

學術論述

花粉－胚珠比與花藥－胚珠比： 被子植物繁殖系統的參考指標

曾喜育¹ 呂福原² 歐辰雄³ 邱清安⁴

(收件日期：民國 96 年 9 月 12 日、接受日期：民國 97 年 3 月 21 日)

【摘要】 花粉－胚珠比係指開花植物之花粉數與胚珠數的比值，對植物之繁殖系統較花之形態更具有指標作用。本文檢閱相關文獻，以花粉－胚珠比來探討開花植物之繁殖策略改變、授粉生態、演化及系統分類等議題，發現除部份分類群外，花粉－胚珠比可視為一保守指標。因榕屬植物獨特之共生授粉生態系統及花粉粒極小之因素，本文藉由計數花藥－胚珠比取代花粉－胚珠比來探討榕屬植物與榕果小蜂之授粉生態與系統分類等問題。

【關鍵詞】 花粉－胚珠比、繁殖系統、授粉、榕屬植物、花藥－胚珠比

POLLEN-OVULE RATIO AND ANTHHER-OVULE RATIO: REFERABLE INDICATORS OF BREEDING SYSTEMS IN ANGIOSPERMS

Hsy-Yu Tzeng¹ Fu-Yuan Lu² Chern-Hsiung Ou¹ Ching-An Chiu³

(Received: September 12, 2007; Accepted: March 21, 2008)

【Abstract】 Pollen-ovule ratio (P/O) of the angiosperms, the ratio of pollen grains to ovules, can reflect more indications than floral morphology for the breeding systems. This article reviews numerous literatures about P/O to explore its relationship with breeding system, pollination ecology, evolution, and taxonomic, etc. Because of the special pollination mutualism ecology and the minute pollen size of *Ficus*, anther/ovule ratio (A/O) substitutes for P/O to

¹ 國立中興大學森林學系助理教授，40227台中市國光路250號

Assistant Professor, Department of Forestry, National Chung-Hsing University, 250 Kuokwang Rd., Taichung 40227, Taiwan.

² 國立嘉義大學森林暨自然資源學系教授，60004嘉義市學府路300號

Professor, Department of Forestry, National Chiayi University, 300 University Rd., Chiayi 60004, Taiwan.

³ 國立中興大學森林學系教授，40227台中市國光路250號

Professor, Department of Forestry, National Chung-Hsing University, 250 Kuokwang Rd., Taichung 40227, Taiwan.

⁴ 雪霸國家公園管理處保育研究課課長，36443苗栗縣大湖鄉富興村水尾坪100號（通訊作者）。

Chief of Conservation and Research, Shei-Pa National Park Headquarters, 100 Shueiweiiping, Fusing Village, Dahu Township, Miaoli County 36443, Taiwan. Corresponding Author, E-mail: fagus@snp.gov.tw

explore their pollination ecology and phylogeny.

【Key words】 Pollen-ovule ratio (P/O), Breeding system, Pollination, *Ficus*, Anther-ovule ratio (A/O)

I、前言

高等植物的授粉模式可概分為雜交授粉 (Cross-pollination) 與自交授粉 (Self-pollination)，其中具自交不親和性與絕對異花授粉的種類，所產生的花粉數通常比其他具自交親和性 (Self-compatibility) 及自花授粉的親緣類群要高出甚多 (Cruden, 1977, 2000; Cruden and Jensen, 1979; Cruden and Miller-Ward, 1981; Short, 1981; Preston, 1986; Philbrick and Anderson, 1987; Vasek and Weng, 1988; Mione and Anderson, 1992; Sharma *et al.*, 1992; Mazer and Hultgård, 1993; Jurgens *et al.*, 2002; Jacquemart, 2003; Wang *et al.*, 2004; Jennifer and Simpson, 2004)。然而，由上述大部份研究成果發現，在不同授粉模式之親緣種間，其子房內胚珠數並無顯著地差異；這些植物由異花授粉演化至自花授粉的繁殖策略改變，其每一步驟皆伴隨著明顯的花粉-胚珠比 (Pollen-ovule ratio, P/O 值) 之降低 (Cruden, 1977, 2000)。

P/O 值是被子植物之花粉數與胚珠數的比值，其可反映植物在授粉過程中使子房內胚珠受精後的最大結實量；亦即愈有效的授粉模式，其 P/O 值應愈低 (Cruden, 1977, 2000; Cruden and Jensen, 1979; Cruden and Miller-Ward, 1981; Jurgens *et al.*, 2002)。在各類授粉模式中，自花授粉 (Autogamous) 類型的 P/O 值常比異花授粉 (Xenogamous) 種類低，其中以閉花授粉 (Cleistogamous) 植物 (絕對自花授粉) 的

P/O 值最低，此現象反映出 P/O 值與繁殖系統 (Breeding system) 的類型有關；此外，以風媒授粉 (Anemophily) 的植物，其 P/O 值明顯要比以動物授粉 (Zoomophily) 的親緣種來得高，前者花粉產量要比後者高出許多，顯示 P/O 值與授粉方式有關 (Cruden, 1977)。由於異花授粉與自花授粉植物的遺傳與生態特性不同，釐清繁殖系統將有助於瞭解物種之生活史 (Life history) 與演化 (Preston, 1986)。對植物的繁殖系統而言，P/O 值比花的形態特徵更具有指標作用 (Cruden, 1977, 2000; Cruden and Miller-Ward, 1981; Queller, 1984; Mione and Anderson, 1992)。

本報告檢閱以往文獻，利用 P/O 值來探討植物繁殖策略的轉變、演化及分類等問題；同時，藉由花藥-胚珠比 (Anther-ovule ratio, A/O)，探討榕屬植物 (*Ficus*) 與榕果小蜂 (Fig wasp) 之共生授粉生態 (Pollination mutualism ecology) 與系統發育 (Phylogeny) 之間的關係。

II、影響 P/O 值的因子

(I) 繁殖系統與 P/O 值的關係

植物的繁殖系統與 P/O 值的大小具有直接關係 (Cruden, 1977; Short, 1981; Queller, 1984; Sharma *et al.*, 1992)。開花植物具有多樣的繁殖系統，一部分種類傾向完全自交或完全雜交，另一部分植物同時兼具自交及雜交，每一種繁殖系統各具有其優劣之處。由系統發育的觀點來看，

一般認為自交受孕 (Self-fertilizing) 的種類源自其雜交受孕 (Cross-fertilizing) 的親緣種，其經由一系列形態、構造等特化演化而來 (Stebbins, 1957)；在雜交受孕演化至自交受孕的過程中，P/O 值伴隨著顯著的下降 (Cruden, 1977)。此種轉變的證據，可以由不同自交與雜交的親緣種間或種內族群間比較發現，前者通常具有特殊的生態適應表現，例如特化的花粉傳遞機制 (雄蕊在開花前伸長並接觸到柱頭，進而釋放花粉至柱頭等)、種子傳播的特化、生命週期 (life cycle) 由多年生轉變成 1 年生等 (Stebbins, 1957; Short, 1981; Wyatt, 1984; Barrett and Shore, 1987; Sharma *et al.*, 1992)。

Cruden (1977) 研究 96 種的開花植物 (多為兩性花) 發現，不同繁殖系統的 P/O 值具有顯著差異 (表 1)，閉花授粉植物的平均 P/O 值僅 4.7 ± 0.7 (雜交指數 outcrossing index, OCI = 0)，異花授粉植物的平均 P/O 值達 $5,859.2 \pm 936.5$ (OCI = 5)，隨著雌雄配子雜交可行性的增加，花粉與胚珠比值亦增加。在 Cruden 之後的學者們分別以科 (Family)、屬 (Genus) 做為比較的基本單位，並以 P/O 值探討相近類群間的變異及其演化關係 (Cruden and

