异型花柱植物喀什补血草的传粉者功能群与花粉转移效率

阿依古丽·阿卜杜热伊木 焦芳芳 张爱勤*

新疆大学生命科学与技术学院, 乌鲁木齐 830046; 新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830046

摘要 异型花柱是受遗传控制的花柱多态现象, 被达尔文认为是植物通过在传粉者体表不同部位滞落花粉以促进型间花粉准确传递的一种适应。该现象虽已受到广泛关注, 但在一些花型变异较大且不稳定的传粉系统中, 不同传粉者对各花型繁殖所产生的影响仍知之甚少。该研究以分布于新疆天山南坡的一个有同长花柱共存的异型花柱植物喀什补血草(*Limonium kaschgaricum*)种群为研究对象, 对其花型构成及频率、传粉者及花粉转移效率等进行了调查分析。结果表明: 1) 种群中除了存在雌/雄蕊长度交互对应的长(L)/短(S)花柱型花外, 还有雌/雄蕊同长的花(H型), 且各花型花的花冠口直径、花冠筒长及花粉量等参数间无差异, 但花粉纹饰和柱头乳突细胞形态具二型性。其中, H型花的花粉和柱头形态与L型花(或S型花)的一致。2) 花型内和自花授粉均不亲和; 型间授粉时, 花粉和柱头形态不同的花型间亲和, 反之不亲和。3) 种群内存在长/短吻两类传粉昆虫。在以短吻传粉者为主的盛花初、中期, L和H型花柱头上的异型花粉数均显著高于S型花的, 且L和S型花高位性器官间的异型花粉传递效率高于低位性器官间的; 而在以长吻传粉者为主的盛花后期, L和S型花的柱头间异型花粉数无显著差异, 且高/低位性器官间具有相同的异型花粉转移效率; 与传粉者出现时期相对应的、在花期不同阶段开放花的结实率也明显不同。4) 长/短吻昆虫具明显不同的传粉功能, 短吻昆虫只能对L和H型花进行有效传粉, 且访花频率和型间花粉转移效率较低, 为低效传粉者; 而长吻昆虫对各花型均能有效传粉, 具高的访花频率和型间花粉转移效率, 为高效传粉者。因为长吻昆虫的阶段性出现所形成的不稳定传粉系统, 使低效的短吻昆虫可能会成为种群中花型变异的驱动力, 并使S型花受到更大的选择压力。H型花克服了柱头缩入的弊端, 可能会成为不稳定传粉系统下的一个替代花型而持续存在。

关键词 喀什补血草; 异型花柱; 传粉者功能群; 花粉转移效率; 同长花柱

阿依古丽·阿卜杜热伊木, 焦芳芳, 张爱勤 (2021). 异型花柱植物喀什补血草的传粉者功能群与花粉转移效率. 植物生态学报, 45, 51-61. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0101

Pollinator functional groups and their pollen transfer efficiency in heterostylous *Limonium kaschgaricum* (Plumbaginaceae)

Ayiguli ABUDUREYIMU, JIAO Fang-Fang, and ZHANG Ai-Qin*

College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Ürümqi 830046, China; and Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, Ürümqi 830046, China

Abstract

Aims Heterostyly is a heritable style polymorphism controlled by genes, which was emphasized by Darwin as an adaptation to promote accurate pollen transfer between floral morphs by depositing two types of pollen on different parts of insect bodies. This hypothesis has received much attention, but little is known about the effects of different pollinator groups on the reproductive success of different morphs in some populations with large variation in floral morphs composition and unstable pollination system.

Methods We investigated the floral morph composition, morph ratio, pollinator types and pollination efficiencies in *Limonium kaschgaricum* which distributed in the south slope of Tianshan in Xinjiang, China, a heterostylous population with coexistence of homostylous morph, in order to understand the function of different pollinator groups and their influence on the fruit set of different morphs and floral morph ratios.

Important findings Results showed that: 1) The population mainly composed of L-morph, S-morph flowers with reciprocal placement of anthers and stigmas and H-morph flowers with equal pistils and stamens height.

收稿日期Received: 2020-04-13 接受日期Accepted: 2020-11-21

基金项目: 国家自然科学基金(31560183). Supported by the National Natural Science Foundation of China (31560183).

* 通信作者Corresponding author (1131646332@qq.com)

There were no differences in corolla diameter, corolla tube length and pollen production among morphs, but the morphology of pollen ornamentation and stigma mastoid cells were dimorphic. H-morph flowers were identical with L- (or S-) morph flowers in morphology of pollen ornamentation and stigma mastoid cells. 2) The results of heteromorphic incompatibility test showed that intramorph and self-pollination were incompatible in all floral morphs. The intermorph pollination was compatible when pollen ornamentation and stigma mastoid cells were heteromorphic, otherwise it was incompatible. 3) There were two types of pollinator functional groups, long and short-tongued. But they did not appear synchronously, short-tongued insects appeared in early and medium stages of flowering, and long-tongued insects appeared in the later flowering period. When the short-tongued insects were main pollinators at the early and medium stages of flowering, the number of intermorph pollen on stigma of long- and homo-styled morphs was significantly higher than that of short-styled morphs. The intermorph pollen transfer efficiency between high-sexual organs were higher than between low sexual organs. In the later stage of flowering, when long-tongued insects were main pollinators, there were no differences in the intermorph pollen loads on stigma of long- and short-styled morphs, and the intermorph pollen transfer proficiency between high-sexual organs were symmetrical with low sexual organs. At the same time, the fruit sets in different flowering stages were obviously different. 4) Long- and short-tongued insects have significantly different pollen transfer efficiencies, the short-tongued insects only transfer pollen between high sex organs, were low efficient pollinators with low visiting frequency and intermorph pollen transfer proficiency. However, long-tongued insects were efficient pollinators for all floral morphs, and were high efficient pollinators with high visiting frequency and intermorph pollen transfer proficiency. The unstable pollination system caused by periodical appearance of long-tongued insects may make the short-tongued insects become the main driving force causing floral morphs variation and S-morph flowers may suffer greater driving force. H-morph flowers may exist as an alternative floral morph in this unstable pollination system due to overcoming the drawback of sunken stigma.

