

高山植物扁蕾的延迟自交机制

段元文^{1,3} 何亚平¹ 张挺锋^{1,3} 刘建全^{2,1*}

(1 中国科学院西北高原生物研究所青藏高原生物进化与适应开放实验室, 西宁 810001)

(2 兰州大学干旱与草地生态重点实验室, 兰州 730000) (3 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 扁蕾 (*Gentianopsis barbata*) 具有鲜艳的花和显著的腺体, 并且花开放的前 5 d 柱头和花药始终处于不同的位置 (雌雄异位), 这些花综合征表明该植物应为异花传粉。为检验这一假设, 我们对青藏高原植物扁蕾的海北站种群进行了 3 年的传粉生物学研究实验。与花综合征所表明的繁育系统相反, 两年的野外观察发现昆虫的访花频率十分低, 不去雄并隔离昆虫处理也能产生大量种子, 说明这一种群的繁殖主要是依赖于自花传粉。尽管利用种子结实评价的柱头可授性从花开放 4 d 后开始下降, 但随着花的发育进程, 雄蕊的伸长能使得花药与柱头完全接触。实验也证明, 柱头可授性和花粉活力都超过 5 d, 说明花药和柱头的接触能够发生自花授粉。扁蕾的这种自花传粉机制应属于典型的延迟自交类型。自花授粉发生在单花花期快要结束前, 自交之前仍然保持异交传粉机制, 这种延迟自交避免了自交与异交竞争造成的花粉或者种子折损, 并为扁蕾在青藏高原极端环境下由于访花昆虫缺乏造成的异交失败提供了繁殖保障。

关键词 雌雄异位 延迟自交 繁殖保障 扁蕾 青藏高原

DELAYED SELFING IN AN ALPINE SPECIES GENTIANOPSIS BARBATA

DUAN Yuan-Wen^{1,3}, HE Ya-Ping¹, ZHANG Ting-Feng^{1,3}, and LIU Jian-Quan^{2,1*}

¹Laboratory of the Qinghai-Tibetan Plateau Biological Evolution and Adaptation, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China, ²Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China, and ³Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Aims *Gentianopsis barbata* displays showy flowers and conspicuous nectaries and has stigma and anthers at different positions (herkogamy) until the fifth day after flower opening. All of these floral syndromes were assumed to favor outcrossing.

Methods We studied pollination biology of this species at Haibei Station on the Qinghai-Tibetan Plateau for three years to test this assumption.

Important findings Contrary to expectation, reproduction in the studied population was mainly through self-pollination. Pollinator visitation was rare, and bagged flowers with anthers set abundant seeds. Both stigma receptivity and pollen viability extended beyond five days. Although stigma receptivity based on seed number decreased after the fourth flowering day, contact of anthers and stigma during floral development resulted in delayed selfing in this species. This delayed selfing retained the floral syndromes and mechanisms for outcrossing, avoided competition between selfing and outcrossing and insured reproduction of *G. barbata* despite lack of pollinators in arid habitats of the Qinghai-Tibetan Plateau.

Key words herkogamy, delayed selfing, reproductive assurance, *Gentianopsis barbata*, Qinghai-Tibetan Plateau

被子植物中异花传粉向自花传粉的演变是植物进化研究中的一个焦点问题 (Stebbins, 1970; Wyatt, 1986)。“自交被认为是进化的末端”主要是因为自交造成自交衰退、自交不能转换为异交以及自交谱系缺乏形成新物种的潜力等, 但是自交有两个重要的优势: 繁殖保障 (Reproductive assurance) 和传递两

套完全相同的基因 (Takebayashi & Morrell, 2001)。因而当环境中由于缺乏传粉昆虫而限制植物产生后代时, 自花传粉的植物比异花传粉的植物更容易产生种子 (Baker, 1955; Fausto *et al.*, 2001)。在环境严酷的高山地区, 传粉昆虫的种类少、数量少、活动频率低 (Arroyo *et al.*, 1985; Bingham & Orthner,

收稿日期: 2005-11-04 接受日期: 2006-01-18

基金项目: 中国科学院知识创新工程方向性项目 (KSCX2-SW-106) 和国家自然科学基金项目 (30270253)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: ljdxqy@public.xn.qh.cn

