

引用格式: 焦芳芳, 赵伟, 阿依古丽·阿卜杜热伊木, 等. 早春不稳定传粉环境中新疆郁金香混合交配系统中的自交策略[J]. 西北植物学报, 2024, 44(6): 0987-0994. [JIAO F F, ZHAO W, Ayiguli A, et al. Selfing strategy in the mixed mating system of *Tulipa sinkiangensis* in unstable pollination environment in early spring[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(6): 0987-0994.] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.20230726

早春不稳定传粉环境中新疆郁金香 混合交配系统中的自交策略

焦芳芳¹, 赵伟², 阿依古丽·阿卜杜热伊木^{1,3}, 张爱勤^{1*}

(1 新疆大学 生命科学与技术学院, 生物资源与基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830017; 2 乌鲁木齐市林业有害生物防治检疫站 米东分站, 乌鲁木齐 831400; 3 库车市第四中学, 新疆阿克苏 842000)

摘要 【目的】在不确定传粉环境中, 两性花植物常常具有潜在自交能力, 鉴于自交的交配代价, 进行不同环境下自交策略研究, 对深入理解植物交配系统的演化具有重要意义。【方法】以早春短命植物新疆郁金香为研究对象, 通过野外观测及人工控制试验对自然居群的开花习性、传粉者类群、散粉动态、自花粉传递模式和交配系统等进行研究, 以探讨早春不稳定传粉环境中植物的自交策略。【结果】(1) 新疆郁金香自然种群 4 月上旬或中旬开花, 单花期 5~6 d, 白天开放晚上闭合, 花粉的释放从外轮开始, 由下到上呈拉链条次序呈现。(2) 传粉者主要为蜂类和食蚜蝇, 访花频率普遍较低, 且年份间存在较大差异, 但结实率普遍较高。(3) 控制授粉试验表明, 居群为异交为主, 部分自交亲和的混合性交配系统。傍晚花闭合时雄蕊的自主运动促进了柱头的自花授粉, 这一传粉模式促进了竞自交的发生, 但大量自花粉的落置发生在开花后的第 4 天, 占自花粉总落置量的 50.22%, 为一种延迟自交机制。【结论】在传粉受限的情况下, 新疆郁金香的竞自交和延迟自交促进柱头的花粉落置, 这种集异交、竞自交和延迟自交为一体的交配策略灵活地应对了早春不稳定的传粉环境, 是对早春低温度条件下不确定传粉服务的一种适应, 也是早春短命植物的一种繁殖保证对策。

关键词 新疆郁金香; 早春短命植物; 雄蕊移动; 延迟自交; 竞自交

中图分类号 Q948; S682.263 **文献标志码** A

Selfing strategy in the mixed mating system of *Tulipa sinkiangensis* in unstable pollination environment in early spring

JIAO Fangfang¹, ZHAO Wei², Ayiguli Abudureyimu^{1,3}, ZHANG Aiqin^{1*}

(1 Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, School of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830017, China; 2. Urumqi Forest Pest Control and Quarantine Station Midong Sub-station, Urumqi 831400, China; 3 Kuche No. 4 Senior High School, Aksu, Xinjiang 842000, China)

Abstract [Objective] In unstable pollination environments, bisexual flowering plants often possess potential selfing ability. Given the mating cost of selfing, investigating selfing strategies in different environments are critical for the understanding of evolution of the mating systems. [Methods] To explore the selfing strategies of plants in the unstable pollination environments in early spring, we studied the flowering

收稿日期: 2023-11-14; 修改稿收到日期: 2024-01-04

基金项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金项目(2021D01C064); 新疆维吾尔自治区研究生科研创新项目(XJ2023G029)

作者简介: 焦芳芳(1994—), 女, 在读博士研究生, 主要从事植物繁殖生态学。E-mail: 395259936@qq.com

* 通信作者: 张爱勤, 教授, 博士生导师, 主要从事植物繁殖生态学及传粉生物学研究。E-mail: 1131646332@qq.com

habits, pollinator groups, pollen dispersal dynamics, self-pollen transfer patterns, and mating systems in a natural population of *Tulipa sinkiangensis*, an early spring ephemeral plant. [Results] (1) *T. sinkiangensis* bloomed in early or mid April, with a single flowering period of 5–6 days. Flowers opened during the day and closed at night. Pollen dispersal started from the outer and appeared in a zippered order from bottom to top. (2) The pollinators were mainly bees and syrphids. Visiting frequencies were low, with great fluctuation among years, but the fruiting rates were generally higher in natural populations. (3) In the unstable pollination environment in early spring, the population was mainly outbred and partly self-inbred, forming a mixed mating system. The autonomous stamens movement during the closing of flowers in the evening promoted the autonomous self-pollination, and the massive deposition of self-pollen occurred on the 4th day after flowering, accounting for 50.22% of the total autonomous self-pollen deposition. It was a delayed self-pollination pattern, although promoting the occurrence of competing selfing. [Conclusion] Under limited pollination, the competing and delayed selfing promotes pollen deposition in *T. sinkiangensis*. This mating strategy that combined outcrossing, competing selfing, and delayed selfing flexibly responds to the unstable pollination environment in the early spring. It is an adaptation to the unstable pollination services under the low temperature condition in the early spring, and also a reproductive assurance strategy for the early spring ephemeral plants.