Key words *Limonium kaschgaricum*; heterostyly; pollinator functional groups; pollen transfer proficiency; homostylous morph

Abudureyimu A, Jiao FF, Zhang AQ (2021). Pollinator functional groups and their pollen transfer efficiency in heterostylous *Limonium kaschgaricum* (Plumbaginaceae). *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 51-61. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0101

在植物与传粉者的相互作用中, 花部特征变异与传粉者选择一直是进化生态学研究中的焦点问题之一(Great & Great, 1965; Waser *et al.*, 1996; Fenster *et al.*, 2004; 杨春峰和郭友好, 2005; 黄双全, 2007)。花部特征被认为是当地最有效、最频繁的传粉者所塑造(Stebbins, 1970)以及传粉者选择影响花的进化(Nilsson, 1988; Fenster *et al.*, 2004)等观点被相继提出。为了更好地考察传粉者对花的选择压力, Fenster等(2004)提出了“传粉者功能群”概念, 即类似的传粉者对花产生类似的选择作用。“传粉者功能群”的提出对研究花的分化是否因传粉者选择所致具重要帮助, 尤其在一些具特定花型(如异型花柱)的种群中, 不同传粉者功能群对花的影响可能更加清晰(Arroyo & Dafni, 1995)。因此, 研究花的分化是否因传粉者选择所致, 需要考虑传粉者功能群的作用, 而研究传粉者功能群的作用又需要考虑传粉者行为的易变性(Chittka & Thomson, 2001)和传粉的有效性(Huang, 2006; 黄双全, 2007)。

异型花柱被认为是被子植物在降低雌雄功能

干扰、促进花粉准确传递等选择压力下形成的一种可遗传的花柱多态现象(Darwin, 1877; Webb & Lloyd, 1986; Barrett, 2002a, 2002b), 该现象存在于被子植物约28个科中(Ganders, 1979; Lloyd & Webb, 1992a; Naiki, 2012)。典型的异型花柱种群存在2或3种花型(Darwin, 1877; Webb & Lloyd, 1986; Barrett & Shore, 2008)。不同花型的雌/雄蕊在垂直高度上存在交互对应关系, 相同高度的雌/雄蕊间受粉结实, 而自花及同花型间受粉均不结实(Ganders, 1979; Barrett, 1990; Lloyd & Webb, 1992b)。Darwin (1877)对异型花柱植物进行了报道, 并强调异型花柱是通过花型间的雌/雄蕊高度的交互异位实现在传粉者体表不同部位滞落花粉, 以促进型间花粉准确传递的一种适应。

在具异型花柱的物种中, 传粉者体表的花粉滞落方式、不同传粉者功能群(长/短吻昆虫、白天和夜间传粉者等)的传粉行为与效率, 及对种群所产生的影响等问题受到了广泛关注(Arroyo & Dafni, 1995; Maruyama *et al.*, 2010; Santos-Gally *et al.*,

2013)。如在亚麻科植物*Linum suffruticosum*中, 性器官的交互排列使长花柱型(L型)花的花粉滞落在蜂虻(*Bombyliidae*)的胸腹部的下段、短花柱型(S型)花的花粉滞落在胸腹部的前端, L型柱头从背部接触到花粉, 因此主要接受到S花粉, 而S柱头从腹侧接触到昆虫, 主要接受的是L花粉(Armbruste *et al.*, 2006)。在石蒜科植物*Narcissus tazetta*中, 以短吻昆虫为主要传粉者的山地种群主要是L型花, 而以长吻昆虫为主的沼泽地种群则主要是S型花(Arroyo & Dafni, 1995)。在雨久花科植物*Eichhornia azurea*中, 沿海地区种群中S型花的丢失可能与缺少长吻传粉者有关(Alves Dos Santos, 2002)。

传粉者功能群对异型花柱植物种群花型构成及频率所产生的影响已有一些报道(Lloyd & Webb, 1992a; Pérez-Barrales & Arroyo, 2010; Brys & Jacquemyn, 2015), 但这些功能群是如何导致种群内花型频率的偏离或某一花型的丢失, 以及对异型花柱的维持产生怎样的影响还缺乏深入研究, 尤其是在一些具不稳定传粉系统或花型变异较大的种群中。因此, 开展异型花柱植物传粉系统的研究, 不仅对探讨花进化的选择力及异型花柱的变异与演化机制具重要的意义, 而且对深入理解传粉者功能群在传粉中的角色也具重要的借鉴作用(Beach & Bawa, 1980; Arroyo *et al.*, 2002; Pérez-Barrales *et al.*, 2007; Simón-Porcar *et al.*, 2014)。

异型花柱植物喀什补血草(*Limonium kaschgari-cum*)是白花丹科补血草属(*Limonium*)的多年生草本植物。前期的调查显示, 该物种的花型不仅在种群内存在变异性, 而且结实率在花期不同阶段也表现出较大的差异性。花部特征变异与传粉者选择密切相关, 该种群有怎样的传粉者功能群、花粉转移效率及有性繁殖状态等是一个值得探讨的问题。为此, 本文拟通过对其花型构成与频率、异型花柱综合征、花期不同阶段传粉者种类、传粉特性及结实状况、异型不亲和系统等相关问题的研究, 探讨传粉者功能群在异型花柱变异和演化中所产生的影响。

1 材料和方法

1.1 研究地点和材料

研究种群位于新疆天山南坡拜城县境内的砾石荒漠环境中(41.90° N, 82.66° E), 该区域常年干

旱少雨, 昼夜温差大, 植被稀疏、单一。研究材料喀什补血草株高10–30 cm, 多分枝, 由下部或中上部作数回叉状分枝, 穗状花序位于分枝顶端, 每花序含2–3 (7)个单花。花辐射对称, 花冠淡紫色, 具花冠筒, 基部有蜜腺, 花萼紫色、宿存, 子房上位, 1室, 具1枚胚珠, 花柱5。花果期5–7月, 果实包藏于宿存的花萼内(米吉提·胡达拜尔地和徐建国, 2000)。

1.2 研究方法

1.2.1 花型构成与频率

在所研究种群的盛花期, 随机划定30个4 m²的样方, 统计各样方内不同花型植株的数量, 分析种群的花型构成与频率。参照张大勇(2004)和Barrett (2019)对异型花柱花型的定义, 将雌蕊显著高于雄蕊的花称为长花柱型花, 简称L型花, 对应植株称为L型植株; 将雌蕊显著低于雄蕊的花称为短花柱型花, 简称为S型花, 对应植株为S型植株; 将雌蕊和花药位于相同位置的花称为同长花柱型花, 简称为H型花, 对应植株为H型植株。在H型植株中, 将柱头表皮细胞和花粉形态与L型花一致的花称为H_L型花, 所在植株为H_L型植株; 把与S型花一致的花称为H_S型花, 所在植株为H_S型植株。