1998),因此缺乏营养繁殖能力的一年生或两年生高山植物更趋向选择自花传粉为主的繁育系统以保证种子的产生和种群的更新(Spira & Pollak, 1986)。

尽管自花传粉具有繁殖保障效应,但是近交衰退(Inbreeding depression)降低了自花传粉的优势,使自花受精产生的后代有较低的活力和生殖力(Darwin, 1876)。然而如果环境中缺乏传粉昆虫,即使存在严重程度的近交衰退,自花传粉仍然会在异花传粉为主的种群中发生以保证种子的产生(Lloyd, 1992)。另一方面,自花传粉还存在花粉折损和种子折损(Lloyd, 1992; Barrett, 1998; Herlihy & Eckert, 2002; 黄双全, 2004)。但延迟自交(Delayed selfing)不存在花粉折损和种子折损,因为延迟自交发生在单花花期结束的时候(Lloyd & Schoen, 1992),并且使柱头接受异株花粉的机会先于同一植株的花粉(Kalisz *et al.*, 1999; Mallick, 2001)。因此发生延迟自交的植物不存在花粉折损和种子折损现象,并且对植物的雄性功能和雌性功能均有益(Kalisz *et al.*, 1999; Mallick, 2001; Gulley, 2002)。最近,对 *Collinsia verna* (玄参科)不同种群繁育系统的比较研究发现,延迟自交可能在不同的种群中发生,并通过异交与延迟自交混合的交配系统为该物种提供灵活的遗传与繁殖保障(Kalisz & Vogler, 2003; Kalisz *et al.*, 2004)。

龙胆科扁蕾属(*Gentianopsis*)共24个种,中国有5种,多数分布于海拔1000 m以上的高山地区。扁蕾(*Gentianopsis barbata*)是二年生草本植物,其鲜艳的花和显著的腺体以及花开放早期具有雌雄异位,因而具有异花传粉的典型特点。但是我们在开展本研究之前对该植物自然结实率的统计发现,几乎没有败育的花,而且每个子房中胚珠发育为成熟种子的比率十分高,这显然与绝大多数高山异花传粉植物都存在传粉限制、座果和结籽都存在一定的失败率不相吻合(Stenstrom & Molau, 1992; Kudo, 1993; 段元文和刘建全, 2003; 何亚平和刘建全, 2004)。此外, Spira和Pollak(1986)发现该属的近缘属假龙胆属(*Gentianella*)和喉毛花属(*Comastoma*) (他们将研究物种置于龙胆属(*Gentiana*)下,实际上应为这个属的成员,见文献Ho和Liu(2001))的高山类群在套袋隔离昆虫的情况下,仍然有较高的座果和结籽率,推测可能是因为昆虫缺乏而选择了自花传粉的繁育系统。扁蕾属的这种花结构特点和较高的结籽率与已经报道的延迟自交物种十分类似(Lloyd & Schoen, 1992; Kalisz *et al.*, 1999, 2004; Mallick, 2001;

Gomez, 2002)。我们假设扁蕾属植物早期是异花传粉然后存在延迟自交的自花传粉繁育系统,从而使之获得了较高的着果率和结籽率。为验证这一假设,我们对扁蕾在青藏高原东北部的1个种群开展了3年(2002、2003和2005年)的传粉生物学观察和花综合征(Floral syndrome)分析,以期从繁殖的角度初步理解青藏高原短命高山植物对恶劣环境的适应机制。

1 材料和方法

1.1 研究地点和材料

野外观察和试验的地点均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(以下称为海北站)的永久样地内进行。海北站地处青藏高原东北部,37°29' ~ 37°45' N, 101°12' ~ 101°23' E,海拔约3200 m,年平均温度为-1.7℃,平均降雨量约426 ~ 860 mm。

扁蕾分布于海拔700 ~ 4400 m的范围内。在海北站7月中旬进入花期,花单生茎或分枝顶端,花梗直立,花冠筒状漏斗形,具4个花冠檐,檐部蓝色或淡蓝色。雄蕊4个,着生于花冠基部;雌蕊1个。8月中下旬种子成熟。

1.2 研究方法

1.2.1 花综合征

2002年在花开放初期,随机选择20朵未开放的花固定在FAA中并带回实验室。根据Dafni(1992)的方法统计每朵花的花粉和胚珠数目,计算扁蕾的花粉、胚珠比例。在花开放盛期,随机选取25朵花,用数字显示的游标卡尺测量萼片和花冠筒的长度,并测量花冠檐部和花冠口的直径。

