

开花植物延迟自交的研究进展

肖汉文¹, 刘清山^{2,3}, 田如男^{1*}

(1.南京林业大学风景园林学院, 江苏 南京 210037; 2.上海辰山植物园, 上海 201602;

3.浙江理工大学生命科学与医药学院, 浙江 杭州 310018)

摘要:延迟自交是植物在单朵花开花末期主动自花授粉的一种繁殖方式。为了补充及完善植物进化和传粉生物学研究的综合数据资料,笔者概述了延迟自交的发生途径、试验研究方法、“两全其美”繁殖保障假说等方面的进展,探讨了其适应性意义,并对今后的研究方向提出了建议。目前,延迟自交现象广泛发生在43科61属74种植物中,其中,52种植物的发生途径是单一的,22种植物由两种途径共同作用。在单一途径中,柱头弯曲引起的延迟自交最为常见;不完全雌雄异熟和雌雄异位减小两种途径共同作用促进的延迟自交最为常见。对延迟自交的观察,多采用宏观传粉生物学手段,少有研究将宏观传粉生物学与遗传学手段相结合为延迟自交的发生提供最严谨的证据。延迟自交的繁殖保障假说表明,植物在优先保障异交进行的前提下,当传粉环境不可预测时,延迟自交能为植物的繁殖成功提供保障,被认为是结合了自交和异交优点的“两全其美”的交配系统。此外,对于少胚珠物种,昆虫单次授粉后即可充分授粉;为节约植物资源,还可阻止延迟自交的发生。

关键词:开花植物;延迟自交;繁殖保障;近交衰退;适应性机制

中图分类号:S718;Q941

文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2006(2022)06-0233-07



A review of delayed autonomous selfing in flowering plants

XIAO Hanwen¹, LIU Qingshan^{2,3}, TIAN Runan^{1*}

(1.College of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2.Shanghai Chenshan

Botanical Garden, Shanghai 201602, China; 3.College of Life Science and Medicine, Zhejiang

Sci-Tech University, Hangzhou 310018, China)

Abstract: Delayed autonomous self-pollination or delayed selfing is a reproductive way of autonomous self-pollination that occurs at the end of cross-pollination of a single flower in flowering plants. To complement the comprehensive data base of plant evolution and pollination biology, we provide a review of progress in the occurrence pathways, experimental research methods, and the “best of both worlds” reproductive assurance hypothesis of delayed selfing. We also discuss the adaptive significance of delayed selfing and suggest future research directions. The delayed selfing is present in 74 angiosperm species, and widely distributed in 61 genera and 43 families, of which 52 species occur by a single pathway and 22 species by two pathways. In a single pathway, the style curvature is the most common to cause the delayed selfing. Incomplete dichogamy and reduced herkogamy are the most common pathways promoting the delayed selfing occurrence. Observations of delayed selfing have mostly been done through pollination biology, and few studies have combined pollination biology with genetics to provide the most rigorous evidence for the occurrence of delayed selfing. The reproductive assurance hypothesis of delayed selfing suggests that it prioritizes securing cross-pollination and can aid in the reproductive success of plants when the pollination environment is unpredictable. Therefore, the delayed selfing is considered the “best of both worlds” mating system that combines the advantages of selfing and outcrossing. In addition, for ovule-less species, plants have sufficient prior pollination and fertilization after a single visit by insects, which also prevents the occurrence of delayed selfing to save plant resources for other purposes.

收稿日期 Received: 2022-08-15

修回日期 Accepted: 2022-09-25

基金项目:江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)。

第一作者:肖汉文(hwxiao777@163.com),工程师,博士生。***通信作者:**田如男(tianrunan@njfu.edu.cn),教授。

引文格式: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. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.2022008031.

Keywords: flowering plant; delayed autonomous selfing; reproductive assurance; inbreeding depression; adaptation mechanism

世界上超过 87% 的被子植物依靠传粉者进行授粉,但有约 20% 的被子植物能以主动自交的方式来繁殖后代^[1-2],在自交亲和的植物中,通常异交和自交共存^[3],促进混合交配。自交包括传粉昆虫促进的自花授粉和主动自花授粉两种类型^[4]。Lloyd^[4]认为由传粉者介导的自花授粉与主动自花授粉的选择条件不同,相对于异花授粉,主动自花授粉的选择取决于植物的开花时间。根据异花授粉与主动自花授粉发生的相对时间,Lloyd^[4]将主动自交分为 3 种方式,即前自交(主动自交发生在异交之前)、竞自交(主动自交和异交同时发生)和延迟自交(主动自交发生在异交不成功之后)。

前自交和竞自交在不良的环境条件下也能为植物的繁殖提供保障,但它们通常会减少异交种子的数量和花粉的传播引起种子折损(seed discounting)和花粉折损(pollen discounting)^[5-7]。相反,延迟自交是发生在单花末期异交不成功之后的主动自花授粉,它优先保障昆虫异花授粉的进行,当传粉者缺少或授粉不充分时,在单花末期发生主动自花授粉,没有种子和花粉折损^[5-6]。此外,发生延迟自交的植物能够适应多变的授粉环境条件从而增加结实率,并且能够传递两套相同的基因,为植物提供繁殖保障。因此,延迟自交经常被描述为“两全其美”(best-of-both-worlds, BOBW)的交配系统^[5-8]。

