

二型花柱植物繁殖的维持及演化机制

汪弋碧¹, 买尔哈巴·塞来江^{1,2}, 艾沙江·阿不都沙拉木^{1,2*}

¹喀什大学生命与地理科学学院 新疆喀什

²新疆帕米尔高原生物资源与生态重点实验室 新疆喀什

【摘要】二型花柱是作为研究被子植物花的性器官演化和物种形成过程中的主要对象, 已引起进化生态学领域的高度关注。该植物对于提高异交和合法(异花)传粉效率、降低花粉和胚珠贴现、避免雌雄性功能干扰及花型内的自交亲和性等具有重要繁殖维持与进化适应意义。二型花柱植物在被子植物的双子叶和单子叶植物中进行了报道, 但该植物类群的起源和演化趋势相关理论假设存在疑问。本文对二型花花柱植物有关的研究现状、繁育系统特点、起源和演化趋势有关的假设以及二型花柱的功能维持机制和生态适应意义等方面进行了总结, 并对其有关起源和演化趋势相关的模型和假说进行了分析, 同时对今后二型花柱植物研究方向进行了展望。

【关键词】繁育系统; 传粉特性; 起源和演化趋势; 雌雄功能干扰; 自交不亲和性

【基金项目】新疆维吾尔自治区自然科学基金面上项目(2022D01A231)、国家自然科学基金项目(31400279)

【收稿日期】2025 年 3 月 28 日

【出刊日期】2025 年 6 月 11 日

【DOI】10.12208/j.jlsr.20250001

Reproductive maintenance and evolutionary mechanism of distyly species

Yibi Wang¹, Sailaijiang Maierhaba^{1,2}, Abdusalam Aysajan^{1,2*}

¹College of Life and Geographic Sciences, Kashi University, Kashi, Xinjiang

²Key Laboratory of Biological Resources and Ecology of Pamirs Plateau in Xinjiang, Kashi, Xinjiang

【Abstract】Distyly species have become a focal model system for investigating sexual organ evolution and speciation mechanisms in angiosperms, garnering significant attention in evolutionary ecology. The floral traits of most distyly species have important reproductive and evolutionary significance. They enhance outcrossing and legitimate (cross) pollination rates, reduce ovule and pollen discounting, and avoid monoecious or inter-individual selfing, as well as interference between male and female functions within the same morph flowers. Distyly has been reported in about 25 families that lack genetic relationships, but the existence of some hypotheses regarding the floral sexual origin and evolution trend of distyly plants is still highly doubtful. In this paper, we analyzed and summarized the research on propagation and evolution mechanism of distyly plants, their breeding system characteristics, and the evolutionary adaptive significance of distyly in angiosperms. We also introduce some hypotheses and models related to the origin and evolution of distyly. Additionally, we discuss prospects for further research in this area.

【Keywords】Breeding system; Pollination characters; Male-female function interference; Self incompatibility

二型花柱(distyly)是指一种由基因控制的不同个体的花在柱头和花药高度间呈互补对应的花柱二型现象^[1]; 该现象不仅能够提高异花传粉效率, 还具有避免同株或同型个体间自交干扰、降低同型

花间的雌雄性功能干扰等繁殖维持与进化适应特点^[2-4]。据报道, 花柱二型主要分布在的茜草科(Rubiaceae)、白花丹科(Plumbaginaceae)、报春花科(Primulaceae)、紫草科(Boraginaceae)和鸭

作者简介: 汪弋碧(1999-)女, 硕士研究生, 主要从事植物繁殖生态学研究;

*通讯作者: 艾沙江·阿不都沙拉木(1983-)男, 硕士, 主要从事植物适应性进化及野生植物资源分类研究。

跖草科 (Commelinaceae) 等 25 科植物中, 在报春花科、茜草科及紫草科植物中尤为普遍^[5-6]; 但该植物类群在被子植物系统树上的分布并无特定规律^[7]。二型花柱植物通常生长于高山、林下及草原等不同生态系统中, 其花形状的演化特点被认为是为提高有效传粉而形成的^[8-9], 具有重要的生态适应意义。

