

连翘花柱二型的繁育系统特征研究

孙淑范, 李佳欣, 孙霞玲, 郭 杰, 张 勃*

(甘肃农业大学 草业学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 兰州 730070)

摘 要: 花柱二型是植物雌雄蕊交互异位的一种花多态现象。该研究以花柱二型植物连翘(*Forsythia suspensa*)为材料, 通过检测其交配系统特征, 比较两花型的胚珠产量、花粉质量及活力特性, 以探讨花柱二型连翘两花型的功能性别分化及其进化意义。结果表明: 连翘自交和型内异交坐果率均极低($< 12.12\%$), 主要以型间交配为主。长柱型个体的单花胚珠数量为(26.86 ± 0.37)个, 显著高于短柱型花, 单花花粉干重为(0.47 ± 0.02)mg, 显著低于短柱型的(0.60 ± 0.02)mg; 短柱型连翘的花药含水量为($75.97 \pm 0.82\%$), 显著高于长柱型的($73.18 \pm 0.61\%$)。长柱型个体的花粉活力总体高于短柱型, 其花粉寿命也更长。研究表明, 连翘两花型的雌雄性繁殖投入存在显著分异, 长柱型个体更易于接受花粉, 通过种子实现其适合度, 表现出偏雌的功能性别; 短柱型个体更易于通过花粉实现其适合度, 表现为偏雄的功能性别。

关键词: 连翘; 花柱异型; 繁殖; 功能性别; 适合度; 花粉干重; 性分配

中图分类号: Q944.2; Q944.4

文献标志码: A

Study on Characteristics of Breeding System in Distylous *Forsythia suspensa*

SUN Shufan, LI Jiaxin, SUN Xialing, GUO Jie, ZHANG Bo*

(College of Grassland Science, Gansu Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Ecosystem of Ministry of Education, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Distyly is a floral polymorphism, characterized by a reciprocal positioning between stigmas and anthers in different individuals. In this study, we employed *Forsythia suspensa* to explore divergence in functional gender of two floral morphs and evolutionary significance of the distyly, by determining characteristics of mating system and comparing ovule number, pollen dry weight, pollen viability and longevity between two sexual morphs. The results showed that the species has heteromorphic incompatibility system, with the extremely low fruit set by selfing and intramorph-pollination. The ovule number was (26.86 ± 0.37) in the long-styled morph, significantly higher than that in the short-styled morph. The dry weight of pollen per flower was (0.47 ± 0.02) mg in long-styled morph, significantly lower than (0.60 ± 0.02) mg of the short-styled one. The content of water in anther was significantly different between two morphs, which in short-styled was significantly higher than in long-styled. Overall, pollen viability of the short-styled form was significantly lower than that in the long-styled, so did pollen longevity. In conclusion, it was indicated that the relatively reproductive input in two sexual functions differed between two morphs. The long-styled was female-biased, realizing its fitness to larger extent by ovules, whereas the short-styled was male-biased, realizing the fitness largely by exporting pollen.

Key words: *Forsythia suspensa*; heterostyly; reproduction; functional gender; fitness; pollen dry weight; sexual allocation

收稿日期: 2020-10-20; 修改稿收到日期: 2021-01-20

基金项目: 国家自然科学基金(31960349, 41461014)

作者简介: 孙淑范(1997—), 女, 研究生, 研究方向为植物繁殖生态。E-mail: sunshfan@163.com

* 通信作者: 张 勃, 副教授, 硕士研究生导师, 研究方向为植物繁殖生态与生物多样性。E-mail: zbsonny@163.com

植物繁育系统是指控制一个种群异交或自交相对频率的各种生理和形态机制^[1],代表了影响后代遗传组成的所有有性特征^[2]。这些特征主要包括花部综合特征、各性器官的寿命、花开放式样、自交亲和程度以及交配系统等^[3]。植物花柱二型是一类受遗传控制的花多态现象,指在一个种群中同时存在柱头高度与花药位置交互异位的两种花型个体^[4],即长柱型与短柱型。长柱型花的柱头位于花冠筒口,花药位于花冠筒中部;相反,短柱型花的花药位于花冠筒口,而柱头位于花冠筒中部^[5-6]。