1.2.2 异型花柱综合征

1.2.2.1 花大小及雌/雄蕊位置的量化 1)在种群中随机选取L、S和H型植株各20株, 每株取2朵花, 用游标卡尺(精度为0.02 mm)测量每朵花的花冠口直径、花冠筒长和雌/雄蕊长。由于多数花内的5枚雄蕊长度出现了分化(5枚雌蕊等长), 所以对每朵花同时测定最高和最低两枚雄蕊的值。计算L/S型花的雌/雄蕊间距和雄蕊间距。其中, L型花雌/雄蕊间距=雌蕊长度–最高雄蕊长度; S型花雌/雄蕊间距=最低雄蕊长度–雌蕊长度; L/S型花的雄蕊间距=最高雄蕊长度–最低雄蕊长度, 用于分析高位雄蕊与低位雄蕊的分化情况。2)在种群中随机取80个植株, 每株测定2朵花的花冠筒和雌/雄蕊长。计算各花的雌/雄蕊间距和雌/雄蕊相对高度(雄蕊的长度采用花内平均雄蕊长度), 雌(雄)蕊相对高度=雌(雄)蕊长度/花冠筒长度, 用所得结果做散点图, 分析各花型的雌/雄蕊分化情况。

1.2.2.2 交互性指数测定 参考Richard和Koptur (1993)的方法, 用测定的L和S型花的雌/雄蕊高度计

算花型间高位(S型花的雄蕊和L型花的雌蕊)和低位性器官(S型花的雌蕊和L型花的雄蕊)的交互性指数,其中,高位性器官交互性指数 $R_H = (AP_H - SP_H)/(AP_H + SP_H)$,低位性器官交互性指数 $R_L = (AP_L - SP_L)/(AP_L + SP_L)$ 。下标H和L分别代表高位和低位性器官; AP_H 、 SP_H 分别是S型花的平均雄蕊长度和L型花的平均雌蕊长度; AP_L 、 SP_L 分别是L型花的平均雄蕊长度和S型花的平均雌蕊长度; R_H 和 R_L 数值的变化范围在-1~1之间,0代表较好的交互性。二型花柱的评定标准是 R (R_H 或 R_L) < 0.05 (Richard & Koptur, 1993)。

1.2.2.3 花粉量测定 参照Cruden (1977)的方法,随机标记L和S型植株各10株,每株选取2朵待开放未散粉的花,用FAA固定液固定并带回室内。取下每花的5枚花药制作装片,在显微镜下统计每个花药中花粉数,计算单花花粉量。

1.2.2.4 花粉和柱头形态的扫描电镜观察 在自然种群中随机选取L、S和H型植株各10株,每株随机取即将散粉的花2朵,将各花的花药置于EP管中自然晾干。同时,将各花的花柱用2%的戊二醛固定液($0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液配制)固定,带回室内制样。用扫描电镜(LEO 1430 VP, Carl Zeiss, Oberkochen, Germany)观察各花型花的花粉和花柱形态并拍照。

1.2.3 花期不同阶段的传粉及结实状况

1.2.3.1 传粉者及访花频率 将种群的盛花期分为盛花初期、中期和后期3个阶段,每阶段随机标记10株不同花型的植株,每天分时段观察访花昆虫种类及其访花行为,每次观测1 h,计算访花频率($\text{No.} \cdot \text{flower}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)。盛花初期、中期和后期各观察3天。

1.2.3.2 柱头花粉落置及种群结实率 分别在盛花初期、中期和后期随机标记L、S和H型植株各20株,每株标记2朵待开放的花,在开放6 h后,进行柱头上同型花粉和异型花粉数目的统计。同时,在盛花初期和后期的每株上另标记3朵待开放的花,在果实成熟时分别统计结实率。

1.2.4 花期不同阶段花粉转移效率

花粉转移效率是通过计算一种花型的花粉沉积到另一花型柱头上的概率来检测型间花粉的转移情况(Lloyd & Webb, 1992b)。所调查种群中虽然具交互对应关系的花型频率并不等比,但花粉和柱

头形态具二型性,不同花粉和柱头形态的花型间频率等比,并且各花型植株的大小及开花动态无显著差异。因此,我们用1.2.3.2中统计的L/S型植株的柱头沉积的花粉数来计算型间花粉转移效率。同时,用所得的花粉转移效率数据计算L/S型花的花粉损耗率,花粉转移到同型花或不亲和柱头的花上视为损耗,用 W 表示(Lloyd & Webb, 1992b)。

所用公式: 1)花粉转移效率 $T_{ij} = (\text{柱头花粉沉积数})_{ij} \times (\text{花数量})_j / (\text{单花花粉量})_i \times (\text{花数量})_i$ 。其中, i 和 j 分别表示两种花型的花粉和柱头类型;(柱头花粉沉积数) $_{ij}$ 表示 j 类型花粉在 i 类型柱头上的花粉数;(花数量) $_j$ 表示 j 型株上每天开放的花数量(单位:朵·株 $^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$);(花数量) $_i$ 表示 i 型株上每天开放的花数量(单位:朵·株 $^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$);(单花花粉量) $_i$ 表示 i 型花的单花花粉量。2)花粉损耗率 W (L型或S型花粉) = 花粉转移到不亲和柱头上的转移效率/(花粉转移到不亲和柱头上的转移效率+花粉转移到亲和柱头上的转移效率)。

1.2.5 异型不亲和性检测

在自然种群的盛花初期随机标记L、S和H_S型植株各20株,每株上随机选择6朵花,进行以下处理: 1)型内授粉(L × L、S × S、H_S × H_S); 2)型间授粉(L × S、S × L、H_S × L、H_S × S、S × H_S、L × H_S); 3)人工自花授粉; 4)在每株上同时标记同期开放的花2朵,不做任何处理(对照)。果实成熟时统计各处理中标记花的结实状况,计算结实率。

1.2.6 数据处理与分析

用Excel 2010和SPSS 20.0进行数据的处理与分析。其中,用卡方检验进行种群花型频率的分析;用单因素方差分析进行花型间花部特征参数的比较,型间数据的两两比较用最小显著差异(LSD)法检验;用广义线性模型(GLM)进行访花频率、柱头花粉数和结实率的比较,所有统计数据用平均值±标准误表示。

2 结果和分析

2.1 花型构成与频率

所研究的喀什补血草种群由L、S和H型3类植株构成,3种植株花中的花粉和柱头形态具二型性,表现为S和H_S型植株的同型,L和H_L植株的同型,且(S + H_S)植株总数与(L + H_L)植株总数之比为1:1.02

