



异质生境对二型花柱植物雪地报春花 性状分化的影响

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, 叶尔羌河流生态与生物多样性自治区高校重点实验室, 新疆喀什 844006; 2 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303)

摘要: 该研究以生长在新疆北部的二型花柱植物雪地报春 (*Primula nivalis*) 为研究材料, 对 7 个低海拔 (1 657~2 013 m) 森林居群和 7 个高海拔 (2 400~2 700 m) 草原居群的花型比例进行调查, 对花部特征进行检测, 并对长、短花柱植株在不同海拔居群的花性状分化进行了比较研究, 以揭示该类群植物的演化与环境的关系。结果表明: (1) 在高海拔草原居群中长花柱植株比例高于短花柱植株。(2) 比较草原和森林生态系统中的雪地报春居群, 长花柱花形态特征间存在显著差异, 但短花柱花形态特征间的差异不显著。(3) 高海拔草原居群中长花柱花的花冠筒长度、雄蕊长度、雌雄蕊距离、雌雄异位程度以及雌雄蕊空间位置是导致花性状分化的主要因素。(4) 在草原居群中, 长花柱花的雄蕊、雌雄异位程度及花冠口至雄蕊距离的变化减少了长短花柱花间的互补式对应性。研究认为, 在异质生境中长花柱花性状的变化是导致该物种长短花柱花性状分化的主要因素。

关键词: 雪地报春; 花性状分化; 生境异质性; 居群海拔; 雌雄异位

中图分类号: Q944.3 **文献标志码:** A

Effect of Habitat Heterogeneity on Floral Trait Differentiation Level in Distylous Species *Primula nivalis*

AYSAN Abudusalam^{1,2}

(1 Key Laboratory of Ecology and Biological Resources in Yarkand Oasis, College of Biology and Geography Sciences, Kashgar University, Kasghar, Xinjiang 844006, China; 2 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract: Distylous plant is a special group of angiosperm which has reciprocal stigma and anthers within a species. Comparative investigations of breeding system of distylous species on different elevations can be revealing the relationship between distylous plant evolution and their environments. *Primula nivalis* is a native primrose in the northern Xinjiang, NW China. In order to investigate the comparative effect of habitat heterogeneity on frequency of morphs in different sexual morph plants and differentiation of floral characters were quantified at seven low-elevation forest (1 657—2 013 m) and seven high-elevation grassland populations in this research. The study results will clarify the reproductive strategies and adaptation mechanisms of *P. nivalis* at different elevational environments. (1) The investigations on effect of heterogeneous habitats on *P. nivalis* floral phenotype suggested that frequency of LS (long style) morph individuals in high elevation grassland population was higher than that of SS (short style) morph individuals; (2) The

floral morphological characters of LS among populations in different ecological conditions were significant different, but no significant difference for SS morphs with different ecological conditions; (3) The length of corolla tube and stamen, and stamen-stigma spatial distance, herkogemy and relative reciprocity of LS flowers in high elevation grassland population are the main factors for floral trait differentiation in *P. nivalis* at heterogeneous environments; (4) This revealed that variation of LS floral characters at different population decreased the herkogamy level of both morph flower sexual organs in high elevation grassland populations. Therefore, changes of floral trait of LS plants are the main factors for floral trait differentiation and relative reciprocity of both morph flowers in heterogeneous environments.

Key words: *Primula nivalis*; floral trait differentiation; heterogeneity habitat; population elevation; herkogamy

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现象^[1-2]。该现象的起源及演化趋势从达尔文开始一直被认为是解释植物性系统进化的一个具有模式意义的研究命题^[3-5]。二型花柱不仅可以提高异花传粉效率,还可以避免同株自交或同型个体间的近交^[5-6]及降低同型花间的雌雄性功能干扰^[7-8]。但是该植物性系统的起源及演化趋势方面的疑问仍然很多,大部分物种异型花柱性系统的起源及其繁育系统进化趋势还不清楚^[7]。

很多学者认为花柱二型在外界选择压力的作用下,可能会向雌雄异株、单型花柱或花柱二型性系统衰溃的方向演化^[8-10];其中的雌雄异株植物方向进化假说认为在缺乏传粉者、生境破碎及多雨低温等极端条件下,在长花柱植株的雄蕊和短花柱植株雌蕊间花粉流无效时,植物通过退化雌雄器官的功能来进一步进化出雌雄异株^[11-12];而花柱单型或多态性假说认为二型花柱植物开拓新生境或在居群中遭遇气候或地理不良环境因素影响时,为适应环境及维持居群的稳定性,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居群或二型花柱和花柱及花药等高的多态花型居群^[9,13]。传粉者限制或环境异质性程度有关的花型间不对称性花粉传递^[14-15]是影响二型花柱植物花器官演化的主要因素。但是,生境异质性对二型花柱植物花型分化程度的影响及在演化过程中的作用研究很少。