植物花柱异型性系统的演化及其适应性是植物进化生态学领域关注的主要问题。花柱二型植物雌雄性器官的交互式对应特征,有利于型间(异型)授粉的发生,传统地被认为是一种在花形态上避免自交的机制^[7]。但是,后来的研究表明多数花柱二型植物可以通过生理上的自交不亲和避免自交^[8-9],而两花型间的柱头和花药的精确对位,能通过花粉在传粉者身上的隔离有效降低型内花粉的沉积,提高型间的传粉效率,促进两花型的雌、雄性适合度实现^[10-12]。因此,植物花柱二型的进化主要是为了避免雌雄功能的干扰^[13],是一种将雌、雄性适合度最大化的适应机制^[13-14],从某种意义上可认为是植物性别分化的一种初级形式^[15]。

连翘(*Forsythia suspensa*)为木犀科连翘属落叶灌木,花两性,是典型的花柱二型植物^[16]。前人对连翘的研究主要集中在其生物学活性和药理作用^[17-18]以及繁育栽培技术等方面^[19],对其繁殖生物学和进化生态学研究鲜有报道^[20]。Ruan^[16]对连翘花柱二型的花部结构及交配系统特征进行了研究,但并未对其适应意义作更深入的研究与探讨。本研究通过检测连翘的交配系统,比较两花型的胚珠产量、花粉质量及活力特性,分析了不同花型个体雌雄性别的繁殖投入及功能性别分化,探讨了花柱二型连翘的繁育系统特征及其进化意义。具体地,回答以下 2 个问题:(1) 连翘花柱二型表现出怎样的交配系统特征?(2) 两花型的雌、雄性繁殖投入及繁殖成效是否发生分异?

1 材料和方法

1.1 试验材料

本研究以人工种植的连翘(*Forsythia suspensa*)为试材,其两型个体的花部结构如图 1 所示。试验区内,长柱型与短柱型个体呈混合分布状态,且两型个体的数量比值接近 1 : 1。

1.2 试验方法

1.2.1 交配系统检测 在健康且花期一致的盛花期植株上选择发育正常的待开放花蕾(未散粉)若干(> 260 朵),标记并套袋。两花型单株上均设置自交、型内异交和型间异交 3 种不同的人工授粉处理,每处理各 60 朵花;同时,标记 60 朵花作为对照(开放授粉)。另外,两花型植株上各另选 20 朵花,在开放前套袋,判断其是否存在主动自交现象。开花后 1 个月,统计各处理的坐果率。

1.2.2 花柱二型连翘花的胚珠计数 随机摘取盛花期亟待开放的两花型连翘花蕾各 200~300 朵。带回实验室在解剖镜下进行胚珠计数。

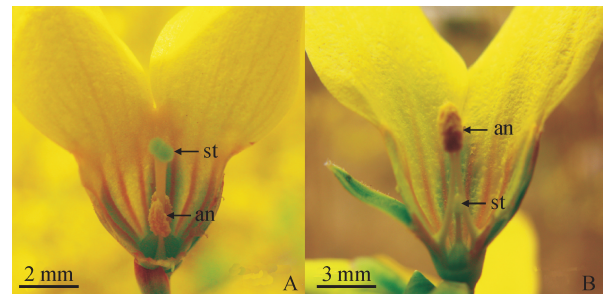
1.2.3 花药含水量及花粉干重测定 在盛花期,随机选取两花型植株各 10 株,采集含苞待放的花蕾。每 20~30 朵花为一个样,共采集 28 个样(两花型各 14 个)。每个样剥取未开裂的花药,称其总鲜重;再将其置于已干燥并称重的可密封称量瓶中并称量总重;将装有花药的密封称量瓶在 65~75 ℃ 的条件下烘 8~10 h,恒重后称量总干重;然后,将烘干后的花药转入 30~50 目的漏筛中用无水乙醇洗涤 5~6 次,清洗掉花粉粒后,将花粉囊壳装入称量瓶(已称重)并在 75 ℃ 的条件下烘 5 h,恒重后称其干重。最后,计算花粉干重及花药含水量。