2003年在花开放初期,随机标记15朵未开放的花,从花开放开始观察并记录花药散粉、柱头张开以及花开放的持续时间。

1.2.2 雌雄异位及其变化

2002年随机标记15朵未开放的花,小心的去掉一个花冠檐,从花开放时开始每隔24 h用数字显示的游标卡尺从子房基部测量雄蕊和雌蕊的高度,直至所有花的雄蕊高度等于或超过雌蕊的高度。同时直接测量柱头和花药之间的距离,并与雌蕊高度减去雄蕊的高度所得值相比较。

1.2.3 传粉模式

在2002和2003年花开放盛期,随机标记90朵位于不同植株上未开放的花,30朵为一组,分别接受如下处理:1)不去雄隔离昆虫(Isolated without e-

masculation); 2) 去雄不隔离昆虫 (Emasculated without isolation); 3) 去雄隔离昆虫 (Isolated after emasculation)。去雄、隔离昆虫的时间均在花未开放时进行; 此外, 每年随机选择标记 30 朵不做任何处理的花作为对照。8 月中旬种子成熟但果实未裂开时收果实, 每个果实放在一个纸袋内使其自然裂开。室内统计每个果实的成熟种子数目。2002 年用硫酸纸隔离昆虫, 2003 年用纱网隔离昆虫; 后者进一步允许小昆虫进入花内传粉, 并使花冠不能在温度变化时闭合, 而花随温度的变化而发生闭合或者开放, 是高山龙胆类植物的一种典型特征 (He *et al.*, 2006)。

1.2.4 传粉昆虫

初步观察发现, 晴天时扁蕾的花冠在下午 14:00 左右闭合 (可能是温度降低或者其它原因), 而 14:00 前如果降雨, 扁蕾的花冠则在降雨前发生闭合。因此对传粉昆虫的观察均在上午进行。在花开放盛期, 2002 年 8 月 6 日至 11 日的 8:30~12:00, 2003 年 8 月 2 日至 7 日的 9:00~12:00 (这些天均是晴朗的天气), 每天随机标记 20 朵正在开放的花, 在 3 m 以外观察并记录所有访问标记花的昆虫的种类以及它们的访花次数。如果发现固定的访花昆虫, 观察结束后捕捉并带回鉴定。

1.2.5 柱头的可授性

在 2003 年花开放盛期, 随机标记 90 朵未开放的花, 15 朵为一组, 记录每朵花的开放时间。在花刚刚开放时去雄、套网, 每组分别在花开放后的 1、2、3、4、5 和 6 d 用 10 m 外刚刚开放的花 (保证异交) 的花粉人工授粉。8 月中旬种子成熟但果实未裂开时收取果实, 放在纸袋内让果实自然裂开用以统计每个果实的成熟种子数目。柱头的可授性用人工异交授粉后获得的平均成熟种子数目表示。

1.2.6 花粉活力

在 2005 年花开放盛期, 连续 5 d 每天 8:00 选择 6 朵刚刚开放的花, 并去掉柱头以避免由于自花授粉引起的花粉损失。在第五天取下所有花的花药放在盛有 10% 蔗糖溶液的离心管中, 24 h 后放在冰箱中停止萌发, 室内光学显微镜下统计花粉的萌发情况。用花粉的萌发率表示花粉活力。

1.2.7 统计分析

用 SPSS11.0 统计软件包计算并分析比较试验结果。用 One-Way ANOVA 和 Post hoc-LSD 比较花冠筒、雄蕊和雌蕊的高度, 以及不同时期柱头授粉的成熟种子数目和不同时期的花粉萌发率。

2 观察和试验结果

2.1 花综合征

扁蕾的花冠檐为蓝紫色, 花开放时花冠檐直径较大 (25.3 ± 0.7 mm) (平均值 \pm 标准误, 下同) 并呈十字张开; 4 个腺体着生于花冠基部雄蕊着生点之间。扁蕾的花粉/胚珠比例为 40.9 ± 5.4 (表 1)。

