

• 研究报告 •

二型花柱植物海仙花报春花部性状 随地理梯度的变异

李海东^{1,2} 任宗昕¹ 吴之坤³ 许 琨³ 王 红^{1*}

1 (中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

3 (中国科学院昆明植物研究所丽江森林生态系统定位研究站, 昆明 650201)

摘要: 植物的花部性状在异质环境中表现出不均一的适应性进化, 其自然变异可能在时空格局上呈现一定的规律性。选择同一物种的不同地理居群进行花部表型变异分析, 能揭示花部性状随地理梯度的变异模式。海仙花报春 (*Primula poissonii*) 属于典型的二型花柱植物, 依赖昆虫传粉实现严格的型间异交。该物种广布于横断山地区亚高山–高山草甸, 其分布海拔跨度大且花部性状在种内具有较高变异, 但这些变异在不同地理梯度(海拔梯度和经纬度梯度)的特定选择因子作用下的变化规律尚不清楚。本研究选择海仙花报春16个居群, 对8个花部关键性状和二型花柱繁殖器官的互补度与海拔和经纬度的关系进行研究, 探究花部性状随地理梯度变异的模式及其潜在的选择因素。研究表明, 海仙花报春两种花型的花冠管开口大小、花药高度以及短柱花柱头高度与海拔均呈正相关, 但两种花型的花冠大小, 长柱花的花瓣长度、柱头到花冠管开口的距离, 以及短柱花的花冠管长度与海拔高度间均呈负相关, 其余性状与海拔无显著相关性。除短柱花中柱头高度以外的性状均随着纬度升高而逐渐减小。长柱花中除花药和柱头间的距离以及柱头到开口的距离外, 其余性状均随着经度的增加而减小; 短柱花的花瓣长度、花药高度以及花药和柱头间的距离随着经度的增加而变大, 其余性状均随着经度的增加而减小。繁殖器官间的互补度并不随地理环境的变化而变化。花部性状的地理变异可能受访花昆虫组成的地理变化驱动。繁殖器官间互补程度的高度保守表明非选型交配在居群二态性的维持和稳定过程中起关键作用。本研究为进一步深入开展报春花属 (*Primula*) 花部性状及其选择压力的地理变异研究奠定了基础。

关键词: 传粉者介导的选择, 雌雄互补异位, 地理梯度, *Primula poissonii*, 花部性状分化

Variation in floral traits of distylous *Primula poissonii* (Primulaceae) along geographic gradients

Haidong Li^{1,2}, Zongxin Ren¹, Zhikun Wu³, Kun Xu³, Hong Wang^{1*}

1 Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Lijiang Forest Ecosystem Research Station, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201

Abstract: Floral traits are predicted to diverge in a species due to different selective forces acting along ecological gradients. As elevation and latitude gradients are always indicative of drastic variation in plant communities, elevation and latitude models should indicate how natural selection has shaped some floral traits and/or how floral characteristics have adapted to local or regional conditions. The measurement of floral traits among multiple populations can be used to observe floral trait divergence along geographic gradients. *Primula poissonii*, a distylous species, is widely distributed in the core areas of the Hengduan Mountains in southwest China. Distily plays an important role in inter-morph cross pollination in *P. poissonii*. In this

收稿日期: 2015-06-17; 接受日期: 2015-10-22

基金项目: 国家自然科学基金重大国际合作计划(31320103919)、NFSC-云南联合基金(U1502261)、中国科学院重点部署项目(KJZD-EW-L07)和云南省应用研究基金项目(2014GA003)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wanghong@mail.kib.ac.cn

study, we investigated 16 populations of *P. poissonii* in Yunnan and Sichuan provinces. We measured eight floral traits (corolla, androecium and gynoecium) in short- and long-styled morphs of each population. Sexual organ reciprocity was estimated by calculating the spatial distribution overlap between the height of sexual organs. The spatial distribution of sexual organs was fitted by using the maximum likelihood method with a normal distribution. Measured character and sexual organ reciprocity were tested to examine the floral trait variation along geographic gradients by using linear regression models. Results showed that floral tube opening width and anther height in both morphs and stigma height in the short-styled morph displayed a positive correlation with increasing elevation; the petal length in long-styled morph flowers, the distance between the stigma and tube opening in long-styled morph, the floral tube length of short style morph, and corolla width in both morphs were decreased along elevational gradients. However, petal length of the short-styled morph, the distance between the highest sexual organs and tube opening in short-styled morph, the distance between anther and stigma in both morphs, and the floral tube length and stigma height in long-styled morph did not correlate with elevation. Furthermore, floral traits except for stigma height of short-styled morph were significantly negatively correlated with latitude gradients. In addition, floral traits vary along a longitudinal gradient. Differences in selective forces may contribute to the geographic mosaic of floral trait variation and sexual reciprocity may be maintained while the other traits differential. We prefer to conclude that floral trait divergence in *P. poissonii* is driven by flower visitors.

Key words: pollinator-mediated selection, reciprocal herkogamy, geographic gradients, *Primula poissonii*, floral trait divergence

在不同的地理环境下,植物受到的生物和非生物因素的影响不尽相同,其形态常显现出特定的地理变异(Herrera *et al.*, 2006)。一般而言,植物性状的地理梯度变化常常与土壤类型的地理渐变(Antonovics *et al.*, 1971; Macnair, 1993)以及物种间相互作用(传粉、病原菌和植食等)的地理差异(Burdon *et al.*, 1999; Thompson, 1999; Gómez *et al.*, 2009)有关。在较大的地理尺度上,植物-传粉者-环境间相互作用的关系和强度的差异致使花部性状发生分化(Thompson, 1994, 1999, 2005)。花部特征在异质环境中不均一的适应性进化可能导致其在时空上呈现出一定规律的变异。在空间尺度上,检测和分析花部性状在种内的变异能揭示花分化及其适应性进化过程(Hodgins & Barrett, 2008),进而探明遗传以及生态因素(如传粉昆虫)对植物花部性状的塑造作用(Herrera *et al.*, 2006)。

生态因子随地理梯度变化而变化,因此,地理梯度是研究植物对环境局部适应(local adaptation)的理想系统。随着海拔的升高,环境温度和资源可获得性均会降低,降水量和太阳辐射量增加,植被呈现垂直带性变化(Körner, 1999; Hodkinson, 2005),传粉昆虫的多样性、多度以及访花频率也会降低(Bingham & Orthner, 1998)。随着纬度的变化,降雨、日照辐射、土壤条件以及传粉者组成和丰富度也发

生变化(Li *et al.*, 1998; Silva-Montellano & Eguiarte, 2003)。与此同时,植物个体大小、资源分配、繁殖策略、花展示与单花结构等也可能随地理梯度而变化(McIntosh, 2002; Herrera *et al.*, 2006; 王一峰和岳永成, 2014)。因此,选择同一物种的不同地理居群进行花部性状变异分析,能揭示花部性状随地理梯度变异的式样,进而揭示这些变异的驱动因子。