Jensen, 1979; Preston, 1986; Sharma *et al.*, 1992; Philbrick and Anderson, 1987; Vasek and Weng, 1988; Mione and Anderson, 1992; Knudsen and Olesen, 1993; Mazer and Hultgård, 1993; Gallardo *et al.*, 1994; Jacquemart, 2003)；研究結果均顯示，P/O 值在自交與雜交類群間多呈現顯著的差異，即自交親和性愈高者，其 P/O 值愈低，顯示 P/O 值可做為繁殖系統的良好指標。

開花植物自交親和性增加而伴隨著 P/O 值降低的現象，與昆蟲近親交配 (Sib mating) 的區域交配競爭 (Local mate competition) 相類似 (Charnov, 1982)。Queller (1984) 依性別分配理論 (Sex allocation theory) 的資源交易 (Resource trade-off) 觀點，證實自交親和性與 P/O 值成反比。對多數的相近類群而言，自交親和種的 P/O 值明顯地比自交不親和種為低 (Cruden, 1977; Cruden and Jensen, 1979; Short, 1981; Preston, 1986; Philbrick and Anderson, 1987; Vasek and Weng, 1988; Mione and Anderson, 1992; Sharma *et al.*, 1992; Mazer and Hultgård, 1993; Jurgens *et al.*, 2002; Hammer, 2005)；但也有部份種類例外，如粉花凌霄屬 (*Pandorea*, 紫葳科 Bignoniaceae) (James and Knox, 1993)、

表 1 繁殖系統與平均花粉—胚珠比 (P/O) 之關係，OCI 表示雜交指數

Table 1 Breeding systems and mean pollen-ovule ratios of species, OCI indicate out-crossing index (Cruden, 1977)

OCI	Breeding System	Number species	P/O (mean \pm S.E.)	log P/O (mean \pm S.E.)
0	Cleistogamy	6	4.7 ± 0.7	0.65 ± 0.07
1	Obligate autogamy	7	27.7 ± 3.1	1.43 ± 0.05
2	Facultative autogamy	20	168.5 ± 22.1	2.15 ± 0.06
3	Facultative xenogamy	28	796.6 ± 87.7	2.81 ± 0.05
4	Xenogamy	25	5859.2 ± 936.5	3.65 ± 0.06

天南星科 (Araceae) (Chouteau *et al.*, 2006a, b)。

(II) 環境和生活史與 P/O 值的關係

植物的生活史及其族群的生育地環境亦會影響其繁殖系統 (Levin, 1972; Lord, 1980; Wyatt, 1984; Philbrick and Anderson, 1987; Armstrong and Irvine, 1989; Niesenbaum, 1992; Wang *et al.*, 2004)。不同的生育地的演替階段過程，會出現許多不同繁殖系統的種類 (Cruden, 1976, 1977)，在演替初期的生育地，植物傾向自交親和或自花授粉 (Baker, 1967)，在演替後期則多傾向異花授粉 (Bawa, 1974; Bawa and Opler, 1975)。Cruden (1976, 1977) 的研究發現，隨著演替階段的改變，植物的 P/O 值有顯著變化 (表 2)，絕對自交與絕對雜交的種類分別出現於演替階段的兩端，演替初期的植物，起初不是兼性自花授粉 (facultative autogamy)，就是兼性異花授粉 (facultative xenogamy)，例如錦葵 (*Malva neglecta*, 錦葵科 Malvaceae, P/O=226)、馬鞭草 (*Verbena bracteata*, 馬鞭草科 Verbenaceae, P/O=327) 等植物多為自花授粉，但有時亦可被小型授粉者如蜜蜂、螞

蟻等授粉，進而出現部份的雜交現象；尤其在乾燥地區或在授粉者不確定的情況下，此將有助於兼性自花授粉植物於演替較後期的環境中拓殖。反之，在授粉媒介缺乏或不定的情況下，即使絕對異花授粉或兼性異花授粉的種類也可能會出現自交親和，例如報春花科 (Primulaceae) 仙客來屬 (*Cyclamen*) 的 *C. balearicum* (Affre *et al.*, 1995) 和 *C. creticum* (Affre and Thompson, 1997)。

Affre *et al.* (1995) 發現 *C. balearicum* 不同族群的 P/O 值 ($\log P/O=3.21\sim 4.14$) 可歸屬於 Cruden (1977) 所定義的絕對異花授粉，但在真實環境下，若缺乏可靠的授粉者時，部份族群開始變得傾向於自交而出現兼性異花授粉，其成因可能係受冰期更替和森林破壞而形成的破碎化 (Fragmentation) 與隔離 (Isolation) 所致。同時，Affre *et al.* (1995) 也依據柱頭與雄蕊距離證明，*C. balearicum* 具有自花授粉的能力，顯示出柱頭-雄蕊距離亦可做為繁殖系統的另一種指標。Affre and Thompson (1997) 之研究表明，*C. creticum* 的 P/O 值高達 25,700，可視為絕對異花授

表 2 花粉-胚珠比(P/O)與演替階段之相互關係

Table 2 Correlations between pollen-ovule ratios and succession stage (Cruden, 1977)

Succession stage	Number species	P/O (mean \pm S.E)	$\log P/O$ (mean \pm S.E.)
Highly disturbed	23	135.6 \pm 23.5	1.93 \pm 0.09
Early succession	24	588.7 \pm 100.3	2.65 \pm 0.07
Late succession pollinators unpredictable	23	1877.4 \pm 423.6	3.09 \pm 0.09
Late succession pollinators predictable	25	7251.5 \pm 1396.1	3.72 \pm 0.10

粉，但酵素電泳分析 (Enzyme electrophoresis analysis) 卻顯示族群內絕大多數的基因座缺乏異型結合子 (Heterozygote)，顯示族群內自交授粉旺盛，此代表著 P/O 值對於 *C. creticum* 不是一個理想的指標，而柱頭—雄蕊距離可能取代 P/O 值而為繁殖系統之指標。其原因可能是：(1)在缺乏花蜜 (nectar) 的情況下，花粉對於授粉者是一個重要的吸引物質，所以當植物傾向自交時，保持高 P/O 值是可被預期的；(2)自交可能是近期才發生的，而 P/O 值並未和其他自交類群一樣隨之改變 (Affre and Thompson, 1997)。

P/O 值在種內各族群間可能因環境(生育地環境、授粉者有無)、基因型 (genotype)、個體變異 (例如花大、行異花授粉者，其 P/O 值要比花小、行自花授粉者高) 等因素而呈現顯著差異 (Cruden, 1976; Vasek and Weng, 1988; James and Knox, 1993; Ramsey, 1993)。James and Knox (1993) 在絕對異花授粉不同基因型的粉花凌霄 *Pandorea pandorana* 與紅心花 *P. jasminoides* 的研究發現，其 P/O 值較 Cruden (1977, 2000) 的標準低甚多，且不同基因型的花粉與胚珠數，以及 P/O 值皆呈現顯著的差異，此結果可能顯示 P/O 值對粉花凌霄屬的繁殖系統而言不是一個決定性的指標。Short (1981) 在鼠麴草族 (Gnaphaliinae) 的植物研究指出，P/O 值除了反映種間頭狀花序的形態差異外，在種內族群間亦有顯著差異；在連續數年的調查也發現，少數種類的 P/O 值在相同族群內不同年份間亦有明顯的差異。Wyatt (1984) 在 *Arenaria uniflora* (石竹科

