



综 述 Reviews

植物茎花现象研究进展

赵亚梅¹, 李笑平¹, 吴春梅¹, 吴沙沙¹, 任惠², 翟俊文^{1,*}

¹福建农林大学园林学院, 兰科植物保护与利用国家林业和草原局重点实验室, 福州350002

²广西壮族自治区农业科学院园艺研究所, 南宁530007

*通信作者(zhai-jw@163.com)

摘要:老茎生花是指木本植物直接在其茎干和老枝上开花、结果的现象, 又称茎花现象, 可分为干花现象、枝花现象、鞭花现象3种类型。具有这种特性的植物称为茎花植物, 在热带雨林中尤为常见, 被认为是一些木本植物对热带雨林生境的适应方式。植物开花相关研究方面已经开展了大量工作, 但目前针对茎花现象的研究还较少, 所提出的一些理论和观点大都还是推测和假说。茎花现象主要分布在34种植物中, 目前的研究主要集中于茎花现象的类型、分布概况、形态、生理、生态和分子生物学等方面。本文综述了老茎生花的研究进展及成果, 提出了现有研究存在的不足, 对今后的研究方向进行了展望, 为深入研究这一重要的植物学现象提供参考信息。

关键词: 茎花现象; 茎花植物; 适应性

Advances of the research on cauliflory in plants

ZHAO Yamei¹, LI Xiaoping¹, WU Chunmei¹, WU Shasha¹, REN Hui², ZHAI Junwen^{1,*}

¹Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration for Orchid Conservation and Utilization at College of Landscape Architecture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

²Horticulture Research Institute of Guangxi Academy of Agricultural Science, Nanning 530007, China

*Corresponding author (zhai-jw@163.com)

Abstract: Cauliflory refers to a phenomenon that woody plants bloom and bear fruit directly on their stems and old branches, which can be divided into three categories: trunciflory, ramiflory, and flagelliflory. The plants with this characteristic are called cauliflorous species. It occurs frequently in the species of tropical shrub layer and has been considered to be a strategy of some woody plants to adapt to the habitats of tropical rainforest. In contrast to the extensive research on plant flowering, the investigation on cauliflory is limited. Some theories and viewpoints about cauliflory are still speculations and hypotheses. Thoroughly retrieved literatures are summarized and show that cauliflorous species are mainly distributed in 34 or more families, and these researches mainly focus on the type, geological distribution, morphology, physiology, ecology, and molecular biology of cauliflory. This article reviews the progress of cauliflory research,

收稿 2021-08-12 修定 2021-11-15

资助 福建农林大学优秀硕士学位论文基金(1122YS01010)、福建农林大学科研创新基金(KFA17331A)、广西科技重大专项(桂科AA17204045-4)和广西农业科学院基本科研业务专项(桂农科2021YT046)。

points out the limitations of current studies, and provides prospects on future researches on cauliflory to lay a certain foundation for its in-depth study.

Key words: cauliflory; cauliflorous species; adaptability

开花是被子植物不可或缺的发育过程,对被子植物的繁殖和延续具有重要意义(Tan和Swain 2006)。老茎生花是开花植物中一种不同寻常的现象,即“茎花现象”,其对应英文术语“cauliflory”来源于拉丁语“caulis”(主茎)和“flor-”(花)(Handayani 2017),指木本植物直接在其茎干和主茎而非在一、二年生新枝的枝端上开花结果(Owens和Ewers 2011)。根据这个定义,茎花现象只限于描述花或花序在成熟的木质茎上生长的罕见情况(Hayden 2013)。在木本植物茎干及老枝上所开的花或花序称为“茎花”,所结的果叫做“茎果”,具有这种特性的植物称为“茎花植物”(Sharma 2019)。茎花现象常见于热带雨林地区的林下植物,不仅对维持热带地区生态系统的平衡具有重要作用,而且丰富了植物自然生态景观,提高了植物的观赏价值,如波罗蜜(*Artocarpus heterophyllus*)、阳桃(*Averrhoa carambola*)、可可(*Theobroma cacao*)、大果榕(*Ficus auriculata*)等热带茎花植物在园林中常作为行道树或庭荫树栽植。茎花植物的原生境位于热带雨林的林下空间,相较上层植物而言,其在生存与繁殖方面处于不利地位。茎花植物生长条件的特殊性表明其具有重要的环境适应性,因而引起了植物学家的关注。早在1752年,瑞典植物学家Pehr Osbeck就发现了这一现象,但他当时误以为树干上生长的花朵是无叶的寄生植物新种,并将所看到的茎花命名为寄生楝(*Melia parasitica*; Merrill 1916)。随后,越来越多的植物学家开始从形态、生理、生态等方面研究茎花现象,为理解这一现象对植物生长的重要性提供了重要的理论参考。

研究茎花现象不仅有助于进一步了解植物开花现象的本质,还能加深了解植物自然生命现象。此外,许多茎花植物具有重要的经济价值(Handayani 2017),如阳桃、可可、波罗蜜、榴莲(*Durio zibethinus*)等,对其茎花现象的研究有助于提升其经济价值。本文综述了植物茎花现象的类型、分

布特征,以及形态学、生理学和生态学等研究现状,结合当前分子生物学研究的重点,指出了现阶段研究存在的不足,对未来揭示茎花现象的分子调控机理提供参考。

1 茎花现象类型及分布概况

1.1 茎花现象类型及茎花植物种类

1922年,德国植物学家Johannes Mildbraed等根据花和果的生长位置,提出了3种不同的茎花类型:干花现象(trunciflory)、枝花现象(ramiflory)和鞭花现象(flagelliflory)。

干花现象是指木本植物的花或花序直接生长在树干上,代表植物有番荔枝科(*Annonaceae*) *Hornschuchia cauliflora*、*Uvariopsis* spp. (Ortiz-Rodriguez等2018),紫葳科(*Bignoniaceae*) *Adenocalymma cauliflorum* (Fonseca和Lohmann 2017),玉蕊科(*Lecythidaceae*) 鲚梨(*Grias cauliflora*)等(Sharma等2019)。其中,把花或花序集中生长在树干基部的现象称为基生花现象(basiflory),是干花现象中较少见的一种形式,如茜草科(*Rubiaceae*) *Mycetia basiflora* (Puff等2010),番荔枝科暗罗属(*Polyalthia* spp.)、*Goniothalamus ridleyi* (Tang等2015),玉蕊科炮弹树(*Couroupita guianensis*; Sharma 2019)等植物。

枝花现象是指花或花序生长在无叶的成熟木质侧枝上,如番荔枝科*Polyalthia insignis*、肉豆蔻科肉豆蔻属(*Myristica* spp.)、新西兰雨林地区堇菜科(*Violaceae*) *Melicytus* spp.、紫金牛科(*Myrsinaceae*)铁仔属(*Myrsine* spp.)等植物(Dawson和Sneddon 1969)。也有一些植物同时具有枝花和干花现象,如番荔枝科单性玉盘属(*Uvariopsis* spp.; Ortiz-Rodriguez等2018)和楝科(*Meliaceae*) *Dysoxylum spectabile*等(Tang等2015)。目前还未能明确同一植物类群中花果位置多样化的真正原因,推测可能是为了适应不同传粉生物和食果动物行为的表现。

鞭花现象是指花悬垂于长花梗上,且离枝叶

有一段距离, 形成下垂花序(Schatz和Wendt 2004; Tschapka等1999), 与“悬垂花”(penduliflory)基本同义, 常见于低地雨林中, 代表植物主要为番荔枝科的少数物种, 如*Stenanona flagelliflora* (Schatz和Wendt 2004), 以及仙人掌科(Cactaceae) *Weberocereus tunilla* (Tschapka等1999)、西番莲科(Passifloraceae) *Tetrastylis ovalis* (Buzato和Franco 1992)、豆科(Leguminosae) *Mucuna andreana* (Baker 1970b)等。鞭花现象或许是一些茎花植物为了暴露花序或果实演化而来的一种具有生存优势的着花方式, 避开茂密枝叶的阻碍以便大型飞行动物的造访。

Corner (1933)认为植物在进化过程中的各个阶段具有不同的茎花类型, 目的是尽可能暴露花朵, 使其更容易受到传粉者青睐。茎花现象的3种不同类型在进化上是否存在一个渐进的过程, 即原始被子植物的花是否先开在树干上, 随着时间的推移, 慢慢过渡到分枝上, 进而过渡到枝端上? 还是与此相反, 花生于枝端是一种原始性状, 遵循着由顶向基的进化方向, 分别进化出枝花现象、干花现象和基花现象? 不论是哪一种进化模式, 茎花现象的进化意义都值得深入探究。

