

植物花柱运动

罗银玲^{1,2}, 罗燕江^{1*}, 段友爱¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303; 2. 思茅师范高等专科学校生命科学系, 云南 普洱 665000)

摘要: 花柱运动在姜科(Zingiberaceae)、竹芋科(Marantaceae)、锦葵科(Malvaceae)和西番莲科(Passifloraceae)植物中存在,但它们运动的模式是不同的。姜科植物两种表型的花柱可以同时向相反的方向运动,竹芋科的花柱在触动扳机后发生不可逆转的爆发性运动,锦葵科的花柱运动时分枝向下反卷与花药紧密接触,而西番莲科的花柱运动虽很类似于锦葵科,花柱向花药方向运动,但很少碰到花药。花柱运动对传粉和交配系统有深刻影响。

关键词: 植物运动; 花柱卷曲; 生态适应; 运动机理

中图分类号: Q945.7

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2010)02-0203-07

Plant Style Movement

LUO Yin-ling^{1,2}, LUO Yan-jiang^{1*}, DUAN You-ai¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China;

2. Department of Life Science, Simao Teachers' College, Puer 665000, China)

Abstract: Style movement is common in plants of Zingiberaceae, Marantaceae, Malvaceae and Passifloraceae, but their modes of style movement are different. The two phenotypic styles in Zingiberaceae move towards opposite directions at the same time. The styles of Marantaceous plants move rapidly after the trigger was touched. The stylar branches of Malvaceous plants curved downward until its stigmas touch the anthers, while in Passifloraceae, the movement of stylar branches is also downwards, but they rarely touched the anthers. The movement of styles plays important roles in their pollination and mating system.

Key words: Plant movement; Style curvature; Ecological adaptation; Movement mechanism

任何生物体都是在不断地与外界环境进行物质及能量的交换中维持其生存、生长和生殖的。因此,生物体在整个生命过程中,必须通过自身形态和位置的改变来适应千变万化的外界环境。动物依靠长距离的移动来避免环境恶化带来的损害;大多数植物则由于固着生长而被认为没有主动运动的能力。虽然相对动物来说,植物对环境的主动性很小,但是植物也并不是完全“逆来顺受”。他们也可以利用一些运动手段来适应环境,更好地利用外界资源,甚至去捕猎动物。早在公元前 400 a 以前,古希腊的一些哲学家就相信植物和动物一样,具有感知和运动的能力,但很多人反对这一观点;直到十七世纪,实验植物学家们才开始接受植物运动(plant movement)的思想^[1]。19 世纪,达尔文比较

系统地提出了植物运动的概念,并对植物运动的多种类型进行了描述^[2]。植物运动和动物运动相比,一个最大的特点就是动物是整个个体在接受外界某种刺激后发生反应,而植物是个体中的某一个器官对外界的反应。在植物所有器官中,能够进行运动的主要有茎、根、花瓣、叶片、叶柄、花柱等^[3-5]。这些器官中,花柱运动由于直接和植物授粉相关,越来越受到生物学家们的关注。本文主要对植物花柱运动做一综述,比较全面地介绍具有花柱运动的植物及运动方式,阐述它们的生态适应意义。

1 花柱运动分类

很多植物存在花柱运动(style movement)现象,如竹芋科(Marantaceae),锦葵科(Malvaceae),西番莲

科(Passifloraceae), 姜科(Zingiberaceae)等。其中有些花柱运动是主动的, 如山姜属(*Alpinia*)、锦葵科和西番莲科的花柱运动; 有些是被动的, 如竹芋科的爆发性花柱运动。花柱卷曲运动在不同科植物中表现形式不同, 而同一个类群中的表现形式相似。除了以上 4 科外, 我们在其他科植物也观察到了花柱运动现象, 但未见任何报道, 所以这里只详细介绍这 4 科植物的花柱运动情况。

1.1 姜科植物的花柱卷曲性

姜科的山姜属^[4]和砂仁属(*Amomum*)部分

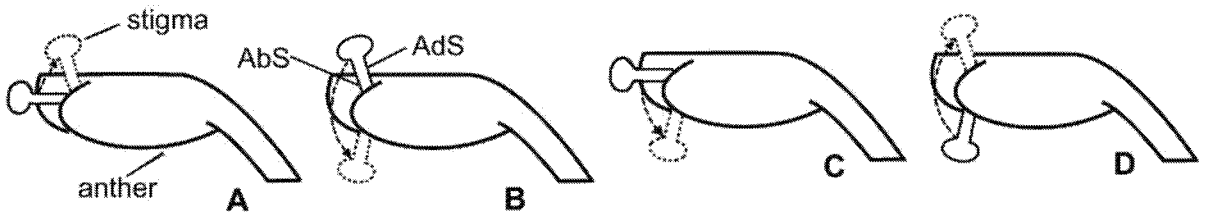


图 1 山姜属植物花柱卷曲运动示意图^[7]