Caryophyllaceae) 的 9 個族群研究發現，P/O 值於不同年度差異不明顯，但在不同族群間呈顯著差異，反映族群間雜交率的不同 (因族群間不同程度的雄性先熟 (Protandry) 及花的壽命 (Flower life span) 所致)，即雜交率高的族群其 P/O 值高；然而，不同族群間的花粉數與 P/O 值皆呈現顯著變異，每個子房內胚珠數在不同族群間不甚穩定。這個現象亦反映在聖誕鐘 (Christmas bell) (*Blandfordia grandiflora*, 百合科 Liliaceae) 不同族群間，聖誕鐘具雜交的沿海族群，其 P/O 值要比自交親和性的高原族群高出 2 倍，比較發現後者的花粉數量不僅顯著減少，在胚珠與種子生產卻比沿海族群顯著高出甚多，顯示高原族群比沿海族群投資較多的資源在雌性功能上 (Ramsey, 1993)。Wyatt (1984) 和 Ramsey (1993) 認為 P/O 值在花粉數與胚珠數的演化動態影響是混沌不明的，資源在花粉與胚珠間的分配必需分開並各視為獨立的特徵來研究其授粉的演化。類似的情形亦出現在柯羅石竹 (*Colobanthus squarrosus*) (Sneddon, 1999)。上述的研究結果可能顯示環境與遺傳的差異，或是兩者交互作用下，花粉數與胚珠數可能具不同的演化速率所致。

相對於具有兩性花或單性花的雌雄同株 (Monoecious) 植物而言，雌雄異株 (Dioecious) 的開花植物在性別功能上分屬不同的植株，基本上已是雜交繁殖系統，屬於絕對的異花授粉。Mione and Anderson (1992) 比較 22 種茄屬 (*Solanum*) 植物發現，雌雄異株的 *S. appendiculatum* 之 P/O 值 (10,655) 高於其他雌雄同株種類，但也

有低於雌雄同株的 *S. sanctaemarthae* (23,839)、*S. taeniotrichum* (14,056) 的情況發生。參照 Cruden (1977) 之研究結果 (表 1)，*S. appendiculatum* 仍高出其絕對異花授粉植物的平均值 (5,859) 甚多。

在研究雌雄異株開花植物的 P/O 值時，除單獨比較雌、雄之單一朵花外，仍需考慮雌、雄植株在整個族群中的比例 (性別比 Sex ratio, M/F)，及雌、雄之單株平均生產的花朵數目等。性別比之表現係雌、雄植株於環境資源下的個體存活率，亦即在某一環境條件下所表現的最佳性別比率，此即所謂的環境性別決定 (Environmental sex determination, ESD)。但雌雄異株植物也會隨著不同階段的生活史而改變其性別比，或同時擁有 2 種性別 (Diphasy)。Armstrong and Irvine (1989) 研究雌雄異株的肉荳蔻 (*Myristica insipida*, 肉荳蔻科 Myristicaceae) 發現，在兩種不同生育地條件下的性別比呈現顯著差異 (1.34 v.s. 1.57)，其 P/O 值分別是 16,219 v.s. 19,003，皆較 Cruden (1977) 所提之絕對異花授粉的平均值高出 3 倍以上；此現象反映出除了繁殖系統、偏雄的性別比等因素外，肉荳蔻在授粉過程中，以花粉作為授粉者之報酬的授粉方式亦是導致 P/O 值偏高的可能原因。

Niesenbaum (1992) 研究雌雄異株的釣樟 (*Lindera benzoin*, 樟科 Lauraceae) 發現，雌、雄個體的比例在日照與遮蔭兩種生育地環境雖然沒有顯著差異，但在遮蔭的生育地有較多的雄株出現；由於雄株產生的雄花亦較雌株產生的雌花為多，以致釣樟的 P/O 值在遮蔭處比較高，此現象可

能顯示釣樟的雌株對環境的要求較雄株為高。另一方面亦反映出，釣樟在遮蔭處的 P/O 值較高可能係為彌補授粉者的不足；但對結實率而言，授粉者的存在要比高的 P/O 值來得有效。

此外，另有一些種類，其 P/O 值可能會因具有無性繁殖的能力，而伴隨著較低的 P/O 值，例如 *Wurmbea dioica* (百合科) 為雜性花—雌雄異株 (Polygamo-dioecious) 的種類，通常是雜交授粉，但卻具有非常低的 P/O 值 (P/O=818，一般而言，雌雄異株種類的 P/O 值大於 10,000)，這現象可能係因其可產生不定芽的特性使然 (Short, 1981)。

Waller (1980) 研究環境因子對鳳仙花 (*Impatiens capensis*) 繁殖系統的影響發現，在自然族群中，強光及適當濕度下，鳳仙花傾向雜交；在低光、乾旱環境下，鳳仙花傾向產生較多的閉花授粉花，此現象顯示出環境因子如光度、濕度等對繁殖系統的影響。Waller 亦發現，除生育地環境的影響外，鳳仙花在不同月份生長的植株、植株枝條的高度等因素對其繁殖系統也有影響，通常開花授粉花的高峰期較閉花授粉花更早出現 (開花授粉花的高峰期在 8 月，閉花授粉花的高峰期在 9 月)，且多發生在植株上較高的枝條部位。此結果亦反映在開花授粉花與閉花授粉花在授粉結實至成熟所需發育時間差異，開花授粉花的果實成熟要比閉花授粉花的果實來得長，而溫度可能是影響開花授粉花結果的主要因子 (Schemke, 1978; Water, 1979, 1980)。鳳仙花的開花與閉花授粉花生產高峰期的轉變反映不同的環境狀態，其繁

殖系統的轉變常是受到季節變動的約束，以及授粉過程和種子成熟所達成的一種交易 (Trade-off)；即開花授粉花與閉花授粉花的花季高峰相互錯開，在時間及資源分配上佔據不同的區段 (Waller, 1980)。

Lord (1980) 也發現野芝麻 (*Lamium amplexicaule*, 唇形科 Labiateae) 的 P/O 值隨著不同月份生長的族群、植株的節間數、花的位置而改變。野芝麻具總狀聚繖花序，在愈近基部的節間花愈早開，隨著節間增加，其花愈晚開。伴隨植株 (花序) 的生長發育，植株養分供給在花序發育初期尚可滿足，每朵花投資在花粉的資源漸增，P/O 值亦漸增；花序發育到後期，由於花序上的花增多，加上授粉後果實發育對養分的強烈競爭，致使養分減少投資在花粉及花的各部位，P/O 值亦隨著降低。類似的情形亦發生在歐洲油菜 *Brassica napus* (十字花科 Cruciferae) (Damgaard and Loeschche, 1994)、*Clarkia unguiculata* (柳葉菜科 Onagraceae) (Mazer and Dawson, 2001)、納茜菜 *Nartheicum asiaticum* (百合科) (Ishii and Sakai, 2002)、刺芹 *Eryngium alinum* (繖形科 Apiaceae) (Gaudeul and Till-Bottraud, 2004)、巨腰果木 *Anacardium excelsum* (漆樹科 Anacardiaceae) (Bhattacharya, 2005)。此反映出植物本身對繁殖器官的營養供需情形、生活史階段或授粉者之授粉行為等皆會影響植物的 P/O 值。

