

苦苣苔科植物传粉生物学研究进展

谭英<sup>1,2</sup>, 唐安军<sup>3</sup>, 龙春林<sup>1</sup>

(1. 中国科学院 昆明植物研究所, 云南 昆明 650204; 2. 中国科学院 研究生院 北京 100049; 3. 重庆师范大学 生命科学学院 重庆 400047)

摘要: 根据苦苣苔科植物的地域分布, 可将其分为新热带苦苣苔科植物和旧热带苦苣苔科植物。新热带苦苣苔科植物传粉媒介主要为脊椎动物, 旧热带苦苣苔科植物的传粉媒介主要为无脊椎动物。据报道, 蜂类、蜂鸟、蝙蝠等可为苦苣苔科植物传粉; 不同的传粉媒介选择并适应不同的传粉特征, 尤其是花部特征, 其中蜜腺花蜜含量及其组成与传粉者的行为特征密切相关。而且, 有的苦苣苔科植物具有雄蕊先熟或雌蕊先熟、镜像花柱等特殊现象, 从而有效地避免自花传粉。但是, 在恶劣环境下, 为了能维持种的生存与发展, 苦苣苔科的某些植物也会进行自花传粉。

关键词: 苦苣苔科; 蜂类; 蜂鸟; 蝙蝠; 自花传粉

中图分类号: Q 949.778.4 文献标识码: A 文章编号: 1001—0009(2010)14—0203—05

苦苣苔科是一个中等大科, 全科有 150 属, 3 700 余种, 分布在亚洲东部和南部、非洲、欧洲南部、大洋洲、南美洲至墨西哥的热带至温带地区<sup>[1]</sup>。Burrt<sup>[2]</sup> 根据幼苗

子叶等大与否将其分为 2 个亚科, 子叶不等大的为苦苣苔亚科(Cyrtandroideae), 主要分布在旧热带地区(Paleotropic); 子叶等大的为大岩桐亚科(Gesnerioideae), 主要分布在新热带地区(Neotropic), 分布于中国的苦苣苔科植物均隶属于苦苣苔亚科。

苦苣苔科植物主要生活在石灰岩地区, 我国很多苦苣苔科种类为珍稀濒危植物, 4 种一级保护植物, 如报春苣苔(*Primulina tabacum*)、瑶山苣苔(*Dayaoshania cotinifolia*)、单座苣苔(*Metabriggsia ovalifolia*)、辐花苣苔

第一作者简介: 谭英(1986—), 女, 硕士, 现从事植物繁殖生物学和系统学研究。E-mail: tanying@mail.kib.ac.cn。  
基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KSCX2-YW-Z-0925); 科学技术部国家科技基础性工作专项重点资助项目(2008FY110400-2-2)。  
收稿日期: 2010—05—07

[46] 郭文生, 王忠华, 郭放, 等. 主客体包结法选择分离青花椒挥发油中的化学成分[J]. 化学学报, 2007, 65(23): 2731-2737.  
[47] 张爱科. 青花椒的色素及劣变机理的研究[D]. 重庆: 西南大学, 2009.  
[48] 曾剑超, 马力. 青花椒的保鲜技术[J]. 西华大学学报(自然科学版), 2007, 26(2): 51-54.  
[49] 杨军英, 程体娟, 于颖, 等. 竹叶椒片的镇痛、抗炎作用[J]. 中医与临床, 2003, 19(3): 36-37.  
[50] 孙晓玮, 程体娟, 罗慧英, 等. 竹叶椒片对大肠杆菌所致大鼠慢性盆腔炎的治疗作用[J]. 中国临床药理学与治疗学, 2005, 10(7): 804-807.  
[51] 程体娟, 田金微, 于颖, 等. 竹叶椒片的急性毒性和抗菌作用研究[J]. 中药药理与临床, 2003, 19(1): 45-46.  
[52] 兰中芬, 徐凤霞, 时立仕, 等. 竹叶椒片剂对小鼠免疫功能影响及抑菌