Fig. 1 A sketch of style curvature in *Alpinia*^[7]

A, C: 下垂型花柱 Cataflexistyle; B, D: 上举型花柱 Anaflexistyle; A, C: 第一次卷曲 The first curvature; B, D: 第二次卷曲 The second curvature. 虚线箭头指示运动的方向, 实线的柱头表示每次花柱运动前的位置, 虚线的柱头表示每次花柱运动后的位置。The arrow with dashed line indicates the direction of style movement. The stigma with solid line indicates the states before curvature, the stigma with dashed line indicated the states after curvature. AdS: 近轴面 Adaxial side; AbS: 远轴面 Abaxial side.

卷曲过程大约持续 4~5 h。第一次卷曲结束后, 花已完全打开, 花柱向下呈卷曲状, 花粉囊未开裂, 柱头在花药的下方, 位于昆虫拜访的通道上, 此时花处于雌性阶段。约 11:00 时, 花柱开始第二次卷曲过程, 向上卷曲。约 13:00 花柱与花药平齐, 离开昆虫拜访的通道, 此时花药开始开裂, 可以输出花粉, 花进入雄性阶段。16:00 左右花柱第二次卷曲结束^[7]。

下垂型花柱每一次运动的方向都与上举型的相反, 每次运动开始的时间约比上举型推迟 1 h。即花柱第一次卷曲约在 1:00, 方向向上; 第二次卷曲 12:00 开始, 方向向下。不同的是, 花粉囊在第一次卷曲过程中开裂, 所以第二次卷曲之前, 花处于雄性阶段, 当第二次下垂运动进行到柱头在花药下方, 位于昆虫拜访通道上的时候, 花处于雌性阶段^[4]。

姜科植物的这种花柱卷曲性是一种非常巧妙的植物运动。首先表现在同一表型的花运动时间上的统一性。花柱下垂型花药的开裂一般在花柱上举型花的柱头进入受粉位置以后, 而花柱上举型花药的开裂则在花柱下垂型花的花柱进入受粉位

植物^[5-6]具有花柱运动的能力。这些有花柱卷曲性的植物在自然界中都有两个表型: 花柱上举型 (cataflexistylous morph) 和花柱下垂型 (anaflexistylous morph)。每种表型的花柱都有两次卷曲过程, 第一次是花开放过程中; 第二次是花开之后一段时间开始的, 两次运动的方向正好相反 (图 1)。两种表型的花柱, 在每一次运动过程中, 运动的方向也是相反的。

上举型花柱约 0:00 时第一次卷曲运动开始, 随着花蕾逐渐打开, 花柱伸长并向下卷曲。第一次

置以前。这些微妙的时间差进一步确保了异型植株间的相互授粉^[8]。其次表现在两种表型运动方向上的互补性。上举型的花柱向上运动的时候, 下垂型花柱做向下弯曲运动。在已知能运动的植物器官中, 同一个物种同时存在两种运动方向的器官很多, 具体到运动方式, 只是根的向重力性和茎的负向重力性, 是不同器官在同一个体上的运动。而同一器官在两种表型的个体上发生方向相反的运动, 除姜科植物的花柱卷曲之外, 目前还没有发现其它的例子。

1.2 竹芋科植物花柱卷曲的爆发性花柱运动

竹芋科植物中普遍存在花柱的爆发性运动 (explosive style movement)。尽管在属间或者种间的花部结构以及花柱运动后状态上存在差异, 但它们的花柱运动机理基本上相同, 以 *Maranta leuconeura* 为例 (图 2)。帽状退化雄蕊 (Ka) 包裹着柱头 (Gk), 在花蕾末期, 花粉囊裂开, 花粉转移到柱头背面的花粉盘内 (Pp)^[9-11], 形成次级花粉展示 (secondary pollen presentation)。开花后, 花柱在帽状退化雄蕊的束缚下生长成弯曲弹发的状态 (图 2A), 一旦由退化雄蕊发育成的附属结构“扳机”

