•综述•

克隆生长对被子植物传粉过程的影响

田 昊 廖万金*

(北京师范大学生命科学院, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875)

摘要: 克隆植物与其传粉者的相互作用是植物繁殖生态学的重要研究领域之一。植物克隆生长与有性繁殖通常相伴进行, 往往产生较大的花展示与复杂的克隆空间结构, 通过传粉过程对性繁殖过程产生影响, 共同决定植物的适合度。本文回顾了克隆生长对被子植物传粉过程影响的国内外研究进展, 从植物克隆大小、花资源空间配置、克隆构型与种群遗传结构四个方面讨论了克隆生长对传粉过程的影响及其生态学与进化生物学意义。早期研究预期, 随着克隆增大, 同株异花授粉水平增加, 因而通过增大自交率或花粉阻塞效应降低植物的适合度。但是, 后来的一些模拟与野外实验研究发现, 传粉者在同一克隆内访问的花数量并不会随克隆增大而一直增加, 访花行为也主要发生在分株内; 而且分子标记的自交率组分分析也表明自交主要发生在分株内。另一方面, 人工模型模拟以及传粉者访问行为研究表明, 当花朵数量相同时, 与所有花集中生长在同一分株上相比, 将花朵分散在多个分株上的克隆生长方式不会增加, 反而降低了同株异花授粉的发生水平。如果花序内花雌雄同熟, 花朵同时提供与接收花粉, 克隆生长会使植物接收到更高比例的异交花粉, 在提高后代质量的同时不增加同株异花授粉概率。这是从传粉生物学角度对植物克隆生长习性进化的一个全新的解释。今后, 克隆植物传粉生物学研究需要针对传粉者与克隆生长之间的相互作用建立理论模型, 探究克隆大小、克隆构型、花资源空间配置模式对传粉者访问频率和行为、花粉散布、交配格局的影响。同时, 需要在自然种群中, 尤其是克隆与非克隆的近缘类群、同一物种克隆与非克隆种群开展比较研究, 利用更高效的分子标记来研究克隆生长的生态与进化意义。

关键词: 克隆构型; 克隆生长; 花资源空间配置; 同株异花授粉; 交配系统; 传粉者行为

Consequences of clonal growth on pollinator visitation in flowering plants

Hao Tian, Wanjin Liao*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875

Abstract: Clonal plants reproduce asexually via clonal growth and simultaneously reproduce sexually, and the consequences of clonal growth on pollination and mating have been one of the essential questions in ecology and evolution of plant reproduction. An increasing number of studies report the effects of clonal size, architecture, genetic diversity, and floral deployments on pollinator visit and behavior. The most common view is that clonal growth produces large floral displays and therefore increases attraction to pollinators. Consequently, clonal growth may help to maximize male reproductive success by dispersing more pollen. On the other hand, geitonogamy, pollination among flowers within one individual plant, is an inevitable byproduct with an increase in clone size. More frequent geitonogamous pollination has been expected in clonal plants with large floral displays and leads to a reduction in female fitness because of inbreeding depression or pollen clogging. However, some recent theoretical and empirical studies suggest new ideas on this issue. First, the number of flowers visited by individual pollinator within a clone did not increase proportionally with clone size in clumped clonal plants, and pollinator movements within a single bout mainly occurred within ramet. The selfing component analyses based on molecular markers further evidenced that within-ramet geitonogamy was the largest contributing factor to the total geitonogamy in two clonal species. Second, the experimental study of bumblebees foraging on artificial flowers showed that when the same amount of flowers was distributed among multiple ramets, geitonogamy was not higher but in fact, lower

收稿日期: 2018-02-05; 接受日期: 2018-03-23

基金项目: 国家自然科学基金(31770253)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liaowj@bnu.edu.cn

compared with one single inflorescence. The model-based simulation suggested clonal growth could promote pollination quality without increasing geitonogamy when flowers simultaneously received and donated pollen. These studies support a novel explanation of the evolution of clonality in plants. Future studies on the pollination ecology of clonal plants may focus on the effects of clonal growth on pollinator behavior and plant mating from multiple angles. Comparative studies between clonal and non-clonal taxa or between clonal and non-clonal populations of the same species are required to evaluate the ecological and evolutionary consequences of clonal growth.