1.2 茎花现象在植物界的分布

茎花现象常见于热带雨林地区的林下植物, 在温带及较寒冷地区也有分布(Owens和Ewers 2011), 如豆科紫荆属(*Cercis*)。据不完全统计, 明确报道的茎花植物有171种, 隶属于34科, 集中在番荔枝科、紫葳科、豆科、桑科、桃金娘科(Myrtaceae)、野牡丹科(Melastomataceae)等类群(表1)。番荔枝科、

紫葳科中分别至少有7属和10属存在茎花现象。马兜铃科(Aristolochiaceae)茎花现象主要分布于线果兜铃属(*Thottea*)和马兜铃属(*Aristolochia*) (González 1999); 豆科紫荆属所有物种, 无论其地理分布如何, 都具有茎花现象(Owens 2021); 野牡丹科*Henriettea* spp.、*Henriettella* spp.、*Loreya* spp.和*Bellucia* spp.也都具有该性状, 并和其他存在该现象的属如*Myriaspora* spp.、*Kirkbridea* spp.、*Llewelynina* spp.具有较近的亲缘关系(Michelangeli等2004)。被子植物系统发育进化树揭示, 存在茎花现象的34科大部分较分散分布在蔷薇亚纲各个目中, 少数分布于木兰亚纲中。其中, 分布在蔷薇超目中的植物最多, 同一目的茎花植物大都聚集在一起, 如酢浆草目的酢浆草科(Oxalidaceae)和牛栓藤科(Connaraceae)位于发育进化树中相邻位置。

从植物生长型来看, 茎花现象存在于乔木、灌木以及藤本植物中, 如常春油麻藤(*Mucuna semper-virens*), 且小乔木和灌木多于藤本(Richards 1952)。林间上层高大乔木极少存在这种现象, 可能与热带生境有关。与热带地区为中心的类群相比, 茜草科(Rubiaceae)中茎花植物种类较少(Puff 2010)。

目前对茎花现象的研究对象主要集中于番荔枝科(Ortiz-Rodriguez等2018)、桑科(Bhalerao等2014)、豆科(Owens 2021)、锦葵科(Cheek 1989)、桃金娘科(Fonseca和Lohmann 2017)、紫葳科(Warren等1997)、马兜铃科(González 1999)、玉蕊科(Sharma 2019)等植物中, 研究方向主要集中于茎花的起源假说以及茎花茎果的形态特性、生理生

表1 已报道的部分茎花植物

Table 1 Some cauliflorous species reported in literatures

科名	属名	数量	代表性物种	参考文献
猕猴桃科(Actinidiaceae)	水东哥属(<i>Saurauia</i>)	1	<i>S. tristyla</i>	Liu等2004
番荔枝科(Annonaceae)	单性玉盘属(<i>Uvariopsis</i>)	18	<i>U. submontana</i> 、 <i>U. sessiflora</i> 、 <i>U. congolana</i> 等	Gereau和Kenfack 2000; Ortiz-Rodriguez等2018
	番荔枝属(<i>Annona</i>)	1	<i>A. muricata</i>	Fonseca和Lohmann 2017
	暗罗属(<i>Polyalthia</i>)	1	<i>P. insignis</i>	Sharma 2019
	腐花木属(<i>Sapranthus</i>)	1	<i>S. palanga</i>	Olesen 1992
	哥纳香属(<i>Goniothalamus</i>)	5	<i>G. Ridleyi</i> 、 <i>G. Griffithii</i> 、 <i>G. Cheliensis</i> 、 <i>G. Tapisoides</i> 、 <i>G. suaveolens</i> 等	Tang等2015

表1 (续1)

科名	属名	数量	代表性物种	参考文献	
番荔枝科(Annonaceae)	赤龙木属(<i>Stenanona</i>)	3	<i>S. flagelliflora</i>	Schatz和Wendt 2004	
	茎花玉盘属(<i>Stelechocarpus</i>)	3	<i>S. burahol</i> 、 <i>S. moorei</i> 、 <i>S. cauliflorus</i>	Handayani 2017; Soerodikoesoemo 1970	
夹竹桃科(Apocynaceae)	垒果榄属(<i>Pleiocarpa</i>)	1	<i>P. mutica</i>	Thompson 1949	
五加科(Araliaceae)	罗伞属(<i>Brassaiopsis</i>)	2	<i>B. acuminata</i> 、 <i>B. sumatrana</i>	Yang等2018; Rhind 2010	
马兜铃科(Aristolochioideae)	线果兜铃属(<i>Thottea</i>)	1	<i>T. grandiflora</i>	González 1999	
	马兜铃属(<i>Aristolochia</i>)	7	<i>A. subglobosa</i> 、 <i>A. vallisicola</i> 、 <i>A. championii</i> 、 <i>A. petelotii</i> 等	Freitas等2013; Do等2014	
紫葳科(Bignoniaceae)	葫芦树属(<i>Crescentia</i>)	3	<i>C. Cujete</i> 、 <i>C. alata</i> 、 <i>C. calycina</i>	Warren等1997; Rockwood 1974; Soni等2012	
	蜡烛木属(<i>Parmentiera</i>)	1	<i>P. cereifera</i>	Reyad-ul-Ferdous等2012	
	火烧花属(<i>Mayodendron</i>)	1	<i>M. igneum</i>	Zhu 2004	
	胡姬藤属(<i>Adenocalymma</i>)	1	<i>A. cauliflorum</i>	Olesen 1992	
	壮瓜树属(<i>Amphitecna</i>)	5	<i>A. loreae</i> 、 <i>A. tuxtensis</i> 、 <i>A. montana</i> 、 <i>A. latifolia</i> 等	Ortiz-Rodriguez等2016	
	蛇果木属(<i>Ophiocolea</i>)	1	<i>O. vokoanensis</i>	Fonseca和Lohmann 2017	
	吊蛇木属(<i>Rhodocolea</i>)	2	<i>R. multiflora</i> 、 <i>R. lemuriphila</i>	Zjhra 2008	
	木蝴蝶属(<i>Oroxylum</i>)	1	<i>O. indicum</i>	Fonseca和Lohmann 2017	
	腊肠树属(<i>Kigellia</i>)	1	<i>K. pinnata</i>	Khan和Khan 2005	
	木棉科(Bombacaceae)	榴莲属(<i>Durio</i>)	—	<i>D. zibethinus</i>	Honsho等2004
	番木瓜科(Caricaceae)	番木瓜属(<i>Carica</i>)	2	<i>C. dolicaula</i> 、 <i>C. papaya</i>	Baker 1970a; Mabbett 2013
仙人掌科(Cactaceae)	月林令箭属(<i>Weberocereus</i>)	1	<i>W. tunilla</i>	Tschapka等1999	
牛栓藤科(Connaraceae)	牛栓李属(<i>Jollydora</i>)	6	<i>J. armandui</i> 等	Jongkind 2012	
柿科(Ebenaceae)	柿属(<i>Diospyros</i>)	1	<i>D. brandisiana</i>	Tian等2014	
大戟科(Euphorbiaceae)	木奶果属(<i>Baccaurea</i>)	3	<i>B. ramiflora</i> 、 <i>B. macrocarpa</i> 、 <i>B. sumatrana</i>	Liu等2004; Handayani 2017; Rhind 2010	
		1	<i>C. guianensis</i>	Sharma 2019	
玉蕊科(Lecythidaceae)	炮弹树属(<i>Couroupita</i>)	1	<i>C. guianensis</i>	Sharma 2019	
	玉杵果属(<i>Grias</i>)	1	<i>G. cauliflora</i>	Sharma 2019	
	围裙花属(<i>Napoleonaea</i>)	8	<i>N. angolensis</i> 、 <i>N. cuneata</i> 、 <i>N. heudelotii</i> 等	Prance和Jongkind 2015	
豆科(Leguminosae)	紫荆属(<i>Cercis</i>)	9	<i>C. chinensis</i> 、 <i>C. canadensis</i> 、 <i>C. siliquastrum</i> 等	Owens 2021; Hayden 2013; Thompson 1946	
	驼蹄豆属(<i>Adenolobus</i>)	2	<i>A. garipensis</i> 、 <i>A. pechuelii</i>	Owens 2021	
	铁木豆属(<i>Swartzia</i>)	2	<i>S. schomburgkii</i> 、 <i>S. pitznata</i>	Fink 1983; Thompson 1951	
	栗豆树属(<i>Castanospermum</i>)	1	<i>C. austral</i>	Thompson 1944	
	宝冠木属(<i>Brownea</i>)	3	<i>B. grandiceps</i> 、 <i>B. caccinea</i> 、 <i>B. macrophylla</i>	Klitgaard 1991	
	小瓔木属(<i>Humboldtia</i>)	3	<i>H. bourdillonii</i> 、 <i>H. unijuga</i> 、 <i>H. decurrens</i>	Ramachandran等2014; Rames等1997	
	长角豆属(<i>Ceratonia</i>)	2	<i>C. siliqua</i> 、 <i>C. kujete</i>	Thompson 1944; Handayani 2017	
	黎豆属(<i>Mucuna</i>)	7	<i>M. birdwoodiana</i> 、 <i>M. an- dreana</i> 、 <i>M. macrocarpa</i> 等	Diniz等2019; Baker 1970b; van der Pijl 1941	
	喃喃果属(<i>Cynometra</i>)	1	<i>C. cauliflora</i>	Handayani 2017	