花部性状随地理梯度发生变化的研究已有不少报道。例如,花的大小伴随海拔的升高而变大(Malo & Baonza, 2002)或减小(Zhao & Wang, 2015)。如迷迭香(*Rosmarinus officinalis*)高海拔居群花的鲜重大于低海拔居群(Herrera, 2005)。又如宽叶薰衣草(*Lavandula latifolia*)唇瓣长度随纬度升高而逐渐变长(Herrera *et al.*, 2006)。然而,并非所有的花部性状都与地理梯度间存在直接关联,如紫斑风铃草(*Campanula punctate* var. *hondoensis*)的花部性状虽在不同海拔的居群中表现不同,但却与海拔无相关性(Nagano *et al.*, 2014)。花部性状的地理分化可能与传粉者组成和丰富度的地理差异引起的定向选择有关(Pailler *et al.*, 1998; Maad *et al.*, 2013; Zhao & Wang, 2015)。长期以来,对物种间的花部性状变异,或者某个物种在居群内的变异研究较为深入,而对花部性状的地理(海拔和纬度、经度等)变异与选择压力地理差异间的关系没有引起足够重视

(Herrera *et al.*, 2006)。

二型花柱植物在同一个居群内包括长柱型(long-styled morph)和短柱型(short-styled morph)两种花型。长柱型花的柱头和短柱型花的花药位于同一高位水平, 而长柱型花的花药则和短柱型花的柱头位于同一低位水平(Darwin, 1877), 互补的雌雄异位是二型花柱植物花部性状的重要特征(Lloyd & Webb, 1992)。种内性器官间的互补度与居群内异型花粉的转移格局以及非选型交配事件的发生相关(Keller *et al.*, 2012, 2014)。对于同域分布的二型花柱植物而言, 种间的性器官高度的重叠可能导致杂交的发生(Zhu *et al.*, 2009; Ma *et al.*, 2014)。二型花柱植物的性器官排列方式的特殊性和异型不亲和系统使得繁殖成功很大程度上依赖于传粉昆虫进行准确的型间花粉转移(Lloyd & Webb, 1992), 这就使得其花部性状更易受到昆虫选择的作用。已有研究仅报道了茜草科弯管花(*Chassalia corallioides*)传粉者介导的花部性状随海拔梯度的变异式样(Pailler *et al.*, 1998)以及滇丁香(*Luculia pinceana*)花部性状随地理空间变化的不同式样(Zhou *et al.*, 2012)。

报春花属(*Primula*)约90%以上的物种属于二型花柱植物。该属广布于世界各地, 横断山地区是其分布中心(胡启明, 1994; Richards, 2003)。迄今为止, 对报春花属植物居群间花部性状变异的研究仅见黄花九轮草(*P. veris*)的花部综合征在草地和林下发生显著分化的报道(Brys & Jacquemyn, 2015)。然而, 该属植物花部性状是否随着地理梯度变化尚不清楚。因此, 开展该属植物多居群花部性状及其随海拔、纬度和经度梯度变化的研究有助于理解其花部性状的适应性进化。

花部的功能性状包括两个方面: 一是对传粉者的吸引, 二是与传粉者的精确耦合以提高传粉效率(Nilsson, 1988; Campbell *et al.*, 1996; Alexandersson & Johnson, 2002; Armbruster & Muchhala, 2009)。本研究选择二型花柱植物海仙花报春(*P. poissonii*)不同地理分布的16个居群进行研究, 探讨其花部性状的地理变异模式以及种内型间繁殖器官间的互补程度在进化中的作用。通过测量2个与吸引传粉昆虫相关的花部性状(花冠大小和花瓣长度)和6个促进传粉效率的花部性状(花冠管开口大小, 花冠管长度, 花药、柱头的高度, 最高繁殖器官到花冠管开口的距离, 花药和柱头间的距离), 并分

别与海拔、纬度和经度进行回归分析, 拟解决如下问题: (1)海仙花报春性器官互补度在居群间是否维持稳定? (2)花部性状是否随着地理梯度发生变化?

1 方法

1.1 研究材料和居群选择

海仙花报春为多年生宿根二型花柱草本植物, 分布于横断山地区, 集中分布于云南西北和四川西南等地, 生长于亚高山和高山湿润草甸。花期每个植株着生1个花葶(极少数多个花葶), 高度可达45 cm。每个花葶具2–6轮伞形花序, 每轮具3–9花。花冠呈深红色或紫红色, 花冠管开口周围为黄色, 喉部具明显的环状附属物, 花冠直径1.8–3.0 cm, 花瓣裂片倒心形, 先端常深2裂。花期5–8月, 果期9–10月。长柱花和短柱花分别有2%和10%的自交亲和(Richards, 2003)。

本研究调查了云南玉龙、宁蒗和香格里拉以及四川盐源和木里的16个海仙花报春居群(海拔2,624–3,475 m, 表1), 其中玉龙的哈里谷(HLG)、彝族村(YZC)、文海(WH)、黑水河(HSH)和木底箐(MDQ)居群与近缘物种霞红灯台报春(*P. beesiana*)同域分布; 香格里拉的安南村(ANC)居群与茴香灯台报春(*P. anisodora*)同域分布; 香格里拉中乡公路(ZXGL)和格咱河(GZH)居群与偏花报春(*P. secundiflora*)同域分布。

1.2 花部性状测量

在每个居群内随机选择两种花型的植株各30个, 在每个植株上随机选择1朵花用游标卡尺测量花部性状(精度0.01 mm)。根据花部性状与传粉者互作的功能分类, 每朵花测量8个性状(图1)。与传粉者吸引有关的包括: (1)花冠大小(花冠最远端之间的距离, CW); (2)花瓣长度(花瓣最远端到开口处的距离, PL)。与传粉效率实现有关的包括: (3)花冠管开口大小(TOW); (4)花冠管长度(FTL); (5)花药高度(子房基部到花药中部的高度, AH); (6)柱头高度(子房基部到柱头顶端的距离, SH); (7)最高繁殖器官到花冠管开口的距离(DHO); (8)花药和柱头间的距离(雌雄异位的距离, DSA)。测量时将花纵向剖开以便于测量花冠管内的性状, 共测量了944朵花(表1)。

1.3 访花昆虫调查

选择分布于云南玉龙3个不同海拔段的海仙花

表1 海仙花报春16个居群的分布地信息以及每个居群的性器官互补度
Table 1 Populations locations and the sexual organ reciprocity (SOR) for each population in *Primula poissonii*