单枚花药的花粉干重(mg) = 单枚花药的干重 - 单枚花粉囊壳干重

花药含水量(%) = (花药鲜重 - 花药干重) / 花药鲜重 × 100%

1.2.4 花粉活力和寿命的测定 在开花期分批随机采集即将开放的小花(两花型各不少于 30 朵),共采集 3 批。用镊子剥取花药,待检测。

采用 0.5% MTT 染色法。用解剖针针尖蘸取



A. 长柱型花; B. 短柱型花; st. 柱头; an. 花药

图 1 连翘两花型的花部结构特征

A. Long-styled flower; B. Short-styled flower; st. Stigma; an. Anther

Fig. 1 Construction of two flower morphs in distyled *Forsythia suspensa*

少量之前采集到的花粉置于载玻片上,加 1 滴 MTT 溶液,在光学显微镜下观察,统计有生活力(被染成红色的花粉)和无生活力(未被染色的花粉)的花粉粒百分率。镜检观察时,每朵花的花药取 3 个样,每个样选取 3 个视野,每个视野至少含 40 粒以上花粉,每隔 6~12 h 测定其花粉活力,直到花粉全部失去活性为止。

1.3 数据处理

不同花型单花胚珠数、花药鲜重、花粉干重以及花药含水量间的差异用一般线性模型(linear model, LM)进行分析,花型为固定因子。各处理坐果率为坐果数与各处理总花数的比值,处理间的差异性用卡方检验(Chi-Square)分析。两花型花粉活力及其花粉寿命的差异(通过花型与花粉离体时间的互作项检测)采用广义混合线性模型(generalized linear mixed model, GLM)进行分析,其中花型和离体时间(小时)为固定因子,采样批次为随机因子。所有统计分析应用 R2.14.0 软件^[21]进行。

