

黄花牛耳朵(苦苣苔科)的传粉生物学

唐赛春¹, 蒲高忠^{1*}, 潘玉梅¹, 邹蓉¹, 韦春强^{1,2}

(1. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 广西师范大学, 广西 桂林 541002)

摘要:通过野外观察和繁育系统的实验,对黄花牛耳朵(*Chirita lutea* Yan Liu et Y. G. Wei)的传粉生物学进行了研究。结果表明,黄花牛耳朵的花期从7月初至8月底,单株花期约35~47 d,单花花期约6~10 d,花的开放无固定的时间。在花期內花粉活性约80%,柱头可授性约75%~90%。花粉/胚珠比率(P/O)为 $1\ 215.73 \pm 266.13$ 。柱头在花药散粉时已生长至花筒口部,明显高于花药,便于接受异花花粉。黄花牛耳朵不存在无融合生殖,高度自交亲和,但较难发生自动的自花授粉,产生种子主要依靠传粉媒介。自然授粉的结实率明显低于人工授粉的结实率,存在传粉限制,蜜蜂(*Apidae* sp.)、方头泥蜂(*Crabro* sp.)、无垫蜂(*Amegilla* sp.)是主要的传粉者。

关键词:黄花牛耳朵; 开花生物学; 传粉; 繁育系统

中图分类号: Q944.43

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2009)04-0328-06

Pollination Biology of *Chirita lutea* Yan Liu et Y. G. Wei in China (Gesneriaceae)

TANG Sai-chun¹, PU Gao-zhong^{1*}, PAN Yu-mei¹, ZOU Rong¹, WEI Chun-qiang^{1,2}

(1. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, China; 2. *Guangxi Normal University*, Guilin 541002, China)

Abstract: *Chirita lutea*, which was published in 2004 by Liu and Wei, belonging to Gesneriaceae and only distributed in Guangxi Province of China, is a perennial herb and grows on limestone rocky hillsides or cliffs. The species can produce abundant flowers every year, but it currently presents the small populations. The pollination biology in *C. lutea* was studied. Flowering of *C. lutea* took place from early July to late August. The flowering period of individual lasted about 35~47 days, while anthesis of single flower lasted 6~12 days. Flowers opened at noset time. During anthesis, the pollen viability retained at about 80% and the stigma receptivity retained at about 75%~90%. The mean P/O was $1\ 215.73 \pm 266.13$. The stigma was obviously higher than the anther after flowering 1 day and reached the entrance of collar tube when the pollen was dispersed, which easily made it to be touched firstly by pollinator and receive allogamy. Field experiments indicated that *C. lutea* was self-compatible and there was no agamospermy. The pollination must depend upon insects because the occurrence of autonomous self-pollination was difficult. Pollination limitation is existent in this species, so the fruit set in the artificially pollinated flower was higher than that in the open pollinated flower. The main pollinators are *Apidae* sp., *Crabro* sp., *Amegilla* sp., which visited the flowers for pollens.

Key words: *Chirita lutea*; Floral biology; Pollination; Breeding system

苦苣苔科(Gesneriaceae)有两亚科,苦苣苔亚科(Cyrtandroideae)和大岩桐亚科(Gesnerioideae),全世

界有150属3700多种,中国已知58属463种,均属于苦苣苔亚科^[1]。滇黔桂及其邻近地区是我国

收稿日期:2008-04-30 接受日期:2008-08-12

基金项目:广西青年科学基金项目(桂科青0542031)资助

* 通讯作者 Corresponding author

苦苣苔科植物的分布和特有中心,广西正处于这个中心,种类丰富,但分布区域局限^[2]。由于天然分布对生长基质有较严格的专一性,种群植株数量一般都较少,环境的变化容易造成其数量迅速减少甚至灭绝,因而,研究其繁殖生物学特征显得尤为重要。目前的研究大多是报道大岩桐亚科的^[3-6], Perret 等研究了大岩桐族(*Simningieae*)45种植物的花蜜糖的成分和传粉特征^[4], Sanmartin-Gajardo 和 Sazima 报道了巴西东南部 *Sinningia brasiliensis* 和 *Paliavana prasinata* 的花冠喉状及其张开的长度和宽度,认为适合蝙蝠传粉,*P. sericiflora* 花冠兼具喉状或管状两种类型,但其传粉者为蜂鸟^[6];而中国的苦苣苔亚科的报道十分缺乏,仅 Gao 等报道了具有镜像花柱的锈色蛛毛苣苔(*Paraboea rufescens*)的传粉生物学特征^[7]。

