

繁殖保障和延迟自交的研究进展

阮成江^{1,2}, 钦佩^{1*}, 尹增芳³

(1. 南京大学生命科学学院, 南京 210093; 2. 大连民族学院民族地区生物资源与环境研究所, 大连 116600;

3. 南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘要: 尽管植物在进化过程中面临不利自花授粉的选择, 但许多植物仍维持混合的授粉机制。繁殖保障假说是解释自交进化的最重要因子之一, 一直是植物生殖生态学和进化生物学关注的焦点之一。概述了近年来的主要研究热点及其进展, 包括自交进化的遗传和生态机制及理论模型探讨、繁殖保障假说的提出、验证自交能否提供繁殖保障的例证、延迟自交的类型及延迟自交能否提供繁殖保障的例证等方面。介绍了我国在繁殖保障和延迟自交方面研究的现状和不足之处, 结合国际上研究繁殖保障假说的发展趋势已由单季节、单种群、单因子的研究阶段过渡到多季节、多种群、多因子(自交方式及其所占比例、花粉折损、种子折损、自交率和近交衰退)的综合研究阶段, 及由传统的、经典的研究方法过渡到应用现代实验手段(如 SSR、SNP 等分子标记)和先进仪器设备的研究阶段, 提出今后研究中应注意的问题。有必要借用多学科(植物学、生态学和分子生物学)的方法及手段进行不同物种的对比和综合细致的研究。

关键词: 繁殖保障; 延迟自交; 进展

文章编号: 1000-0933(2006)01-0195-10 中图分类号: Q14, Q346 文献标识码: A

Advancements in reproductive assurance and delayed selfing

RUANG Cheng-Jiang^{1,2}, QIN Pei^{1*}, YIN Zeng-Fang³ (1. School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210093, China; 2. Institute of Bio-Resources and Environment, Dalian Nationalities University, Dalian 116600, China; 3. College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 195 ~ 204.

Abstract: The advancements and novel interests in reproductive assurance and delayed selfing, including genetic and ecological mechanisms for the evolution of selfing and its theoretical models, reproductive assurance hypothesis, the exemplifications of testing if selfing provides the reproductive assurance, the types of delayed selfing, and the positive or negative exemplifications of delayed selfing supporting the reproductive assurance, were introduced in this review.

Though in the face of selection against self-pollination, mixed mating systems are maintained in many plants. Many theoretical and empirical efforts have been made to understand the evolution of selfing. Researches on genetic mechanisms have focused on the avoidance of selfing if inbreeding depression is high. Recently, researches have shifted on the ecological mechanisms, which oppose the evolution of selfing, including pollen discounting and seed discounting. More recently, there are two novel hypotheses on the evolution of self-fertilization: reproductive assurance hypothesis and automatic selection hypothesis. However, up to now, there are a few convincing studies showing selfing is adaptive in species with mixed mating. In many species the selfing component of mixed mating may represent a non-adaptive cost which is associated with the large floral displays required to attract animal pollinators; and it is also difficult to determine which selfing is from the automatic selection or the reproductive

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863 计划)资助项目(No. 2002AA629210); 中国-比利时国际合作资助项目(No. 200441505)

收稿日期: 2004-12-15; **修订日期:** 2004-05-20

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@dlnu.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: qinpei@nju.edu.cn

Foundation item: The National "863" Project of China (No. 2002AA629210) and the China-Belgian Cooperation Project (No. 200441505)

Received date: 2004-12-15; **Accepted date:** 2003-05-20

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

assurance.

Reproductive assurance hypothesis, where self-fertilization ensures seed production when pollinators and/or potential mate are scarce, is the most longstanding and most widely accepted explanation to the evolution of selfing, and it is one of the central concerns of plant reproductive ecology and evolutionary biology. According to this hypothesis, the fitness advantage of selfing comes from increased success with respect to outcrossing. Selection for the reproductive assurance provided by selfing may be especially important in explaining the widespread occurrence of partial selfing in species where the fitness value of producing selfed progeny is greatly reduced by inbreeding depression. However, despite the exemplifications of selfing supporting the reproductive assurance hypothesis had been reported in some plant species, only two of them have combined experimental measures to test if selfing provides the reproductive assurance with estimates of pollen discounting, seed discounting, selfing rates and inbreeding depression in different populations in different years, and few exemplifications in the level of individual or flower test the reproductive assurance hypothesis.

For delayed selfing, self-pollination is delayed until the opportunity for outcrossing has missed. This is regarded as a reproductive adaptability because it apparently ensures seed production when pollinators are absent or scarce, yet, it allows outcrossing to predominate when they are abundant. Delayed selfing in many plant occurs from three suites of floral morphological traits has been shown to modify the degree of self-pollination within flowers, including dichogamy, transient self-incompatibility, and floral parts movement (eg. pollen slide, the late curling of staminal branches, stamens bending upwards late in flowering, stamens progressively elongate towards the exerted stigma, corolla abscission and corolla closing, etc.). Although delayed selfing were reported in many plant species, few studies have quantitatively measured its impact on reproductive assurance. As an only exemplification, report in *Nature* by Kalisz showed that delayed selfing of *Collinsia verna* supports the reproductive assurance, which combined reproductive assurance coefficient, selfing rate, pollinator failure rate and inbreeding depression in different populations in different seasons of different years.

The study on the reproductive assurance and delayed selfing in China is on the way in recent years. A simple evolutionarily stable strategy model of resource allocation in partially selfing plants was developed, and delayed selfing in some plants were reported by Chinese scholars, but the benefits of these delayed selfing were not further clarified.

According to the developments and present studies on the reproductive assurance and delayed selfing, we believe that the research on the reproductive assurance is shifting from single season, single population and single factor to comprehensive research phase of multi-seasons, multi-populations and multi-factors (selfing modes and its relative proportion, pollen discounting, seed discounting, selfing rate and inbreeding depression), and from traditional and classical approaches to modern experimental technologies (e.g. the molecular markers of SSR, SNP, etc.) with advanced apparatus. We also put forward our insights into the study for future.