Key words: clonal architecture; clonal growth; floral deployments; geitonogamous pollination; mating system; pollinator behavior

传粉是植物有性繁殖的重要阶段,对植物的雌性和雄性繁殖成功具有重要的意义(Darwin, 1862, 1877; Baker, 1963; Huang & Guo, 2000)。在被子植物的传粉系统中,水媒传粉仅在水鳖科等少数几个科的植物中发生,风媒传粉也仅主要发生在禾本科、菊科等大约18%的科中,绝大多数的被子植物都依赖于生物媒介,如昆虫、鸟类、蝙蝠等进行传粉(Cox, 1993; Ackerman, 2000; Waser & Ollerton, 2006; Ollerton et al, 2011)。在被子植物与传粉者长期的协同进化过程中,二者进化出了形形色色的彼此适应的性状和行为(Huang & Guo, 2000; 张大勇和姜新华, 2001; Fenster et al, 2004; Rosas-Guerrero et al, 2014)。近年来,全球变化,尤其是土地利用、农业生产等方面的剧烈变化,对传粉昆虫的种群数量和分布区等方面产生了显著的影响(如, Potts et al, 2010; Gonzalez-Varo et al, 2013),因此,对传粉生物学以及传粉昆虫的网络监测等方面的研究工作日益重要。

被子植物通常同时进行有性繁殖和无性繁殖,在繁殖模式上展现出多种策略。克隆生长是最主要的无性繁殖方式,是指不经过有性过程直接产生遗传上几乎完全相同后代的过程。植物的克隆行为可以通过各种方式实现,例如形成匍匐茎(如草莓、竹子)、分蘖(如禾草)或在植株上直接形成珠芽与新的小植株(如百合、落地生根)。据估计,大约有80%的被子植物具有克隆生长的能力。而且,克隆植物在林下、草地、湿地、荒漠等各类生境中往往都占据优势地位,在生态系统中发挥着重要的作用(Klimeš et al, 1997; Pan & Price, 2001; Vallejo-Marín et al, 2010)。因此,植物克隆生长习性的进化一直是进化生物学的热点问题之一(Charpentier, 2002; Vallejo-Marín et al, 2010; Liao & Harder, 2014; Barrett, 2015),克隆植物的传粉生物学研究也就显得尤

为重要。

对虫媒传粉的克隆植物来说,植物的克隆生长行为与传粉者的传粉过程共同影响着植物的有性繁殖成功,并进而影响植物的适合度收益(Liao & Harder, 2014; van Drunen et al, 2015)。虫媒传粉植物传粉的成功与否依赖于它对传粉者的吸引力,以及传粉者将花粉传播到柱头上的能力。克隆生长通过影响克隆大小、空间结构、花空间配置等方面影响花粉传播模式,进而影响个体的繁殖成功。传粉者可能会对克隆植物的这些克隆生长属性发生响应,通过改变访问频率和行为影响植物的传粉过程。本文从克隆植物的传粉生态学角度总结克隆生长对被子植物传粉过程的影响。

1 克隆大小对传粉者行为和交配系统的影响

植物对传粉者的吸引能力主要取决于植物的花部结构(floral design, 如Ohashi & Yahara, 2002)和花展示(floral display, 如Liao & Harder, 2014)。花部结构强调花的各个组成部分(如花萼、花冠、雄蕊等)的结构特征,而花展示是指植株在某一特定时刻开放的花的数量和空间分布模式(Barrett & Harder, 1996)。植物具有较大花展示时,传粉者往往更容易被吸引,并且停留更长时间(Ohashi & Yahara, 1998)。因此,具有更大花展示的植株通常有更强的花粉散布能力。克隆生长形成多个开花的分株,随着克隆增大,花展示水平提高,对于传粉者的吸引力增大,提高了植物花粉输出的效率,从而在一定程度上提高了植物的雄性适合度。但是,克隆生长不可避免地会增加传粉者在同一克隆内访花的频率,即同株异花授粉(geitonogamy),从而影响到植物的雌性和雄性适合度(Liao et al, 2009; Vallejo-Marín et al, 2010)。对克隆植物的传粉者行为研究表明,传粉者的访花行为通常发生在相近的花序之间

(Peakall & Beattie, 1991; Hu et al, 2015), 这意味着传粉者在同一克隆内停留更长的时间, 访问更多的花朵, 通常会增加同株异花授粉发生的概率(Barrett & Harder, 1996; Snow et al, 1996; 张玉芬和张大勇, 2006)。克隆植物同株异花授粉对雌性和雄性适合度到底有怎样的影响还缺乏定量的研究(Charpentier, 2002; Vallejo-Marín et al, 2010; Barrett, 2015)。

同株异花授粉是发生在同一个体内不同花朵之间的传粉, 在自交亲和与自交不亲和物种中都会导致有性繁殖适合度下降(de Jong et al, 1993)。从雄性适合度角度看, 高比例的同株异花授粉会使得更多的花粉在克隆内传播, 降低了与其他克隆进行异交的机会, 这种现象称为花粉贴现(pollen discounting; Harder & Barrett, 1995; Routley et al, 2004; Karron & Mitchell, 2012)。所以, 雄性适合度可能会随着克隆的增大而降低。在部分自交不亲和的蔷薇科植物*Prunus ssiori*中, 雄性异交成功率与克隆生长呈现负相关(Mori et al, 2009)。在栽培苹果(*Malus × domestica*)中, 大克隆导致了更高水平的花粉贴现, 雄性繁殖成功虽然没有表现出与克隆大小的负相关关系, 但也没有随克隆大小增加而增加(Routley et al, 2004)。