黄花牛耳朵(*Chirita lutea* Yan Liu et Y. G. Wei)为最近发表的苦苣苔科唇柱苣苔属(*Chirita* Buch.-Ham.)植物,多年生草本,花序聚伞状,每花序具2~15朵花,花无气味,开花数较多,花期内,每个植株上同时有2~6朵花开放。目前仅发现于广西贺州市^[8],生长在条件恶劣的石灰岩山环境中,海拔约150 m,但种群个体数量较少。本研究通过对黄花牛耳朵的两个自然居群的野外观察和繁育系统的实验,以阐明与传粉有关的一些生物学特性,如花的综合特征、花粉活性、柱头可授性、花粉/胚珠比率(P/O)等;主要传粉昆虫的种类、行为、访花频率;和花部行为的适应意义以及繁育系统,为其传粉生物学提供基本资料,并探讨其对特定的石灰岩山地生境的生殖适应性。

1 材料和方法

1.1 材料和样地

野外观察和实验地点为广西贺州市郊的石灰岩山上。黄花牛耳朵(*Chirita lutea* Yan Liu et Y. G. Wei)居群 I 为阳生居群,生于裸露的岩石上,无任何遮荫物;居群 II 为半阴生居群,处于半裸露状态,生长在顶部具矮小灌木的裸露岩石上或岩石半遮荫的地方。

1.2 开花生物学特性观察

2007年7~8月对黄花牛耳朵两个居群的所有植株在其开花期进行物候观察、记录并拍照。在两个居群中各选16株植株进行观察,从7:00~18:30

每隔2.5 h 观察记录花开放时间、柱头位置、花药开裂时间、花冠的形态变化和开花特性等。以花冠萎蔫作为单花期结束的标志。

1.3 花粉活性、柱头可授性变化

在盛花期7月13~21日标记即将开放的花朵,以后每天进行检测至单花期结束,选取不同花期的花各15朵。花粉活性采用MTT法测定^[9];柱头可授性采用3%的H₂O₂检测法^[10]。

1.4 花粉/胚珠比率(P/O)的测定

随机选择10株植株,各采1朵花蕾(花药未开裂),FAA固定,带回实验室。取出花药,用1.0 mol/L HCl软化花药壁,解剖花药,将花粉移入1个有刻度的离心管,用蒸馏水定溶至1 mL,震荡后用移液枪吸1 μL的花粉液到载玻片上,每个花药重复10次,在光学显微镜下观察并统计花粉数。将子房置于载玻片上,在解剖镜下解剖,将胚珠从胎座中解剖开,观察并计数。每朵花的花粉/胚珠比率用其花药中的花粉数除以其子房中的胚珠数得出。

1.5 访花昆虫种类和行为

传粉昆虫的行为观察均在盛花期7月12~16日连续进行5 d,每天从7:00~18:00,随机选择正在开放的花,观察并记录访问选定花的所有昆虫,访花频率用 times flower⁻¹h⁻¹表示,根据昆虫的访花行为,如接触花药和柱头等,判定其是否为黄花牛耳朵的传粉昆虫。

1.6 繁育系统

随机选择位于不同花序上的花,进行不同处理:(A)自然结实:不作任何处理,挂牌至结束;(B)人工同株异花授粉:在花开之前套袋,花开后用同株异花的花粉进行人工授粉,套袋;(C)人工异株异花授粉:在花开之前套袋,花开时去掉花药,用10 m以外刚刚散粉的植株的花药进行人工授粉,套袋;(D)无处理套袋:花开之前套袋,直至花凋谢;(E)去雄(雌)套袋:即将开之花,去掉花药(柱头)后套袋;(F)去花冠:去除花冠,让其自然授粉。人工授粉的时间依据花粉和柱头活性最大的时候处理。由于居群内个体数不多,因此,每种处理取10株植物。