分布地 Location	居群编号 Population code	纬度 Latitude (° N)	经度 Longitude (° E)	海拔 Altitude (m)	长柱花 Long-styled morph (<i>n</i>)	短柱花 Short-styled morph (<i>n</i>)	高位互补度 SOR _H	低位互补度 SOR _L
云南宁蒗木底箐 Mudiqing, Ninglang, Yunnan	MDQ	27.6776	100.6753	2,886	30	31	0.4376	0.7786
云南宁蒗小鱼坝 Xiaoyuba, Ninglang, Yunnan	XYB	27.6969	100.7543	2,894	31	29	0.7385	0.6718
云南玉龙玉水寨 Yushuizhai, Yulong, Yunnan	YSZ	26.9997	100.1826	2,708	30	30	0.5827	0.6567
云南玉龙黑水河 Heishuihe, Yulong, Yunnan	HSH	27.1348	100.2527	2,857	28	30	0.7187	0.7373
云南玉龙彝族村 Yizucun, Yulong, Yunnan	YZC	26.9998	100.1617	3,136	30	30	0.7740	0.9096
云南玉龙文海 Wenhai, Yulong, Yunnan	WH	26.9778	100.1757	3,139	30	30	0.7889	0.5449
云南玉龙文海后山 Wenhaihoushan, Yulong, Yunnan	WHHS	26.9825	100.1764	3,210	31	29	0.8032	0.9151
云南玉龙哈里谷 Haligu, Yulong, Yunnan	HLG	27.003	100.1818	3,239	30	30	0.8718	0.5529
云南玉龙云杉林 Yunshanlin, Yulong, Yunnan	YSL	27.0072	100.1749	3,475	30	31	0.6110	0.9032
云南香格里拉安南村 Annancun, Xiangri-La, Yunnan	ANC	27.6169	100.0398	3,057	30	30	0.8641	0.7651
云南香格里拉中乡公路 Zhongxianggonglu, Xiangri-La, Yunnan	ZXGL	27.9021	99.7239	3,323	30	30	0.5584	0.8841
云南香格里拉格咱河 Gezanhe, Xiangri-La, Yunnan	GZH	27.9111	99.7184	3,329	30	30	0.582	0.8764
云南香格里拉腊崩谷 Labenggu, Xiangri-La, Yunnan	LBG	27.951	99.7013	3,376	30	30	0.7314	0.6099
四川盐源前所逗乐河 Qiansuodoulehe, Yanyuan, Sichuan	QS	27.8688	100.8081	2,624	30	30	0.7982	0.6436
四川盐源西昌垭口 Xichangyakou, Yanyuan, Sichuan	XC	27.5345	101.7239	3,172	20	24	0.8815	0.8805
四川木里桃巴垭口 Taobayakou, Muli, Sichuan	ML	28	100.7167	3,371	28	32	0.7696	0.9010

高位互补度为高位花药(短柱花花药)和高位柱头(长柱花柱头)的互补度, 低位互补度为低位花药(长柱花花药)和低位柱头(短柱花柱头)的互补度。
SOR_H represents sexual organ reciprocity of higher level organs (higher level anther and higher level stigma), and SOR_L represents sexual organ reciprocity of lower level organs (lower level anther and lower level stigma).

报春居群进行访花昆虫观察。3个居群分别是YSZ (2,708 m)、HLG (3, 239 m)和YSL (3,475 m)。由于访花昆虫访问频率较低, 故采用在居群内随机行走并记录和捕捉访花昆虫的方法, 观察时间从上午10:00至下午18:00。访花昆虫标本带回实验室进行鉴定, 并分析主要访花昆虫的相对访问频率是否在居群间存在差异。

1.4 统计分析

通过Pearson相关系数分别分析两种花型的花部性状之间的相关性。用繁殖器官高度的空间分布重叠面积来度量性器官间互补度(sexual organ reciprocity, SOR)可以较准确地反映二型花柱植物居

群内潜在的交配格局(Lau & Bosque, 2003; Zhou *et al.*, 2015), 因此, 采用Lau和Bosque (2003)的方法来评估居群内花型间繁殖器官的互补程度: 利用最大似然法分别对花药和柱头的高度进行正态分布拟合, 并计算高位花药(短柱花花药)和高位柱头(长柱花柱头)的重叠值, 得到高位互补度(SOR_H); 再计算低位花药(长柱花花药)和低位柱头(短柱花柱头)的重叠值, 得到低位互补度(SOR_L)。器官*i*和器官*j*重叠度的计算公式为: $SOR = \text{Overlap} (ij) = A_{ij}/A_i$, 其中*A_{ij}*表示*i*和*j*正态分布曲线重叠的面积, *A_i*表示*i*正态分布曲线下的面积, 值为1。

使用线性回归模型对8个花部性状以及性器官

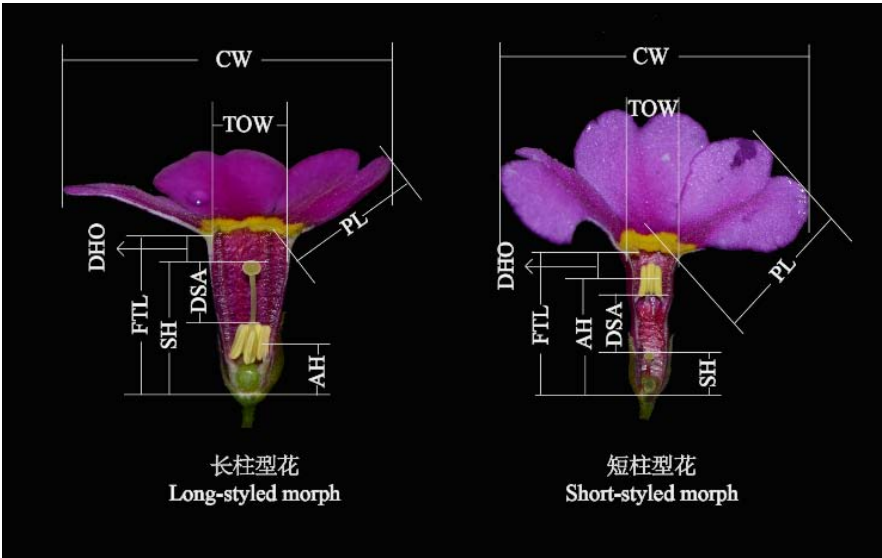


图1 8个海仙花报春花部性状的测量示意图。CW: 花冠大小; PL: 花瓣长度; TOW: 花冠管开口大小; FTL: 花冠管长度; AH: 花药高度; SH: 柱头高度; DSA: 柱头和花药间的距离; DHO: 最高繁殖器官到花冠管开口的距离。
Fig. 1 Eight floral traits measured in *Primula poissonii*. CW, Corolla width; PL, Petal length; TOW, Floral tube opening width; FTL, Floral tube length; AH, Anther height; SH, Stigma height; DSA, Distance between stigma and anther; DHO, Distance between highest sex organs to opening.