($\chi^2 = 0.03$, $p = 0.86$)。各类植株的花型频率如图1所示, 其比值L:H:S = 1.4:2.4:1 ($\chi^2 = 43.41$, $p = 0.00$), S型株的频率较低, 但与L型株间无显著差异($\chi^2 = 3.32$, $p = 0.07$), 均低于H型植株。

2.2 异型花柱综合征

2.2.1 花大小参数与雌雄蕊的相对位置

喀什补血草L、S和H花型间的花冠口直径和花冠筒长均无显著差异($F = 0.28$, $p = 0.76$; $F = 1.74$, $p = 0.18$); L和S花型间的雌/雄蕊长度具交互对应关系, 两种花型中的雌/雄蕊间距分别为(1.43 ± 0.11)和(1.31 ± 0.09) mm, 彼此间无显著差异($F = 0.78$, $p = 0.41$), 其高位和低位性器官间的交互性指数分别为 $R_H = -0.02$ 和 $R_L = 0.01$, 都具较高的交互性, 且低位性器官间的交互性程度更高一些。L型花的雄蕊间距为(0.74 ± 0.07) mm, S型花的雄蕊间距为(0.49 ± 0.06) mm, 两者具显著差异($F = 2.90$, $p = 0.02$), 表明L型花的雄蕊(低位性器官)表现出更大程度的分化; H型花的雌/雄蕊长度介于L和S型花的高位和低位性器官高度之间(表1)。

各花型雌/雄蕊相对高度的分布式样如图2所示, 3种花型的雌/雄蕊长度具不同程度的分化。相对于L型花而言, S型花的雌蕊长(低位性器官)表

图1 新疆天山南坡喀什补血草种群花型构成与频率。H, 同长花柱型花; L, 长花柱型花; S, 短花柱型花。H_L (或H_S) 指花粉纹饰和柱头表皮细胞形态与L (或S)型植株一致的H型植株; (L + H_L)代表L和H_L型植株的和; (S + H_S)代表S和H_S型植株的和。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Composition and frequency of floral morph in *Limonium kaschgaricum* in the south slope of Tianshan in Xinjiang. H, homostylous flower; L, long-styled flower; S, short-styled flower. H_L (or H_S) indicate H type individuals whose morphology of pollen ornamentation and stigma mastoid cells are consistent with L (or S) type individuals. (L + H_L) indicate the sum of L and H_L type individuals. (S + H_S) indicate the sum of S and H_S types of individuals. Different lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 level.

图2 新疆天山南坡喀什补血草种群各花型雌/雄蕊相对高度的分布。H, 同长花柱型花; L, 长花柱型花; S, 短花柱型花。

Fig. 2 Distribution pattern of pistil and stamen relative height in *Limonium kaschgaricum* in the south slope of Tianshan in Xinjiang. H, homostylous flower; L, long-styled flower; S, short-styled flower.

现出较高分化的分化; 在H型花中, 除了雌/雄蕊长度严格等高的类型外, 还出现了较高比例的雌蕊位于雄蕊之下和之上的花。

2.2.2 柱头和花粉形态

种群中的3种花型存在两种形态的柱头和花粉, 其中, S型和H_S型花的柱头表皮细胞呈乳突状突起, 花粉外壁具不规则的细网纹(图3F、3G), L型和H_L型花柱头表皮细胞呈扁平的玉米粒状突起, 花粉外壁具多边形的粗网纹(图3H、3I)。

2.3 花期不同阶段的传粉及结实状况

2.3.1 传粉者及访花频率

2018年5月1日, 喀什补血草种群进入盛花期, 持续到5月底(图3A)。在整个花期, 种群出现了长/短吻两类传粉者功能群, 但两类昆虫出现的时间及访花频率明显不同。在盛花初期(5月1–7日), 主要传粉者为短吻的食蚜蝇和隧蜂(图3B、3D), 访花频率((0.07 ± 0.02) 次·花⁻¹·h⁻¹)较低; 到了盛花中期(5月8–12日), 短吻的隧蜂数量明显增加, 偶尔有长吻昆虫蜂虻访花, 但此阶段短吻昆虫仍是主要传粉者, 访花频率((0.09 ± 0.01) 次·花⁻¹·h⁻¹)仍然较低, 与盛花初期的无显著差异($p = 0.89$); 而到了盛花后期(5月13–24日), 长吻的蜂虻数量显著增加(图3C), 为主要传粉者, 访花频率((0.45 ± 0.06) 次·花⁻¹·h⁻¹)显著高于盛花初、中期(Wald $\chi^2 = 13.42$, $p = 0.001$), 此阶段短吻昆虫数量没有明显变化(表2)。一天当中, 最早出现的访花昆虫为食蚜蝇, 其他访花昆虫在11:00左右出现, 晴朗天气访花高峰期在

表1 新疆天山南坡喀什补血草花部特征参数(平均值±标准误)

花部特征 Floral trait	L	S	H	F	p
花冠开口直径 Corolla diameter (mm)	2.99 ± 0.06 ^a (n = 34)	2.90 ± 0.07 ^a (n = 38)	2.94 ± 0.09 ^a (n = 37)	0.28	0.76
花冠筒长 Corolla tube length (mm)	7.96 ± 0.07 ^a (n = 38)	8.11 ± 0.98 ^a (n = 36)	8.21 ± 0.11 ^a (n = 19)	1.74	0.18
雌蕊长 Pistil length (mm)	9.46 ± 0.10 ^{aB} (n = 34)	7.85 ± 0.14 ^{bA} (n = 37)	8.50 ± 0.13 ^c (n = 36)	48.46	0
雄蕊长 Stamen length (mm)	8.03 ± 0.11 ^{aA} (n = 34)	9.05 ± 0.09 ^{bB} (n = 37)	8.52 ± 0.14 ^c (n = 36)	24.75	0
雄蕊间距 Distance of longest-shortest anther within one flower (mm)	0.74 ± 0.07 ^a (n = 34)	0.49 ± 0.06 ^b (n = 37)		2.90	0.02
雌雄蕊间距 Stigma-anther separation within one flower (mm)	1.43 ± 0.11 ^a (n = 40)	1.31 ± 0.09 ^a (n = 41)		0.78	0.41
花粉产量 Pollen production per flower (No.)	941.18 ± 37.81 ^a (n = 11)	937.63 ± 34.96 ^a (n = 11)		0.07	0.95

H, 同长花柱型花; L, 长花柱型花; S, 短花柱型花。同一行中相同参数的不同小写字母表示变量在0.05水平上差异显著; 不同列中大写字母表示变量在0.05水平上差异显著。

H, homostylous flower; L, long-styled flower; S, short-styled flower. Different lowercase letters of same parameters in the same row indicates significant differences at the 0.05 level; different uppercase letters in different column indicate significant differences at the 0.05 level.