1.7 统计分析

用SPSS12.0统计软件中One-way ANOVA和Post hoc-LSD分析繁育系统处理居群内和居群间的结实率差异,统计数据用平均值±标准误表示。

2 结果

2.1 开花生物学特性

2.1.1 开花物候及花的综合特征

黄花牛耳朵始花期为7月2日,初花期为7月3~10日,盛花期为7月11~30日,末花期为7月31日~8月25日。单株花期约35~47 d,单花花期为6~10 d。花序的开花顺序为中间的花先开放,两侧的花后开放,每天每株约有2~6朵花开放。

黄花牛耳朵的蜜腺退化,也无特殊的气味,花冠深黄色,外面被短腺毛和短柔毛,内面被短柔毛,花筒细漏斗状,长2~3 cm,口部直径约1 cm,上唇2裂,下唇3裂;能育雄蕊2,花药聚合,密被白色绵毛,开裂时从聚合处开裂,花丝生于距花冠基部约

5 mm处;退化雄蕊2,顶端头状,也密被白色绵毛;雌蕊长2~3 cm,子房线形,柱头2裂。

2.1.2 开花过程

花的开放无固定的时间,早晨或下午均可开放。开花时,通常是下唇的右裂片先展开,左裂片后展开,上下唇瓣分离后,花即开放,开花第1天,柱头位置低于花药(图1:A);第2天,柱头浅绿色,位置略高于花药,花药尚未开裂(图1:B);第3天,花药开裂,开始散粉,柱头黄绿色,二分叉,微下弯;多数柱头高于花药3.5~5.5 mm(图1:C);第4天,唇瓣开始萎蔫,柱头微下弯或近平直;第5~6天,花筒开始脱落;此时,花药干瘪;柱头开始干枯;第8~10天,花筒完全脱落,开花结束。约1个月后果实成熟。

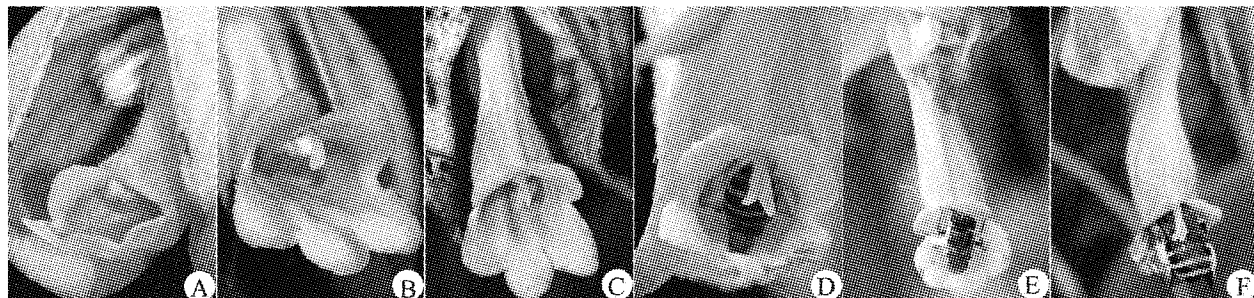


图1 黄花牛耳朵的花及其主要传粉者

Fig. 1 Floral morphology, floral phenology and visitors of *Chirita lutea*

A. 开花第1天,唇瓣展开,花刚开放,柱头位置低于花药 The labellum unfold and the flower just open, the stigma was lower than the anthers in the first day; B. 开花第2天,柱头位置略高于花药,花药未裂 The stigma was higher than the anthers, and anthers not broken in the second day; C. 开花第3天,柱头二裂,花药开裂 The stigma bilobed and the anthers dehiscent in the third day; D. 蜜蜂访花 An *Apidae* sp. visited flower; E. 方头泥蜂访花 A *Crabro* sp. visited flower; F. 无垫蜂访花 An *Amegilla* sp. visited flower.

2.2 花粉/胚珠比率

黄花牛耳朵的单花花粉量大,为 $(6.03 \pm 1.32) \times 10^5$,胚珠数为 496 ± 64.63 ,花粉/胚珠比率(P/O)为 1215.73 ± 266.13 。依据 Cruden 的标准^[1],P/O 为 $244.7 \sim 2588.0$ 时,繁育系统为兼性异交。

2.3 花粉活性和柱头可授性

花粉在即将开放的花蕾中已有一定的活性,开花第1天活性达40%;第2天达80%;第3天达最大值(90%);以后活性略下降,但直到花筒脱落基本保持75%的活性(图2)。