间互补度在地理梯度上的变异进行分析, 并对回归模型进行 F 检验。由于不满足协方差分析中斜率相等的前提假定条件, 故分别对长柱花、短柱花、高位器官重叠度和低位器官重叠度进行分析: 以花部性状为因变量, 海拔为自变量。所有的统计分析在R软件3.1.2版本(R core team, 2014)下进行, 使用了psych R软件包(Revelle, 2014)和MASS R软件包(Venables & Ripley, 2002)。

2 结果

研究表明, 海仙花报春大部分花部性状之间存在显著的相关性(表2)。长柱花中柱头和花药间的距离与花冠大小、花冠管开口大小、花冠管长度、柱头高度、最高繁殖器官到花冠管开口处的距离都存在显著的相关性($P < 0.05$), 但与花瓣长度、花药高度两个性状之间的相关性不显著($P > 0.05$); 最高繁殖器官到花冠管开口的距离与花冠管开口大小之外的6个性状都显著相关($P < 0.05$)。短柱花中柱头和花药间的距离与花冠管开口大小和花药高度两个性状不存在相关性($P > 0.05$), 但与花冠大小、花瓣长度、花冠管长度、花药高度和最高繁殖器官到花冠管开口的距离都显著相关($P < 0.05$)。

两种花型的花药高度和柱头高度的空间分布

符合正态分布, 其中高位花药高度的均值 μ_1 的范围为7.15–8.54 mm, 标准差 δ_1 的范围为0.44–1.19 mm; 低位花药高度的均值 μ_2 的范围为2.43–3.36 mm, 标准差 δ_2 的范围为0.25–0.82 mm; 高位柱头的均值 μ_3 的范围为7.09–8.81 mm, 标准差 δ_3 的范围为0.48–0.78 mm; 低位柱头的均值 μ_4 的范围为2.81–3.43 mm, 标准差 δ_4 的范围为0.31–0.97 mm。正态拟合后, 高位繁殖器官间的互补度为43.76%–88.15%, MDQ居群的互补度最低, 而XC居群的互补度最高(表1)。低位器官间的互补度为54.49–91.51%, WH居群的互补度最低, 而WHHS居群的互补度最高(表1)。在雌雄互补异位程度的回归分析中, 线性回归模型不成立($P > 0.1$), 无论是高位器官的互补度还是低位器官的互补度都与海拔、纬度和经度无线性相关关系($P > 0.1$)。

海仙花报春的访花昆虫主要包括两大类: 蜂类(熊蜂(*Bombus*)和条蜂(*Anthophora*))、蝴蝶和天蛾(*Macroglossum*)。YSZ居群的主要访花者中蝴蝶和天蛾占访花次数的63%, 而蜂类为27%; 在较高海拔蜂类访花昆虫比例升高, 如HLG和YSL居群中, 蜂类访花次数分别达56%和58%, 而蝴蝶和天蛾分别占访花次数的37%和40%。

对花部性状的线性回归结果表明: 在长柱花

表2 海仙花报春花部性状相关性分析(对角线上方为长柱花($n = 476$), 对角线下方为短柱花($n = 468$))
Table 2 Phenotypic correlations among floral traits in *Primula poissonii* (long-styled morph above diagonal ($n = 476$) and short-styled morph below diagonal ($n = 468$))

	花冠大小 CW	花冠管开口大小 TOW	花瓣长度 PL	花冠管长度 FTL	花药高度 AH	柱头高度 SH	柱头和花药间的距离 DSA	最高繁殖器官到花冠管开口的距离 DHO
花冠大小 CW		0.35**	0.79**	0.52**	0.23**	0.33**	0.16**	0.26**
花冠管开口大小 TOW	0.25**		0.09*	0.48**	0.22**	0.34**	0.22**	0.08
花瓣长度 PL	0.66**	0.19**		0.27**	0.16**	0.21**	0.07	0.35**
花冠管长度 FTL	0.70**	0.17**	0.42**		0.43**	0.52**	0.30**	0.39**
花药高度 AH	0.43**	0.13**	0.54**	0.61**		0.43**	-0.04	0.23**
柱头高度 SH	0.22**	0.26**	0.20**	0.32**	0.52**		0.74**	-0.22**
柱头和花药间的距离 DSA	0.30**	-0.01	0.46**	0.46**	0.78**	-0.04		-0.33**
最高繁殖器官到花冠管开口的距离 DHO	0.33**	0.46**	0.33**	0.42**	0.15**	0.09*	0.20**	

CW, Corolla width; PL, Petal length; TOW, Floral tube opening width; FTL, Floral tube length; AH, Anther height; SH, Stigma height; DHO, Distance between highest sexul organs to opening; DSA, Distance between stigma and anther. *, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$.

表3 海仙花报春花部性状与海拔、纬度和经度的回归模型及其回归系数(β)
Table 3 Linear regression model and the regression coefficients (β) of floral traits with elevation, latitude and longitude

花型和性状 Morph and trait	海拔 Elevation		纬度 Latitude		经度 Longitude		模型 Model			
	β	P	β	P	β	P	调整 R^2	Adjusted R^2	F	p
长柱花 Long-styled morph										
花冠大小 CW	-0.001	0.01	-0.89	0.005	-1.93	<0.001	0.09		17.26	<0.001
花瓣长度 PL	-0.001	<0.001	-0.45	0.002	-0.59	<0.001	0.08		14.74	<0.001
花冠管开口大小 TOW	0.0011	<0.001	-0.59	<0.001	-0.63	<0.001	0.38		95.31	<0.001
花冠管长度 FTL	-0.0002	0.33	-0.51	<0.001	-0.63	<0.001	0.10		17.68	<0.001
花药高度 AH	0.0002197	0.03	-0.14	0.009	-0.15	0.004	0.05		9.80	<0.001
柱头高度 SH	0.0003	0.09	-0.34	<0.001	-0.22	0.009	0.06		10.61	<0.001
柱头和花药间的距离 DSA	0.0002	0.19	-0.37	<0.001	0.009	0.91	0.03		6.116	<0.001
最高繁殖器官到花冠管开口的距离 DHO	-0.0007	<0.001	-0.43	<0.001	-0.09	0.33	0.08		14.13	<0.001
短柱花 Short-styled morph										
花冠大小 CW	-0.001902	<0.001	-1.77	<0.001	-1.926	<0.001	0.17		33.73	<0.001
花瓣长度 PL	0.00009082	0.67	-0.65	<0.001	0.3793	<0.001	0.07		13.21	<0.001
花冠管开口大小 TOW	0.001	<0.001	-0.61	<0.001	-0.41	<0.001	0.39		102.3	<0.001
花冠管长度 FTL	-0.0007	<0.001	-0.87	<0.001	-0.53	<0.001	0.18		34.77	<0.001
花药高度 AH	0.0004	0.005	-0.54	<0.001	0.17	0.02	0.09		15.86	<0.001
柱头高度 SH	0.0003217	<0.001	0.02	0.68	-0.1303	0.004	0.06		11.54	<0.001
柱头和花药间的距离 DSA	0.0001468	0.25	-0.70	<0.001	0.3729	<0.001	0.19		38.83	<0.001
最高繁殖器官到花冠管开口的距离 DHO	-0.000008	0.51	-0.51	<0.001	-0.2248	<0.001	0.14		27.11	<0.001

CW, PL, TOW, FTL, AH, SH, DHO和DSA见表2。 CW, PL, TOW, FTL, AH, SH, DHO, DSA see Table 2.