扁蕾的花未开放时柱头已经张开, 但花药未散粉 (图 1A)。花开放时花药散粉, 花药散粉的持续时间与花开放的持续时间相同 (以花冠檐闭合后不再张开为花药散粉和花期结束的时间), 均为 4.7 ± 0.1 d (表 2)。花开放后, 散粉的花药位于柱头的下方 (图 1B), 但在花期结束时花药的位置与柱头相同 (图 1C), 甚至超过柱头 (图 1D)。

2.2 雌雄异位及其变化

花药开始散粉时, 雄蕊的高度小于雌蕊的高度; 但是随着时间的延长, 由于雄蕊伸长使花药和柱头间的距离逐渐缩小, 大约在花开放 5 d 后, 雄蕊的高度与雌蕊的高度相同; 随后雄蕊继续伸长, 最后超过了雌蕊 (图 2)。直接测量当雄蕊到达雌蕊的位置时, 花药还在散粉, 引起自花传粉。但自花授粉的时

表 1 2002 年扁蕾的花综合征
Table 1 Floral syndrome of *Gentianopsis barbata* in 2002

	平均值 Mean	标准误 SE	范围 Range	样本量 Sample size
萼片 Sepal (mm)	23.5	0.6	20.1~33.5	25
花冠筒 Corolla tube (mm)	33.6 ^a	0.5	28.5~38.9	25
花冠檐直径 Diameter of corolla brim (mm)	25.3	0.7	19.8~32.3	25
花冠口径 Diameter of corolla mouth (mm)	3.0	0.1	2.5~3.5	25
花粉、胚珠比例 Pollen/ovule ratio	40.9	5.4	10.8~100.2	20

表中有不同字母的数值表示在 0.01 水平有显著差异 Values with different letters indicated the difference are significant at the 0.01 level



图1 A. 花蕾期柱头张开但花药未散粉 B. 花开放,花药正在散粉,但位于柱头下部 C. 花开放后第五天,花药正在散粉,并与柱头接触 D. 花冠闭合后花药散粉结束,位于柱头上部

Fig. 1 A. The stigma was bifurcate but anthers did not shed pollen and were situated below stigma in bud stage B. Anthers were shedding pollen but situated below stigma when a flower just opened C. Anthers were shedding pollen and touched stigma on the fifth day after opening D. Anthers terminated shedding pollen and were situated above stigma when corolla brims closed

表2 2003年扁蕾花持续期

Table 2 Floral duration of *Gentianopsis barbata* in 2003

	平均值 Mean	标准误 SE	范围 Range
散粉持续期 Duration of pollen shedding	4.7 ^a	0.1	4.3 ~ 5.4
花持续期 Duration of flower opening	4.7 ^a	0.1	4.3 ~ 5.4

表中有不同字母的数值表示在 0.01 水平有显著差异 Values with different letters indicated the difference are significant at the 0.01 level

间发生在花开放 5 d 后,因此扁蕾的自花传粉类型应该属于延迟自交(Lloyd & Schoen, 1992)。

2.3 传粉模式

连续两年的试验发现,对照与不去雄隔离昆虫处理的花全部产生了种子,不去雄隔离昆虫处理种子数目在 2002 年与对照没有显著差异,但在 2003 年却明显少于对照。去雄后不隔离昆虫和去雄后隔离昆虫处理的花分别只有 45 %和 50 %产生了种子,

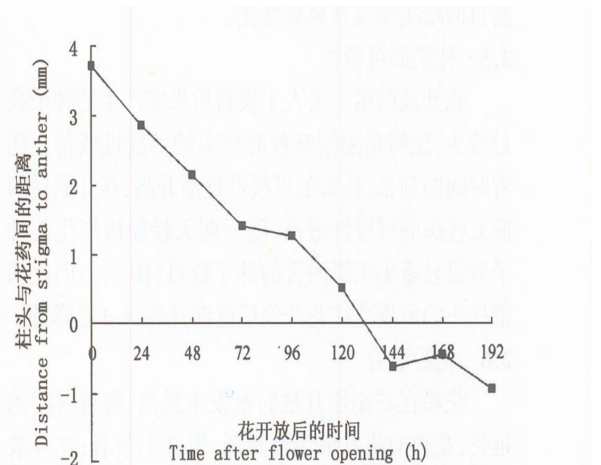


图2 花开放后柱头与花药间的距离变化
Fig. 2 Change of distance from stigma and anthers after flower opening