开花第1天柱头无可授性;第2天可授性为25%;第3天达70%;第4~5天最高,达90%;此后便迅速下降(图2)。

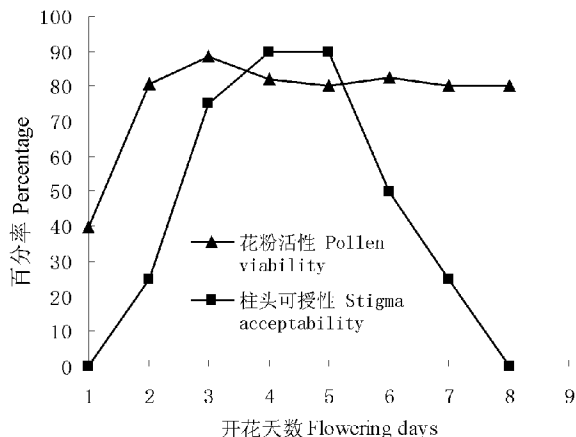


图2 黄花牛耳朵花粉活性和柱头可授性变化

Fig. 2 Pollen viability and stigma acceptability of *Chirita lutea*

表1 黄花牛耳朵的结实率
Table 1 Fruit set of *Chirita lutea*

	居群 I Population I		居群 II Population II		P
	结实率	花数(株数)	结实率	花数(株数)	
	Fruit set (%)	Flower number (individual number)	Fruit set (%)	Flower number (individual number)	
自然授粉 Open pollination	35.54 ± 0.18a	25(10)	46.34 ± 0.12b	25(10)	0
人工同株异花授粉 Artificial geitonogamy	85.57 ± 1.67c	26(10)	82.09 ± 1.17c	26(10)	0.126
人工异株异花授粉 Artificial xenogamy	90.37 ± 0.84c	25(10)	92.69 ± 1.90c	25(10)	0.290
无处理套袋 Bagged without emasculation	4.56 ± 0.77d	21(10)	3.65 ± 0.77d	21(10)	0.931
去雄套袋 Anthers cut and bagged	0	20(10)	0	20(10)	-
去雌套袋 Stigmas cut and bagged	0	20(10)	0	20(10)	-
去花冠 Corolla removed	6.52 ± 0.16d	20(10)	8.30 ± 0.10d	20(10)	0

不同字母表示在 0.01 水平上差异极显著。Data followed different letters present significant difference at 0.01 level.

2.4 繁育系统

自然授粉的结实率在两个居群中有显著差异 ($P < 0.01$)。人工同株异花授粉或人工异株异花授粉均有很高的结实率,居群间两者均无显著差异 ($P > 0.05$),黄花牛耳朵高度自交亲和,且极大地高于自然授粉的结实率 ($P < 0.01$),表明在自然条件下,影响黄花牛耳朵结实的主要因素是花粉量的不足。去雄或去雌套袋均不结实,表明黄花牛耳朵不存在无融合生殖。无处理套袋的花产生了很小的结实率。虽然雌蕊与雄蕊同时成熟,且高度自交亲和,但黄花牛耳朵较难发生自动的自花授粉。去除花冠,与自然授粉相比较,两个居群的结实率均显著下降 ($P < 0.01$) (表 1)。

2.5 访花者

黄花牛耳朵的访花者主要有蜜蜂 (*Apidae* sp.)、方头泥蜂 (*Crabro* sp.)、无垫蜂 (*Amegilla* sp.)、其它的访花者如春蠅、蛾类少见或偶见。蜜蜂和方头泥蜂在两个居群中均出现,无垫蜂仅在居群 I 中出现,黄花牛耳朵花蜜腺退化,但花粉数量较多,它们主要是采集花粉。3 种昆虫在访花时,首先接触的就是花筒口部略下弯的柱头裂片,完成花粉输入;它们进入花筒后与花药接触,采集花粉,完成花粉输出。蜜蜂和方头泥蜂体形较小,能整个钻入花筒,采集花粉(图 1: D~E)。无垫蜂体形较大,仅前半身能钻进花筒采集花粉(图 1: F)。当 3 种昆虫爬出花筒时,头部、腹部等均沾上了大量的花粉。3 种昆虫对同一植株上同期开放的 2~6 朵花的访问是随机的。蜜蜂在访问 4~6 朵花后,会落在附近,用 10 s 左右的时间对采集到的花粉进行梳理。