雪地报春 (*Primula nivalis* Pall.) 主要分布于哈萨克斯坦和吉尔吉斯斯坦等中亚地区及中国新疆北部的伊犁盆地、塔城盆地和天山北麓西段的二型花柱植物,是新疆高山上的主要野生花卉和早春植物之一。该物种在不同海拔居群间的开花式样、花部特征及花各器官的相对距离存在差异,因此我们认为该物种在长短花柱花雌雄器官长度间存在海拔有

关的分化,本研究为验证该假说而提出。

1 材料和方法

1.1 研究材料

雪地报春主要分布于哈萨克斯坦和吉尔吉斯斯坦等中亚地区及中国新疆北部的伊犁盆地、塔城盆地和天山北麓西段,生长于海拔 1 600~3 200 m 的草原带及亚高山带等极端环境的二型花柱植物,是新疆高山上的主要野生花卉和早春植物之一。该物种主要通过种子来产生后代,地上部分每年 5~6 月开花,7~8 月果实开始成熟并开裂,种子扩散。每个植株着生 1 个球形花序,花葶高度可达 45 cm。本研究的所有试验均在新疆维吾尔自治区伊犁哈萨克自治州新源县和巴音布勒克蒙古自治州和静县界的不同海拔(1 600~2 700 m)自然居群内开展(表 1)。

1.2 研究方法

1.2.1 花型比例调查 为了判断居群海拔的变化对雪地报春花性状的影响,以相似经度分布的 14 个不同海拔居群为研究地点,其中 7 个居群为低海拔(1 657~2 013 m)的森林居群,7 个为高海拔(2 400~2 700 m)的草原居群(表 1)。2014 年,在每个居群的盛花期内,随机选取 1 m×1 m 的 10~35 个样方(每个样方间的距离大于 5 m),统计每个样方的不同花型植株及植株总数目。每个样方的长短花柱植株比例 $P=[1-(N/T)] \times 100$, 其中 P 是长花柱或短花柱植株在样方的百分比, N 是长花柱或短花柱植株数, T 为样方的植株总数。

1.2.2 花部特征检测 在每个自然居群花期内,从长短花柱各 25 个植株的每个花序中随机选取 1 朵新鲜刚开放的花,用 SF2000 电子数显卡尺(精度为 0.01 mm)观测其花冠直径、花冠筒长度、雄蕊长度及雌蕊长度;最后判断不同花型花花冠口与花药顶端之间的距离、花冠口与柱头之间的距离、花药与柱头之间的距离及雌雄异位。花冠口与花药距离=花

表 1 不同调查地点的地理位置、海拔、小生境及面积

Table 1 The geographical location, altitude, micro habitat and population size and observed areas at all different location

编号 Code	纬度 Longitude	经度 Latitude	海拔 Altitude/m	小生境 Micro-habitat	面积 Population area /m ²
1	43°6′47.87″ N	84°7′20.15″E	1 632	森林 Forest	30×4
2	43°9′53.29″ N	84°1′20.09″E	1 836	森林 Forest	8×8
3	43°9′22.04″ N	84°1′07.59″E	1 891	森林 Forest	20×20
4	43°8′05.29″N	84°9′56.39″E	1 743	森林 Forest	6×15
5	43°4′35.36″ N	84°8′52.94″E	1 712	森林 Forest	50×30
6	43°6′02.86″ N	84°7′29.05″E	1 657	森林 Forest	25×35
7	43°2′12.10″ N	84°0′40.44″E	2 013	森林 Forest	26×35
8	43°0′25.18″ N	84°1′03.89″E	2 526	草原 Grassland	70×50
9	43°8′53.00″ N	84°1′22.43″E	2 704	草原 Grassland	50×160
10	43°9′58.07″ N	84°2′24.55″E	2 630	草原 Grassland	135×28
11	43°0′53.63″ N	84°0′06.56″E	2 450	草原 Grassland	80×60
12	43°4′05.65″ N	84°2′42.64″E	2 561	草原 Grassland	50×130
13	43°3′52.91″ N	84°2′54.82″E	2 423	草原 Grassland	120×185
14	43°6′18.70″ N	84°4′03.86″E	2 461	草原 Grassland	130×145

冠筒长度－雄蕊长度；花冠口与雌蕊距离＝花冠筒长度－雌蕊长度；花药与柱头距离＝雄蕊长度－雌蕊长度。长短花柱花的雌雄异位参考 Sanchez 等^[16]的方法来计算。花内雌雄异位（雌雄蕊空间位置相对对应）为 $R = (E - S) / (E + S)$ ，其中 E 表示雄蕊长度，S 表示雌蕊长度。