图3 新疆天山南坡喀什补血草的植株、花型与传粉者。A, 开花植株。B、D, 短吻传粉者隧蜂和食蚜蝇。C, 长吻传粉者蜂虻。E, 花型。F、G, 短花柱型花和H_S柱头与花粉形态。H、I, 长花柱型花和H_L的柱头与花粉形态。H, 同长花柱型花; H_L (或H_S), 花粉纹饰和柱头表皮细胞形态与长花柱型花(或短花柱型花)型植株一致的H型植株。

Fig. 3 Flowering plant, floral morphs and pollinators in *Limonium kaschgaricum* in the south slope of Tianshan in Xinjiang. **A**, Flowering plant. **B**, **D**, Short-tongued pollinators, Halictidae and Syrphidae. **C**, Long-tongued pollinator, Bombyliidae. **E**, Floral morphs. **F**, **G**, Stigma and pollen of short-styled flower and H_S. **H**, **I**, Stigma and pollen of long-styled flower and H_L. H, homostylous flower; H_L (or H_S), H type individuals whose morphology of pollen ornamentation and stigma mastoid cells are consistent with long-styled flower (short-styled flower) type individuals.

表2 2018年新疆天山南坡喀什补血草传粉者功能群、访花频率及柱头花粉沉积
Table 2 Pollinator functional group, visiting frequency and pollen deposition on stigmas of *Limonium kaschgaricum* in the south slope of Tianshan in Xinjiang in 2018

花期 Flowering stage	传粉者功能群 Pollinator functional groups	访花频率 Visiting frequency	柱头花粉数(异型花粉数)(平均值±标准误) Pollen deposition on stigmas (compatible pollen) (mean ± SE)			有异型花粉的花的比例 Ratio of stigma with compatible pollen (%)		
			L	S	H	L	S	H
盛花初期 Early stage of full flowering (05-01-05-07)	ST	0.07 ± 0.02 ^A	28.23 ± 3.19 ^a (0.61 ± 0.26 ^a)	6.25 ± 1.70 ^b (0.04 ± 0.04 ^b)	34.12 ± 8.08 ^a (0.61 ± 0.22 ^a)	15.00	3.50	25.80
盛花中期 Medium stage of full flowering (05-08-05-12)	ST	0.09 ± 0.02 ^A	56.24 ± 3.94 ^a (0.98 ± 0.21 ^a)	9.00 ± 1.52 ^b (0.42 ± 0.16 ^b)	54.33 ± 3.93 ^a (0.88 ± 0.17 ^a)	29.80	19.04	26.77
盛花后期 Later stage of full flowering (05-13-05-24)	ST、LT	0.45 ± 0.06 ^B	51.62 ± 11.12 ^a (3.12 ± 1.84 ^a)	17.78 ± 2.27 ^b (3.40 ± 0.93 ^a)		50.00	47.00	

H, 同长花柱型花; L, 长花柱型花; S, 短花柱型花。LT, 长吻传粉者; ST, 短吻传粉者。同一行相同参数的不同小写字母表示变量在0.05水平上差异显著。同一列相同参数的不同大写字母表示变量在0.05水平上差异显著。

H, homostylous flower; L, long-styled flower; S, short-styled flower. LT, long-tongued insects; ST, short-tongued insects. Different lowercase letters of same parameters in the same row indicate significant differences at the 0.05 level. Different uppercase letters of same parameter in the same column indicate significant differences at the 0.05 level.

图4 新疆天山南坡喀什补血草花期不同阶段所开放花的结实率(平均值±标准误)。H_L (或H_S), 花粉纹饰和柱头表皮细胞形态与L (或S)型花一致的同长花柱型花; L, 长花柱型花; S, 短花柱型花。不同字母表示花型间差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 4 Fruit sets of flowers opening at different stages of flowering in *Limonium kaschgaricum* in the south slope of Tianshan in Xinjiang (mean ± SE). H_L (or H_S), homostylous flower whose morphology of pollen ornamentation and stigma mastoid cells are consistent with L (or S) -morph flowers; L, long-styled flower; S, short-styled flower. Different letters indicate significant differences among morphs at the 0.05 level.

13:00–14:30, 15:00以后传粉昆虫数量明显降低。

2.3.2 柱头的花粉落置及种群的结实状况

在盛花初期、中期和后期, L型花柱头上的总花粉数均显著高于S型花的(Wald $\chi^2 = 960.86, p = 0.00$; Wald $\chi^2 = 6\,980.17, p = 0.00$; Wald $\chi^2 = 165.41, p = 0.00$), 而柱头上的异型花粉数却表现出阶段性差异: 在盛花初期, 柱头上有异型花粉的L、H和S型花的比例分别为15.00%、25.80%和3.50%; 对应的各花型柱头上异型花粉数分别为(0.61 ± 0.26)、(0.61 ± 0.22)和(0.04 ± 0.04)粒, 其中, L和H型花柱头上异型

花粉数量无显著差异($p = 0.98$), 均显著高于S型花柱头上的异型花粉数(Wald $\chi^2 = 35.88, p = 0.00$)。

在盛花中期, 柱头上有异型花粉的L、H和S型花的比例分别为29.30%、26.77%和19.04%; 对应的各花型柱头上异型花粉数分别为(0.98 ± 0.21)、(0.88 ± 0.17)和(0.42 ± 0.16)粒。其中, L和H型花柱头上的异型花粉数无差异($p = 0.47$), 均显著高于S型花柱头上的异型花粉数量(Wald $\chi^2 = 34.31, p = 0.00$)。

到了盛花后期, 50.00%的L型花和47.00%的S型花的柱头上有异型花粉; 此时, L和S两种花型柱头上的异型花粉数分别为(3.12 ± 1.84)、(3.40 ± 0.93)粒, 彼此间无显著差异(Wald $\chi^2 = 0.22, p = 0.64$)。