3 种主要访花昆虫在两个居群的访花频率都很低(图 3, 4)。蜜蜂的访花高峰期为上午 8:00~10:00,居群 I 和居群 II 的访花频率分别为 0.47 ± 0.11 和 0.42 ± 0.06 times flower⁻¹h⁻¹;两个居群在 10:00~11:00 的访花频率分别下降为 0.38 ± 0.06 和 0.36 ± 0.10 times flower⁻¹h⁻¹;下午的访花频率急剧下降为 $0.06 \sim 0.13$ times flower⁻¹h⁻¹;约 5:00 以后基本没有访花现象。方头泥蜂的访花高峰期为 9:00~11:30,访花频率在居群 I 和居群 II 分别为 0.23 ± 0.06 和 0.27 ± 0.05 times flower⁻¹h⁻¹,比蜜蜂的访花频率低。无垫蜂仅在居群 I 访花,访花高峰期为上午 9:00~10:30,访花频率为 0.20 ± 0.04 times flower⁻¹h⁻¹,与方头泥蜂访花频率相近,但明显低于蜜蜂。

3 讨论

3.1 花的综合特征和开花过程

花的形态特征与传粉媒介有关^[12]。苦苣苔科植物源于对传粉方式的适应性,在花部特征上具有极大的多样性^[13-14]。Sanmartin-Gajardo 和 Sazima 认为 *Sinningia brasiliensis* 和 *Paliavana prasinata* 的花冠喉状及其张开的长度和宽度适合蝙蝠传粉, *P. sericiflora* 花冠兼具喉状或管状两种类型,但其传粉者为蜂鸟^[6]。黄花牛耳朵花冠细漏斗状,适合体形较小的昆虫如蜂类传粉,昆虫钻进花筒时极易触碰到雄蕊和柱头;花色深黄,在石灰岩山上极易被发现,吸引昆虫访花;4 枚雄蕊中的 2 枚退化,可育的 2 枚雄蕊花药聚合,这些花部特征都与昆虫传粉有关。花的开放无固定的时间,与同科植物 *Paliavana sericiflora* 的特征^[6]相似。

黄花牛耳朵开花第 1 天,柱头位于花药下,此

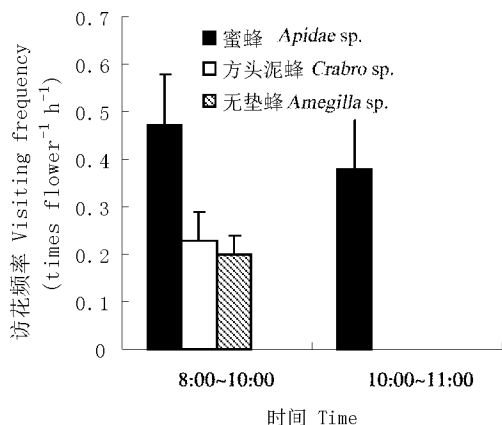


图3 黄花牛耳朵居群 I 的访花频率

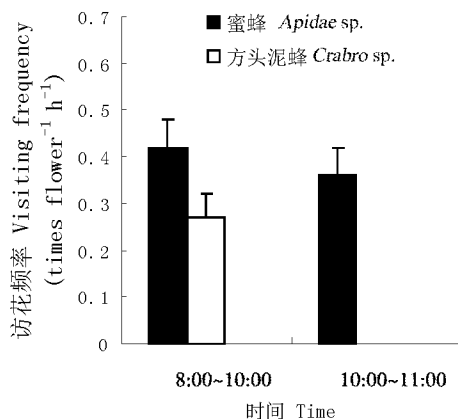
Fig. 3 Visting frequency of visitors to flowers of *Chirita lutea* in the population I

图4 黄花牛耳朵居群 II 的访花频率

Fig. 4 Visting frequency of visitors to flowers of *Chirita lutea* in the population II