Key words: reproductive assurance; delayed selfing; advancement

大多数被子植物都产生完全花(既有花药,又有柱头),并且其中相当大的一部分是自交亲和的,因而是潜在自交者^[1,2]。根据一些地区的调查结果,62%~68%的温带植物(主要是草本)和35%~78%的热带植物(包括灌木、乔木、藤本和草本)至少是部分自交者^[2,3]。自交有许多优势,如占据新生境^[4,5]、克服传粉媒介的短缺^[6-8]、维持植物种群的局部适应^[9]以及后代能直接获得亲本的优良性状^[10]等。但是,由于自交带来的近交衰退,植物发展了许多促进异交的形态和生理机制,如雌雄异熟、雌雄异形异熟、雌雄异位、镜像花柱、异长花柱、自交不亲和以及卷曲性花柱^[11-13]等。尽管植物在进化过程中面临不利自花授粉的选择,但许多植物仍维持混合的授粉机制,而且繁育系统从异交到自交的变化是被子植物中最常见的一种进化转折^[5,14-16]。

达尔文在1876年提出了繁殖保障假说是解释‘自交进化’的最重要因子,即在异交可能性降低或不可能的情况下,由自交产生种子的能力。该假说自提出之后,一直是植物生殖生物学和进化生物学关注的焦点之一,Kalisz等^[17]在*Nature*上发表的例子证明蓝眼玛莉(*Collinsia verna*)的延迟自交能提供繁殖保障,而 Herlihy

和 Eckert^[18] 在 Nature 上发表的文章则认为,红蓼斗菜(*Aquilegia canadensis*)通过延迟自交增加种子产量的受益是以高品质种子的损失为代价的。到目前为止,尽管繁殖保障假说已被广泛接受^[4-6, 10, 19-22],但在不同季节、不同种群内,结合花粉折损(pollen discounting,花粉被自交利用将减少异交可利用花粉的数量^[23])、种子折损(seed discounting,自交导致异花授粉的胚珠下降^[20])、自交率和近交衰退进行研究以验证自花授粉能否提供繁殖保障的例证仍较少,导致繁殖保障假说长期以来因缺乏足够的证据而常引起争议。自交包括同株异花授粉、促进自交(facilitated selfing,动物传粉造成的花内自交)和自动自花授粉(autonomous autogamy,没有传粉媒介下自然发生的花内自交,也称自动自交)^[7, 23] 3 种方式,不同方式所占的相对比例对自交进化适合度有直接影响。Lloyd^[7] 根据自交和异交发生的相对时间,将自动自花授粉分为 3 种方式:前自交、竞自交和延迟自交^[2]。前自交指发生在异交机会出现之前的自体授粉;竞自交指可同时发生的自交和异交对胚珠的竞争,Lloyd 和 Schoen^[24] 后来修改了竞自交的定义,仅指在没有传粉动物介入的情况下,自体授粉和异体授粉同时出现。前自交和竞自交都有可能提供繁殖保障^[24],但常伴随花粉折损和种子折损。延迟自交指异交机会丧失后的自动自花授粉,而且一直被认为是能提供繁殖保障的自交方式^[19]。但迄今为止,尽管延迟自交是一种被广泛报道的繁育机制,且其支持繁殖保障假说的例证曾被报道,但仅 Kalisz 等^[17] 结合种子折损、自交率和近交衰退对蓝眼玛莉的延迟自交进行了研究,并为延迟自交支持繁殖保障提供了有力证据。

一个多世纪以来,繁殖保障假说自提出之后,在许多方面都得到了迅猛发展,这里仅就繁殖保障假说的提出,验证自交能否提供繁殖保障的例证,延迟自交的类型及延迟自交能否提供繁殖保障的进展作一概述。

1 自交进化

相对于异交后代,自交后代适合度下降的代价,常不利于两性花中自体授精的进化^[21, 25]。但是,自花授精在植物中仍是普遍存在的^[15],并且约 20 % 的植物是高度自交的,约 33 % 为自交和异交的中间类型^[26]。发现植物中存在‘自交进化’之后,国内外学者进行了许多理论和实验工作以解释自交进化。1997 年前,Jarne 和 Charlesworth^[21]、Uyenoyama 等^[27] 以及 Holsinger^[22] 对自交进化及其解释进行了较全面的综述。

但长期以来,仍未分清自交进化中遗传和生态机制的相对重要性。许多自交进化的遗传机理研究主要集中在近交衰退较强时,植物如何避免自交方面^[27]。因为近交衰退常降低混合交配系统植物所具有的自动传递优势(automatic transmission advantage)[专性异交物种(obligate outcrossers)没有这种优势]^[28],所以为确定自体授精的选择结果,许多学者对有混合交配系统植物的近交衰退进行了估算,但是,在应用这些估算结果时常出现问题,因为估算近交衰退的研究中很少有对植物生活史各个阶段的近交效应进行估算的,且这些研究中用于比较自交和异交后代适合度的环境常是暂时性的^[19, 21, 29]。例如,Eckert 和 Barrett^[30] 对 15 个地理和生态条件均有较大差异的长寿命、自交亲和的湿地植物水柳(*Decodon verticillatus*)种群的长期观测结果表明:大约有三分之一的水柳后代是由自花受精产生的,Eckert 和 Barrett^[31] 对水柳的近交衰退的分析结果表明,异交后代的适合度至少是自交后代的两倍,因此,近交衰退应该抵消两倍自交优势;但是,如果这两个因素刚好互相抵消,将没有自交率的净选择,水柳种群中也不会出现自交后代。陈小勇和宋永昌^[32] 对青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)种群的研究结果表明,虽然种群内种子有 60 % 以上来自自花传粉,但是根据电泳数据计算的近交衰退 $\delta = 0.954$ 。因此,需要了解影响自交选择的其它因子,才能对自交进化选择做出准确的解释。而在近期,自交进化的研究主要集中在不利于自交进化的生态机制方面,包括花粉折损和种子折损^[14, 33]。

新近,许多学者对自交进化的研究则主要集中在两个假说上:(1) 繁殖保障假说^[34-37] 这是达尔文提出的自交能够进化的最重要因子。在诸如因传粉者缺乏促使异交不太可能发生的环境中,选择自交(即使近交衰退较高)以确保胚珠受精。(2) 自动选择假说^[2, 14] 与随机交配相比,自交存在亲本-子代相关性,这意味着自交等位基因有 50 % 的传递优势^[28]。如果自交花粉比异交花粉更易获得使胚珠受精的机会,那么自交可以提高植物通过花粉途径向后代所贡献的基因数^[2]。但是,这种优势也可能被其它因素所削弱,如同株异花授精中的花粉折损^[7]。繁殖保障假说可以认为是自交的生态学优势,而自动选择则属于自交的遗传学优势^[2]。