(III) 花粉粒大小與 P/O 值的關係

Cruden and Miller-Ward (1981) 研究 17 種植物的結果顯示，絕對異花授粉植物中，P/O 值較低植物之花粉粒大小 (Pollen

size) 通常比 P/O 值較高者為大；因此，P/O 值除了與花粉數目有關外，亦與花粉粒的大小有關。具有較大表面積的花粉粒，可能有較多的物質、酵素 (enzymes) 及胸原 (Zymogens)，以增加花粉進入胚珠的機會。由於花粉粒之大小與數量在同一環境下達到資源分配的均衡，花粉粒大小與數量應為反比關係，所以花粉粒大小和 P/O 值亦成反比 (表 3)，即花粉粒愈大者，其 P/O 值愈小 (Cruden and Miller-Ward, 1981)。

Queller (1984) 依據性別分配理論推測兩性花在雌/雄的資源投資，若投資在雌/雄的資源比例為一常數，則 P/O 值與花粉粒大小成反比關係：

$$M = P \times R_p \quad (1)$$

$$F = O \times R_o \quad (2)$$

M 為投資在花粉的資源，P 為花粉粒數， R_p 為產生每一花粉粒所需的能量；F 為投資在胚珠的資源，O 為胚珠數， R_o 為產生每一胚珠所需的能量；其中， R_p 及 R_o 包含產生花粉及胚珠之任何形式的投資資源。

$$M/F = PR_p/OR_o \quad (3)$$

$$P/O = (M/F) (R_o/R_p) \quad (4)$$

$$\log P/O = \log (M/F + R_o/R_p) \quad (5)$$

花粉粒大小會影響 R_p 的分配，因此花粉粒大小也會與 R_o/R_p 呈負相關；由於花粉粒大小與 M/F 不具絕對關係，所以花粉粒大小與 P/O 值呈負相關 (公式 4)。

雖然 Cruden and Miller-Ward (1981) 的研究結果與 Queller (1984) 的理論推測均顯示花粉粒大小與 P/O 值成負相關，然

表 3 花粉-胚珠比(P/O)與柱頭面積/授粉者攜粉面積比等 6 項變數間之相關分析

Table 3 Pearson correlation coefficients for 17 comparisons involving seven variables

	Pollen-ovule ratio	$\frac{\text{Stigmatic area}}{\text{Pollen-bearing area}}$	Pollen grain surface area	Sigmatic area	Number of pollen grains/flower	Number of ovules/flower
Stigmatic area	-0.808*					
Pollen-bearing area						
Pollen grain surface area	-0.864*	0.661*				
Stigmatic area	-0.619		0.524			
Number of pollen grains per flower		-0.332	-0.605	-0.020		
Number of ovules per flower		0.455	0.246	5.574	0.521	
Pollen-bearing area of pollinator	0.164		-0.137	0.516	0.478	0.304

*Correlation significant ($p < 0.003$) with two-tailed test of significance (Cruden and Miller-Ward, 1981)

而在其他研究，如眼子菜科 (Potamogetonaceae) (Philbrick and Anderson, 1987)、鹿蹄草科 (Pyrolaceae) (Knudsen and Olesen, 1993) 及紫雲英屬 (Gallardo *et al.*, 1994) 等親緣種間植物，或是某些植物的種內族群間 (Affre and Thompson, 1997; Delesalle and Mazer, 1995; Affre *et al.*, 1997) 等研究結果顯示，花粉粒大小與 P/O 值並沒有呈現顯著的相關。又如 Mione and Anderson (1992) 在茄屬 *Basrthrum* 節的研究發現，花粉粒大小與花粉數成反比，但花粉粒大小與 P/O 值沒有明顯的負相關；Mione and Anderson 比較節 (Section) 內各類群時發現，花粉粒大小與 P/O 值在種子多及自交親和的類群中成負相關。然而，在錦葵科 *Tarasa* 屬的花粉粒大小卻與 P/O 值成明顯正相關，多年生兩倍體 (Diploid) 種類的 P/O 值較一年生四倍體 (Tetraploid) 明顯高出甚多，這結果可能為增加四倍體在不良環境 (高海拔、少授粉者、生長季短等) 成功拓殖的機會，確保由異花授粉改變至

自花授粉的繁殖成功，藉由降低其他形態的支出 (個體及花的大小) 以增大花粉粒有關 (Jennifer and Simpson, 2004)。因此，較令人持疑的是，Cruden and Miller-Ward (1981) 的研究多較無親緣關係的種類，而 Queller (1984) 的理論推測又以 Cruden and Miller-Ward (1981) 的結果為基礎，以致於在上述科、屬、節內相近種間的花粉粒大小與 P/O 值沒有相關。上述結果顯示，花粉粒大小與花粉數量間的關係是非常複雜的，其間的能量、物質投資關係尚難以釐清，亦即花粉粒大小與 P/O 值可能存在不同型式的資源分配，或是反映出 P/O 值不適合作為雌/雄資源分配的指標。

(IV) 柱頭面積/授粉者攜粉面積比與 P/O 值的關係

Small (1988) 研究豆科苜蓿屬 (*Medicago*) 植物發現，隨著柱頭面積 (Stigma area, SA) 增大，大多數種類的 P/O 值愈小，其可能反映柱頭面積愈大，花粉

可成功到柱頭的機會愈大，進而減少花粉數量或增大花粉大小。此現象亦在仙人掌科 (Cactaceae)、葫蘆科 (Cucurbitaceae)、柳葉菜科及紫茉莉科 (Nyctaginaceae) 的種類中發現，但在紫草科 (Boraginaceae) *Cryptantha* 屬、豆科鐵刀木屬 (*Cassia*) 及山龍眼科 (Proteaceae) *Isopogon* 屬等植物卻具有較小的柱頭面積、微小的花粉粒及高的 P/O 值，反映出花粉數目和大小與柱頭面積的關係並非可以簡單利用性別功能的模式加以驗證 (Cruden, 2000)。

除了柱頭面積會影響授粉之效率外，授粉者的攜粉面積 (pollen-bearing area, PBA) 亦是影響因子之一 (Cruden and Jensen, 1979; Cruden and Miller-Ward, 1981)。Cruden (2000) 認為授粉者的攜粉面積愈大，其可攜帶的花粉數愈多，兩者應是呈現正相關。Cruden and Miller-Ward (1981) 以 19 種絕對異花授粉的種類為材料，驗證柱頭面積相對於授粉者攜粉面積比 (SA/PBA of the pollinator) 與 P/O 值呈顯著負相關 (表 3)；即柱頭面積相對於授粉者攜粉面積比愈大者，其 P/O 值相對愈小 (Cruden and Miller-Ward, 1981; Cruden, 2000; Wang *et al.*, 2004)。此現象在花柱草屬 (*Stylidium*，花柱草科 Stylidiaceae) 亦得到相同的驗證，但在鐵刀木屬、*Isopogon anethifolius* 等種類卻發現，其柱頭面積相對於授粉者攜粉面積比非常小，而 P/O 值卻很高 (Cruden, 2000)。

(V) 授粉機制與 P/O 值的關係

除了柱頭面積相對於授粉者攜粉面積比的影響外，花粉壽命、花粉在授粉者身上的時間等因素亦會影響花粉到達柱頭的

機會，但可預期的，擁有愈有效的授粉者之植物，其 P/O 值將會愈小。有一些植物在花粉的傳遞單位上作了相當大的改變，即產生多粒花粉，例如柳葉菜科、蘇木科 (Caesalpiniaceae)、含羞草科 (Mimosaceae)、鹿蹄草科、大苞薑屬 (*Caulokaempferia*) 等植物的花粉壁會產生粘性的絲狀物 (Viscin tread) 或外壁連結 (Exinal connection)，使多個花粉形成連結的多粒花粉 (Polyads)，或稱之為花粉單元 (Pollen unit, PU) (Kenrick and Knox, 1982; Vasek and Weng, 1988; Knudsen and Olesen, 1993; Baranelli *et al.*, 1995; Wang *et al.*, 2004, 2005)。