1.3 数据分析

本研究的所有数据通过 SPSS. 16 统计软件来分析。分析前，用 Explore 命令对长短花柱植株比例及花部特征有关的数据进行正态性检验。花型比例有关的数据选用 One-way ANOVA 检验来进行方差性分析。对不同居群（低海拔森林和高海拔草原）中长短花柱花的花部特征有关数据进行 PCA (principal components analsis) 分析来判断花型间的分化程度。不同海拔居群长短花柱花形态特征之间的差异以及同一海拔居群（森林或草原）内雌雄蕊长度和雌雄蕊间距离通过 Independent sample t-test 来分析。不同海拔居群长短花柱花雄蕊和雌蕊长度与其他变量间的相关性，通过 Bivariate Correlations 检验。长短花柱花花冠口与雌蕊间距离、雌雄蕊长度间距离以及雌雄异位程度间的相关性，先用 Regression 里面的 Curve Estimation 函数对相关数据分析数据的最适回归模型进行判断，然后采用线性 (Linear) $y = b_0 + b_1x$ 回归方程进行分析。所有曲线图用 Sigma Plot 9.0 绘图软件绘制。本文的所有统计数据用平均值 (Mean)±标准误(SE)表示，*n*

表示样本量。

2 结果与分析

2.1 生境异质性对居群中长短花柱植株比例的影响

2 种花型植株所占的比例在不同海拔居群间存在显著差异（表 2）。其中，在低海拔森林居群中，长短花柱植株的比例间不存在显著差异 ($t = 0.932$, $P > 0.05$)；但高海拔草原居群中，长花柱植株的比例显著高于短花柱植株 ($t = 3.126$, $P < 0.05$)，长花柱植株的比例往往高于 60%。

2.2 生境异质性的对花性状分化程度的影响

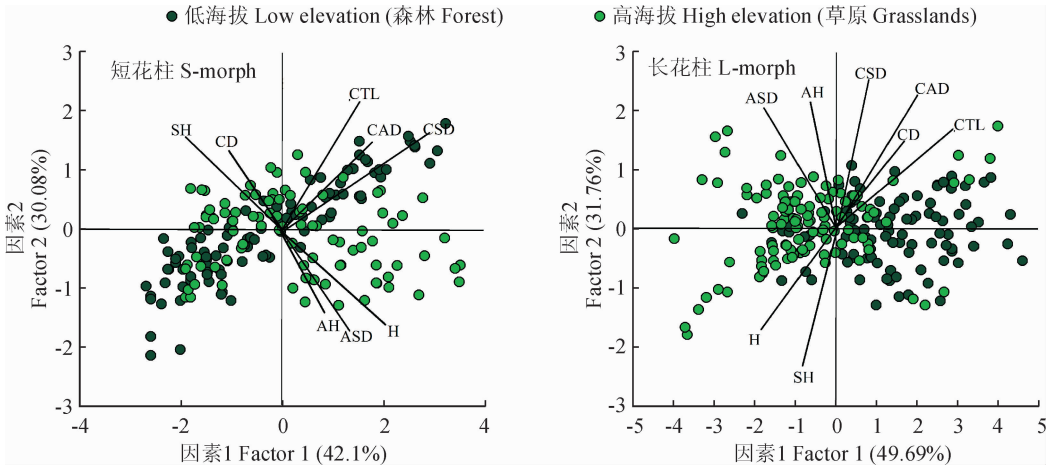
PCA 分析结果表明，长短花柱植株花的分化程度在不同海拔居群间存在显著差异；其中长花柱花在低海拔森林居群与高海拔草原居群间差异很明显（图 1，表 3），但是短花柱表型的形态特征在 2 种植被类型间差异不明显。

长短花柱花的第一主成分分别为 49.69% 和 42.1%，花冠筒长度、雌蕊长度、雌雄异位程度、花冠口与雄蕊间距离及雄蕊与柱头间距离是影响第一主成分的主要因素；而第二主成分分别为 31.76% 和 30.08%，花冠口与雌蕊间距离、雄蕊长度及雌雄异位是影响第二主成分的主要因子（表 3）。这些形态特征受到花型 ($F_{7,3103} = 626.254$, $P < 0.001$) 和居群海拔 ($F_{7,3103} = 16.807$, $P < 0.01$) 及二者间交互作用 ($F_{7,3103} = 5.054$, $P < 0.05$) 的显著影响。

表 2 雪地报春长短花柱植株在低海拔森林居群和高海拔草原居群中的比例

Table 2 Ratio of L-and S-morph individuals of *Primula nivalis* in low elevation forest and high elevation grassland populations