尽管延迟自交“两全其美”的繁殖保障假说已被广泛接受,但延迟自交的发生势必会延长花的寿命,从而增加植物资源消耗,当植物资源不足以分配给所有胚珠受精时,自花花粉可能会与早期昆虫主导异交的花粉竞争,转移植物资源并影响其繁殖成功^[8-13]。此外,随着花期的延长和衰老,植物的花粉活力和柱头可授性逐渐降低,也可能会损害或降低植物的雌雄性功能^[14-15]或降低种子的质量^[10]。最近一项在唇形科鼠尾草属(*Salvia*)少胚珠(4 个胚珠)物种的研究表明,缺少传粉者时,通过荫生鼠尾草(*Salvia umbratica*)花的寿命促进延迟自交,一旦开花初期被昆虫单次授粉即可沉积足够的花粉满足充分受精,阻止延迟自交的发生,植物可主动调节花寿命将有限的植物资源分配给其他花朵^[12]。

目前,有关植物延迟自交研究的报道中,阮成

江等^[7]介绍了我国在繁殖保障(reproduction assurance)和延迟自交方面研究的现状和不足之处;Goodwillie 等^[8]从延迟自交的发生机制、稳定性、“两全其美”的繁殖策略假说以及延迟自交特征的进化等方面进行了全面综述。尽管有关这一主题的研究越来越多,但延迟自交的实验证据有限,理论知识和实践方面的资料仍然缺乏。同时,对于少胚珠物种的延迟自交及其适应性机制也少有报道。基于此,笔者试图从延迟自交的发生途径、研究方法、“两全其美”繁殖保障假说、适应性意义以及今后的研究方向等方面全面综述,旨在为植物进化和传粉生物学研究提供参考。

1 延迟自交的普遍性与发生途径

延迟自交广泛发生在被子植物中,目前,延迟自交现象存在于 43 科 61 属 74 种植物中(表 1)。从发生延迟自交物种的数量来看,报道延迟自交现象种类最多的为龙胆科(*Gentianaceae*),在 7 个属报道了 9 例延迟自交的发生,其次是在锦葵科(*Malvaceae*)和茄科(*Solanaceae*)各有 5 例,其他大多数科属仅有 1 例延迟自交的报道(表 1)。发生延迟自交的植物具有多样性的生态习性,例如乔木有 *Xerospermum intermedium*,灌木有来江藤(*Brandisia hancei*),草本有荫生鼠尾草等;生境类型各异,例如水生植物独蕊草(*Trithuria submersa*)和旱生植物大翅驼蹄瓣(*Zygophyllum macropterum*)等;地理区域不同,如温带或热带地区。据报道,延迟自交的发生可能与极端的气候、传粉者缺乏和本身自交能力有关。例如,约有 44% 的物种仅有单一的传粉者种类或功能群^[16-17]。延迟自交发生在北极、荒漠和高山生境约占总数的 14%^[18]。发生延迟自交的大部分物种胚珠数量较多(胚珠数>5,约占 82%)^[12]。此外,根据 Goodwillie 等^[8]的统计,发生延迟自交的物种接近一半是一、二年生草本。

延迟自交的发生主要包括柱头弯曲、雌雄异位程度降低、花冠闭合、不完全雌雄异熟、花冠脱落、花冠萎蔫、雄蕊伸长、短暂自交不亲和、和双柱头等 13 种单一的途径,占总数的 70% (52 种),但也有近 30% 的植物(22 种)由多种途径共同促进延迟自交的发生(表 1)。在单一发生途径中,柱头弯曲引起的延迟自交报道最多(12 种),占总数的 16%。例如,在唇形科荫生鼠尾草中,单花末期没有传粉

表 1 发生延迟自交的植物及途径
Table 1 Species and pathways in which delayed autonomous selfing occurred

