

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.20186

王慧, 李肖夏. 同域分布的紫堇属三种植物的繁育系统和传粉差异[J]. 植物科学学报, 2017, 35(2): 186~193

Wang H, Li XX. Differentiation in breeding system and pollination of three sympatric *Corydalis* species[J]. Plant Science Journal, 2017, 35(2): 186~193

# 同域分布的紫堇属三种植物的繁育系统和传粉差异

王慧<sup>1</sup>, 李肖夏<sup>2\*</sup>

(1. 华中农业大学园艺林学院, 武汉 430070; 2. 中国林业科学研究院湿地研究所, 北京 100091)

**摘要:** 为研究近缘物种之间繁育系统分化对传粉环境的适应性意义, 本文针对湖北地区的3种紫堇属植物(*紫堇* *Corydalis edulis* Maxim.、*尖距紫堇* *C. sheareri* S. Moore. 和*小花黄堇* *C. racemosa* (Thunb.) Pers.)进行了传粉生态学研究, 对比分析了它们在花部特征、分布模式、花期、交配系统、传粉系统等方面差异。3种紫堇属植物常见伴生现象, 花期有一定重叠; 花色、距长、花蜜量等方面均有显著差异; 尖距紫堇交配系统为自交不亲和、依靠传粉者异花授粉; 而紫堇和小花黄堇交配系统为自交亲和, 兼有自交和异交的混合交配系统。3个物种均由蜂类传粉, 且花部性器官与传粉者的接触部位一致, 但访花频率差异较大。在混合群落中, 传粉者访花具有较高的忠实性, 花部特征差异可能是传粉者选择性访花的原因。对于紫堇属3个物种, 花部特征和交配系统的分化有助于其避免传粉过程的相互干扰, 交配系统与传粉环境具有一定相关性, 混合交配系统可能有利于提高植物对不同生境和气候的适应性。

**关键词:** 紫堇属; 繁育系统; 传粉者; 同域分布; 交配系统; 自交亲和

**中图分类号:** Q944.43      **文献标识码:** A      **文章编号:** 2095-0837(2017)02-0186-08

## Differentiation in breeding system and pollination of three sympatric *Corydalis* species

Wang Hui<sup>1</sup>, Li Xiao-Xia<sup>2\*</sup>

(1. College of Horticulture &amp; Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;

2. Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

**Abstract:** To illustrate the adaptive significance of breeding system differentiation to pollination environments, we studied the floral traits, distribution patterns, flowering phenology, mating system, and pollination system of three sympatric *Corydalis* species (*Corydalis edulis* Maxim., *C. sheareri* S. Moore., and *C. racemosa* (Thunb.) Pers.) in Hubei Province, China. Results showed that the three species usually co-occurred in plant communities and the flowering phase overlapped to some extent. Their floral traits diverged in color and size of corolla, as well as nectar production. *Corydalis sheareri* was self-incompatible, depending on cross-pollination by pollinators, whereas *C. edulis* and *C. racemosa* were self-compatible and had mixed mating systems, reproducing through both autogamy and cross-pollination. All three species shared their main pollinators (bumblebees, honeybees, and leafcutter bees) and the floral sexual organs contacted the same body parts of the pollinators, but the visitation

收稿日期: 2016-07-14, 退修日期: 2016-09-02。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31400166, 31600189); 中央高校基本科研业务费专项资金资助项目(2662015BQ036); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2014QB049)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31400166, 31600189), Fundamental Research Funds for the Central Universities (2662015BQ036), and Fundamental Research Funds for the Central Non-Profit Research Institution of CAF (CAFYBB2014QB049).

作者简介: 王慧(1987-), 女, 博士, 讲师, 研究方向为传粉生物学(E-mail: wanghui@mail.hzau.edu.cn)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: kindxiaoxia@163.com)。

frequency differed significantly. In the mixed plant community, the pollinators constantly visited flowers of the same species, probably due to differences in floral morphology. In conclusion, the divergence in floral traits and mating systems might contribute to the avoidance of pollination interference among related species. The mating systems might be associated with the pollination environment, and those species with mixed mating systems showed advantages at adapting to different habitats and climates.

**Key words:** *Corydalis* DC; Breeding system; Pollinator; Sympatric distribution; Mating system; Self-compatibility

植物的繁育系统(breeding system),是指直接影响后代遗传组成的所有有性特征,主要包括花部特征、花性器官寿命、交配系统等<sup>[1]</sup>。繁育系统影响植物后代的遗传组成和适合度,对于种群维持遗传多样性、表型变异和物种分布具有重要作用<sup>[2-5]</sup>,因此,繁育系统的进化和转变是繁殖生态学和进化生物学研究的重要课题<sup>[6]</sup>。繁育系统在一定程度上体现了植物对特定传粉环境的适应<sup>[7]</sup>。例如,在高山、高海拔和荒漠等传粉昆虫稀少的地区,植物表现为自交不亲和性丧失、雌雄异位消失、自交程度升高、花器官寿命延长、增大花展示等特点<sup>[8-10]</sup>。同一分类群(属、科等)的近缘物种之间往往存在繁育系统的分化,针对这类物种开展传粉系统和生殖成功的对比研究,有助于揭示繁育系统进化的适应性意义和物种分化机制。