从雌性适合度角度看, 在自交不亲和植物中, 高频率的同株异花授粉会使得自交花粉占据大量的柱头表面空间, 虽然不会萌发, 但较多的自花花粉却会阻塞异交花粉与柱头的结合与萌发(Barrett, 2002), 使胚珠丧失异交机会而败育(即胚珠贴现, ovule discounting), 从而导致结实率下降(Sage et al, 1999; Vaughton & Ramsey, 2010); 或者使花朵在没有接受到异交花粉之前就凋谢(Aizen, 1993), 降低植物的雌性适合度。在克隆植物矮鸢尾(*Iris pumila*)中, 果实产量随克隆增大而上升, 但其斜率显著低于1, 这说明大克隆接收到的异交花粉成比例下降(Tarasjev, 2005)。所以, 当异交花粉不足时, 种子产量降低, 雌性适合度下降(Porcher & Lande, 2005)。当然, 如果异交花粉或传粉者充足时, 由于不产生自交后代, 自交不亲和可能降低同株异花授粉对雌性适合度的影响(Knight et al, 2005; Aizen & Harder, 2007)。在自交亲和的植物中, 高频率的同株异花授粉会使得胚珠更可能与自交花粉受精(Mori et al, 2009), 如果存在早期近交衰退导致种子败育, 那么高频率的同株异花授粉会导致雌性适合度(如种子

产量)下降(Husband & Schemske, 1996; Hao et al, 2012)。而且, 随着自交率的增加, 种群遗传多样性会逐步下降(Eckert, 2000)。遗传多样性的降低可能会反过来进一步增大自交程度。欧洲越桔(*Vaccinium myrtillus*)与越桔(*V. vitis-idaea*)的人工授粉实验研究表明, 结籽率(seed set)与结实率(fruit set)都随着亲本之间的距离增加而上升(Nuortila et al, 2002)。而在对熊蜂传粉的克隆植物草乌(*Aconitum kusnezoffii*)的研究中, 虽然观察到了结实率随克隆大小增加而下降的现象, 但是分子标记分析表明自交率并没有随克隆增大而增加(Liao et al, 2009)。

避免同株异花授粉与保持对传粉者的吸引力之间的平衡始终与克隆生长相伴(Klinkhamer & de Jong, 1993)。过去20年中, 有两项研究表明, 传粉者在同一克隆内访问的花数量并不会随克隆增大而一直增大, 从而使得克隆植物的同株异花授粉主要发生在分株内(Eckert, 2000; Hu et al, 2015)。对北美洲千屈菜科植物*Decodon verticillatus*的传粉生物学研究表明, 只有23%的传粉者访问了同一克隆的不同分枝, 而且随着开花数量的增加, 传粉者访问的花数量几乎没有上升, 这导致访花比例随开花数量增加反而呈现下降趋势。对毛茛科草乌的传粉生物学研究也表明, 其主要传粉者红光熊蜂(*Bombus ignites*)在克隆内的移动有82%发生在分株内, 仅仅18%发生在同一克隆的不同分株间。植物可以通过很多途径, 如花的枯萎(Harder & Johnson, 2005)、花的脱落(Ito & Kikuzawa, 2003), 或者花蜜量的变化(马海萍等, 2012; 田昊等, 未发表资料)促使传粉者离开植株。利用分子标记估算的自交率组分进一步支持了这一结果。无论是在*Decodon verticillatus*还是草乌, 自交率组分分析都表明自交主要发生在分株内(Eckert, 2000; Hu et al, 2015)。在*Decodon verticillatus*的自交种子中, 克隆生长导致的分株间自交仅为31% (Eckert, 2000); 而在草乌中, Hu等(2015)同样发现, 同株异花自交产生的种子中, 花序内自交占到78%, 花序间自交仅占22%。如果传粉者访花行为主要发生在分株内这一模式在克隆植物中普遍存在, 那么克隆植物增大花展示带来的同株异花授粉的不利后果可能并不如之前理论和部分实验研究中认为得那么严重。如果同株异花授粉主要出现在分株内, 那么克隆生长不仅没有额外增加同株异花授粉, 反而提高了传粉者的访问频率, 有利于