时花粉虽有较低的活性,但花药未开裂,花粉未散出,不能发生自花授粉。第 2 天,花粉和柱头虽活性较低(分别为 70% 和 25%),但柱头位置已高于花药,仍难发生自动的自花授粉。第 3 天,花粉活性和柱头可授性均较高(分别为 80% 和 75%),此时雌蕊和雄蕊在成熟时间上虽存在重叠,但花柱生长,柱头裂片伸长至花筒口部,远离花药,发生雌雄异位。雌雄异位既可以降低雌性功能(花粉接受)与雄性功能(花粉散发)间的相互干扰,又可以避免自花授粉^[15-18]。黄花牛耳朵中,昆虫访花时停落花筒口部,最先接触的是伸至花筒口部略下弯的柱头裂片,利于柱头接受异花花粉。另外,花药-柱头间的距离也影响自花传粉^[19-20],花药-柱头间距离的增加可以减少自花花粉落在自身柱头上的数量,潜在地增加异交花粉的比例^[21]。因此,黄花牛耳朵的柱头行为既是一种促进自花柱头接受异花授粉的机制,又具有避免雌雄干扰的适应意义。玄参目美国凌霄(*Campsis radicans*)的柱头裂片是一种促进自花花粉散发而提高雄性功能的机制,而不是一种促进自花柱头接受外来花粉的机制^[22]。生长于石灰岩山地的同科植物锈色蛛毛苣苔(*Paraboea rufescens*)是通过单型镜像花柱的特征和传粉者的取食行为降低自花授粉^[7]。

3.2 繁育系统与传粉媒介

依据 Cruden 的标准^[11],花粉/胚珠(P/O)比率为 244.7~2 588.0 时,繁育系统为兼性异交。黄花牛耳朵 P/O 比率为 $1\ 215.73 \pm 266.13$,其繁育系统可能为兼性异交。人工同株异花授粉或人工异株异花授粉均有较高的结实率,两者无显著差异($P > 0.05$),

表明黄花牛耳朵高度自交亲和,且极大地高于自然授粉的结实率($P < 0.01$),说明在自然条件下,黄花牛耳朵存在传粉限制。去除花冠,与自然授粉相比($P < 0.01$),两个居群的结实率均显著下降,说明花冠在黄花牛耳朵的传粉过程中具有较为重要的作用,深黄色的花冠可能起招引昆虫的作用,同时提供昆虫访花时的落脚点。去雄或去雌套袋均不结实,表明黄花牛耳朵不存在无融合生殖。虽然雌蕊与雄蕊在成熟时间上存在重叠,且高度自交亲和,但无处理套袋结实率很低,黄花牛耳朵较难发生自动的自花授粉,它的传粉主要依靠昆虫为媒介。

黄花牛耳朵生长在石灰岩山地,干旱贫瘠,环境十分恶劣,访花者主要有蜜蜂、方头泥蜂、无垫蜂,访花高峰期均为上午。蜜蜂的访花频率较高,方头泥蜂次之,无垫蜂最低,但总的来说,3 种昆虫的访花频率都很低。缺乏传粉昆虫是限制高山植物有性繁殖的一个重要因素^[23],传粉昆虫不足也是限制生长于石灰岩石山的黄花牛耳朵有性繁殖的重要因素。花蜜腺退化,但花粉数量多,昆虫访花主要是采集花粉,即使在花冠萎焉,花冠上仅有少数残留花粉时,仍有昆虫访花。非专一性昆虫传粉和传粉昆虫访花频率高的生物学特征十分有利于植物在极端环境下的生殖保障^[24]。在干旱贫瘠的石灰岩生境中,多种昆虫有效访花为黄花牛耳朵的有性繁殖提供了成功的保障,使其种群能够进行繁衍,定居下来。

观察到 3 种昆虫均是先完成花粉的输入,再完成花粉的输出的。由于黄花牛耳朵柱头在花药散粉时位置高于花药,伸至花筒口部并略下弯,3 种

昆虫在访花时,首先接触的是花筒口部略下弯的柱头裂片,完成花粉输入;它们进入花筒后与花药接触,采集花粉,完成花粉输出。然而,黄花牛耳朵同一植株同期不止1朵花开放,昆虫访花的顺序是无选择性的。昆虫随机访花的方式易引起同株异花传粉,不可避免地导致自交的发生^[24],使一些优良的基因得以保存下来。柱头的综合特征在昆虫访花时促进了异花授粉,但由于该植物自交亲和,昆虫的访花行为使同株异花授粉造成的自交仍有可能发生。