Key words *Tulipa sinkiangensis*; spring ephemeral plant; stamen movement; delayed selfing; competing selfing

在植物的所有生活史特征中, 交配格局可能是对宏观进化影响最大的因素。Lande 和 Schemske 总结了自然种群中观察到的自交率, 发现在 0 或 1 这 2 个端点呈现明显的双峰频度分布^[1]。当把传粉媒介的因素考虑进去后发现, 动物传粉植物的异交率虽然也呈双峰图, 但比风媒传粉植物的异交率连续得多, 近 1/2 种的异交率为 20%~80%。这种不同的分布模式可能归因于传粉媒介的稳定程度。所以, 相对于风媒传粉, 生物传粉的不稳定性可能更有利于植物对混合交配系统的选择^[2]。在混合交配系统中, 自交在提供繁殖保障优势的同时, 又会使有害的隐性基因暴露出来引起近交衰退^[3]或种子折损^[4]等不利后果。因此, 混合交配系统的维持可能会迫使植物在繁殖保障与近交衰退之间做出某种权衡^[5]。这种权衡反过来又促进混合交配系统的多样性与复杂性, 如自交发生时期, 促进自交的方式等^[6-7]。

Lloyd 根据异花粉与自花粉达到柱头的相对时间, 将自交分为前自交、竞自交和延迟自交 3 种方式^[8]。相对于前两者, 延迟自交是异交机会丧失后的一种自动自花授粉现象, 发生在单花花期即将结束时, 通常不存在花粉和种子折损现象, 被认为是“两全其美”(best-of-both-worlds, BOBW) 的一种混合交配系统^[9]。但延迟自交常常因延长花的寿命而增加资源消耗, 当植物资源不足以满足所有胚珠受精时, 或者由于花末期的自然衰老引起柱头和花粉活力下降时, 同样会导致胚珠折损^[10]。而对一些异

交严重受限且胚珠较多的种, 花末期的短暂自花授粉可能也无法保证大量的胚珠同时受精。这些因素都可能使自交的方式变得复杂或灵活^[6-7, 11]。如在喜马拉雅兔白(*Podophyllum hexandrum*)中, 其单花期 4~5 d, 白天开放晚上闭合, 在闭合过程中通过花瓣和雄蕊向柱头的靠拢以实现自动自交, 但是柱头花粉数的急剧增加发生在第 3 天^[7]。而在尼泊尔象牙参(*Roscoea nepalensis*)中, 存在柱头收缩以降低雌雄异位和在柱头上形成液滴 2 种方式促进自交, 而且在开花后的第 2—4 天, 花仍具吸引传粉者的能力时就发生了上述的自动自交行为^[6]。然而, 由于同一植物中几乎不可能出现 2 种以上自交方式的预测, 使得研究者不太关注植物在自交组合上多样化的问题。但近年来, 在具有延迟自交的鸭跖草(*Commelina communis*)中发为避免种间传粉干扰而频繁发生的前自交现象^[12], 反映了自交方式和自交组合上的多样化。

新疆郁金香(*Tulipa sinkiangensis*)为荒漠环境中的一种早春短命植物, 因为早春温度较低, 传粉者匮乏, 常常处于一种不稳定的传粉环境, 呈现自交或混合性交配系统类型。前期, 对 1 个新疆郁金香自然居群的传粉昆虫进行多年观测, 发现花期传粉者在年份间波动很大, 但居群的结实率比较稳定, 普遍较高。尽管该植物被报道为混合交配系统, 但其如何实现自交, 有怎样的交配组合或自交策略等并不清楚。为此, 笔者在对新疆郁金香已有调查基础上, 对其自然居群的开花习性、传粉者类群、散粉动

态、自花粉传递模式和交配系统等进行研究,以探讨早春不稳定传粉环境中植物的自交策略。新疆郁金香为新疆的特有种,具有优良园艺性状,同时也是一种重要的药用植物,具有很高的观赏价值和经济价值^[13]。由于过渡放牧和滥采滥挖及恶劣的环境条件等影响,新疆郁金香受到威胁而急剧减少,目前已被列为濒危植物^[14]。进行该植物交配系统的研究,可为新疆郁金香的物种保护及被子植物自交组合多样性深入研究奠定基础。