紫堇属(*Corydalis* DC.)在我国南、北方地区广泛分布,繁育系统多样,花部结构复杂多变,自动自交、协助自交、兼性异交、自交不亲和等各种交配系统类型均有报道,它们为研究种间传粉差异和物种进化提供了大量有价值的材料<sup>[11-16]</sup>。该属目前仍处于激烈分化之中<sup>[17]</sup>,但其花部特征和繁殖特性分化的驱动因素尚不明确,近缘种之间繁育系统与传粉系统有何相关性需要进一步分析。本文旨在从以下3方面研究同域分布的紫堇属植物在繁育系统和传粉系统上的差异:(1)不同物种的花部特征、交配系统等主要繁育特征有何差异?(2)不同物种间有哪些传粉差异?(3)繁育系统对于传粉环境有何适应性意义?

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

实验材料包括紫堇(*Corydalis edulis* Maxim.)(紫堇组)、尖距紫堇(*C. sheareri* S. Moore.)(大叶

紫堇组)和小花黄堇(*C. racemosa* (Thunb.) Pers.)(小花黄堇组)。以上物种均广泛分布于我国南、北各省,为常见的早春植物<sup>[18]</sup>。

实验地点位于湖北省宜昌市三斗坪镇(30°49'46.3" N, 111°04'03.3" E),平均海拔480 m。3种紫堇属物种分布于该地区的山坡、林缘、农田周围、路边等,常见伴生,形成邻接分布的自然种群。实验于2012—2015年的3—5月进行,实验材料均为野生自然种群,常见的伴生开花植物为阿拉伯婆婆纳(*Veronica persica* Poir.)、甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)等。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 花期与花部特征测量

为了记录种群的花期,在3个物种的种群中分别随机选取4个1 m×1 m的样方,于2012年3月10日至4月28日,每周调查开花植株数,计算开花植株比例。

$$\text{开花植株比例} = \frac{\text{开花植株数}}{\text{总植株数}}$$

2012年4月,从3个物种中分别随机选取30个已开放的花序,记录花序大小(单个花序的总花朵数)和花展示大小(单个花序内同时开放花朵数)。3个物种分别选取20朵开放的花测量花部特征。为了避免花序内资源分配差异导致花大小的差异,每朵花均取自花序的中部位置。使用游标卡尺测定花冠长度、宽度(精确至0.01 mm)。于上午8:00时,将刚开放的花朵套袋以隔绝传粉者,24 h后,用内径0.1 mm的毛细管吸取花蜜,记录液柱长度L,计算花蜜体积V;用手持糖度计测定花蜜含糖量。

$$\text{花蜜体积}(V) = \pi(0.1/2)^2 \times L$$

#### 1.2.2 花粉和胚珠产量

2012年4月,对3个物种随机收集若干大花苞,独立存放于EP管并用70%酒精固定,随后带

回实验室进行花粉和胚珠的计数。由于紫堇属具有次级花粉呈现(secondary pollen presentation)现象, 即花朵开放之前花药开裂, 花粉落置在柱头上<sup>[19]</sup>, 因此柱头上散落的花粉与花药囊中剩余的花粉共同构成该花的花粉总量。分别将每朵花的花药和柱头用解剖针破碎后置于2 mL EP管中, 加蒸馏水至1 mL, 离心(转速1000 r/min)2 min使花粉从柱头上分离。用移液枪取50 μL样品, 置于载玻片并在显微镜下计数, 每朵花选取5个样本计数, 所得平均值乘以20即为该朵花的花粉产量。将花柱置于1 mol/L的NaOH溶液中软化20 min, 随后蒸馏水漂洗, 压片, 在显微镜下计数胚珠产量。最后, 计算花粉-胚珠比(pollen-ovule ratio, P/O)。

$$\text{花粉胚珠比(P/O)} = \frac{\text{花粉数}}{\text{胚珠数}}$$

### 1.2.3 授粉处理和交配系统判定

为了判定3个物种的自交亲和性, 于2013年3—4月进行套袋和人工授粉处理。3个物种分别随机选取20个植株, 每个植株上选取3个发育状态相似的花序, 每个花序上又分别选取中部位置的1朵未开放的花, 套袋以隔绝传粉者, 植株上其余花朵不做任何处理。花朵开放后, 分别进行以下处理: (1)套袋、不作授粉处理; (2)人工授同株异花花粉并套袋; (3)自然传粉, 不做套袋或授粉处理。约20 d后, 分别记录每个果实的种子数, 计算结实率。

$$\text{结实率} = \frac{\text{种子数}}{\text{胚珠数}}$$

花朵隔绝传粉者能够结实, 认为该物种具有自动自交(autogamy); 花朵隔绝传粉者不能结实, 但人工授同株花粉可以结实, 认为该物种自交亲和但需要传粉者, 即协助自交(facultative autogamy); 花朵隔绝传粉者不能结实, 人工授同株花粉也不能结实的, 认为该物种的交配系统为自交不亲和(self-incompatible), 即专性异交(obligate xenogamy)。