参考文献

- [1] Li Z Y(李振宇), Wang Y Z(王印政). Plants of Gesneriaceae in China [M]. Zhengzhou: Henan Science and Technology Publishing House, 2004: 4-6. (in Chinese)
- [2] Wei Y G(韦毅刚), Zhong S H(钟树华), Wen H Q(文和群). Studies of the flora and ecology Gesneriaceae in Guangxi Province [J]. Acta Bot Yunnan(云南植物研究), 2004, 26(2): 173-182. (in Chinese)
- [3] SanMartin-Gajardo I, Freitas L. Hummingbird pollination in *Besleria longimucronata* Hoehne (Gesneriaceae) in southeastern Brazil [J]. Biociências, 1999, 7: 13-24.
- [4] Perret M, Chautems A, Spichiger R, et al. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae) [J]. Ann Bot, 2001, 87: 267-273.
- [5] Sanmartin-Gajardo I, Sazima M. Non-euglossine bees also function as pollinators of *Sinningia* species (Gesneriaceae) in southeastern Brazil [J]. Plant Biol, 2004, 6: 506-512.
- [6] SanMartin-Gajardo I, Sazima M. Chiropterophily in Sinningieae (Gesneriaceae): *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat-pollination, but *P. sericiflora* is not yet [J]. Ann Bot, 2005, 95(7): 1097-1103.
- [7] 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]. Ann Bot, 2006, 97: 371-376.
- [8] Liu Y(刘演), Wei Y G(韦毅刚). *Chirita lutea* Yan Liu & Y.G.Wei, A new species of Gesneriaceae from Guangxi, China [J]. J Wuhan Bot Res(武汉植物学研究), 2004, 22(5): 391-393. (in Chinese)
- [9] Rodriguez-Riáño T, Dafni A. A new procedure to assess pollen viability [J]. Sex Plant Reprod, 2000, 12: 241-244.
- [10] Dafni A. Pollination Ecology, A Practical Approach [M]. Oxford: Oxford University Press, 1992: 1-57.
- [11] Cruden R W. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants [J]. Evolution, 1977, 31: 32-46.
- [12] Huang S Q(黄双全), Guo Y H(郭友好). Advances in pollination biology [J]. Chin Sci Bull(科学通报), 2000, 45: 225-237. (in Chinese)
- [13] Burt B L. Studies in the Gesneriaceae of the Old World XXXI: some aspects of functional evolution [J]. Notes Roy Bot Gard Edinburgh, 1970, 30: 1-10.
- [14] Wiehler H. A synopsis of neotropical Gesneriaceae [J]. Selbyana, 1983, 6: 1-219.
- [15] Webb C J, Lloyd D G. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy [J]. New Zeal J Bot, 1986, 24: 163-178.
- [16] Barrett S C H, Jesson L K, Baker A M. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants [J]. Ann Bot, 2000, 85 (Suppl.): 253-265.
- [17] Ren M X(任明迅), Zhang D Y(张大勇). Herkogamy [M]// Zhang D Y. Plant Life — History Evolution and Reproductive Ecology. Beijing: Science Press, 2004: 302-320. (in Chinese)
- [18] Ruan C J(阮成江), Jiang G B(姜国斌). Adaptive significance of herkogamy and floral behavior [J]. J Plant Ecol(植物生态学报), 2006, 30(2): 210-220. (in Chinese)
- [19] Miyajima D. Floral variation and its effect on self-pollination in *Salvia splendens* [J]. J Hort Sci Biotechn, 2001, 76: 187-194.
- [20] Elle E, Hare J D. Environmentally induced variation in floral traits affects the mating system in *Datura wrightii* [J]. Func Ecol, 2002, 16: 79-88.
- [21] Lloyd D G, Schoen D J. Self- and cross-fertilization in plants I. Functional dimensions [J]. Int J Plant Sci, 1992, 153: 358-369.
- [22] Yang S X(杨书香), Yang C F(杨春锋), Zhang T(张涛), et al. A mechanism facilitates pollination due to stigma behavior in *Campsis radicans* (Bignoniaceae) [J]. Act Bot Sin(植物学报), 2004, 46(9): 1071-1074. (in Chinese)
- [23] Stenström M, Molau U. Reproductive ecology of *Saxifraga oppositifolia*. Phenology, mating system, and reproductive success [J]. Arct Alp Res, 1992, 24: 337-343.
- [24] Duan Y W(段元文), Liu J Q(刘建全). Floral syndrome and insect pollination of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Swertia przewalskii* (Gentianaceae) [J]. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 2003, 41: 465-474. (in Chinese)