编号 Code	海拔 Altitude/m	小生境 Micro-habitat	长花柱植株比例 Ratio of LS-plants/%	短花柱植株比例 Ratio of LS-plants/%	t 测验 t-test
1	1 632	森林 Forest	50.1	49.9	$t_1=0.932,$ $P=0.387$
2	1 836	森林 Forest	49.8	50.2	
3	1 891	森林 Forest	44.5	54.5	
4	1 743	森林 Forest	49.8	50.2	
5	1 712	森林 Forest	49.9	50.1	
6	1 657	森林 Forest	52.4	47.9	
7	2013	森林 Forest	47.3	52.7	
8	2 526	草原 Grassland	76.5	23.5	$t_2=3.126,$ $P=0.020$
9	2 704	草原 Grassland	61.4	38.6	
10	2 630	草原 Grassland	55.4	44.6	
11	2 450	草原 Grassland	54.7	45.3	
12	2 561	草原 Grassland	60.0	40.0	
13	2 423	草原 Grassland	56.8	43.3	
14	2 461	草原 Grassland	52.2	47.8	



CD. 花冠直径;CTL. 花冠筒长度;AH. 雄蕊长度;SH. 雌蕊长度;H. 雌雄异位;CAD. 花冠口与雄蕊间距离;
CSD. 花冠口与雌蕊间距离;ASD. 雌雄蕊间距离;下同

图 1 雪地报春长短花柱花 8 个形态变量在低海拔森林居群和高海拔草原居群的 PCA 分析

CD. Corolla diameter; CTL. Corolla tube length; AH. Stamen height; SH. Stigma height; H. Herkogamy;

CAD. Corolla tube-stamen distance; CSD. Corolla tube-stigma distance; ASD. Stamen-stigma distance; The same as below

Fig.1 Principal component analysis (PCA) of eight morphological floral traits for L-and S-morph individuals of *P. nivalis* in low elevation forest and high elevation grassland populations

长短花柱花各变量在不同海拔居群间存在不同程度的差异。其中,不同生态系统的长花柱花花冠筒长度、雄蕊长度、雌雄蕊距离及雌雄异位间存在显著差异,但在不同生态系统的短花柱花中仅花冠直径间存在显著差异(表 4)。

图 2 显示,低海拔森林居群长短花柱花性器官长度大于草原居群,并以雌雄异位程度及雄蕊长度的变化最明显;而花各器官间的距离中花以冠口与雄蕊间距离的动态变化最明显。森林居群中长、短

花柱花花冠直径间无显著差异,但草原居群短花柱花的花冠直径大于长花柱花;草原居群的 2 种表型的花冠筒长度间无显著差异,但森林居群的短花柱花花冠筒长于长花柱花。

在森林居群中,长短花柱花间雌雄蕊距离存在一定的差异(图 3,E),其中长花柱和短花柱的雌雄蕊的互补对应性较好(图 3,A~D);而在草原居群中,2 种表型花间的雌雄异位及分化程度未存在显著差异(图 3,F),长花柱花雄蕊位置的变化较大(C,

表 3 雪地报春长短花柱花 8 个形态变量在低海拔森林和高海拔草原居群(14 个居群)的主成分分析

Table 3 Principal component analyses (PCA) of eight morphological floral traits for LS-and SS-morph individuals in low elevation forest and high elevation grassland populations (fourteen populations) of *P. nivalis*

花部特征 Floral trait	长花柱型 L-morph		短花柱型 S-morph	
	PC1	PC2	PC1	PC2
花冠直径 Corolla diameter	0.558	0.317	-0.239	0.307
花冠筒长度 Corolla tube length	0.751	0.638	0.680	0.727
雄蕊长度 Stamen height	-0.146	0.719	0.668	-0.108
雌蕊长度 Stigma height	0.796	-0.176	-0.395	0.515
雌雄异位 Herkogamy	0.704	-0.699	0.793	-0.578
花冠-雄蕊距离 Corolla-stamen distance	0.876	0.346	0.281	0.865
花冠-雌蕊距离 Corolla-stigma distance	0.295	0.866	0.829	0.516
雄蕊-雌蕊距离 Stamen-stigma distance	-0.791	0.603	0.872	-0.412

表 4 雪地报春长短花柱花各变量在低海拔森林和高海拔草原居群间的独立样本 *t*-检验分析

Table 4 Results of the Independent Samples *t*-test (IST) for LS- and SS-morph individuals of *P. nivalis* in low elevation forest and high elevation grassland populations

花部特征 Floral trait	L-morph 长花柱型		S-morph 短花柱型	
	<i>t</i> -test	<i>P</i> -value	<i>t</i> -test	<i>P</i> -value
花冠直径 Corolla diameter	6.652	0.111	2.381	0.024
花冠筒长度 Corolla tube length	4.819	0.039	8.737	0.063
雄蕊长度 Stamen height	13.269	0.000	1.004	0.568
雌蕊长度 Stigma height	0.273	0.602	0.193	0.661
雌雄异位 Herkogamy	13.210	0.000	0.518	0.473
花冠-雄蕊距离 Corolla-stamen distance	1.376	0.168	0.838	0.361
花冠-雌蕊距离 Corolla-stigma distance	0.395	0.531	0.781	0.378
雄蕊-雌蕊距离 Stamen-stigma distance	15.500	0.000	1.520	0.219