通过花粉输出提高植物的雄性适合度。但是,这一点还需要在更多的类群中进行验证,同时也需要从传粉者觅食行为的角度开展相应的研究。

2 克隆植物花资源空间配置对传粉过程的影响

花资源的空间配置模式是指用于开花的资源在花数量、花空间位置上的投入对策,主要包括花部结构是否复杂、花的数量多少、形成怎样的花序,对于克隆植物来说,还包括将花分配在多少分株上。花资源的空间配置模式对传粉者的访问行为和频率有着显著的影响(Ohashi & Yahara, 2002; Jordan & Harder, 2006; Liao & Harder, 2014)。花朵结构的复杂性可以调节传粉者的访花行为。花的结构越简单,传粉者访花频率越高(Ohashi & Yahara, 2002)。

在花序水平上,传粉者的访花路径与花序内花朵的空间位置有着紧密的联系。花的空间位置可以从两个方面影响传粉者在植株上的访花数量。第一,花朵之间的相对距离决定了传粉者的访问行为,如果同一植株内花间距离过远,传粉者在花间飞行消耗能量过多,可能会选择移动到其他植株上。第二,花的空间相对位置会影响传粉者记忆已访花与未访花的位置,进而影响传粉者搜寻花蜜的代价(Jordan & Harder, 2006)。如果花序过于复杂,传粉者用来确定位置的次数与时间增加,对植株整体的访花数量将会下降(Ishii et al, 2008)。相对于伞形花序与圆锥花序,总状花序可以降低自交(Harder et al, 2004; Jordan & Harder, 2006);螺旋紧密的花序同样可以降低传粉者访花频率与数量,从而起到降低同株异花授粉的效果(Iwata et al, 2012)。此外,当花序内花朵雌雄功能分离时,如果传粉者先访问雌花后访问雄花,那么同株异花自交及其弊端会减弱(Harder et al, 2000; Jersáková & Johnson, 2006; Jordan & Harder, 2006)。例如,雄蕊先熟且自下而上开放的直立花序,与熊蜂从下向上的访花行为相适应(Pyke, 1978),避免了直立花序内的同株异花授粉(Harder et al, 2000; Jersáková & Johnson, 2006)。但如果植物同时产生很多花序,传粉者可能从一个花序顶端移动到同个分株或其他分株的花序下部,导致一定程度的同株异花授粉(Kevan, 1990)。

近期的一项研究将花资源空间配置对传粉过程的影响拓展到了克隆植物水平(Liao & Harder,

2014)。克隆植物传粉生物学研究往往侧重于考虑克隆大小增加对传粉者访问行为的影响,而忽略了花资源总量的影响。在之前的研究中,投入到开花的资源总量随着克隆增大而增大,而对植物从非克隆向克隆习性进化的研究更应该考虑相同的花资源投入模式下,克隆与非克隆生长对传粉者行为以及植物交配格局的影响(Liao & Harder, 2014)。人工放蜂实验结果(Liao & Harder, 2014)表明,当花朵总量相同时,花朵分散在多个分株上的克隆生长方式比所有花集中生长在同一分株上的非克隆生长方式的同株异花授粉水平更低。这是由于在克隆植物中,传粉者通常不会访问所有分株,从而访问更少花,这种行为导致同株异花自交主要局限在分株内。所以,如果开花数量相同,那么通过不同的花序组织形式将花序分散于各个分株的克隆植物通常比非克隆植物拥有更低的自交率。基于传粉者访问行为和轨迹数据的模型模拟分析表明,如果花序内不同花雌雄同熟,花朵同时提供与接收花粉,克隆生长会使植物接收到更高比例的异交花粉,在提高后代质量的同时不增加同株异花授粉发生的概率(Liao & Harder, 2014; van Drunen et al, 2015)。但是,如果花雌雄异熟,集生成单一的大花序对降低同株异花授粉仍然十分有效。这是从传粉生物学角度对植物克隆生长习性进化的一个全新的解释(Liao & Harder, 2014; van Drunen et al, 2015)。今后克隆植物传粉生物学研究的一个重要方面应该是对此模型结果展开详实的实验研究,侧重于考虑相同花资源投入情景下,克隆与非克隆近缘类群以及同一物种克隆与非克隆种群之间的比较。

3 克隆构型对传粉过程的影响

克隆构型即克隆内分株的空间分布格局,会影响到开花分株的空间位置,因而能够影响同株异花授粉发生的概率(Charpentier, 2002)。根据营养繁殖体类型与克隆后代扩散程度,克隆构型可划分成从密集型克隆向游击型克隆过渡的一系列类型(Lovett-Doust, 1981)。扩散能力较弱的器官形成的克隆(如分蘖、块茎、球茎等)通常产生邻近母株的子株,导致克隆密集型生长,而通过匍匐茎或者漂浮营养体繁殖的克隆通常混杂程度较高,同一克隆的不同分株很少密集生长。研究表明,分株的聚集程度与分株间自交的程度成正相关(Handel, 1985)。