科 family	物种 species	发生途径 pathway	文献 reference
大戟科 Euphorbiaceae	藤状黄蓉花 <i>Dalechampia scandens</i>	雌雄异位程度降低 reduced herkogamy	Hildesheim 等 ^[10]
龙胆科 Gentianaceae	扁蕾 <i>Gentianopsis barbata</i>	雄蕊伸长 stamen elongation	段元文等 ^[19]
	<i>Prepusa hookeriana</i>	柱头弯曲 stigma curvature	Lemos 等 ^[16]
唇形科 Lamiaceae	荫生鼠尾草 <i>Salvia umbratica</i>	柱头弯曲 stigma curvature	Xiao 等 ^[12]
	<i>S. hypoleuca</i>		Naghiloo 等 ^[20]
	南欧丹参 <i>S. sclarea</i>		
狸藻科 Lentibulariaceae	早果狸藻 <i>Utricularia praeterita</i>	雌雄异位程度降低 reduced herkogamy	Chaudhary 等 ^[18]
	<i>Utricularia babui</i>		
野牡丹科 Melastomataceae	<i>Bertolonia paranaensis</i>	雌雄异位程度降低和雄蕊运动 reduced herkogamy and stamen movement	Passos 等 ^[21]
	<i>B. mosenii</i>		
茄科 Solanaceae	天仙子 <i>Hyoscyamus niger</i>	雄蕊伸长 stamen elongation	帕丽旦·萨力等 ^[22]
其中 39 科	其余 63 种	单一发生途径:柱头弯曲 stigma curvature,雌雄异位程度降低 reduced herkogamy,花冠闭合 corolla closure,不完全雌雄异熟 incomplete dichogamy,花冠脱落 corolla abscission,花冠萎蔫 corolla wilting,雄蕊伸长 stamen elongation,短暂自交不亲和 transient self-incompatibility 和双柱头 diplostigmaty 等 多途径:不完全雌雄异熟和雌雄异位减小 incomplete dichogamy and reduced herkogamy,柱头弯曲和不完全雌雄异熟 style curvature and incomplete dichogamy,雌雄异位减小和雄蕊运动 reduced herkogamy and stamen movement,短暂自交不亲和和雌雄异位减小 transient SI and reduced herkogamy,花冠脱落和柱头弯曲 corolla abscission and stigma curavature,不完全雌雄异熟和花丝弯曲 incomplete dichogamy and filament curvatur,短暂自交不亲和和柱头弯曲 transient SI and stigma curvature,花冠脱落和柱头直伸 corolla closure and style straightening	Goodwillie 等 ^[8]

者为其传粉时,雌蕊可主动弯曲触碰雄蕊上臂进行延迟自交^[12]。锦葵科的 5 个物种均为该类型^[23-28]。其次是雌雄异位程度降低(9 种)和花冠闭合(9 种)引起的延迟自交,各占总数的 12%。在许多被子植物中,雌雄异熟(花药和柱头成熟的时间分离)是防止自花授粉和花粉-雌蕊干扰的重要机制^[29-30]。然而,在一些植物中,例如狸藻科的早果狸藻(*Utricularia praeterita*)和 *U. babui*,其开花初期花药位于柱头裂片背面下方,开花后花药开裂,单花末期花丝伸长,背侧柱头逐渐弯曲,以完成延迟自交^[18]。此外,约有 15% 的物种是由不完全雌雄异熟和雌雄异位减少两种途径共同促进延迟自交的发生(11 种),如茄科 5 个延迟自交的物种中有 4 个是发生该类型^[31-32]。发生这几种延迟自交途径的物种较多,占总数的 66%,其他大多数途径仅有 1~3 个物种。

从延迟自交发生的多样性来看,龙胆科 9 种延

迟自交中包含了 8 种途径,在物种数量相对较多的锦葵科和茄科仅有 1~2 种途径的延迟自交发生。此外,还有一些物种具有特殊的延迟自交途径。例如,姜科黄花大苞姜(*Monolophus coenobialis*)的花粉随着柱头上分泌的油质液落置在柱头上,发生延迟自交^[33];龙胆科的 *Sebaea aurea* 有 2 个柱头,它们时空分离,一个在花药的上方,接受异花授粉,一个在花药下方,可接收自身花药上掉落的花粉发生延迟自花授粉^[34]。野牡丹科(Melastomataceae)雄蕊孔裂是明显区别于其他科属的特征,最近一项研究发现,华贵草属(*Bertolonia*)的两种植物由于雌雄异位程度减少和雄蕊的运动导致“花粉管洒落”(pollen tube shower)发生延迟自交^[21]。

2 延迟自交的研究方法

对于延迟自交的观察,早期 Lloyd 等^[3]提出在不同时间段去除雌蕊,通过结实率评估所有时间段

延迟自交的贡献; Miranda 等^[35]以及 Mamut 等^[36]分别对爵床科的 *Ruellia subsessilis* 和蒺藜科的大翅驼蹄瓣不同时间段去除雄蕊,通过统计去雄后不同时间段种子产生的数量来评估延迟自交的时间和能力。约 20%的研究采用这种方法评估延迟自交的发生。近年来,许多学者在 Lloyd 和 Schoen 的基础上结合传粉生物学手段为延迟自交的研究提供了参考。例如, Duan 等^[37]通过对龙胆科湿生扁蕾 (*G. paludosa*) 开花后不同时间段的雌雄蕊之间的距离观察并结合花粉萌发率和种子产生的数量等试验详细研究了其延迟自交的发生。Ruan 等^[28]在温室试验观察了开花期间雌蕊的运动过程、对花冠移除和人工授粉等试验表明海滨沼葵 (*Kosteletzkya virginica*) 柱头弯曲促进延迟自交的发生。最近, Paudel 等^[38]除了在不同时间段观察尼泊尔象牙参 (*Roscoea nepalensis*) 柱头液体的分泌和雌雄蕊距离,还结合不同时间段授粉处理,证实了尼泊尔象牙参双重自交机制。