(Tr)受到外力的触动(例如当传粉者通过狭窄的花入口进入花冠管汲取花蜜时)就会引发花柱(Gs)张力的释放,使得花柱在瞬间发生不可逆转的弯曲运

动即爆发性花柱运动(图 2B)^[12]。在此过程中,柱头前端的凹槽将刮取传粉者身上携带的花粉,然后将花粉盘内的花粉输出到传粉者身上^[10, 12]。

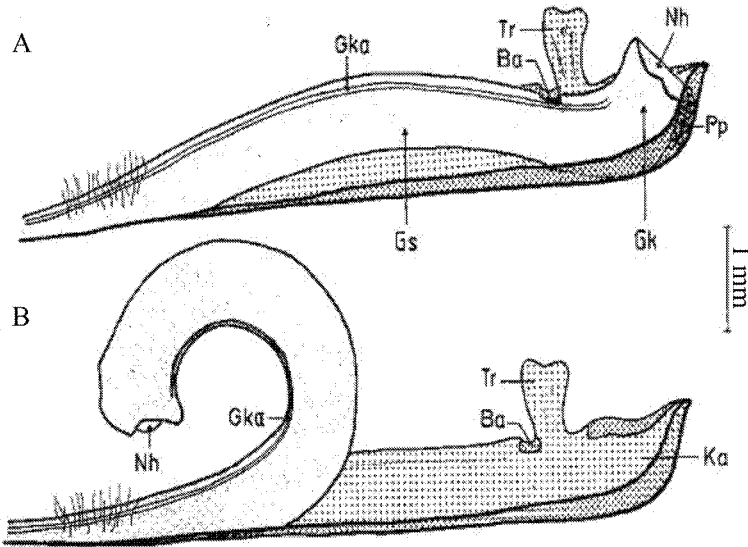


图 2 *Maranta leuconeura* 的花柱运动^[10]

Fig. 2 The style movement of *Maranta leuconeura*^[10]

A: 释放前 Before release; B: 释放后 After release. Ba: 基部的盘 Basal plate; Gk: 柱头 Head of style; Gka: 花柱道 Channel of style; Gs: 花柱 Style; Ka: 帽状退化雄蕊 Hooded staminode; Nh: 柱头凹 Stigma cavity; Pp: 花粉盘 Pollen plate; Tr: 扳机结构 Trigger.

1.3 锦葵科植物花柱分枝的卷曲运动

锦葵科植物的花丝联合成包裹花柱的雄蕊管,形成雌雄蕊合生的柱状物,它们的花柱从雄蕊管中伸出,花柱靠近柱头的一端分裂成小分枝(stylar branches),每个分枝顶端有相应的柱头。高低不同的花药都位于通常五裂的、伸出雄蕊管的花柱下方,表现出一种特殊的柱头探出式雌雄异位。该科很多种都存在花柱分枝的卷曲运动^[13-16],以海滨锦

葵(*Kosteletzkya virginica*)为例来详细介绍。海滨锦葵的花在 6:00 以前完全打开,5 个花柱分枝大约在 5:30 ~ 7:00 从雄蕊管中伸出(图 3A)。7:00 之后,所有花的花柱分枝都开始向下卷曲运动,7:00 ~ 9:00 的卷曲速度比较慢,9:00 ~ 11:00 运动较快,10:30 ~ 11:30 花柱分枝几乎垂直于雄蕊管,之后花柱继续运动直到柱头靠近花粉囊(图 3B),约 15:30 柱头弯曲碰触到花粉囊(图 3C)。

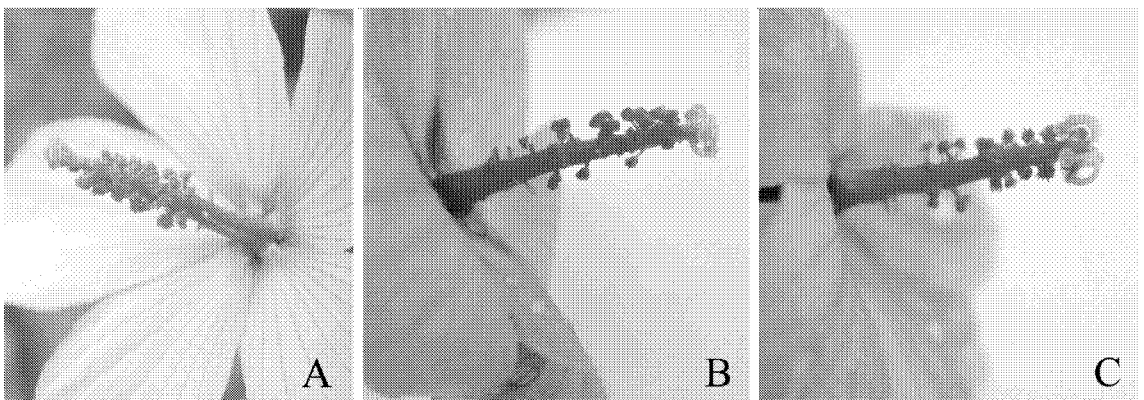


图 3 海滨锦葵花柱分枝的运动过程^[14](阮成江摄)