蘿藦科 (Asclepiadaceae)、蘭科 (Orchidaceae) 等植物則由更多的花粉粒形成花粉團塊 (pollinia) (Cruden, 1977; Cruden and Jensen, 1979; Nazarov and Gerlach, 1997; Wyatt *et al.*, 2000)。這一類具有多粒花粉或花粉團塊的植物通常為絕對異花授粉，或至少為同株異花授粉 (Geitonogamy)，其 P/O 值介於 1~900，此與一般異花授粉植物的 P/O 值平均值 (約 5,800) 有明顯偏低的現象。雖然這類植物投資在花粉的能量達到最小，亦反映在少量的花粉團塊產生，如果授粉成功，這一類具有花粉團塊的植物將會有足夠的花粉數讓子房內的胚珠達到最大的受孕，即反映在高度種子結實率 (Cruden and Jensen, 1979; Vasek and Weng, 1988; Knudsen and Olesen, 1993; Baranelli *et al.*, 1995)，這即是所謂「彩金式」的繁殖方式 (Sweepstake reproduction) (Cruden, 1977)。如此低的 P/O 值在演化上亦反映

出這一類具多粒花粉或花粉團塊的植物，通常具有獨特而有效的授粉方式 (Wyatt, 1976; Cruden and Jensen, 1979)。

此外，Wyatt *et al.* (2000) 進一步研究 38 種蘿藦科植物發現，雖然花粉團塊中的花粉數與子房內胚珠數成正比，但 P/O 值的平均仍多介於 1~2 之間；然而，蘿藦科植物極低的 P/O 值並沒有反映在繁殖系統或授粉效率 (Pollination efficiency) 上，其花粉黏結的演化與降低胚珠受到混合自交與雜交花粉的重擔 (Mixed load of self- and cross-pollen) 可能性有關。有趣的是，這種花粉團塊中花粉數、子房內胚珠數或 P/O 值的演化趨勢並沒有反映在分類親緣種間 (Taxonomic affinities)，而是表現在生態地理的壓力 (Ecogeographical pressures)，例如種子被取食或傳播、種子苗的建立，以及反映在不同的生活型 (Life form) 中。對於這一類異花授粉種類而言，異常低的 P/O 值或許是個特例。

天南星科具獨特的佛焰花序 (Spadiciform inflorescence)，無論是兩性花 (Bisexual flower) 或單性花 (Unisexual flower) 的佛焰花序，花序內的雌、雄花皆為異時成熟 (Dichogamy)，其花序的授粉行為可被視為單一朵花，為一個主要的授粉單元。因此，天南星科的花序 P/O 值要比單一朵花的 P/O 值來得有意義 (Chouteau *et al.*, 2006a)。Chouteau *et al.* (2006b) 進一步研究發現，天南星科的 P/O 值並未隨著繁殖系統的改變而改變，有些兼性異花授粉種類的 P/O 值反而要比絕對異花授粉者 (Obligatory xenogamous) 高出甚多，此與 Cruden (1976, 1977, 2000) 所訂標準值

之差異非常大。Chouteau *et al.* (2006a, b) 的分析結果顯示，P/O 值的高低與佛焰花序型式 (單性花 vs. 兩性花)、開花週期 (Floral cycle) 及生長模式 (Growth mode) 有關，反映天南星科獨特的花序構造與授粉模式。

依 Cruden (1977) 的標準及授粉研究發現，染料木族 (Genisteae, 蝶形花科 Papilionacea) 高 P/O 值屬於絕對異花授粉至兼性異花授粉類群，進一步分析結果顯示，花粉釋放方式與 P/O 值呈顯著相關，即花藥具特化爆裂機制 (Specialized explosive mechanism) 的分類群其 P/O 值最高，這亦反映在其花僅允許昆蟲只有一次訪花機會的授粉模式 (Lopez *et al.*, 1999)。在薑科 (Zingiberaceae) 的研究發現，其 P/O 值在各類繁殖系統中要比 Cruden (1977) 的標準或其他研究者來得低，Wang *et al.* (2004) 推測其原因與高度有效的授粉機制有關。此外，在石竹亞科 (Caryophylloideae) 的研究發現 (Jurgens *et al.*, 2002)，除了有效的授粉機制、繁殖系統的影響外，生命週期 (一年生 vs. 多年生)、自交親和性、性別系統 (Sexual system) 等因子亦會影響石竹亞科的 P/O 值。

(VI) 花蜜與 P/O 值的關係

對相同的繁殖系統及相近的分類群間而言，若開花植物以花粉取代花蜜做為對授粉者的回饋時，理論上必會產生多量的花粉做為授粉者之報償；可以預期的是，以花粉作為報償的種類，其 P/O 值將比以花蜜為報償來得較高 (Mione and Anderson, 1992; Cruden, 2000)。然而，在聖誕鐘的不同族群研究發現，具自交親合性的高原

族群，其 P/O 值要比沿岸族群者來得低，但兩族群的花蜜產量卻沒有顯著差異 (Ramsey, 1993)。此外，比較鹿蹄草科的 P/O 值發現，愛冬草 (*Chimaphila umbellata*)、單側花 (*Orthilia secunda*) 等產蜜種類中，前者 P/O 值屬於較低的，而後者的 P/O 值卻是鹿蹄草科中最高的，反映出花蜜與 P/O 值的關係似乎沒有明顯關係 (Knudsen and Olesen, 1993)。因此目前有關於花蜜與 P/O 值的關係尚只停留在定性的推論，兩者的關係仍有待釐清。

(VII) 種子大小與 P/O 值的關係

同時具有自交 (閉花授粉) 及雜交 (開放授粉) 系統的鳳仙花，其胚珠數、種子大小隨著 P/O 值的不同而分為兩型，開放授粉花之胚珠數 (5)、種子數 (2~5) 較閉花授粉花之胚珠數 (2~3)、種子數 (1~3) 為高 (Waller, 1979)。比較鳳仙花之花的發育、種子成熟時間、種子乾重時發現，雜交花發育至種子的時間 (36 days) 要比自交花 (24 days) 長，而雜交種子乾重 (18.45 mg) 比自交種子 (12.45 mg) 重，在物質、能量及時間上，雜交系統皆較自交系統高出 3/2 倍的投資；此兩種繁殖系統在物質、能量及時間的投資差異，隱含著雜交系統較優勢的適應，但是當生育環境不佳時，繁殖系統將傾向於自交以減少投資損耗。鳳仙花之自交與雜交種子在物質、能量及時間上的差異，源自於節省雄性功能投資，反映出「減數分裂價」(Cost of meiosis)。