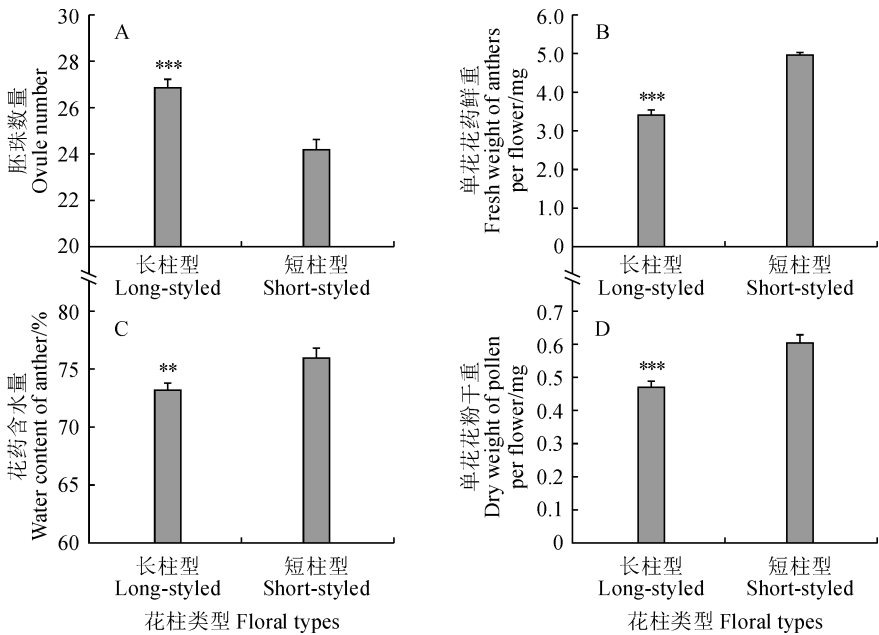
2 结果与分析

2.1 连翘胚珠产量、花粉质量及活力的型间差异

连翘长柱型与短柱型花的胚珠数量、花药鲜重和含水量以及花粉干重均存在显著差异(图 2)。长

柱型个体(n = 215)的单花胚珠数量为(26.86 ± 0.37)个,显著高于短柱型(n = 210)的(24.19 ± 0.43) (t = 4.72, P < 0.001;图 2,A)。短柱型花(n = 15)的单花花药鲜重为(4.95 ± 0.07)mg,花粉干重为(0.60 ± 0.02)mg,均显著高于长柱型个体(n = 14)的(3.41 ± 0.13)mg (t = 10.87, P < 0.001;图 2,B)与(0.47 ± 0.02)mg(t = 4.17, P < 0.001;图 2,D)。此外,两花型个体皆具有较高的花药含水量(> 70%),并存在显著的型间差异,短柱型个体(n = 15)的花药含水量为(75.97 ± 0.82)%,显著高于长柱型(n = 14)的(73.18 ± 0.61)%(t = 2.68, P = 0.01;图 2,C)。

连翘两花型花的花粉活力及其寿命表现出明显的型间差异(图 3)。两花型个体的花粉活力均随离体时间增加呈现出先升高后降低的变化趋势,但其随时间的变化格局存在显著差异(P = 0.002)。两型个体的花粉活力均在散粉 6 h 后达到最高(80.12%),随后逐渐降低,在离体 72 h 后降至 20%(图 3)。长柱型个体花的花粉活力在刚散粉时为(64.34 ± 5.59)%,散粉后 20 h 内一直维持在 70%以上;短柱型个体花的花粉活力在刚散粉时与长柱型相当(71.62 ± 5.89)%,散粉后 20 h 降至 50%。总体上,在散粉后 10~32 h 内,长柱型个体花的花



. P < 0.01; *. P < 0.001;下同

图 2 连翘两型花的胚珠数量(A)、花药鲜重(B)和含水量(C)以及花粉干重(D)的比较(平均值±标准误)

. P < 0.01; *. P < 0.001; The same as below

Fig. 2 Comparisons of ovule number (A), anthers' fresh weight (B) and water content (C), and pollen dry weight (D) of two types of flowers in *F. suspensa* (mean ± SE)

粉活力显著高于短柱型的($P < 0.001$)。

2.2 不同授粉处理对两花型坐果率的影响

不同授粉处理对连翘两花型个体的坐果率有显著影响(图 4, A、B)。2 年的研究结果均显示,两型个体间授粉的坐果率最高,自然授粉的坐果率居中,型内异交和自交的坐果率最低,两年度均低于 10%。另外,在同一交配方式下,分别以两花型个体为母本其坐果率也存在显著差别。型间授粉时,以短柱型个体为母本的坐果率两年度分别为(88.52 ± 4.67)%和(77.78 ± 7.73)%,显著高于以长柱型个体为母本($P < 0.001, \chi^2 = 7.322; P = 0.03, \chi^2 = 4.943$)。但是,在自然授粉条件下,以长柱型作母本的坐果率高于短柱型的,两年度中仅一年差异显著($P = 0.03, \chi^2 = 4.807$)。

