•综述•

二态混合交配系统的适合度优势 及其维持机制研究进展

胡文昭¹ 赵骥民¹ 张彦文^{1,2*}¹ (长春师范大学生命科学学院, 长春 130032)² (辽东学院农学院, 辽宁丹东 118003)

摘要: 由开花受精花(chasmogamous, CH)和闭花受精花(cleistogamous, CL)构成的二态混合交配系统植物有着特殊的繁殖策略, 对其进行深入研究有助于理解植物交配系统的维持机制、进化趋势以及植物对环境变化的应对策略。本文综述了国内外关于CH-CL系统两型花研究的文献资料, 包括非生物因素和生物因素对该繁育系统两型花的生长、发育及相对比例的影响, 两型花的维持机制及进化意义, 阐明了CH-CL系统的研究现状及科学问题, 重点评述了基于近年来对CH-CL系统研究成果的新认识。作者提出, 精确地检测两种花型的后代在异质生境下以及在生活史的不同阶段的适合度差异是十分必要的; 微环境(种子的散布模式及位置效应)对两型花种子萌发和子代生长发育的影响非常重要; 两型花表达的时空差异(即开花模式及对异质生境的敏感性差异)的表达机制可能与内源激素的水平变化相关; 对于多年生具CL系统植物来说, 不同性质、不同来源的后代在居群中的分布式样及对居群遗传结构的影响很可能是该系统维持的重要机制。因此, 深入研究和科学认识二态混合交配系统对认识整个植物界繁育系统的进化有十分重要的意义。

关键词: CH-CL系统; 适合度; 开花受精花; 闭花受精花; 交配系统

Fitness advantage and maintenance mechanisms of dimorphic mixed-mating plants

Wenzhao Hu¹, Jimin Zhao¹, Yanwen Zhang^{1,2*}¹ College of Life Science, Changchun Normal University, Changchun 130032² College of Agriculture, Eastern Liaoning University, Dandong, Liaoning 118003

Abstract: Plants that have a dimorphic mixed-mating system consisting of open chasmogamous flowers (CH) and closed cleistogamous flowers (CL) have special reproductive strategies. Further research on CH-CL mating systems can help us understand the maintenance mechanism, evolutionary trends and strategies of plants in response to environmental change. This paper reviews existing literatures on dimorphic flowers (dimorphic mixed-mating system) of CH-CL systems including the effects of different abiotic and biological factors on the growth, development and relative proportion of flowers. It also reviews the maintenance mechanisms and evolutionary significance of dimorphic flowers. Recent researches of CH-CL system and remaining scientific questions are outlined and the new understanding of CH-CL systems based on recent research is reviewed. We suggest that it is necessary to accurately detect the differences between the progeny of the two flower forms in heterogeneous habitats and at different stages of life history. The microenvironment (separation pattern and location effect of seeds) is also identified as being very important for seed germination and the growth and development of the two flower types. Additionally, the expression mechanism of the spatial and temporal differences in flower types (the pattern of flowering and sensitivity to heterogeneous habitats) may be related to changes at the levels of endogenous hormones. It has been said that the distribution of populations of different natures and different sources, and the impact on the genetic structure, is likely to be an important mechanism for the maintenance of the system. Therefore, in-depth

收稿日期: 2019-01-03; 接受日期: 2019-02-22

基金项目: 国家自然科学基金(31872048; 31670426)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yanwen0209@163.com

research and scientific understanding of dimorphic mixed-mating system may be of great significance for understanding the evolution of the entire plant reproductive system.

Key words: CH-CL system; fitness; Chasmogamous flower; Cleistogamous flower; Maintenance mechanism

1 CH-CL系统概述

CH-CL系统又称二态混合交配系统(Culley & Klooster, 2007), 是指在同一植物体上既产生开花受精花(chasmogamous, CH)又产生闭花受精花(cleistogamous, CL, 或称闭锁花)。两种类型花功能各异, 构成了一种混合交配系统, 完成有性繁殖。CL花是完全自动自交产生种子, 而CH花既可通过昆虫传粉达到异交目的产生种子, 也可自花或同株异花授粉产生自交种子(Lord, 1981; Koul & Sharma, 2012; 王镛等, 2017)。目前, 深入了解由自交和异交结合而成的混合交配系统已经成为植物进化生物学的挑战之一。混合交配系统的出现令人疑惑, 依据相关理论预测, 相反的进化驱动力应该得到完全自交或完全异交的个体(Ansaldi et al, 2018)。例如, 自交有利于优势种的自主传播和繁殖保障(Fisher, 1941), 但又与近亲繁殖的结果相反(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Redbo-Torstensson & Berg, 1995; Husband & Schemske, 1996)。基于自交或异交优势和劣势的平衡, 理论预测交配系统模型为双峰分布模型(Charlesworth & Willis, 2009), 因此, 二态混合交配系统应为交配系统的一种过渡状态。研究表明, 已有分属于58科114属的693种被子植物具有此类混合交配系统(Busch & Delph, 2012), 但作者课题组近期研究表明实际种数远不止于此(Zhang et al, 2018)。