中, 所有8个花部性状的回归模型均成立($P < 0.001$, 调整 R^2 的范围从0.03到0.38; 表3)。花冠管开口大小与海拔呈正相关, 即随着海拔的升高开口大小逐渐增大($P < 0.01$, 图2)。同样地, 花药高度随着海拔的升高而显著变长($P = 0.03$, 图2)。相反, 花冠大小、花瓣长度和柱头到花冠管开口的距离与海拔呈显

著的负相关, 随着海拔的升高, 花冠大小、花瓣长度和柱头到花冠管开口的距离都在减小($P < 0.01$, 图2)。随着纬度从南向北增加, 8个花部性状都随之变小($P < 0.01$, 图3)。长柱花的花冠大小、花瓣长度、花冠管开口大小、花冠管长度、花药高度以及柱头高度等6个花部性状随着经度的增大而逐渐变小

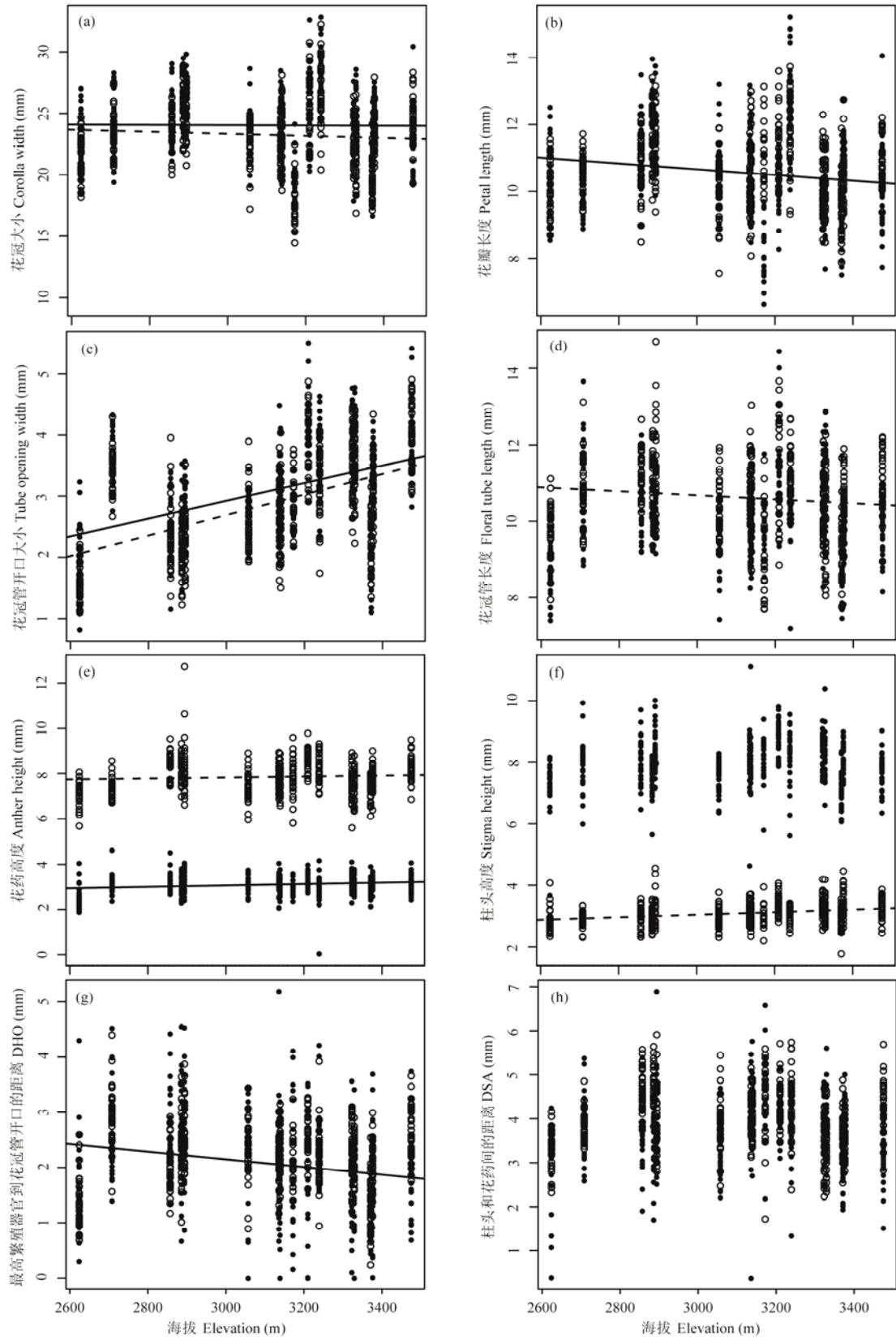


图2 海仙花报春16个居群8个花部性状随海拔梯度的变化。实心圆和实线代表长柱花, 空心圈和虚线代表短柱花。
Fig. 2 The variation of eight floral traits among 16 populations of *Primula poissonii* along an elevation gradient. DHO, Distance between highest sexual organs to opening; DSA, Distance between stigma and anther. Solid line and closed circles, values of long-styled morph individuals; dashed lines and open circles, values of short-styled morph individuals.