3 讨 论

3.1 连翘花粉寿命及其含水量特性的型间分异

植物的花粉含水量与花粉活力和花粉寿命密切

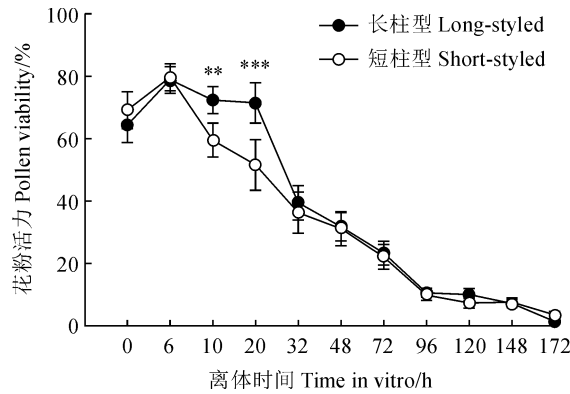
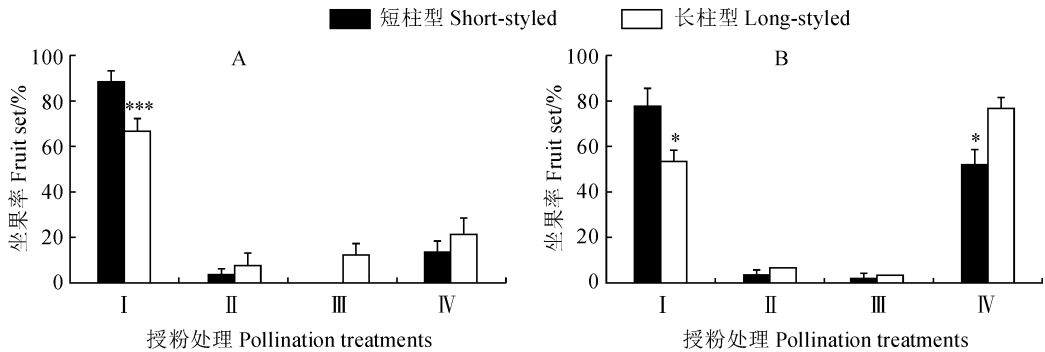


图 3 连翘两型花的花粉活力及其寿命(平均值±标准误)
Fig. 3 Viability and longevity of pollens in two sexual morphs of *F. suspensa* (mean ± SE)

相关,因此能影响植物的传粉效率及繁殖对策的选择^[22]。依据 Firon 等^[22]有关花粉含水量与花粉耐脱水性关系理论,含水量低于 30% 的花粉为“部分脱水型”花粉(partially dehydrated pollen, PDP),也称为“耐干旱型花粉”(desiccation tolerant);而含水量高于 30% 的花粉为“部分水合”花粉(partially hydrated pollen, PHP),也称为“脱水敏感型花粉”(desiccation sensitive)。大多数脱水敏感型花粉缺乏保水机制,其活力寿命相对较短,若这类花粉未能及时落置到柱头,将会迅速脱水死亡。本研究结果表明,连翘两花型花药含水量均高于 70%,为脱水敏感型花粉;相比较而言,长柱型花粉含水量显著低于短柱型,相应地,长柱型个体的花粉活力总体高于短柱型,并能在高活力水平维持相对较长的时间,表明花粉含水量可能对花粉活力和寿命维持有显著影响。此外,花粉活力与寿命的型间差异也可能与两型花结构的差异有关。连翘长柱型花的花药隐藏于花冠筒内部,其花粉不易被带出完成授粉,水分也不易散失;短柱型的花药暴露于花冠筒之上,花粉易于散出,同时其水分散失更快。因此,短柱型花的花粉需要有相对较高的含水量来维持其花粉活力,而长柱型花的花粉虽然含水量较低,但因其水分不易散失,具有相对更长的寿命,如此可以弥补其授粉机会相对较低的不足,从而保障其雄性适合度的实现。

3.2 连翘花柱二型的繁殖成效与功能性别分化

花柱异型被认为是植物雌雄异体性别分化的中间形态,其主要功能是为避免完全花的雌性功能干扰^[23-24]。当花柱二型植物两花型间的传粉(花粉流)不对等或繁殖成效存在差异时,其性分配格局将发生变化^[25],即繁殖资源在两性功能上的相对投入出现型间差异,最终可能导致二者的功能性别出现分



I. 型间异交; II. 型内异交; III. 自交; IV. 自然授粉; A, 第 1 年; B, 第 2 年
图 4 连翘两花型个体在不同授粉条件下的坐果率(平均值±标准误)
I. Inter-morph crossing; II. Intra-morph crossing; III. Selfing; IV. Open pollination; A, The first year; B, The second year
Fig. 4 Fruit set of two morphs in *F. suspensa* under different pollination treatments (mean ± SE)