除提出自动选择和繁殖保障是自交进化的必要条件外,也有学者把下列两个因素当作自交繁殖系统进化的原因:一为交配代价,大多数物种中,生产大量花粉(主要在风媒植物中)和为动物传粉者提供报酬(如花蜜或油)的能量代价是相当高的,而且这种代价比高度自交植物大,因为自交植物在传粉者吸引结构(如花瓣)和雄性繁殖功能方面都有所下降^[21, 38, 39]。另一个为成功基因型的保留(preservation of successful genotypes)当环境条件稳定时,自交可保留适应该生境的基因型。许多研究已为“局部适应性假说”提供了有力证据(个体在起源区有较好表现,而移栽个体的适合度随移栽距离的增加而降低)^[9]。但这两个因素无论从经验证据,还是从理论上都远不及自动选择和繁殖保障。同时,许多情形下,自交并不一定带来自动选择优势或繁殖保障效应,只不过是植物大量开花(增加对传粉动物的吸引力)一个无法避免的后果^[2, 20, 23, 36]。

为解释自交进化的原因,除进行实例调查和研究外,许多学者对自花受精进化进行了理论模型的探讨,而且大多数模型主要集中在自交产生的两个不同结果上^[14, 40, 41]。一方面,能促进自体受精的等位基因经常增加,因为携带这些基因的植物能以两种方式作为授粉亲本:使其它植物的胚珠受精(异交)和使自己的胚珠受精(自交)^[14]。因此,携带促进自交等位基因的个体与有促进异交等位基因的个体相比,在世代传递上呈现出一定优势^[28]。另一方面,近交衰退^[6, 21]和(或者)自交后代的产生先于异交后代而造成花粉和种子折损^[14, 22]存在时,自交常不被选择。根据许多理论模型的预测,交配系统应向两个进化稳定的端点发展:当自交后代的适合度至少是杂产后代的一半时,应向优势自交(predominant selfing)进化;而当自交后代的适合度小于异交后代的一半时,应向优势异交进化^[14, 22]。但是,利用遗传标记实际估测异交率的结果表明,被估算交配系统的植物中,至少有三分之一的物种有一个较宽的自交和异交混合范围^[42]。另外,交配系统模型也显示中等自交水平能处于进化稳定状态^[43, 44]。上述结果也表明,其它选择因子也影响自体受精的进化。但是,到目前为止,对自交进化的原因仍缺乏足够的证据,且人们很难在实践上鉴定哪些自交是适应的(存在闭花和开花授精的风仙花属植物 *Impatiens capensis*^[45] 和蓝眼玛莉中的自交具有适应意义),哪些是非适应的[3种具混合交配植物中的自交不具有适应意义^[36],分别是水柳,石蒜科的 *Narcissus longispathus* 和慈菇(*Sagittaria latifolia*)],也很难鉴定哪些自交是由于自动选择的缘故,哪些是由于繁殖保障的效应^[2]。但自交的繁殖保障作用,近年来一直是自交进化研究的热点之一。

2 繁殖保障假说

根据繁殖保障假说,自交的适合度优势在于它在异交机会存在时,允许异交占优势,但当异交无法发生时,能通过自交保障种子生产^[46]。因此,自交提供繁殖保障选择对解释自交后代适合度因近交衰退而大大降低的物种中仍广泛存在的部分自交显得特别重要^[14]。但到目前为止,尽管繁殖保障的重要性已被广泛接受,但在自然和控制条件下,在多季节多种群内,结合多因子进行研究以验证自体受精能否提供繁殖保障的报道很少^[47, 48],而在个体(或花)水平上检验该假说的工作更少。

许多繁殖保障选择的证据都建立在繁育系统和生态环境间存在的松散相关性上。一方面,常被引证来支持繁殖保障的证据是:(1)与专性异交相比,兼有自体受精能力的物种常有更广的地理分布,常出现在边缘或临时生境、并在近期进化史上经历过太拓殖事件^[19]。例如,自交亲和物种比自交不亲和物种在长距离传播到海岛后定居下来的可能性更大^[4, 49];(2)许多植物在传粉者隔离的温室或套袋内能通过自动自花授粉产生种子的现象^[23],且那些具有潜在自动自花授粉能力的物种常出现在传粉者不足的生态区域^[47, 50]。另一方面,在一些物种中,自动自交能力与种群传粉者贡献呈负相关^[51, 52]。尽管这种相关性与自交进化的繁殖保障作用是一致的,但影响异交授粉水平的因子(如传粉者丰度和交配有效性^[19])和促进自交选择的其它因子(如小种群大小、奠基者效应和不饱和生境^[19])间的相关性常使上述相关性变得复杂且难以确定。

上述分析表明,前期研究未能为繁殖保障提供足够的证据。Herlihy 和 Eckert^[18] 及 Kalisz 等^[17] 在前人工作的基础上,提出对繁殖保障假说做出理想检验的实验例子必须满足下列 3 个要求:第一,对能自交的种群,每个种群内,自交并不需要在每一年都提供繁殖保障^[43],因此,必须检测多种群或同一种群多年度间自交的适合度。第二,自体受精可由自花授精(包括自动自交和促进自交)和同株异花授粉产生,但仅自花授精可能潜

在地提供繁殖保障^[20]。因此,必须估算自花自交的适合度以验证繁殖保障假说^[14, 20]。第三,当异交机会受限制时,自交能增加种子生产,但是,如果自交受精代替了可被异交的胚珠,那么繁殖保障的利益将因近交衰退使自交后代有相对较低的活力和生育力而削弱^[20]。因此,分析自交是否存在种子折损是验证繁殖保障假说的一个必不可少的条件,然而到目前为止,仅有少数实验例子去研究自交是否增加了总种子产量,而且很少有例子去分析自交种子的获益是否足以补偿与自交相伴的适合度损失。到目前为止,除 Herlihy 和 Eckert^[18] 及 Kalisz 等^[17] 最近在不同年份不同种群内,将花粉折损、种子折损、自交率和近交衰退相结合进行自交能否提供繁殖保障研究外(见延迟自交部分),大多数前期研究不仅很少涉及到不同花季不同种群的研究^[8, 53],而且也很少有实验例子能同时满足上述 3 个要求。

