

山莨菪(茄科)的传粉生物学

段元文^{1,3,4} 张挺峰^{1,4} 刘建全^{2,1*}

1 (中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

2 (兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室分子生态研究所, 兰州 730000)

3 (中国科学院青藏高原研究所昆明部, 昆明 650204)

4 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 茄科的多数种类具有自交不亲和的特点, 主要通过异花传粉结实; 但是, 一些物种或者物种内的部分种群或者个体却高度自交亲和, 转变为自交的繁育系统。该科植物山莨菪(*Anisodus tanguticus*)主要分布在青藏高原, 开花较早, 比其他晚开花的植物种类更加缺少有效的异花传粉昆虫。我们选择了位于不同海拔高度的2个种群进行比较研究, 主要目的是检验该物种的繁育系统是否在极端环境下由于传粉者的缺乏而发生了部分改变。研究发现, 山莨菪的花不完全雌性先熟, 柱头和花药间的平均距离随着花开放时间的延长而不断缩小, 但两者在多数花的单花花期结束时并没有发生接触。因此, 山莨菪花主要表现为适应异花传粉的雌雄异位特征。然而, 少数花(4.9%)的柱头和花药发生接触, 为“自动自交”的传粉解除了空间隔离。2个种群的多数个体存在自交不亲和机制, 应具有异花传粉的繁育系统; 但是部分个体具有明显的自交亲和能力, 为自交提供了生理基础。高海拔种群的传粉昆虫主要是厕蝇(*Fannia* sp.), 它们在不同植株间的活动能够保证异花传粉结实; 同时该种群的部分个体存在“自动自交”。低海拔种群的主要访花昆虫是蚂蚁, 它们在花内的活动导致花粉在同一朵花内传递, 而引起“协助自交”; 而异花传粉昆虫厕蝇的访花频率则较高海拔种群低。两个种群的结实均由于异花传粉者不足而受到传粉限制。因此两种不同类型的自交机制为该早期开花植物异花访花昆虫的不足提供了一定程度上的繁殖补偿。

关键词: *Anisodus tanguticus*, 自交不亲和, 苍蝇传粉, 自交, 雌雄异位

Pollination biology of *Anisodus tanguticus* (Solanaceae)

Yuanwen Duan^{1,3,4}, Tingfeng Zhang^{1,4}, Jianquan Liu^{2,1*}

1 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001

2 Institute of Molecular Ecology, Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000

3 Institute of Tibetan Plateau Research at Kunming, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204

4 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Self-incompatibility occurs widely in the Solanaceae, but a few species in this family, or a few intraspecific populations or a few individuals within the populations are highly self-compatible and their breeding systems have evolved from outcrossing to selfing. We studied pollination biology of *Anisodus tanguticus* from this family, a perennial endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau. This species flowers in the early summer and probably suffers from the serious limitations of the outcrossing pollinator. We aimed to test whether the breeding systems of a few individuals in this species have shifted from outcrossing to selfing. Our experiments and observations were conducted in two populations with different altitudes. Most flowers of this species were incompletely protogynous, and the mean distance between the stigma and anthers decreased gradually with floral longevity. Both stigma and anthers did not come into touch when the corolla wilted in most of the monitored flowers and such herkogamy favours outcrossing. However, the complete contact of stigma and anthers in 4.9% of the measured flowers suggested potential occurrence of “autonomous selfing” in these flowers. Most of the examined individuals in both populations are self-incompatible

收稿日期: 2007-04-10; 接受日期: 2007-06-16

基金项目: 中科院知识创新方向性项目(KSCX-SW-106)、全国优秀博士论文专项基金和国家自然科学基金(30270253)

*通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liujq@nwipb.ac.cn; ljqdx@public.xn.qh.cn

and have to depend on insects for pollination. However, a few of them were found to be self-compatible. Flies were the effective outcrossing pollinators in the high altitude population and “autonomous selfing” was detected in a few individuals of this population. In contrast, the effective outcrossing pollinators were rarely observed in the low altitude population and the dominant visitors or pollinators, ants in this population, transferred pollen within the single flower, which finally resulted in “facilitated selfing”. Pollination limitations were obvious in both populations due to the lack of enough outcrossing pollinators. Two different selfing mechanisms, uncovered here, may provide a partial compensation for the natural reproduction of this alpine species in the arid alpine habitats when flowering at the early summer.