对花期不同阶段所标记单花的结实率进行统计显示(图4), 盛花初期, L、S、H_L和H_S型花的自然结实率分别为10.08% ± 1.70%、4.39% ± 0.95%、8.35% ± 2.02%和7.30% ± 3.27% 其中, L型花的结实率显著大于S型花(Wald $\chi^2 = 10.20, p = 0.02$), 其他花型间无显著差异; 种群结实率为8.20% ± 1.64%。在盛花后期, 所标记的L、S、H_L和H_S型花的自然结实率分别为22.63% ± 0.03%、24.72% ± 0.58%、22.56% ± 2.66%和24.68% ± 3.19%, 不同花型的结实率间无显著差异(Wald $\chi^2 = 0.77, p = 0.86$)。种群结实率为23.92% ± 1.05%, 显著高于盛花初期的种群结实率(Wald $\chi^2 = 65.10, p = 0.00$)。

2.4 花期不同阶段的花粉转移效率

在以短吻传粉者为主的盛花初、中期, S型花的花粉转移到L型花柱头上的概率分别是L型花花粉被转移到S型花柱头上概率的17.57倍((0.65 × 10⁻³)/

(0.04×10^{-3})和2.50倍($(1.10 \times 10^{-3})/(0.44 \times 10^{-3})$);而在长吻传粉者为主的盛花后期,两种花型高、低位性器官间的异花粉转移效率近等比($(3.35 \times 10^{-3})/(3.60 \times 10^{-3}) = 0.93$),说明在花期不同阶段,长/短吻两类传粉者功能群对两种花型异花粉的转移效率显著不同。而在盛花初、中、后期,L型花的花粉被转移到L型花柱头的概率分别是S型花的花粉被转移到S型花柱头的概率的4.50倍($(30.0 \times 10^{-3})/(6.67 \times 10^{-3})$)、6.18倍($(59.70 \times 10^{-3})/(9.90 \times 10^{-3})$)、2.88倍($(54.80 \times 10^{-3})/(19.0 \times 10^{-3})$),均表现为同型花中L型花的花粉转移效率大于S型花的,且花期不同阶段的花粉浪费率都比较高,即花粉被传递到同型花柱头上的概率都比较大(表3)。

2.5 异型不亲和性的检测

L、S和H_S型花人工自花授粉的结实率分别为 $1.54\% \pm 1.53\%$ 、 $1.56\% \pm 1.56\%$ 和0,花型间无显著差异(Wald $\chi^2 = 0.43, p = 0.81$);型内授粉L × L、S × S和H_S × H_S的结实率分别为0、 $3.70\% \pm 2.59\%$ 和0,彼此间亦无显著差异(Wald $\chi^2 = 2.15, p = 0.34$)。型间授粉,以L型花为母本时,L × S的结实率为 $27.88\% \pm 8.1\%$,L × H_S的结实率为 $26.5\% \pm 8.5\%$;以S型花为母本时,S × L的结实率为 $31.5\% \pm 7.9\%$ 、S × H_S的结实率为0;以H_S型花为母本时,H_S × L和H_S × S的结实率依次为 $32.11\% \pm 11.9\%$ 和0(图5);型间授粉中,H_S × S和S × H_S的结实率最低,与其他型间授粉结实率间具显著差异(Wald $\chi^2 = 31.76, p = 0.00$),而其他型间授粉的结实率间均无差异。

喀什补血草不同花型都具有高度自交不亲和性和型内不亲和性。型间授粉时,花粉和柱头形态具异型性的花型间亲和。自然状态下,L、S和H_S花型

的结实率分别为 $10.08\% \pm 1.7\%$ 、 $4.39\% \pm 0.95\%$ 和 $7.30\% \pm 3.27\%$,因为在盛花初期缺乏传粉者,不同花型的自然结实率都比较低,而花粉和柱头形态具异型性的型间人工授粉明显提高了结实率。

3 讨论

3.1 传粉者功能群及其传粉效率

大多数有花植物具多种传粉者,由于受传粉者丰富度、访花行为、传粉效率及在种群中出现的时空差异等因素影响,使植物与传粉者之间的作用方式具高度多样性和不确定性(Chittka & Thomson, 2001; Maruyama *et al.*, 2010; Pérez-Barrales & Arroyo, 2010)。通过传粉者功能群的研究,可以更加清晰的显示出不同传粉者在花演化中所起到的作用(Fenster *et al.*, 2004)。通过对喀什补血草的研究,我们发现短吻昆虫只能在高位性器官间传递花粉,而长吻昆虫对高、低位性器官具有均等的异型花粉传递效率。但长吻昆虫的阶段性出现增加了种群长/短花柱型花结实状况的不确定性,并可能成为喀什补血草花性状选择的一个重要影响因素。

在传粉过程中,柱头的探出与否被认为是通过影响花粉接受的数量和质量来影响雌性生殖成功,探出的柱头可以通过提高柱头与传粉者身体的接触机会而促进花粉的有效传递(Campbell *et al.*, 1996; Nishihira *et al.*, 2000)。在异型花柱植物中,S型花下陷的雌蕊限制了柱头与昆虫的接触,使得该花型对传粉者有着较为严格的选择,即只有喙能伸入到花冠筒的长吻昆虫才有可能接触到低位的性器官(Arroyo & Dafni, 1995; Alves Dos Santos, 2002; Pérez-Barrales & Arroyo, 2010)。在喀什补血草种群

表3 新疆天山南坡喀什补血草花期不同阶段传粉者功能群的花粉转移效率

Table 3 Pollen transfer efficiency of pollinator functional groups at different flowering stages of *Limonium kaschgaricum* in the south slope of Tianshan in Xinjiang

花粉来源 Pollen source	柱头花粉数(花粉转移效率) Average pollen deposition on stigmas (Pollen transfer proficiency)					
	盛花初期 Early stage of full flowering		盛花中期 Medium stage of full flowering		盛花后期 Later stage of full flowering	
	长花柱型花 Long-styled flower	短花柱型花 Short-styled flower	长花柱型花 Long-styled flower	短花柱型花 Short-styled flower	长花柱型花 Long-styled flower	短花柱型花 Short-styled flower
短花柱型花的花粉 Pollen of short-styled flower	0.61 (0.65×10^{-3})	6.25 (6.67×10^{-3})	0.98 (1.10×10^{-3})	9.00 (9.90×10^{-3})	3.12 (3.35×10^{-3})	17.78 (19.0×10^{-3})
长花柱型花的花粉 Pollen of long-styled flower	28.23 (30.0×10^{-3})	0.04 (0.04×10^{-3})	56.24 (59.70×10^{-3})	0.42 (0.44×10^{-3})	51.62 (54.80×10^{-3})	3.4 (3.60×10^{-3})
长花柱型花(或短花柱型花)的花粉损耗率 Pollen wastage of long-styled flower (or short-styled flower)(%)	99.88	(91.12)	99.26	(90.0)	93.15	(85.01)

图5 新疆天山南坡喀什补血草不同授粉方式的结实率(平均值±标准误)。H_s, 花粉纹饰和柱头表皮细胞形态与L(或S)型花一致的同长花柱型花; L, 长花柱型花; S, 短花柱型花。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 5 Fruit sets of *Limonium kaschgaricum* under different pollination treatments in the south slope of Tianshan in Xinjiang (mean $\pm$ SE). H_s, homostylous flower individuals whose morphology of pollen ornamentation and stigma mastoid cells are consistent with L (or S) type individuals; L, long-styled flower; S, short-styled flower. Different lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 level.