自交中自花授粉与同株异花授粉所占的相对比例对自交进化适合度有较大影响。同株异花授粉通常是不利的,并且仅提供较少或不提供繁殖保障,因为花间自花授粉的发生方式与异交授粉相同,即同株异花授粉的发生也要求传粉者访问,而这常会造成种子折损。例如,发生在水柳中的自交以同株异花授粉为主,但该植物存在较强的近交衰退^[54]。另外,同株异花授粉也可能造成严重的花粉折损,因为一旦花粉粘到传粉者身上,那它就有可能被传到同种植物的柱头上,即它既可能传到同一植物的柱头上,也可能传到不同植物的柱头上,但如被传到同株植物上将减少异交可利用花粉的数量^[20, 55, 56]。因此,同株异花授粉对一个同时开放的花数超过一朵以上的植物的杂交授粉是不利的,但又是不可避免的^[20, 21, 53]。

与同株异花授粉相反,繁殖保障可能潜在地由自动自交和促进自交所提供^[23],尤其是无昆虫访问下发生的自动自交。自动自交和促进自交的任一方式是否增加种子生产可通过花药开裂前去除花药的实验来确定^[57]。如果自花授粉提供了繁殖保证,那么去雄花应比未去雄花产生更少的种子。Anderson 等^[58] 3 个花季内对 17 个 *Roridula* 种群的研究结果表明,由半翅目昆虫完成的促进自交可提供繁殖保障,因为它增加了种子生产并保证了植物在没有较多运动型异交传粉者情况下的成功生殖。

自动自交造成的代价依赖于自交授粉相对于异交授粉发生的时间^[20]和传粉者效应。虽然前自交和竞自交都可能提供繁殖保障,但常造成花粉和种子折损^[24]。延迟自交在异交机会丧失后发生,没有花粉折损和种子折损^[20, 43],因此可提供繁殖保障。并且,即使近交衰退较高时,任何延迟自交产生后代的存活都可以提供繁殖保障^[43]。延迟自交的发生及其对结实率的贡献直接依赖于传粉者丰度和(或者)潜在交配,因此,繁殖保障是前后依赖的(context dependent)。与繁殖保障假说期望的一样,Elle 和 Carney^[37] 在一个花季内对两个寇林希属植物 *Collinsia parviflora* 种群的研究结果表明,小花植物比大花植物显示出更大的自交繁殖保障利益,因为相对于未去雄小花、去雄或未去雄大花,去雄小花产生了非常少的种子,这表明繁殖保障获益是授粉-前后依赖的。尽管延迟自交是一种被广泛报道的繁育机制,但仅有少量例子研究它能否提供繁殖保障^[17, 52, 58-61],且能证明延迟自交能提供繁殖保障的例证更少(见延迟自交部分)。

3 延迟自交

如果一个植物种群仅仅依靠动物在个体间传递花粉,并且如果传粉者缺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^[20]。这种繁殖保障过程被 Schoen 和 Lloyd^[57] 定义为‘延迟’自交,因为自花授粉一直延迟到异交机会丧失时才发生。只要自交种子具有一定的适合度,并能在不造成大代价的情况下提供自交之利,延迟自交就被选择^[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^[47]。

延迟自交可由以下情况产生:第 1 种是雌雄繁殖器官成熟时间上的分离(雌雄异熟),两性器官成熟时间相隔越长,期望的自交率越低^[1];第 2 种是短时的自交不亲和,如花荵科的 *Leptosiphon jepsonii* 的短时自交不亲和提供了发生延迟自交的机会^[62];第 3 种是花内雄性(花药)和雌性部分(柱头)的接近程度和花部运动影响延迟自交的产生。花发育过程中通过花部运动产生延迟自交的类型包括:(1)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,如凤铃草属的 *Campanula* spp.^[63],木槿属的 *Hibiscus laevis*^[48],堇菜属的 *Viola pubescens*^[64],血皮草科的 *Wachendorfia brachyandra*^[65],野西瓜苗(*Hibiscus trionum*)^[66]和海滨锦葵

(*Kosteletzkya virginica*)^[67]; (2) 花后期雄蕊向上弯曲使花药与柱头相触, 如血根草属植物 *Sanguinaria canadensis*^[68] 和山月桂 (*Kalmia latifolia*)^[51]; (3) 雄蕊不断向外露柱头伸长。如红萼楼斗菜^[53], 短筒倒挂金钟 (*Fuchsia magellanica*)^[69], 蓝眼玛莉^[70], 玄参科的 *Collinsiae* 簇植物^[71] 和三尖叶猪屎豆 (*Crotalaria micans*)^[72]; (4) 花冠脱落过程中, 着生花冠雄蕊的花药拂擦柱头, 如玄参科的 *Digitalis*^[73], 爵床科的 *Aphanosperma*^[74], 天蓝色羽扇豆 (*Lupinus nanus*)^[75], 玄参科的 *Mimulus guttatus*^[50] 和毛蕊花 (*Verbascum thapsus*)^[59]; (5) 花粉滑动, 如黄花大苞姜 (*Caulokaempferia coenobialis*)^[76]; (6) 花柱运动与花冠脱落或花冠闭合同时发生, 如 *M. guttatus*^[50], 蓝眼玛莉^[70] 和海滨锦葵^[77]。其它一些植物花晚期, 没有形态变化的自花授粉增加现象也见报道^[78, 79]。

但是, 到目前为止, 尽管延迟自交在许多植物中已见报道, 但验证它能否提供繁殖保障的例证不多。Donnelly 等^[59] 一个花季内在两个试验点和温室内的研究表明, 在传粉者隔离条件下, 发生在毛蕊花中的延迟自交的结实率相当于自然传粉条件下的 75%; 自然授粉条件下, 到花冠闭合时, 去雄花柱头上的花粉量比未去雄花减少 50%, 但结实率仅减少了 5%。这表明毛蕊花中发生的延迟自交有潜在的繁殖保障。Nagy 等^[60] 一个花季内在两个山月桂种群中通过比较去雄花 (0.59 ± 0.06) 和未去雄花 (0.62 ± 0.05) 开放授粉条件下的结实率发现, 尽管自然条件下, 山月桂的延迟自交未能增加果实生产, 但在传粉者缺乏时能保证繁殖。