Fig. 3 Movement of stylar branches in *Kosteletzkya virginica*^[14](Photoed by Ruan C J)

1.4 西番莲科植物的花柱运动

Janzen^[17]早在二十世纪六十年代就对西番莲

科西番莲属的花柱运动做了研究。他描述了龙珠果(*Passiflora foedita*)、红花西番莲(*P. vitifolia*)、翅茎

西番莲(*P. alata*)和 *Passiflora* sp.的运动情况。我们以龙珠果为例来介绍(图 4)。龙珠果的花约在 5:30 开放,肉质花瓣的打开非常迅速,约 10~60 s。同一株植株或者一个小区域的所有植株的花,开放时间是高度同步的。花刚开时 3 个花柱是竖直的,这

个时候拜访的昆虫接触不到柱头(图 4A)。12 min 后 3 个柱头开始分开,各自向下弯曲,使柱头插入到花药之间,最终低于花药(图 4B)。龙珠果的花柱运动持续时间比较短,约 4~10 min,因个体不同有差异。

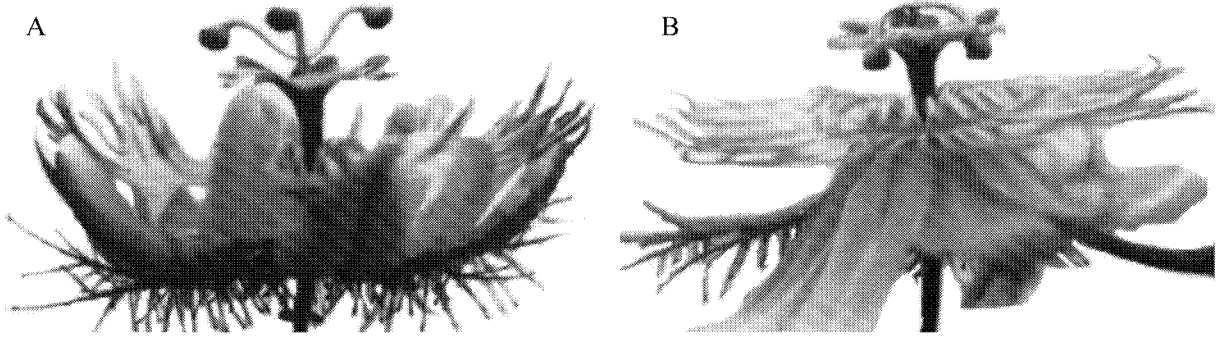


图 4 龙珠果的花柱运动^[17]

Fig. 4 The style movement of *Passiflora foedata*^[17]

西番莲属其他植物,如 *P. cincinnata*^[18], *P. mucronata*^[19]的花柱运动也有报道。鸡蛋果(*P. edulis*)在很多地方都有栽培,不同地方的开花时间和花柱运动时间不一样^[20],鸡蛋果在夏威夷和巴西是正午开放,21:00~22:00 闭合,而在澳大利亚的南威尔士,是夜里或者凌晨开花,正午花闭合。在西双版纳热带植物园内观察到的鸡蛋果的开花时间是不固定的,白天和夜晚都有花开放,而且同一株上的花开花时间不一致,但花柱在开花和运动后的状态与龙珠果相似——开花时花柱直立,运动后花柱卷曲的弧度很大,柱头插入到花药之间。

2 花柱卷曲运动的进化意义

花是植物的繁殖器官,柱头是接受花粉的部位,柱头成熟时为花粉萌发提供必要的物质和识别信号^[21]。花柱运动直接影响着柱头在花中的位置,以及柱头和花药之间的相对距离,因此花柱的运动对植物的繁殖有非常重要的影响。

2.1 姜科花柱卷曲运动的适应意义

由于花柱的卷曲运动,使山姜属植物的两种表型个体在上午和下午扮演不同的性别角色。这样有效的传粉只能发生在两种表型之间,不但避免了自花授粉(*autogamy*),而且还避免了同株异花授粉(*geitonogamy*)和同型个体间的授粉,从而促进了杂交^[22]。山姜属植物的这种花柱卷曲性异交机制在功能上类似于异型雌雄异熟(*Heterodichogamy*)^[23]。大多数异型雌雄异熟植物,其两性花中雌性结构和