一般来说, 具有CH-CL系统植物的两种花不仅形态上差异明显, 而且产生的位置和时间也多不相同。CH花多产生于植株上部, 花大且具有明显虫媒花的花部综征(floral design), 但多数种类又是自交可育的(Kaul & Koul, 2009)。CL花多产生于植株的中下部甚至土面下, 花小闭合, 无花瓣, 雄蕊数目较CH花少。也可能两者在花粉粒大小、每花药中包含的花粉数、甚至柱头表面的乳突和形态、蜜腺结构和报酬量等方面都有差异(Wang et al, 2017)。多数种类的CH花要早于CL花出现, 两者在时空中存在着分离或较少重叠的现象。CL花的繁殖较少受到环境因素的影响, 即其自身一经产生即能保证繁殖成功; 而CH花的繁殖因需要虫媒传粉而易受环境

因素影响(Parra-Tabla et al, 2014; Stojanova et al, 2016; Zhang et al, 2018)。此外, CL花能保证所产生的种子是自交的, 但CH花却不能保证所产种子是异交的(Kaul & Koul, 2009), 其异交率从零至很高, 这依赖于性期的时空关系、传粉模式和环境条件(Munguía-Rosas et al, 2012, 2013a, b; 王楠, 2014^①)。

2 影响CH-CL系统两型花比例的因素

有理论模型认为, 两型花的出现可能是对环境变化的响应策略, 是一种表型可塑性(phenotypic plasticity)现象(Chen et al, 2016)。表型可塑性是指一个特定的基因在不同的环境下表现出不同表型的现象(Bradshaw, 1965)。很多研究表明, 光照、温度、水分、土壤营养、逆境、传粉者可利用性、种子捕食者的攻击和食草动物的啃食行为等一些非生物因素和生物因素都能够对CH-CL交配系统两型花的生长、发育以及相对比例产生不同程度的影响(Li et al, 2016; Barnett et al, 2018; 付琪珍, 2018)。

2.1 光照

光照影响植物生长发育是以光作为环境信号作用于植物体, 其重要性不仅表现在光合作用对植物花器官的建成作用上, 光照还是植物整个生长和发育过程中的重要调节因子。就两型花而言, 光照时间的长短对CH花与CL花的数量比、大小、开花物候及种子产量都有不同程度的影响(Munguía-Rosas et al, 2012; Barnett et al, 2018)。长日照和高温增加了宝盖草(*Lamium amplexicaule*)中CH花的比例, 短日照和低温降低了CH花的比例(Lord, 1981)。然而Barnett等(2018)发现, 短日照诱导豆蔻(*Mimulus douglasii*)产生CH花, 长日照反而减少了CH花的产生, 这与Lord (1981)的研究结果相反, 推测可能是因为温度对宝盖草中CH花比例的影响较大。

Munguía-Rosas 等(2012)通过对裸花芦葍(*Ruellia nudiflora*)进行50%的遮荫处理发现, 遮荫处理使得植株更早产生CL花, 而CH和CL花的总数不受影响。这与先前的研究不一致, 即不良条件能

① 王楠 (2014) 二态繁育系统植物——太子参自然种群的遗传结构分析. 硕士学位论文, 东北师范大学, 长春.