在达尔文专著《同种植物的不同花型》出版后的 140 多年内, 进化生物学家针对对二型花柱植物性系统的遗传机理及起源^[10]、演化趋势^[11]、进化意义^[4]、繁殖生物学特性^[2-3]以及生殖隔离^[12]等方面开展了研究, 并运用多学科交叉方法来解释了部分物种的起源和繁育系统演化趋势。同时科研人员在二型花柱植物的繁殖对策、起源及演化趋势等方面开展了大量研究工作, 然而, 该植物类群在起源及演化趋势方面仍存诸多疑问, 大部分物种的起源及繁育系统进化趋势不明^[13]。因此, 本文对二型花柱植物繁殖及进化机制的相关研究进行了总结, 重点介绍该植物类群的起源和演化趋势有关的假说及模型、繁育系统特点, 以及二型花柱的功能维持机制和生态适应意义。

1 二型花柱植物的起源及演化趋势

1.1 二型花柱植物的起源

根据已报道的资料, 二型花柱在被子植物中经历了数十次独立起源和演化过程^[14]。该类群植物起源的理论体系围绕“什么是祖先进化的条件? 花形

态或生理上的异型综合征的表现方式如何?”等问题展开, 通过避免自交模型^[15]、传粉效率模型^[16]及基因控制模型^[17]来解释;

1.1.1 避免自交模型 (Selfing avoidance model): 在具有较高自交亲和近交衰退, 且雄蕊和柱头同高的单型花居群中, 居群环境和花内部因素会导致产生一种不育的花粉变异类型, 随后居群内会出现能够接受这种在自身柱头上不育花粉的柱头变异类型 (图 1); 当居群内部自交亲和近交衰退较高时, 这种变异类型便有机会进一步的扩展, 进而出现互补式雌雄异位, 这种变异能够促进型间的花粉流动, 减少花粉浪费^[5]。

1.1.2 花粉转移模型 (Pollen transfer model): 探头式雌雄异位是二型花柱的祖先性状 (图 1)。当受到一种缩入式雌雄异位变异的影响后, 两种类型间的花粉传递比型内更有效, 此后这种型间花粉传递得以稳定保存; 这种柱高二态型进一步的发展为能够避免型内花粉流动的花柱性二态型^[16]。

1.1.3 基因控制模型 (Gene control model): 二型花柱植物的祖先是一对隐性基因控制的、雌雄蕊同高的单型花柱植物。在居群中出现了一种短花柱且纯和致死的显性变异类型, 这种花型植物的花粉有效地传给居群中的其他个体。此后, 原始状态下花柱花药等高个体的花药位置逐渐降低, 形成探头式雌雄异位, 随后居群中出现互补式雌雄异位的个体^[17]。

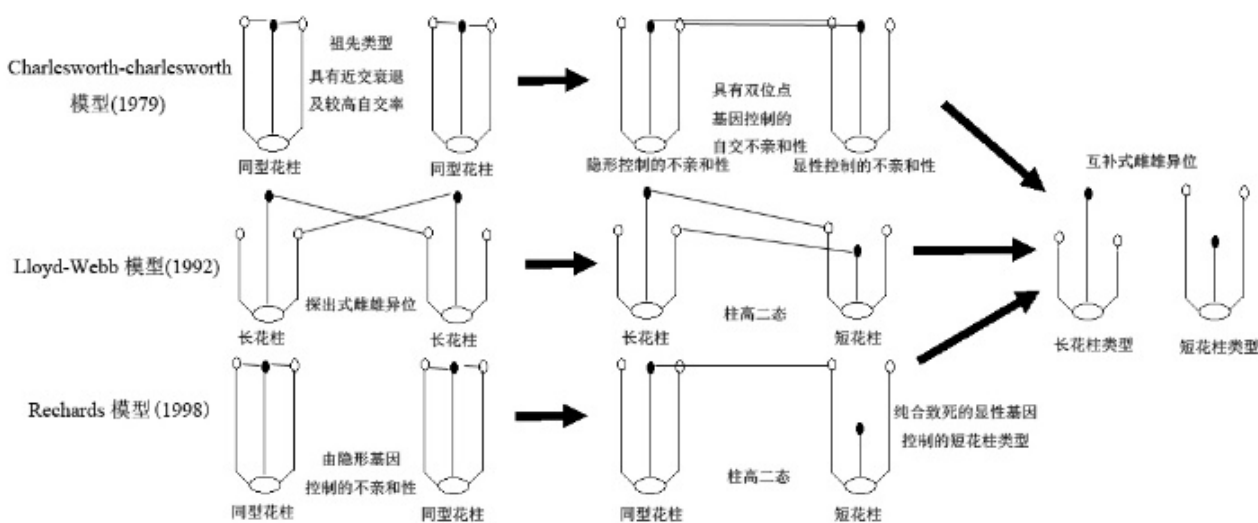


图 1 二型花柱起源有关的三种模型

1.2 二型花柱植物的演化趋势

许朵学者认为, 在外界选择压力的作用下, 花柱二型可能会向雌雄异株、单型花柱或花柱二型性系统奔溃的方向演化^[1]。相关假设如下:

1.2.1 雌雄异株植物方向进化假说: 在缺乏传粉者、生境破碎、多雨低温等极端条件下, 当长花柱植株的雄蕊和短花柱植株雌蕊间花粉流无效时, 植物会通过退化雌雄器官的功能, 进而进化为雌雄异株^[23]; 例如, 在茜草科 (Rubiaceae)、睡菜科 (Menyanthaceae)、紫草科 (Boraginaceae) 和鸭跖草科 (Commelinaceae) 中, 已发现二型花柱向雌雄异株演化的中间形式^[18]; 总之, 与传粉活动相关的生态环境的限制程度是二型花柱植物花器官演化的主要因素。

1.2.2 花柱单型或多态性假说: 当二型花柱植物开拓新生境、或在居群中遭遇气候、地理区域等不良环境因素影响时, 居群内不同花型植株为适应环境并维持居群的稳定性, 会通过奠基者效应 (founder's effect) 或受传粉者类群变迁的影响, 形成花柱单态种群, 或二型花柱与花柱-花药等高的多态花型种群^[19]; 其中, 二型花柱和单型花柱共同存在的多态现象通常出现在同域分布的近缘种, 或二型花柱物种的不同居群中^[20]。如在自交亲和植物 *Gentianella campestris* 的居群中出现二型花柱和花柱同型现象^[16]。

Ernst (1955) 基于对 L-morph、S-morph 和同型花柱植物的大量杂交结果, 构建了 s 位点超基因模型, 该模型由至少三个紧密连锁的基因组成, 分别控制花柱伸长、花药位置和花粉形态。研究者推测, 在二型花柱种群中频繁出现的同型花柱可能起源于同源重组^[21]。然而, 最近的研究表明, S 位点实际上是一个半合子区域, 只存在于 S 型中, 而不存在于 L 型中^[22]。进一步研究表明报春花属植物 s 位点包含至少 5 个基因, 其中 CYP 控制花柱长度和雌花自交不亲和, GLO 控制花药高度^[23] (Huu et al. 2020)。根据半合子遗传模型, 该系统中的同源性无法通过 s 位点内的同源重组产生, 因为 s 单倍型上可与之配对和交叉的同源序列^[24]。与 Ernst (1955) 的观点一致, 观察到的同型花可能是由 S-locus 编码序列突变、启动子区域变异和/或基因结构重排引起的^[22]。通过一种不太常见的途径, 同质性也可能来自 s 位点外的非连锁修饰基因^[24]。在这种进化途径

下, 同型花植物在柱头和花药位置上表现出相当大的变化, 这在自交亲和的物种中比自交不亲和物种更为常见^[25]。

2 二型花柱植物的繁育系统特点

二型花柱植物在基因型、发育过程及适合度之间存在明显联系, 这为开展其分子生物学、发育生物学及居群生物学的综合研究创造了条件^[5]; 多学科综合研究为通过繁育系统演化过程来解释二型花柱植物不同花型花的维持、起源及演化趋势提供了契机^[3]。因此, 二型花柱植物繁育系统的研究作为植物繁殖、适应环境及演化研究的重点, 主要涵盖以下三个方面:

2.1 二型花柱植物的花部特征

该类群通常具有柱头-花药空间位置交互对应的多态性^[26]; 柱头和花粉存在附属多态性, 即不同高度的柱头和花药 (花粉数量、大小及外壁纹饰) 具有不同的结构, 其中长花柱个体的花药和柱头大于短花柱个体^[7]。雄蕊结构的差异主要表现为不同花型的雌雄蕊空间距离、花粉数量、大小及外壁纹饰等方面的不同; 其中短花柱花花药的花粉通常比长花柱花花药的花粉数量少, 但其花粉粒体积相对较大^[27]。