Key words: self-incompatibility, fly pollination, selfing

高山恶劣的自然环境条件如低温、强风以及生长季节短等不利因素限制了传粉昆虫的种类及其活动能力 (Arroyo *et al.*, 1982; Kearns & Inouye, 1994), 导致异花花粉到达柱头的数量减少, 进而会降低虫媒传粉植物的生殖成功率(张大勇和姜新华, 2001)。为保证异交繁育系统和生殖成功, 高山植物演化出了丰富的适应对策: 延长柱头持续时间 (Arroyo *et al.*, 1985; Bingham & Orthner, 1998), 增加对繁殖结构的资源分配 (Fabbro & Körner, 2004) 以及进行植株个体内的资源整合等 (Morgan *et al.*, 1997; Knight *et al.*, 2006; Wesselingh, 2007)。尽管自花传粉会引起遗传多样性和后代适合度的损失, 即近交衰退 (Charlesworth & Charlesworth, 1987; Dudash, 1990; Harder & Barrett, 1995), 但一些高山植物仍选择自花传粉或无性繁殖的方式来适应高山不良的自然环境以保证种群的延续 (Baker, 1955; Bliss, 1971; Barrett, 1988; Lloyd & Schoen, 1992; Schoen *et al.*, 1996; 段元文等, 2007)。青藏高原丰富的植物种类为研究高山植物对高原极端环境的多样化适应对策提供了理想的材料。但是, 目前已进行过繁育系统研究的物种仍然较少 (如段元文等, 2007), 尚需进一步对更多的物种开展调查研究。

山莨菪 (*Anisodus tanguticus*) 属于茄科莨菪属, 多年生, 其根具有麻醉镇痛等作用, 是重要的藏药 (杨永昌, 1992)。它主要分布在青海、云南、西藏和甘肃等地区, 生长在海拔 2,300–4,150 m 的范围内, 是青藏高原地区的特有种之一。山莨菪的花大, 暗紫色, 花冠钟形。有关茄科植物的传粉生物学研究较多, 结果表明多数物种都表现出柱头自交不亲和的特点, 具有异花传粉的繁育系统 (Tsukamoto *et al.*, 2002)。但是, 该科中少数物种尽管在花形态特征上与异花繁育系统的物种类似, 但它们的所有种

群 (Browsers, 1975; McMullen, 1987; Schueller, 2004) 或者在种内某些种群、或者部分个体 (Tsukamoto *et al.*, 1999) 的柱头自交不亲和性已经丢失, 表现出高度的自交亲和性并发展出完善的自花传粉机制。被子植物多数类群的自花传粉被认为由异花传粉进化而来的 (Stebbins, 1950; Grant, 1981; Goodwillie *et al.*, 2005), 茄科中这一繁育系统的转变也被认为是为了克服异花传粉者的缺乏、保证繁殖成功而形成的 (Baker, 1955; Tsukamoto *et al.*, 1999)。山莨菪在 6 月中旬进入花期, 正值青藏高原的生长季节早期, 同一群落内几乎没有同期开花的植物。青藏高原严酷的自然环境显然不利于早期开花植物的异花传粉。山莨菪如果仍然象多数茄科植物一样保持异花传粉的繁育系统, 其有性生殖有可能受到异花传粉者缺乏的限制。

本研究通过对该物种的野外观察和繁育系统检验, 重点回答如下问题: (1) 山莨菪的繁育系统是否与茄科多数物种一致, 即为典型的异交繁育系统? (2) 它的主要传粉昆虫是什么? 异花传粉者的访花频率如何? (3) 是否有部分个体已经丧失自交不亲和的特点而演化为自交的繁育系统?

1 材料和方法

1.1 研究地点概况

2003 年的野外观察和实验在青海省门源县中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站附近的一个种群 (海北种群, 101°18.725'E, 37°38.645'N, 海拔 3,266 m) (6月23–30日) 和大通县牛场乡的一个种群 (大通种群, 101°24.454'E, 37°15.088'N, 海拔 2,968 m) (6月15–22日) 进行。2004 年 6 月 14–22 日, 在青海省海东州互助县北山林场又选择了互助种群 (102°29.634'E, 36°56.794'N, 海拔 2,325 m) 和海北种

群同时进行调查。大通种群位于山坡灌丛中, 个体数量较多(超过200株); 海北种群在一个山坡裸地; 互助种群在当地农户的冬季牧场内。海北种群和互助种群的个体数量均较少(少于50株)。由于大通种群在2003年实验观察将要结束时被挖药人毁坏, 本文报道的结果主要来自海北和互助两个种群。

1.2 研究方法

1.2.1 花综合征

在互助种群的花开放初期, 随机选择并标记15个位于不同植株上的花蕾, 每天分别在10:00和16:00记录标记花的状态, 即花是否开放、柱头是否展现、花药是否散粉、花冠是否萎蔫, 用于计算单花的持续时间、花药散粉的持续时间和雌蕊的持续时间(从柱头展现至花冠萎蔫)。以花冠萎蔫作为单花花期结束的标志。