表1 (续2)

科名	属名	数量	代表性物种	参考文献
豆科(Leguminosae)	玉冠木属(<i>Browneopsis</i>)	2	<i>B. ucayalina</i> 、 <i>B. disepala</i>	Klitgaard 1991
	蚁巢檀属(<i>Leonardoxa</i>)	—	<i>L. africana</i>	Klitgaard 1991
锦葵科(Malvaceae)	孔雀葵属(<i>Pavonia</i>)	1	<i>P. strictiflora</i>	Cheek 1989
	猴可属(<i>Herrania</i>)	2	<i>H. imbricata</i> 、 <i>H. umbratica</i>	Mahr 2007; Schultes 1945
野牡丹科(Melastomataceae)	帽萼莲罐花属(<i>Myriaspora</i>)	—	—	Michelangeli等2004
	糙罐花属(<i>Kirkbridea</i>)	—	—	Michelangeli等2004
	多蕊嘉罐花属(<i>Llewelynia</i>)	—	—	Michelangeli等2004
	嘉罐花属(<i>Henriettea</i>)	1	<i>H. maroniensis</i>	Corrêa等2017
	小嘉罐花属(<i>Henriettella</i>)	—	—	Michelangeli等2004
	莲罐花属(<i>Bellucia</i>)	3	<i>B. dichotoma</i> 、 <i>B. grossularioides</i> 、 <i>B. spruceana</i>	Corrêa等2017
	微裂莲罐花属(<i>Loreya</i>)	—	—	Michelangeli等2004
桑科(Moraceae)	榕属(<i>Ficus</i>)	11	<i>F. benguetensis</i> 、 <i>F. racemose</i> 、 <i>F. auriculata</i> 等	Harrison等2012; Bhalerao等2014; Peng等2005
	波罗蜜属(<i>Artocarpus</i>)	3	<i>A. heterophyllus</i> 、 <i>A. altilis</i> 、 <i>A. integer</i>	Moncur 1985; Jarrett 1959
肉豆蔻科(Myristicaceae)	肉豆蔻属(<i>Myristica</i>)	—	—	Thompson 1951
紫金牛科(Myrsinaceae)	铁仔属(<i>Myrsine</i>)	3	<i>M. semiserrata</i> 等	Dawson和Sneddon 1969
桃金娘科(Myrtaceae)	蒲桃属(<i>Syzygium</i>)	7	<i>S. cormiflorum</i> 、 <i>S. kuiense</i> 、 <i>S. decipiens</i> 、 <i>S. pyneei</i>	Fonseca和Lohmann 2017; Conn和Damas 2015; Byng等2015
	铁心木属(<i>Metrosideros</i>)	1	<i>M. diffusa</i>	Dawson和Sneddon 1969
	拟爱神木属(<i>Myrciaria</i>)	1	<i>M. cauliflora</i>	Handayani 2017
	番樱桃属(<i>Eugenia</i>)	1	<i>E. pascaliana</i>	Byng等2016
	番石榴属(<i>Psidium</i>)	1	<i>P. cauliflorum</i>	Tuler等2017
木犀科(Oleaceae)	木犀属(<i>Osmanthus</i>)	1	<i>O. fragrans</i>	Baldermann 2008
酢浆草科(Oxalidaceae)	阳桃属(<i>Averrhoa</i>)	2	<i>A. carambola</i> 、 <i>A. bilimbi</i>	Handayani 2017
西番莲科(Passifloraceae)	四柱西番莲属(<i>Tetrastylis</i>)	1	<i>T. ovalis</i>	Buzato和Franco 1992
山龙眼科(Proteaceae)	桉桉属(<i>Hakea</i>)	1	<i>H. petiolaris</i>	Main 1997
芸香科(Rutaceae)	木橘属(<i>Aegle</i>)	1	<i>A. marmelos</i>	Singh等2018
茜草科(Rubiaceae)	腺萼木属(<i>Mycetia</i>)	2	<i>M. fasciculata</i> 、 <i>M. basiflora</i>	Puff 2010
山榄科(Sapotaceae)	合乳榄属(<i>Englerophytum</i>)	1	<i>E. magalimontanum</i>	Bokdam 1977
无患子科(Sapindaceae)	唇木患属(<i>Pancovia</i>)	1	<i>P. golungensis</i>	Acevedo-Rodríguez等2010
	簇织瓣花属(<i>Brazzeia</i>)	2	<i>B. congensis</i> 、 <i>B. longipedicellata</i>	Prance和Jongkind 2015
	梭果织瓣花属(<i>Pierrina</i>)	—	—	Appel 1996
梧桐科(Sterculiaceae)	织瓣花属(<i>Rhaptopetalum</i>)	—	—	Appel 1996
	可可属(<i>Theobroma</i>)	2	<i>T. cacao</i> 、 <i>T. simiarum</i>	Lent 1966; Mahr 2007
	可乐果属(<i>Cola</i>)	1	<i>C. mossambicensis</i>	Sharma 2019
密穗草科(Stilbaceae)	挂钟树属(<i>Halleria</i>)	1	<i>H. lucida</i>	Dawson和Sneddon 1969
瑞香科(Thymelaeaceae)	檀薇香属(<i>Daphnopsis</i>)	2	<i>D. granitica</i> 、 <i>D. granvillei</i>	Barringer和Pruski 2005
堇菜科(Violaceae)	蜜花堇属(<i>Melicytus</i>)	1	<i>M. ramiflorus</i>	Dawson和Sneddon 1969
葡萄科(Vitaceae)	崖爬藤属(<i>Tetrastigma</i>)	2	<i>T. cauliflorum</i> 、 <i>T. planicaule</i>	Rhind 2010

态发育及分子调控等方面,不同茎花植物类群系统性进化的研究仍欠缺。

2 形态学特征

苏铁(*Cycas revoluta*)树干粗壮,叶片集生于茎顶,是世界上现存最古老的种子植物之一(Brenner等2003);相对而言榴莲的茎干和枝条较细,分枝增加、单叶进化、节间发育构成了榴莲的基本特征(Corner 1949)。Corner (1949)的“榴莲理论”认为,老茎生花是被子植物的原始性状,在树冠枝叶丛中开花是进化出的高级现象,被子植物的其他开花形式则是从类似榴莲的基本模型演变而来的。茎花现象是原始森林中的典型特征之一,似乎也说明了这一观点。

2.1 茎花的形态学起源

植物成花是一个复杂过程,受多种环境因子和自身内在因素共同调节。茎干上的生殖芽与普通生殖芽不同,其埋在茎干内不同组织中,如木质部、维管形成层、薄壁组织和树皮等,这些组织很难进行取样分析,导致茎花花芽起源的研究极其困难。故目前茎花起源的研究主要集中于紫荆属、可可、嘉宝果(*Plinia jaborcaba*)等少数茎花植物中,主要是利用显微和超微结构观察的方式对其成熟枝条及不同发育阶段、不同位置的生殖芽进行研究。如Lent (1966)通过解剖可可成熟的树干和树枝,发现其茎花从花垫(floral cushion, 树皮上的活跃分生组织,位于已经脱落叶的叶腋处,随着多次开花慢慢变厚形成)中产生,且花序原基从萌芽开始到露出成熟的花芽大约需要30 d。Owens和Ewers (2011)研究加拿大紫荆(*Cercis canadensis*)发现紫荆属的老茎生花是由叶腋处产生的一级生殖芽、脱落的花序基部芽鳞腋部产生的二级生殖芽以及更高级的生殖芽维持的。Hayden (2013)发现老茎髓与树皮中的花序原基由一个小的结状痕(small knot-like trace)相连,因为老茎上遗留的花序原基会被每年增加的木质部组织包裹。由花序原基发育而来的花芽簇可以看作是极其缩短的枝条,因其生长缓慢,其尖端几乎不突出树皮之外。Swanson等(2005)对可可进行了比较解剖学和发育生物学研究,在形态、遗传和基因表达水平研究了可可

