparative fecundity and population composition of heterostylous and non-heterostylous species of *Villarsia* (Menyanthaceae) in Western Australia [J]. American Journal of Botany, 1986, 73: 282 - 286
- [26] Olesen J M. Floral morphology and pollen flow in the heterostylous species *Pulmonaria obscura* Dumort (Boraginaceae) [J]. New Phytologist, 1979, 82: 757 - 767
- [27] Mccail C. Gender specialization and distyly in hoary puccoon, *Lithospermum croceum* (Boraginaceae) [J]. American Journal of Botany, 1996, 83: 162 - 168