根据初步的观察结果, 将单花花期划分为花开放但花药未散粉、花开放且花药正在散粉和花冠萎蔫3个阶段。在大通种群随机选择每个阶段的花各30朵(位于30个不同的植株上), 从同一基点测量雌蕊高度和最长雄蕊的高度, 并用雌蕊高度减去雄蕊高度获得两者之间的距离。

1.2.2 繁育系统

为检验自交亲和性及自花传粉(autonomous self-pollination)及异花传粉对山莨菪结实的贡献, 对2个种群进行了4种繁育系统处理: (1)去雄不套网: 随机选择并标记30个植株上的30个将要开放的花蕾, 去掉雄蕊后不做任何其他处理, 以检查异花花粉对山莨菪结实的贡献; (2) 不去雄套网: 开花初期, 随机选择并标记30个植株上的30个将要开放的花蕾并套网, 以检测山莨菪自花传粉的能力以及是否能产生种子; (3)人工自交; (4) 人工异交: 随机选择30对位于不同植株上将要开放的花蕾并去雄套网(套网隔离的花中未发现任何小昆虫, 如蚂蚁等); 依据同一种群内其他花的开放时间(约2 d后), 将每对中的一朵花用同一植株上刚刚散粉的花药授粉, 另外一朵用10 m以外植株(确保异交)上刚刚散粉的花药授粉。一个月后收取所有处理的花, 室内统计座果率和每个果实的成熟种子数目。用人工同株异花授粉的座果率和种子数分别除以人工异株异花授粉的座果率和种子数, 获得山莨菪的自交亲和系数(index of self-compatibility, ISC) (Becerra & Lloyd, 1992)。

另外选择30朵花不作任何处理作为上述所有处理的对照。此外, 我们还选择了30个花蕾去雄套网, 以检测山莨菪是否能通过无融合繁殖(apomixis)产生种子。以上操作中使用的纱网能隔离较小的昆虫(如蚂蚁), 而同种处理的花蕾均位于不同的植株上。一个月后收取所有标记过的花, 室内统计座果率和每个果实的成熟种子数目。

1.2.3 访花昆虫

在种群的花开放盛期, 每天随机选择10朵正在开放的花, 从10:00到16:00之间连续观察并记录访问选定花的所有昆虫, 并根据昆虫的访花行为判断是否为山莨菪的传粉昆虫。每个种群访花昆虫的观察时间总计不少于4 d和20 h。昆虫的访花频率用单花每小时的访问次数表示。

1.2.4 柱头上的花粉来源

在互助种群的花开放盛期, 随机选择8个植株, 于每天10:00在每个植株上标记3朵刚刚开放的花(花冠开口约1 mm) 分别做如下处理: 其中一朵花去雄不套网, 另外一朵花不去雄套网, 最后一朵花为对照。以上实验操作连续重复4 d。第4天于17:00取下所有的柱头固定在FAA中。这样每天处理的花形成了一个开放时间的逆序梯度, 即花开放的第4, 3, 2, 1天。

室内统计每个柱头上的花粉数量。首先用蒸馏水冲洗柱头后用8 mol/L的氢氧化钠软化10 h, 软化结束后在蒸馏水中浸泡3 h复水, 然后在乙酸钾缓冲液配制的0.1%水溶苯胺兰溶液中染色4 h。染色后将柱头置于载玻片上, 用盖玻片压碎后在荧光显微镜下观察(Dafni, 1992)。染色后的花粉呈蓝色, 根据蓝色花粉进行计数。

1.3 统计分析

2003年大通种群的所有个体在实验过程中被当地住户全部挖走, 因此这个种群只获得了不同开花时期雄蕊和雌蕊高度的数据。互助北山林场3个地点的个体均比较少, 因此把这3个地点的数据合并作为互助种群的结果统计。用Nonparametric Tests中One-Sample Kolmogorov-Smirnov Test检验后发现数据均不符合正态分布, 因此用Nonparametric Tests中2 Independent Samples (Mann-Whitney U)和K Independent Samples (Kruskal-Wallis H)分别比较两组和多组数据间的差异。所有的数据均用SPSS 11.0统计软件包分析, 统计数据用平均值 \pm 标准误

表示, N 表示样本量。

2 结果

2.1 花综合征

山莨菪的花开放时首先将柱头展现于环境中。在互助种群, 花开放1–2 d (平均为 1.5 ± 0.2 d)后花药开始散粉, 直至花冠萎蔫。其中雌蕊的持续时间(即单花的持续时间)为 5.0 ± 0.3 d ($N = 8$), 而花药散粉的持续时间为 2.5 ± 0.4 d ($N = 8$), 因此山莨菪表现出不完全雌性先熟(protogyny)的特点。山莨菪在开花过程中分泌花蜜, 而且在单花花期内花药和柱头均在花冠筒内, 不具备风媒传粉植物的特点(柱头和花药外露、无花蜜分泌、花被退化) (Culley *et al.*, 2002), 因此可以排除风媒传粉的可能性。