在密集型克隆中,分株聚集程度随着克隆大小的增加而增加,由于克隆内部花序会被同一克隆的分株所包围,所以容易发生更高水平的同株异花授粉(Charpentier, 2002)。在趋向于游击型克隆的植物种群中,克隆分株的扩散程度增大,随着克隆增长,来自于不同个体的分株越来越多地混杂在一起,使得同株异花授粉随克隆大小增加的关系变得不明显(Handel, 1985)。Albert等(2008)报道了在欧洲越桔的种群中,由多个克隆组成的混合斑块比密集克隆的斑块具有更高的异交率。

植物的不同克隆构型影响到同株异花自交水平,可能导致克隆植物在不同的自然选择压力下塑造不同的性状(Charpentier, 2002)。密集型克隆植物可能表现出抑制同株异花授粉的性状或性状组合,而游击型克隆植物则可能正是克隆植物为了避免较大的花展示带来的同株异花授粉风险所产生的一种性状改变策略(Charpentier, 2002)。在禾本科7个属71个多年生物种中,93%的游击型物种是自交不亲和的,而77%的密集型物种是自交亲和的(Stebbins, 1950)。所以,在讨论克隆生长对传粉过程、植物繁育系统及性状进化的影响时,要考虑不同克隆构型及相关性状对同株异花授粉导致的雌性和雄性功能交配代价的影响。

4 克隆植物种群遗传结构对传粉过程的影响

传粉者行为对植物交配系统产生影响,而交配系统又影响种群遗传结构。在物种水平上,近交物种通常具有较低的种群遗传多样性(Jain, 1976; Charlesworth & Charlesworth, 1995; Hamrick & Godt, 1996)。对翠雀属(*Delphinium*)的两个近缘种的实验表明,克隆生长通过花展示水平影响传粉者的行为,进而改变了交配系统与种群遗传结构。克隆生长的翠雀属植物*Delphinium barbeyi*比非克隆生长的*D. nuttallianum*产生更大的花展示、更高水平的同株异花自交和更显著的种群遗传分化(Williams et al, 2001)。在种群水平上,自交种群的遗传多样性水平显著低于异交种群(Schoen & Brown, 1991; Charlesworth et al, 1997)。在翠雀属植物*D. variegatum* (Dodd, 1997)和*D. viridescens* (Richter et al, 1994)中,不同种群可能因为具有不同的克隆生长和花展示大小而影响到传粉者行为,进而对空间遗传结构产生影响。

种群遗传多样性与遗传结构会反过来影响传粉过程。在克隆植物北美一枝黄花(*Solidago altissima*)中,当种群内基因型增加到12种/m²时,传粉效率得到显著提高,尽管其中的机制还不明确(Genung et al, 2010)。一个可能的假说是,植株通过地下生长的相互关系间接影响传粉者多度。基因型相同的植物只能平均利用相同的资源,而基因型不同的植物可以通过生态位互补,利用差异微小的生态位充分利用资源,通过地下相互作用提高植物生长,从而增加对传粉者的吸引(Kahmen et al, 2006)。也有假说提出,花的基因型多样性对传粉者访问具有促进效应。一个植株的存在能够提高邻近植株的传粉者访问量。这种促进效应可以通过很多花部特征实现,例如提供充足的花蜜吸引种类丰富的传粉者到一个区域,这些传粉者同样会访问邻近的植株。同时,如果不同的基因型在花蜜组成上有微小的差异,那么在基因型多样性高的地方比单一基因型的区域能给传粉者提供更多营养充足的食物来源,所以导致传粉者访问增加(Ghazoul, 2006)。Genung等(2010)的结果实际上支持了地下相互作用的假说,在基因型多样性更高的区域,植株能够产生更多的花、吸引更多传粉者。Hafdahl和Craig (2014)进一步完善了遗传多样性对传粉者访问影响的假说,指明不能只关注遗传多样性的高低,还要关注基因型之间的相互作用。传粉者对于花性状的响应不单单是针对某一特定基因型决定的表现型,还依赖其周围个体的基因型。特定基因型会从与周围基因型的相互作用中获益并产生具有优势的花展示水平,吸引传粉者,所以,选择作用并不强烈针对某个基因型本身所对应的花部性状,而是取决于其周围的基因型环境。由于克隆植物产生大量相同基因型的分株,导致相同基因型的聚集程度增加,基因型相互作用与来自传粉者的选择差异只能存在于不同克隆间相邻的少量分株上,大克隆内部分株受到的选择压力会与边缘分株产生差异,由此导致资源分配模式与花部性状特征产生差异。

开花时间对于传粉者吸引的重要作用同样受到克隆生长的影响。局域适应可以导致种群内和种群间开花时间的遗传分化(Hafdahl & Craig, 2014; Li et al, 2015)。开花早的基因型积累资源时间较短,花展示较小,同时能够分配给种子的资源可能不足(Werner et al, 1980);但是可以保证优先进行传粉过