雄性结构分离的原因主要是两者在发育时间上的差异,花的各个部分没有空间上的分离^[24];而山姜属的花是通过明显的花部运动来将雌性结构和雄性结构分开,是一种主动的行为机制。由于具有这一机制的山姜属植物具有高度的自交亲和性^[4,8],花柱卷曲性从其进化生态学适应意义上来讲,应该主要归结于避免自交,或避免由于自交带来的近交衰退^[25]。

除此之外,山姜属植物的这种花柱卷曲运动也被认为是避免雌性功能干扰雄性功能的一种行为学适应性机制^[26-27]。花粉散发时,柱头总是远离昆虫拜访(花粉扩散)通道这个现象,可以看成是避免接受自身花粉和避免干扰自身花粉的输出。而且,如果主要是为了避免自交,那么雌性先熟的花柱(上午已经接受了异株花粉)没有必要下午时再向上举起,除非后到达柱头的自身花粉相对于先到达柱头的异株花粉具有较大的竞争优势。Sun 等^[27]对云南草蔻(*Amomum blepharocalyx*)的研究表明,雌雄异熟对避免自交来说已经足够,不需要花柱运动,从而认为花柱的向上卷曲(下垂型的早上和上举型的下午)更多的是一种减少雌雄干扰的机制。除此之外,Barrett^[28]把这种花柱卷曲看作是结合了互补雌雄异位(*reciprocal herkogamy*)和雌雄异熟(*dichogamy*)的一种新型的花部策略。

2.2 竹芋科花柱卷曲运动的适应意义

竹芋科的花柱卷曲运动对传粉的影响与竹芋科植物的花粉展示方式密切相关。大多数植物花

粉直接从花药转移到传粉者身上,而有些植物则存在着次级花粉展示,即花粉首先转移到花的其它部位,然后再转移到传粉者的身上^[29-30]。次级花粉展示具有使花粉与柱头同位置而非同时展示的功能,可有效避免自交和雌雄功能间的干扰^[24]。同时,由于精确授粉的特点,具有次级花粉展示的植物展示了明显的选择优势^[31]。竹芋科植物在花蕾阶段,花粉已经转移到柱头背面的花粉盘内,形成次级花粉展示^[9-10]。竹芋科植物的这种花粉展示方式与其花柱运动行为相结合,形成了竹芋科特有的传粉机制,即爆发性花柱卷曲运动。由于帽状退化雄蕊对花柱的束缚以及次级花粉展示的作用,使得花柱张力的释放成为花粉成功输出的前提:花柱运动前,花柱与帽状退化雄蕊呈束缚与被束缚的关系,花蕾末期已转移到花粉盘内的花粉被帽状结构完全遮掩;当扳机结构受到足够大的力量触动时,花柱即脱离帽状雄蕊的束缚,向前快速弯曲;弯曲过程中,自身的柱头首先触及传粉者身上携带的外源花粉,并将其刮到具有萌发液的柱头窝里面,实现异花授粉;之后花柱继续弯曲,柱头背面花粉盘再触及传粉者,其中的花粉散布到传粉者携带花粉的位置,完成自身花粉的输出。这样,花粉的输入和输出在时间-空间上都是分离的。这种次级花粉展示结合爆发性花柱卷曲运动机制被认为有利于避免雌雄功能的干扰和自花授粉^[24, 32]。

2.3 锦葵科花柱分枝运动的适应意义

花柱分枝运动过程中,如果柱头接收到足够多的花粉,该分枝的花柱运动立即停止^[14-15]。锦葵科的这种花柱分枝运动中,每个分枝的运动是独自调节的,如果5个分枝中有1~4个柱头接受到外来花粉,那么接受花粉的分枝运动停止,其它未接受花粉的分枝运动不受影响,这种仅未授粉的分枝发生卷曲运动是很独特的,但对其适应意义的解释未形成统一观点。有些研究者认为这种花柱分枝的运动是一种实现延迟自交(delayed selfing)的方法^[13-14]。柱头没有接受外来花粉时,花柱分枝会一直运动到柱头与自身花药相接触,从而实现了延迟自交^[33],这样在无花粉折损和胚珠折损的情况下,保证了传粉者不足时种子的产生,同时提高了雌性和雄性适合度。在部分种群中,由于柱头探出式雌雄异位程度太大,花柱分枝的反卷运动停止后柱头仍不能与自身花药接触^[13-14],在花冠闭合作用下才能成功实现自花授粉。如果花柱不发生卷曲运动,