雌蕊的高度在不同的花状态没有显著变化, 而雄蕊的高度却随着花开放时间的延长而不断增加(图1), 因此花药与柱头间的平均距离在花刚刚开放时最大, 在花冠萎蔫时最小, 但两者在单花花期结束时并未接触(图1)。然而在测量过程中发现有小部分(4.9%)花的花冠萎蔫时柱头和花药在相同的位置完全接触, 并且花粉能直接释放到柱头上。由于海北种群开花植株较少, 未进行花综合征的测量。但是, 对自然结实花的监测表明, 仍有部分花(2/30)的柱头和花药在单花开放的后期位于相同的位置上。

2.2 繁育系统

在互助种群和海北种群, 人工自交后的座果率和种子数目均低于人工异交, 但在海北种群两种处理产生的种子数目没有显著差异(表1)。基于种子数和座果率得到的平均自交亲和系数在互助种群分

别为0.448和0.714, 而在海北种群分别为0.747和0.333。两个种群的自交亲和系数均低于0.75, 表明山莨菪应属于自交不亲和的植物。但在海北种群和互助种群分别有20%和36.7%人工自交的花产生了种子(单花的自交亲和系数大于0.75), 说明山莨菪自交不亲和性在同一种群的不同个体间也存在差异。其中互助种群自交亲和的个体数和比例均高于海北种群。

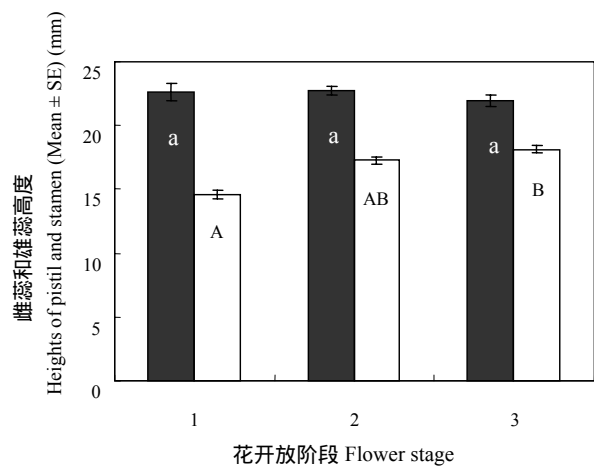


图1 不同开花开放阶段雌蕊(黑色)和最高雄蕊(空白)的高度。1, 2, 3分别代表花开放但花药未散粉, 花开放且花药散粉和花冠萎蔫三个阶段。图中有相同小写字母的值表示在0.05水平没有显著差异。每个花状态的样本量为 $N = 30$ 。

Fig. 1 The height of pistil (black bars) and the highest stamen (open bars) in different flower stages. 1, 2 and 3 denote opening flower without shedding pollen, opening flower with shedding pollen, and flower with wilted corolla, respectively. Columns with the same letters indicate that the difference is not significant at the 0.05 probability level. The sample size for each stage, $N = 30$.

表1 两个种群4种繁育系统实验的座果率和平均种子数目(平均值 ± 标准误)

Table 1 The fruit set and the average seed number of each fruit under four breeding experiments (Mean ± SE)

处理 Treatment	互助 Huzhu		海北 Haibei	
	种子数 Seed number	座果率 Fruit set	种子数 Seed number	座果率 Fruit set
对照 Control	57.2 ± 9.8^a ($N = 96$)	0.376	36.6 ± 14.4^{ab} ($N = 30$)	0.300
去雄不套网 Emasculation without netting	25.23 ± 7.1^b ($N = 80$)	0.189	18.6 ± 8.8^a ($N = 30$)	0.167
不去雄套网 Netting without emasculation	5.89 ± 2.2^c ($N = 80$)	0.089	12.7 ± 6.9^a ($N = 30$)	0.160
人工自交 Manual selfing	92.8 ± 20.3^a ($N = 60$)	0.500	59.4 ± 40.1^{ab} ($N = 20$)	0.200
人工异交 Manual outcrossing	207.0 ± 28.9^d ($N = 60$)	0.700	79.5 ± 25.9^b ($N = 20$)	0.600

每一纵栏种子数目如具有相同字母, 则表示它们在0.05水平上没有显著差异; N 为样本量

Means at each seed number column with the same letters indicate that the difference is not significant at the 0.05 probability level. $N =$ Sample size