需要特别强调的是,许多植物无需受精可以通过孤雌生殖 (parthenogenesis) 的方式产生发育成熟的种子,在完全人工隔离、温室试验和控制授粉条件下产生的种子可能是无融合生殖 (apomixis) 的结果^[39-40]。因此,通过宏观的传粉生态学对延迟自交进行观察时应先排除无融合生殖的发生。例如可以通过繁育系统(开花前去除雌雄蕊并套袋)检测是否有无融合生殖的发生。最近一项值得参考的例子是, Xiao 等^[12]通过繁育系统的手段检测荫生鼠尾草不存在无融合生殖现象,并通过野外和温室观察相结合的方式,连续观察荫生鼠尾草不同时间段雌蕊距离的变化、自交的比例、座果率和结实率等试验证实了其延迟自交的发生。

传统的宏观的传粉生态学观察结合遗传学方法是对延迟自交进行量化最严谨的方法,但目前仅在少数植物中用这种方法检测延迟自交的发生,如 Kissling 等^[34]对 *S. aurea* 进行 5 种授粉处理,并结合 6 个多态微卫星位点 (polymorphic microsatellite loci) 分析; Dart 等^[41]对柳叶菜科的 *Camissoniopsis cheiranthifolia* 不同时间段去雄后自交和异交产生的种子数量和比例进行量化,并结合标记基因 (marker genes) 分析; Goodwillie 等^[42]对 *L. jepsonii* 自花和异花种子的产生进行统计,并结合等位酶基因标记 (allozyme genetic markers) 分析,分别证实了这些植物的延迟自交是由于花粉掉落、花冠闭合和短暂自交不亲和以及雌雄异位程度减小引起的。在透骨草科多斑沟酸浆 (*Mimulus guttatus*) 中,尽管

对花的观察表明花冠脱落和柱头弯曲促进延迟自交的发生^[43-44],但同工酶标记 (isozyme marker) 分析发现该物种的自交种子是竞自交和同株异花自交产生的,没有发现延迟自交的证据^[45]。因此,采用传统的传粉生态学对延迟自交观察时,仅通过花器官位置的相对变化、雌雄蕊的接触和人工授粉等试验来判断延迟自交的发生需要谨慎对待,还应排除无融合生殖的发生以及结合遗传学分析为延迟自交的发生提供最严谨的证据。

3 “两全其美”繁殖保障假说的条件及证据

“两全其美”的繁殖保障假说表明,当存在传粉者时,优先促进异花授粉;当传粉者缺乏或授粉受精不充分时,又可以通过主动自花授粉来保障种子的产生。尽管自交会产生近交衰退,但在授粉环境不良的条件下,自交仍然能提供繁殖保障。Goodwillie 等^[8]在前人工作的基础上总结了自交是 BOBW 的交配策略需要满足以下基本条件:①产生具有花蜜或花粉的花并能够吸引传粉者;②有一定的近交衰退,即自交后代适合度 > 0 ,近交系衰退值 < 1 ;③具有较高的主动自交能力;④偶尔受到传粉者或花粉限制,导致异交率的变化。

与 BOBW 的繁殖保障策略假说满足的要求一致,如茄科的天仙子 (*Hyoscyamus niger*) 具有较大和较艳丽的花吸引传粉者,同时,开花初期柱头探出花冠,花药位于柱头下方促进异花授粉;当荒漠多风、温度变化造成传粉者受限时,雄蕊伸长促进主动自花授粉,为该物种在荒漠极端环境下提供生殖保障^[22]。然而,也有一些植物在特定的环境条件下,由异交向高比例自交过渡,导致植物表型进化,其中包括自交综合征^[46]。例如柳叶菜科的 *C. cheiranthifolia*,大花居群更倾向于异交,小花居群则倾向于自交^[41]。在姜科和马齿苋科的一些植物中,具有较少的花粉数量和较低的花粉胚珠比 (P/O),如黄花大苞姜的 P/O 仅为 6^[33],马齿苋 (*Portulaca oleracea*) 的 P/O 为 8.8^[47]。因此,这些花特征可能减少了对传粉者的吸引,主动自交为其繁殖提供了极大的保障。

BOBW 的繁殖保障假说的核心就是繁殖保障。延迟自交的繁殖保障主要取决于主动自交的能力和传粉者的环境条件^[7-8,48]。在自然条件下,主动自交的繁殖保障通常用结实率来衡量,即套袋主动自交的结实率/人工异花授粉的结实率^[3]。已报道的延迟自交案例中,50%以上的植物种类主动自交指数超过 0.7 且几乎没有近交衰退^[8]。目前,延

迟自交的物种中对近交衰退的评估主要是通过人工异花授粉和人工自花授粉的结实率来衡量,少有研究对其后代适宜度进行评估。最近,对大戟科藤状黄蓉花(*Dalechampia scandens*)自交后代适宜度研究的结果表明,植物种子的数量和质量会随着延迟自交而下降,但不受近交衰退的影响^[10];也有一些植物在后代萌发生长的前一阶段体现不出近交衰退的趋势,直到生长发育的后一阶段才能体现^[11];全基因组分析表明透骨草科的多斑沟酸浆自交的适合度仅为异交的3%~4%^[49]。因此,对自交后代适宜度的评估应具备一定的时空尺度。

