气候条件对海滨锦葵 (Kosteletzkya virginica) 延迟自花传粉的影响

阮成江 金 华

(大连民族学院生物技术与资源利用国家民委教育部重点实验室,大连 116600)

摘要 延迟自交被认为是一种生殖适应性 因为它保证了传粉者稀少情况下的种子生产 ,但当传粉者丰富时,又允许异交占优势。海滨锦葵花在传粉者不足或缺乏时能通过主动的柱头裂片弯曲运动成功实现延迟自花传粉。 $2002 \sim 2005$ 年对江苏盐城滩涂海滨锦葵栽培群体花中发生延迟自花传粉花所占的百分比进行了观测,并于 2005 年对花内不同停止类型的柱头裂片比进行了调查 结果表明 $2002 \sim 2005$ 年间发生延迟自花传粉花所占百分比分别为 $13.50\% \pm 1.62\%$ 、 $14.39\% \pm 1.50\%$ 、 $14.05\% \pm 1.82\%$ 和 $13.47\% \pm 1.51\%$ 不同年份间并无显著差异 $(F_{(3.189)}) = 6.128$, $P_{(3.189)} = 0.085$)。 发生延迟自花传粉花所占百分比与气候条件有密切关系 不利天气(多云/雨)($22.11\% \pm 0.94\%$)明显高于有利天气(晴天)($5.43\% \pm 0.43\%$)($F_{(3.189)} = 8009.780$, $P_{(3.001)}$ 。 花内通过花部运动实现自花传粉而停止运动的柱头裂片比在有利天气(晴天)下($18.64\% \pm 1.61\%$)明显低于不利天气(多云/雨天)($70.58\% \pm 2.06\%$)(10.000,10.000,10.000,10.000 ,10.0000 ,10.0000 ,10.0000 ,10.0000 ,10.0000 ,10.0000 ,10.0000 ,10.000

关键词 海滨锦葵 延迟自花传粉 传粉者环境 滩涂

文章编号:1000-0933 (2007)06-2259-06 中图分类号:(0142,0945,0948 文献标识码:A

Effects of climate conditions on delayed self-pollination in Kosteletzkya virginica

RUAN Cheng-Jiang JIN Hua

Key Laboratory of Biotechnology & Bio-Resources Utilization , State Ethnic Affairs Commission and Ministry of Education , Dalian Nationalities University , Dalian 116600 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (6) 2259 ~ 2264.

Abstract: Delayed selfing is regarded as a reproductive adaptability, because it apparently ensures seed production when pollinators are scarce, yet it allows outcrossing to predominate when they are abundant. Delayed self-pollination by curvature of stigma-lobes occurs in flowers of *Kosteletzkya virginica*, when pollinators are scarce or absent. Based on the observation data of delayed self-pollination of *K. virginica* growing in the naturalized population in the Yancheng tideland, Jiangsu province, China and climate data from 2002 to 2005, and the observation data of different stop types of stigma lobes within-flowers in 2005, percentages of flowers undergoing delayed self-pollination and different stop types of stigma lobes were analyzed, and comparing their differences between fine and inclement weather conditions. The conclusions showed that percentages of flowers undergoing delayed self-pollination during 2002—2005 were 13.50% $\pm 1.62\%$, 14.39% $\pm 1.50\%$,

基金项目 :国家自然科学基金资助项目 (No. 30500071);大连民族学院人才引进启动项目 (No. 20056104)

收稿日期 2006-05-15;修订日期 2006-11-28

作者简介: 阮成江 (1972 ~) ,男 ,河南新县人 ,博士 ,教授 ,主要从事植物进化生态、分子生态、系统发育与演化和遗传育种研究. E-mail:ruan@

Foundation item :The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30500071) and Start-up Project of Dalian Nationalities University for Introduce Talent (No. 20056104)

Received date 2006-05-15; Accepted date 2006-11-28

Biography: RUAN Cheng-Jiang, Ph. D., Professor, mainly engaged in plant evolutionary ecology, molecular ecology, systematic development and evolvement, and genetic and breeding. E-mail: ruan@dlnu.edu.cn

14.05% \pm 1.82% and 13.47% \pm 1.51%, respectively, and there was not significant difference among different years $(F_{6,189}) = 6.128$, P = 0.085). The percentage of flowers displaying delayed self-pollination to all flowers on cloudy / rain days (22.11% \pm 0.94%) was significant higher than that of sunny days (5.43% \pm 0.43%) (F = 8009.780, P < 0.001). Percentage of stigma lobes of curve stop by floral parts movement on sunny days (18.64% \pm 1.61%) was significant lower than on cloudy / rain days (70.58% \pm 2.06%) (U = 0.000, W = 465.000, P < 0.001). Percentage of flowers of K. virginica displaying delayed self-pollination is directly respond to the weather conditions influencing pollinators environments, this provides the potential for testing the reproduction assurance hypothesis in the level of individuals or flowers.