去雄套网处理中两个种群均没有产生任何种子, 因而山茛菪不存在无融合繁殖现象。不去雄套网花的种子数目和座果率在互助种群均显著低于对照花, 但在海北种群却与对照间没有显著差异(表1)。山茛菪通过自花传粉产生的种子数目在互助种群较少, 但在海北种群却较多, 说明两个种群具有不同的自花传粉能力——海北种群高于互助种群。在互助种群, 去雄不套网花的种子数目和座果率同样低于对照花(表1); 在海北种群, 去雄不套网花的种子数目和座果率与对照花没有显著差异(表1), 表明海北种群具有更多或者更为有效的异花传粉者, 而互助种群对照花可能由于自交产生更高的种子数目和座果率。在两个种群中对照花的种子数目和座果率均远远低于人工杂交花(表1), 说明两个种群的结实均存在由于异花传粉者不足造成的传粉限制。

2.3 访花昆虫

在海北种群对访花昆虫的观察时间共计23 h, 结果表明厕蝇(*Fannia* sp.)是山茛菪唯一的传粉昆虫。厕蝇取食花蜜, 在花内的停留时间较短, 但可

携带较多的花粉。访花时背部首先接触柱头, 完成花粉输入; 而在进入花冠底部时背部与散粉的花药接触, 完成花粉输出。在互助种群对传粉的观察时间共计22 h, 发现蚂蚁(*Monomorium* sp.)是该种群的主要访花昆虫, 仅观察到两次厕蝇和一次熊蜂(*Bombus* sp.)访花。蚂蚁取食花药和花蜜, 在花内的停留时间较长(超过2 min), 并在花药和柱头间频繁活动, 促使花粉在同一朵花内传递。互助种群中蚂蚁的访花频率(0.31 ± 0.06)显著高于海北种群中厕蝇的访花频率(0.11 ± 0.04) ($P = 0.048$)。

2.4 柱头上的花粉来源

互助种群花开放后的第一天, 去雄不套网、不去雄套网和对照花的柱头上的花粉数量均比较少(图2)。自花开放的第二天以后, 3种处理花的柱头上的花粉数量均有增加, 其中对照花柱头上的花粉数量增加明显, 但去雄不套网和不去雄套网花柱头上的花粉数量增加并不明显(图2), 进一步说明该种群在自然状态下柱头上的花粉主要来源于同一朵花, 而且花内的花粉传递由蚂蚁的活动引起; 而由昆虫活动引起的不同花之间的花粉交流和自动自花传

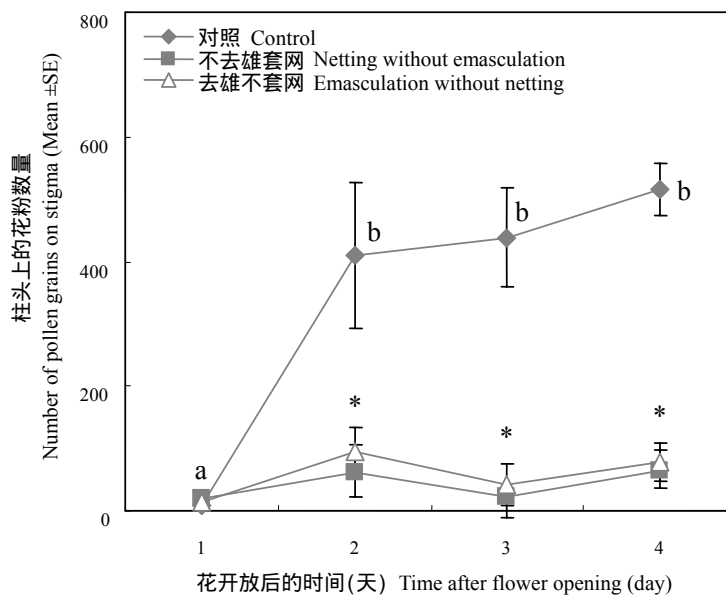


图2 互助种群三种处理后花开放不同时间柱头上的平均花粉数量。不去雄套网和去雄不套网处理中柱头上的花粉数量在不同的花开放时间上没有显著差异。*表示不同处理在相同的花开放时间在0.01水平存在显著差异。不同字母表示对照花柱头上的花粉数量在0.01水平存在显著差异。每天每个处理的样本量为 $N = 5-8$ 。

Fig. 2 Number of pollen grains on the stigmas from differently aged and treated flowers. There was no significant difference in number of the style pollen grains on the different days between emasculated flowers without netting and netted flowers without emasculatation. Values with asterisks indicate that the difference is significant at the 0.01 probability level between different treatments. The values with different letters indicate that the style pollens of the control flower are significantly different at the 0.01 level on the different days. The sample size $N = 5-8$.