尽管BOBW的繁殖保障策略已被广泛接受,但少有研究完全符合这种繁殖保障策略。延迟自交可延长花的寿命也被认为是延迟自交的一个缺点,如果植物在开花前期保障异花授粉进行时可缩短花的寿命,只有在授粉受精不充分时延长花的寿命促进延迟自交,节约植物资源分配,那么延迟自交的繁殖保障会超过预期,对植物的繁殖尤其有益^[50-51]。例如,唇形科荫生鼠尾草具有典型的雄蕊杠杆结构,花大而艳丽,花冠筒基部产生花蜜,均为吸引昆虫异花授粉的特征。昆虫单次访花沉积的花粉数量即可满足充分受精,从而缩短花的寿命,节约有限的植物资源分配,阻止延迟自交的发生。然而,在单花末期没有传粉者为其传粉时,又可进行延迟主动自花授粉,为其提供繁殖保障^[12]。Ruan等^[28]对从北美引进中国的锦葵科海滨锦葵的研究发现,海滨锦葵5裂的柱头在开花后8~10 h开始接触雄蕊进行延迟自交,在开花过程中,其中1~4个柱头被授粉,花粉管成功到达胚珠也可以阻止延迟自交的发生,未被授粉的柱头裂片仍然可以进行延迟自交。这些实例为延迟自交是BOBW的繁殖保障策略假说提供了进一步的证据。

4 延迟自交的适应性意义

开花植物大多数依靠传粉者传粉产生种子,在自交亲和的植物中也可能进化为混合交配系统,例如由昆虫介导的同株异花授粉^[8-10,52]。随着全球气候变暖和极端天气的出现,如果传粉者变得不可预测,自交不亲和的植物也可能向自交亲和转变^[53],自交亲和的植物可能进化出更高比例的主动自花授粉^[54]。在这种情况下,发生延迟自交的策略是有益的,首先保障异交的进行,一方面没有花粉和种子折损,另一方面在缺少传粉者时又可以通过延迟自交来保障植物后代产生^[7-8]。

74种延迟自交植物中,大多数(94%)植物不

论前期是否被昆虫授粉,延迟自交都会发生,此外,这些植物大部分胚珠数量较多(胚珠数>5,约占82%),即使在自交前已经被昆虫授粉,也可能存在授粉不充分或者花粉未能正常萌发等情况^[25,31]。因此,植物会采取延迟自交对其进行补充授粉,为其繁殖提供保障^[23,55]。然而,对于胚珠数较少的植物(胚珠数<5),一旦主动自交前已经被昆虫授粉,传粉者单次访花移入柱头上的花粉数量远大于胚珠数,足以使所有胚珠受精结实^[12]。对于这种少胚珠类型的植物,如菊科欧洲千里光(*Senecio vulgaris*, 1个胚珠)^[56]、锦葵科海滨锦葵(5个胚珠)^[28]和唇形科荫生鼠尾草(4个胚珠)^[12],在没有授粉的情况下,会发生延迟自交,而主动自交前一旦被昆虫充分授粉,花朵短时间内新鲜掉落,不再发生延迟自交。延迟自交在少胚珠物种中的选择,不仅保证了前期异交的进行,而且还可终止延迟自交的发生,缩短花的寿命,减少资源的消耗和分配不均。在没有传粉者时,它又能为植物的繁殖提供保障,是一种更灵活的繁殖保障策略,尤其是在自交亲和且几乎没有近交衰退的物种中,这种优势更为明显^[12,57]。

5 展望

开花植物在生长发育过程中,由于各种各样的原因(如高温、干旱、气温变化以及缺少传粉者等)减少种子产生,为了应对这些极端的环境条件,植物往往会进化出一些特殊的生殖类型,如延迟自交^[7]。延迟自交现象广泛发生在43科61属74种植物中,但大多数数据集中于草本植物或一、二年生植物。由于草本生命周期短,更容易受到恶劣环境条件的影响,可能对自交的选择更强烈,也可能草本植物的研究相对容易。因此,未来需要在更广泛的时间和空间尺度加大对木本植物的研究,进一步阐明延迟自交的选择压力和进化方向。此外,延迟自交的发生70%是单一途径,但仍有30%是多种途径共同促进延迟自交的发生。因此,在对其发生途径进行观察时,应尽可能详细,以免造成遗漏。

目前,大多数延迟自交的研究是通过雌雄蕊的距离、繁育系统、不同时间段花粉沉积的数量和结实率以及人工授粉等传统的传粉生物学手段进行研究,但仅通过宏观的传粉生物学观察延迟自交的发生需要谨慎对待,还应排除无融合生殖的发生。此外,随着科学技术的发展,应将传统的传粉生物学手段与先进的遗传学研究(如SSR、RFLP、RAD和SNP等技术手段)相结合,从较长的时空变异角

度分析,为延迟自交的发生提供最严谨的证据。

目前,对自交结果的衡量主要是担心近交衰退的发生,一旦发生近交衰退,延迟自交的优势则会被抵消^[8-11],这一问题已经被许多传粉生物学家所关注。因此,在延迟自交的植物中应对其后代适应性进行大量研究。此外,对于具有不同生活史特征的植物,近交衰退在多大程度上以及如何影响主动自花授粉的优点尚不清楚。因此,未来应加强近交衰退的研究,尤其是对比自交和异交种子萌发后的生长适宜度,将自然居群的繁殖保障假说与近交衰退的评估相结合,全面评估延迟自交在植物繁殖过程的重要性。

致谢:上海辰山植物园魏宇昆博士和黄艳波工程师在前期锦葵科和唇形科延迟自交发生机制和繁殖保障研究中给予指导!