楼斗菜属植物红萼楼斗菜花晚期, 在花冠脱落的作用下能成功实现自花授粉^[53]。Eckert 和 Schaefer^[52] 一个花季内对一个红萼楼斗菜种群的研究结果表明, 发生在红萼楼斗菜中的延迟自交能潜在提供繁殖保障, 因为花粉囊开裂前落在柱头上的花粉粒仅为 2.7 ± 0.5 , 而到花粉囊开裂末, 有 134.1 ± 17.9 花粉粒落在柱头上; 但对红萼楼斗菜延迟自交的抑制并没能降低结实率, 因为去雄花的单果种子数 (9.3 ± 0.9) 与未去雄花 (8.4 ± 1.1) 相近。为进一步验证发生在红萼楼斗菜中的延迟自交能否提供繁殖保障, Herlihy 和 Eckert^[18] 在 Nature 上发表了他们两个花季在多个红萼楼斗菜种群内结合花粉折损、种子折损、自交率和近交衰退的研究结果: 尽管红萼楼斗菜中的延迟自交增加了种子生产, 但由于种子折损和近交衰退的原因, 这种受益是以高品质种子的损失为代价的。因此, 上述结果没能证明红萼楼斗菜中存在延迟自交是因为发生在该种植物上的延迟自交能提供繁殖保障。他们的研究结果也向广为接受的观点“繁殖保障是推进‘自交进化’的一个主要因子”提出了严峻挑战。

Kalisz 和 Vogler^[61] 多年在 3 个 1 年生植物蓝眼玛莉的野生种群中的研究表明, 蓝眼玛莉中发生的自交是自动的, 且延迟自交占绝对优势, 但也具备竞自交的潜在能力, 不同年份传粉者的缺乏都会减少种群内和种群间的座果率, 但自交增加了座果率, 且各个种群的增幅都在 8% 以上, 其中一个种群高达 30%。上述结果支持了繁殖保障假说。但由于竞自交可能在蓝眼玛莉中发生, 进行近交衰退的估计是非常重要的。Kalisz 等^[17] 进一步报道了他们 3a 内在 3 个蓝眼玛莉野生种群的研究结果: 蓝眼玛莉的近交衰退值 ($\delta < 0.15$) 比不利于竞自交发生的近交衰退值 0.5 小; 传粉者访问率降低 10% 将使自交率增加 14%, 且每年的自交率与传粉者失败率成正相关。上述结果表明, 当野生种群的授粉环境使繁殖保障成为必要时, 自交率增加。Kalisz 等^[17] 的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。

4 展望

在植物发育过程中, 一些植物形成了巧妙的花发育机制^[20, 61], 即传粉者存在时能促进异交, 但当传粉者不足时能保证自花授粉, 因这些植物具有对传粉者环境的响应功能而在不同年份表现出不同的自交率, 既保证了繁殖, 又提供了一个‘两性世界完美结合 (best of both worlds)’的交配系统^[38]。一旦自花授粉因繁殖保障和 (或者) 其它原因得到选择而进化, 自交授粉种群在对交配和 (或者) 传粉者限制产生影响的环境条件下的建立比异交种群有更大的优势^[4]。因此, 期望繁殖保障对自花授粉的起始进化有重要贡献, 并影响有不同繁育系统种群的地理分布^[35]。但是, Herrera 等^[80] 对臭嚏根草 (*Helleborus foetidus*) 的自动自花授粉水平的研究表明, 在两个最低传粉者贡献的地区, 其自动自交水平是最低的, 而在两个传粉者贡献最高的地区, 其自动自交却是最高; 这与繁殖保障假说期望的结果不一致, Herrera 等^[80] 推测, 与臭嚏根草当前授粉环境相适应的北部臭

嚏根草种群可能处于一种非平衡状态。

解释自交进化的繁殖保障假说从提出到现在,一直处于争论之中,除因目前仅有少数综合例证可提供有力的证据外,还因大多数的实验研究表明,同株异花授精所损耗的花粉没有限制种子生产,而且这种自体授精没有提供繁殖保障^[47, 52, 81]。但仅有两个研究例子暗示同株异花授精所损耗的花粉限制了种子生产,且这种自体授精能潜在地提供繁殖保障^[8, 46]。尽管花内自交和同株异花授粉的相对重要性对自体受精的选择有重要影响,但仅有对 3 种植物不同自交方式相对重要性的研究^[53, 56, 80]。在这 3 个例子中,同株异花授粉对自体受精有更大的贡献,表明在这些物种中,部分自交可能有较大的不利。

到目前为止,尽管解释自交进化的繁殖保障假说仍处于争论之中,但该假说自提出以来,一直是植物生殖生物学和进化生物学的研究热点。国外在繁殖保障解释自交进化和延迟自交方面做了大量工作,且近年来发表的相关文章迅速增加,仅从 1997 年至今 SCI 收录期刊的论文中涉及繁殖保障和延迟自交的论文就达 92 篇。但是,我国学者在繁殖保障和延迟自交方面的研究起步相对较晚,张大勇在综述^[82]和专著^[2]中分别对自交之利(繁殖保障与自动选择优势)和后自交(即本文的延迟自交)进行了介绍,并在 2000 年研究了部分自交植物的进化稳定资源分配模式;Wang 等^[76]发现了一种新的延迟自交机制——黄花大苞姜的花粉滑动授粉;Huang 等^[83]认为翁草(*Pulsatilla cernua*)的花柄弯曲不能解释为繁殖保障机制,因为翁草的自花授粉的发生在很大程度上依赖于昆虫访问;美国凌霄(*Campsis radicans*)的柱头行为不是一种异交机制,而是一种促进传粉进而增强繁殖成功的机制^[84];徐正尧等^[85]对桃儿七(*Sinopodophyllum hexandrum*)的自花授粉进行了研究,并揭示该植物有较高的结实率,但未对其自花授粉进行进一步分析;阮成江等^[86]报道了海滨锦葵的延迟自交,但未对自然条件下不同季节不同种群的海滨锦葵的延迟自交率、近交衰退及其延迟自交能否提供繁殖保障进行研究;另外,我国学者最近也发表了交配系统相关领域的综述^[82, 87, 88],并对一些植物的交配系统进行了研究,如青冈^[32]、长喙毛茛泽泻(*Ranalisma rostratum*)^[89]、木根麦冬(*Ophiopogon xylorrhizus*)^[90]、矮慈姑(*Sagittaria pygmaea*)^[91]、野慈姑(*Sagittaria trifolia*)^[92]、红树植物秋茄(*Kandelia candel*)^[93]和木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)^[94]、红凉伞(*Ardisia crenata* var. *bicolor*)^[95]、小慈姑(*Sagittaria potamogetifolia*)^[96]和毛茛科植物^[97]等;目前,国内在繁殖保障解释自交进化领域的有关研究刚刚起步,与国外的工作相比,有必要大力开展这一领域的研究。