花发育,并通过延时摄影、光学和电子显微镜分析技术创建了可可花发育的数学模型,将可可花发育模式与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)花发育模式进行比较,发现尽管这两个物种花的大小和形态不同,但它们的发育模式惊人地相似。Oliveira等(2019)对嘉宝果的研究表明,营养芽为腋生,而生殖芽生长在树干和老枝树皮表面突起处,其来源于维管形成层的细胞,并由形成层细胞分裂和分生组织增大产生,且同样存在连接树皮上生殖芽与髓的维管痕迹,这与加拿大紫荆花序的起源类似。综上所述,茎干或老枝上成熟的花序通常起源于主轴上脱落叶叶腋处的生殖芽。

在一些茎花植物中,花芽的起源模式因物种或茎、枝年龄不同而存在差异(Owens 2021)。马椰果(*Ficus glomerata*)幼龄时花序在叶腋处发生;植株成熟过程中,花序产生是不定的(Pundir 1972)。长角豆(*Ceratonia siliqua*; Thompson 1944)和*Swartzia schomburgkii* (Fink 1983)幼枝上的花序起源于外源性芽,老枝和茎干上的花序则主要由内源性不定芽产生。因此,茎生花序的起源既具有叶腋处的外源性芽,也有老茎上深层组织产生的内源性不定芽(Imaich等2001)。前者包括*Cercis siliquastrum* (Thompson 1946)、*Pleiocarpa mutica* (Thompson 1949)、*Swartzia pitznata* (Thompson 1951)、可可(Lent 1966)、加拿大紫荆(Owens和Ewers 2011)等物种;后者包括*Ceratotzia siliqua* (Thompson 1944)、炮弹树(Thompson 1952)、*Ficus glomerata* (Pundir 1972)、*F. pomifera* (Pundir 1975)、*Artocarpus integrifolia* (Fink 1983)、*Swartzia schomburgkii* (Fink 1983)等。

对阳桃营养芽(叶芽)进行纵向石蜡切片,观察其显微结构,发现分生组织顶端(a, 叶原基)较为尖锐瘦小(图1-A和C)。新稍成熟过程中,营养芽具有了转换为生殖芽(露红的花序芽)的潜力。阳桃的生殖芽萌发于叶腋处或着生于枝干上(图1-B和D),此时是花序原基形成时期,顶部花序原基(c, 较膨大)先形成,第一对侧花序原基(d)后形成,生殖芽基部还存在副芽(e)。

从进化的角度看,现有的观点认为老茎生花是一种原始现象,但也有人对此提出质疑,认为茎生花序是由腋生花序进化而来的。如果茎花现象

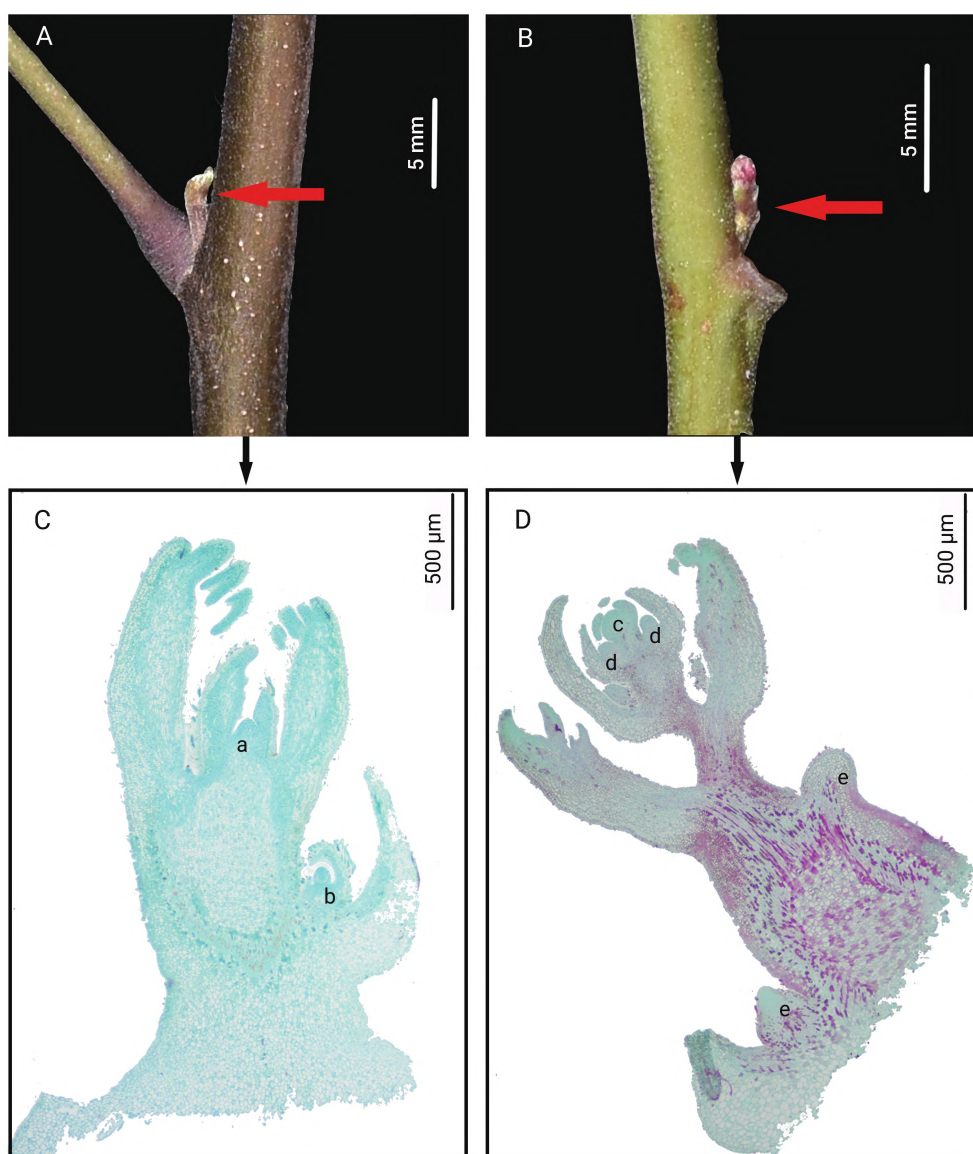


图1 阳桃营养芽和生殖芽微观结构特征

Fig. 1 Microstructure characteristics of *Aerrhoa carambola* vegetative and reproductive buds

A: 营养芽; B: 生殖芽; C: 营养芽纵切图; D: 生殖芽纵切图。a: 叶原基; b: 腋芽; c: 顶部花序原基; d: 第一对侧花序原基突起; e: 基部副芽。

是一种古老性状的话, 那么现存最原始的一些木本被子植物为什么没有保持这种性状呢? 是什么原因导致一些植物保留了这种性状, 而另一些植物丢失了该性状? 这其中涉及到哪些基因的突变、丢失或复制?

2.2 茎花茎果形态特性

植物花果的性状与其生长位置存在一定关联

性。在完成花的发端进入形态分化阶段后, 绝大多数茎花植物会抽生较长花序或数朵簇生花序(如番荔枝科), 少见单花; 单花类茎花植物通常花朵较大, 且为多心皮, 如大花哥纳香(*Goniothalamus griffithii*; Tang等2015)。与茎花一样, 许多植物的茎果也表现出一定独特性。热带雨林中大多数茎花植物果实较大或者成串出现。如波罗蜜的聚花果呈

椭圆形至球形,长30~40 cm,有的甚至长达90 cm;单个质量为4.5~30 kg,最大可达50 kg (Elevitch和Manner 2006)。炮弹树的球状木质果实直径15~20 cm,最长可达25 cm (Sharma 2019)。榴莲果实大而且多刺(Hladik 1993)。有些茎花植物的果实虽然不大,但是结果时成簇出现,数量惊人,如聚果榕(*Ficus racemosa*)、大果榕、嘉宝果等。可能原因是茎花植物果实的这种特性决定了其无法由幼嫩且纤细的树枝支撑,因而选择在老茎上开花结果会更加稳定。

在开花结果方面,许多茎花植物表现出性别二态性,主要发生在雌雄异株植物中。例如*Drypetes natalensis*开花时,雄株的开花数量约是雌株的10倍(Johnson等2009)。聚果榕亚属(subgen. *Sycomorus*)中一些具有茎花现象的物种,雄株的果实通常以大簇的形式围绕树干基部生长,而雌株的果实通常以较小的集群分布在茎干和主要分枝上(Harrison等2012)。黄果榕(*F. benguetensis*)雄株和雌株不同部位的榕果数量差异明显,表现为雄株细枝上几乎不结榕果,果实主要生于主干;而雌株的果实主要产自细枝(Lin等2015)。番荔枝科*Stel-*