作用观察[J]. 兰州医学院学报, 1989, 15(1): 1-3.  
[53] 洪美芳. 竹叶椒抑制血小板活化因子(PAF)的活性成分[J]. 植物资源与环境, 1993, 2(2): 25-27.  
[54] CHANG Chin-teng, DONG Shih-lian, Tsai I L, et al. Coumarins and anti-HBV constituents from *Zanthoxylum schinifolium*[J]. Phytochemistry, 1997, 45: 1419-1422.  
[55] Ih-Sheng Chen, Yuh-Chwen Lin, Ian-Lih Tsai, et al. Coumarins and anti-platelet aggregation constituents from *Zanthoxylum schinifolium*[J]. Phytochemistry, 1995, 39: 1091-1097.  
[56] CAO Li-hua, Lee Y J, Kang D G, et al. Effect of *Zanthoxylum schinifolium* on TNF- $\alpha$ -induced vascular inflammation in human umbilical vein endothelial cells[J]. Vascular Pharmacology, 2009, 50: 200-207.

Research Status on the Taxonomic and Component of  
Green *Zanthoxylum bungeanum* Maxim

ZHANG Hua, YE Meng

(College of Forestry and Horticulture Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014)

Abstract: Taking the Green *Zanthoxylum bungeanum* Maxim as the research object; first determined its taxonomic status. The cultivation science, main components and pharmacological action of green *Zanthoxylum bungeanum* Maxim were summarized. The existing problems and prospect development potential were discussed. Hope to provide theretical guidance for the development of green *Zanthoxylum bungeanum* Maxim in the vast number of hills and mountains.

Key words: *Zanthoxylum bungeanum* Maxim; taxonomic tatus; main components; pharmacological action

(*Thamnocharis esquioli*)<sup>[3]</sup>。

苦苣苔科植物多生长于石灰岩石壁阴湿处。很多种类具有很高的观赏价值,如非洲紫罗兰属(*Saint-paulia*)、大岩桐属(*Sinningia*)、芒毛苣苔属(*Aeschynanthus*)物种,在中国民间,石吊兰(*Lysionotus carnosus*)、牛耳朵(*Chirita eburnea*)、蚂蝗七(*Didymocarpus fimbripalus*)、降龙草(*Hemiboea subcapitata*)等可供药用。

高等植物主要通过传粉而进行有性生殖,繁衍后代。为了避免近交衰退,许多物种采取异花传粉策略。风、水、动物等充当了许多植物的传粉媒介。在进化过程中,植物发展出了一系列特殊花部特征来吸引传粉者与适应传粉媒介行为,从而提高传粉效率和对自然环境的适合性。传粉生物学研究的一个主要目的就是探讨花部特征对特定传粉媒介的适应,并确定传粉综合特征(Pollination syndrome, PS)<sup>[4]</sup>,即一系列反映了适应不同类型传粉媒介的结构与功能的花部特征。

传粉生物学的研究结果,有助于了解苦苣苔科植物的繁育机制,从而为其种质资源保护提供强有力的理论依据。综合分析现有的关于苦苣苔科植物的传粉生物学文献资料,拟从如下几个方面对其研究概述。

## 1 苦苣苔科植物传粉媒介以及传粉综合特征

苦苣苔科植物多为异花授粉(Cross-pollinated),传粉媒介主要为动物(Zoophilous),如蜂类、蜂鸟、蝙蝠等<sup>[5]</sup>,在漫长的进化过程中,物种与传粉者协同进化,发展出相互适应的一系列性状。

在新热带地区,脊椎动物是苦苣苔科物种的主要传粉者。大岩桐亚科,即新热带苦苣苔,大约60%为蜂鸟(*Trochilidae*)传粉,30%为雌雄长舌蜂(*Euglossine bee*)在寻找花蜜的过程中传粉的,另外的10%为其它传粉方式<sup>[6]</sup>。而关于旧热带地区苦苣苔科植物传粉的研究较少。