化^[26-29]。一般认为,长柱型个体因柱头凸出能更有效地接受花粉,表现为偏雌的(female-biased)性别功能,短柱型个体比长柱型更容易输出花粉,表现为偏雄的(male-biased)性别功能^[30-31]。本研究表明,连翘短柱型个体的单花花粉产量(干重)显著高于长柱型,而单花的胚珠数显著低于长柱型;也就是说,花粉质量(花粉干重)与胚珠比在两型间存在明显差异,短柱型个体相对于长柱型具有偏雄的繁殖投入,即偏雄的潜在功能性别(potential functional gender);长柱型个体相对短柱型具有偏雌的繁殖投入,即偏雌的潜在功能性别^[32]。

本研究显示,连翘与多数花柱二型植物类似,具有自交和型内交配不亲和系统(heteromorphic incompatibility)^[33-34];两花型个体的雌性繁殖成效存在显著的型间差异,并随传粉环境改变而发生变化。在开放授粉条件下,长柱型连翘作为母本的雌性繁殖成效显著高于短柱型;也就是说,长柱型连翘个体主要通过胚珠实现其适合度,而短柱型更多地通过提供花粉实现其适合度。有研究显示,花柱二型植物在花粉限制(或访花频率较低)的情况下,两型间

的花粉传递更多的由短柱型授于长柱型^[35-37],即长柱型个体更易于接受花粉而实现雌性适合度^[27, 38]。因此,长柱型连翘相对较高的雌性繁殖成效,可能与开放授粉条件下的花粉限制有关。相反地,在人工授粉条件下,长柱型连翘作为母本,其坐果率显著低于短柱型个体。这可能是因为长柱型个体较短柱型产生更多的胚珠,在人工辅助(充分)授粉条件下,其所有胚珠能实现受精并发育;如此情况下,长柱型个体较短柱型个体更容易发生营养资源匮乏,从而导致落果^[39],降低其坐果率。无论如何,花柱二型植物两花型间繁殖成效和功能性别的分异并未表现出一致的规律性。例如,茜草科植物 *Arcytophyllum* 属的近 10 个物种,其短柱型个体具有较高的结籽率,表现出偏雌的功能性别,而长柱型个体能更有效地输出花粉,表现出偏雄的功能性别^[40]。同样地,该科植物 *Palicourea demissa*^[41]、紫草科琴颈草属植物 *Amsinckia grandiflora*^[42]、虎耳草科植物 *Jepsonia malvifolia*^[43-44] 以及报春花属植物 *Primula obconica*^[32, 45] 等,两花型个体间也表现出类似的功能性别分化。

参考文献:

- [1] HEYWOOD V H. Plant Taxonomy[M]. London: Edward Arnold Ltd, 1976.
- [2] WYATT R. Pollinator-Plant Interactions and the Evolution of Breeding Systems[M]//REAL L. Pollination Biology. Orlando: Academic Press, 1983: 51-95.
- [3] 何亚平, 刘建全. 植物繁育系统研究的最新进展和评述[J]. 植物生态学报, 2003, 27(2): 151-163.
HE Y P, LIU J Q. A review on recent advances in the studies of plant breeding system[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2003, 27(2): 151-163.
- [4] BARRETT S C H. Heterostylous Genetic Polymorphisms: Model Systems for Evolutionary Analysis[M]//BARRETT S C H. Evolution and Function of Heterostyly. Berlin: Springer, 1992: 1-29.
- [5] BARRETT S C H, JESSON L K, BAKER A M. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants [J]. Annals of Botany, 2000, 85: 253-265.
- [6] MASSINGA P H, JOHNSON S D, HARDER L D. Heteromorphic incompatibility and efficiency of pollination in two distylous *Pentstemon* species (Rubiaceae)[J]. Annals of Botany, 2005, 95(3): 389-399.
- [7] GANDERS F. The biology of heterostyly[J]. New Zealand Journal of Botany, 1979, 17(4): 607-635.
- [8] PAILLER T, THOMPSON J D. Distyly and variation in heteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Reunion Island[J]. American Journal of Botany, 1997, 84(3): 315-327.
- [9] FAIVRE A E, MCDADE L A. Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly[J]? American Journal of Botany, 2001, 88(5): 841-853.
- [10] 阮成江, 姜国斌. 雌雄异位和花部行为适应意义的研究进展[J]. 植物生态学报, 2006, 30(2): 210-220.
RUAN C J, JIANG G B. Adaptive significance of herkogamy and floral behavior[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2006, 30(2): 210-220.
- [11] BRYN R, JACQUEMYN H, HERMY M. Impact of mate availability, population size, and spatial aggregation of morphs on sexual reproduction in a distylous, aquatic plant[J]. American Journal of Botany, 2007, 94(1): 119-127.
- [12] 孙 杉, 操国兴, 罗燕江, 等. 花柱卷曲性的维持及功能性别特化[J]. 植物生态学报, 2010, 34(7): 827-838.
SUN S, CAO G X, LUO Y J, et al. Maintenance and functional gender specialization of flexistylus[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(7): 827-838.
- [13] 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.
- [14] CASTRO C C, OLIVEIRA P E A M, ALVES M C. Breeding system and floral morphometry of distylous *Psychotria* L. species in the Atlantic rain forest, SE Brazil[J]. Plant Biology, 2010, 6(6): 755-760.