参考文献(reference):

- [1] BARRETT S C H. The evolution of plant sexual diversity[J]. *Nat Rev Genet*, 2002, 3(4): 274–284. DOI: 10.1038/nrg776.
- [2] OLLERTON J, WINFREE R, TARRANT S. How many flowering plants are pollinated by animals? [J]. *Oikos*, 2011, 120(3): 321–326. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x.
- [3] LLOYD D G, SCHOEN D J. Self-and cross-fertilization in plants. I. functional dimensions[J]. *Int J Plant Sci*, 1992, 153(3): 358–369. DOI: 10.1086/297040.
- [4] LLOYD D G. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants[J]. *Am Nat*, 1979, 113(1): 67–79. DOI: 10.1086/283365.
- [5] LLOYD D G. Self-and cross-fertilization in plants. II. the selection of self-fertilization[J]. *Int J Plant Sci*, 1992, 153(3): 370–380. DOI: 1058-5893/92/ 5303-0011 \$ 02.00.
- [6] HERLIHY C R, ECKERT C G. Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant [J]. *Nature*, 2002, 416(6878): 320–323. DOI: 10.1038/416320a.
- [7] 阮成江, 钦佩, 尹增芳. 繁殖保障和延迟自交的研究进展[J]. *生态学报*, 2006, 26(1): 195–204. RUAN C J, QIN P, YIN Z F. Advancements in reproductive assurance and delayed selfing[J]. *Acta Ecol Sin*, 2006, 26(1): 195–204. DOI: 10.3321/j. issn: 1000-0933.2006.01.026.
- [8] GOODWILLIE C, WEBER J J. The best of both worlds? A review of delayed selfing in flowering plants[J]. *Am J Bot*, 2018, 105(4): 641–655. DOI: 10.1002/ajb2.1045.
- [9] ASHMAN T L, SCHOEN D J. How long should flowers live? [J]. *Nature*, 1994, 371(6500): 788–791. DOI: 10.1038/371788a0.
- [10] HILDESHEIM L S, OPEDAL Ø H, ARMBRUSTER W S, et al. Fitness costs of delayed pollination in a mixed-mating plant[J]. *Ann Bot*, 2019, 124(5): 869–881. DOI: 10.1093/aob/mcz141.
- [11] DELGADO-DÁVILA R, MARTÉN-RODRÍGUEZ S. A test of the reproductive assurance hypothesis in *Ipomoea hederacea*: does inbreeding depression counteract the benefits of self-pollination? [J]. *Am J Bot*, 2021, 108(11): 2162–2173. DOI: 10.1002/ajb2.1794.
- [12] XIAO H W, HUANG Y B, CHANG Y H, et al. Occurrence and prevention of delayed autonomous selfing in *Salvia umbratica* (Lamiaceae) [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 635310. DOI: 10.3389/fpls.2021.635310.
- [13] SPIGLER R B, ROSSANA M. Changes in female function and autonomous selfing across floral lifespan interact to drive variation in the cost of selfing[J]. *Am J Bot*, 2022, 109(4): 616–627. DOI: 10.1002/ajb2.1816.
- [14] ARATHI H S, RASCH A, COX C, et al. Autogamy and floral longevity in *Mimulus guttatus* [J]. *Int J Plant Sci*, 2002, 163(4): 567–573. DOI: 10.1086/340444.
- [15] CARRIÓ E, HERREROS R, BACCHETTA G, et al. Evidence of delayed selfing in *Fumana juniperina* (Cistaceae) [J]. *Int J Plant Sci*, 2008, 169(6): 761–767. DOI: 10.1086/588070.
- [16] LEMOS A L, MOREIRA M M, BENEVIDES C R, et al. Reproductive biology of *Prepusa hookeriana* (Gentianaceae): an endangered species of high-altitude grasslands in Brazil[J]. *Braz J Bot*, 2020, 43(2): 379–387. DOI: 10.1007/s40415-020-00611-w.
- [17] ZHONG J S, PRESTON J C. Bridging the gaps: evolution and development of perianth fusion [J]. *New Phytol*, 2015, 208(2): 330–335. DOI: 10.1111/nph.13517.
- [18] CHAUDHARY A, YADAV S R, TANDON R. Delayed selfing ensures reproductive assurance in *Utricularia praeterita* and *Utricularia babui* in Western Ghats [J]. *J Plant Res*, 2018, 131(4): 599–610. DOI: 10.1007/s10265-018-1016-y.
- [19] 段元文, 何亚平, 张挺锋, 等. 高山植物扁蕾的延迟自交机制[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 110–117. DUAN Y W, HE Y P, ZHANG T F, et al. Delayed selfing in an alpine species *Gentianopsis barbata* [J]. *J Plant Ecol*, 2007, 31(1): 110–117. DOI: 10.17521/cjpe.2007.0014.
- [20] NAGHILOO S, NIKZAT-SIAHKOLAE S, ESMAILLOU Z, et al. Pollination efficiency and pollen limitation in bistaminate vs tetra-staminate Lamiaceae [J]. *Plant Species Biol*, 2021, 37(1): 91–102. DOI: 10.1111/1442-1984.12357.
- [21] PASSOS L, TELLES F, GOLDENBERG R, et al. “Pollen tube shower” in *Bertolonia* (Melastomataceae): a new delayed selfing mechanism in flowers with poricidal anthers[J]. *Bot J Linn Soc*, 2021, 198(3): 326–341. DOI: 10.1093/botlinnean/boab051.
- [22] 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 Bot Boreali Occidentalia Sin*, 2012, 32(10): 2009–2015. DOI: 10.3969/j. issn. 1000-4025. 2012. 10.012.
- [23] SEED L, VAUGHTON G, RAMSEY M. Delayed autonomous selfing and inbreeding depression in the Australian annual *Hibiscus trionum* var. *vesicarius* (Malvaceae) [J]. *Aust J Bot*, 2006, 54(1): 27–34. DOI: 10.1071/BT05017.
- [24] LI Q, RUAN C J, TEIXEIRA DA SILVA J, et al. Floral morphology and mating system of *Alcea rosea* (Malvaceae) [J]. *Plant Ecol Evol*, 2012, 145(2): 176–184. DOI: 10.5091/plecevo.2012.651.
- [25] KLIPS R A, SNOW A A. Delayed autonomous self-pollination in *Hibiscus laevis* (Malvaceae) [J]. *Am J Bot*, 1997, 84(1): 48–53. DOI: 10.2307/2445882.
- [26] BUTTROSE, GRANT W, LOTT J. Reversible curvature of style branches of *Hibiscus trionum* L., a pollination mechanism [J]. *Aust J Bot*, 1977, 25(5): 567–570. DOI: 10.1071/BT9770567.
- [27] RAMSEY M, SEED L, VAUGHTON G. Delayed selfing and low levels of inbreeding depression in *Hibiscus trionum* (Malvaceae) [J]. *Aust J Bot*, 2003, 51(3): 275–281. DOI: 10.1071/bt02128.
- [28] RUAN C J, ZHOU L J, ZENG F Y, et al. Contribution of delayed autonomous selfing to reproductive success in *Kosteletzkya*