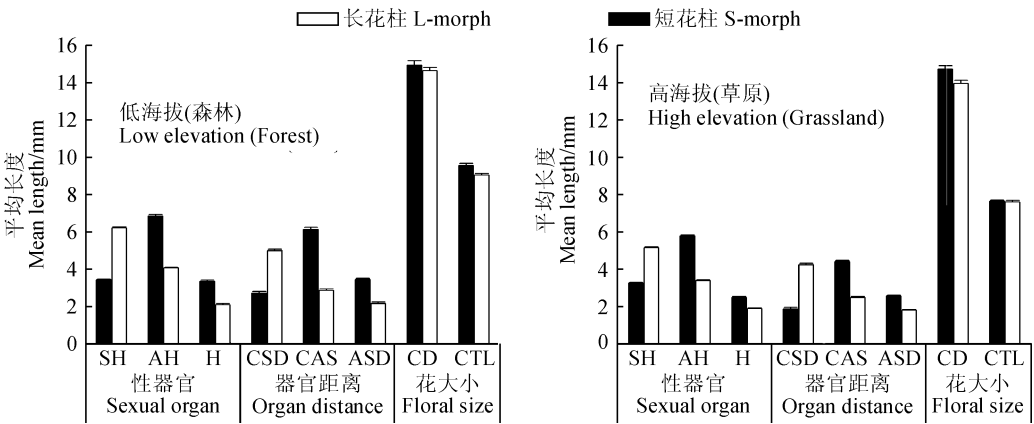


图 2 雪地报春长短花柱花各变量在低海拔森林和高海拔草原居群中的差异

Fig.2 Variation of each floral parameters for L-and S-morph individuals of *P. nivalis* in low elevation forest and high elevation grassland populations

D),长短花互补式雌雄异位程度较低。

森林居群中长花柱花的花冠口与雄蕊间距离($r=0.953$)及花冠口与雌蕊间距离($r=0.844$)与短花柱花相应性状之间的相关性高于二者在草原居群长短花柱花间的相关性(图 4,A、B);不同生态系

统的长短花柱花花冠口与雌蕊距离间存在一定程度的分化。在不同生态系统中,长花柱花的雌雄蕊距离和雌雄异位程度与短花柱花相应性状间均存在不同程度的负相关关系(图 4,C、D);其中森林和草原居群中长短花柱花的雌雄蕊距离间存在明显的分化现象。