1 材料和方法

1.1 研究材料和地点

新疆郁金香(*Tulipa sinkiangensis*)为百合科郁金香属的一种多年生早春短命植物,是在新疆天山北麓形成的特有种,生长在山前或平原荒漠的砾石环境中,为一种优质的花卉资源植物。该植物株高10~20 cm,地下鳞茎为卵圆形,叶长披针形,边缘具波纹。每年3月中旬开始萌芽,4月初或上旬始花,5月下旬果实成熟,6月中旬地上部分全部枯萎死亡。研究地位于新疆乌鲁木齐市郊区(87°37'54"E,43°44'8"N,海拔980 m,图1),具典型的温带荒漠气候条件。



图1 新疆郁金香研究居群

Fig. 1 The natural population *T. sinkiangensis*

1.2 开花习性与开花动态

盛花期,在自然居群中随机标记一定数量即将开放的花苞,进行开花动态与开花习性的观测,包括花的开放和闭合现象、花药的开裂方式与散粉动态、花持续开放时间,以及花开合过程中雄蕊群的移动或开合情况等。同时,对开花物候进行记载。

由于雄蕊群在移动或开合过程中其直径会发生变化,为检测雄蕊移动的自主性,另外标记待开的花40朵,20朵进行去花瓣处理,20朵不去花瓣为对照,分别对去花瓣和不去花瓣处理的两类花进行雄蕊群直径的测量,查明雄蕊的移动是否受花瓣开合

的影响。具体方法:在开花当天的10:00—20:00(花的1个开放与闭合周期)和第2天的10:00—20:00 2个开花周期,每隔1 h用游标卡尺测量1次标记花的雄蕊群直径,测量时以雌蕊为圆心,从3个不同的方向分别测量雄蕊群的直径,取3次的平均值作为该朵花在该时段的雄蕊群直径。

1.3 传粉者类群及访花动态

为调查年份间昆虫的访花情况,在不同年份的盛花期,标记一定数量的植株,记录访花昆虫的种类、访花行为,以及被访花的数量,比较年份间的访花频率。访花频率=被访花朵数/(被观察的花朵数×时间)。

1.4 传粉模式及柱头花粉落置

在盛花期,随机标记105朵即将开放的花苞,进行以下处理:(1)柱头自花粉落置的检测:选定60朵标记花苞,开花前套袋,在开花后第2天、第3天、第4天和第5天早上10:00(分别为第1—4天晚上花闭合时滞落的花粉),分别采集15朵花,用明胶将柱头上的花粉分别粘附到载玻片上,制作临时装片(装片制作:下同),进行柱头花粉数的统计;(2)柱头异花粉落置的检测:选定15朵标记花苞,开花前去雄,不做任何处理,在开花后第5天早上采集柱头,进行柱头花粉数的统计;(3)雄蕊自主移动的检测:另选定15朵标记花苞,开花前去花瓣并套袋,在开花后第5天早上采集柱头,进行柱头花粉数的统计;(4)开放授粉:另选定15朵标记花苞,不做任何处理,在开花后的第5天早上采集柱头,进行柱头花粉数统计。基于各处理花粉落置情况的比较研究,推断植物的传粉模式。

1.5 交配系统检测及不同处理下的结实状况

为进行新疆郁金香交配系统的检测,于盛花期在居群中随机选取140个花苞,进行以下处理,每处理选取35个花苞:(1)自动自花授粉,开花前套袋,不做任何处理;(2)人工自花授粉,去雄后进行人工自花授粉;(3)人工异花授粉,去雄后进行人工异花授粉;(4)对照,不做任何处理,开放授粉。

为检测居群的异花传粉强度和花瓣功能,于盛花期在居群中随机选取105个花苞,进行以下3种处理,每处理35朵花:(1)散粉前进行去雄处理;(2)开花后第4天进行补充授异花粉;(3)散粉前进行去花瓣处理(检测花瓣功能),后进行补充授粉(避免去花瓣后因对传粉者吸引不足而造成的传粉不足)。自然状态作对照。待果实成熟后进行结实和结籽率统计。