在今后的研究中,可将传统的、经典的方法与现代实验手段(如 AFLP、SSR、SNP 等分子标记)及先进仪器设备(如电子粒子计数器、高效液相色谱仪、核磁共振仪、数码相机等)结合起来,利用具有延迟自交特性的物种,在不同年份,对不同种群进行自然和人工控制环境因子下的综合细致及对比研究,以准确分析自交能否提供繁殖保障,为繁殖保障假说提供更多更有力的证据,探讨植物中普遍存在的自交进化的动因。具体研究内容可涉及以下几个方面:(1)不同自交方式在自交中的相对重要性及其能否提供繁殖保障;(2)自交率及其与传粉者效率间的关系;(3)花粉折损、种子折损和近交衰退相结合,以分析自交适合度获益是否足以补偿与自交相伴的适合度损失;(4)环境诱导下花性状变异(如影响自交率的雌雄异位)对交配系统的影响;(5)具有延迟自交特性的不同物种间在同一环境下延迟自交能否产生繁殖保障的对比研究。

References:

- [1] Bertin R I, Newman C M. Dichogamy in angiosperms. *Bot. Rev.*, 1993, 59(2): 112 ~ 152.
- [2] Zhang D Y. *Plant life-history evolution and reproductive ecology*. Beijing: Science Press, 2004. 100 ~ 113.
- [3] Arroyo M T K, Uslar P. Breeding systems in a temperate Mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Bot. J. Linn. Soc.*, 1993, 111(1): 83 ~ 102.
- [4] Baker H G. Self-compatibility and establishment after 'long-distance' dispersal. *Evolution*, 1955, 9(4): 347 ~ 348.
- [5] Stebbins G L. *Variation and evolution in plants*. New York: Columbia University Press, 1957. 43 ~ 75.
- [6] Darwin C. *The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom*. London: John Murray Press, 1876. 471 ~ 482.
- [7] Lloyd D G. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *Am. Nat.*, 1979, 113(1): 67 ~ 79.
- [8] Piper J G, Charlesworth B, Charlesworth D. A high rate of self-fertilization and increased seed fertility of homostyle primroses. *Nature*, 1984, 310(5972): 50 ~ 51.

- [9] Antonovics J. Evolution in closely adjacent plant population. V. Evolution of self-fertility. *Heredity*, 1968, 23(2): 219 ~ 238.
- [10] Jain S K. The evolution of inbreeding in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1976, 7(4): 469 ~ 495.
- [11] Wyatt R. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: Real L ed. *Pollination biology*. New York: Academic Press, 1983. 51 ~ 95.
- [12] Richards A J. *Plant breeding systems*, 2nd ed. London: Chapman & Hall Press, 1997. 23 ~ 89.
- [13] Li Q J, Xu Z F, Kress W J, *et al.* Flexible style that encourages outcrossing. *Nature*, 2001, 410(6827): 432.
- [14] Holsinger K E. *Reproductive systems and evolution in vascular plants*. P. *Natl. Acad. Sci. USA.*, 2000, 97(13): 7037 ~ 7042.
- [15] Barrett S C H. The evolution of plant sexual diversity. *Nat. Rev. Genet.*, 3(4): 274 ~ 284.
- [16] Stebbins G L. *Flowering plants: evolution above the species level*. Cambridge: Massachusetts, Belknap Press, 1974. 21 ~ 74.
- [17] 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.
- [18] Herlihy C R, Eckert C G. Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. *Nature*, 2002, 416(6878): 320 ~ 323.
- [19] Solbrig O T. *Demography and evolution in plant populations*. Oxford: Blackwell Press, 1980. 67 ~ 78.
- [20] Lloyd D G. Self- and cross-fertilization in plants II. The selection of self-fertilization. *Int. J. Plant Sci.*, 1992, 153(3): 370 ~ 380.
- [21] Jarne P, Charlesworth D. The evolution of the selfing rate in functionally hermaphroditic plants and animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1993, 24(4): 441 ~ 466.
- [22] Holsinger K E. Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. In: Hecht M K, Steere W C, Wallace B eds. *Evolutionary biology*. New York: Plenum Press, 1996. 107 ~ 149.
- [23] Holtsford T P, Ellstrand N C. Genetic and environmental variation in floral traits affecting outcrossing rate in *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae). *Evolution*, 1992, 46(2): 216 ~ 225.
- [24] Lloyd D G, Schoen D J. Self- and cross- fertilization in plants I. Functional dimensions. *Int. J. Plant Sci.*, 1992, 153(3): 358 ~ 369.
- [25] Holsinger K E. Mass action models of plant mating systems: the evolutionary stability of mixed mating systems. *Am. Nat.*, 1991, 138(5): 606 ~ 622.
- [26] Vogler D W, Kalisz S. Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution*, 2001, 55(1): 202 ~ 204.
- [27] Uyenoyama M K, Holsinger K E, Waller D M. Ecological and genetic factors directing the evolution of self-fertilization. *Oxford Surv. Evol. Biol.*, 1993, 9(3): 327 ~ 381.
- [28] Fisher R A. Average excess and average effect of a gene substitution. *Ann. Eugen.*, 1941, 11(1): 53 ~ 63.
- [29] Husband B C, Schemske D W. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 1996, 50(1): 54 ~ 70.
- [30] Eckert C G, Barrett S C H. Post-pollination mechanisms and the maintenance of outcrossing in self-compatible *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Heredity*, 1994, 72(4): 396 ~ 341.
- [31] Eckert C G, Barrett S C H. Inbreeding depression in partially self-fertilizing *Decodon verticillatus* (Lythraceae): population genetic and experimental analyses. *Evolution*, 1994, 48(2): 952 ~ 964.
- [32] Chen X Y, Song Y C. Mating system and inferred inbreeding depression of a *Cyclobalanopsis glauca* population in Diaojiao, Huangshan. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(5): 462 ~ 468.
- [33] Kampny C M. Pollination and flower diversity in Scrophulariaceae. *Bot. Rev.*, 1995, 61(4): 350 ~ 366.
- [34] Navarro L, Guitián J. The role of floral biology and breeding system on the reproductive success of the narrow endemic *Petrocoptis viscosa* rothm. (Caryophyllaceae). *Biol. Conserv.*, 2001, 103(2): 125 ~ 132.
- [35] Fausto J A, Eckhart V M, Geber M A. Reproductive assurance and the evolutionary ecology of self-pollination in *Clarkia xantiana* (Onagraceae). *Am. J. Bot.*, 2001, 88(10): 1794 ~ 1800.
- [36] Barrett S C H. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philos. T. Roy. Soc. B.*, 2003, 358(1434): 991 ~ 1004.
- [37] Elle E, Camey R. Reproductive assurance varies with flower size in *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae). *Am. J. Bot.*, 2003, 90(6): 888 ~ 896.
- [38] Cruden R W, Lyon D L. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia*, 1985, 66(2): 299 ~ 306.
- [39] Damgaard C, Abbott R J. Positive correlations between selfing rate and pollen-ovule ratio within plant populations. *Evolution*, 1995, 49(1): 214 ~ 217.
- [40] Tsitrone A, Duperron S, David P. Delayed selfing as an optimal mating strategy in preferentially outcrossing species: theoretical analysis of the optimal age at first reproduction in relation to mate availability. *Am. Nat.*, 2003, 162(3): 318 ~ 331.
- [41] Zhang D Y. Resource allocation and the evolution of self-fertilization in plants. *Am. Nat.*, 2000, 155(2): 187 ~ 199.
- [42] Barrett S C H, Harder L D, Worley A C. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philos. T. Roy. Soc. B.*, 1996, 351(1329): 1271 ~ 1280.
- [43] Schoen D J, Brown A D H. Whole- and part-flower self-pollination in *Glycine clandestine* and *G. argyrea* and the evolution of autogamy. *Evolution*, 1991, 45(4): 1665 ~ 1674.