在花闭合时柱头也接触不到花药,所以花柱分枝的卷曲是这类花成功实现自交的前提^[14]。有些研究者则认为这是一种有利于异交的机制。在花柱卷曲过程中,花柱分枝运动使柱头位于传粉者拜访的通道上,有利于柱头接受花粉。在卷曲的前半程,可接受花粉的柱头面位于拜访者进入花的路径上,利于异交花粉传递,而在拜访者退出花时,接触到的是柱头不能接受花粉的一侧,这样避免自花授粉的可能^[14, 34-35]。

2.4 西番莲科花柱运动的适应意义

西番莲科的花有一个典型的特征,即柱头探出式雌性异位(approach herkogamy)。它的花柱伸出花药之外,这种异位方式使它自身的柱头和花药之间的距离较大,减少了自花花粉落在柱头上的几率,潜在地增加异花授粉的比例^[36]。除了避免自交授粉之外,可以降低雌雄性功能之间的干扰^[29, 37]。鸡蛋果的花刚开的时候,柱头直立,且柱头表面没有粘液,柱头不在昆虫拜访的通道上;另外,它的花粉较大、重且有粘性,并不适合风媒传粉^[38-39],因此柱头被授粉的几率非常小。当它们的柱头下弯运动完成,它们更容易被收集花粉和花蜜的昆虫碰触到^[40],并对其进行传粉。因此西番莲科的这种花柱卷曲运动极大地提高了它被授粉的几率,有利于提高它的雌性适合度。西番莲有些花,其花柱完全不发生弯曲,在整个花期内的柱头都是直立的;有些花柱部分弯曲,弯曲的幅度较小,这两种花的结实率分别是0和13%,而花柱完全弯曲的花结实率可达45%^[41]。花柱往下弯曲的时候很少碰到花药,如果碰到,粘到柱头的花粉粒也很少^[17]。而且很多研究表明西番莲科一些种的柱头和花粉之间存在自交不亲和性^[18-19, 42-43]。那么西番莲科的花柱运动应该不是为了延迟自交。

总之,植物花柱的运动具有重要的意义,它既能促进异交,消除性别干扰,精确传粉,提高传粉效率,也有可能导致自动自交,为植物提供繁殖保障。在以后的研究中,可能还会发现花柱运动有更多的适应意义。

3 花柱运动的机理研究

尽管花柱运动在植物的繁殖过程中起着很重要的作用,但是关于花柱运动的机理研究还未得到重视。关于姜科植物花柱卷曲运动的机理,我们实验室对花柱卷曲运动的结构基础进行了探讨^[7]。

德国 Claßen-Bockhoff 研究组对竹芋科植物花柱运动的机械基础开展了一些研究^[44-45], Pischtschan^[44]从细胞结构的角度解释了花柱卷曲运动,认为竹芋科花柱具弯曲运动的部位,细胞壁是多孔渗水的(porous),而且在纵向上有较大的细胞间隙,细胞壁上的这些孔很明显地把相邻的细胞连接起来,使薄壁组织的细胞具有快速渗透的能力,从而导致了竹芋科花柱的快速卷曲运动。Ruggiero^[46]对西番莲科的花柱运动做过研究,认为鸡蛋果的花柱中有一小部分不能运动,这种类型的花在提供花粉作为父本时能结果实,但是作为母本时无果实产生,这表明雌配子体的发育在这种花的花柱运动中起重要的作用,雌配子体发育过程中可能产生了某种物质启动了花柱的运动。锦葵科花柱运动机理的研究还未开展,但很多研究都提到一旦柱头授粉,花柱运动就停止^[13-14,47],这说明胚珠的状态在花柱运动中起重要作用,但确切的原因还不清楚。

植物运动在植物学研究领域是一个热点问题,在植物运动的研究中,向性运动机理的研究取得了很大的进展^[48],特别是在向重力性运动的研究中,信号的接受部位,几种重要的信号传导分子,以及反应过程中直接起作用的因子都有很多相关的研究。但是对于植物花柱运动的机理研究却一直未得到重视。鉴于植物花柱运动机理的研究还未开展,目前应加强基础方面的研究,如影响运动的因素,导致运动的直接因子,运动的结构基础等等。在这些研究的基础上,进一步研究导致(影响)运动的因素如何与运动反应联系起来。另外,借鉴研究其它植物运动类型的方法和手段,开展更多的关于运动的信号传导、分子机理等方面的工作。