1.6 数据处理

采用秩和检验对传粉者的访花频率进行分析;用独立样本 t 检验对去除花瓣与不去除花瓣时雄蕊群直径的差异性进行分析;用具有泊松分布和 \log 链接函数的广义线性模型 (generalize linear model, GLM) 对柱头花粉落置进行分析, 处理作为预测变量, 柱头花粉数作为响应变量;用具有二项分布和 logit 链接函数的广义线性模型对结实率进行分析, 处理作为预测变量, 结实作为响应变量;用具有正态分布和 identity 链接函数的广义线性模型对结籽率进行分析, 处理作为预测变量, 结籽率作为响应变量。数据处理和图表制作分别在 SPSS 26.0 和 Excel 2019 中进行。除访花频率为中位数 (MED) 外, 所有的数值均为平均值 \pm 标准误。

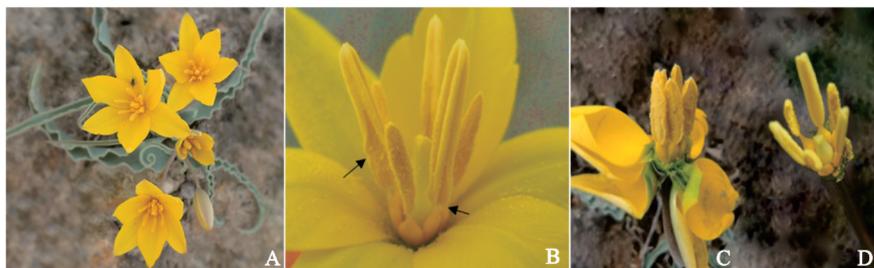
2 结果与分析

2.1 开花习性及开花动态

新疆郁金香植株低矮, 每株有 1~2 朵花 (图 2, A)。开花前, 花被片紧闭, 包裹着雌雄蕊, 雌蕊短柱状, 6 枚花药着生于较短的花丝顶端并合抱于柱头

上。晴朗天气, 单花在早上 10:00 左右开放, 下午 18:00 左右闭合。若遇到温度过低或雨雪等恶劣天气会晚开放并提前闭合, 甚至不开放。单花期 5~6 d, 种群水平的花期持续时间为 15~20 d。年份间的始花期波动较大, 表现为 2019 年与 2023 年为 4 月上旬进入始花期, 而 2021 年在 4 月中旬进入始花期。

新疆郁金香的雄蕊分内外两轮, 外轮雄蕊先散粉, 表现为明显的次序花粉呈现, 散粉时期与花期同步。散粉方式为纵裂, 从花药基部开始, 逐步向上呈拉链式开裂 (图 2, B)。傍晚, 雄蕊与花瓣的同步运动促进花的闭合。笔者观察了去花瓣和不去花瓣 2 种情况下雄蕊群的开合情况, 发现不管是否有花瓣存在, 雄蕊群都能自主移动 (图 2, C、D)。说明二者的移动是独立的。笔者连续 2 d 雄蕊群开合动态测定显示 (图 3), 雄蕊群在花开放后逐步展开, 在 13:00—14:00 达到最大直径, 后逐步靠拢, 到晚上 20:00 基本接近最小的闭合直径。从测定数据看, 去花瓣与不去花瓣雄蕊群的移动节律差异不显著 ($t = -0.145, P = 0.885$)。



A. 植株; B. 散粉方式; C. 去花瓣后的雄蕊闭合; D. 去花瓣后的雄蕊张开。

图 2 新疆郁金香的植株、散粉方式以及雄蕊群运动

A. Plants. B. Pollen dispersal pattern. C. Stamen closes after removing petals. D. Stamen opens after removing petals.

Fig. 2 Plants, pollen dispersal, and androecium movement of *T. sinkiangensis*

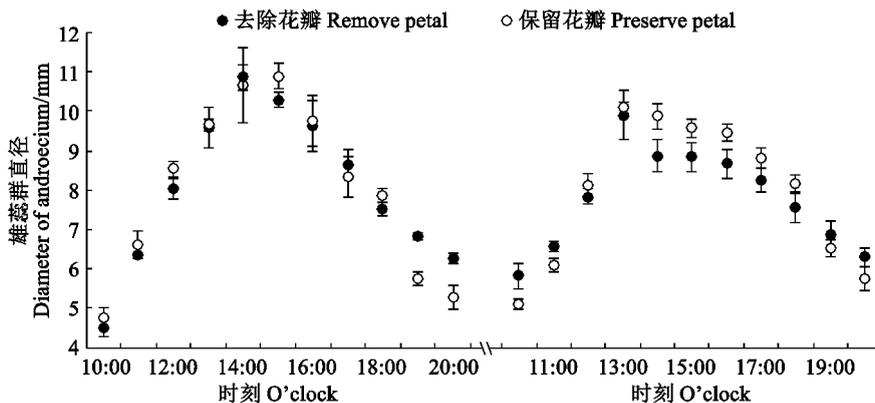


图 3 新疆郁金香花瓣移除与保留条件下雄蕊群的开合

Fig. 3 The androecium movement under petal removal and retention conditions in *T. sinkiangensis*