### 1.2.4 传粉观察

为了衡量不同物种传粉系统的差异, 于2013年4月, 在3个物种的自然种群中选取开花植株较为集中的1 m × 1 m的单一样方, 记录该样方内开放花朵数(由于每个花序的开放花朵数不同, 因此观察统计时以单花为单位)。以15 min为1个观察时间段, 详细记录该样方内传粉者的种类、访花次

数、访花行为(获取的报酬物类型、传粉者与花部性器官的接触部位等), 针对每个紫堇物种计算传粉者的访花频率。

$$\text{访花频率} = \frac{\text{访花次数}}{\text{样方内开放花朵数} \times h} \quad (h: \text{小时})$$

为了衡量种间花粉传递的可能性, 于2015年4月, 在任意2个物种伴生的群落选取1 m × 1 m的混合样方, 通过拔除和移栽, 使2个物种开放花朵数为1:1, 记录该样方内的开放花朵数。观察记录传粉者在该混合样方内的访花次数、在不同物种间的转换次数。

每个传粉者类型捕获2~3只, 保存在2 mL EP管中, 硅胶干燥保存, 带回实验室鉴定物种。对于每种样方类型, 选取至少5个样方, 累计观察20 h以上。传粉观察均在天气晴朗、昆虫活动较频繁的8:00~17:00时进行。

### 1.3 数据统计分析

采用单因素方差分析one-way ANOVA对比物种之间的花冠长度、花冠宽度、花蜜量、花粉胚珠比等方面的差异; 针对3个物种, 采用ANOVA对比不同处理的结实率差异。ANOVA分析结果差异显著时, 采用Tukey HSD多重比较法进行两两对比。方差不齐时, 进行平方根或对数转换。花序大小、花展示大小、花粉数、胚珠数由于不符合正态分布, 用广义线性模型GLMM(泊松分布, 对数连接)进行物种间对比, 以Wald  $\chi^2$ 为统计量。数据分析利用SPSS 18.0软件进行, 显著性水平设为0.05。

## 2 结果与分析

### 2.1 花期与花部特征

研究结果表明, 3个物种的花期有一定重叠, 其中, 紫堇开花最早, 三月初开花并在中旬进入盛花期; 尖距紫堇和小花黄堇三月中旬进入花期, 花期持续至四月底(图1)。

3个物种均为两性花、两侧对称, 总状花序。花冠分为上花瓣、下花瓣和内花瓣, 上花瓣延伸成距, 2片内花瓣顶端联合, 包裹花药和柱头(图2)。一些花部特征具有显著差异, 如紫堇、尖距紫堇和小花黄堇的花色分别为粉色、紫色和黄色(图2, 表1)。花冠大小排序为: 尖距紫堇 > 紫堇 > 小花黄堇(花冠长度, ANOVA,  $F_{2,57} = 946.01$ ,