- [15] 周伟,王红. 被子植物异型花柱及其进化意义[J]. 植物学报, 2009, **44**(6): 742-751.
ZHOU W, WANG H. Heterostyly in angiosperms and its evolutionary significance[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2009, **44**(6): 742-751.
- [16] RUAN C J. Distyly in *Forsythia suspensa* (Oleaceae)[J]. *Guihaia*, 2008, **28**(2): 143-147.
- [17] 张炜,张汉明,郭美丽,等. 连翘的药理学研究[J]. 中国现代应用药学, 2000, **17**(1): 7-10.
ZHANG W, ZHANG H M, GUO M L, *et al.* Pharmacological study of *Forsythia suspensa* [J]. *Chinese Journal of Modern Applied Pharmacy*, 2000, **17**(1): 7-10.
- [18] WANG Z Y, XIA Q, LIU X, *et al.* Phytochemistry, pharmacology, quality control and future research of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl: a review[J]. *Journal of Ethnopharmacology*, 2017, **210**: 318-339.
- [19] 董诚明,陈随清,王伟丽. 连翘繁殖方法研究初探[J]. 中医学报, 2005, **20**: 26-27.
DONG C M, CHEN S Q, WANG W L. A study on propagating method of *Forsythia suspensa* [J]. *Journal of Chinese Medicine*, 2005, **20**: 26-27.
- [20] 李进宇,张志翔,尹五元. 连翘花的结构与繁育系统研究[J]. 西北植物学报, 2006, **26**(8): 1 548-1 553.
LI J Y, ZHANG Z X, YIN W Y. Flower structure and reproduction system of *Forsythia suspensa* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, **26**(8): 1 548-1 553.
- [21] R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing[M]. Vienna: Austria R Foundation for Statistical Computing, 2011.
- [22] FIRON N, NEPI M, PACINI E. Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning[J]. *Annals of Botany*, 2012, **109**(7): 1 201-1 214.
- [23] BARRETT S C H. The evolution of plant sexual diversity[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2002, **3**: 274-284.
- [24] SAKAI S, TOQUENAGA Y. Heterostyly: speciation within a species[J]. *Population Ecology*, 2004, **46**(3): 253-262.
- [25] CARLOS G-R. Asymmetry in pollen flow promotes gender specialization in morphs of the distylous neotropical herb *Arcytophyllum lamarum* (Rubiaceae)[J]. *Evolutionary Ecology*, 2008, **22**(6): 743-755.
- [26] CHARNOW E L. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1979, **76**(5): 2 480-2 484.
- [27] BRUNET J. Sex allocation in hermaphroditic plants[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1992, **7**(3): 79-84.
- [28] LLOYD D G, WEBB C J. The Evolution of Heterostyly [M]//BARRETT S C H. Evolution and Function of Heterostyly. Berlin: Springer, 1992: 151-178.
- [29] PANNELL J R. Gender specialization and stigma-height dimorphism in Mediterranean *Lithodora fruticosa* (Boraginaceae)[J]. *Plant Biology*, 2017, **20**: 112-117.
- [30] CASPER B B. The Application of Sex Allocation Theory to Heterostylous Plants[M]//BARRETT S C H. Evolution and Function of Heterostyly. Berlin: Springer, 1992: 209-223.
- [31] 黄双全,郭友好. 传粉生物学的研究进展[J]. 科学通报, 2000, **45**(3): 225-237.