2.2 传粉者类群及访花动态

新疆郁金香自然居群中的传粉者主要以蜂类和蝇类为主(图4),访花频率普遍较低,且在年份间存在显著差异(秩和检验 $Z = 26.885, P < 0.001$),处于一种不稳定的传粉环境。访花频率最高是2015年,每1 h访花频率为 0.20 ± 0.12 ,2023年的访花频率最低,每1 h访花频率为 0.01 ± 0.02 ,在观察期间绝大部分时间没有昆虫访花(图5)。

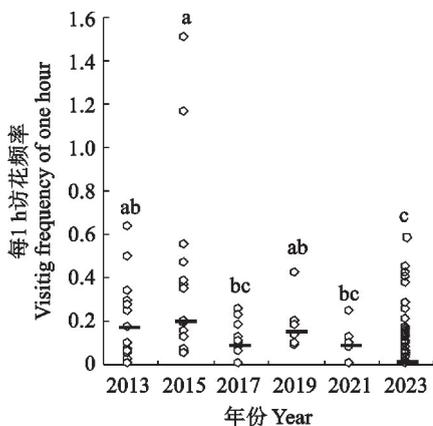


A. 隧蜂属; B. 地蜂属; C. 食蚜蝇科。

图4 新疆郁金香主要的传粉者

A. *Halictus*. B. *Andrena*. C. *Syrphidae*.

Fig. 4 Main pollinators of *T. sinkiangensis*



不同小写字母表示不同年份间差异显著($P < 0.05$)。下同。

图5 新疆郁金香不同年份间的访花频率

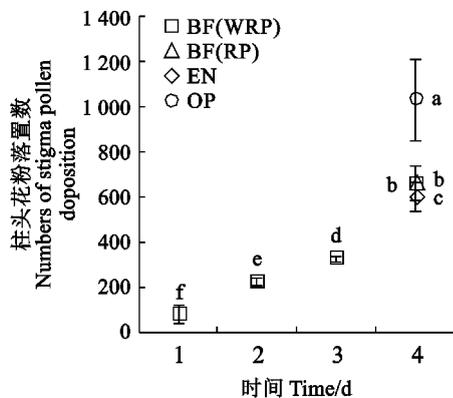
Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$). The same as below.

Fig. 5 Visiting frequency of *T. sinkiangensis* in different years

2.3 传粉模式与柱头花粉落置

新疆郁金香采用异花与自花相结合的混合型传粉模式,昆虫的访花促进异花传粉,也引起部分自花粉的落置,花在晚间闭合时雄蕊群的自主移动促进自动自花传粉。不同条件下的柱头花粉落置存在显著差异(Wald, $\chi^2 = 13\ 037.56, P < 0.001$;图6)。其中,自动自花传粉时,表现为套袋后前3 d落置的柱头花粉数分别为 77.69 ± 38.94 、 223.54 ± 17.44 、 327.83 ± 12.47 ,对应当天落置的柱头花粉数分别为 77.69 、 145.85 、 104.30 ,占自花粉落置总量的 11.8% 、

22.15% 、 15.84% 。到第4天时,柱头的自花粉总量为 658.5 ± 75.92 ,均显著高于前3 d的(第1天: $P < 0.001$;第2天: $P < 0.001$;第3天: $P < 0.001$),当天落置的自花粉数为 330.67 ,占自花粉落置总量的 50.22% 。表明柱头自花粉的落置主要发生在开花后第4天。在开花后的第4天,去花瓣套袋(662.79 ± 78.12)与不去花瓣套袋柱头落置的花粉量没有显著差异($P = 0.659$),但均显著高于去雄不套袋(601.43 ± 67.61)($P < 0.001$),三者都显著低于开放授粉($1\ 031 \pm 182.67$)(去花瓣套袋: $P < 0.001$;不去花瓣套袋: $P < 0.001$;去雄不套袋: $P < 0.001$),见图6。



BF(WRP). 不去花瓣套袋; BF(RP). 去花瓣套袋; EN. 去雄不套袋; OP. 开放授粉。

图6 新疆郁金香不同处理下的柱头花粉落置(2021年)

BF (WRP), bagged flowers without removing petals; BF (RP), bagged flowers removing petals; EN, emasculated flowers without bagging; OP, open pollination.