Charnov (1982) 依雜交繁殖系統性別功能之資源分配的觀點，推測在固定花粉粒大小的情況下，親緣種間具較大種子的

種類，將具有較高的 P/O 值。Mione and Anderson (1992) 對茄屬之研究結果亦與 Charnov 的推測相同。Preston (1986) 在十字花科的研究發現，不論是自花或異花授粉的種類，其 P/O 值與種子重量均成正比。但 McKone (1987) 研究雀麥屬 (*Bromus*) 雜交種類的 P/O 值與種子重量卻沒有明顯的相關。相似的情形亦發生在柳葉菜科 *Clarkia* 屬 *Phaeostma* 節 (Vasek and Weng, 1988)；然而，在花粉粒大小沒有固定的情況下，行雜交系統的 *Clarkia* 屬種類，其 P/O 值與種子重量成正比，且 *Clarkia* 屬自交種類之 P/O 值與種子大小亦沒有呈現顯著的相關性，僅反映出花粉粒大的種類，相對上產生較大的種子 (Vasek and Weng, 1988)。顯然地，在雀麥屬、*Clarkia* 屬種類中，P/O 值與種子大小、花粉粒大小的線性關係並不符合 Charnov (1982) 之推測。Götzenberger *et al.* (2006) 進一步分析 14 科 300 種的開花植物發現，P/O 值與種子大小關係如同 Charnov (1982) 的預測呈顯著正相關，檢視科內的分類群發現，十字花科、虎耳草科 (*Saxifragaceae*) 的種子大小與 P/O 值呈明顯正相關，然而，大多數科內分類群的 P/O 值與種子大小的相關性弱或不顯著。因此，花粉數目雖可視為繁殖系統、性別分配的一種指標，然當自交發生時，資源投資將偏向雌性功能，此反映在種子的大小與/或數量的增加 (Vasek and Weng, 1988; Ramsey, 1993)，如在 *Clarkia* 屬植物中，有些種類反映在種子大小，另有些種類則是反映在種子數量，或者在種子大小與種子數量皆反映者。總之，性別資源分配模式非常複雜，其適應的方式超過一種以上的策略 (Vasek and

Weng, 1988)。

Knudsen and Olesen (1993) 在鹿蹄草科植物研究發現，花粉單元與花粉粒大小隨著胚珠數增加而增加，當花粉單元增多，將伴隨著花粉數減少及胚珠數增加，致使 P/O 值降低。一般而言，種子的資源投資遠大於花粉，但鹿蹄草科的種子大小僅花粉單元的 30~50 倍，因此降低雄性(花粉)的投資，將可增加胚珠大小及數量的投資，以增加雌性的適應；此種現象與一般種子遠大於花粉的兩性花種類並不相同。花粉單元的增多可提高果實內種子的親緣關係，因而減少受孕後子代在發育上的競爭並降低種子之夭折；此種增加花粉單元大小以促進結實之現象，並非是藉由促進花粉傳遞而來，而是利用減少種子夭折及降低資源浪費而達成 (Knudsen and Olesen, 1993)。

P/O 值與種子大小的關係似乎因分類群、環境、資源分配、演化方向等不同而異；如果上述例子顯示雌雄功能的資源分配不是一個獨立的因子 (Preston, 1986; Vasek and Weng, 1988; Knudsen and Olesen, 1993; Wyatt *et al.*, 2000)，那麼種子散佈型式、種子苗的建立模式、種子的取食等其他因素亦可能會影響 P/O 值 (Preston, 1986; Wyatt *et al.*, 2000)。

III、榕屬植物之 A/O 值

榕屬植物具有特殊的形態構造、發育過程，以及授粉共生生態，不論是雌雄同株或異株，皆為絕對雜交植物 (Janzen, 1979; Bronstein and Patel, 1992)。同時，榕屬植物的花粉非常細小，赤道軸 (Equatorial

axis) 長約 6~12 μm ，極軸 (Polarial axis) 約 4~8 μm (曾喜育, 2004)，依 Erdtman (1952) 分類法多屬於微小粒 (Perminutae, <10 μm) 花粉；因此，觀察、計數榕屬植物的花粉非常不易。所以，P/O 值用來探討榕屬植物的繁殖系統具實際的困難，而以 A/O 值來取代 P/O 值，藉以探討榕屬植物之繁殖系統 (曾喜育, 1997, 2004; Galil, 1973; Galil and Meiri, 1981; Kjellberg *et al.*, 2001)。

榕屬植物依 A/O 值的大小可區分為 2 大群 (曾喜育, 2004; Kjellberg *et al.*, 2001)，大致以 0.15 作為分界：第一群 A/O 值約低於 0.15，為寡雄蕊型 (Oligostaminate type) (Galil and Meiri, 1981)；第二群 A/O 值高於 0.15，有些種類的雄蕊：雌蕊比甚至高達 1 : 1，屬於多雄蕊型 (multistaminate type) (Galil and Meiri, 1981)。此種劃分方式與各植物之種專一性授粉蜂的授粉行為有關，寡雄蕊型的榕屬植物，其授粉蜂大多主動授粉者，多雄蕊型的種類幾乎為被動授粉者 (曾喜育, 1997; 陳燕玲, 1998; 曾麗蓉, 1999; Galil, 1973; Galil and Meiri, 1981; Kjellberg *et al.*, 2001)，故 A/O 值可視為區分被動授粉模式 (Topocentric or passive pollination) 或主動授粉模式 (Enthodynamic or active pollination) 的指標 (Kjellberg *et al.*, 2001) (表 4)。即 A/O 值低者，花藥成熟後通常不會主動開裂，雄授粉蜂通常會有啃咬花藥的行為，雌授粉蜂具主動裝載花粉及授粉行為。A/O 值高者，在榕果雄花期時，雄蕊的花絲會將花藥伸展至榕果腔內，花藥成熟後多為主動開裂，雄授粉蜂少有啃咬花

表 4 榕屬植物之花藥－胚珠比(A/O)與授粉者之授粉模式關係

Table 4 Associations between anther-ovule ratio and mode of pollination in *Ficus* and its pollinator (χ^2 , $\rho < 0.05$)

Number of anthers/ number of ovules	Active pollination (direct evidence)	Passive pollination (direct evidence)	Passive pollination (direct evidence or non-functional pollen pockets)
<0.16	77	0	0
>0.21	1 (<i>F. macrophylla</i>)	11	26

(Kjellberg *et al.*, 2001)

藥的行為，雌授粉蜂通過花藥區時被動地沾黏花粉，其授粉行為通常屬於被動。

A/O 值在榕屬植物「節」內的各成員間大致呈現穩定的狀態（曾喜育，2004；Kjellberg *et al.*, 2001）；同時 A/O 值與種專一性授粉蜂的攜粉構造—基節授粉刷（coxal comb）的有／無、柱頭黏結（synstigma）構造、主動／被動授粉模式有關，此 4 者常呈現相互對應的共同適應（Co-adaptive）現象（Kjellberg *et al.*, 2001）。然而，由分子生物學研究的結果卻發現，A/O 值的特徵為榕屬植物與榕果小蜂共同適應下的平行演化現象，無法提供榕屬植物在系統分類上的訊息（Jousselin and Kjellberg, 2001; Jousselin *et al.*, 2003）。

IV、P/O 值在分類的應用

P/O 值可以反映大多數開花植物的繁殖系統，然而，P/O 值是否可以用來作為分類的依據呢？就目前的文獻來看，只有在鼠麴草族的研究（Short, 1981）中，對難以利用巨觀形態特徵（Macro-morphological characters）來區分的近緣種，可利用 P/O 值來反映其繁殖系統的差異，進而做為穩定的分類特徵，但對部份分類群而言，P/O 值僅能做為繁殖系統的參考指標。另外一

方面，A/O 值特徵雖然在榕屬植物各節內各類群呈現穩定的狀態，在亞屬階層間又相互共享此特徵，反映出 A/O 值屬於平行演化的特徵，為榕屬植物與榕果小蜂共生授粉生態演化下的結果，無法提供榕屬植物系統分類有效的訊息（曾喜育，2004；Jousselin and Kjellberg, 2001; Jousselin *et al.*, 2003）。