- virginica [J]. Belg J Bot, 2008, 141 (1): 3–13. DOI: 10.2307/20794647.
- [29] YE Z M, JIN X F, YANG J, et al. Accurate position exchange of stamen and stigma by movement in opposite direction resolves the herkogamy dilemma in a protandrous plant, *Ajuga decumbens* (Labiatae) [J]. AoB Plants, 2019, 11 (5): plz052. DOI: 10.1093/aob-pla/plz052.
- [30] 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 behaviour [J]. J Plant Ecol, 2006, 30 (2): 210–220. DOI: 10.17521/cjpe.2006.0030.
- [31] PÉREZ F, ARROYO M T K, ARMESTO J J. Evolution of autonomous selfing accompanies increased specialization in the pollination system of *Schizanthus* (Solanaceae) [J]. Am J Bot, 2009, 96 (6): 1168–1176. DOI: 10.3732/ajb.0800306.
- [32] LATTOO S K, DHAR R S, KHAN S, et al. Temporal sexual maturation and incremental staminal movement encourages mixed mating in *Withania somnifera*: an insurance for reproductive success [J]. Current Science, 2007, 92: 1390–1399.
- [33] WANG Y, ZHANG D, RENNER S S, et al. Self-pollination by sliding pollen in *Caulokaempferia coenobialis* (Zingiberaceae) [J]. Int J Plant Sci, 2005, 166: 753–759. DOI: 10.1086/431803.
- [34] KISSLING J, BARRETT S C H. Diplostigmy in plants: a novel mechanism that provides reproductive assurance [J]. Biol Lett, 2013, 9 (5): 20130495. DOI: 10.1098/rsbl.2013.0495.
- [35] MIRANDA A S, VIEIRA M F. *Ruellia subsessilis* (Nees) Lindau (Acanthaceae): a species with a sexual reproductive system that responds to different water availability levels [J]. Flora Morphol Distribution Funct Ecol Plants, 2014, 209 (12): 711–717. DOI: 10.1016/j.flora.2014.09.007.
- [36] MAMUT J, LI B, TAN D Y. Protogyny and delayed autonomous self-pollination in the desert herb *Zygophyllum macropterum* (Zygophyllaceae) [J]. J Syst Evol, 2014, 52 (1): 75–83. DOI: 10.1111/jse.12029.
- [37] DUAN Y W, DAFNI A, HOU Q Z, et al. Delayed selfing in an alpine biennial *Gentianopsis paludosa* (Gentianaceae) in the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. J Integr Plant Biol, 2010, 52 (6): 593–599. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2010.00951.x.
- [38] PAUDEL B R, SHRESTHA M, BURD M, et al. Dual mechanisms of autonomous selfing in *Roscoeia nepalensis* (Zingiberaceae) [J]. Ecology, 2021, 102 (7): e03337. DOI: 10.1002/ecy.3337.
- [39] 贾宁, 唐研耀, 曾燕如, 等. 植物无融合生殖研究进展 [J]. 生物技术通报, 2015, 31 (12): 15–24. JIA N, TANG Y Y, ZENG Y R, et al. Research progress on apomixis in plants [J]. Biotechnol Bull, 2015, 31 (12): 15–24. DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2015.12.003.
- [40] XIAO H W, LUO H L, LIU N N, et al. High fruit setting rate without male participation: a case study of obligate apomixis in *Rhomboda tokioi* (Orchidaceae) [J]. Flora, 2021, 283: 151920. DOI: 10.1016/j.flora.2021.151920.
- [41] DART S, ECKERT C G. Experimental manipulation of flowers to determine the functional modes and fitness consequences of self-fertilization: unexpected outcome reveals key assumptions [J]. Funct Ecol, 2013, 27 (2): 362–373. DOI: 10.1111/1365-2435.12055.
- [42] GOODWILLIE C, PARTIS K, WEBER J. Transient self-incompatibility confers delayed selfing in *Leptosiphon jepsonii* (Polemoniaceae) [J]. Int J Plant Sci, 2004, 165 (3): 387–394. DOI: 10.1086/382805.