- [44] Johnston M O. Evolution of intermediate selfing rates in plants: pollination ecology versus deleterious mutations. *Genetica*, 1998, 102-103(0): 267 ~ 278.
- [45] Lu Y. Why is cleistogamy a selected reproductive strategy in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae)? *Biol. J. Linn. Soc.*, 2002, 75(4): 543 ~ 553.
- [46] Aarssen L W. Why are most selfers annuals? A new hypothesis for the fitness benefit of selfing. *Oikos*, 2000, 89(3): 606 ~ 612.
- [47] Motten A F. Autogamy and competition for pollinators in *Hepatica americana* (Ranunculaceae). *Am. J. Bot.*, 1982, 69(9): 1296 ~ 1305.
- [48] Klips R A, Snow A A. Delayed autonomous self-pollination in *Hibiscus laevis* (Malvaceae). *Am. J. Bot.*, 1997, 84(1): 48 ~ 53.
- [49] Schueler S K. Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae). *Am. J. Bot.*, 2004, 91(5): 672 ~ 681.
- [50] Dole J A. Role of corolla abscission in delayed self-pollination of *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae). *Am. J. Bot.*, 1990, 77(11): 1505 ~ 1507.
- [51] Rathcke B, Real L. Autogamy and inbreeding depression in Mountain Laurel, *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *Am. J. Bot.*, 1993, 80(1): 143 ~ 146.
- [52] Inoue S, Maki M, Masuda M. Evolution of Campanula flowers in relation to insect pollination on islands. In: Lloyd D G, Barrett S C H ed. *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York: Chapman & Hall Press, 1996. 377 ~ 400.
- [53] Eckert C G, Schaefer A. Does self-pollination provide reproductive assurance in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)? *Am. J. Bot.*, 1998, 85(7): 919 ~ 924.
- [54] Eckert C G. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clone plant. *Ecology*, 2000, 81(2): 532 ~ 542.
- [55] de Jong T J, Waser N M, Klinkhamer P G L. Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends Ecol. Evol.*, 1993, 8(5): 321 ~ 325.
- [56] Harder L D, Wilson W G. A clarification of pollen discounting and its joint effects with inbreeding depression on mating system evolution. *Am. Nat.*, 1998, 152(5): 684 ~ 695.
- [57] Schoen D J, Lloyd D G. Self- and cross-fertilization in plants III. Methods for studying modes and functional aspects of self-fertilization. *Int. J. Plant Sci.*, 1992, 153(3): 381 ~ 393.
- [58] Anderson B, Midgley J J, Stewart B A. Facilitated selfing offers reproductive assurance: a mutualism between a hemipteran and carnivorous plant. *Am. J. Bot.*, 2003, 90(7): 1009 ~ 1015.
- [59] 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.
- [60] Nagy E S, Strong L, Galloway L F. Contribution of delayed autonomous selfing to reproductive success in Mountain Laurel, *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *Am. Midl. Nat.*, 1999, 142(1): 39 ~ 46.
- [61] Kalisz S, Vogler D W. Benefits of autonomous selfing under unpredictable pollinator environments. *Ecology*, 2003, 84(11): 2928 ~ 2942.
- [62] Goodwillie C, Partis K L, West J W. Transient self incompatibility confers delayed selfing in *Leptosiphon jepsonii* (Polemoniaceae). *Int. J. Plant Sci.*, 2004, 165(3): 387 ~ 394.
- [63] Faegri K, van der Pijl L. *The principles of pollination ecology*, 3 nd ed. Oxford: Pergamon Press, 1979. 11 ~ 17.
- [64] 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.
- [65] Jesson L K, Barrett S C. Enantiostyly in *Wuchendorfia* (Haemodoraceae): the influence of reproductive systems on the maintenance of the polymorphism. *Am. J. Bot.*, 2002, 89(2): 253 ~ 262.
- [66] Ramsey M, Seed L, Vaughton G. Delayed selfing and low levels of inbreeding depression in *Hibiscus trionum* (Malvaceae). *Aust. J. Bot.*, 2003, 51(3): 275 ~ 281.
- [67] Ruan C J, Qin P, He Z X. Delayed autonomous selfing in *Kosteletzkya virginica* (Malvaceae). *S. Afr. J. Bot.*, 2004, 70(4): 640 ~ 645.
- [68] Lyon D L. Bee pollination of facultatively xenogamous *Sanguinaria canadensis* L. *Bull. Torrey Bot. Club*, 1992, 119(4): 368 ~ 375.
- [69] Traveset A, Willson M F, Sabag C. Effect of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica* in Tierra del Fuego: a disrupted mutualism. *Funct. Ecol.*, 1998, 12(3): 459 ~ 464.
- [70] 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.
- [71] Armbruster W S, Mulder C P H, Baldwin B G, et al. Comparative analysis of late floral development and mating-system evolution in tribe Collinsieae (Scrophulariaceae s. l.). *Am. J. Bot.*, 2002, 89(1): 37 ~ 49.
- [72] 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.
- [73] Stead A D, Moore K G. Studies on flower longevity in *Digitalis*. Pollination induced corolla abscission in *Digitalis* flowers. *Planta*, 1979, 146(3): 409 ~ 414.
- [74] Daniel T F. Aphanosperma, a new genus of Acanthaceae from Mexico with unusual diaspores. *Am. J. Bot.*, 1988, 75(2): 545 ~ 550.
- [75] Juncosa A M, Webster B D. Pollination in *Lupinus nanus* (Leguminosae). *Am. J. Bot.*, 1989, 76(1): 59 ~ 66.
- [76] Wang Y, Zhang D, Renner S S, et al. A new self-pollination mechanism. *Nature*, 2004, 431(7004): 39 ~ 40.
- [77] 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.
- [78] Ascher P D, Peloquin S J. Effect of floral aging on the growth of compatible and incompatible pollen tubes in *Lilium longiflorum*. *Am. J. Bot.*, 1966, 53