中,以短吻昆虫为主要传粉者的盛花初、中期,L型花柱头上的异型花粉数均高于S型花的。而在盛花后期,长吻昆虫蜂虻大量出现时,L/S两种花型柱头异型花粉数均显著增加。此阶段,尽管短吻昆虫仍然存在,但其数量并没有增加,且访花频率远低于蜂虻。从盛花初、中期各花型较低的柱头异型花粉数可以推断,在盛花后期,长吻昆虫不仅是主要的传粉者,而且对两种花型具有同样的异型花粉传递效率。从整个花期看:喀什补血草种群的传粉系统由长/短吻两类传粉者功能群共存。短吻昆虫一直存在,但为低效传粉者,而长吻昆虫虽为高效传粉者,却因为阶段性出现,具不稳定性。

3.2 传粉者功能群与花型演化

在不同传粉者功能群共存的传粉系统中,植物花性状对来自不同传粉者的选择压力如何响应是最关注的一个问题。在喀什补血草中,尽管L和S型株的花型频率无统计学意义的差异,但S型植株的数量低于L型株(1:1.4),显著低于H型株(1:2.4),且在H型株中,H_s型株的数量高于H_L型株,在(L + H_L)和(S + H_s)等比的情况下(图1),可能意味着S型植株的数量在减少或S型植株的雌/雄蕊长度在发生较大分化。从图2所示的雌/雄蕊分布状况看,当以雄蕊相对长度进行排序作轴线时,相对于L型花而言,S

型花的雌蕊(低位性器官)表现出更高分化的程度。同时,从表1可以看到,L型花的雄蕊(低位性器官)间距显著大于S型花的雄蕊(高位性器官)间距,也表现出更高分化的程度。而在两种花型的雌/雄蕊间距对比中,我们发现S型花的雌/雄蕊间距虽然没有显著小于L型花的,但在数值上是偏低的;从上述结果看,相对于L型花而言,S型株在花型频率和雌/雄蕊高度上均发生了较显著的变异;而且,L和S两种花型均表现出低位性器官比高位性器官呈现更高分化的程度。这些变异可能与传粉者功能群的作用有关。

传粉者是否对花性状产生表型选择需要具备一些必要的条件,如有效的传粉者必须很少、传粉对植物雌/雄性适合度的影响必须大于其他生态因子、被选择性状变异必须与植物的繁殖成功率密切相关等等(Traveset & Jakobsson, 1999; 张大勇, 2004)。依据这些条件,结合喀什补血草种群盛花初、中期较低的传粉者种类、访花频率及低的种群结实率,可以初步推断传粉者功能群对喀什补血草的花型变异具有选择作用。那是怎样的选择过程?各花型受到怎样的影响呢?Waser等(1996)和Aigner(2001)提出的两个理论模型可能会给我们一些启示:当植物缺乏最有效的传粉者,或者其访花行为在年份间存在不稳定性时,泛化的传粉系统具更强的适应性(Waser *et al.*, 1996)。而在一个泛化的传粉系统中,当植物对低效传粉者的适应不会影响最有效传粉者对该植物适合度的贡献时,该植物可能会与低效传粉者建立稳固的传粉关系(Aigner, 2001)。依照这个模型推理,在喀什补血草种群中,相对高效的长吻昆虫因为阶段性出现不能保证持续的传粉时,种群中低效的短吻昆虫可能会成为花型变异的驱动力。我们可以设想在短吻昆虫的持续作用下各花型会受到怎样的影响:首先,L型花,因为雌蕊处于高位性器官的位置,具有接受花粉的优势,但低位性器官(雄蕊)的花粉扩散会受到影响;而S型花则表现为花粉的扩散得以保障,雌性适合度受到了严重影响。在本研究中,L型花的雄蕊高度和S型花的雌蕊高度均出现了较大的分化,充分反映出了这两种花型低位性器官所受到的选择压力。就两种花型的繁殖适合度而言,S型花可能受到更大的选择压力,种群中S型株相对低的花型频率反映了这一现象。

H型花在异型花柱演化中是一个备受关注的花

型(Barrett, 2019)。已报道的H型花多处于传粉者不足或处在地理分布区边缘的种群中, 是以自交不亲和性丢失和近交衰退为代价, 由染色体倍数提高或长/短花柱型花基因重组/突变而来(Al Wadi & Richards, 1993; Tamari & Shore, 2004; Haddadchi & Fatemi, 2015; Zhou *et al.*, 2017), 被认为是一种繁殖保障策略(Barrett & Shore, 2008), 常伴随着异型不亲和和系统的瓦解(Ganders, 1979; Barrett, 1992; Barrett & Shore, 2008; Cohen, 2010)。在喀什补血草种群中, H型花占较高的比例(图1), 与L型或S型花一样自交和同型花授粉均不亲和, 其柱头及花粉形态与L型花(或S型花)的一致。从花型的来源及花型间的交配方式看, 喀什补血草种群中的H型花均不同于已报道的H型花。相对S型花而言, H型花克服了柱头缩入的弊端, 不管是长吻或短吻传粉者功能群均不影响其柱头对异型花粉的捕获和花粉的散布。在缺乏长吻昆虫的情况下, H型花的存在对维持种群的繁殖适合度具有重要意义, 并可能成为不稳定传粉系统作用下的一个替代花型而存在。

致谢 感谢生物多样性与生态工程教育部重点实验室基金(K201803)资助。试验的野外工作得到了买金梅和莱孜提·库力库的帮助, 在此致以衷心感谢!