Fig. 6 Stigmatic pollen deposition under different treatments in *T. sinkiangensis* (in 2021)

2.4 交配系统与不同授粉处理的结实状况

新疆郁金香不同授粉处理下的结实率(Wald, $\chi^2 = 24.447, P < 0.001$)和结籽率(Wald, $\chi^2 = 41.946, P < 0.001$)存在显著差异。其中,人工异花授粉、人工自花授粉和自动自花授粉均能结实并产生种子,结实率分别为($91.43 \pm 4.73\%$)、($54.29 \pm 8.42\%$)、($31.43 \pm 7.85\%$),结籽率分别为($70.58 \pm 2.27\%$)、($51.46 \pm 2.94\%$)、($47.77 \pm 3.87\%$)。人工异花授粉的结实率高于人工自花授粉的结实率($P < 0.001$),两者均与对照[($74.29 \pm 7.39\%$)]无显著差异($P = 0.074$; $P = 0.051$)。结籽率在人工异花授粉与对照[($64.81 \pm 2.92\%$)]之间无显著差异($P = 0.088$),但两者均高于人工自花授粉和自动自花授粉的结籽率。结果表明,新疆郁金香为部分自交亲和的混合性交配系统,具自动自花授粉能力(图7,A)。

开花后补充授粉、去雄和去花瓣处理的结实率分

生,如在尼泊尔象牙参(*R. nepalensis*)和绮玫花属植物玫瑰龙胆(*Sabatia angularis*)中发生的竞自交和延迟自交的组合^[6,20],在鸭跖草(*C. communis*)中发生的前自交和延迟自交的组合^[12]等。

在不同方式的自交组合中,自交方式间的发生频率会受生物或非生物因素的影响而呈现出动态的变化^[5,22]。新疆郁金香作为一个极早开花的短命植物,由气候或温度条件引起的传粉者数量或访花频率的波动可能是影响竞自交与延迟自交发生频率的重要因素。如果访花频率高,相对于延迟自交,竞自交可能有更高的发生频率,延迟自交发生率较低,甚至不发生。反之,延迟自交会有更高的发生频率。在传粉过程中,柱头自花粉的滞留来源于传粉者的访花行为及花开过程中的雄蕊移动;而雄蕊的移动在开花后的前3 d并没有引起过多的自花粉滞留(分别占自花粉落置总量的11.8%、22.15%、15.84%),大量自花粉的滞留(占自花粉落置总量的50.22%)即延迟自交的发生出现在开花后的第4天。所以,竞自交的发生强度或频率更多的依赖于传粉者在当年的访花行为或访花频率。笔者进行多年访花频率的调查,年份间不仅波动较大,且普遍较低(图3)。因此,在这一传粉环境下,年份间竞自交的发生频率可能要普遍低于延迟自交,是以延迟自交为主的一种自交模式。

3.2 雄蕊的运动与自动自花授粉

自动自花授粉的发生需要消耗能量来维持,还需要特定的花结构来配合,并不容易实现。多是生物或非生物因素胁迫下的一种自交策略^[22-24],与传粉者服务的不确定性有关,在荒漠和高等极端环境中较为常见^[5,17]。在该植物中,雄蕊的自主运动促进自动自花授粉及延迟自交的发生。尽管在一些植物的研究中显示花瓣的闭合促进自动自交的发生^[17,25],但在该植物中,笔者进行去花瓣处理的检测,发现去花瓣后,雄蕊的自主运动并没有受到影响,柱头落置的自花粉数也没有发生改变(图4);同时,也进行了去花瓣并补充授粉后结实与结籽率的统计,发现与对照相比均显著下降。说明花瓣在受精或受精后种子的形成过程中发挥着重要作用。早春开花的植物最大的一个限制因素是低温,它不仅

影响传粉者的出现,也会影响花粉的萌发、花粉管的生长及受精后胚珠的发育。在伊犁郁金香(*T. iliensis*)的一项调查中显示,花内外的温度相差3℃左右,在早春,花瓣的这一保温功能既可以给传粉者访花时提供舒适的微环境温度,也有利于花粉萌发及受精后胚珠发育^[25]。新疆郁金香去花瓣后结实与结籽率显著下降也反映了花瓣所具有的生态功能。

雄蕊运动的类型多样,也具多种功能^[26]。如可以增强花粉的散布^[27-28],避免花粉被传粉者的大量窃取^[28],降低雌雄蕊功能干扰^[29]及花药之间的干扰^[30]等。但关于雄蕊运动导致自动自交发生的报道^[31]较少,目前仅在野牡丹科华贵草属(*Bertolonia*)的2种植物中有报道,是通过雄蕊运动和柱头分泌粘液2种途径引发的延迟自交^[32]。Lloyd基于模型预测,同一物种几乎不会同时出现2种及以上的自动自交方式^[33]。新疆郁金香雄蕊节律性地开合运动同时促进竞自交和延迟自交发生的现象相对少见。这一现象既呈现出具有不同分工的花器官的运动现象,也体现了2种自交方式的适应性组合。这对深入理解严酷或不稳定环境条件下多样化的繁殖对策具有重要意义。