V、結語

研究 P/O 值的學者通常會引用 Cruden (1977)、Cruden and Miller-Ward (1981) 的研究，值得注意的是，此兩篇報告所使用的材料多屬於親緣關係較遠的種類。然而，在鼠麴草族（Short, 1981）、十字花科（Preston, 1986）、眼子菜屬（*Potamogeton*）（Philbrick and Anderson, 1987）、Clarkia 屬（Vasek and Weng, 1988）、粉花凌霄屬（James and Knox, 1993）、蘿藦科（Wyatt *et al.*, 2000）、薑科（Wang *et al.*, 2004）、天南星科（Chouteau *et al.*, 2006a, b）等研究發現，無論在分類群內或是分類群間的繁殖系統皆與 Cruden (1977) 差異明顯。因此，對親緣種之種間自交或雜交而言，其 P/O 值似乎各有其範圍，且其 P/O 值不見得會與其他類群相近。許多因子如花或花

序的構造特性、授粉有效性以及生育地環境等皆會影響 P/O 值的大小，而親緣種間因為不同的演化史，致使其 P/O 值具有非常大的差異情況下，亦可能具有相似的繁殖系統 (Preston, 1986)；因此，有關繁殖系統的研究，應於屬或較高的階層各自建立其 P/O 值的標準，且不可混合其他更高或無直接親緣的分類群，研究範圍應在屬或節內，如此才能瞭解並釐清物親緣種間的演化歷史 (Short, 1981; Preston, 1986; Vasek and Weng, 1988)。

在某些科或屬的研究發現，P/O 值及 A/O 值可區別繁殖系統之差異及確認分類群內之演化方向，但仍無法做為系統分類的有效指標 (曾喜育, 2004; Preston, 1986; Philbrick and Anderson, 1987; Vasek and Weng, 1988; Mione and Anderson, 1992; Knudsen and Olesen, 1993; Jousselin and Kjellberg, 2001; Jousselin *et al.*, 2003)。由於 P/O 值隨著植物開花的時間、花著生位置、雌雄蕊形態構造、物候 (phenology)、性別資源分配、環境的差異等狀態而改變，反映出開花植物對於其生活史、生育地微環境的適應，以及在演化上動態的表現。然而，目前有關 P/O 值的知識及資訊尚不完備，P/O 值在繁殖生物學、授粉生態學、系統分類學等應用對於所有的分類群未必全然有用 (Affre and Thompsom, 1997)，在使用 P/O 值進行繁殖系統、演化等推論時，應對其效力 (Validity) 有所保留 (Queller, 1984; Preston, 1986)，並應更進一步的觀察研究以了解 P/O 值在研究目標的實質意義。雖然對於某些分類群而言，P/O 值不是一個適宜的繁殖系統指標，

且在探求性別分配、系統分類等問題時亦非有效的訊息，但對大多數的分類群而言，P/O 值可視為開花植物繁殖系統的保守指標 (conservative indicator) (Cruden, 1977)，其應用價值隨著更多分類群被研究而逐步被釐清，仍可被視為繁殖系統的參考指標 (referable indicator)。

VI、致謝

本文承兩位審查委員給予諸多寶貴意見，讓作者得以省思文稿內容並進一步修正，特致由衷謝忱。

VII、引用文獻

- 陳燕玲 (1998) 澀葉榕與榕果小蜂之物候週期及種間關係。國立中興大學昆蟲學系碩士論文。71 頁。
- 曾喜育 (1997) 惠蓀林場牛奶榕與牛奶榕小蜂之共生研究。國立中興大學森林學系碩士論文。104 頁。
- 曾喜育 (2004) 臺灣產榕屬植物分類之研究。國立中興大學森林學研究所博士論文。396 頁。
- 曾麗蓉 (1999) 惠蓀林場台灣榕開花物候與授粉生態之研究。國立中興大學森林學系碩士論文。86 頁。
- Affre, L. and J. D. Thompson (1997) Population genetic structure and levels of inbreeding depression in the Mediterranean island endemic *Cyclamen creticum* (Primulaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 60: 527-549.
- Affre, L., J. D. Thompson and M. Debussche

- (1995) The reproductive biology of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* Willk. (Primulaceae). Biol. J. Linn. Soc. 118: 309-330.
- Armstrong, J. E. and A. K. Irvine (1989) Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities. Am. J. Bot. 76(1): 74-85.
- Baker, H. G. (1967) The evolution of weedy taxa in the *Eupatorium microstemon* species aggregate. Taxon 16: 293-300.
- Baranelli, J. L., A. A. Cocucci and M. Anton (1995) Reproductive biology in *Acacia caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae) in the central region of Argentina. Biol. J. Linn. Soc. 119: 65-76.
- Barrett, S. C. H. and J. S. Shore (1987) Variation and evolution of breeding systems in the *Turnera ulmifolia* L. complex (Turneraceae). Evolution 41: 340-354.
- Bawa, K. S. (1974) Breeding systems of the tree species of a lowland tropical community. Evolution 28: 85-92.
- Bawa, K. S. and P. A. Opler (1975) Dioecism in tropical forest trees. Evolution 29: 167-79.
- Bhattacharya, A. (2005) Does pollen abortion increase with plant age? Can. J. Plant. Sci. 85: 151-153.
- Bosch, M., J. Simon, J. Molero and C. Blanche (2001) Breeding systems in tribe *Delphinieae* (Ranunculaceae) in the western Mediterranean area. Flora 196: 101-113.
- Bronstein, J. L. and A. Patel (1992) Causes and consequences of within-tree phenological patterns in the Florida strangling fig, *Ficus aurea* (Moraceae). Am. J. Bot. 79: 41-48.
- Charnov, E. L. (1982) The Theory of Sex Allocation. Princeton University Press, Princeton, NJ. 355 pp.
- Chouteau, M., D. Barabe and M. Gibernau (2006a) Pollen-ovule ratios in some Neotropical Araceae and their putative significance. Pl. Syst. Evol. 257: 147-157.
- Chouteau, M., D. Barabe and M. Gibernau (2006b) A comparative study of inflorescence characters and pollen-ovule ratios among the genera *Philodendron* and *Anthurium* (Araceae). Int. J. Pl. Sci. 167 (4): 817-829.
- Cruden, R. W. (1976) Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion-preliminary evidence of ecotypic adaptation. Ann. Mo. Bot. Gard. 63: 277-289.
- Cruden, R. W. (1977) Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31: 32-46.
- Cruden, R. W. (2000) Pollen grains: why so many? Pl. Syst. Evol. 222: 143-165.
- Cruden, R. W. and K. G. Jensen (1979) Vision threads, pollination efficiency and low pollen-ovule ratios. Am. J. Bot. 66 (8): 875-879.