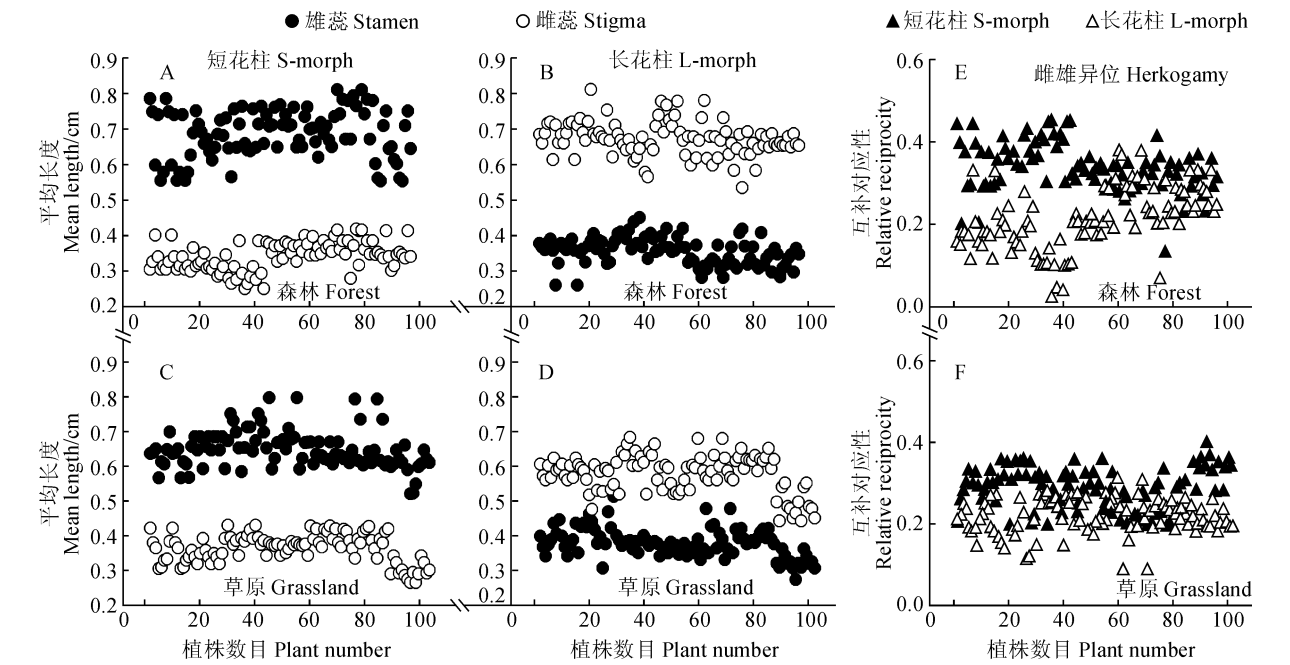
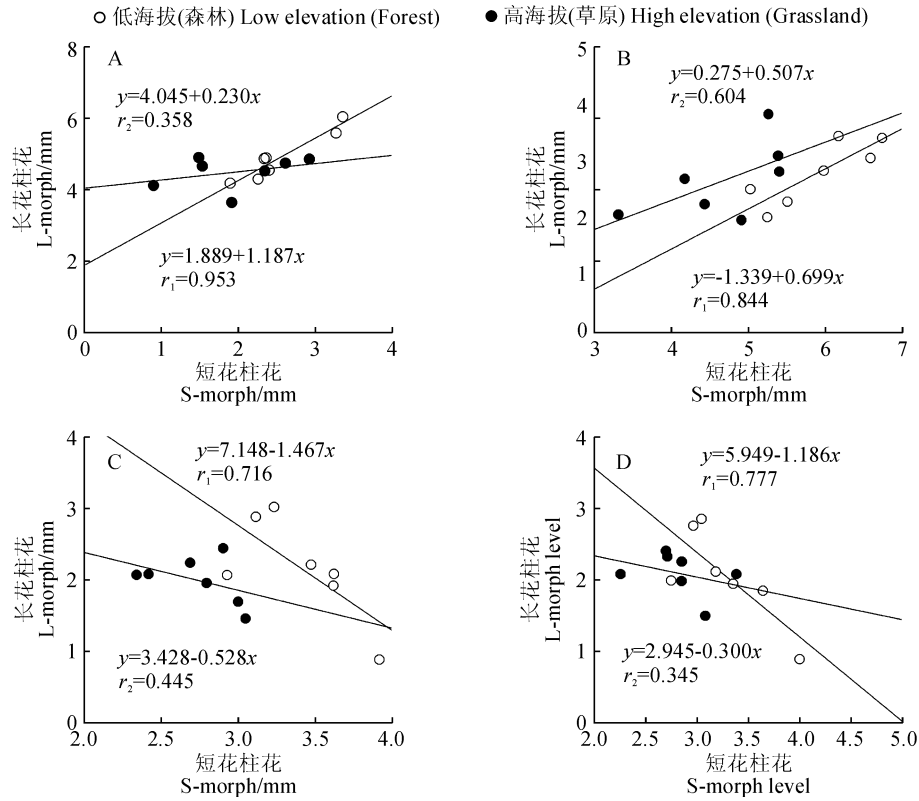


图 3 雪地报春长短花柱花雄蕊和雌蕊位置(A~D)以及雌雄异位(E,F)在低海拔森林(A、B 及 E)和高海拔草原(C、D 及 F)居群的分化程度

Fig. 3 Differentiated degree of stigma and stamen position (A–D), and herkogamy (E, F) of LS- and SS-morph individuals of *P. nivalis* in low elevation forest (A, B and E) and high elevation grassland (C, D and F) populations



A. 花冠口与雄蕊距离; B. 花冠口与雌蕊距离; C. 雌雄蕊距离; D. 雌雄异位

图 4 森林和草原居群长短花柱花花部特征之间的相关性

A. Corolla-stamen distance; B. Corolla-stigma distance; C. Stamen-stigma distance; D. Relative reciprocity
Fig. 4 Relationship between LS- and SS-morph plant floral characteristics of *P. nivalis* in forest and grassland populations