而且种子数目均明显少于对照(表 3),说明扁蕾不存在无融合生殖(Apomixis)现象,也没有固定的访花昆虫为扁蕾传粉,但是可能存在不稳定、效率较低的

表3 扁蕾不同处理的成熟种子数目
Table 3 No. of mature seeds/fruits from different treatment of *Gentianopsis barbata*

	2002	2003
	成熟种子数(平均值 ±标准误) No. of mature seeds/fruits (Mean ±SE)	成熟种子数(平均值 ±标准误) No. of mature seeds/fruits (Mean ±SE)
对照 Control	754.2 ±36.1 ^a	797.0 ±31.2 ^a
不去雄隔离昆虫 Isolation without emasculation	857.8 ±37.4 ^a	650.6 ±26.7 ^b
去雄不隔离昆虫 Emasculation without isolation	53.1 ±16.3 ^b	84.0 ±20.2 ^c
去雄隔离昆虫 Isolation after emasculation	30.0 ±8.6 ^b	36.4 ±11.6 ^c

表中同一年内有不同字母的值表示在 0.01 水平有显著差异 Values with different letters indicated the difference are significant at the 0.01 level in one year

昆虫偶尔为扁蕾传粉。年际间的比较结果表明,不去雄隔离昆虫处理的种子数在两年中有显著差异 ($F = 12.480, p = 0.001$) 外,但其余的处理均不存在显著差异(对照: $F = 0.778, p = 0.383$;去雄不隔离昆虫: $F = 1.213, p = 0.276$;去雄隔离昆虫: $F = 0.197, p = 0.659$);尽管后者的平均结籽有一定程度的增加,但统计分析表明利用硫酸纸和纱网隔离昆虫不存在明显的区别,从而说明小昆虫传粉引起的结籽率增加可能性较小。

2.4 传粉昆虫

连续两年对 240 朵花的观察(共计 39 h)发现蝴蝶是访问扁蕾的唯一昆虫,但访问频率非常低(两年内共有 3 次),而且蝴蝶仅仅在花上作短暂的停留,未观察到它的任何部位接触柱头或者花粉,因此不能作为扁蕾固定的传粉昆虫。所以在扁蕾的北海站种群不存在固定的传粉昆虫;甲虫、蚂蚁等偶尔为扁蕾传粉的可能性也较小,因为利用纱网与纸带去雄套带的结实率没有显著变化。

2.5 柱头的可授性

花开放的第一天人工授粉后果实产生的种子数目较少,说明花刚刚开放时柱头的可授性较低。随着时间的延长,柱头的可授性逐渐升高;花开放后第四天柱头的可授性最高,随后两天授粉所产生的种子数目显著小于第四天的种子数目(图 3)。因此扁蕾柱头的可授性在花开放后逐渐升高,4 d 后降低。

2.6 花粉活力

花粉在花刚刚开放时萌发率最高,随着时间的延长,花粉的萌发率逐渐降低,但并不显著;花开放后第四天和第五天,花粉萌发率显著降低(图 4)。因此花粉的活力在花开放后逐渐降低。

3 讨论

扁蕾的花具有鲜艳的颜色和蜜腺,花药在花开放时开始散粉,但位于柱头下方,这种雌雄异位的花

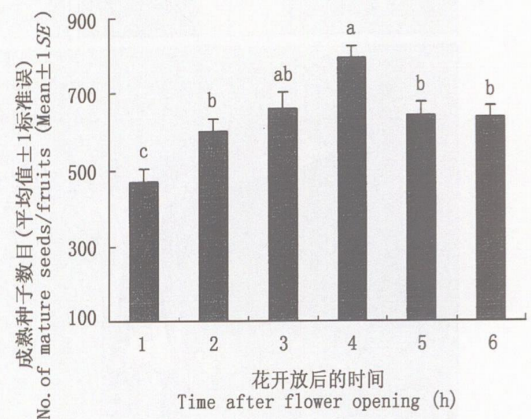


图3 花开放后不同时间授粉的成熟种子数

Fig. 3 No. of mature seeds/fruits pollinated after flower opening
图中有不同字母的值表示在 0.01 水平有显著差异 Values with different letters indicated the difference are significant at the 0.01 level