粉均较少。

3 讨论

3.1 繁育系统和传粉昆虫

我们的研究发现, 山莨菪2个种群的平均自交亲和系数均低于0.75, 属于自交不亲和的植物。因此, 山莨菪的繁育系统与茄科多数物种一致, 主要依赖昆虫传粉, 具有异交的繁育系统。但是, 我们还发现该物种高海拔的海北种群主要的访花昆虫是厕蝇, 而且该类昆虫同时也在低海拔互助种群中以较低的访花频率存在(低海拔种群的主要访花昆虫蚂蚁不是异花传粉者, 见下节讨论)。这些访花昆虫与该地区其他高山物种的传粉昆虫种类显然不一致。以前对高原部分具有异交繁育系统的物种的研究发现, 它们主要是由熊蜂传粉(如He *et al.*, 2005)。熊蜂因自身较强的热调节能力和较高的传粉效率, 在其他高山地区也被发现是虫媒植物的主要传粉昆虫(Heinrich, 1993; Bingham & Orthner, 1998)。但熊蜂通常在食物资源较为丰富的地方筑巢(Heinrich, 1976), 其种类和数量也与开花植物的种类和数量成正相关关系(Browers, 1985)。山莨菪在6月中旬开花, 而此时在群落中很少有同时开花的植物, 这可能是山莨菪熊蜂访花频率极低的主要原因。我们在低海拔的互助种群仅观察到一次熊蜂访问, 而在高海拔种群中未发现有熊蜂访花。

尽管在青藏高原的其他植物中未报道苍蝇类昆虫作为有效的传粉者, 我们仍相信厕蝇应是山莨菪最重要的有效异花传粉昆虫。首先, 苍蝇类昆虫在高山极端环境中分布极为普遍(Kudo & Suzuki, 1999); 其次, 尽管苍蝇的活动能力较低、访花时间短(Kevan, 1972; Inouye & Pyke, 1988; Totland, 1993), 但已有的研究发现苍蝇类是除熊蜂外在高山和极地环境中另一重要的传粉昆虫(Fægri & van der Pijl, 1980; Körner, 1999)。如Erhardt (1993)对分布于阿尔卑斯山脉海拔2,000 m的高山火绒草(*Leontopodium alpinum*) (菊科)传粉生物学研究后发现29个科的昆虫访问该植物, 但苍蝇是其中访花频率最高和传粉效率最高的昆虫。第三, 苍蝇类昆虫喜欢具有臭味的植物种类(Erhardt, 1993)。例如对花荵科植物*Polemonium viscosum*不同种群传粉昆虫的比较研究表明, 散发臭味的种群以苍蝇作为传粉昆虫, 而散发甜味的种群则依赖熊蜂传粉

(Galen, 1983a, b, c)。山莨菪散发出强烈的臭味, 具有吸引苍蝇类昆虫传粉的特点。

3.2 自交亲和与自交机制

自交不亲和作为促进异交的一种重要机制, 广泛存在于被子植物的多个科中(Darlington & Mather, 1949; Lewis, 1979; Anderson *et al.*, 2003)。但是, 具有自交不亲和的部分种类在异花传粉者限制等选择压力下能够演化出自交亲和并以自交为主的种群或者个体(Baker, 1955, 1967; Goodwillie *et al.*, 2004; Schueller, 2004; Busch, 2005; Herlihy & Eckert, 2005)。在异花传粉向自花传粉的转变过程中常常伴随着花特征的变化, 如: 花尺寸减小(Goodwillie, 1999; Goodwillie & Stiller, 2001)、开花物候改变(Plitmann & Levin, 1990)、自交亲和性消失(Lloyd, 1965)以及花药和柱头间的距离减小(Schueller, 2004)等。正如多数高山早期开花的异交物种一样(Stenström & Molau, 1992; Molau, 1993; Kudo, 1993; Morgan & Wilson, 2005), 山莨菪的2个种群中都存在由于异花传粉者不足而导致的传粉限制(表1)。可能由于这一限制或者其他原因, 2个种群的部分个体发生了自交不亲和性的丢失和两种不同类型的自交。首先, 在2个种群中我们都发现了导致自花传粉的花形态特征变化: 部分个体的花药与柱头在开花发育的后期完全接触, 而不是“雌雄空间异位”, 为“自动自交”(autonomous selfing)的传粉提供了花粉来源基础。其次, 部分个体的自交不亲和性机制已经丢失, 为自交提供了内在的生理基础。人工控制实验表明: 低海拔互助种群自交的座果率高达50%, 说明几乎有一半的个体自交亲合; 但高海拔种群具有自交亲合的个体数相对较少(20%)。这一自交亲和比例似乎正与2个种群异花传粉昆虫的访花频率相对应: 低海拔种群中厕蝇的访花频率显著低于高海拔种群。与此相对应的是, 低海拔种群则可能主要依赖“协助自交”(facilitated selfing)(Lloyd & Schoen, 1992)产生种子: 访花昆虫蚂蚁在每朵花中的活动导致花粉在花内传播。但是, 套网隔离昆虫处理产生的座果率和种子数量表明, 低海拔种群的自动自交率却明显低于高海拔种群(表1)。