2.2 交配系统特点

二型花柱植物类群具有较强的花内和花型内同型自交不亲和性的特点。该类群植物通过不同花型间杂交 (合法交配), 而同型间或花内自交不育 (非法交配) 来促进异交、降低近交衰退^[28]。由一对基因控制的自交不亲和性在发生位置上存在差异, 一般通过柱头不亲和性、花柱内的不亲和性、隐藏的自交不亲和性及胚珠不亲和性等来实现^[29]。在大部分二型花植物中, 短花柱个体的不亲和性比长花柱个体更强, 如 *Purimula sieboldi* 和 *Psychotria goyazensis* 属于自交亲和类型, 但长花柱的自交亲和性比短花柱性更强^[3,9,30]; 上述特点在生态和生理上的变化能改变繁育系统的演化方向, 但这方面尚需进一步的验证。

2.3 传粉特性

大部分二型花柱植物依靠动物媒介完成传粉。达尔文认为该植物类群的传粉模式属于花型间的合法授粉机制^[4,31], 然而有研究指出花型间的花粉转移和沉积量存在非法的不对称性, 其中长花柱植物柱头上沉积的花粉比短花柱花多^[32]。此外, Beach &

Bawa (1980) 推测传粉昆虫如果只取食花粉, 长短花柱花柱头间花粉交流的不对称性可能该植物类群向单性花转变最主要的原因^[33]; 但到底哪些因素影响传份模式和传粉效率? 以及非法传份模式最后导致怎样的后果等方面还需要进一步研究。

3 二型花柱植物的功能维持机制和生态适应意义

一般认为, 二型花柱性系统的功能和进化意义在于促进花型间的异交、减少型内或自花花粉干扰, 进而降低自交衰退的可能性, 提高有性繁殖适合度。

3.1 避免自交和雌雄功能干扰机制

二型花柱植物类群具有较强的花内及花型内的自交不亲和特点。大部分二型植物类群是雌雄同熟, 因此该类群中存在雌雄功能干扰, 在这些特点存在的情况下, 植物只能借助花内部的避免自交机制来降低花粉和胚珠贴现 (Ovule discounting), 然而后期研究结果认为花柱二型的主要功能是避免雌雄功能干扰及生态上的自交亲和性。维持二型花柱植物的真正机制并非仅仅是避免近交衰退, 更重要的是避免先于异交的自交造成胚珠折损, 为此, 二型花柱植物通过不同花型植株雌雄功能时间和空间上表现出的对应性来避免自交干扰^[34]。

3.2 促进异交和提高传粉效率机制

二型花柱的互补式雌雄异位, 通常被认为是植物通过虫媒传粉来提高异花花粉传递并促进异交的机制^[4]。早在 1877 年, 达尔文就指出“由于不同花型间等高的雌、雄器官会接触到传粉者身体的相同部位, 因此异长花柱的主要功能可能是增加不同花型间柱头与其等高的花药间传粉的准确性”^[12]。这一观点在凤眼莲属的两种植物 *Eichhornia crassipes* 和 *E. paniculata* 的研究中得到验证^[34]。在二型花柱植物中, 花型间的花粉转移和沉积量存在不对称性; 同株异花授粉的发生频率也会对合法授粉水平以及单型花柱与花药间的干扰程度产生影响^[35]; 因此, 这种不对称花粉沉积会降低短花柱个体的繁殖适合度。这种不对称花粉沉积现象在报春花属和 *Cryptantha* 的植物类群中得到了充分的验证^[36]; 但由于缺乏花型间柱头高度与花药高度的对应关系的研究, 二型花柱植物如何实现最佳的异交仍进一步探索^[20,36]。

3.3 花柱-花药距离的稳定性与交配系统的维持机制

二型花柱植物常具有花粉和柱头异质性、柱头-花药空间位置交互对应的多态性及柱头和花粉的附属物多态性。其中, 不同花型个体的雌雄蕊空间距离以及雌雄蕊位置的稳定性, 是影响交配系统的主要因素^[8]。花的雌雄器官表型上的差异, 是影响近交衰退的主要因素。例如自交不亲和物种 *Polemonium brandegei* 开花时, 植株间的花柱长度存在差异, 且柱头-花药的分离是连续的, 在居群内形成了柱头探出式和缩入式雌雄异位以及柱头略高于或低于花药三种花型的植株, 以适应不同的传粉者^[37]。但迄今为止, 有关自交亲和同型花柱物种与自交不亲和二型花柱物种的传粉特性及其适应意义的比较研究还未见报道。