Key Words: Kosteletzkya virginica; delayed self-pollination; pollinator environment; tideland

传粉是种子植物受精的必经阶段,它的发生不仅与花形态有关,而且受周围生物和非生物因素的影响『『。一些植物在传粉者缺乏或不足的情况下能通过主动的花部行为完成传粉过程,如:(1)雌蕊(花柱)运动,如花晚期,花柱分枝卷曲使柱头表面接触花药或接触落在非柱头区的花粉,这种花部行为发生在堇菜属的 Viola pubescens 『『,血皮草科的 Wachendorfia brachyandra 『『,锦葵科的海滨锦葵(Kosteletzkya virginica)』『和 Hibiscus laevis 『『等植物中。(2)雄蕊(花粉)运动,如发生在血根草属的 Sanguinaria Canadensis 『『中的花后期雄蕊向上弯曲使花药与柱头相触;发生在红萼耧斗菜(Aquilegia canadensis)『『,蓝眼玛莉(Collinsia verna)』『『和三尖叶猪屎豆(Crotalaria micans)』『『青植物中的花晚期雄蕊不断向外露柱头伸长;发生在黄花大苞姜(Caulokaempferia coenobialis)中的花粉滑动『『『,发生在山月桂(Kalmia latifolia)花晚期保持张力状态下弯曲花粉的弹射『『『、发生在大根槽舌兰(Holcoglossum amesianum)中的花粉囊旋转『『』,以及发生在野生植物华北耧斗菜(Aquilegia yabeana)中的花柱向外弯曲『『』。(3)其它花部结构运动,如花冠脱落『4』、萎蔫『5』和闭合『6』。

海滨锦葵为锦葵科多年生草本植物 ,起源于美国盐沼区 [17]。作为发展盐土农业的候选植物种 ,1993 年由美国引入中国 ,目前已在大连、江苏、山东等省沿海滩涂种植。海滨锦葵花两性、虫媒 ,传粉方式有昆虫传粉和由花柱运动完成的自花传粉 [18] 两种模式。花开之后 ,如果柱头一直未被授粉 , 花柱将发生弯曲 ,并持续到柱头与自花花粉接触或毗邻 ,延迟自花传粉发生 [16]。花柱运动过程中 , 一旦柱头接受到外来花粉 , 花柱运动立即停止 ,如果 5 个柱头中的 1 ~ 4 个接受到外来花粉 ,那么仅接受花粉柱头的花柱运动立即停止 ,其他未接受花粉柱头的花柱运动不受影响 [16]。2002 ~ 2005 年 ,对不同气候条件下 ,江苏盐城金海农场滩涂海滨锦葵栽培群体花中发生延迟自花传粉花占总花的百分比进行了观测 ;并于 2005 年生长季内 ,对单花内 5 柱头裂片中发生延迟自花传粉的裂片比进行了调查 ,旨在为理解海滨锦葵对不稳定传粉生境的进化适应提供科学依据。

1 研究地点与方法

1.1 样地生境概况

利用 1993 年在美国特拉华大学采收的海滨锦葵种子 ,1994 年种于江苏盐城金海农场滩涂试验地。目前江苏盐城金海农场滩涂的海滨锦葵群体生长良好 ,单株株高约 $1.5\sim2$ m ,群体内单株数在 1.5×10^5 以上 ,面积约 20×666.7 m² 左右。

1.2 研究材料与方法

江苏盐城滩涂海滨锦葵花期 3 个月左右 ,自 6 月中下旬开始 ,持续到 9 月中下旬结束。花为虫媒花。花冠大小为 (5.27 ± 0.70) cm。粉红为海滨锦葵最常见的花色 ,其次是粉白、深红、深紫和纯白。单株花期 50d 左右 ,每天产生 1 ~25 朵花 ,每单株一个生长季可产生几百朵花 ,最高达 1000 朵以上。海滨锦葵单株上的花为严格的同步开放 ,花在花序上无序排列。单花花期仅为 1 d ,花从夜间 0 (5.27 ± 0.70) 7 (5.27 ± 0.70) 7 (5.27 ± 0.70) 8 (5.27 ± 0.70) 7 (5.27 ± 0.70) 8 (5.27 ± 0.70) 7 (5.27 ± 0.70) 8 (5.27 ± 0.70) 7 (5.27 ± 0.70) 8 (5.27 ± 0.70) 8 (5.27 ± 0.70) 9 (5.27 ± 0.70) 7 (5.27 ± 0.70) 9 $(5.27\pm0.$