够增加CL花相对于CH花的产量。有研究表明,两型花植物光周期影响花器官的形态分化,紫花地丁(*Viola philippica*)在短日照下出现CH花,而延长光照时间诱导出现CL花,可能是由于长日照条件下B级MADS-box基因表达下调抑制花瓣和雄蕊的发育,从而诱导CL花产生(Li et al, 2016);短日照条件则能够诱导VGA2ox和VGA3ox的表达(Mara & Irish, 2008),其体内增加了赤霉素浓度,赤霉素作为调节信号参与两型花的生长发育。但赤霉素如何对两型花的生长发育产生影响的机制尚不明确(Wang et al, 2013)。

2.2 温度

Jones等(2013)对紫罗兰(*Matthiola incana*)研究发现,适当升高环境温度可影响CH花和CL花产生的果实比例,每株CL果实比例增加了15%,并且自交的CH种子的比例增加了45%,导致自交后代比例整体增加。Connor (1998)研究也发现温度对两型花的比例有影响:羊茅属(*Festuca*)在低温条件下才能够产生CL花,正常情况下的只产生CH花。Kim和Carr (1990)对马齿苋(*Portulaca*)的研究结果显示,低温条件下产生更多CL花,这与Connor (1998)的研究结果相似。此外,Uphof (1938)的研究也指出,干旱和低温等不利条件通常能促进CL花的产生。

2.3 土壤水分与营养

Bell和Quinn (1987)对*Dichanthelium clandestinum*的研究发现,随着土壤水分含量下降,CH花数量减少,CL花则显著增多,并且植株对CL花的生物量分配增多。因为CH花相对较大的表面积会消耗较多水分,在低水分条件下,CH花的比例会相对降低。也就是说,土壤水分能够影响CH花和CL花的产生。Munguía-Rosas等(2012)通过浇水控制土壤水分,对裸花芦苇进行研究,并未发现浇水对该种物候或资源分配存在任何影响。我们推测可能是由于实验条件限制,因为该实验并未规避掉特定地块的自然降水。然而,也不能完全排除裸花芦苇的物候可能对更强的水分亏缺做出反应的可能性。

Kawano等(1990)对戟叶蓼(*Polygonum thunbergii*)研究发现,土壤营养条件(湿度、pH、氮浓度、碳浓度)和光照是影响该植物生长繁殖的主要因素。然而,与光照水平相比,土壤氮浓度和湿度的变化似乎对植物的生长、CH和CL花繁殖分配和种群结

构的影响较小,而土壤pH和碳含量对植物的影响也不明显(Chepliek, 2005)。Bell和Quinn (1987)研究也表明,土壤湿度变化会影响CH花和CL花的生物量分配,即随着土壤湿度降低,*Dichanthelium clandestinum* CH花和CL花总繁殖力下降,生物量分配也呈现相对的稳定的下降趋势,且平均生物量分配在CL花高于CH花。

2.4 传粉者、种子捕食者和食草动物

相关研究表明,不同数量传粉者的访问(传粉者的可利用性)、种子捕食者攻击、食草动物的啃食行为等生物因素对两型花的表达和数目都有不同程度影响。由于CH花大并且能够提供花蜜报酬,对传粉者有较大吸引力,因此在传粉者丰富的条件下,CH花和CL花的繁殖并未受到影响;但在传粉者稀少或缺乏时,则发现大多数CH花未受精,进而CH花种子大量减少,相反CL花种子产量增大(Zhang et al, 2018)。Chepliek (2005)认为,这是CH-CL系统植物面对不良条件的繁殖保障措施。此外,由于CH花一般位于植株中上部且CH果实为种子分配更多的资源,使得种子捕食者攻击的可能性增大。也有研究表明,蜗牛食草会使*Mimulus douglasii*的CL花比例显著增加(Barnett et al, 2018),因为CH花的产生需要相对多的生物量,对植物体来说,产生CL花可减少资源消耗,使有限的资源产生更多的种子。

总之,传粉者的可利用性、种子捕食者的攻击和食草动物的啃食行为对两型花的影响主要体现在资源配置方面,即两型花通过资源配置的变化适应异质生境,进而通过最合适的繁殖模式对环境变化作出响应。例如,传粉者稀缺时,CL花可以提供基本的繁殖保证;传粉者丰富时,CH花可减少后代的近交衰退^①。作者课题组对异叶假繁缕(*Pseudostellaria heterophylla*)最新研究发现,如果CH花开花期天气晴朗、传粉者丰富,CH花具有较高结实率,产生CL花相对较少;如在CH花开花期降雨则会影响其传粉者活性,直接影响CH花的繁殖成功,进而导致资源配置模式转移,在后期产生更多CL花(Zhang et al, 2018)。这一结果证实了CH-CL交配系统的繁殖策略具有可塑性。