HUANG S Q, GUO Y H. Advances in pollination biology [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2000, **45**(3): 225-237.
- [32] MCCALL C. Gender specialization and distyly in Hoary Puccoon, *Lithospermum croceum* (Boraginaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1996, **83**(2): 162-168.
- [33] NICHOLLS M S. Population composition, gender specialization, and the adaptive significance of distyly in *Linum perenne* (Linaceae)[J]. *New Phytologist*, 1986, **102**: 209-217.
- [34] STEHLIK I, CASPERSEN J P, BARRETT S C H. Spatial ecology of mating success in a sexually polymorphic plant[J]. *Proceedings. Biological Sciences*, 2006, **273**(1 585): 387-394.
- [35] BEACH J H, BAWA K S. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly[J]. *Evolutionary Ecology*, 1980, **34**(6): 1 138-1 142.
- [36] GONZÁLEZ C, ORNELAS J F, JIMÉNEZ L. Between-year changes in functional gender expression of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae), a distylous, hummingbird-pollinated shrub[J]. *Annals of Botany*, 2005, **95**(2): 371-378.
- [37] ROSSUM F V, SOUSA S C D, TRIEST L. Morph-specific differences in reproductive success in the distylous *Primula veris* in a context of habitat fragmentation[J]. *Acta Oecologica*, 2006, **30**(3): 426-433.
- [38] 邵剑文,张文娟,张小平. 濒危植物安徽羽叶报春两种花型的繁育特性及其适应进化[J]. 生态学报, **21**: 6 410-6 419.
SHAO J W, ZHANG W J, ZHANG X P. Reproductive characteristics and adaptive evolution of pin and thrum flowers in endangered species, *Primula merrillian* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **21**: 6 410-6 419.
- [39] 赵学杰,谭敦炎. 种子植物的选择性败育及其进化生态意义[J]. 植物生态学报, 2007, **31**(6): 1 007-1 018.
ZHAO X J, TAN D Y. Selective abortion and its evolutionary, ecological significance in seed plants[J]. *Chinesse Journal of Plant Ecology*, **31**(6): 1 007-1 018.
- [40] WOLFF D, LIEDE-SCHUMANN S. Evolution of flower morphology, pollen dimorphism, and nectar composition in *Arcytophyllum*, a distylous genus of Rubiaceae[J]. *Organisms Diversity and Evolution*, 2007, **7**(2): 106-123.
- [41] VALOIS-CUESTA H, SORIANO P J, ORNELAS J F. Gender specialization in *Palicourea demissa* (Rubiaceae), a distylous, hummingbird-pollinated treelet[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2012, **298**(5): 975-984.
- [42] ORNDUFF R. The reproductive system of *Amsinckia grandiflora*, a distylous species[J]. *Systematic Botany*, 1976, **1**(1): 57-66.
- [43] ORNDUFF R. Heteromorphic incompatibility in *Jepsonia malvifolia* [J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1970, **97**(5): 258-261.
- [44] ORNDUFF R. The reproductive system of *Jepsonia malvifolia* [J]. *Evolutionary Ecology*, 1971, **25**: 300-311.
- [45] PAMELA V, DOWRICK J. Heterostyly and homostyly in *Primula obconica* [J]. *Heredity*, 1956, **10**(2): 219-236.