程, 从而避免受到生长季后期低温的影响。开花晚的基因型能够积累足够资源提高花展示水平, 但是要冒着生长季后期低温对于传粉者活跃程度产生巨大影响的风险。对于克隆植物, “两头下注”的基因型可以产生不同时间开花的分株, 通过这种策略分担风险。早开花与晚开花分株或许在繁殖成功上存在差异, 但在整个克隆水平上, 繁殖得到了保障。同时, 由于克隆植物多为多年生, 晚开花对克隆植物适合度的影响相对较小。克隆生长与开花时间的多样性相结合, 使克隆植物在年际间物候条件多变的环境中仍然保持着较高的适合度。

5 结语

克隆生长影响花的数量和空间格局, 通过克隆大小、花资源空间配置、克隆构型、种群遗传多样性等方面影响传粉者的种类、访花频率、行为等, 进而影响植物的雌性和雄性繁殖成功。首先, 探讨克隆生长对传粉过程的影响, 不能像非克隆植物一样只着眼于个体水平, 而应同时从克隆分株水平和基株水平考虑。其次, 克隆生长通常会通过增大花展示提高同株异花授粉发生的概率, 但是, 如果从花资源空间配置模式的角度来考虑, 在相同资源投入情景下, 克隆生长反而会降低同株异花授粉。这是对植物克隆生长习性进化的全新的解释, 但尚待更多的实验验证。第三, 克隆生长对种群遗传结构的影响, 会反过来影响传粉者访问行为, 并对植物性状产生不同的选择压力。为了明确克隆生长对传粉以及繁殖过程的作用, 仍然需要针对传粉者与克隆生长之间的相互作用建立理论模型, 探究克隆大小、克隆构型、花资源空间配置模式对传粉者访问频率和行为、花粉散布、交配格局的影响。同时, 需要在自然种群中, 尤其是克隆与非克隆的近缘类群、同一物种克隆与非克隆种群间开展比较研究, 利用更高效的遗传标记来研究克隆生长的生态与进化后果。

参考文献

- Ackerman JD (2000) Abiotic pollen and pollination: Ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Plant Systematics and Evolution*, 222, 167–185.
- Aizen MA (1993) Self-pollination shortens flower lifespan in *Portulaca umbraticola* H. B. K. (Portulacaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 154, 412–415.
- Aizen MA, Harder LD (2007) Expanding the limits of the pollen-limitation concept: Effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88, 271–281.
- Albert T, Raspé O, Jacquemart AL (2008) Influence of clonal growth on selfing rate in *Vaccinium myrtillus* L. *Plant Biology*, 10, 643–649.
- Baker HG (1963) Evolutionary mechanisms in pollination biology: Origins and functions of floral systems are being elucidated by genetical and ecological studies. *Science*, 139, 877–883.
- Barrett SCH (2002) Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 88, 154–159.
- Barrett SCH (2015) Influences of clonality on plant sexual reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 8859–8866.
- Barrett SCH, Harder LD (1996) Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 73–79.
- Charlesworth B, Nordborg M, Charlesworth D (1997) The effects of local selection, balanced polymorphism and background selection on equilibrium patterns of genetic diversity in subdivided populations. *Genetics Research*, 70, 155–174.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1995) Quantitative genetics in plants: The effect of breeding system on genetic variability. *Evolution*, 49, 911–920.
- Charpentier A (2002) Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology*, 15, 521–530.
- Cox PA (1993) Water-pollinated plants. *Scientific American*, 269, 68–74.
- Darwin CR (1862) *The Various Contrivances by Which Orchids Are Fertilized by Insects*. John Murray, London.
- Darwin CR (1877) *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- de Jong TJ, Waser NM, Klinkhamer PGL (1993) Geitonogamy: The neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 321–325.
- Dodd SC (1997) Genetic diversity in *Delphinium variegatum* (Ranunculaceae): A comparison of two island endemic subspecies and their widespread mainland relative. *American Journal of Botany*, 89, 613–622.
- Eckert CG (2000) Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. *Ecology*, 81, 532–542.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 375–403.
- Genung MA, Lessard JP, Brown CB, Bunn WA, Cregger MA, Reynolds WN, Quinn EF, Stevenson ML, Hartley AS, Crutsinger GM, Schweitzer JA, Bailey JK (2010) Non-additive effects of genotypic diversity increase floral abundance and abundance of floral visitors. *PLoS ONE*, 5, e8711.
- Ghazoul J (2006) Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*, 94, 295–304.