### 1.1 蜂类传粉

按照蜂类的物种,蜂类传粉可以分为2类,长舌蜂传粉(*Euglossine-pollinated*)和非长舌蜂传粉(*Non-euglossine-pollinated*)。在达尔文时代,人们第一次观察到雄性长舌蜂为某些兰花传粉的现象<sup>[6]</sup>,直到20世纪50、60年代才弄清二者之间的特异关系<sup>[7]</sup>。Dressler<sup>[8]</sup>和Wiehler<sup>[9]</sup>观察了美洲苦苣苔科植物的传粉过程,发现长舌蜂是其传粉者。根据野外观察,长舌蜂传粉的苦苣苔科植物主要为新热带苦苣苔(*Neotropical Gesneriaceae*),且可以分为2类:第一类是雌雄性长舌蜂在花蜜的吸引下为花传粉;另一类是只有雄性长舌蜂访问花并为花传粉, Dressler 只将此类称为“*Euglossine pollination*”。*Euglossini*族总称为长舌蜂,特征是前两节下唇须伸长,

包括6个属,最主要的传粉者为 *Apidae* (蜜蜂科), 其中 *Eufriesea*, *Euglossa*, *Eulaema* 和 *Euplusia* 4个属的雄蜂行第二类传粉方式<sup>[7]</sup>。

上述2类植物的花,因对长舌蜂的报酬不同,被称为花蜜花(*Euglossine-pollinated nectar flowers*)和芳香花(*Euglossine-pollinated perfume flowers*)。第一类花具有功能性蜜腺,雌雄性长舌蜂在寻找蜜腺取食花蜜的过程中为花传粉,如 *Episcia*, *Drymonia*, *Nautiocalyx*, *Paradrymonia* 等属;第二类花不具蜜腺或者是具有假蜜腺(不产生花蜜的蜜腺),但此类花具有气味腺(*Osmophore*),分泌的芳香物质吸引着雄性长舌蜂(*Male euglossine*),并为之用以来标记自己的领域和吸引雌蜂,如 *Sinningia tubiflora*<sup>[7, 10-12]</sup>。

蜂类也是古热带地区苦苣苔科植物的重要传粉者,如黄花牛耳朵(*Chirita lutea*),是新近发现的苦苣苔科唇柱苣苔属物种,仅发现于广西贺州市,它的访问者有蜜蜂(*Apis* sp.),方头泥蜂(*Crabro* sp.),无垫蜂(*Ameigilla* sp.)<sup>[13]</sup>。

蜂媒花一般在白天开放,为传粉者提供的报酬为花蜜或(和)花粉,具有以颜色或气味为基础的蜜腺,两侧对称,花冠常为明亮的颜色,但不会为红色,因为蜂看不见红色<sup>[14]</sup>。苦苣苔科蜂媒花通常为粗筒状、钟状或者漏斗状,开口较大,花冠颜色明亮如白色、蓝色、紫色、黄色等,白天开放<sup>[5, 15]</sup>。

### 1.2 蜂鸟传粉

在1881年, Trelease 第一次描述了蜂鸟传粉的现象<sup>[16]</sup>。在苦苣苔科中,蜂鸟传粉占很重要的地位,主要为新热带苦苣苔科传粉,大约占大岩桐亚科物种的60%,如分布在南半球的 *Rhabdothamnus*, *Mitraria*, *Sarmienta*, *Asteranthera* 等属,而为旧热带苦苣苔传粉很少见,仅有少数几个属,如 *Aeschynanthus*, *Agalmyla*<sup>[15, 17]</sup>。蜂鸟分布局限在西半球,主要分布于南美洲,这可能就是蜂鸟极少为旧热带苦苣苔科物种传粉的原因。

蜂鸟以取食花蜜为生,因高强度的飞行消耗很大,喙又长又窄,视觉敏锐、嗅觉差;与此相适应,蜂鸟媒花一般产蜜量大,花冠管状,且管部很长,颜色多为红色,少为其它颜色,没有气味<sup>[14-15]</sup>。红色花冠可以看成蜂鸟媒花的1个标志,一方面蜂鸟对红色很敏感,另一方面可以排除其它传粉动物,因为蝙蝠、蜂类对红色不敏感,从而减少无效传粉者造成的花粉损失<sup>[15]</sup>。