在二型花柱植物中, 花期和花密度的时空差异会对花粉流的空间限制程度及花粉流的距离产生影响, 而花粉流距离又会影响到近交衰退和基因空间结构^[38,39]。有效的花粉流距离在进化和保护遗传学中具有重要意义, 因为花粉流距离能够显著影响空间遗传结构和居群的遗传多样性。花期差异可能影响花密度的时空差异及花粉流动的空间限制程度; 花朵密度可以强烈地影响花粉流的距离^[40], 而长距离传粉者的移动能影响早和晚花期的空间基因空间, 长距离的花粉流动会影响自交亲和性^[3]; 如在熊蜂传粉植物 *P. sieboldii* 中, 花期对花粉移出距离和基因空间结构有一定的作用; 花粉移出距离和花期的变化能影响交配系统特点^[39]。而在 *P. farinosa* 中, 花序高度对不同年度和不同花型的花粉限制间存在差异^[41]。

3.4 居群结构与二型花柱植物繁育系统的维持机制

生态因素假说认为, 在异型花植物中, 与物种的分布区有关的生态因素通过花内部基因结构来影响花型分化及演化趋势其中与生态因素有关的居群结构及花部性状是判断花型演化趋势的基础^[11]。居群结构 (大小、密度、破碎化程度及竞争能力) 是影响动物传粉植物繁殖成功的主要因素, 其中居群大小不仅影响二型花柱植物的传粉特性和繁殖成功, 而且能影响交配系统^[42]; 如在自交不亲和的早春植物 *P. vulgaris* 中, 居群大小的降低对结实结籽率有重要的作用^[43]。此外, 居群密度还能影响居群的近交衰退能力; 如在 *P. sieboldii* 中, 低密度的近交衰退比高密度低, 这表明居群密度与近交衰退间

呈负相关^[44]。生境破碎化不仅会影响居群大小及其能增强空间隔离;而且会影响昆虫传粉植物的基因流;近年来的研究发现克隆繁殖和生境片段化也可导致异长花柱植物居群的花型比例失衡,在 *P. vulgaris* 中,生境破碎化^[42]是影响花粉流的主要因素。目前,虽然已对居群结构与二型花柱植物繁育系统的维持机制进行了宏观的研究,但从亲缘地理学及系统发生重建角度,进一步探索二型花柱和同型花柱近缘种的表型起源与进化的分子机制,以及控制花柱异型的基因与生态环境的关系等方面是今后二型花柱植物进化趋势研究的重点^[27]。

4 展望

二型花柱植物在繁育系统、起源及演化趋势及生态进化意义上已经取得了很大进展,但不同植物类群中,维持雌雄异位、避免雌雄性干扰和自交干扰及居群稳定性等方面的研究结果及理论体系上存在差异,同时二型花柱植物的起源及演化趋势的疑问较多,因此,这个方面需要进一步的研究。

(1) 从地理学、生态学和分子生物的角度,研究其二型花柱植物的起源及进化趋势的影响因素,同时,利用亲缘地理学及系统发生重建的分子方法,进一步探索二型花柱植物的表型起源和进化的分子机制,控制花柱异型的基因与生态环境之间的关系,这是未来二型花柱植物进化趋势研究的一个重点,不仅将为揭示二型花柱植物花柱多态性的起源及演化机制提供新的思考和证据,而且还可深化我们对花柱异型植物的认识^[27]。

(2) 二型花柱植物中,针对不同花型近缘种或同种多态花型(同型花柱和二型花柱)的起源和演化趋势的比较研究未见报道。因此,通过应用亲缘地理学及系统发生重建的方法来对同种或不同花型近缘种的表型特征、居群遗传多样性、遗传控制机制、生态适应和系统演化等多个方面的研究,为解释二型花柱植物中哪种形式的花部设计类型是其演化过程的中间阶段,以及该类型的起源和演化趋势方面提供了新的思路及新的研究方法^[45]。

(3) 生态环境变化是影响植物有效传粉和合法交配机制的前提。环境因素、居群结构及花期和传粉者的活动时空变化对二型花柱植物传粉效率及合法交配有一定的作用。最近的研究报道了报春花属等二型花柱植物的自交亲和现象;此外,二型花柱植物起源有关三种模型都具有一定的局限性;因此,