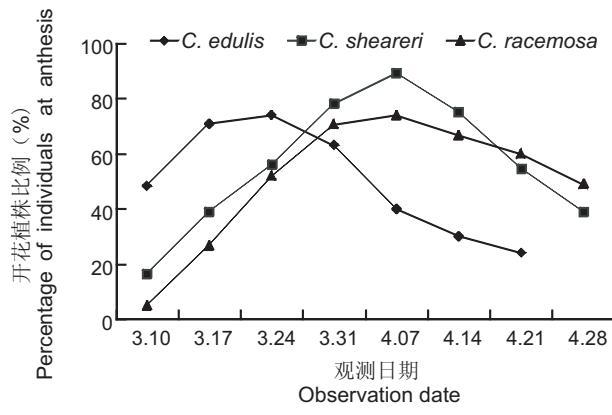


图 1 物种的开花物候

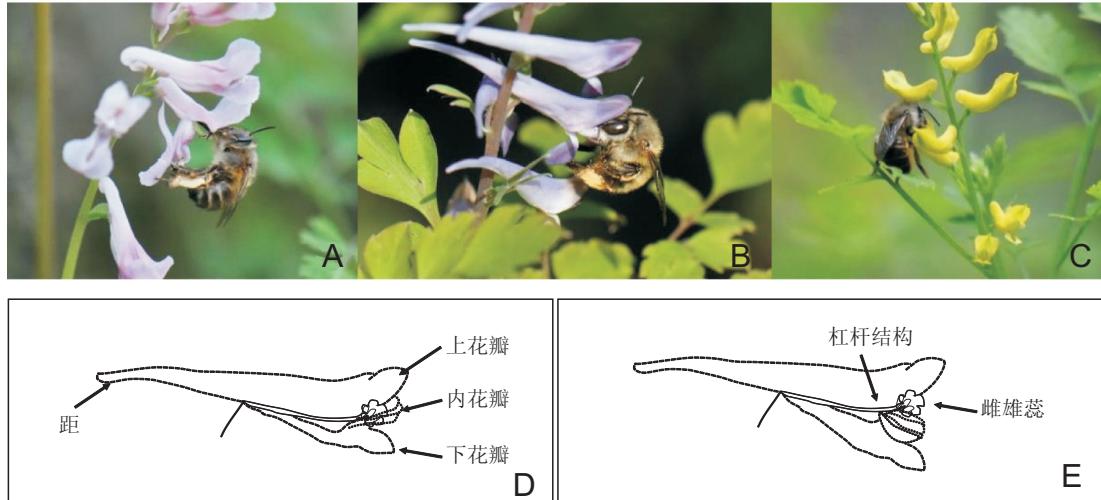
Fig. 1 Flowering phenology of studied species

$P < 0.001$ ; 花冠宽度,  $F_{2,57} = 133.04$ ,  $P < 0.001$ )。物种之间花蜜量差异极显著 ( $F_{2,39} = 11.88$ ,  $P < 0.001$ ), 尖距紫堇的花蜜量显著高于紫堇和小花黄堇, 而紫堇和小花黄堇没有显著差异(表

1); 3个物种的花蜜含糖量均为30%左右。花序大小在物种间差异极显著 ( $\text{Wald } \chi^2 = 170.147$ ,  $P < 0.001$ ), 尖距紫堇>小花黄堇>紫堇; 花展示大小在物种间差异极显著 ( $\text{Wald } \chi^2 = 19.652$ ,  $P < 0.001$ ), 紫堇的花展示显著小于尖距紫堇和小花黄堇, 尖距紫堇和小花黄堇则没有显著差异(表1)。

## 2.2 花粉和胚珠产量

研究发现, 单花花粉数在物种之间显示出极显著的差异 ( $\text{Wald } \chi^2 = 107608.376$ ,  $P < 0.001$ ), 其中尖距紫堇>紫堇>小花黄堇; 单花胚珠产量在物种之间也具有极显著差异 ( $\text{Wald } \chi^2 = 50.027$ ,  $P < 0.001$ ), 其中小花黄堇>尖距紫堇>紫堇。花粉-胚珠比在物种之间差异极显著 ( $F_{2,47} = 221.684$ ,  $P < 0.001$ ), 尖距紫堇和紫堇没有显著差异, 均显著高于小花黄堇(表2)。按照Cruden (1977)<sup>[24]</sup>的标准, 尖距紫堇和紫堇符合兼性异



A: 紫堇; B: 尖距紫堇; C: 小花黄堇; D: 花朵侧面示意图(内花瓣顶端联合, 包裹花部性器官); E: 内花瓣被推压, 花部性器官暴露(发生在有效传粉者访花时)(D、E引自 Maloof<sup>[23]</sup>)。

A: *Corydalis edulis*; B: *Corydalis sheareri*; C: *Corydalis racemosa*; D: Side view of flower (reproductive organs are covered by inner petals); E: Inner petals depressed and reproductive organs exposed during a visit (D and E cited from Maloof<sup>[23]</sup>).

图 2 研究物种的花部形态  
Fig. 2 Floral traits of studied species

表 1 物种的花部特征

Table 1 Comparison of the floral traits among the studied species based on one-way ANOVA

物种 Species	花色 Corolla color	花冠长度(mm) Corolla length	花冠宽度(mm) Corolla width	花蜜量(μL) Nectar volume	花序大小 Inflorescence size	花展示值 Floral display size
紫堇	粉色	17.61 ± 0.89 <sup>a</sup> (20)	6.93 ± 1.06 <sup>a</sup> (20)	0.10 ± 0.07 <sup>a</sup> (9)	7.07 ± 1.62 <sup>a</sup> (30)	3.03 ± 1.35 <sup>a</sup> (30)
尖距紫堇	紫色	25.33 ± 2.70 <sup>b</sup> (20)	4.14 ± 0.56 <sup>b</sup> (20)	0.50 ± 0.40 <sup>b</sup> (15)	19.80 ± 5.30 <sup>b</sup> (30)	4.87 ± 2.43 <sup>b</sup> (30)
小花黄堇	黄色	8.86 ± 0.50 <sup>c</sup> (20)	3.18 ± 0.50 <sup>c</sup> (20)	0.10 ± 0.08 <sup>a</sup> (18)	13.30 ± 4.54 <sup>c</sup> (30)	5.33 ± 2.20 <sup>b</sup> (30)

注: 1, 数据均为 mean ± SD, 括号内数字为样本量; 2, 数据上标字母为物种间的 Tukey HSD 多重比较, 同列不同字母表示显著差异 ( $P < 0.05$ )。

Notes: 1, Data are means ± SD, numbers in brackets indicate sample size; 2, Sites with different letters in the same row indicate significant differences among species according to Tukey's HSD test ( $P < 0.05$ ).