国外对苦苣苔科蜂鸟媒物种的传粉综合特征研究很多。1976年, Skog 就总结了蜂鸟媒花的特征。近年来,科学家们通过对各地苦苣苔科物种传粉生物学研究来探讨其传粉综合特征,如 Martén—Rodríguez 等对安

提列群岛上 19 种苦苣苔科植物传粉特性的研究,总结出不同传粉媒介物种的传粉综合特征。安提列群岛上蜂鸟媒的物种有 *Columnnea quercetii*, *Gesneria citrina*, *G. decapleura*, *G. pulverulenta* 等,它们共同的特征是都具有管状、黄色的花冠<sup>[18]</sup>。总的来说,苦苣苔科蜂鸟媒花的特征为:花冠管状,颜色多为红色,少为黄色或其它颜色,白天开放,且蜜腺在白天的产蜜量更多<sup>[15, 18, 19]</sup>。

### 1.3 蝙蝠传粉

蝙蝠是苦苣苔科植物另一类脊椎动物传粉者,仅为新热带苦苣苔科植物传粉。Moseley 在 1879 年第一次描述了蝙蝠作为传粉媒介的可能性<sup>[20]</sup>。传粉的蝙蝠一般属于 Phyllostomidae 科的 Glossophaginae 和 Phyllostonycterinae 2 个亚科,它们被花的气味所吸引,但这些气味可能是人不能感觉到的<sup>[21, 22]</sup>,以花蜜和花粉为食,具有长而窄的嘴和下颌,舌头可以伸出很长且舌尖具有像刷子一样的乳突<sup>[23]</sup>,这些特征使它们很容易取食到花粉和花基部的花蜜。蝙蝠传粉的苦苣苔科物种分布在 *Capanea*, *Drymonia*, *Kohleria*, *Gesneria*, *Rhytidophyllum*, *Sinningia* 和 *Paliavana* 几个属中,如 *Sinningia brasiliensis* 和 *Paliavana prasinata*<sup>[2, 24]</sup>。有些蝙蝠(如 *Glossophaga*, *Brachyphylla* 属的物种)能像蜂鸟一样停留在半空中飞行,一些传粉蝙蝠(如 *Leptonycteris nivalis*)没有这种本领,只能反复访问同一朵花<sup>[15]</sup>,访问花、取食花蜜或花粉的时候,额会触碰花的雌雄蕊,有的时候是下颌,这样在下次访问的时候为植物传粉<sup>[25, 26]</sup>。

与传粉蝙蝠的体型以及结构相对应,蝙蝠媒花一般比较大,很强壮(花冠壁较厚,肉质),花冠钟状,开口很宽,以方便蝙蝠将头伸到花冠内,并不损伤花部结构;花的颜色通常为雪白或者颜色单调,因为蝙蝠是色盲,并且在夜晚出没,白色在黑夜比较醒目;蝙蝠取食量大,花会产生大量的花粉或者花蜜<sup>[14]</sup>。

苦苣苔科蝙蝠媒花常为钟状或者短粗管状,花大,檐部两侧对称,开口宽大,花冠白色、黄色或绿色;与蝙蝠的夜行性相对应,花在晚间开放,蜜腺产蜜量高,并且在晚间达到高峰<sup>[15, 18, 24, 26]</sup>。

从花部特征分析,蛾类、蝶类、蝇类等也可能充当着苦苣苔科植物的传粉者,但仍没有野外证据证明<sup>[2]</sup>。其实,很多植物的花具有多种传粉特征,不只吸引一种传粉者。Baker 等就认为,非常少的物种只有一种访问者是有效传粉者,但没有一种植物只有一种访问者能从花或蜜腺中得到营养物质<sup>[27]</sup>。很多苦苣苔科植物能吸引不同传粉者,有着多种传粉媒介,只是各自的重要性不同而已<sup>[15]</sup>。