总之, 上述结果共同表明, 2个种群在自交亲和比例、异花传粉昆虫和两种自交机制之间可能存在一定程度的相互调节关系。此外, 山莨菪部分个体

的自交亲和与自交的发生可能还与该物种是多倍体有关。山萇茗是八倍体(Tu *et al.*, 2005)。多倍化不仅能导致自交不亲和性的丧失(Mable, 2004), 而且也能在一定程度上减少近交衰退的不利影响, 促进自交的发生(Husband & Schemske, 1997)。

致谢: 感谢两位匿名审稿人和编辑部对初稿提出的宝贵意见和建议!

参考文献

- Anderson B, Midgley JJ, Stewart BA (2003) Facilitated selfing offers reproductive assurance: a mutualism between a hemipteran and carnivorous plant. *American Journal of Botany*, **90**, 1009–1015.
- Arroyo MTK, Armesto JJ, Primack RB (1985) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. . Effect of temperature on visitation rate and pollination possibility. *Plant Systematics and Evolution*, **49**, 187–203.
- Arroyo MTK, Primack RB, Armesto JJ (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, **69**, 82–97.
- Baker HG (1955) Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal. *Evolution*, **9**, 347–349.
- Baker HG (1967) Support for Baker’s law—as a rule. *Evolution*, **21**, 853–856.
- Barrett SCH (1988) The evolution, maintenance and loss of self-incompatibility systems. In: *Plant Reproductive Ecology* (eds Doust JL, Doust LL), pp. 98–124. Oxford University Press, New York.
- Becerra J, Lloyd DG (1992) Competition-dependent abscission of self-pollinated flowers of *Phormium tenax* (Agavaceae): a second action of self-incompatibility at the whole-flower level. *Evolution*, **46**, 458–469.
- Bingham RA, Orthner AR (1998) Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, **391**, 238–239.
- Bliss LC (1971) Arctic and alpine plant life circle. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**, 405–438.
- Browers KAW (1975) The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, **62**, 633–638.
- Browers MA (1985) Bumble bee colonization, extinction, and reproduction in subalpine meadows in northeastern Utah. *Ecology*, **66**, 914–927.
- Busch JW (2005) The evolutionary of self-compatibility in geographically peripheral populations of *Leavenworthia alabamica* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, **92**, 1503–1512.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 237–268.
- Culley TM, Weller SG, Sakai AK (2002) The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 361–369.
- Darlington CD, Mather K (1949) *The Element of Genetics*. Allen and Unwin, London.
- Duan YW (段元文), He YP (何亚平), Zhang TF (张挺锋), Liu JQ (刘健全) (2007) Delayed selfing in an alpine species *Gentianopsis barbata*. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **31**, 110–117. (in Chinese with English abstract)
- Dudash MR (1990) The role of breeding system and inbreeding depression in the maintenance of an outcrossing mating strategy in *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, **88**, 1953–1959.
- Erhardt A (1993) Pollination of the edelweiss, *Leontopodium alpinum*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **111**, 229–240.
- Fabbro T, Körner C (2004) Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*, **199**, 70–81.
- Fægri K, van der Pijl L (1980) *The Principles of Pollination Ecology*, 3rd edn. Pergamon Press, Oxford.
- Galen C (1983a) The effects of nectar thieving ants on seed set in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*. *Oikos*, **41**, 245–249.
- Galen C (1983b) Ants, bumblebees, and seed production in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*. *Bulletin of the Ecological Society of American*, **64**, 140.
- Galen C (1983c) *The Ecology of Floral Scent Variation in Polemonium viscosum* Nutt. (Polemoniaceae). PhD dissertation of the University of Texas at Austin, Austin.
- Goodwillie C (1999) Multiple origins of self-compatibility in *Linanthus* section *Leptosiphon* (Polemoniaceae): phylogenetic evidence from internal-transcribed-spacer sequence data. *Evolution*, **53**, 1387–1395.
- Goodwillie C, Partis KL, West JW (2004) Transient self-incompatibility confers delayed selfing in *Leptosiphon jepsonii* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences*, **163**, 387–394.
- Goodwillie C, Stiller JW (2001) Evidence for polyphyly in a species of *Linanthus* (Polemoniaceae): Convergent evolution in self-fertilizing taxa. *Systematic Botany*, **2**, 273–282.
- Goodwillie C, Kalisz S, Eckert CG (2005) The evolutionary enigma of mixed mating system in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **36**, 47–79.
- Grant V (1981) *Plant Speciation*, 2nd edn. Columbia University Press, New York.
- Harder LD, Barrett SCH (1995) Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plant. *Nature*, **373**, 512–515.
- He YP, Duan YW, Liu JQ, Smith WK (2006) Floral closure in response to temperature and pollination in *Gentiana straminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant Systematics and Evolution*, **256**, 17–33.
- Heinrich B (1976) The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecological Monographs*, **46**, 105–128.
- Heinrich B (1993) *The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation*. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg.
- Herlihy CR, Eckert CG (2005) Evolution of self-fertilization at