表 2 研究材料的花粉和胚珠产量以及花粉-胚珠比  
Table 2 Pollen and ovule production and pollen-ovule ratio of studied species

物种 Species	花粉产量 Pollen production	胚珠产量 Ovule production	花粉-胚珠比 Pollen-ovule ratio
紫堇	13650.00 ± 1583.63 <sup>a</sup> (20)	16.15 ± 0.99 <sup>a</sup> (20)	846.63 ± 95.91 <sup>a</sup> (20)
尖距紫堇	20273.70 ± 3776.30 <sup>b</sup> (20)	22.55 ± 2.14 <sup>b</sup> (20)	895.96 ± 122.18 <sup>a</sup> (20)
小花黄堇	3865.00 ± 420.16 <sup>c</sup> (10)	28.50 ± 0.97 <sup>c</sup> (10)	135.98 ± 17.27 <sup>b</sup> (10)

注：1，数据均为 mean ± SD，括号内数字为样本量；2，数据上标字母为物种间的广义线性模型分析或 Tukey HSD 多重比较，同列不同字母表示显著差异 ( $P < 0.05$ )。

Notes: 1, Data are means ± SD, numbers in brackets indicate sample size; 2, Sites with different letters in the same row indicate significant differences among species according to GLMM or Tukey's HSD test ( $P < 0.05$ ).

交的标准，小花黄堇符合兼性自交标准，但还需要结合授粉实验的结果进一步判定交配系统的类型。

### 2.3 授粉处理和交配系统判定

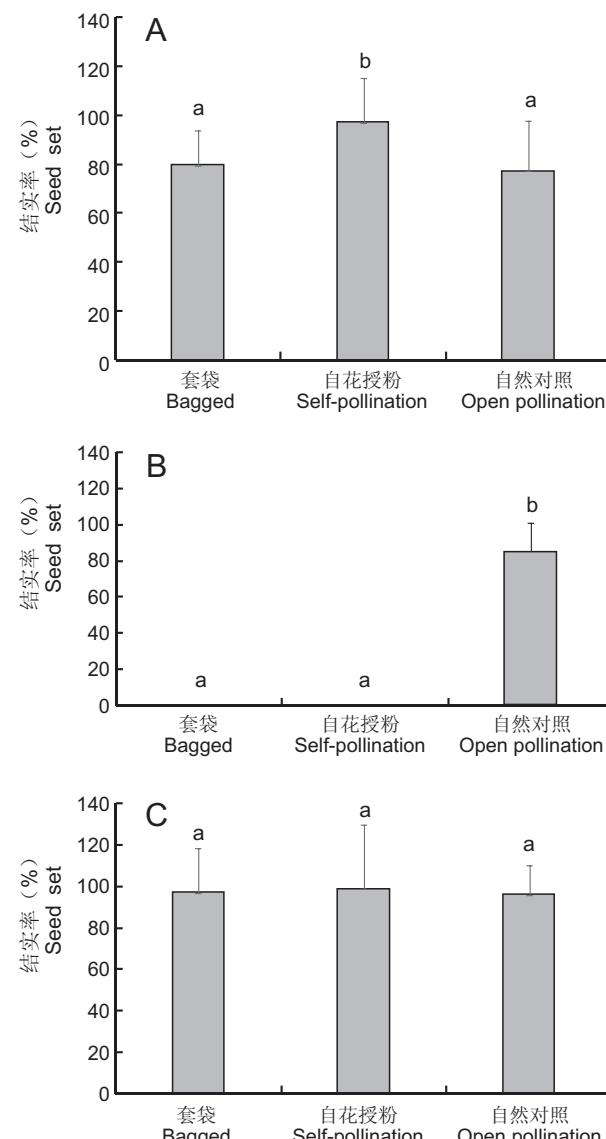
实验结果显示，尖距紫堇的套袋和人工自花授粉处理均没有结实，表明其为自交不亲和，生殖成功完全依赖传粉者异花授粉(图 3: B)；紫堇和小花黄堇套袋和自花授粉处理均有结实，且套袋结实率与自然对照均没有显著差异，表明两者均自交亲和、有较高程度的自动自交，为兼有自交和异交的混合交配系统(图 3: A、C)。对于该属物种，柱头是呈现花粉的器官，使自交亲和的物种得以自动自交。

### 2.4 传粉系统

针对紫堇、尖距紫堇、小花黄堇的单一样方，分别进行了 21.25、49.75、50.25 h 的访花观察，分别记录了 400、2458、37 次昆虫访花。3 个物种的传粉者类型较为单一，主要为蜜蜂科的瑞熊蜂 (*Bombus richardsi*)、疏熊蜂 (*B. remotus*) 和意大利蜜蜂 (*Apis mellifera*)，切叶蜂科的切叶蜂 (*Megachile* spp.)，且都为有效传粉者。其中，紫堇的首要传粉者为熊蜂类和蜜蜂，分别占总访花次数的 51.00% 和 48.00%；尖距紫堇的首要传粉者为熊蜂类，占 91.09%；小花黄堇的传粉者为熊蜂类和切叶蜂，分别占 51.35% 和 48.65%。