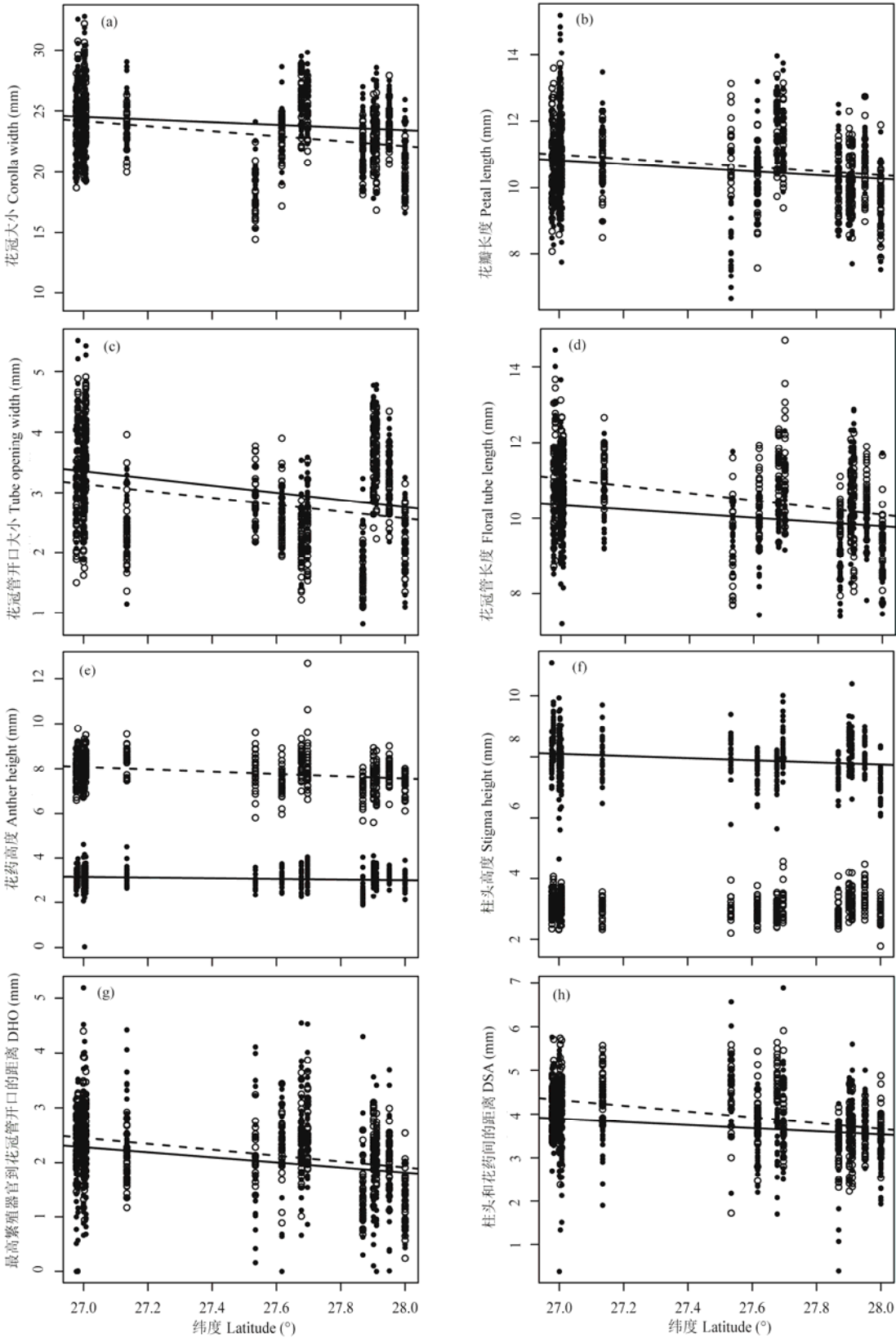


图3 海仙花报春16个居群8个花部性状随纬度梯度的变化。实心圆和实线代表长柱花，空心圈和虚线代表短柱花。
Fig. 3 The variation of eight floral traits among 16 populations of *Primula poissonii* along a latitudinal gradient. DHO, Distance between highest sexual organs to opening; DSA, Distance between stigma and anther. Solid line and closed circles, values of long-styled morph individuals; dashed lines and open circles, values of short-styled morph individuals.

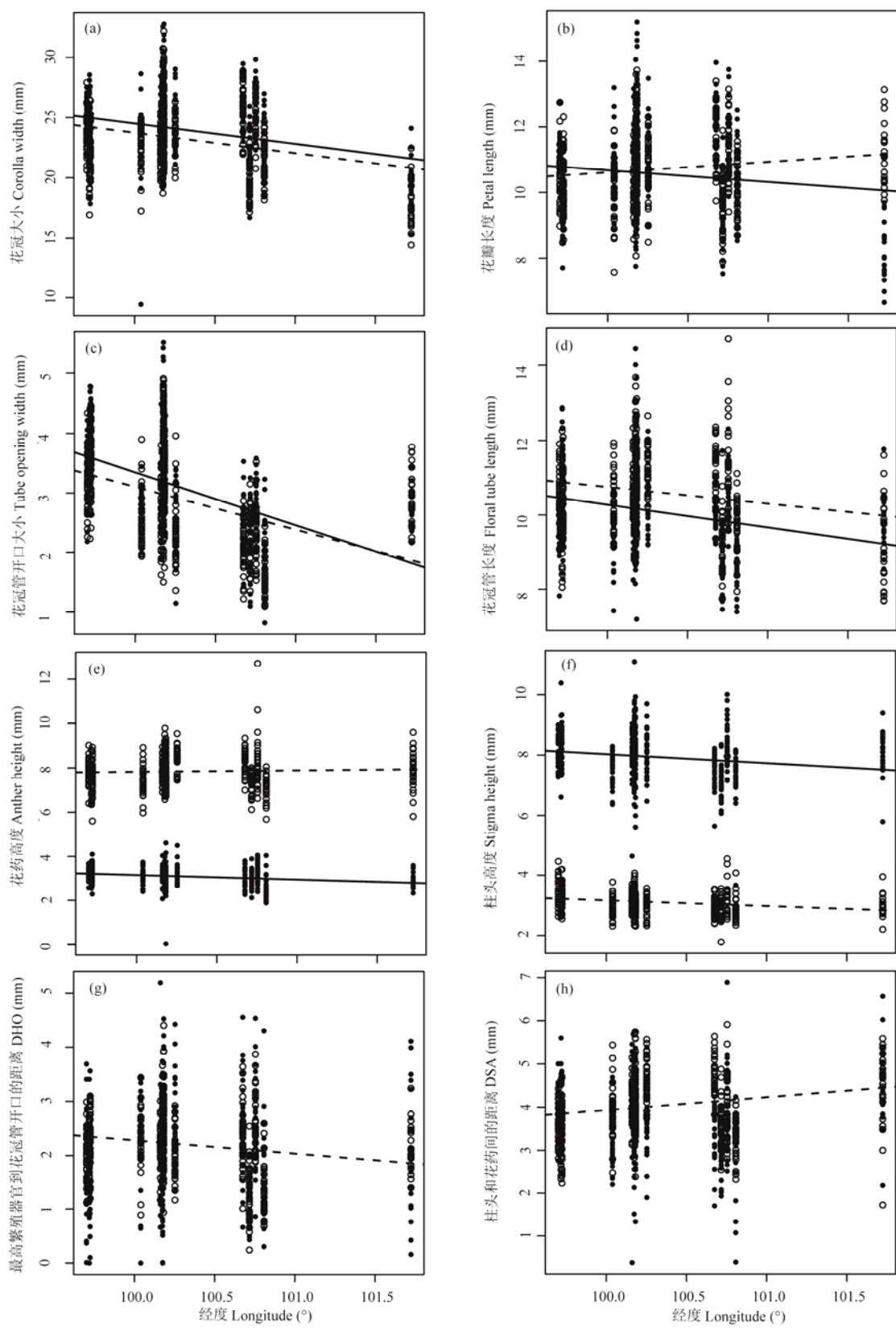


图4 海仙花报春16个居群8个花部性状随经度梯度的变化。实心圆和实线代表长柱花, 空心圈和虚线代表短柱花。
Fig. 4 The variation of eight floral traits among 16 populations of *Primula poissonii* along a longitudinal gradient. DHO, Distance between highest sexual organs to opening; DSA, Distance between stigma and anther. Solid line and closed circles, values of long-styled morph individuals; dashed lines and open circles, values of short-styled morph individuals.