参考文献

- Aigner PA (2001). Optimality modeling and fitness trade-offs: When should plants become pollinator specialists? *Oikos*, 95, 177-184.
- Al Wadi H, Richards AJ (1993). Primary homostyly in *Primula* L. subgenus *Sphondylia* (Duby) Rupr. and the evolution of distyly in *Primula*. *New Phytologist*, 124, 329-338.
- Alves Dos Santos I (2002). Flower-visiting bees and the breakdown of the tristylous breeding system of *Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth (Pontederiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 77, 499-507.
- Armbruster WS, Pérez-Barrales R, Arroyo J, Edwards ME, Vargas P (2006). Three dimensional reciprocity of floral morphs in wild flax (*Linum suffruticosum*): a new twist on heterostyly. *New Phytologist*, 171, 581-590.
- Arroyo J, Barrett SCH, Hidalgo R, Cole WW (2002). Evolutionary maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany*, 89, 1242-1249.
- Arroyo J, Dafni A (1995). Variations in habitat, season, flower traits and pollinators in dimorphic *Narcissus tazetta* L. (Amaryllidaceae) in Israel. *New Phytologist*, 129, 135-145.
- Barrett SCH (1990). The evolution and adaptive significance of heterostyly. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 144-148.
- Barrett SCH (1992). Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis//Barrett SCH. *Evolution and Function of Heterostyly*. Springer, Berlin. 1-29.
- Barrett SCH (2002a). The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, 3, 274-284.
- Barrett SCH (2002b). Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 88, 154-159.
- Barrett SCH (2019). "A most complex marriage arrangement": recent advances on heterostyly and unresolved questions. *New Phytologist*, 224, 1051-1067.
- Barrett SCH, Shore JS (2008). New insights on heterostyly: comparative biology, ecology and genetics//Franklin-Tong V. *Self-Incompatibility in Flowering Plants: Evolution, Diversity and Mechanisms*. Springer-Verlag, Berlin. 3-32.
- Beach JH, Bawa KS (1980). Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. *Evolution*, 34, 1138-1142.
- Brys R, Jacquemyn H (2015). Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris*. *Annals of Botany*, 115, 27-39.
- Campbell DR, Waser NM, Price MV (1996). Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregata*. *Ecology*, 77, 1463-1472.
- Chittka L, Thomson JD (2001). *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behaviour and Floral Evolution*. Cambridge University Press, New York.
- Cohen JI (2010). "A case to which no parallel exists": the influence of Darwin's Different Forms of Flowers. *American Journal of Botany*, 97, 701-716.
- Cruden RW (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding system in flowering plants. *Evolution*, 31, 32-46.
- Darwin C (1877). *The Different forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35, 375-403.
- Grant V, Grant KA (1965). *Flower Pollination in the Phlox Family*. Columbia University Press, New York.
- Ganders FR (1979). The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*, 17, 607-635.
- Haddadchi A, Fatemi M (2015). Self-compatibility and floral traits adapted for self-pollination allow homostylous *Nymphaeoides geminat* (Menyanthaceae) to persist in marginal habitats. *Plant Systematics & Evolution*, 301, 239-250.
- Huang SQ (2006). Debates enrich our understanding of pollination biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 233-234.
- Huang SQ (2007). Studies on plant-pollinator interaction and its significances. *Biodiversity Science*, 15, 569-575. [黄双全 (2007). 植物与传粉者相互作用的研究及其意义.

- 生物多样性, 15, 569-575.]
- Hudabardi M Xu JG (2000). *Claves Plantarum Xinjiangensis*. 3rd ed. Xinjiang University Press, Ürümqi. [米吉提·胡达拜尔地, 徐建国 (2000). 新疆高等植物检索表. 3版. 新疆大学出版社, 乌鲁木齐.]
- Lloyd DG, Webb CJ (1992a). The evolution of heterostyly// Barrett SCH. *Evolution and Function of Heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin. 151-178.
- Lloyd DG, Webb CJ (1992b). The selection of heterostyly// Barrett SCH. *Evolution and Function of Heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin. 179-207.
- Maruyama PK, Amorim FW, Oliveira PE (2010). Night and day service: distyly and mixed pollination system in *Faramea cyanea* (Rubiaceae). *Flora*, 205, 818-824.
- Naiki A (2012). Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology*, 27, 3-29.
- Nilsson LA (1988). The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature*, 334, 147-149.
- Nishihiro J, Washitani I, Thomson JD, Thomson BA (2000). Patterns and consequences of stigma height variation in a natural population of a distylous plant *Primula sieboldii*. *Functional Ecology*, 14, 502-512.
- Pérez-Barralle R, Arroyo J (2010). Pollinator shifts and the loss of style polymorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 1117-1128.
- Pérez-Barralle R, Arroyo J, Scott Armbruster W (2007). Differences in pollinator faunas may generate geographic differences in floral morphology and integration in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Oikos*, 116, 1904-1918.
- Richards JH, Koptur S (1993). Floral variation and distyly in *Guettarda scabra* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 80, 31-40.
- Santos-Gally R, Pérez-Barralle R, Simón VI, Arroyo J (2013). The role of short-tongued insects in floral variation across the range of a style-dimorphic plant. *Annals of Botany*, 111, 317-328.
- Simón-Porcar VI, Santos-Gally R, Arroyo J (2014). Long-tongued insects promote disassortative pollen transfer in style-dimorphic *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Journal of Ecology*, 102, 116-125.
- Stebbins GL (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 307-326.
- Tamari F, Shore JS (2004). Distribution of style and pollen polygalacturonases among distylous and homostylous *Turnera* and *Piriqueta* spp. (Turneraceae). *Heredity*, 92, 380-385.
- Traveset A, Jakobsson A (1999). Ecology of plant reproduction: mating systems and pollination//Pugnaire FI, Valladares F. *Hand Book of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker, New York.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77, 1043-1060.
- Webb CJ, Lloyd DG (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 24, 163-178.
- Yang CF, Guo YH (2005). Floral evolution: beyond traditional viewpoint of pollinator mediated floral design. *Chinese Science Bulletin*, 50, 2575-2582. [杨春锋, 郭友好 (2005). 被子植物花部进化: 传粉选择作用的客观评价. 科学通报, 50, 2575-2582.]
- Zhang DY (2004). *Plant Life History Evolution and Reproductive Ecology*. Science Press, Beijing. 302-321. [张大勇 (2004). 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京. 302-321.]
- Zhou W, Barrett SCH, Li HD, Wu ZK, Wang XJ, Wang H, Li DZ (2017). Phylogeographic insights on the evolutionary breakdown of heterostyly. *New Phytologist*, 214, 1368-1380.

特邀编委: 谭敦炎 责任编辑: 李 敏