4 结 论

(1)新疆郁金香4月上旬或中旬开花,居群花期15~20 d,单花期5~6 d,花粉的释放从外轮开始,由下到上呈拉链式次序呈现;

(2)新疆郁金香以蜂类和蝇类为主要传粉者,访花频率普遍较低,其中,最高年份每1 h访花频率为 0.20 ± 0.12 ,最低年份每1 h访花频率仅为 0.01 ± 0.02 ,年份间具不稳定的传粉系统;

(3)新疆郁金香白天开放,晚间闭合,在闭合过程中,雄蕊群向着雌蕊方向的自主移动引起自花粉的落置和适度竞自交的发生,但大量自花粉的落置发生在开花后的第4天,为典型的延迟自交现象;

(4)新疆郁金香在传粉受限的情况下,竞自交和延迟自交促进了柱头的花粉落置,这种集异交、竞自交和延迟自交为一体的交配策略,既灵活地应对了早春不稳定的传粉环境,又限制了自交的过度发生。

致谢: 研究生翟雅蕊、郑荣倩、胡晓晴、王晓伟、张晶等参与野外观测及室内花粉数的统计,在此表示感谢。

参考文献:

[1] LANDE R, SCHEMSKE D W. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants: I. Genetic models [J]. *Evolution*, 1985, 39(1): 24-40.

[2] VOGLER D W, KALISZ S. Sex among the flowers: The distribution of plant mating systems[J]. *Evolution*, 2001, 55(1): 202-204.
[3] CHARLESWORTH D, WILLIS J H. The genetics of inbreeding depression[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2009, 10(11): 783-796.