## 2 传粉媒介与蜜腺花蜜的关系

从上述叙述可知,不同传粉媒介的花蜜腺产蜜量不

同,以蝙蝠为媒和以蜂鸟为媒的花蜜产量较大。实际上,传粉媒介不同的花的花蜜组成以及量的变化也有差别。

Perret 等利用离子交换色谱分析了 *Sinningieae* 族 45 个物种花蜜中蔗糖、果糖、葡萄糖的含量,这些物种分别对应着不同的传粉媒介。蜂鸟媒和蜂媒花的花蜜中蔗糖占主要成分,蔗糖与己糖比大于 1,蝙蝠媒和蛾媒的蔗糖与己糖比小于 1;在花蜜糖浓度方面,蜂鸟媒与蜂媒花接近,分别为  $(23.9 \pm 10.6)\%$  和  $(28.7 \pm 10.6)\%$  (weight/total weight, wt/total wt),但蝙蝠媒的花蜜糖浓度较低,为  $(7.1 \pm 3.4)\%$ <sup>[28]</sup>。随后, SanMartin-Gajardo 和 Sazima 对 *Sinningia* 属所做的研究也支持了 Perret 的结论,蜂鸟媒和蜂媒花糖浓度高于蝙蝠媒花<sup>[19, 29]</sup>。

SanMartin-Gajardo 和 Sazima 对分布在巴西东南部 *Sinningieae* 族的 3 种植物(*Sinningia brasiliensis*, *Paliavana prasinata* 和 *P. sericiflora*)进行了传粉生物学研究。3 种植物的花都较大、强壮,花冠钟状、颜色白色或绿色、花蜜量大,这些都符合蝙蝠媒传粉的特征,但 *P. sericiflora* 并不是蝙蝠媒物种,而是蜂鸟媒。*S. brasiliensis* 和 *P. prasinata* 的花蜜量以及糖含量在午夜时达到高峰,而 *P. sericiflora* 在花期中,其花蜜量和糖含量没有明显变化。夜间产生糖浓度高、量多的花蜜与蝙蝠的夜行性相适应,更能符合蝙蝠的需求<sup>[24]</sup>。

花蜜量及变化与其传粉媒介的习性相对应,但传粉媒介不只是决定于此,还应与其花部结构特征、花期等结合。

## 3 避免自花传粉机制

自花传粉产生的后代可能会有近交衰退(Inbreeding depression)。然而,被子植物发展了各种各样的花部机制来阻止自交,如雌雄异熟(Dichogamy)、雌雄异位(Herkogamy)<sup>[14]</sup>。在苦苣苔科植物中,主要为 3 种避免自花传粉机制:(1)雄蕊先熟(Protandry),在同一花的柱头具有可授性之前,花药成熟开裂、花粉散落;(2)雌蕊先熟(Protogyny),同一花的花药成熟、花粉散落之前柱头具有可授性,花粉散落时不再具有可授性;(3)镜像花柱(Enantiostyly)<sup>[2]</sup>。前二种机制在其它科中已经讨论了很多<sup>[30-33]</sup>,这里不再赘述,着重讨论镜像花柱现象。

所谓镜像花柱,是指花柱在花水平面上向左(左花柱型, Left-styled)和向右(右花柱型, Right-styled)偏离花中轴<sup>[34]</sup>。具有镜像花柱的花又称为镜像花(Mirror-image flowers),可以分为单型和二型 2 种类型。单型镜像花柱(Monomorphic enantiostyly)是指一个植株上既有左花柱型又有右花柱型花;二型镜像花柱(Dimorphic enantiostyly)指一个植株上或者只有右花柱型花,或者只有

左花柱型花; 或者根据镜像花柱与传粉雄蕊偏转方向相同或相反, 分为非雌雄互补镜像花柱(Nonreciprocal enantiostyly)和雌雄互补镜像花柱(Reciprocal enantiostyly)<sup>[35]</sup>。镜像花柱现象在 Cyanastraceae, 蝶形花科(Papilionaceae), 紫茉莉科(Nyctaginaceae), 苦苣苔科(Gesneriaceae), 龙胆科(Gentianaceae), 茄科(Solanaceae), 鸭跖草科(Commelinaceae), 田葱科(Philydraceae), 雨久花科(Pontederiaceae), 异蕊草科(Tecophilaeaceae)等 11 科中有报道<sup>[36]</sup>。