*echocarpus cauliflorus*是单性花,其树枝和树干上部都为雄花,而雌花只出现在树干下部(Soerodikoesoemo 1970)。茎花植物性别二态性产生原因与植物开花物候、营养管理、生境等具有重要相关性。

此外,一些茎花植物不仅在茎干上开花,也在冠层生花和结果,这一现象目前还不能很好解释。Warren等(1997)对特立尼达地区茎花植物的研究表明,7种植物中有4种茎干上的花要比冠层上的大,其中3种植物的果实也相应大得多,并且树干上的结实率比冠层的结实率高。由于所研究的茎花植物种类较少,这一特征和规律还有待考证。

3 生理学研究

3.1 代谢生理

老茎上开花结果在物质运输、能量传递方面具有一定优势。茎花植物的营养主要聚集在主干和老枝上,因而植株选择在老茎上开花结果,不仅能够消耗较少能量,而且使花果分布在林下空间适当的位置,有利于植株结出丰硕的果实(Warren等1997)。如木瓜榕(*Ficus auriculata*)果实生长在树干基部(图2);聚果榕虽然在树冠和树干上都有结

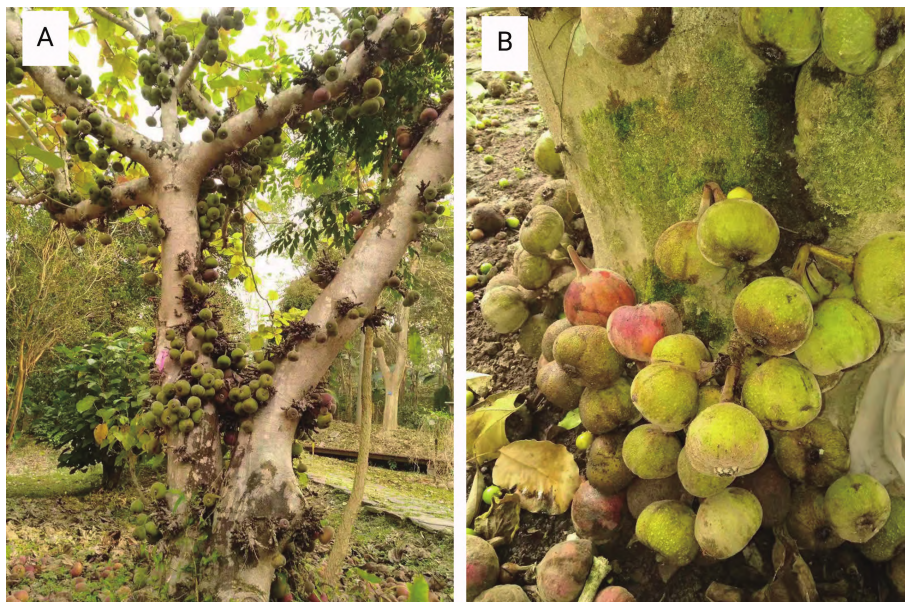


图2 木瓜榕果实

Fig. 2 Fruits of *Ficus auriculata*

A: 木瓜榕整体果实; B: 木瓜榕基部果实。由中国科学院西双版纳热带植物园王刚博士提供。

果,但是树干上的果实明显较大,且更容易变红达到成熟(Harrison等2012)。此外,许多茎花植物还有一个共同特点是一年多次开花结果,这可能导致植株从生理上需要将叶子和花果的生长进行分离,以便更好分配营养物质,从而进化出老茎生花和结果现象。在巴西东南部,嘉宝果每年开两次花,其主要开花期为8月—10月(Oliveira等2019);阳桃每年可抽4、5次花,主要收果期有3次,且通常其主干上结的果实比细枝上结的果实要甜(Núñez-Elisea和Crane 1998)。这一现象支持了营养分配的生理学解释,也印证了树干上的花和果往往比树冠上要大这一现象,因为热带雨林环境下茎干上的花比冠层上的花更有机会获得营养资源。

3.2 生长发育生理

休眠生殖芽往往需数年时间发育,因而随着植物生长隐藏在了老茎的树皮之内(Oliveira等2019);当外界环境条件适宜时,休眠的生殖芽变得活跃,突破皮层在树冠下方开花(Thompson 1951),花序脱落之后老茎上的起源位点仍保留活性(Endress 2010)。

可可树脱落叶的叶腋处至少有两种芽:一种是可以形成营养分枝的主腋芽;另一种是从属芽,位于主腋芽的侧面,在经历不同时间休眠后形成花序(Lent 1966)。与之相似,紫荆属植物叶腋处会发育出一系列芽,包括主芽和副芽,其中副芽会保持休眠状态,并在主芽产生花序后若干年内陆续发育(Endress 2010)。阳桃幼芽(6周以下)主要进行营养生长,而老茎上休眠数周或数月的成熟花芽(10周以上)在成花诱导刺激后发育成花序(Núñez-Elisea和Crane 1998)。与其他植物类似,茎花植物开花活动同时受内部因素和外界环境如温度、水分、光周期等共同影响。Oliveira等(2019)的研究显示由于高温和降水,嘉宝果花原基在12月或1月开始形成,子叶在2月开始发育,随后是生殖芽形成;3月随着气温下降和降水减少,生殖芽开始萌发,植株出现低强度开花;6月到7月,生殖芽已经处于发育的第3阶段,但一直休眠到8月;从6月开始,温度和降水的进一步下降促进了花蕾发生,所以到8月份大量开花。该研究表明嘉宝果花芽形成后一直保持潜伏状态,只有适当的水分和低温条件才

会打破生殖芽休眠促进其萌发和花序发育,这同García-Luís等(2018)的研究结果一致。

4 生态学研究

茎花现象更常见于热带地区,这与热带雨林中植物种类复杂、层次丰富的生境特点分不开。按照树冠所占据的垂直空间,热带雨林中植物一般可分为上、中、下3层;处于没有优势的下层空间的大多数茎花植物,以下部枝干开花为主,上部枝条则长叶并继续朝着光的方向生长(Baker 1970a)。下部开花的枝干正是处在许多传粉生物和种子传播者可以自由活动的空间范围之内。因此,茎花植物在争取阳光的过程中既不会错失繁殖机会,也不会浪费能量。另外,大雨会导致冠层上大部分花、果掉落,选择在茎干上开花则会降低花果掉落的概率(Lin等2015)。因此,花和果生于植株下部的老茎上是植物为适应自然环境而演化出的一种生存策略。

与茎花植物有密切关系的动物主要是传粉生物和种子传播者。一般来说,热带雨林植物比温带森林植物更依赖于通过动物授粉和传播种子;另一方面,传粉生物和种子传播者对茎花植物的兴趣与它们自身的需求密不可分(Handayani 2017)。因此,茎花植物与传粉生物/种子传播者之间建立了共生关系。

4.1 茎花与传粉生物

茎花现象与植株的异花授粉密切相关。研究表明,茎花由分布在森林中不同高度的各种动物授粉,包括生活在接近地面的爬行和飞行的喜阴昆虫(Sharma 2019)。米糠树属(*Amphitecna* spp.)、葫芦树属(*Crescentia* spp.)和蜡烛树属(*Parmentiera* spp.)茎花植物由蝙蝠(*Vespertilio superans*)授粉(Gentry 1990);*Colea* spp.、*Ophiocolea* spp.、*Rhodocolea* spp.、*Adenocalymma* spp.茎花植物由蜜蜂、鸟类或狐猴授粉(Fonseca和Lohmann 2017)。一般而言,访问茎花植物的动物可分为以下4类:(1)有袋类动物和胎盘哺乳动物,它们爬上树干和粗壮的分枝以获取花蜜和果实;(2)栖息在枝干上的鸟类,以果实为食;(3)传粉者和果食性蝙蝠;(4)经常访问林下茎花的小型爬行和飞行昆虫(Handayani 2017)。

茎花和茎果的可及性是传粉者和食果动物被吸引的一个重要因素, 因为许多生物受活动范围限制无法接触到位于冠层的花。研究表明, 热带森林较为暗淡的下层小乔木中, 树干上的花比树冠上的花更容易被传粉者接触到(Bhatnagar等2016)。蝙蝠常作为茎花植物花粉传播的媒介(Warren等1997), 且其访花的概率随植株花朵生长高度不同而具有差异性(Diniz等2019)。传粉榕小蜂(Agaonidae)对干旱敏感, 因此更偏向在短距离范围和下层植被空间活动, 这确保了其更高的存活率, 因为下层环境不仅更加潮湿, 而且更容易发现雄株茎干上的榕果(Lin等2015)。Warren等(1997)的研究表明, 开花期访问可及*Brownea latifolia*两种茎花植物树干上的潜在传粉者数量都显著大于各自冠层的潜在传粉者数量; 与之相应, 两种茎花植物树干上花的坐果率明显高于冠层。