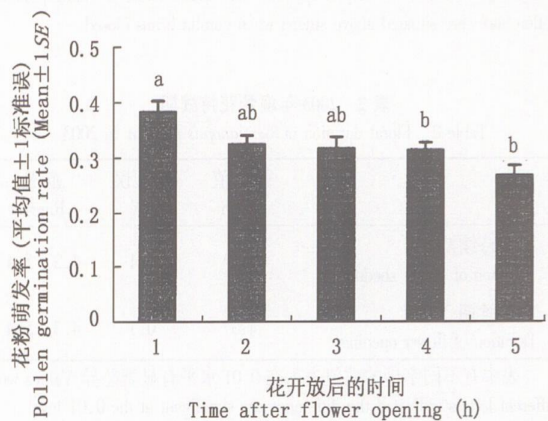


图4 花开放后不同时间花粉萌发率

Fig. 4 Pollen germination rate after flower opening
图中有不同字母的值表示在 0.01 水平有显著差异 Values with different letters indicated the difference are significant at the 0.01 level

特点是在花开放初期完全避免了自花传粉的发生,因此扁蕾的花具有吸引昆虫并适应异花传粉的特点。然而花综合征并不与植物的传粉模式完全匹配(Fenster *et al.*, 2004)。扁蕾的花在开放 5 d 后花药仍有大量的花粉存在(图 1C),而花药散粉的持续时

间与传粉昆虫的活动频率密切相关(Mallick, 2001)。我们发现海北站晚期开花的龙胆科植物祁连獐牙菜(*Swertia przewalskii*)因访花频率较高,其花药散粉的持续时间仅有几个小时(段元文和刘建全,2003)。因此扁蕾的海北站种群可能不存在固定的访花昆虫将花粉移走,进一步的观察也证明了这一点。但试验结果表明,一部分去雄不隔离昆虫和去雄隔离昆虫的花在两年内产生了少量的种子。这些种子可能是胚珠未受精但进一步膨大形成的“假型”种子,这种情况在该地分布的另一种龙胆已有报道(何廷农和刘建全,1999);另一种可能性是由于小昆虫传粉产生了这些种子。此外,我们对这些种子的发芽实验表明未有种子发芽,因此是“假型”种子的可能性较大。扁蕾的海北站种群主要以自花传粉的方式产生种子。

2003年的人工处理结果显示,与不去雄隔离昆虫处理相比,对照产生了更多的种子(表3)。产生这种结果的原因可能是在2003年用纱网隔离(2002年用纸袋)昆虫,纱网的网眼使扁蕾的花冠檐不能发生正常的闭合(龙胆科植物大多授粉前表现出与温度相关的暂时性花冠闭合(He *et al.*, 2006))引起。雨水冲刷花粉和柱头后,花粉的数目、活力以及柱头上的花粉数目都会减小(Bynum & Smith, 2001; Huang *et al.*, 2002),而花闭合能降低降雨对繁殖成功(Reproductive success)的影响(He *et al.*, 2006)。

环境中缺乏传粉昆虫是自花传粉进化的主要选择压力。Fausto等(2001)研究发现,与同源的异花传粉的祖先物种 *Clarkia xantiana* spp. *xantiana* 相比,自花传粉的 *C. xantiana* spp. *parviflora* 种群有较低的植株密度和花密度,传粉昆虫的密度和访花频率也较低,因此自花传粉为后者提供了繁殖保障。高山植物 *Euphrasia willkommii* 同样是由于缺乏传粉昆虫,为了保证种子的正常产生而进化为自花传粉的繁育系统(Gomez, 2002)。但自花传粉引起的近交衰退作用降低了后代的遗传多样性和适合度(Mackenzie *et al.*, 1999),进而使后代丧失对环境的适应潜能(Takebayashi & Morrell, 2001);而且在严酷的环境中,近交衰退的程度会进一步加强(Dudash, 1990)。除近交衰退的影响外,花粉折损和种子折损也大大降低了自花传粉的优势(张大勇和姜新华, 2001; 何亚平和刘建全, 2003),即自交降低了花粉的输出和杂交胚珠的数量,从而降低了植物的雌、雄适合度(Barrett, 1998; Herlihy & Eckert, 2002)。然而具有延迟自交机制的植物首先将柱头展现于环境中