- Gonzalez-Varo JP, Biesmeijer JC, Bommarco R, Potts SG, Schweiger O, Smith HG, Steffan-Dewenter I, Szentgyorgyi H, Woyciechowski M, Vila M (2013) Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 524–530.
- Hafdahl CE, Craig TP (2014) Flowering phenology in *Solidago altissima*: Adaptive strategies against temporal variation in temperature. *Journal of Plant Interactions*, 9, 122–127.
- Hamrick JL, Godt MJW (1996) Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences*, 351, 1291–1298.
- Handel SN (1985) The intrusion of clonal growth patterns on plant breeding systems. *The American Naturalist*, 125, 367–384.
- Hao YQ, Zhao XF, She DY, Xu B, Zhang DY, Liao WJ (2012) The role of late-acting self-incompatibility and early-acting inbreeding depression in governing female fertility in monkshood, *Aconitum kusnezoffii*. *PLoS ONE*, 7, e47034.
- Harder LD, Barrett SCH, Cole WW (2000) The mating consequences of sexual segregation within inflorescences of flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 315–320.
- Harder LD, Barrett SCH (1995) Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*, 373, 512–515.
- Harder LD, Johnson SD (2005) Adaptive plasticity of floral display size in animal-pollinated plant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 2651–2657.
- Harder LD, Jordan CY, Gross WE, Routley MB (2004) Beyond floricism: The pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology*, 19, 137–148.
- Hu Y, Barrett SCH, Zhang DY, Liao WJ (2015) Experimental analysis of mating patterns in a clonal plant reveals contrasting modes of self-pollination. *Ecology and Evolution*, 5, 5423–5431.
- Huang SQ, Guo YH (2000) Advances in the studies of pollination biology. *Chinese Science Bulletin*, 45, 225–237.
- Husband BC, Schemske DW (1996) Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 50, 54–70.
- Ishii HS, Hirabayashi Y, Kudo G (2008) Combined effects of inflorescence architecture, display size, plant density and empty flowers on bumble bee behaviour: Experimental study with artificial inflorescences. *Oecologia*, 156, 341–350.
- Ito E, Kikuzawa K (2003) Reduction of geitonogamy: Flower abscission for departure of pollinators. *Ecological Research*, 18, 177–183.
- Iwata T, Nagasaki O, Ishii HS, Ushimaru A (2012) Inflorescence architecture affects pollinator behaviour and mating success in *Spiranthes sinensis* (Orchidaceae). *New Phytologist*, 193, 196–203.
- Jain SK (1976) The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 469–495.
- Jersáková J, Johnson SD (2006) Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid. *Oecologia*, 147, 60–68.
- Jordan CY, Harder LD (2006) Manipulation of bee behavior by inflorescence architecture and its consequences for plant mating. *The American Naturalist*, 167, 496–509.
- Kahmen A, Renker C, Unsicker SB, Buchmann N (2006) Niche complementarity for nitrogen: An explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship. *Ecology*, 87, 1244–1255.
- Karron JD, Mitchell RJ (2012) Effects of floral display size on male and female reproductive success in *Mimulus ringens*. *Annals of Botany*, 109, 563–570.
- Kevan PG (1990) How large bees, *Bombus* and *Xylocopa* (Apoidea Hymenoptera) forage on trees: Optimality and patterns of movement in temperate and tropical climates. *Ethology Ecology & Evolution*, 2, 233–242.
- Klimeš L, Klimešová J, Hendriks R, Groenendael JV (1997) Clonal plant architecture: A comparative analysis of form and function. In: *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* (eds de Kroon H, van Groenendael J), pp. 1–29. Backhuys Publishers, Leiden.
- Klinkhamer PGL, de Jong T (1993) Attractiveness to pollinators: A plant's dilemma. *Oikos*, 66, 180–184.
- Knight TM, Steets JA, Vamasi JC, Mazer SJ, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mitchell RJ, Ashman T (2005) Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 467–497.
- Li XM, She DY, Zhang DY, Liao WJ (2015) Life history trait differentiation and local adaptation in invasive populations of *Ambrosia artemisiifolia* in China. *Oecologia*, 177, 669–677.
- Liao WJ, Harder LD (2014) Consequences of multiple inflorescences and clonality for pollinator behavior and plant mating. *The American Naturalist*, 184, 580–592.
- Liao WJ, Hu Y, Zhu BR, Zhao XQ, Zeng YF, Zhang DY (2009) Female reproductive success decreases with display size in monkshood, *Aconitum kusnezoffii* (Ranunculaceae). *Annals of Botany*, 104, 1405–1412.
- Lovett-Doust L (1981) Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamic of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69, 743–755.
- Ma HP, Zhao DH, Liao WJ (2012) Flight patterns of bumblebees (*Bombus ignitus*) on vertical inflorescences of *Aconitum kusnezoffii*. *Biodiversity Science*, 20, 405–408. (in Chinese with English abstract) [马海萍, 赵大贺, 廖万金 (2012) 草乌花蜜产量的梯度分布及熊蜂自下而上的访花行为. *生物多样性*, 20, 405–408.]
- Mori Y, Nagamitsu T, Kubo T (2009) Clonal growth and its effects on male and female reproductive success in *Prunus ssiori* (Rosaceae). *Population Ecology*, 51, 175–186.
- Nuortila C, Tuomi J, Laine K (2002) Inter-parent distance