($P < 0.01$, 图4), 柱头和花药间的距离以及柱头到开口的距离不随经度的变化而变化。在短柱花中, 所有8个花部性状的回归模型也均成立($P < 0.001$, 调整 R^2 的范围从0.06到0.39; 表3)。花冠管开口大小同长柱花一样与海拔呈正相关, 即随着海拔的升高开口大小逐渐增大($P < 0.01$, 图2)。花药高度和柱头高度随着海拔的升高而逐渐变长($P < 0.01$)。花冠大小和花冠管长度与海拔呈负相关, 即花冠随着海拔的升高而变小($P < 0.01$), 花冠管长度随着海拔的升高而逐渐变短($P < 0.001$, 图2)。花瓣长度、柱头和花药间的距离以及花药到花冠管开口的距离随海拔的变化都不显著($P > 0.1$, 图2)。除柱头高度以外的7个花部性状均随着纬度从南到北而逐渐减小($P < 0.001$, 图3)。花瓣长度、花药高度以及花药和柱头间的距离随着经度的增加而变大($P < 0.05$, 图4); 与之相反, 其余的5个性状均随着经度的增加而减小($P < 0.001$, 图4)。

3 讨论

异型花柱植物花型的转变可能同时伴随着交配系统的转变, 型间性器官的互补度是异型花柱植物得以维持的重要因素(Zhou *et al.*, 2015)。雌雄互补程度关系到型间花粉的精确传递, 促进了居群内非选型交配的机会。在二型花柱植物中, 繁殖器官间的互补度对于物种维持有着非常重要的作用, 如果居群内互补器官间的互补度太低会造成花粉折损, 阻碍型间花粉传递, 导致繁殖适合度降低(Keller *et al.*, 2012)。互补的雌雄异位在报春花属乃至整个二型花柱类群分化中起着关键作用(de Vos *et al.*, 2014)。本研究中, 所有居群的高位器官互补度和低位器官互补度都较高, 表明居群内非选型交配占据主导位置, 这与Lau和Bosque (2003)及Zhou等(2015)的研究结果一致。高位器官间的互补度 SOR_H 和低位器官间的互补度 SOR_L 均不随着海拔、纬度和经度的变化而变化, 这可能暗示繁殖器官间的互补程度在种内保持着一定的稳定性。本研究发现, 除了短柱花中的柱头高度与柱头和花药间的距离不相关之外, 长柱花和短柱花的花药高度和柱头高度均与其他的花部性状相关, 支持Keller等(2012)、Brys和Jacquemyn (2015)的结果, 这说明二型花柱与其他花部性状紧密相关。

对于虫媒植物而言, 花大小具有吸引传粉者的

功能, 进而提高花粉的输入与输出量, 最终实现更高的繁殖适合度, 因此花大小极易受到传粉昆虫的选择(Galen & Newport 1987; Ashman & Morgan, 2004; Harder & Johnson 2009; Lavi & Sapir, 2015)。本研究发现, 海仙花报春的花冠大小和长柱花花瓣长度随着海拔的升高而减小。同时, 海仙花报春的访花昆虫组成和丰富度随着海拔的升高而变化, 蜂类访问的比例随着海拔的升高而增大, 而蝶类和蛾类的访问比例随着海拔的升高而减少。海仙花报春的花冠大小和长柱花的花瓣长度的海拔梯度变异可能是由传粉者驱动的选择压力存在海拔差异的结果。例如, 有研究报道圆叶风铃草(*Campanula rotundifolia*)的传粉昆虫熊蜂的体型在高海拔变得更大, 相应地, 其花冠在高海拔也增大(Maad *et al.*, 2013)。此外, 环境选择的压力也可能是海仙花报春花大小变异的因素之一: 例如花越大, 水分散失可能越快, 最终影响其繁殖适合度(Strauss & Whittall, 2006)。

花冠管开口大小(Campbell *et al.*, 1996)、花冠管长度(Alexandersson & Johnson, 2002; Muchhala & Thomson, 2009)、距的长度(Nilsson, 1988; Johnson & Steiner, 1997), 以及花药和柱头的位置(Muchhala & Potts, 2007)能够影响传粉者与花的功能性耦合, 从而影响繁殖适合度。本研究中, 海仙花报春的花冠管开口大小随海拔升高而逐渐增大, 而花药高度和柱头高度均随着海拔的升高而逐渐降低。在较低海拔居群, 海仙花报春的花冠管相对长而窄, 可能是为了适应长喙的蝶类和蛾类传粉; 而在高海拔居群, 其花冠管短而宽, 可能是适应喙相对较短的蜂类传粉。有研究发现, 弯管花的花冠管随着海拔升高变得短而粗, 可能是对具短喙且头部较大的昆虫的适应(Pailler *et al.*, 1998); 圆叶风铃草花冠筒的直径以及传粉者体型随着海拔的升高逐渐增大(Maad *et al.*, 2013)。在较低海拔居群, 海仙花报春的花药和柱头的高度较低, 而在高海拔居群, 花药和柱头的高度增高, 有助于昆虫访问时接触到花药和柱头, 有利于花粉的散布和接收以促进传粉的成功。同时, 本研究发现, 随着海拔的增高, 长柱花的柱头离花冠管开口的距离也在逐渐减小, 这可能有助于雌性功能的实现。

由我们的研究可以看出, 随着纬度和经度的变化, 海仙花报春的花部性状也发生变化。然而, 由

于采样范围跨度较小, 还不足以证实其花部性状在经/纬度梯度上的变化规律。尽管海仙花报春的花部性状随着海拔、纬度和经度呈现一定的回归关系, 但是能够解释的变异(调整 R^2)存在一定的局限, 除了在花冠管开口大小的回归模型中 R^2 高于0.30以外, 其他的均介于0.03–0.18。虽然传粉者组成、气候、资源以及植物群落组成等生态因子随着地理梯度的变化能够影响植物繁殖性状的变异(Arroyo *et al.*, 1982; Maad *et al.*, 2013), 但是这些生态因子的组合随地理梯度的变化不一定呈线性, 因此, 花部性状随地理梯度的变化也不一定完全是线性的。如 Nagano等(2014)发现紫斑风铃草的花部性状在不同的海拔表现不一样, 但是与海拔本身并没有显著的相关性, 而与传粉者的体型大小显著相关。此外, 同域分布同期开花的近缘种间的竞争对花部性状的塑造也很重要(Armbruster *et al.*, 1994, Grossenbacher & Whittall, 2011)。我们的研究也发现, 海仙花报春与其近缘种同域分布时, 由于传粉者竞争和花粉干扰的作用, 可能使得花部性状发生性状替代(character displacement)和分化(未发表数据)。因此, 多层次、多角度的研究能够更全面的认识报春花属植物花部结构的地理变异模式, 进而揭示导致这些变异的选择动力。