- geographical range margins? A comparison of demographic, floral, and mating variables in central vs. peripheral populations of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, **92**, 744–751.
- Husband BC, Schemske DW (1997) The effect of inbreeding depression in diploid and tetraploid population of *Epilobium angustifolium* (Onagraceae): implications for the genetic basis of inbreeding depression. *Evolution*, **51**, 737–746.
- Inouye DW, Pyke GH (1988) Pollination in snowy mountains of Australia: comparisons with montane Colorado, USA. *Australian Journal of Ecology*, **13**, 191–210.
- Kearns CA, Inouye DW (1994) Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany*, **81**, 1091–1095.
- Kevan PG (1972) Insect pollination of high arctic flowers. *Journal of Ecology*, **60**, 831–847.
- Knight JA, Steets JA, Ashman TL (2006) A quantitative synthesis of pollen supplementation experiments highlight the contribution of resource reallocation to estimate of pollen limitation. *American Journal of Botany*, **93**, 271–277.
- Körner C (1999) *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, Berlin.
- Kudo G (1993) Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Eriaceae), inhabiting snow patches. *American Journal of Botany*, **80**, 1300–1304.
- Kudo G, Suzuki S (1999) Flowering phenology of alpine plant communities along a gradient of snowmelt timing. *Polar Bioscience*, **12**, 100–113.
- Lewis D (1979) *Sexual Incompatibility in Plants*. Edward Arnold, London.
- Lloyd DG (1965) Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contribution from the Gray Herbarium of Harvard University*, **195**, 3–134.
- Lloyd DG, Schoen DJ (1992) Self- and cross-fertilization in plants. . Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*, **153**, 358–369.
- Mable BK (2004) Polyploidy and self-compatibility: is there an association? *New Phytologist*, **162**, 803–811.
- McMullen CK (1987) Breeding systems of selected Galapagos Islands angiosperms. *American Journal of Botany*, **74**, 1694–1705.
- Molau U (1993) Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic and Alpine Research*, **25**, 391–402.
- Morgan MT, Schoen DJ, Bataillon TM (1997) The evolution of self-fertilization in perennials. *The American Naturalist*, **150**, 618–638.
- Morgan MT, Wilson WG (2005) Self-fertilization and the escape from pollen limitation in variable pollination environments. *Evolution*, **59**, 1143–1148.
- Plitmann U, Levin DA (1990) Breeding system in the Polemoniaceae. *Plant Systematics and Evolution*, **170**, 205–214.
- Schoen DJ, Morgan MT, Bataillon T (1996) How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series B)*, **351**, 1281–1290.
- Schueller AK (2004) Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, **91**, 672–681.
- Stebbins GL (1950) *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
- Stenström M, Molau U (1992) Reproductive ecology of *Saxifraga oppositifolia*: phenology, mating system, and reproductive success. *Arctic and Alpine Research*, **24**, 337–343.
- Totland Ø (1993) Pollination in alpine Norway: flower phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. *Canadian Journal of Botany*, **71**, 1072–1079.
- Tsukamoto T, Ando T, Kokubun H, Watanabe H, Masada M, Zhu X, Marchesi E, Kao T (1999) Breakdown of self-incompatibility in a natural population of *Petunia axillaris* (Solanaceae) in Uruguay containing both self-incompatible and self-compatible plants. *Sexual Plant Reproduction*, **12**, 6–13.
- Tsukamoto T, Watanabe H, Kokubun H, Hashimoto G, Sakazaki U, Suárez E, Marchesi E, Oyama K, Kao T (2002) Differentiation in the status of self-incompatibility among *Calibrachoa* species (Solanaceae). *Journal of Plant Research*, **115**, 185–193.
- Tu TY, Sun H, Gu ZJ, Yue JP (2005) Cytological studies on the Sino-Himalayan endemic *Anisodus* and four related genera from the tribe Hyoscyameae (Solanaceae) and their systematic and evolutionary implications. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **147**, 457–468.
- Wesselingh RA (2007) Pollen limitation meets resource allocation: towards a comprehensive methodology. *New Phytologist*, **174**, 26–37.
- Yang YC (杨永昌) (1991) *Tibetan Medicine (藏药志)*. Qinghai People's Press, Xining. (in Chinese)
- Zhang DY (张大勇), Jiang XH (姜新华) (2001) Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **25**, 130–143. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)