- affects reproductive success in two clonal dwarf shrubs, *Vaccinium myrtillus* and *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae). Canadian Journal of Botany, 80, 875–884.
- Ohashi K, Yahara T (1998) Effects of variation in flower number on pollinator visits in *Cirsium purpuratum* (Asteraceae). American Journal of Botany, 85, 219–224.
- Ohashi K, Yahara T (2002) Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: Counterintuitive behaviour of nectar-collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. Functional Ecology, 16, 492–503.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos, 120, 321–326.
- Pan JJ, Price JS (2001) Fitness and evolution in clonal plants: The impact of clonal growth. Evolutionary Ecology, 15, 583–600.
- Peakall R, Beattie AJ (1991) The genetic consequences of worker ant pollination in a self-compatible, clonal orchid. Evolution, 45, 1837–1848.
- Porcher E, Lande R (2005) The evolution of self-fertilization and inbreeding depression under pollen discounting and pollen limitation. Journal of Evolutionary Biology, 18, 497–508.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. Trends in Ecology and Evolution, 25, 345–353.
- Pyke GH (1978) Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. Oecologia, 36, 281–293.
- Richter TS, Soltis PS, Soltis DE (1994) Genetic variation within and among populations of the narrow endemic, *Delphinium viridescens* (Ranunculaceae). American Journal of Botany, 81, 1070–1076.
- Rosas-Guerrero V, Aguilar R, Marten-Rodriguez S, Ashworth L, Lopezaraiza-Mikel M, Bastida JM, Quesada M (2014) A quantitative review of pollination syndromes: Do floral traits predict effective pollinators? Ecology Letters, 17, 388–400.
- Routley MB, Kron P, Husband BC (2004) The consequences of clone size for paternal and maternal success in domestic apple (*Malus × domestica*). American Journal of Botany, 91, 1326–1332.
- Sage TL, Strumas F, Cole WW, Barrett SCH (1999) Differential ovule development following self- and cross-pollination: The basis of self-sterility in *Narcissus triandrus* (Amaryllidaceae). American Journal of Botany, 86, 855–870.
- Schoen DL, Brown AHD (1991) Intraspecific variation in population gene diversity and effective population size correlates with the mating system in plants. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 88, 4494–4497.
- Snow AA, Spira TP, Simpson R, Klips RA (1996) The ecology of geitonogamous pollination. In: Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants (eds Lloyd DG, Barrett SCH), pp. 191–216. Chapman and Hall, New York.
- Stebbins GL (1950) Variation and Evolution in Plants. Oxford University Press, London.
- Tarasjev A (2005) Impact of genet size and flowering stage on fruit set in *Iris pumila* L. clones in wild. Acta Oecologica, 27, 93–98.
- Vallejo-Marín M, Dorken ME, Barrett SCH (2010) The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 41, 193–213.
- van Drunen WE, van Kleunen M, Dorken ME (2015) Consequences of clonality for sexual fitness: Clonal expansion enhances fitness under spatially restricted dispersal. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 112, 8929–8936.
- Vaughton G, Ramsey M (2010) Pollinator-mediated selfing erodes the flexibility of the best-of-both-worlds mating strategy in *Bulbine vagans*. Functional Ecology, 24, 374–382.
- Waser NM, Ollerton J (2006) Plant–Pollinator Interactions From Specialization to Generalization. University of Chicago Press, Chicago.
- Werner PA, Bradbury IK, Gross RS (1980) The biology of Canadian weeds. 45. *Solidago canadensis* L. Canadian Journal of Plant Science, 60, 1393–1409.
- Williams CF, Ruvinsky J, Scott PE, Hews DK (2001) Pollination, breeding system, and genetic structure in two sympatric *Delphinium* (Ranunculaceae) species. American Journal of Botany, 88, 1623–1633.
- Zhang DY, Jiang XH (2001) Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. Acta Phytocologica Sinica, 25, 130–143. (in Chinese with English abstract) [张大勇, 姜新华 (2001) 植物交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性. 植物生态学报, 25, 130–143.]
- Zhang YF, Zhang DY (2006) Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. Acta Phytocologica Sinica, 30, 174–183. (in Chinese with English abstract) [张玉芬, 张大勇 (2006) 克隆植物的无性与有性繁殖对策. 植物生态学报, 30, 174–183.]

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)