此外, 茎花植物大多数花朵较小, 呈簇生状, 这可能是为了吸引特定的传粉生物。也有人认为, 茎、藤一般比较光滑、平坦, 如果植株开单花就无法给传粉生物创造授粉时的支撑点和平台, 而较长花序、簇生花朵有利于传粉者在花朵间长时间停留, 从而增加授粉几率(Zjhra 008)。尽管这些观点之间存在差异, 但都说明茎花现象是对昆虫授粉的一种适应, 符合适者生存的自然法则。另外, 是不是所有茎花植物都以昆虫作为传粉媒介, 还是存在风媒、水媒等传粉方式? 由于观察的局限还需进一步探讨。

4.2 茎果与种子传播者

植物已演化出极其多样的种子传播方式, 而老茎生花结果可能是一些热带植物为了适应热带雨林环境而进化出的其中一种方式。老茎生花模式允许大而重的果实附着在植株下部粗壮的树干上, 使许多动物都能较轻易地获取树上的果实, 进而更有效地让它们发挥传播媒介这一角色的作用, 比如有袋类动物、啮齿类动物、蝙蝠和某些栖息鸟类等, 它们都以茎干上生长的果实为食(Diniz等2019)。花与传粉生物之间的相互作用以及成熟的果实与种子传播者之间的相互作用对植物花果的生长位置具有决定性作用。老茎生花结果模式使茎花植物充分利用了现有的资源来维持生存, 与传

粉生物、种子传播者之间呈现互利共生的关系。

茎花现象集中分布于一些热带植物类群中, 但温带植物中也有, 说明其并非热带雨林地区的一种特性, 可能只是热带雨林的生境特点更有利于植物茎花现象的产生。许多茎花植物离开热带雨林生境, 仍可以“老茎生花”, 说明老茎生花这种特性是可以遗传的; 但一些种类的茎花植物离开了热带雨林后, 坐果率降低, 可能是环境气候变化以及缺乏传粉生物所致。老茎生花模式的存在也许并不完全是对热带雨林生境以及昆虫授粉的适应, 如紫荆(Owens和Ewers 2011)、桂花(*Osmanthus fragrans*)等温带茎花植物完全不需要像热带地区的下层乔木那样与其他植物争夺阳光和空间, 且茎花现象也存在于热带雨林一些较低矮的灌木和藤本中(Freitas等2013)。

5 分子生物学研究

近年来随着分子生物学的发展, 植物开花分子机制的研究上已经做了大量工作, 主要集中于一年生模式植物, 如拟南芥(Leijten等2018)、金鱼草(*Antirrhinum majus*; Seo等2020)、水稻(*Oryza sativa*; Ishimaru等2021)等。对模式植物拟南芥开花的研究表明, 至少存在6条途径调控成花转变过程, 分别是年龄途径(age pathway)、赤霉素途径(GA pathway)、光周期途径(photoperiod pathway)、自主途径(autonomous pathway)、春化途径(vernalization pathway)和环境温度途径(ambient temperature pathway) (Leijten等2018)。这些途径中涉及许多成花基因[如*LEAFY (LFY)*、*FLOWER LOCUS T (FT)*、*GI (GIGANTEA)*、*CONSTANS (CO)*以及MADS-box基因家族中的部分成员等], 它们彼此相互影响形成精密的调控网络。在拟南芥成花的基因调控网络中, 光周期途径的*FT*基因在叶片中被诱导表达后, *FT*蛋白通过韧皮部输送至茎尖顶端分生组织, 激活下游花分生组织特征基因[如*LFY*、*APETALA1 (API)*、*FUL (FRUITFULL)*]的表达(Wickland和Hanzawa 2015); 随后*LFY*与*API*相互作用, 促进花序分生组织向花分生组织转变, 并在花分生组织形成后激活花器官特征决定基因如*APETALA3 (AP3)*、*PISTILLATA (PI)*和*AGAMOUS (AG)*的表达,

最终促进植物开花(Chang等2020)。

通过对茎花植物如可可(Argout等2011)、榴莲(Teh等2017)、阳桃(Wu等2020)等基因组数据的挖掘,发现上述成花基因在这些物种中出现了大量串联重复现象。从阳桃中共鉴定到与拟南芥成花途径相关的112个同源基因,涉及6条调控成花的途径,且许多开花相关基因进行了2次或以上复制,其中发现有15个*SVP/AGL24-like*同源基因,这一分析结果与阳桃发生过的全基因组复制事件相吻合,暗示茎花现象与基因复制事件可能具有关联性。然而,关于茎花现象的研究大多集中于形态和生理生态机制方面,分子水平的进展较为缓慢,目前尚无对调控老茎生花基因的相关报道。虽然对一些茎花植物如可可、榴莲等已经进行了基因组测序,有助于人们从分子角度去认识这一现象,但现阶段还并未对老茎上生殖芽的起源过程进行分子生物学方面的研究。因此,茎花现象受到哪些遗传因子调控仍不清楚,其分子机制还有待阐明。目前推测,调控老茎生花的基因可能与拟南芥、金鱼草等模式植物相关的成花基因是同源的。

6 问题与展望

茎花现象作为植物开花的一种特殊现象,其研究从简单的形态观察到后期的生理、生态分析,一直在不断完善和进步,但由于世界各地森林类型和环境条件等方面的差异以及研究设备和手段限制,茎花现象的进化、起源仍处于推测层面,未得到实质性验证,分子生物学研究仍未见报道。茎花植物的研究成果不仅有助于植物花期调控,还能更好地认识植物性别二态性导致果实数量存在差异的原因,创造更大的经济价值。为更好地研究茎花现象,未来还需从以下几个方面着重研究:

(1)明确茎花植物起源及进化模式。茎花植物虽然只占被子植物总数的0.28%,但跨越了热带、亚热带及温带等多个气候带,且其分为3种茎花类型。利用被子植物系统发育成果及近年来不断发现的新茎花植物,对比不同气候带、不同茎花模式的茎花植物,对其类群进行系统性发育的研究,有助于明确茎花植物的起源及进化模式。

(2)分析茎花现象生物学意义。茎花植物与非

茎花植物关系密切,很多属中既有茎花植物又有非茎花植物,如柿属的茎花植物长柱柿(*D. brandisiana*)和非茎花植物柿(*D. kaki*)。比较分析这两类植物形态、生理和生态的差异,有助于明确茎花现象对植物的生物学意义并加以应用。

(3)挖掘功能基因,培育优质品种。参考模式植物拟南芥和水稻等开花调控基因,利用分子生物学技术手段,研究植物老茎生花的分子调控机制,挖掘、验证影响植物老茎生花的关键基因;通过关键基因的明确,培育出更加具有观赏价值和经济价值的茎花植物。

参考文献(References)

- Acevedo-Rodríguez P, van Welzen PC, Adema F, et al (2010). Sapindaceae. In: Kubitzki K (ed). Flowering Plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae. Berlin: Springer, 357–407
- Appel O (1996). Morphology and systematics of the Scytopetalaceae. Bot J Linn Soc, 121 (3): 207–227
- Argout X, Salse J, Aury JM, et al (2011). The genome of *Theobroma cacao*. Nat Genet, 43 (2): 101
- Baker HG (1970a). Evolution in the tropics. Biotropica, 2 (2): 101–111
- Baker HG (1970b). Two cases of bat pollination in Central America. Rev Biol Trop, 17 (2): 187–197
- Baldermann S (2008). Carotenoid oxygenases from *Camellia sinensis*, *Osmanthus fragrans*, and *Prunus persica nucipersica* (dissertation). Braunschweig, Germany: Technische Universität Braunschweig
- Barringer K, Pruski JF (2005). Two new cauliflorous species of *Daphnopsis* (Thymelaeaceae) from French Guiana and Surinam. Novon, 15 (1): 50–54
- Bhalerao SA, Verma DR, Teli NC (2014). *Ficus racemosa* Linn.: a comprehensive review. J Appl Chem, 3 (4): 1423–1431
- Bhatnagar P, Singh J, Meena CB (2016). *LASODA* that blooms on tree trunk-A report. HortFlora Res Spectrum, 5 (2): 175–176
- Bokdam J (1977). Seedling morphology of some African Sapotaceae and its taxonomical significance. Acta Bot Neerl, 4 (6): 1–84
- Brenner ED, Stevenson DW, Twigg RW (2003). Cycads: evolutionary innovations and the role of plant-derived neurotoxins. Trends Plant Sci, 8 (9): 446–452
- Buzato S, Franco ALM (1992). *Tetrastylis ovalis*: a second case of bat-pollinated passion flower (*Passifloraceae*). Plant Syst Evol, 181 (3–4): 261–267