接受其它植株的花粉;在没有足够异花花粉受精的情况下才接受来自同一植株的花粉(Lloyd & Schoen, 1992; Kalisz *et al.*, 1999),因而延迟自交的植物不存在花粉折损和种子折损(Lloyd, 1992; Mallick, 2001)。研究发现,尽管 *Aquilegia canadensis* 在隔离昆虫的情况下表现出完善的自花传粉机制,而且表现出雌蕊先熟的特征(Eckert & Schaefer, 1998),但种子折损和近交衰退的负面影响超过了自花传粉的繁殖保障效应(Herlihy & Eckert, 2002)。另有研究发现 *A. canadensis* 的柱头在花药开始散粉时才有可授性(Griffin *et al.*, 2000),因此其自花传粉的模式(Lloyd & Schoen, 1992)应该属于竞自交(Competing selfing),而不是延迟自交。扁蕾的花早期具有雌雄异位的特征,花开放初期散粉的花药位于柱头的下方(图1B),有利于异花传粉。然而柱头的可授性和花粉的活力开花末期降低(图3,图4),但雌、雄蕊间的距离逐渐减小并最终导致发生自花传粉(图1C、D,表3)。扁蕾这种延迟的自花传粉即为异花传粉提供了机会,又能在柱头可授性和花粉活力降低时保证产生后代,因此扁蕾的这种延迟自交机制避免了花粉折损和种子折损。扁蕾的花粉/胚珠比例(P/O)为 40.9 ± 5.4 ,说明尽管扁蕾保留有异交的花综合征,但其P/O是属于专性自交(Obligate selfing)的繁育系统范围(Dafni, 1992),这种延迟自交与P/O之间的相关性是第一次发现,因为绝大多数延迟自交的物种拥有的应该是异交或者兼性异交的P/O值(Dafni, 1992)。如果该物种主要是以自交为主,而其异交花综合征则属于多余的投资,这种矛盾仍有待于进一步研究。

我们的结果支持自花传粉为扁蕾的海北站种群提供了繁殖保障,即在缺乏传粉昆虫的环境中,自花传粉保证了扁蕾种子的产生;而延迟的自花传粉机制避免了花粉折损和种子折损。扁蕾的花具有吸引并适应昆虫传粉的特点,以及延迟发生的自花传粉现象,暗示扁蕾的海北站种群可能由于缺乏传粉昆虫而导致异花传粉的繁育系统进化为自花传粉。同一物种的不同种群间传粉昆虫存在很大的差异(Petanidou & Ellis, 1993),而且延迟自交在同一物种不同种群由于传粉昆虫的多少而产生不同的繁殖保障效应(Kalisz & Vogler, 2003; Kalisz *et al.*, 2004);因此扁蕾的其它种群是否为自花传粉的繁育系统以及延迟自交是否也同样提供繁殖保障并避免花粉折损和种子折损的影响还有待于在不同的种群间开展进一步的研究。