苦苣苔科大岩桐亚科的非洲紫罗兰(*Saintpaulia teitensis*)和扭果苣苔属(*Streptocarpus*)<sup>[37]</sup>, 苦苣苔亚科的锈色蛛毛苣苔(*Paraboea rufescens*)具有镜像花柱现象<sup>[38]</sup>。非洲紫罗兰为单型镜像花柱, 即同一植株上既有左花柱型花又有右花柱型花, 主要的传粉者为 *Amegilla* 属的蜂类; 蜂着陆到花表面, 咬住花的一部分, 翼震动, 引起花高频率震动, 从而使花粉从花药中散落到蜂身上, 访问下朵花时为其传粉<sup>[39]</sup>。锈色蛛毛苣苔同样为二型镜像花柱, 且为雌雄互补镜像花柱, 即花柱偏转方向与可育雄蕊的相反, 2 种蜂 *Amegilla malaccensis* 和 *Nomia* sp. 是主要的传粉者。这些蜂在访问花时, 以头朝下尾朝上的体位进入花冠, 这样花粉站在蜂身体的一侧, 只有下次访问相反花柱型花时, 柱头才能接触到花粉, 从而避免了自花授粉<sup>[38]</sup>。

所有的这些机制都不能完全避免自花授粉, 这也是在缺少传粉者情况下的一种繁育保障(Reproductive assurance)<sup>[40]</sup>。蜂鸟媒的 *Gesneria citrina* 具有雌雄异熟现象, 雌蕊先熟, 但是在柱头具有可授性的第 2 天, 雌花阶段(柱头具有可授性, 花行使雌性功能)和雄花阶段(花粉成熟, 花行使雄性功能)发生重合, 从而允许了自花传粉的发生<sup>[41]</sup>。为了获得竞争力强的后代, 物种会采取各种机制减少自花传粉的发生, 但是为了维持物种的生存, 尤其是在恶劣的环境下, 物种会保持一定的自花传粉。

#### 4 展望

传粉生物学研究有助于物种繁育和保护。苦苣苔科具有很多观赏价值高的种类和处于濒危状态的种类, 应该花更大的精力去研究其传粉生物学。此外, 苦苣苔科植物传粉生物学研究还存在着一些问题; 国内在这一方面开展的工作还比较少, 中国的苦苣苔科资源非常丰富, 很多可以药用或做观赏植物, 但并没有开发出来。传粉生物学问题的研究及其阐明可以为苦苣苔科植物的人工繁殖提供理论依据, 有利于这些资源的保护和开发利用。

有很多苦苣苔科植物的传粉媒介是通过其传粉综

合特征推测得来的, 并没有野外观察的证据予以支持。因此, 此类植物的传粉生物学的研究上需要进行大量的野外工作, 用详细的调查数据来佐证。

传粉生物学研究应该与动物行为学相结合。植物物种与传粉媒介是协同进化的, 花部的各个结构的存在就是为了吸引传粉者、更好地繁殖后代。进行传粉生物学之前, 科研工作者先应熟知潜在的传粉者的形态结构特征及其行为特征, 系统地调查彼此间的关系, 从而做出合理的判断, 得出准确的结论, 推动相关研究的发展。