紫堇两侧对称、花部性器官包裹于内花瓣的结构，对于传粉者的行为有较高限制。蜂类的访花行为高度熟练，可以推动花瓣的杠杆结构将内花瓣压下，暴露出的花粉和柱头接触蜂类的头、胸部(图 2)。观察到有蜂虻 (*Systropus* spp.) 访问紫堇、有天蛾 (*Macroglossum* spp.) 访问尖距紫堇，两者均具有细长的口器，可以吸取花蜜，但由于其身体均不接触花冠，未见其推动紫堇的内花瓣，推测两者

均不能接触花部性器官，因此不具传粉作用。



A: 紫堇；B: 尖距紫堇；C: 小花黄堇。小写字母为不同处理的 Tukey HSD 多重比较，不同字母表示显著差异 ( $P < 0.05$ )。

A: *Corydalis edulis*; B: *C. sheareri*; C: *C. racemose*. Bars with different letters indicate significant differences among treatments according to Tukey's HSD test ( $P < 0.05$ ).

图 3 研究材料的授粉和套袋处理的结实率

Fig. 3 Seed set pollination treatments of studied species

传粉者对3个物种的访花频率差异较大, 其中紫堇接受的传粉者访花频率为 $0.1764\text{ 次}\cdot\text{朵}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ , 尖距紫堇为 $0.1408\text{ 次}\cdot\text{朵}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ , 小花黄堇为 $0.0070\text{ 次}\cdot\text{朵}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 。尖距紫堇为专性异交(*obligate xenogamy*); 紫堇和小花黄堇为兼有自交和异交的混合交配系统(*mixed mating system*), 但小花黄堇访花频率较低, 主要以自动自交为主的兼性自交(*facultative autogamy*)。

针对紫堇-尖距紫堇、紫堇-小花黄堇、尖距紫堇-小花黄堇的2个物种混合样方, 分别进行了22.00、20.25、20.50 h的访花观察。传粉者在两个物种的混合样方中, 往往恒定地访问同一物种的花, 较少在不同物种间转换: 在紫堇和小花黄堇的混合样方, 共观察到316次访花, 其中仅有1次为种间转换; 在紫堇和尖距紫堇的混合样方中, 共观察到726次访花, 其中有38次种间转换; 在尖距紫堇和小花黄堇的混合样方中, 观察到856次访花, 其中有7次种间转换。因此, 种间互访的次数仅占总次数的2.42%, 传粉者具有较高的访花忠实度。

### 3 讨论

#### 3.1 花部特征分化和传粉差异

异花授粉的植物依靠传粉者对花粉的传递作用完成生殖过程, 而植物的花部资源投入会显著影响传粉系统。紫堇、尖距紫堇和小花黄堇虽然花部特征有一定的相似性(两侧对称、总状花序、有距等), 但是花色、花大小、花序大小、花展示大小等特征在物种间有较大差异。花冠大小、花展示大小、蜜量等因素往往与传粉吸引力呈正相关<sup>[11, 20, 21]</sup>。在本研究中, 尽管紫堇的花蜜量较低, 但其访花频率是3个物种中最高的, 原因可能是蜜蜂、切叶蜂均以采集花粉为主, 因此花蜜量对传粉者吸引力的影响不大; 花冠较小、黄色的小花黄堇访花频率最低, 推测花冠大小或花色是影响传粉者吸引力的重要因素。另外, 种群大小也可以显著影响传粉者访花过程中时间和能量的消耗<sup>[11]</sup>, 紫堇属多数物种都存在种群较大、开花集中的特点, 有利于提高对传粉者的吸引力。

紫堇的内花瓣顶端愈合, 将花药和柱头包裹, 形成的结构对传粉者的体型和访花行为有较高要求。以往的研究认为, 熊蜂尤其是长吻类型的熊蜂

是紫堇最主要的传粉者<sup>[11, 22]</sup>。我们观察发现, 蜜蜂、切叶蜂也是紫堇属植物有效的传粉者。有研究报道蜂鸟也可访问 *C. caseana* ssp. *brandegei*, 但并不是其有效的传粉者<sup>[23]</sup>。本实验观察到蜂虻访问紫堇, 天蛾访问尖距紫堇, 以上访花者均口器较长、适于吸蜜, 但由于身体不与花冠接触, 不能推动内花瓣处的杠杆结构, 并不能接触花部性器官。紫堇属这种特殊结构有助于减少不适的访花者、提高传粉的精确性, 但另一方面, 也会导致不同物种共享同一类传粉者, 且花部性器官与传粉者的接触部位一致, 可能提高了花粉交互落置的风险。在本研究中, 3个物种之间缺乏有效的地理隔离和物候隔离, 交配系统和花部特征的差异导致的传粉差异可能对生殖隔离有重要贡献。首先, 小花黄堇为高度自交类型, 访花频率极低, 可以很大程度上避免与其它物种的花粉交互落置; 其次, 传粉者可以较好的识别不同的花部特征, 访花飞行中有较高的忠实度, 构成行为隔离。