1.2.1 自然条件下发生延迟自花传粉花占总花的百分比

2002~2005 年对江苏盐城滩涂海滨锦葵栽培群体内 2002 年随机选择后标记选定的 10 个海滨锦葵单株中通过花部运动发生延迟自花传粉的花进行了调查。每天清晨 (6 30 前),记录每个单株开放的花数 ;14 100~18 100 ,观察、记录每个单株上由昆虫授粉的花数 (这是非常容易进行的 ,因为落在柱头上的黄色花粉粒非常大 ,很容易被观察到)。观测过程中对花内柱头被传粉者传粉数大于等于 3 的花记录为昆虫传粉花。通过花部运动发生延迟自花传粉花的数量为总花数减去由传粉者传粉的花数。观察过程中 ,距离开花植株 2 m 以外 ,以防止干扰传粉者的访问。每年的观测从标记个体的第 1 朵花开放时开始 ,到最后一朵花开放时为止。计算每天 10 株中发生延迟自花传粉花所占的百分比 ,以 10 株的平均值代表当年海滨锦葵栽培群体中发生延迟自花传粉花所占的百分比。观察、记录的同时对天气情况进行记录 ,并将天气情况分为有利 (晴天)和不利天气 (多云/雨天)两种情况。利用 4 a 的数据 ,分析有利和不利天气条件下海滨锦葵花中发生延迟自交传粉花所占百分比间的差异。统计分析软件为 SPSS11.0。

1.2.2 花内不同停止类型的柱头裂片比

海滨锦葵花开后,如果柱头被授粉,那么柱头裂片 将不发生弯曲:但如果柱头未被授粉,柱头裂片将发生 弯曲 (7.00 左右) 且在弯曲运动过程中 未授粉柱头一 旦接受花粉,弯曲动动立即停止,但并不影响其它未授 粉柱头裂片的运动。基于以上分析 4 种柱头裂片停止 类型将出现在海滨锦葵不同花中(图1),也可能在同一 花内: 1. 传粉发生在柱头裂片没有或刚刚发生弯曲前, 柱头裂片和单体雄蕊管延长线间的夹角 (α) 介于 175° ~180°之间;Ⅲ,传粉发生在 a 介于90°~175°之间;Ⅲ, 传粉发生在 α 小于 90°的情况下,但柱头未与自身花粉 接触,而且传粉由外界传粉媒介完成:IV,自花授粉由柱 头裂片运动或柱头裂片运动和花冠闭合相结合完成 ,但 不是由外界传粉媒介完成。为调查花内不同停止类型 的柱头裂片比 2005 年在江苏盐城滩涂金海农场试验 地的海滨锦葵群体内选取 50 个个体 标记。每天14 00 ~18 00 (14 00 前基本无花冠完全闭合 ,18 00 左右几 乎所有的花都完全闭合)对每个个体所有花的5柱头裂 片的不同停止类型(┃、┃、┃┃、┃┃ 和 ┃┃)进行统计。 每天计 算 50 个个体开放的所有花中不同柱头停止类型的百分 比 总共调查统计了60 d。调查统计过程中同时记录每 天的天气情况。统计分析软件为 SPSS11.0。

2 结果与分析

2.1 自然条件下发生延迟自花传粉花占总花的百分比

2002~2005年,江苏盐城滩涂海滨锦葵自然生长 群体内发生延迟自花传粉花占总花的百分比分别为

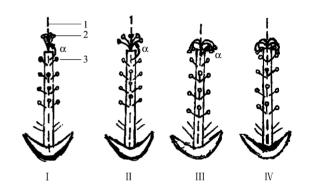


图 1 海滨锦葵花不同停止类型 ([、Ⅱ、Ⅲ、和Ⅳ)的柱头裂片

Fig. 1 Different stop types of stigma lobes in Kosteletzkya virginica flowers , including four types of I , II and IV