相比其它科植物, 对苦苣苔科植物传粉机制的研究还不是很深入, 用传统传粉生物学研究方法的同时, 也可以结合分子生物学、细胞生物学等手段来研究。

#### 参考文献

- [1] Weber A. Gesneriaceae: a scientific perspective [EM/OL]. Available from: [http://www.gesneriads.ca/Articles/Weber%20-%20Scientific%20Overview/Gesneriaceae\\_Article\\_Weber.htm](http://www.gesneriads.ca/Articles/Weber%20-%20Scientific%20Overview/Gesneriaceae_Article_Weber.htm).
- [2] Burt B. Studies on the Gesneriaceae of the old world XXIV; tentative keys to the tribes and genera [J]. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh, 1962, 24: 205-220.
- [3] 王印政, 于永福. 苦苣苔科中的奇葩 [J]. 大自然, 2000(1): 37.
- [4] Faegri K, van der Pijl L. The principles of pollination ecology [M]. Oxford: Pergamon Press, 1979.
- [5] Wiehler H. A synopsis of the neotropical Gesneriaceae [J]. Selbyana, 1983, 6(1-4): 12-19.
- [6] Crüger H. A few notes on the fecundation of orchids and their morphology [J]. J. Linn. Soc. London, Bot, 1865, 8: 127-135.
- [7] Dressler R. Pollination by euglossine bees [J]. Evolution, 1968, 22(1): 202-210.
- [8] Dressler R. Observations on orchids and Euglossine bees in Panama and Costa Rica [J]. Revista de Biología Tropical, 1968, 15(1): 143-183.
- [9] Wiehler H. New genera and species of Gesneriaceae from the neotropics [J]. Selbyana, 1977, 2(1): 67-132.
- [10] Dressler R. Why do euglossine bees visit orchid flowers? [J]. Atas Zoologia, 1967: 171.
- [11] Dressler R. Biology of the orchid bees (Euglossini) [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1982, 13(1): 373-394.
- [12] Williams N, Whitten W. Orchid floral fragrances and male euglossine bees; methods and advances in the last sesquidecade [J]. The Biological Bulletin, 1983, 164(3): 355.
- [13] 唐赛春, 蒲高忠, 潘玉梅, 等. 黄花牛耳朵(苦苣苔科)的传粉生物学 [J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(004): 328-333.
- [14] Zhang D Y. Plant Life-history Evolution and Reproductive Ecology [M]. Beijing: Science Press, 2004.
- [15] Skog L. A study of the tribe Gesnerieae with a revision of Gesneria (Gesneriaceae: Gesnerioideae) [J]. Smithsonian Contributions to Botany, 1976, 29: 1-182.
- [16] Trelease W. The fertilization of *Salvia splendens* by birds [J]. The American Naturalist, 1881, 15(4): 265-269.
- [17] Jones C, Rich P. Ornithophily and extrafloral color patterns in *Columnea florida* Morton (Gesneriaceae) [J]. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, 1972, 71(3): 113-116.