#### 3.2 传粉环境与交配系统的相关性

紫堇属植物的交配系统复杂多样, 本研究3个物种的自交程度有较大差异, 兼具专性异交和高度自动自交等类型。实验结果表明, 交配系统与花部特征、传粉系统的关系符合前人总结的规律, 即异交的物种(尖距紫堇)具有较高的花部资源投入、较高的花粉-胚珠比、较高的访花频率, 从而促进异交的发生; 自交水平高的物种(小花黄堇)具有最小的花冠、低花粉-胚珠比、低访花频率, 因此降低了花部资源投入、促进自交的发生<sup>[24]</sup>。交配系统处于自然选择之中, 其中自交和异交的比例是交配系统研究的核心问题<sup>[25]</sup>。通常认为, 自交是被子植物交配系统进化的主要趋势<sup>[26]</sup>。在本研究中, 尖距紫堇属于相对原始的大叶紫堇组, 而紫堇、小花黄堇所在的紫堇组和小花黄堇组被认为处于相对进化的位置<sup>[17]</sup>, 因此, 我们推测在紫堇属的进化过程中, 也存在着异交向自交或混合交配系统的转变。自交能力的获得通常有以下驱动因素:(1)生殖保障, 自交使植株不依赖传粉者或其它植株就可独立完成有性生殖, 因而在入侵新生境、建立新种群时有极大优势<sup>[27]</sup>; (2)适应传粉者不足的环境, 传粉者缺乏时具有自交能力的个体得以延续后代并占据优势<sup>[28-30]</sup>。因此, 紫堇属自交类型的出现可能与物种进化过程中所处的传粉环境有

关,例如花期与雨季重叠等可能造成花粉限制,促使一些自交亲和类型得以延续并占据优势,逐步分离成新的物种。紫堇属不存在雌雄异位,自交能力的获得依靠自交不亲和性的丧失和雌雄异熟消失。已有证据表明,混合交配系统既可通过自交获得繁殖保障,又可通过异交提高后代适合度、避免自交衰退,因而比专性自交或异交更为稳定<sup>[5,26]</sup>,有利于种群维持和扩散,对于植物广泛适应不同的气候和生境类型具有重要意义。