3 两型花的维持机制及进化意义

尽管相对于近三十万种被子植物来说,具二态

混合交配系统的植物种类所占比例很低,但这类将自交与异交结合在一体典型混合交配系统为交配系统进化理论研究提供了良好素材,同时留给植物学家诸多疑问(Karron et al, 2012)。有性繁殖中两型花各自优缺点及其后代适合度高低是人们关注的重点。学者们从植物学、生理生态学、遗传发育以及进化生物学等多角度开展研究来揭示二型花种子所产生后代的适合度差异,进而推测CH-CL系统存在的合理性(McCall et al, 1989; Culley, 2002)。

3.1 CH-CL二态混合交配系统的发生和近交衰退

有关被子植物交配系统进化的理论大多建立在近交衰退(inbreeding depression)假说之上。近交衰退是指由于近交而不是异交引起的适合度(fitness)降低,有证据表明其对交配系统进化有着重要作用(Berg & Redbo-Torstensson, 1999)。依据这一理论,在两性植物中,近交衰退的平均程度强烈地影响其选择倾向于增加自交还是增加异交。当近交衰退值大于50%,系统倾向异交进化;小于50%则倾向自交进化。因此,从理论上说,既有自交又有异交的CH-CL混合交配系统被认为是不稳定的(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Berg, 2003, 其证据之一来自于Culley和Klooster (2007)的系统学研究,他们认为具闭花受精的混合交配系统在科的水平上已经进化了34-41次,而且这种进化并非与科的系统发育相关联(Audigeos et al, 2013)。

进化模型中强调,当许多同株异花受精发生在CH花并存在严重近交衰退时,两种花型的出现将是适合的(Masuda et al, 2001, 2004; Wang et al, 2017)。正如Masuda和Yahara (1994)指出,增加CH花可能增加同株异花受精。因为异交减少会导致适合度下降,这可能限制对CH花的选择,而近交衰退也会限制对CL花的选择(Koul & Sharma, 2012)。研究表明,CH花和CL花的双重选择可能是植物体的一种进化稳定策略(ESS),这是与上述传统交配系统进化理论相矛盾的一个假说(Charlesworth & Charlesworth, 1987; Oakley & Winn, 2008)。Oakley和Winn (2008)的研究结果也表明,CL繁殖需要很强的近交衰退才能使CH繁殖得以保持。不过,经过对19个相关研究结果的分析来看,CL花后代所表现的平均适合度是CH花的1.3倍,这证实了多数CL系统植物的CL繁殖的近交衰退值为负的说法,对其中两个种(GNC转录因子诱导和GNL转录因子诱导的

拟南芥)近交衰退值进行精确检验后得出近交衰退值均小于5% (Culley, 2000)。

3.2 CL花繁殖的适合度优势和不利影响

对于一个不稳定的系统来说,两种花要在系统中独立保持下去就必须要有各自的适合度优势,如CL花要想在种群中得以维持就必须展示相对于CH花的适合度优势。可以肯定的是,CL花已经有许多适合度优势得到了证实(Culley & Klooster, 2007)。包括:(1)当传粉者稀少或缺失时CL花提供繁殖保障(Berg & Redbo-Torstensson, 1998),在CH花未授粉结实的条件下一些种的CL花确实增加了种子产量(Redbo-Torstensson & Berg, 1995; Berg & Redbo-Torstensson, 1998)。(2)多数种的CL花可减少资源消耗,以便产生更多的种子和提高适合度。CH花较大的表面积消耗更多的水分,当水分含量较低时,CH花的比例会降低,而CL花的比例升高(Brown, 1952)。(3)因为CL花具有一种遗传的自动自交机制,所以亲本的基因组能被完全传递到下一代(Oakley & Winn, 2008),而CH花亲本的基因中只有一半能够传到异交的后代。(4)CL花自交可有效防止那些位置相适应的复合基因在异交重组中产生损坏(Culley, 2002)。(5)CL花不断地自交能消除居群中有害连锁等位基因(Eckstein & Otte, 2005; Oakley & Winn, 2008),随着时间发展,这将导致近交衰退水平下降,特别是在完全CL花中。此外,CL花种子散布的范围比较小,其种子苗位置适应性要好于CH花种子苗(Culley & Klooster, 2007)。