- [18] Marén-Rodríguez S, Almarales-Castro A, Fenster C B. Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers[ J ]. Journal of Ecology, 2009, 97(2): 348-359.
- [19] SanMartín-Gajardo I, Sazima M. Espécies de Vanhouttea Lem. e *Sinningia* Nees(Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores; interações relacionadas ao hábitat da planta e ao néctar[ J ]. Rev. Brasil. Bot. 2005 28(3):441-450.
- [20] Moseley H. Notes by a naturalist on the“ Challenger”[ M ]. MacMillan, 1879.
- [21] Allen G. Bats [ M ]. Massachusetts: Harvard University Press 1939: 368.
- [22] Kaisla J. The Egyptian fruit bat. *Rousettus aegyptiacus* Geoffr. (Megachiroptera: Pteropodidae) visiting flowers of *Bombax malabaricum* [ J ]. Ann Zool Fenn, 1966(3): 1-3.
- [23] Wille A. Muscular adaptation of the nectar-eating bats(subfamily Glossophaginae) [ J ]. Transactions of the Kansas Academy of Science (1903), 1954: 315-325.
- [24] SanMartín-Gajardo I, Sazima M. Chiropterophily in Sinningieae(Gesneriaceae); *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat-pollinated, but *P. sericiflora* is not. Not yet[ J ]. Annals of Botany, 2005 95(7): 1097-1103.
- [25] Sazima M, Buzato S, Sazima I. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil [ J ]. Annals of Botany, 1999 83(6): 705.
- [26] Vogel S. Chiropterophilie in der neotropischen flora. Neue mitteilungen II [ J ]. Flora, 1969, 158: 185-222.
- [27] Baker H, Cruden R, Baker I. Minor parasitism in pollination biology and its community function; the case of “*Ceiba acuminata*” [ J ]. Bioscience, 1971, 21(22): 1127-1129.
- [28] Perret M, Chautems A, Spichiger R, et al. Nectar Sugar Composition in Relation to Pollination Syndromes in Sinningieae(Gesneriaceae)[ J ]. Annals of Botany, 2001, 87(2): 267-273.
- [29] SanMartín-Gajardo I, Sazima M. Non-Euglossine bees also function as pollinators of *Sinningia* Species (Gesneriaceae) in Southeastern Brazil [ J ]. Plant Biology, 2004, 6(4): 506-512.
- [30] Bertin R, Newman C. Dichogamy in angiosperms [ J ]. The Botanical Review, 1993 59(2): 112-152.
- [31] Galloway L, Cigliano T, Gremski K. The contribution of display size and dichogamy to potential geitonogamy in *Campanula americana* [ J ]. International Journal of Plant Sciences, 2002, 163(1): 133-139.
- [32] Kubitzki K, Kurz H. Synchronized dichogamy and dioecy in neotropical Lauraceae [ J ]. Plant Systematics and Evolution, 1984, 147(3): 253-266.
- [33] Stout A. Dichogamy in flowering plants [ J ]. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1928, 55(3): 141-153.
- [34] Barrett S, Jesson L, Baker A. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants [ J ]. Annals of Botany, 2000, 85 (Supplement A): 253-265.
- [35] Jesson L, Barrett S. The comparative biology of mirror-image flowers [ J ]. International Journal of Plant Sciences, 2003, 164(S5): 237-249.
- [36] 林玉, 谭敦炎. 被子植物镜像花柱及其进化意义 [ J ]. 植物分类学报, 2007, 45(6): 901-916.
- [37] Harrison C, Molle, Cronk M Q. Evolution and development of floral diversity in *Streptocarpus* and *Saintpaulia* [ J ]. Annals of Botany, 1999, 84(1): 49.
- [38] Gao J Y, Ren P Y, Yang Z H, et al. The pollination ecology of *Paraboea rufescens* (Gesneriaceae): a buzz-pollinated tropical herb with mirror-image flowers [ J ]. Annals of Botany, 2006, 97(3): 371-376.
- [39] Martins D. Pollination observations of the African violet in the Taita Hills Kenya [ J ]. Journal of East African Natural History, 2008 97(1): 33-42.
- [40] Lloyd D. Self and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization [ J ]. International Journal of Plant Sciences, 1992 153(3): 370.
- [41] Chen X S, Marén-Rodríguez S, Li Q J, et al. Potential autonomous selfing in *Gesneria citrina* (Gesneriaceae), a specialized hummingbird-pollinated species with variable expression of herkogamy [ J ]. Journal of Integrative Plant Biology, 2009, 51(10): 973-978.

## Study Advance on Pollination Biology of Gesneriaceae

TAN Ying<sup>1,2</sup>, TANG An-jun<sup>3</sup>, LONG Chun-lin<sup>1</sup>

(1. Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650204; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; 3. College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 400047)

**Abstract:** According to the distribution of Gesneriaceae, it can be divided into two groups: neotropic Gesneriaceae and paleotropic Gesneriaceae. The mainly pollinators of neotropic Gesneriaceae are vertebrates, while the pollinators of paleotropic Gesneriaceae were invertebrates. As reported by some studies, bees, hummingbirds and bats act as vectors of pollen for plants from Gesneriaceae. Plants pollinated by different vectors had different pollination syndromes, especially the floral traits. Pollinators were also related with the volume and composition of nectar, which were in accordance with the habits of pollinators. To avoid self-pollination, some Gesneriaceae plants have developed mechanisms such as protandry, protogyny and enantiostyly. However, these plants also take self-pollination, especially in harsh environment.

**Key words:** Gesneriaceae; bee; hummingbird; bat; self-pollination