参考文献

- [1] Whipps C W, Hangarter R P. Phototropism: bending towards enlightenment [J]. *Plant Cell*, 2006, 18: 1110-1119.
- [2] Darwin C R. *The Power of Movement in Plants* [M]. London: John Murray, 1880: 1-272.
- [3] Hart J W. *Plant Tropism and Other Growth Movement* [M]. London: Unwin Hyman, 1990: 1-34.
- [4] Li Q J, Xu Z F, Kress W J, et al. Flexible style that encourages outcrossing [J]. *Nature*, 2001, 40: 432-432.
- [5] Cui X L(崔晓龙), Wei R C(魏蓉城), Huang R F(黄瑞复). A study on the breeding system of *Amomum tsaoko* [C]// Wu T L, Wu Q G, Chen Z Y. Proceedings of the 2nd Symposium on Family Zingiberaceae. Guangzhou: Zhongshan University Press, 1996: 288-296.(in Chinese)
- [6] Ren P Y, Liu M, Li Q J. An example of flexistily in a wild cardamom species (*Amomum maximum* (Zingiberaceae)) [J]. *Plant Syst Evol*, 2007, 267: 147-154.
- [7] Luo Y L(罗银玲), Ren P Y(任盘宇), Li Q J(李庆军). Structural fundamentals of style curvature in flexistylous *Alpinia mutica* [J]. *Chin Bull Bot(植物学报)*, 2009, 44: 191-196.(in Chinese)
- [8] Li Q J, Xu Z F, Kress W J, et al. Mating system and the stigmatic behaviour during the flowering of *Alpinia kwangsiensis* (Zingiberaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, 2002, 232: 123-132.
- [9] Kennedy H. Systematics and pollination of the "closed-flowered" species of *Calathea* (Marantaceae) [J]. *Univ Calif Pub Bot*, 1978, 71: 1-90.
- [10] Claßen-Bockhoff R. Investigations on the construction of the pollination apparatus of *Thalia geniculata* (Marantaceae) [J]. *Bot Acta*, 1991, 104: 183-193.
- [11] Claßen-Bockhoff R, Heller A. Floral synorganization and secondary pollen presentation in four Marantaceae from Costa Rica [J]. *Int J Plant Sci*, 2008, 169: 745-760.
- [12] Kennedy H. Diversification in pollination mechanisms in the Marantaceae [M]// Wilson K L, Morrison D A. *Monocots: Systematics and Evolution*. Melbourne: CSIRO Publishing, 2000: 335-343.
- [13] Klips R A, Snow A A. Delayed autonomous self-pollination in *Hibiscus laevis* (Malvaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1997, 84: 48-53.
- [14] Ruan C J, Qin P, He Z X. Delayed autonomous selfing in *Kosteletzkya virginica* (Malvaceae) [J]. *S Afr J Bot*, 2004, 70: 639-644.
- [15] Ruan C J, Li H, Mopper S. The impact of pollen tube growth on stigma lobe curvature in *Kosteletzkya virginica*: The best of both worlds [J]. *S Afr J Bot*, 2008, 74: 65-70.
- [16] Seed L, Vaughton G, Ramsey M. Delayed autonomous selfing and inbreeding depression in the Australian annual *Hibiscus trionum* var. *vesicarius* (Malvaceae) [J]. *Aust J Bot*, 2006, 54: 27-34.
- [17] Jazen D H. Reproductive behavior in the Passifloraceae and some of its pollinators in central America [J]. *Behavior*, 1968, 32: 33-48.
- [18] Apontey Y, J uregui D. Some aspects of the floral biology of *Passiflora* [J]. *Rev Fac Agron (LUZ)*, 2004, 21: 211-219.
- [19] Sazima M, Sazima I. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in Southeastern Brazil [J]. *Biotropica*, 1978, 10: 100-109.
- [20] Aguiar-Menezes E L, Menezes E B, Cassino P C R, et al. Passion fruits [M]// Peña J E, Sharp J L, Wysoki M. *Tropical Fruit Pests and Pollinators*. Wallingford: CAB International, 2002: 361-390.
- [21] Edlund A F, Robert S, Daphne P. Pollen and stigma structure and function: The role of diversity in pollination [J]. *Plant Cell*, 2004, 16: S84-S97.
- [22] Zhang L(张玲), Li Q J(李庆军). Flexistily and its evolutionary ecological significance [J]. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 2002, 26: 385-390.(in Chinese)
- [23] Renner S S. How common is heterodichogamy? [J] *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 595-597.
- [24] Lloyd D G, Webb C J. The avoidance of interference between the

- presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy [J]. *New Zeal Bot*, 1986, 24: 135–162.
- [25] Charlesworth D, Morgan M T, Charlesworth B. Inbreeding depression, genetic load, and the evolution of outcrossing rates in a multilocus system with no linkage [J]. *Evolution*, 1990, 44: 1469–1489.
- [26] Zhang D Y (张大勇). Life History Evolution and Reproductive Ecology in Plants [M]. Beijing: Science Press, 2004: 100–113. (in Chinese)
- [27] Sun S, Gao J Y, Liao W J, et al. Adaptive significance of flexistylly in *Alpinia blepharocalyx* (Zingiberaceae): A hand pollination experiment [J]. *Ann Bot*, 2007, 99: 661–666.
- [28] Barrett S C H. The evolution of plant sexual diversity [J]. *Nat Rev Genet*, 2008, 3: 274–284.
- [29] Claßen-Bockhoff R. Investigations on the construction of the pollination apparatus of *Thalia geniculata* (Marantaceae) [J]. *Bot Acta*, 1991, 104: 183–193.
- [30] Cruden R W. Pollen grains: why so many? [J] *Plant Syst Evol*, 2000, 222: 143–165.
- [31] Howell G J, Slater A T, Know R B. Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance [J]. *Aust J Bot*, 1993, 41: 417–438.
- [32] Duan Y A (段友爱), Li Q J (李庆军). The pollination biology of *Phrynium oliganthum* (Marantaceae) [J]. *J System Evol(植物分类学报)*, 2008, 46: 545–553. (in Chinese)
- [33] Ruan C J (阮成江), Jiang G B (姜国斌). Adaptive significance of herkogamy and floral behaviour [J]. *J Plant Ecol(植物生态学报)*, 2006, 30: 210–220. (in Chinese)
- [34] Ruan C J, Qin P, Han R M. Strategies of delayed self-pollination in *Kosteletzkya virginica* [J]. *Chin Sci Bull*, 2005, 50: 94–96.
- [35] Stephens W C. *Kansas Wild Flowers* [M]. Lawrence: University of Kansas Press, 1948: 41–56.
- [36] Lloyd D G, Schoen D J. Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions [J]. *Inter J Plant Sci*, 1992, 153: 358–369.
- [37] Ren M X (任明迅), Zhang D Y (张大勇). Herkogamy [M]// Zhang D Y (张大勇). *Plant Life-history Evolution and Reproductive Ecology*. Beijing: Science Press, 2004, 302–320. (in Chinese)
- [38] Akamine E K, Girolami G. Problems in fruit set in yellow passion fruit [J]. *Hawaii Farm Sci*, 1957, 5: 3–5.
- [39] Nishida T. Pollination of the passion fruit in Hawaii [J]. *J Econ Ent*, 1958, 51: 146–149.
- [40] Aguiar-Menezes E L, Menezes E B, Cassino P C R. Passion fruit [M]// Peña J E, Sharp J L, Wysoki M. *Tropical Fruit Pests and Pollinators: Biology, Economic Importance, Natural Enemies and Control*. Wallingford: CABI Publishing, 2002: 361–390.
- [41] Ruggiero C, Banzatto D A, Lam-Sanchez A. Studies on natural and controlled pollination in yellow passion fruit (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Deg.) [J]. *Acta Hort*, 1976, 57: 121–124.
- [42] Snow A A. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia* [J]. *Oecologia*, 1982, 55: 231–237.
- [43] de R go M M, Bruckner C H, Silva E A M, et al. Self-incompatibility in passionfruit: Evidence of two locus genetic control [J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 564–568.
- [44] Pischtschan E. Evolutionary tendencies in flowers of *Marantaceae* with special reference to the style movement mechanism [D]. Mainz: University of Mainz, 2006: 35–48.
- [45] Pischtschan E, Claßen-Bockhoff R. Setting-up tension in the style of *Marantaceae* [J]. *Plant Biol*, 2008, 10: 441–450.
- [46] Ruggiero C, Lam-Sanchez A, Miguel S. Estudos sobre a fertilidade de gr os de p len de maracuj amarelo *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Deg [J]. *Congresso Brasileiro de Fruticultura*, 1976, 3: 515–519.
- [47] Ruan C J, Mopper S, Teixeira da Silva J A, et al. Context-dependent style curvature in *Kosteletzkya virginica* (Malvaceae) offers reproductive assurance under unpredictable pollinator environments [J]. *Plant Syst Evol*, 2009, 277: 207–215.
- [48] Gilroy S, Masson P H. *Plant Tropisms* [M]. Ames (Iowa): Blackwell Publishing, 2008: 3–15.