- Byng JW, Barthelat F, Snow N, et al (2016). Revision of *Eugenia* and *Syzygium* (Myrtaceae) from the Comoros archipelago. *Phytotaxa*, 252 (3): 163–184
- Byng JW, Florens FBV, Baider C (2015). *Syzygium pyneei* (Myrtaceae), a new critically endangered endemic species from Mauritius. *Phytokeys*, 46: 61–66
- Chang W, Guo Y, Zhang H, et al (2020). Same actor in different stages: genes in shoot apical meristem maintenance and floral meristem determinacy in *Arabidopsis*. *Front Ecol Evol*, 8: 89
- Cheek M (1989). A new name for a South American *Pavonia* (*Malvaceae*). *Kew Bull*, 44 (1): 145–149
- Colin F, Mecherogui R, Dhôte JF, et al (2010). Epicormic ontogeny on *Quercus petraea* trunks and thinning effects quantified with the epicormic composition. *Ann For Sci*, 67 (8): 813
- Conn BJ, Damas KDQ (2015). Notes on *Syzygium* (Myrtaceae) in Papua New Guinea. *Telopea*, 18: 233–241
- Corner EJH (1933). A revision of the Malayan species of *Ficus*: *Covellia* and *Neomorpha*. *J Malay Branch Royal Asiat Soc*, 11 (116): 1–65
- Corner EJH (1949). The durian theory or the origin of the modern tree. *Ann Bot*, 13 (52): 367–414
- Corrêa AL, Scudeller VV, Goldenberge R (2017). Melastomataceae in the Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Amazonas, Brazil. *Phytotaxa*, 323 (2): 101–127
- Dawson JW, Sneddon BV (1969). The New Zealand rain forest: a comparison with tropical rain forest. *Pac Sci*, 23: 131–147
- Diniz UM, Domingos-Melo A, Machado IC (2019). Flowers up! The effect of floral height along the shoot axis on the fitness of bat-pollinated species. *Ann Bot*, 124 (5): 809–818
- Do TV, Nghiem TD, Wanke S, et al (2014). *Aristolochia quangbinhensis* (Aristolochiaceae), a new species from Central Vietnam. *PhytoKeys*, 33 (33): 51–59
- Elevitch CR, Manner HI (2006). *Artocarpus heterophyllus* (jackfruit). *Species Profiles for Pacific Island Agroforestry*, 10: 1–25
- Endress PK (2010). Disentangling confusions in inflorescence morphology: patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *J Syst Evol*, 48 (4): 225–239
- Fink S (1983). The occurrence of adventitious and preventitious buds within the bark of some temperate and tropical trees. *Am J Bot*, 70 (4): 532–542
- Fonseca LHM, Lohmann LG (2017). *Adenocalymma cauliflorum* (Bignoniaceae, Bignoniaceae), a new cauliflorous species from the Atlantic forest of Eastern Brazil. *Syst Bot*, 42 (3): 584–589
- Freitas J, De Lirio EJ, González F (2013). A new cauliflorous species of *Aristolochia* (Aristolochiaceae) from Espírito Santo, Brazil. *Phytotaxa*, 124 (1): 55–59
- García-Luis A, Kanduser M, Santamarina P, et al (2018). Low temperature influence on flowering in *Citrus*. The separation of inductive and bud dormancy releasing effects. *Physiol Plant*, 86 (4): 648–652
- Gentry AH (1990). Evolutionary patterns in neotropical Bignoniaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55: 118–129
- Gereau ER, Kenfack D (2000). Le genre *Uvariopsis* (Annonaceae) en Afrique tropicale, avec la description d'une espèce nouvelle du Cameroun. *Adansonia*, 22 (1): 39–43
- González F (1999). Inflorescence morphology and the systematics of Aristolochiaceae. *Syst Geogr Pl*, 68 (1–2): 159–172
- Handayani T (2017). Cauliflora: tumbuhan yang berbunga di batang. *Warta Kebun Raya*, 13 (2): 17–26
- Harrison RD, Ronsted N, Xu L, et al (2012). Evolution of fruit traits in *Ficus* subgenus *Sycomorus* (Moraceae): to what extent do frugivores determine seed dispersal mode. *PLOS One*, 7 (6): e38432
- Hayden WJ (2013). Redbud cauliflory: the inside story. *Bull Virginia Native Plant Soc*, 32 (1): 1
- Hladik CM (1993). Fruits of the rain forest and taste perception as a result of evolutionary interactions. In: Hladik CM, Hladik A, Linares OF, et al (eds): *Tropical Forests, People and Food: Biocultural Interactions and Applications to Development*. Paris: UNESCO-Parthenon, 73–82
- Honsho C, Yonemori K, Sugiura A, et al (2004). Durian floral differentiation and flowering habit. *J Am Soc Hortic Sci*, 129 (1): 42–45
- Imaichi R, Inokuchi S, Kato M (2001). Developmental morphology of one-leaf plant *Monophyllaea singularis* (Gesneriaceae). *Plant Syst Evol*, 229 (3–4): 171–185
- Ishimaru T, Sasaki K, Nozaki I, et al (2021). Effect of the light and dark conditions on flower opening time between cultivated rice (*Oryza sativa*) and a near-isogenic early-morning flowering line. *AoB Plants*, 13 (4): 4
- Jarrett FM (1959). Studies in *Artocarpus* and allied genera, III. A revision of *Artocarpus* subgenus *Artocarpus*. *J Arnold Arb*, 40 (2): 113–155
- Johnson SD, Griffiths M, Peter CI, et al (2009). Pollinators, “mustard oil” volatiles, and fruit production in flowers of the dioecious tree *Drypetes natalensis* (Putranjivaceae). *Am J Bot*, 96 (11): 2080–2086
- Jongkind CCH (2012). A new endangered species of *Jollydora* (Connaraceae) represents the first record of the genus from Upper Guinea (tropical Africa). *Plant Ecol Evol*, 145 (3): 419–422
- Khan MN, Khan SS (2005). Studies on some cauliflorous