在解释二型花柱植物进化趋势时,需要生态学和传粉行为学方面的综合性研究^[4]。

参考文献

- [1] Azadeh H. 2013. Stylar polymorphism, reciprocity and incompatibility systems in *Nymphoides montana* (Menyanthaceae) endemic to southeastern Australia. *Plant Systematics and Evolution* 299: 389-401.
- [2] Sánchez J M, Ferrero V, Arroyo J, et al. 2010. Patterns of style polymorphism in five species of the South African genus *Nivenia* (Iridaceae). *Annals of Botany*, 106: 321-331.
- [3] Rodrigues EB, Consolaro H. 2013. Atypical distyly in *Psychotria goyazensis* Mull. Arg. (Rubiaceae), an intramorph self-compatible species. *Acta Botanica Brasilica*, 27: 155-161.
- [4] Watanabe K, Shimizu A, Sugawara T. 2014. Dioecy derived from distyly and pollination in *Psychotria rubra* (Rubiaceae) occurring in the Ryukyu Islands, Japan. *Plant Species Biology*, 29:181-191.
- [5] Barrett SCH, Jesson LK, Baker AM. 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *American Journal of Botany*, 85: 253-265.
- [6] 周伟, 王红. 2009. 被子植物异型花柱及其进化意义. *植物学报*, 44: 742 - 751.
- [7] Faivre A E, McDade L A. 2001. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: Does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly?. *American Journal of Botany*, 88: 841-853.
- [8] Kissling J, Barrett SCH. 2013. Variation and evolution of herkogamy in *Exochaenium* (Gentianaceae): Implications for the evolution of distyly. *Annals of Botany*, 112: 95-102.
- [9] Aronne G, Buonanno M, Micco VD. 2014. Assessment of distyly syndrome in *Primula palinuri* Petagn. a rare species living on maritime vertical cliffs. *Plant Systematics and Evolution*, 300: 917-924.
- [10] Liu WL, Wang YF, Chen Q, et al. 2014. Pollination of

- invasive *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) by the introduced honeybee (*Apis mellifera* L.) in South China. *Plant Systematics and Evolution*. 299:817–825.
- [11] Wang Y, Wang QF, Guo YH, et al. 2005. Reproductive consequences of interactions between clonal growth and sexual reproduction in *Nymphoides peltata*: a distylous aquatic plant. *New Phytologist*, 165: 329–336.
- [12] Ma YP, Xie WJ, Tian XL, Sun WB, Wu ZK, Milne R. 2014. Unidirectional hybridization and reproductive barriers between two heterostylous primrose species in north-west Yunnan, China. *Annals of Botany*, 113: 763–775.
- [13] Barrett SCH. 2002. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *The Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 358: 991–1004.
- [14] Barrett SCH. 2019. ‘A most complex marriage arrangement’: recent advances on heterostyly and unresolved questions. *New Phytologist* 224: 1051–1067.
- [15] Charlesworth D, Charlesworth B. 1979. A model for the evolution of distyly. *American Naturalist*, 114: 467–498.
- [16] 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.
- [17] Richards AJ 1998. Lethal linkage and its role in the evolution of plant breeding systems. In: Owens S.J., Rudall P.J.(eds), *Reproductive Biology in Systematics, Conservation, and Economic Botany*, 71–83. Royal Botanic Garden, Kew
- [18] Pailler T, Humeau L, and Thomeson JD. 1998. Distyly and heteromorphic incompatibility in oceanic island species of *Erythroxylum* (Erythroxylaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 213: 187–198.
- [19] Zhong L, Barrett SC, Wang XJ, Wu ZK, Sun HY, Li DZ et al. (2019) Phylogenomic analysis reveals multiple evolutionary origins of selfing from outcrossing in a lineage of heterostylous plants. *N Phytol* 224:1290–1303
- [20] Richards, AJ. 2002. *Primula*. London: BT Batsford.
- [21] Barrett SCH, Shore JS (2008) *New Insights on Heterostyly: Comparative Biology, Ecology and Genetics*. In: Franklin-Tong VE (ed) *Self-Incompatibility in Flowering Plants: Evolution, Diversity, and Mechanisms*. Springer, Berlin, p 3–32
- [22] Mora-Carrera E, Stubbs R, Keller B, Lévillé-Bourret T, Conti E (2023) Different molecular changes underlie the same phenotypic transition: origins and consequences of independent shifts to homostyly within species. *Mol Ecol* 32:61–78
- [23] Huu CN, Keller B, Conti E, Kappel C, Lenhard M (2020) Supergene evolution via stepwise duplications and neofunctionalization of a floral-organ identity gene. *Proc Natl Acad Sci USA* 117:23148–23157
- [24] Barrett SCH. 2019. ‘A most complex marriage arrangement’: recent advances on heterostyly and unresolved questions. *New Phytologist* 224: 1051–1067.
- [25] Zhang W, Hu YF, He X, Zhou W, Shao JW (2021) Evolution of Autonomous Selfing in Marginal Habitats: Spatiotemporal Variation in the Floral Traits of the Distylous *Primula wannanensis*. *Front Plant Sci* 12:781281
- [26] Almeida NM, Castro CC, Leite AV, Novo RR, Machado IC. 2013. Floral polymorphism in *Chamaecrista flexuosa* (Fabaceae-Caesalpinioideae): A possible case of atypical enantiostyly? *Annals of Botany*, 112:1117–1123.
- [27] Hodgins, KA, Barrett SCH. 2008. Natural selection on floral traits through male and female function in wild populations of the heterostylous daffodil *Narcissus triandrus*. 62: *Evolution*, 1751–1763.
- [28] Brys R, Jacquemyn H (2015) Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris*. *Ann Bot* 115:27–39
- [29] Richards AJ. 1986. *Plant breeding systems*. George Allen & Unwin, London.
- [30] Ishihama F, Washitani I. 2011. Post-pollination process in a partially self-compatible distylous plant, *Primula sieboldii* (Primulaceae). *Plant Species Biology*, 26: 213–220.
- [31] Minuto L, Guerrina M, Roccotiello E, Roccagliata N,