I :传粉发生在柱头裂片没有或刚刚发生弯曲前 ,柱头裂片和单体雄蕊管延长线间的夹角 (α)介于 175° ~ 180°之间 pollination occurs before lobes do not or just curve , the angle (α) between stigma lobe and the line along the length of the monadelphous column is 175 to 180 degrees;

II . 传粉发生在 α 介于 90° ~ 175° 之间 pollination occurs when α is 90 to 175 degrees ;

III: :传粉发生在 α 小于 90°的情况下 ,但柱头未与自身花粉接触 ,而且传粉由外界传粉媒介完成 pollination occurs when α is less than 90 degrees , but stigmas do not contact its own anthers , and pollination is conducted by external agents ;

IV: 自花传粉由柱头裂片运动或柱头裂片运动和花冠闭合相结合 完成 self-pollination by stylar movements or a combination stylar movements and corolla closure

1 单体雄蕊管长度方向延长线 the line along the length direction of the monadelphous column; 2 柱头 stigma; 3 花药 anthers

 $13.50\% \pm 1.62\%$ 、 $14.39\% \pm 1.50\%$ 、 $14.05\% \pm 1.82\%$ 和 $13.47\% \pm 1.51\%$,不同年份间并无显著差异 $(F_{\mathfrak{G},189}) = 6.128$,P = 0.085)(表 1)。有利 (晴天)天气下 ,发生延迟自花传粉花所占百分比的最小值 (0%))在 4 a 间出现了 $16 \,\mathrm{d}$,不利 (多云/雨天)天气条件下的最大值 (61.42%) 出现在 2004 年的 8 月 4 号。有

利天气 (5.43% ±0.43%)和不利天气 (22.11% ±0.94%)下发生延迟自花传粉花占总花的百分比间存在显 著差异 $(F_{0.189})$ = 8009.780, P < 0.001)。

表 1 不同年份发生延迟自花传粉花的百分比

Table 1	Percentages of flowers	undergoing delayed	self-pollination	among different years	(%)
---------	------------------------	--------------------	------------------	-----------------------	-----

年 Year		有利天	气 Fine weath	ner	不利天气 Inclement weather				均值	
	天数 最大值 Days (d) Maximum		最小值 Minimum	均值 Mean ± S. E	天数 Days (d)	最大值 Maximum	最小值 Minimum	均值 Mean ± S. E	Mean ± S. E	
2002	26	13.79	0.00	5.87 ± 0.76	21	44.07	10.52	22.94 ± 2.13	13.50 ± 1.62	
2003	22	23.40	0.00	5.38 ± 1.19	27	41.36	11.32	21.74 ± 1.41	14.39 ± 1.50	
2004	21	11.32	0.00	5.08 ± 0.88	25	61.42	8.96	21.58 ± 2.38	14.05 ± 1.82	
2005	25	10.32	0.00	5.30 ± 0.67	23	41.25	11.28	22.36 ± 1.62	13.47 ± 1.51	
均值 Mean ± S. E				5.43 ± 0.43				22.11 ± 0.94		
两因素方差分析 Two-way ANOVA										
变异来源 Source of variation SS			df		MS	F	P			

ניין	<u> </u>	27.	. , ,	エノ	J 1/1	1 1	٧٥-	way	111	10	V 13	
_		_										

变异来源 Source of variation	SS	df	MS	F	P
年 Year	29.955	3	9.985	6. 128	0.085
天气 Weather	13209.499	1	13209.499	8009.780	0.000 **
年×天气 Year×Weather	4.888	3	1.629	0.031	0.993
误差 Error	29019.345	182	156.018		
总合 Total	63841.010	189			

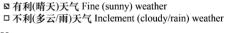
^{*} P < 0.01 水平上的相关性显著 Correlation was significant at the P < 0.01 probability level

2.2 花内不同停止类型的柱头裂片比

花内不同停止类型的柱头裂片比受天气条件影响 较明显 (图 2)。 晴天 (18.64% ±1.61% , n = 37)柱头 裂片停止类型 IV 所占的百分比明显低于不利天气 (多 云/雨天) (70.58% ± 2.06% , n = 23) (U = 0.000 , W = 465.000 , P < 0.001) (图 2)。柱头裂片停止类 型 I 所占的百分比在晴天 (20.02% ± 2.23%)远高于 不利天气 (多云/雨天) $(0.17\% \pm 0.01\%)$ (U = 6.000)W = 274.000 , P < 0.001)。柱头裂片停止类型 II 在 晴天和不利天气 (多云/雨天)间存在显著差异 (U=7.000, W = 187.000, P < 0.001),但柱头裂片停止 类型 III 在晴天和不利天气 (多云/雨天)间并无显著差 异 (U = 17.500, W = 45.500, P = 0.615)。