- [4] LAYMAN N C, FERNANDO M T R, HERLIHY C R, *et al.* Costs of selfing prevent the spread of a self-compatibility mutation that causes reproductive assurance[J]. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 2017, 71(4): 884-897.
- [5] 胡正艳, 郑全晶, 母其勇, 等. 不同纬度高蔊菜的交配系统和繁殖保障[J]. 生物多样性, 2021, 29(6): 712-721.
HU Z Y, ZHENG Q J, MU Q Y, *et al.* The mating system and reproductive assurance of *Rorippa elata* (Brassicaceae) across latitude[J]. *Biodiversity Science*, 2021, 29(6): 712-721.
- [6] PAUDEL B R, SHRESTHA M, BURD M, *et al.* Dual mechanisms of autonomous selfing in *Roscoea nepalensis* (Zingiberaceae)[J]. *Ecology*, 2021, 102(7): e03337.
- [7] XIONG Y Z, FANG Q, HUANG S Q. Pollinator scarcity drives the shift to delayed selfing in Himalayan mayapple *Podophyllum hexandrum* (Berberidaceae)[J]. *AoB PLANTS*, 2013, 5: plt037.
- [8] LLOYD D G. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants[J]. *The American Naturalist*, 1979, 113(1): 67-79.
- [9] GOODWILLIE C, WEBER J J. The best of both worlds? A review of delayed selfing in flowering plants[J]. *American Journal of Botany*, 2018, 105(4): 641-655.
- [10] HILDESHEIM L S, OPEDAL Ø H, ARMBRUSTER W S, *et al.* Fitness costs of delayed pollination in a mixed-mating plant[J]. *Annals of Botany*, 2019, 124(5): 869-881.
- [11] 帕丽旦·萨力, 李新蓉. 天仙子的花部特征及延迟自交机制[J]. 西北植物学报, 2012, 32(10): 2009-2015.
Palidan Sali, LI X R. Floral syndrome and delayed autonomous selfing of *Hyoscyamus niger*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, 32(10): 2009-2015.
- [12] MASUDA K, USHIMARU A. Prior selfing occur in larger flowers in a mixed mating species with delayed selfing[DB/OL]. *bioRxiv*, 2021, <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2021.12.08.471669v1>
- [13] 康晓珊, 张永智, 杨维康, 等. 新疆野生郁金香的园艺价值及保护利用[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(24): 39-41.
KANG X S, ZHANG Y Z, YANG W K, *et al.* Ornamental value of wild *Tulipa* L. resources and protection in Xinjiang[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2018, 46(24): 39-41.
- [14] 国家林业和草原局. 国家重点保护野生植物名录[EB/OL], 2021, [2021-09-09] http://www.gov.cn/zhengce/zhengceku/2021-09/09/content_5636409.htm.
National Forestry and Grassland Administration. List of wild plants of national priority protection[EB/OL]. 2021, [2021-09-09] http://www.gov.cn/zhengce/zhengceku/2021-09/09/content_5636409.htm.
- [15] 哈里布努尔, 热依拉穆·麦麦提吐尔逊, 艾沙江·阿不都沙拉木. 宁夏枸杞的花粉呈现式样及交配系统研究[J]. 西北植物学报, 2022, 42(6): 1042-1050.
Halibinuer, Reyilamu Maimaitituersun, Aysajan Abdusalam. Pollen presentation and mating system of *Lycium barbarum*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(6): 1042-1050.
- [16] 唐英, 袁涛, 陈庭巧. 大花黄牡丹的开花特性与繁育系统[J]. 西北植物学报, 2021, 41(5): 782-794.
TANG Y, YUAN T, CHEN T Q. Flowering characteristics and breeding system of *Paeonia ludlowii*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(5): 782-794.
- [17] MAMUT J, HUANG D H, QIU J, *et al.* Stamen curvature and temporal flower closure assure reproductive success in an early-spring-flowering perennial in the cold desert of Middle Asia[J]. *Journal of Plant Research*, 2023, 136(1): 33-45.
- [18] 许银梅, 奚慧琳, 贾东瑞. 长柄象牙参(*Roscoea debilis*)交配系统的研究[C]//中国植物学会. 首届植物科学前沿学术大会摘要集(二). 南京: 首届植物科学前沿学术大会摘要集(二). 2022: 48.
- [19] SHIVANNA K R. Reproductive assurance through autogamous self-pollination across diverse sexual and breeding systems[J]. *Current Science*, 2015, 109(7): 1255.
- [20] SPIGLER R B, MAGUIÑA R. Changes in female function and autonomous selfing across floral lifespan interact to drive variation in the cost of selfing[J]. *American Journal of Botany*, 2022, 109(4): 616-627.
- [21] WHITEHEAD M R, LANFEAR R, MITCHELL R J, *et al.* Plant mating systems often vary widely among populations[J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2018, 6: 38.
- [22] ARATHI H S, SMITH T J. Drought and temperature stresses impact pollen production and autonomous selfing in a California wildflower, *Collinsia heterophylla*[J]. *Ecology and Evolution*, 2023, 13(7): e10324.
- [23] BROZ A K, SIMPSON-VAN DAM A, TOVAR-MÉNDEZ A, *et al.* Spread of self-compatibility constrained by an intrapopulation crossing barrier [J]. *The New Phytologist*, 2021, 231(2): 878-891.
- [24] HOU Q Z, ZHAO X, DUAN M L, *et al.* Autonomous selfing is altered by pollination in delayed-selfing species *Gentianopsis paludosa* (Gentianaceae)[J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2022, 45(4): 1319-1326.
- [25] ABDUSALAM A, TAN D Y. Contribution of temporal floral closure to reproductive success of the spring-flowering *Tulipa iliensis*[J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2014, 52(2): 186-194.
- [26] 任明迅. 两性花的雄蕊运动: 多样性和适应意义[J]. 植物生态学报, 2010, 34(7): 867-875.
REN M X. Stamen movements in hermaphroditic flowers: Diversity and adaptive significance[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(7): 867-875.
- [27] XIAO C L, DENG H, XIANG G J, *et al.* Sequential stamen maturation and movement in a protandrous herb: Mechanisms increasing pollination efficiency and reducing sexual interference[J]. *AoB Plants*, 2017, 9(3): plx019.
- [28] LI D F, HAN W L, RENNER S S, *et al.* Touch-sensitive stamens enhance pollen dispersal by scaring away visitors[J]. *eLife*, 2022, 11: e81449.
- [29] WANG L Y, BAO Y, WANG H X, *et al.* Slow stamen movement in a perennial herb decreases male-male and male-female interference[J]. *AoB Plants*, 2017, 9(4): plx018.
- [30] REN M X, BU Z J. Is there 'anther-anther interference' within a flower? Evidences from one-by-one stamen movement in an insect-pollinated plant[J]. *PLoS One*, 2014, 9(1): e86581.
- [31] 肖汉文, 刘清山, 田如男. 开花植物延迟自交的研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(6): 233-239.
XIAO H W, LIU Q S, TIAN R N. A review of delayed autonomous selfing in flowering plants[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2022, 46(6): 233-239.
- [32] PASSOS L S, TELLES F J, GOLDENBERG R, *et al.* "Pollen tube shower" in *Bertolonia* (Melastomataceae): A new delayed selfing mechanism in flowers with poricidal anthers[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2022, 198(3): 326-341.
- [33] LLOYD D G. Self- and cross-fertilization in plants; II. The selection of self-fertilization[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 1992, 153(3, Part 1): 370-380.