- Mariotti MG, Casazza G. 2014. Pollination ecology in the narrow endemic winter-flowering *Primula allionii* (Primulaceae). *Journal of Plant Research*, 127: 141–150.
- [32] Ganders E. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*, 17: 607–635.
- [33] Beach JH, Bawa KS. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. *Evolution* 34: 1138–1142.
- [34] Cesaro AC, Barrett SCH, Maurice S, Vaissiere BE, Thompson JD. 2004. An experimental evaluation of self-interference in *Narcissus assoanus*: functional and evolutionary implications. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 1367–1376.
- [35] Zhu XF, Jiang XF, Li L, Zhang ZQ, Li QJ. 2015. Asymmetrical disassortative pollination in a distylous primrose: the complementary roles of bumblebee nectar robbers and syrphid flies. *Scientific Report*. doi:10.1038/srep07721.
- [36] Barrett SCH. 1992. *Evolution and function of heterostyly*. Berlin: Springer-Verlag
- [37] Kulbaba, MW; Worley AC. 2008. Floral design in *Polemonium brandegei* (Polemoniaceae): Genetic and phenotypic variation under hawkmoth and hummingbird pollination. *International Journal of Plant Sciences*. 169:509–522.
- [38] 张大勇. 2004. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社: 96 – 180.
- [39] Kitamoto N, Ueno S, Takenaka A, et al. 2006. Effect of flowering phenology on pollen flow distance and the consequences for spatial genetic structure within a population of *Primula sieboldii* (Primulaceae). *American Journal of Botany*, 93: 226–233.
- [40] Wu ZK, Zhang CQ. 2010. Comparative study of pollination biology of two closely related alpine *Primula* species, namely *Primula beesiana* and *P. bulleyana* (Primulaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, 48:109–117.
- [41] Vanhoenacker D, Ågren J, Ehrlén J. 2006. Spatio-temporal variation in pollen limitation and reproductive success of two scape morphs in *Primula farinosa*. *New Phytologist*, 169: 615–621.
- [42] Geert AV, Rossum FV, Triest L. 2010. Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *Journal of Ecology*, 98, 178–187.
- [43] Brys R, Jacquemyn H, Hermy M. 2007. Impact of mate availability, population size, and spatial aggregation of morphs on sexual reproduction in a distylous, aquatic plant. *American Journal of Botany*, 94: 119–127.
- [44] Kitamoto N, Ueno S, Tsumura Y, et al. 2008. Effect of population density of compatible neighbours on inbreeding level within a *Primula sieboldii* population. *Ecological Research*, 23: 307–315.
- [45] Guggisberg A, Mansion G, Kelso S, et al. 2006. Evolution of biogeographic patterns, ploidy levels, and breeding systems in a diploid-polyploid species complex of *Primula*. *New Phytologist* 171: 617–632.
- 版权声明:** ©2025 作者与开放获取期刊研究中心(OAJRC)所有。本文章按照知识共享署名许可条款发表。
<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

**OPEN ACCESS**