- Cruden, R. W., and S. Miller-Ward (1981) Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: a hypothesis. *Evolution* 35: 964-974.
- Damgaard, C. and V. Loeschche (1994) Genotypic variation for reproductive characters, and the influence of pollen-ovule ratio on selfing rate in rape seed (*Brassica napus*). *J. Evol. Biol.* 7: 599-607.
- Delesalle, V. A. and S. J. Mazer (1995) The structure of the phenotypic variation in gender and floral traits within and among populations of *Spergularia marina* (Caryophyllaceae). *Am. J. Bot.* 82 (6): 698-710.
- Erdtman, G. (1952) *Pollen Morphology and Plant Taxonomy - Angiosperms*. Almqvist, Wiksell, Stockholm. 539 pp.
- Galil, J. (1973) Topocentric and ethodynamic pollination. In N. B. M. Brantjes and H. F. Linskens, eds *Pollination and Dispersal*. pp.85-100.
- Galil, J. and L. Meiri (1981) Number and structure of anthers in fig syconia in relation to behaviour of the pollen vectors. *New Phytol.* 88: 83-87.
- Gallardo, R., E. Dominguez and J.M. Munoz (1994) Pollen-ovule ratio, pollen size and breeding system in *Astragalus* (Fabaceae) subgenus *Epiglottis*: a pollen and seed allocation approach. *Am. J. Bot.* 81 (12): 1611-1619.
- Gaudeul, M. and I. Till-Bottraud (2004) Reproductive ecology of the endangered alpine species *Eryngium alpinum* L. (Apiaceae): phenology, gene dispersal and reproductive success. *Ann. Bot.* 93: 711-721.
- Götzenberger, L., W. Durka, I. Kühn and S. Klotz (2006) The relationship of pollen-ovule ratio and seed size – a comparative test of a sex allocation hypothesis. *Evol. Ecol. Res.* 8: 1101-1116.
- Hammer, K. (2005) Remarks to the breeding systems of the *Triticeae* with special reference to the pollen to ovule ratio. *Czech. J. Genet. Pl. Breed.* 41: 145-153.
- Ishii, H. S. and S. Sakai (2002) Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae). *Am. J. Bot.* 89 (3): 441-446.
- Jacquemart, A-L. (2003) Floral traits of Ericaceae species: are they good indicators to assess the breeding system? *Belg. J. Bot.* 136(2): 154-164.
- James, E. A. and R. B. Knox (1993) Reproductive biology of the Australian species of the genus *Pandorea* (Bignoniaceae). *Aust. J. Bot.* 41: 611-626.
- Janzen, D. H. (1979) How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 13-51.
- Jennifer, A. T. and B. B. Simpson (2004) Breeding system evolution in *Tarasa* (Malvaceae) and selection for reduced pollen grain size in the polyploidy species. *Am. J. Bot.* 91(2): 207-213.

- Jousselin, E. and F. Kjellberg (2001) The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. *Ecol. Lett.* 4: 151-158.
- Jousselin, E., J-Y. Rasplus and F. Kjellberg (2003) Convergence and coevolution in a mutualism: evidence from a molecular phylogeny of *Ficus*. *Evolution* 57(6): 1255-1269.
- Jurgens, A., T. Witt and G. Gottsberger (2002) Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style number and sexual system. *Sex. Pl. Report* 14: 279-289.
- Kenrick, K. and R. B. Knox (1982) Function of the polyad in reproduction of *Acacia*. *Ann. Bot.* 50: 721-727.
- Kjellberg, F., E. Jousselin, J. L. Bronstein, A. Patel, J. Yokoyama and J-Y. Rasplus (2001) Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268: 1113-1121.
- Knudsen, J. T. and J. M. Olesen (1993) Buzz-pollination and patterns in sexual traits in North European Pyrolaceae. *Am. J. Bot.* 80 (8): 900-913.
- Levin, D. A. (1972) Plant density, cleistogamy, and self-fertilization in natural populations of *Lithospermum carolinense*. *Am. J. Bot.* 59: 71-77.
- Lopez, J., T. Rodriguez-Riano, A. Ortega-Olivencia, J. A. Devesa and T. Ruiz (1999) Pollination mechanisms and pollen-ovule ratios in some *Genisteae* (Fabaceae) from Southwestern Europe. *Pl. Syst. Evol.* 216: 23-47.
- Lord, E. M. (1980) Intra-inflorescence variability in pollen/ovule ratios in the cleistogamous species *Lamium amplexicaule* (Labiatae). *Am. J. Bot.* 67: 529-593.
- Mazer, S. and K. A. Dawson (2001) Size-dependent sex allocation within flowers of the annual herb *Clarkia unguiculata* (Onagraceae): ontogenetic and among-plant variation. *Am. J. Bot.* 88 (5): 819-823.
- Mazer, S. and U-M. Hultgård (1993) Variation and covariation among floral traits within and among four species of Northern European *Primula* (Primulaceae). *Am. J. Bot.* 82(4): 474-485.
- Mione, T. and G. J. Anderson (1992) Pollen-ovule ratios and breeding system evolution in *Solanum* section *Basarthurum* (Solanaceae). *Am. J. Bot.* 79 (3): 279-287.
- Nazarov, V. V. and G. Gerlach (1997) The potential seed productivity of orchid flowers and peculiarities of their pollination systems. *Lindleyana* 12: 188-204.
- Niesenbaum, R. A. (1992) Sex ratio, components of reproduction, and pollen deposition in *Lindera benzoin* (Lauraceae). *Am. J. Bot.* 79 (5): 495-500.
- Philbrick, C. T. and G. J. Anderson (1987) Implications of pollen/ovule ratios and pollen size for the reproductive biology of

- Potamogeton* and autogamy in aquatic angiosperms. *Syst. Bot.* 12 (1): 98-105.
- Preston, R. E. (1986) Pollen-ovule ratios in the Cruciferae. *Am. J. Bot.* 73 (12): 1732-1740.
- Queller, D. C. (1984) Pollen-ovule ratios and hermaphrodite sexual allocation strategies. *Evolution* 38: 1148-1151.
- Ramsey, M. (1993) Floral morphology, biology and sex allocation in disjunct populations of Christmas Bells (*Blandfordia grandiflora*, Liliaceae) with different breeding systems. *Aust. J. Bot.* 41: 749-762.
- Schemske, D. W. (1978) Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (Balsaminaceae): the significance of cleistogamy and chasmogamy. *Ecology* 59 (3): 596-613.
- Sharma, N., P. Koul and A. K. Kou (1992) Reproductive biology of *Plantago*: shift from cross- to self-pollination. *Ann. J. Bot.* 69: 7-11.
- Short, P. S. (1981) Pollen-ovule ratios, breeding systems and distribution patterns of some Australian Gnaphaliinae (Compositae: Inuleae). *Muelleria* 4 (4): 395-417.
- Small, E. (1988) Pollen-ovule patterns in trib Trifolieae (Leguminosae). *Plant Syst. Evol.* 160: 195-205.
- Sneddon, B. V. (1999) The taxonomy and breeding system of *Colobanthus squarrosus* (Caryophyllaceae). *New Zealand J. Bot.* 37: 195-204.
- Stebbins, G. L. (1957) Self-fertilization and population variability in the higher plants. *Am. Nat.* 81: 337-354.
- Vasek, F. C. and V. Weng (1988) Breeding systems of *Clarkia* sect. *Phaeostoma* (Onagraceae) I. Pollen-ovule ratios. *Syst. Bot.* 13 (3): 336-350.
- Waller, D. M. (1979) The relative costs of self- and cross-fertilized seeds in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *Am. J. Bot.* 66 (3): 313-320.
- Waller, D. M. (1980) Environment determinants of outcrossing in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *Evolution* 34: 747-761.
- Wang, Y. Q., D. X. Zhang and Z. Y. Chen (2004) Pollen histochemistry and pollen: ovule ratios in Zingiberaceae. *Ann. Bot.* 94: 583-591.
- Wang, Y. Q., D. X. Zhang, S. S. Renner and Z. Y. Chen (2005) Self-pollination by sliding pollen in *Caulokaempferia coenobialis* (Zingiberaceae). *Int. J. P. Sci.* 166 (5): 753-759.
- Wyatt, R. (1976) Pollination and fruit-set in *Asclepias*: a reappraisal. *Am. J. Bot.* 63: 845-851.
- Wyatt, R. (1984) Evolution of self-pollination in granite outcrop species of *Arenaria* (Caryophyllaceae). III. Reproductive effort and pollen-ovule ratios. *Syst. Bot.* 9: 432-440.
- Wyatt, R., S. B. Broyles and S. R. Lipow (2000) Pollen-ovule ratios in milkweeds (Asclepiadaceae): an exception that probes the rule. *Syst. Bot.* 25: 171-180.