**致谢:**感谢武汉大学郭友好教授、中国科学院武汉植物园杨春锋副研究员对本研究的指导,感谢武汉大学潘明清高级工程师,以及肖昌龙、帖爽、朱学刚在野外实验中提供的帮助。

## 参考文献:

- [1] Wyatt R. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. [M]// Real L ed. *Pollination Biology*. New York: Academic Press, 1983: 51–96.
- [2] Barrett SCH. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond[J]. *Proc R Soc Lond B*, 2003, 358: 991–1004.
- [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 YP, Liu JQ. A review on recent advances in the studies of plant breeding system[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(2): 151–163.
- [4] 宋志平, 汪小凡, 潘明清. 花荵和黄花荵居群遗传结构比较研究[J]. *武汉植物学研究*, 2000, 18(2): 91–98.  
Song ZY, Wang XF, Pan MQ. A comparative study on population genetic structure and breeding system between *Butomus umbellatus* and *Limnocharis flava* (Butomaceae)[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2000, 18(2): 91–98.
- [5] 张洋, 叶其刚. 濒危植物裸芸香的繁育系统及在植物园迁地保护环境下的传粉研究[J]. *植物科学学报*, 2011, 29(5): 599–606.  
Zhang Y, Ye QG. Breeding system of the endangered species *Psilopeganum sinense* and its pollination process in a botanical garden[J]. *Plant Science Journal*, 2011, 29(5): 599–606.
- [6] 戴璇, 覃道凤, 罗文杰. 慈姑属植物的生态及进化生物学研究进展[J]. *植物科学学报*, 2015, 33(5): 620–632.  
Dai C, Qin DF, Luo WJ. Ecological and evolutionary studies on *Sagittaria* (Alismataceae) [J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(5): 620–632.
- [7] Devaux C, Lepers C, Porcher E. Constraints imposed by pollinator behaviour on the ecology and evolution of plant mating systems[J]. *J Evol Biol*, 2014, 27: 1413–1430.
- [8] Ai HL, Zhou W, Xu K, Wang H, Li DZ. The reproductive strategy of a pollinator-limited Himalayan plant, *Incarvillea mairei* (Bignoniaceae) [J]. *BMC Plant Biol*, 2013, 13(1): 1–10.
- [9] 何亚平, 费世民, 刘建全, 陈秀明, 王鹏, 蒋俊明, 何飞. 高山植物繁育系统研究进展初探[J]. *四川林业科技*, 2005, 26(4): 43–49.  
He YP, Fei SM, Liu JQ, Chen XM, Wang P, Jiang JM, He F. A preliminary review of studies of alpine plant breeding system[J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2005, 26(4): 43–49.
- [10] 李清河, 徐军, 高婷婷, 颜秀, 辛智鸣. 白刺属植物的繁育系统与开花结实特征[J]. *东北林业大学学报*, 2013, 41(9): 68–97.  
Li QH, Xu J, Gao TT, Yan X, Xin ZM. Breeding system characteristics, blooming and fruiting habits of *Nitraria* L. [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2013, 41(9): 68–97.
- [11] Ohara M, Higashi S. Effects of inflorescence size on visits from pollinators and seed set of *Corydalis ambigua* (Papaveraceae)[J]. *Oecologia*, 1994, 98(98): 25–30.
- [12] Kudo G, Maeda T, Narita K. Variation in floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Corydalis ambigua* (Fumariaceae): pollination efficiency or resource limitation? [J]. *J Ecol*, 2001, 89(1): 48–56.
- [13] Kudo G, Kasagi T. Floral sex allocation in *Corydalis ambigua* populations visited by different pollinators [J]. *Ecoscience*, 2004, 11(2): 218–227.
- [14] Zhang YW, Yu Q, Zhao JM, Guo YH. Differential effects of nectar robbing by the same bumble-bee species on three sympatric *Corydalis* species with varied mating systems[J]. *Ann Bot*, 2009, 104(1): 33–39.
- [15] 刘文平, 王东. 紫堇属(*Corydalis* DC.)植物的种子形态及其分类学意义[J]. *植物科学学报*, 2011, 29(1): 11–17.  
Liu WP, Wang D. Seed morphology and its taxonomic significance in *Corydalis* DC. (Papaveraceae) from Hubei Province, China [J]. *Plant Science Journal*, 2011, 29(1): 11–17.
- [16] 夏青. 三种紫堇属植物的繁育系统研究[D]. 安徽: 安徽师范大学, 2012.  
Xia Q. Studies on breeding system of three species in *Corydalis* DC[D]. Anhui: Anhui Normal University, 2012.
- [17] 吴征镒, 庄璇, 苏志云. 论紫堇属的系统演化与区系发生和区系分区的关系[J]. *云南植物研究*, 1996, 18(3): 1–3.  
Wu ZY, Zhuang X, Su ZY. The systematic evolution of *Corydalis* in relation to florogenesis and floristic regionalization in the world[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1996, 18(3): 1–3.
- [18] 中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第32卷[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 109–434.

- Editorial Board of Flora of China. *Flora of China*: Vol. 32 [M]. Beijing: Science Press, 1999: 109–434.
- [19] Stolle J. Biological flora of central Europe: *Corydalis pumila* (Host) Rchb[J]. *Flora*, 2004, 199(3): 204–217.
- [20] Mitchell RJ. Effects of floral traits, pollinator visitation, and plant size on *Ipomopsis aggregate* fruit production[J]. *Am Nat*, 1994, 143(143): 870–889.
- [21] Makino TT, Ohashi K, Sakai S. How do floral display size and the density of surrounding flower influence the likelihood of bumble bee revisit to a plant? [J]. *Funct Ecol*, 2007, 21(21): 87–95.
- [22] Higashi S, Ohara M, Arai H, Matsuo K. Robber-like pollinators: overwintered queen bumblebees foraging on *Corydalis ambigua* [J]. *Ecol Entomol*, 1988, 134(4): 411–418.
- [23] Maloof JE. Reproductive biology of a North American sub-alpine plant: *Corydalis caseana* A. Gray ssp. *brandegeei* (S. Watson) GB Ownbey[J]. *Plant Species Biol*, 2000, 15(3): 281–288.
- [24] Cruden RW. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants [J]. *Evolution*, 1977, 31(1): 32–46.
- [25] Barrett SCH, Harder LD. Ecology and evolution of plant mating[J]. *Trends Ecol Evol*, 1996, 11(2): 73–79.
- [26] Goodwillie C, Kalisz S, Eckert C. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2005, 36: 47–79.
- [27] Baker HG. Self-compatibility and establishment after long-distance dispersal[J]. *Evolution*, 1955, 9(3): 347–349.
- [28] Husband BC, Barrett SCH. Genetic drift and the maintenance of the style length polymorphism in tristylos populations of *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae) [J]. *Heredity*, 1992, 69: 440–449.
- [29] Fenster CB, Ritland K. Evidence for natural selection on mating system in *Mimulus* (Scrophulariaceae) [J]. *Int J Plant Sci*, 1994, 155(5): 588–596.
- [30] Wright SI, Kalisz S, Slotte T. Evolutionary consequences of self-fertilization in plants [J]. *Proc R Soc B Biol Sci*, 2013, 280: 1–10.

(责任编辑:周媛)