致谢: 感谢中国科学院昆明植物研究所丽江森林生态系统定位研究站工作人员在野外工作中提供便利和帮助, 感谢刘泾霞、唐辉在野外工作中的帮助。

参考文献

- Alexandersson R, Johnson SD (2002) Pollinator-mediated selection on flower-tube length in a hawkmoth-pollinated *Gladiolus* (Iridaceae). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **269**, 631–636.
- Antonovics J, Bradshaw AD, Turner RG (1971) Heavy metal tolerance in plants. *Advances in Ecological Research*, **19**, 1–85.
- Armbruster WS, Edwards ME, Debevec EM (1994) Floral character displacement generates assemblage structure of Western Australian trigger plants (*Stylidium*). *Ecology*, **75**, 315–329.
- Armbruster WS, Muchhala N (2009) Associations between floral specialization and species diversity: cause, effect, or correlation? *Evolutionary Ecology*, **23**, 159–179.
- Arroyo MTK, Primack R, Armesto J (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, **69**, 82–97.
- Ashman TL, Morgan MT (2004) Explaining phenotypic selection on plant attractive characters: male function, gender balance or ecological context? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **271**, 553–559.
- Bingham RA, Orthner AR (1998) Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, **391**, 238–239.
- Brys R, Jacquemyn H (2015) Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris*. *Annals of Botany*, **115**, 27–39.
- Burdon JJ, Thrall PH, Brown AHD (1999) Resistance and virulence structure in two *Linum marginale-melampsoralini* host-pathogen meta populations with different mating systems. *Evolution*, **53**, 704–716.
- Campbell DR, Waser NM, Price MV (1996) Mechanisms of hummingbird-mediated selection for flower width in *Ipomopsis aggregata*. *Ecology*, **77**, 1463–1472.
- Darwin C (1877) *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- Galen C, Newport M (1987) Bumble bee behavior and selection on flower size in the sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Oecologia*, **74**, 20–23.
- Gómez JM, Perfectti F, Bosch J, Camacho JPM (2009) A geographic selection mosaic in a generalized plant-pollinator-herbivore system. *Ecological Monographs*, **79**, 245–264.
- Grossenbacher DL, Whittall JB (2011) Increased floral divergence in sympatric monkeyflowers. *Evolution*, **65**, 2712–2718.
- Harder LD, Johnson SD (2009) Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist*, **183**, 530–545.
- Herrera J (2005) Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: individuals, populations and habitats. *Annals of Botany*, **95**, 431–437.
- Herrera CM, Castellanos MC, Medrano M (2006) Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. In: *Ecology and Evolution of Flowers* (eds Harder LD, Barrett SCH), pp. 278–294. Oxford University Press, Oxford.
- Hodgins KA, Barrett SCH (2008) Geographic variation in floral morphology and style-morph ratios in a sexually polymorphic daffodil. *American Journal of Botany*, **95**, 185–195.
- Hodkinson ID (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **80**, 489–513.
- Hu QM (胡启明) (1994) On the geographical distribution of the Primulaceae. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), **2**, 1–14. (in Chinese with English abstract)
- Johnson S, Steiner K (1997) Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution*, **51**, 45–53.
- Keller B, de Vos JM, Conti E (2012) Decrease of sexual organ reciprocity between heterostylous primrose species, with possible functional and evolutionary implications. *Annals of*

- Botany*, **110**, 1233–1244.
- Keller B, Thomson JD, Conti E (2014) Heterostyly promotes disassortative pollination and reduces sexual interference in Darwin's primroses: evidence from experimental studies. *Functional Ecology*, **28**, 1413–1425.
- Körner C (1999) *Alpine Plant Life*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Lau P, Bosque C (2003) Pollen flow in the distylous *Paliourea fendleri* (Rubiaceae): an experimental test of the disassortative pollen flow hypothesis. *Oecologia*, **135**, 593–600.
- Lavi R, Sapir Y (2015) Are pollinators the agents of selection for the extreme large size and dark color in *Oncoclytus irises*? *New Phytologist*, **205**, 369–377.
- Li B, Suzuki JI, Hara T (1998) Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, **115**, 293–301.
- Lloyd D, Webb C (1992) The evolution of heterostyly. In: *Evolution and Function of Heterostyly* (ed. Barrett SCH), pp.151–178. Springer-Verlag, New York.
- Ma YP, Xie WJ, Tian XL, Sun WB, Wu ZK, Milne R (2014) Unidirectional hybridization and reproductive barriers between two heterostylous primrose species in north-west Yunnan, China. *Annals of Botany*, **113**, 763–775.
- Maad J, Armbruster WS, Fenster CB (2013) Floral size variation in *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae) along altitudinal gradients: patterns and possible selective mechanisms. *Nordic Journal of Botany*, **31**, 361–371.
- Macnair MR (1993) The genetics of metal tolerance in vascular plants. *New Phytologist*, **124**, 541–559.
- Malo JE, Baonza J (2002) Are there predictable clines in plant–pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) link in the Sierra de Guadarrama (central Spain). *Diversity and Distributions*, **8**, 365–371.
- McIntosh ME (2002) Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, **162**, 273–288.
- Muchhala N, Potts MD (2007) Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process and pattern. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **274**, 2731–2737.
- Muchhala N, Thomson JD (2009) Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized bat–flower mutualism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 2147–2152.
- Nagano Y, Abe K, Kitazawa T, Hattori M, Hirao AS, Itino T (2014) Changes in pollinator fauna affect altitudinal variation of floral size in a bumblebee-pollinated herb. *Ecology and Evolution*, **4**, 3395–3407.
- Nilsson LA (1988) The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature*, **334**, 147–149.
- Pailler T, Humeau L, Figier J, Thompson JD (1998) Reproductive trait variation in the functionally dioecious and morphologically heterostylous island endemic *Chassalia coraloides* (Rubiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **64**, 297–313.
- R Core Team (2014) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. (accessed 2014-10-31)
- Revelle W (2014) *psych*: procedures for personality and psychological research. Northwestern University, Evanston, Illinois. R-package version 1.4.8. <http://CRAN.R-project.org/package=psych/>. (accessed 2014-08-11)
- Richards J (2003) *Primula*, 2nd edn. Timber Press, Portland.
- Silva-Montellano A, Eguiarte LE (2003) Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity. *American Journal of Botany*, **90**, 377–387.
- Strauss SY, Whittall JB (2006) Non-pollinator agents of selection on floral traits. In: *Ecology and Evolution of Flowers* (eds Harder LD, Barrett SCH), pp. 120–138. Oxford University Press, Oxford.
- Thompson JN (1994) *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Thompson JN (1999) Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *The American Naturalist*, **153**, S1–S14.
- Thompson JN (2005) *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*, 4th edn. Springer, New York.
- de Vos JM, Hughes CE, Schneeweiss GM, Moore BR, Conti E (2014) Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**, 20140075.
- Wang YF (王一峰), Yue YC (岳永成) (2014) Effects of resource allocation and floral traits on the number and mass of *Saussurea undulate* seeds from different elevations in eastern Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **38**, 366–374. (in Chinese with English abstract)
- Zhao ZG, Wang YK (2015) Selection by pollinators on floral traits in generalized *Trollius ranunculoides* (Ranunculaceae) along altitudinal gradients. *PLoS ONE*, **10**, e0118299.
- Zhou W, Barrett SCH, Wang H, Li DZ (2012) Loss of floral polymorphism in heterostylous *Luculia pinceana* (Rubiaceae): a molecular phylogeographic perspective. *Molecular Ecology*, **21**, 4631–4645.
- Zhou W, Barrett SC, Wang H, Li DZ (2015) Reciprocal herkogamy promotes disassortative mating in a distylous species with intramorph compatibility. *New Phytologist*, **206**, 1503–1512.
- Zhu XF, Li Y, Wu GL, Fang ZD, Li QJ, Liu JQ (2009) Molecular and morphological evidence for natural hybridization between *Primula secundiflora* Franchet and *P. poissonii* Franchet (Primulaceae). *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, **51**, 29–36.

(责任编辑: 谭敦炎 责任编辑: 黄祥忠)