参 考 文 献

- 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 rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution*, 149, 187 - 203.
- Baker HG (1955). Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution*, 9, 347 - 349.
- Barrett SCH (1998). The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, 3, 335 - 341.
- Bingham RA, Orthner AR (1998). Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391, 238 - 239.
- Bynum MR, Smith WK (2001). Floral movements in response to thunderstorms improve reproductive effect in the alpine species *Gentiana algida* (Gentianaceae). *American Journal of Botany*, 88, 1088 - 1095.
- Dafni A (1992). *Pollination Ecology: a Practical Approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Darwin C (1876). *The Effects of Cross- and Self-Pollination in the Vegetable Kingdom*. John Murray, London.
- Duan YW (段元文), Liu JQ (刘健全) (2003). Floral syndrome and insect pollination of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Swertia przewalskii* (Gentianaceae). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 41, 465 - 474. (in Chinese with English abstract)
- Dudash MR (1990). Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in self-compatible, protandrous species, *Sabatia angularis* L. (Gentianaceae): a comparison in three environments. *Evolution*, 44, 1129 - 1139.
- Eckert CG, Schaefer A (1998). Does self-pollination provide reproductive assurance in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)? *American Journal of Botany*, 85, 919 - 924.
- Fausto JJA, Eckhart VM, Geber MA (2001). Reproductive assurance and the evolutionary ecology of self-pollination in *Clarkia xantiana* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 88, 1794 - 1800.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 35, 375 - 403.
- Gomez JM (2002). Self-pollination in *Euphrasia willkommii* Freyn (Scrophulariaceae), an endemic species from the alpine of the Sierra Nevada (Spain). *Plant Systematics and Evolution*, 232, 63 - 71.
- Giffin SR, Mavragains K, Echert CG (2000). Experimental analysis of protogyny in *Aquilegia canadensis*. *American Journal of Botany*, 87, 1246 - 1256.
- Gulley TM (2002). Reproductive biology and delayed selfing in *Viola pubescens* (Violaceae), an understory herb with chasmogamous and cleistogamous flowers. *International Journal of Plant Sciences*, 163, 113 - 122.
- He YP (何亚平), Liu JQ (刘健全) (2003). A review on recent advances in the studies of plant breeding system. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 151 - 163. (in Chinese with English abstract)
- He YP (何亚平), Liu JQ (刘健全) (2004). Pollination ecology of *Gentiana staminea* Maxim. (Gentianaceae), an alpine perennial in the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologia Sinica* (生态学报), 24, 215 - 220. (in Chinese with English abstract)
- He YP, Duan YW, Liu JQ, Smith WK (2006). Floral closure in response to temperature and pollination in *Gentiana straminea* (Gentianaceae), an alpine perennial on the Qinghai-Tibet Plateau. *Plant Systematics and Evolution*, 256, 17 - 33.
- Herlihy CR, Eckert CG (2002). Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. *Nature*, 416, 320 - 322.
- Ho TN, Liu SW (2001). A worldwide monograph of *Gentiana*. Science Press, Beijing.
- He TN (何廷农), Liu JQ (刘健全) (1999). Embryology of *Gentiana lawrencei* var. *farreri*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 19, 234 - 240. (in Chinese with English abstract)
- Huang SQ (黄双全) (2004). On several scientific terms in pollination biology and their Chinese translation. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), 42, 284 - 288. (in Chinese with English abstract)
- Huang SQ, Takahashi Y, Dafni A (2002). Why does the flower stalk of *Pulsatilla cernua* (Ranunculaceae) bend during anthesis? *American Journal of Botany*, 89, 1599 - 1603.
- Kalisz S, Vogler D, Falls B, Finer M, Shepard E, Herman T, Gonzales R (1999). The mechanism of delayed selfing in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 86, 1239 - 1247.
- Kalisz S, Vogler D (2003). Benefits of autonomous selfing under unpredictable pollinator environments. *Ecology*, 84, 2928 - 2942.
- Kalisz S, Vogler D, Hanley KM (2004). Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating. *Nature*, 430, 884 - 886.
- Kudo G (1993). Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *American Journal of Botany*, 80, 1300 - 1304.
- Lloyd DG, Schoen DJ (1992). Self- and cross-fertilization in plants. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*, 153, 358 - 369.
- Lloyd DG (1992). Self- and cross-fertilization in plants. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Sciences*, 153, 358 - 369.
- Mackenzie A, Ball AS, Virdee SR (1999). *Instant Notes in Ecology*. Science Press, Beijing.
- Mallick SA (2001). Facultative dichogamy and reproductive assurance in partially protandrous plants. *Oikos*, 95, 533 - 535.
- Petanidou T, Ellis EW (1993). Pollinating fauna of a phrygamic e-

- cosystem: composition and diversity. *Biodiversity Letter*, 1, 9 - 22.
- Spira TP, Pöllak OD (1986). Comparative reproductive biology of alpine biennial and perennial gentians (*Gentiana*: Gentianaceae) in California. *American Journal of Botany*, 73, 39 - 47.
- Stebbins CL (1970). Adaptive radiation in angiosperms. . Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Evolution*, 50, 49 - 59.
- Stenstrom M, Molau U (1992). Reproductive ecology of *Saxifraga oppositifolia*: phenology, mating system, and reproductive success. *Arctic and Alpine Research*, 24, 337 - 343.
- Takebayashi N, Morrell LP (2001). Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macro-evolutionary approach. *American Journal of Botany*, 88, 1143 - 1150.
- Wyatt R (1986). Ecology and evolution of self-pollination in *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). . *Journal of Ecology*, 74, 403 - 418.
- 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: 张大勇 责任编辑: 刘丽娟