3 讨论

雪地报春在不同生境的长短花柱花性状间存在显著差异,其中在高山居群长花柱花性状的变化大于短花柱花,长花柱花性状的变化是该物种花性状分化的主要因素。在不同生态系统中的生物(传粉者、花型比例及居群密度)和非生物因素(温度、光照、水分及土壤)间的差异可能是导致花性状分化的主要因素。植物在长期适应不同生境中,为了保证繁殖及提高后代适合度演化出的各种各样花性状是被子植物花演化的基础及重点。生境的差异或传粉者的失去能导致植物花性状的分化^[9-10]。本研究结果表明,不同生态系统居群中长短花柱花的花冠直径、花冠筒长度、雄蕊长度、雌雄异位程度及雌雄蕊距离等各性状间存在显著差异;其中在低海拔森林生态系统中,长短花柱花的雌雄异位程度、雌雄蕊距离、花冠口与雄蕊距离以及花冠口与雌蕊距离间存在不同程度的相关性,但以上特点在高海拔草原生态系统中的相关性较低;说明在高海拔草原生态系统的花性状间不存在不对应性,这种长短花性状间的不对应性导致花性状的分化。海拔有关生态因子差异及植株形态特征的变异能直接影响花性状的表型和分化程度。高海拔草原生态系统的低温、光照及降雨量不仅缩短花的发育时间,而能导致长短花柱花性状间的分化,这种分化破坏长短花柱花性器官间的互补对应性。分布范围较广的植物在不同的地理环境生长过程中,形成的植株或花形态特征上存在差异^[17];其中植物在不同地理环境中受到生物和非生物因素的影响,表现出花性状的分化;花部特征的分化是异质生境中的一种不均一适应性进化机制^[18];如在弯管花属植物 *Chassalia corallioides* 的花部特征与居群海拔间存在不同程度的相关性^[19];在毛茛状金莲花 (*Trollius ranunculoides*) 中,花性状与海拔有关,在不同海拔居群的生态因子差异对植物花生长特性的影响间可能存在显著差异^[20]。而报春花属植物 *Primula veris* 在不同生境的花性状间存在明显的分化现象,其中森林极端环境的生态因子限制是导致花分化的主要原因^[21];反而在雪地报春中,高海拔草原居群中存在一定的分化,草原

居群中资源限制(较低的光照日差及温度)及有效长喙传粉者的缺少可能是影响雪地报春长花柱花分化程度的两个主要因素。

在二型花柱植物中,长短花柱花性器官间的雌雄互补异位程度(对应或不对应性)是分化该植物类群的重点^[22]。本研究结果表明,低海拔森林和高海拔草原居群的雪地报春长、短花柱花雌雄器官对应性程度间存在明显的差异,其中在森林居群长短花柱花雌雄蕊距离间存在对应性,但在高海拔草原居群中未存在对应性;在不同生态系统长、短花柱花雌雄器官互补程度间的差异能影响繁殖特性及居群结构。因此,草原居群的不对应性可能导致短花柱花的繁殖适合度的降低^[23];这种变化最后导致长短花柱花性器官间互补对应性程度的变化。在极端环境中,雪地报春长花柱花雌蕊和花冠筒长度对生态因子限制的适应性和形态特征上的变异能破坏长短花柱花雌雄蕊空间位置间的对应性,并影响有效花粉传递水平和交配方式;这种花性状间对应关系的破坏是二型花柱植物演化的基础及重点。

海拔有关的环境差异可能分解雪地报春长短花柱花雌雄蕊位置互补对应性和花冠筒长度。居群海拔有关长花柱花花冠筒长度和雌雄蕊空间位置是该物种花性状分化的主要因素,该物种长短花雌雄蕊位置属于非对应互补式雌雄异位。因为,居群生境的空间差异能影响花部特征和性状^[22],花性状的差异能影响雌雄蕊空间位置和花冠筒长度^[3];如在 *P. veris* 居群中,生境的差异能影响长短花柱花雌雄蕊的空间位置;而在 *Gaertnera vaginata*^[19] 和 *Palcourea padifolia*^[24] 的雌雄蕊空间位置与花冠筒长度间存在相关性;但在 *P. padifolia* 中,雌雄蕊空间位置对花自然选择的影响大于雌雄蕊对应性^[25]。结果表明,长短花柱花的雌雄蕊空间位置与居群海拔间存在不同程度的相关性,且短花柱花中的雌雄蕊距离能导致花冠筒距离的变长。因为,随着海拔的上升导致的生态因素变化(比如,温度、风速、土壤及其他因素)能影响植物花的形状和其他生物学特性^[20, 26-27]。在长花柱花中,随着海拔的上升而强烈降低的雌雄蕊空间位置和花冠筒长度能分解雪地报春长短花柱花间的互补式雌雄异位。

致谢:本文的野外观察得到了玉素普、吐尔洪同学等的帮助;本研究在国家自然科学基金项目(31400279)、新疆维吾尔自治区高校重点计划项目(XJEDU2016I042)及喀什大学高层次人才培养计划项目(GCCZK-004)的资助下完成。在此一并致谢。

参考文献:

[1] WEBB C J, LLOYD D G. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy[J]. *New Zealand Journal of Botany*, 1986, 24: 163-178.

[2] BARRETT S C H. Evolution and Function of Heterostyly [M]. Berlin: Springer-Verlag,1992.