- (1): 99 ~ 102.
- [79] Richardson T E, Hrinchevich A, Kao T H, *et al.* Preliminary studies into age-dependent breakdown of self-incompatibility in *Campanula rapunculoides*: seed set, pollen tube growth and molecular data. *Plant Cell Incomp. Newsl.*, 1990, 22(1): 41 ~ 47.
- [80] Herrera C M, Sanchez-Lafuente A M, Medrano M, *et al.* Geographical variation in autonomous self-pollination levels unrelated to pollinator service in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *Am. J. Bot.*, 2001, 88(6): 1025 ~ 1032.
- [81] Leclerc-Potvin C, Ritland K. Modes of self-fertilization in *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae): a field experiment. *Am. J. Bot.*, 1994, 81(2): 199 ~ 205.
- [82] Zhang D Y, Jiang X H. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, 25(2): 130 ~ 143.
- [83] Huang S Q, Takahashi Y, Dafni A. Why does the flower stalk of *Pulsatilla cernua* (Ranunculaceae) bend during anthesis? *Am. J. Bot.*, 2002, 89(10): 1599 ~ 1603.
- [84] Yang S, Yang C, Zhang T, *et al.* A mechanism facilitates pollination due to stigma behavior in *Campsis radicans* (Bignoniaceae). *Acta Bot. Sin.*, 2004, 49(9): 1071 ~ 1074.
- [85] Xu Z Y, Ma S B, Hu C P, *et al.* The floral biology and its evolutionary significance of *Sinopodophyllum hexandrum* (Royle) Ying (Berberidaceae). *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1997, 15(3): 223 ~ 227.
- [86] Ruan C J, Qin P, Han R M. Strategies of delayed self-pollination in *Kosteletzkya virginica*. *Chinese Sci. Bull.*, 2005, 50(1): 94 ~ 96.
- [87] Wang C, Dang C. Plant mating system and its evolutionary mechanism in relation to population adaptation. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1999, 17(2): 163 ~ 172.
- [88] He T H, Ge S. Mating system, paternity analysis and gene flow in plant populations. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, 25(2): 144 ~ 154.
- [89] Wang X F, Chen J K. Studies on mating system of *Ranalisma rostratum* (Alismataceae). *Acta Botanica Yunnanica*, 1998, 20(3): 315 ~ 320.
- [90] He T H, Rao G Y, You R L, *et al.* Mating system of *Ophiopogon xylorrhizus* (Liliaceae), an endangered species in SW China. *Int. J. Plant Sci.*, 1998, 159(3): 440 ~ 445.
- [91] Wang X F, Chen J K. Pollination mechanism and mating system of *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae). *Acta Botanica Yunnanica*, 1999, 21(2): 225 ~ 231.
- [92] Wang X F, Chen J K. Quantitative estimates of outcrossing rates in natural populations of *Sagittaria trifolia* Linn. *Hereditas*, 2000, 22(5): 316 ~ 318.
- [93] Chen X Y. Effects of plant density and age on the mating system of *Kandelia candel* (L.) Druce (Rhizophoraceae), a viviparous mangrove species. *Hydrobiologia*, 2000, 432(1-3): 189 ~ 193.
- [94] Ge J P, Lin P. Mating system of *Bruguiera gymnorrhiza* populations of mangrove, China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, 25(1): 50 ~ 56.
- [95] Chen X Y, Li N, Shen L. The mating system of *Ardisia crenata* var. *bicolor* (Myrsinaceae), a subtropical understory shrub, in Tiantong national forest park, Zhejiang Province. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, 25(2): 161 ~ 165.
- [96] Wang X F, Chen J K. Floral expression, pollination mechanism and mating system of *Sagittaria potamogetifolia*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 25(2): 155 ~ 160.
- [97] Zhao Z G, Du G Z. Characteristics of the mating system and strategies for resource allocation in Ranunculaceae. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2003, 39(5): 70 ~ 74.

参考文献:

- [2] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社, 2004. 100 ~ 113.
- [32] 陈小勇, 宋永昌. 黄山钓桥青冈种群的交配系统与近交衰退. *生态学报*, 1997, 17(5): 462 ~ 468.
- [81] 张大勇, 姜新华. 植物交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性. *植物生态学报*, 2001, 25(2): 130 ~ 143.
- [85] 徐正尧, 马绍宾, 胡昌平, 等. 桃儿七传粉生物学特性及其在进化上的意义. *武汉植物学研究*, 1997, 15(3): 223 ~ 227.
- [87] 王崇云, 党承林. 植物的交配系统及其进化机制与种群适应. *武汉植物学研究*, 1999, 17(2): 163 ~ 172.
- [88] 何田华, 葛颂. 植物种群交配系统、亲本分析以及基因流动研究. *植物生态学报*, 2001, 25(2): 144 ~ 154.
- [89] 汪小凡, 陈家宽. 长喙毛茛泽泻(泽泻科)的交配系统研究. *云南植物研究*, 1998, 20(3): 315 ~ 320.
- [91] 汪小凡, 陈家宽. 矮慈姑的传粉机制与交配系统. *云南植物研究*, 1999, 21(2): 225 ~ 231.
- [92] 汪小凡, 陈家宽. 野慈姑自然群体异交率的定量估测. *遗传*, 2000, 22(5): 316 ~ 318.
- [94] 葛菁萍, 林鹏. 红树植物木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)种群的交配系统. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 50 ~ 56.
- [95] 陈小勇, 厉宁, 沈浪. 浙江天童国家森林公园红凉伞交配系统研究. *植物生态学报*, 2001, 25(2): 161 ~ 165.
- [96] 汪小凡, 陈家宽. 小慈姑的开花状态、传粉机制与交配系统. *植物生态学报*, 2001, 25(2): 155 ~ 160.
- [97] 赵志刚, 杜国桢. 毛茛科植物交配系统的特征与花期资源分配对策. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2003, 39(5): 70 ~ 74.