- plants of Bhopal (India). *Biosci Biotechnol Res Asia*, 3 (2): 199–200
- Klitgaard BB (1991). Ecuadorian *Brownea* and *Browneopsis* (Leguminosae-Caesalpinioideae): taxonomy, palynology, and morphology. *Nord J Bot*, 11 (4): 433–449
- Leijten W, Koes R, Roobeek I, et al (2018). Translating flowering time from *Arabidopsis thaliana* to Brassicaceae and Asteraceae crop species. *Plants*, 7 (4): 111
- Lent R (1966). The origin of the cauliflorous inflorescence of *Theobroma cacao*. *Turrialba (IICA)*, 16 (4): 352–358
- Lin SY, Chou LS, Di Giusto B, et al (2015). Sexual specialization in phenology in dioecious *Ficus benguetensis* and its consequences for the mutualism. *Bot Stud*, 56 (1): 32
- Liu WJ, Meng FR, Zhang YP, et al (2004). Water input from fog drip in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, South-West China. *J Trop Ecol*, 20 (5): 517–524
- Mabbett T (2013). Tropical epiphytes and collateral control with copper fungicide. *International Pest Control*, 55 (4): 216
- Mahr S (2007). Cauliflory: flowers that bloom on tree trunks. Wisconsin Master Gardener website, <https://mastergardener.extension.wisc.edu/files/2015/12/cauliflory.pdf>
- Main BY (1997). Granite outcrops: A collective ecosystem. *J Royal Soc West Aust*, 80 (3): 113–122
- Merrill ED (1916). Osbeck's Dagbok öfwer en ostindsk Resa. *Am J Bot*, 3 (10): 571–588
- Michelangeli FA, Penneys DS, Giza J, et al (2004). A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon*, 53 (2): 279–290
- Moncur MW (1985). Floral ontogeny of the jackfruit, *Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae). *Aust J Bot*, 33 (5): 585–593
- Núñez-Elisea E, Crane JH (1998). Phenology, shoot development, and floral initiation of carambola (*Averrhoa carambola* L. cv. Arkin) in a subtropical environment. *Proc Fla State Hort Soc*, 111: 310–312
- Olesen JM (1992). Flower mining by moth larvae vs. pollination by beetles and bees in the cauliflorous *Sapranthus palanga* (Annonaceae) in Costa Rica. *Flora*, 187 (1–2): 9–15
- Oliveira GP, Angelotti-Mendonça J, Tanaka FAO (2019). Origin and development of reproductive buds in jaboticaba cv. Sabará (*Plinia jaboticaba* Vell). *Sci Hortic*, 249: 432–438
- Ortiz-Rodriguez AE, Ornelas JF, Ruiz-Sanchez E (2018). A jungle tale: Molecular phylogeny and divergence time estimates of the *Desmopsis-Stenanona* clade (Annonaceae) in Mesoamerica. *Mol Phylogenet Evol*, 122: 80–94
- Ortiz-Rodriguez AE, Ramos CMB, Gomez-Dominguez H (2016). A new species of *Amphitecna* (Bignoniaceae) endemic to Chiapas, Mexico. *PhytoKeys*, 65 (65): 15–23
- Owens SA (1996). *Cercis* (Fabaceae): Evolution of cauliflory in the genus (dissertation). East Lansing, Michigan, United States: Michigan State University
- Owens SA, Ewers FW (2011). The development of cauliflory in redbud, *Cercis canadensis* (Fabaceae). *Can J Bot*, 69 (9): 1956–1963
- Peng YQ, Yang DR, Duang ZB (2005). The population dynamics of a non-pollinating fig wasp on *Ficus auriculata* at Xishuangbanna, China. *J Trop Ecol*, 21 (5): 581–584
- Prance GT, Jongkind CCH (2015). A revision of African Lecythidaceae. *Kew Bull*, 70: 6
- Puff C (2010). *Mycetia* (Rubiaceae) from Khao Soi Dao, Chanthaburi Province, SE Thailand: the discovery of a remarkable new species and the true identity of a supposedly endemic species. *Thai For Bull (Bot)*, 38: 173–178
- Pundir YP (1972). Cauliflory in *Ficus glomerata* Roxb. *J Ind Bot Soc*, 51: 208–223
- Pundir YP (1975). Cauliflory in *Ficus pomifera* Wall. *J Ind Bot Soc*, 54: 259–267
- Ramachandran VS, Swarupnandan K, Sanjappa M (2014). Status and distribution of *Humboldtia bourdillonii* (Leguminosae), an endangered tree species of the Western Ghats, India. *Trop Ecol*, 55 (1): 85–91
- Ramesh BR, Menon S, Bawa KS (1997). A vegetation-based approach to biodiversity gap analysis in the Agastyamalai region, Western Ghats, India. *Ambio*, 26 (8): 529–536
- Reyad-ul-Ferdous M, Bin Rashid R, Sikder AA, et al (2012). Preliminary *in vitro* biological and phytochemical screenings of *Parmentiera cereifera* Seem. *Bangladesh Pharm J*, 15 (2): 103–106
- Rhind PM (2010). Plant formations in the Sikang-Yunnan BioProvince. Terrestrial Biozones, <http://terrestrial-biozones.net/Holarctic%20Vegetation/Sikang-Yunnan%20Vegetation.pdf>
- Richards PW (1952). The tropical rain forest: an ecological study. *J Ecol*, 84 (5): 791–792
- Rockwood LL (1974). Seasonal changes in the susceptibility of *Crescentia alata* leaves to the flea beetle, *Oedionychus* sp. *Ecology*, 55 (1): 142–148
- Schatz GE, Wendt T (2004). A new flagelliflorous species of *Stenanona* (Annonaceae) from Mexico, with a review of the phenomenon of flagelliflory. *Lundellia*, 7 (1): 28–39
- Schultes RE (1945). *Plantae Austro-Americanae*, IV. *Caldasia*, 3 (15): 439–444
- Seo J, Lee J, Yang HY, et al (2020). *Antirrhinum majus* L. flower extract inhibits cell growth and metastatic properties in human colon and lung cancer cell lines. *Food Sci Nutr*, 8 (11): 6259–6268

- Sharma SK (2019). Cauliflory & cannonball tree. *Sci Report*, 48 (6): 53–55
- Singh AK, Singh S, Saroj PL (2018). Exploring morpho-variations in bael (*Aegle marmelos*). *Curr Hort*, 6 (2): 52–57
- Soerodikoesoemo W (1970). Development of the embryosac in some cauliflorous plants. *Water Sci Technol*, 26 (9–11): 2065–2068
- Soni V, Modak M, Nema M (2012). Taxonomic Observations on family Bignoniaceae of Bhopal, Madhya Pradesh. *Int J Life Sci Pharm*, 2 (4): 108–111
- Swanson JD (2005). Flower development in *Theobroma cacao* L.: An assessment of morphological and molecular conservation of floral development between *Arabidopsis thaliana* and *Theobroma cacao* (dissertation). University Park, Pennsylvania, United States: Pennsylvania State University
- Tan FC, Swain SM (2006). Genetics of flower initiation and development in annual and perennial plants. *Physiol Plantarum*, 128 (1): 8–17
- Tang CC, Thomas DC, Saunders RMK (2015). Molecular phylogenetics of the species-rich angiosperm genus *Goniothalamus* (Annonaceae) inferred from nine chloroplast DNA regions: Synapomorphies and putative correlated evolutionary changes in fruit and seed morphology. *Mol Phylogenet Evol*, 92: 124–139
- Teh BT, Lim K, Yong CH, et al (2017). The draft genome of tropical fruit durian (*Durio zibethinus*). *Nat Genet*, 49 (11): 1633
- Thompson JM (1944). Towards a modern physiological interpretation of flowering. *Proc Linn Soc Lond*, 156 (2): 46–69
- Thompson JM (1946). The study of plant-behaviourism: a common meeting-ground for those engaged in botanical enquiry. *Proc Linn Soc Lond*, 157 (2): 72–91
- Thompson JM (1949). A contribution to our knowledge of the Apocynaceae with special reference to *Pleiocarpa mutica* Benth. *Proc Linn Soc Lond*, 161 (1): 12–26
- Thompson JM (1951). A further contribution to our knowledge of cauliflorous plants (with special reference to *Swartzia pinnata* Willd.). *Proc Linn Soc Lond*, 162 (2): 212–222
- Thompson JM (1952). A further contribution to our knowledge of cauliflorous plants with special reference to the cannon-ball tree (*Couroupita guianensis* Aubl.). *Proc Linn Soc Lond*, 163 (3): 233–250
- Tian XY, Chen WH, Shui YM, et al (2014). *Diospyros brandisiana* Kurz (Ebenaceae), a newly recorded species from China. *J Trop Subtrop Bot*, 22 (1): 31–33 [田祥宇, 陈文红, 税玉民等(2014), 中国柿树科植物一新记录种——长柱柿. 热带亚热带植物学报, 22 (1): 31–33]
- Tschapka M, von Helversen O, Barthlott W (1999). Bat pollination of *Weberocereus tunilla*, an epiphytic rain forest cactus with functional flagelliflory. *Plant Biology*, 1 (5): 554–559
- Tuler AC, Souza MDC, Carrijo TT, et al (2017). A new cauliflorous species of *Psidium* (Myrtaceae) from the Atlantic Forest. *Phytotaxa*, 297 (1): 77–82
- van der Pijl L (1941). Flagelliflory and cauliflory as adaptations to bats in *Mucuna* and other plants. *Ann Bot Gard Buitenzorg*, 51: 83–93
- Warren JM, Emamdie DZ, Kalai (1997). Reproductive allocation and pollinator distributions in cauliflorous trees in Trinidad. *J Trop Ecol*, 13 (3): 337–345
- Wickland DP, Hanzawa Y (2015). The *FLOWERING LOCUS TERMINAL FLOWER 1* gene family: functional evolution and molecular mechanisms. *Mol Plant*, 8 (7): 983–997
- Wu S, Sun W, Xu Z, et al (2020). The genome sequence of star fruit (*Averrhoa carambola*). *Hortic Res*, 7: 95
- Yang JC, Du F, Shi M, et al (2018). The characteristics of the morphological, community and population of the endangered species *Brassaiopsis angustifolia*. *J Southwest For Univ*, 38 (3): 130–136 (in Chinese with English abstract) [杨锦超, 杜凡, 石明等(2018). 濒危植物狭叶罗伞形态特征及其群落和种群学研究. 西南林业大学学报, 38 (3): 130–136]
- Zhu H (2004). A tropical seasonal rain forest at its altitudinal and latitudinal limits in southern Yunnan, SW China. *Gard Bull Singap*, 56: 55–72
- Zjhra ML (2008). Facilitating sympatric species coexistence via pollinator partitioning in endemic tropical trees of Madagascar. *Plant Syst Evol*, 271 (3–4): 157–176