[3] BARRETT S C H, JESSON L, BAKER A M. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants[J]. *Annals of Botany*, 2000, 85: 253-265.

[4] SÁNCHEZ J M, FERRERO V, ARROYO J, *et al.* Patterns of style polymorphism in five species of the south African genus *Nivenia* (Iridaceae)[J]. *Annals of Botany*, 2010, 106: 321-331.

[5] RODRIGUES E B, CONSOLARO H. Atypical distyly in *Psychotria goyazensis* Mull. Arg. (Rubiaceae), an intramorph self-compatible species [J]. *Acta Botanica Brasílica*, 2013, 27: 155-161.

[6] ARROYO J, BARRETT S C H. Discovery of distyly in *Narcissus* (Amaryllidaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2000, 87: 748-751.

[7] BARRETT S C H. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond[J]. *The Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 2002, 358: 991-1 004.

[8] ARROYO M T K, PACHECO D A, AGUILERA P. Floral allocation at different altitudes in highly autogamous alpine *Chaetanthera euphrasioides* (Asteraceae) in the central Chilean Andes[J]. *Alpine Botany*, 2013, 123:7-12.

[9] BARRETT S C H, RICHARDS J H. Heterostyly in tropical plants[M]//PRANCE G, GOTTSBERGER G. Reproductive Systems and Speciation in Tropical Woody Plants. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 1990, 55: 35-61.

[10] HADDADCHI A. Stylar polymorphism, reciprocity and incompatibility systems in *Nymphoides montana* (Menyanthaceae) endemic to southeastern Australia[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2013, 299: 389-401.

[11] LLOYD D G. Evolution towards dioecy in heterostylous populations[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 1979, 31:71-80.

[12] PAILLER T, HUMEAU L, THOMESON J D. Distyly and heteromorphic incompatibility in oceanic island species of *Erythroxylum* (Erythroxylaceae)[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 1998, 213: 187-198.

[13] BARRETT S C H, HARDER L D. The evolution of polymorphic sexual systems in daffodils (*Narcissus*) [J]. *New Phytologist*, 2004, 165: 45-53.

[14] DE VOS J M, KELLER B, ISHAM S T, *et al.* Reproductive implications of herkogamy in homostylous primroses: variation during anthesis and reproductive assurance in alpine environments[J]. *Functional Ecology*, 2012, 26:854-865.

[15] GROSSENBACHER D, RUNQUIST R B, GOLDBERG E E, *et al.* Geographic range size is predicted by plant mating system[J]. *Ecology Letters*, 2015,18:706-713.

[16] SAMPSON D A, KREBS R A. Quantitative evaluation of reciprocal herkogamy in the distylous species, *Hedyotis caerulea* (Rubiaceae) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2012, 298:1 361-1 370.

[17] HERRERA C M, CASTELLANOS M C, MEDRANO M. Geographical context of floral evolution: Towards an improved research programme in floral diversification [M]//HARDER L D, BARRETT S C H. Ecology and Evolution of Flowers. UK. *Oxford University Press*. 2006: 278-294.

[18] THOMPSON J N. The Geographic Mosaic of Coevolution [M]. *Chicago University of Chicago Press*, 2005.

[19] PAILLER T, THOMPSON J D. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Réunion Island[J]. *American Journal of Botany*, 1997, 84: 315-327.

[20] ZHAO Z G, WANG Y K. Selection by pollinators on floral traits in generalized *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae) along altitudinal gradients [J]. *PLoS One*. 2015, 10: e0118299. doi:10.1371/ journal.pone.0118299,

[21] BRYN R, JACQUEMYN H. Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris*[J]. *Annals of Botany*, 2015, 115: 27-39.

[22] DE VOS J M, HUGHES C E, SCHNEEWEISS G M, *et al.* Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281: 20140075.

[23] KELLER B, DE VOS J M, CONTI E. Decrease of sexual organ reciprocity between heterostylous primrose species, with possible functional and evolutionary implications[J]. *Annals of Botany*, 2012, 110: 1 233-1 244.

[24] CONTRERAS P S, ORMELAS J F. Reproductive conflicts of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) a distylous shrub of a tropical cloud forest in Mexico[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 1999, 219: 225-241.

[25] LIU S J, WU L Y, HUANG S Q. Shortened anther-stigma distance reduces compatible pollination in two distylous *Primula* species[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2015, doi: 10.1093/jpe/rtv049

[26] HARGREAVES A L, WEINER J L, ECKERT C G. High-elevation range limit of an annual herb is neither caused nor reinforced by declining pollinator service[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103:572-584.

[27] MCKEE J, RICHARDS A J. The effect of temperature on reproduction in five *Primula* species[J]. *Annals of Botany*, 1998, 82: 359-374.

(编辑:潘新社)