- [43] DOLE J A. Reproductive assurance mechanisms in three taxa of the *Mimulus guttatus* complex (Scrophulariaceae) [J]. Am J Bot, 1992, 79 (6): 650–659. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1992.tb14607.x.
- [44] DOLE J A. Role of *Corolla* abscission in delayed self-pollination of *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae) [J]. Am J Bot, 1990, 77 (11): 1505–1507. DOI: 10.2307/2444762.
- [45] LECLERC-POTVIN C, RITLAND K. Modes of self-fertilization in *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae): a field experiment [J]. Am J Bot, 1994, 81 (2): 199–205. DOI: 10.2307/2445634.
- [46] CUTTER A D. Reproductive transitions in plants and animals: selfing syndrome, sexual selection and speciation [J]. New Phytol, 2019, 224 (3): 1080–1094. DOI: 10.1111/nph.16075.
- [47] MIYAJIMA D. Seed producing system in *Portulaca oleraceae* L. [J]. Asian J Plant Sci, 2006, 5 (2): 226. DOI: 10.3923/ajps.2006.226.232.
- [48] REN Y Q, XU Y P, ZHANG T, et al. Growth discrepancy between filament and style facilitates self-fertilization in *Brandisia hancei* (Paulowniaceae) [J]. Plant Species Biol, 2016, 31: 153–158. DOI: 10.1111/1442-1984.12099.
- [49] BROWN K E, KELLY J K. Severe inbreeding depression is predicted by the rare allele load in *Mimulus guttatus* [J]. Evolution, 2020, 74 (3): 587–596. DOI: 10.1111/evo.13876.
- [50] RODDY A B, MARTÍNEZ-PÉREZ C, TEIXIDO A L, et al. Towards the flower economics spectrum [J]. New Phytol, 2021, 229 (2): 665–672. DOI: 10.1111/nph.16823.
- [51] OROZCO-IBARROLA O A, FLORES-HERNÁNDEZ P S, VICTORIANO-ROMERO E, et al. Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)? [J]. Bot J Linn Soc, 2015, 177 (1): 50–65. DOI: 10.1111/boj.12225.
- [52] 肖汉文, 黄艳波, 王琦, 等. 高山物种栗色鼠尾草 (*Salvia castanea* Diels) 访花昆虫多样性与传粉行为变化 [J]. 生态学报, 2022, 42 (5): 1841–1853. XIAO H W, HUANG Y B, WANG Q, et al. Diversity of visiting insects and changes of pollinator behavior in alpine species *Salvia castanea* Diels (Lamiaceae) [J]. Acta Ecol Sin, 2022, 42 (5): 1841–1853. DOI: 10.5846/stxb202101070071.
- [53] VOILLEMOT M, ENCINAS-VISO F, PANNELL J R. Rapid loss of self-incompatibility in experimental populations of the perennial outcrossing plant *Linaria cavanillesii* [J]. Evolution, 2019, 73 (5): 913–926. DOI: 10.1111/evo.13721.
- [54] BROZ A K, DAM A S V, TOVAR-MÉNDEZ A, et al. Spread of self-compatibility constrained by an intrapopulation crossing barrier [J]. New Phytol, 2021, 231 (2): 878–891. DOI: 10.1111/nph.17400.
- [55] SUETSUGU K. Delayed autonomous self-pollination in two Japanese varieties of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae) [J]. Bot J Linn Soc, 2013, 173 (4): 733–743. DOI: 10.1111/boj.12111.
- [56] IRWIN J A, ASHTON P A, BRETAGNOLLE F, et al. The long and the short of it: long-styled florets are associated with higher outcrossing rate in *Senecio vulgaris* and result from delayed self-pollen germination [J]. Plant Ecol Divers, 2016, 9 (2): 159–165. DOI: 10.1080/17550874.2016.1181116.
- [57] GARCÍA-DORADO A. An explicit model for the inbreeding load in the evolutionary analysis of selfing [J]. Evolution, 2017, 71 (5): 1381–1389. DOI: 10.1111/evo.13231.