讨论 3

如果一个植物种群仅仅依靠动物在个体间传递花 粉 并且如果传粉者稀少或在一定时间或年份数量较少 时,能兼备自花授粉的个体将有一定的选择优势[19]。 一直延迟到异交机会丧失后发生的自动自花授粉 ,被称



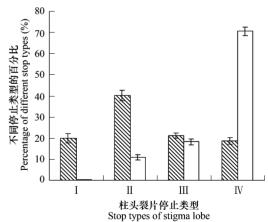


图 2 有利 (晴天)和不利 (多云/雨)气候条件花内不同停止状态 (Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ和Ⅳ)的柱头裂片比

Fig. 2 Percentages of stigma lobes of different stop types (I, II, and IV) in fine (sunny) and inclement (cloudy / rainy) weather conditions

为延迟自交 [20]。延迟自交被认为是一种生殖适应性,因为它保证了传粉者稀少情况下的种子生产,但当传粉 者丰富时,又允许异交占优势[1]。尽管被认为能提供繁殖保障的延迟自交在许多植物中已被报道,但验证它 是否能提供繁殖保障的例证较少『、²²〗而多季节多种群内结合多因子(自交方式及其所占比例、花粉折损、种 子析损、自交率和近交衰退等)对其进行验证的例证仅见 Kalisz 等 [23]和 Herlihy 和 Eckert [24]的报道。Kalisz 等 [23]研究结果为易变环境条件下的繁殖保障假说提供了一个完整的例证,也是一个种群自交率直接对环境产生响应的较好例证,并将繁殖保障与通过混合交配维持中等程度自交率较好地连接在一起。

海滨锦葵单体雄蕊 (花丝联合成包裹花柱的雄蕊管 ,形成雌雄蕊合生的柱状物)管上被 $2 \sim 5$ 轮雄蕊 ,底部合生的 5 柱头裂片伸出单体雄蕊管的雌雄异位程度平均为 (3.31 ± 0.04) mm (n=760) ,范围在 $0.90\sim 7.40$ mm 之间 (3.31 ± 0.04) mm (n=760) ,范围在 (3.90 ± 0.40) mm 之间 (3.31 ± 0.04) mm 之间 (3.31 ± 0.04) mm (3.31 ± 0.04) m

江苏盐城滩涂多年的观测结果表明,参与海滨锦葵传粉的主要昆虫有 4 种蜂类、一种蝶类、一种蛾类、一种甲虫和一种蚂蚁 (阮成江等观察,未发表资料)。传粉者的活动受气候条件影响明显,晴天传粉者种类多、传粉者活动频率高、同类数目多;不利天气(多云/雨天)传粉昆虫不仅种类少,同类数目少,而且访问频率低,尤其是花期晚期温度较底的天气下,传粉者种类稀少、活动频率低、同类数目少,表现为一种不稳定的传粉环境。在不利天气条件影响传粉者活动的情况下,海滨锦葵花中发生延迟自花传粉花所占百分比明显高于晴天,这与 Kalisz 等 [20]的研究结果一致——"当种群的授粉环境使繁殖保障成为必要时,自交率增加"。海滨锦葵的延迟自花传粉发生在花即将闭合的晚期,如果不发生延迟自花授粉,那么未被昆虫传粉的花在花冠闭合后将败育,而花冠闭合后,花粉将不能被作为父本资源被重新利用,因此发生在海滨锦葵中的延迟自花传粉既无花粉折损,又无种子折损,可能会提供繁殖保障(验证工作目前正在进行)。

尽管柱头裂片的反卷在很多植物中都有,其延迟自交的现象也在其它植物中有报道,但海滨锦葵中的单体雄蕊柱头裂片运动有其独特的调节规律——柱头裂片的运动是独自调节的,不同停止类型的柱头裂片比直接响应于影响传粉者活动的天气条件,不利天气条件下柱头裂片停止类型 IV 的比例显著高于有利天气。这种花内延迟自花传粉直接响应于传粉者环境为从个体或花水平上 (目前未有实例报道)验证繁殖保障假说提供了可能。

References:

- [1] Huang S Q, Guo Y H. New advances in pollination biology and the studies in China. Chinese Sci. Bull., 2000, 45 (16):1441-1447.
- [2] Culley T M. Reproductive biology and delayed selfing in *Viola pubescens* (Violaceae), an understory herb with chasmogamous and cleistogamous flowers. Int. J. Plant Sci., 2002, 163 (1):113-122.
- [3] Jesson L K, Barrett S C H. The comparative biology of mirro-image flowers. Int. J. Plant Sci., 2003, 164 (Suppl.):237-249.
- [4] Ruan C J , Qin P , He Z X. Delayed autonomous selfing in Kosteletzkya virginica (Malvaceae). S. Afr. J. Bot. , 2004 , 70 (4):640 645.
- [5] Klips R A, Snow A A. Delayed autonomous self-pollination in Hibiscus laevis (Malvaceae). Am J Bot , 1997, 84 (1):48-53.
- [6] Lyon D L. Bee pollination of facultatively xenogamous Sanguinaria canadensis L. Bull Torrey Bot Club , 1992 , 119 (4):368 375.
- [7] Eckert C G, Schaefer A. Does self-pollination provide reproductive assurance in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)? Am J Bot, 1998, 85 (7): 919 924.
- [8] Kalisz S, Vogler D, Fails B, et al. The mechanism of delayed selfing in Collinsia verna (Scrophulariaceae). Am. J. Bot., 1999, 86 (9):1239 —1247.
- [9] Etcheverry A. V., Protomastro J. J., Westerkamp C. Delayed autonomous self-pollination in the colonizer *Crotalaria micans* (Fabaceae: Papilionoideae): structural and functional aspects. Plant Syst. Evol., 2003, 239 (1):15-28.
- [10] Wang Y , Zhang D , Renner S S , et al. A new self-pollination mechanism. Nature , 2004 , 431 (7004):39 –40.
- [11] Rathcke B, Real L. Autogamy and inbreeding depression in Mountain Laurel, Kalmia latifolia (Ericaceae). Am. J. Bot., 1993, 80 (1):143—146
- [12] Liu K W, Liu Z J, Huang L Q, et al. Pollination: Self-fertilization strategy in an orchid. Nature, 2006, 441 (7105): 945.

- [13] Yu Q, Huang S Q. Flexible stigma presentation assists context-dependent pollination in a wild columbine. New Phytol. 2006, 169 (2):237

 —242.
- [14] Dole J A. Role of corolla abscission in delayed self-pollination of Mimulus guttatus (Scrophulariaceae). Am. J. Bot., 1990, 77 (11): 1505—1507.
- [15] Sun S G , Guo Y H , Gituru R W , et al. Corolla wilting facilitates delayed autonomous self-pollination in *Pedicularis dunniana* (Orobanchaceae). Plant Syst. Evol. ,2005 ,251 Q ~4):229 -237.
- [16] Ruan C J, Qin P, Han R M. Strategies of delayed self-pollination in Kosteletzkya virginica. Chinese Sci. Bull., 2005, 50 (1):94-96.
- [17] Gallagher J L. Halophytic crops for cultivation at seawater salinity. Plant Soil, 1985, 89 (3):323-336.
- [18] Ruan C J, Qin P, Xi Y G. Floral traits and pollination modes in Kosteletzkya virginica (Malvaceae). Belg. J. Bot., 2005, 138 (1):39-46.
- 19] Lloyd D G. Self- and cross-fertilization in plants II. The selection of self-fertilization. Int. J. Plant Sci. , 1992 , 153 &):370 ~380.
- [20] Solbrig O.T. Demography and evolution in plant population. Oxford: Blackwell Press, 1980. 67 ~ 78.
- [21] Motten A F. Autogamy and competition for pollination in Hipatica aamericana (Ranunculaceae). Am. J. Bot., 1982, 69 (9):1296-1305.
- [22] Donnelly S E, Lortie C J, Aarssen L W. Pollination in *Verbascum thapsus* (Scrophulariaceae): the advantage of being tall. Am. J. Bot., 1998, 85 (11):1618—1625.
- [23] Kalisz S , Vogler D W , Hanley K M. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating. Nature , 2004 ,430 (7002):884-887.
- [24] Herlihy C R and Eckert C G. Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. Nature , 2002 , 416 (6878): 320 323.
- [25] Ruan C J, Qin P, Han R M. Floral morphology and stigma-anther separation in gynomonoecious-gynodioecious *Kosteletzkya virginica* (Malvaceae). S. Afr. J. Bot., 2005, 71 (3&4):367 373.