CL繁殖的不利影响主要有:减少遗传变异、增加遗传漂变以及高水平的近交衰退和强的姊妹苗竞争(Oakley & Winn, 2008)。

3.3 CH花繁殖的适合度优势与不利影响

为了使CH花在CH-CL系统中得以维持,它必须拥有优于CL花的适合度优势。首先,CH花的种子因花粉源不同可能具有异交优势(Schmitt & Gamble, 1990; Audigeos et al, 2013)。其次,由CH花产生的具有遗传变异的种子后代更能够适应不同时间和空间的异质生境(Holsinger, 1986; Berg, 2003)。最后,CH花所产生的种子散布得更远一些,更有利于消除姊妹苗之间的竞争(Eckstein & Otte, 2005; Culley & Klooster, 2007; Oakley & Winn, 2008)。

CH花繁殖的不利影响包括:在繁殖过程中由于较高的资源和能量消耗,极易受到一些非生物和

生物因素的影响,且在传粉受精过程中对传粉者产生依赖。尤其是由同株异花授粉所引起的近交衰退问题,在几个进化模型中均被指出(Culley, 2000; Karron et al, 2012)。

3.4 二态混合交配系统的维持机制

虽然近交衰退是真实存在的,不过,一般来说在具二态混合交配系统的植物中,近交衰退水平相对来说都比较低,大多数都在0–0.10之间,甚至可能为负(Wilken, 1982; Culley, 2000; Lu, 2002),这或许是由于CL自交的历史及对有害等位基因的纯化使得居群内近交衰退逐渐减小。即使在CH花的后代中存在有高水平近交,CH花依然是适合的,因为它们提供了一种基因流的存在,可有效减少居群中的基因固化(Eckstein & Otte, 2005; Culley & Klooster, 2007; Oakley & Winn, 2008)。正如Lu (2002)指出,潜在的异交可释放被固定的遗传负载(genetic load),这对保持CH花是有利的,尽管这会付出更大的能量和更低的可信性作为代价。虽然CL花繁殖会清除一些有害突变,但一个高频率的自交也能促进有害等位基因固定,通过CH花一定频率的异交能够释放这种有害负载,并因此使CH花得以保持。因此,许多研究者相信,CH-CL系统提供了一个变与不变再平衡的混合交配系统,具有变化的CH和相对不变的CL后代,在波动或异质的生境中,可能提供了一种相对安全(fail-life)或两端下注(bet-hedging)的策略,优化了繁殖输出(Berg & Redbo-Torstensson, 1998; Winn & Moriuchi, 2009)。

除上述假说之外,另一个较有影响的假说强调,在一个恒定环境中,CH-CL这种混合交配系统不是一个进化稳定系统,但在异质环境中,两种花是可以维持的,CH花更多地贡献于父本适合度,CL花则更多地贡献于母本适合度,这样一来,适合度在异质生境中被最大化(Murren & Dudash, 2012)。这暗示闭花受精是一种表型可塑性适应方式,植物可以应对未来的环境状态,通过产生合适的花型予以回应(Winn & Moriuchi, 2009)。

4 展望

虽然先前的研究为认识该系统提供了丰富的资料,但不可否认,至今对CL系统的研究尚存在许多不足,正如Winn和Moriuchi (2009)指出,我们对CL系统进化的稳定性和表达方式还知之甚少,因

此,亟须在以下几方面进行深入探讨:

(1)许多研究对CH花适合度的估计是不精确的,因为许多种的CH花自交可育而且有时自交率相当可观,而这些研究往往将CH花的后代统统作为异交子代,这显然使其近交衰退值偏离了实际值(Zhang et al, 2016; Heywood et al, 2017)。此外,对适合度的估计要么只是其生活史的一个阶段,要么是相对值,且温室与野外环境还有差别,仅仅比较CH花和CL花后代生活史早期阶段的适合度可能会忽略一些只在生活史后期才会表达的遗传优势(Heywood et al, 2017)。因此,精确地检测两种花型的后代在异质生境中以及在生活史的不同阶段的适合度差异是十分必要的。

(2)种子的散布模式及位置效应(微环境影响)对CL花和CH花种子适合度的影响可能十分复杂,不同花型种子的大小和萌发条件可能不同,同样条件下的实验数据差异可能不是由遗传因素导致的(McCall et al, 1989)。因此,微环境对种子萌发和子代生长发育的影响是非常重要的。

(3)两型花表达的时空差异即开花模式及对异质生境的敏感性差异的表达机制是否与内源激素的水平变化相关(Campos-Rivero et al, 2017; Conti, 2017; Shu et al, 2018)? 因为这是两型花在系统中维持的内因和生理机制,有必要明确,但目前的研究是十分匮乏的。

(4)对于多年生且具有复杂繁育模式的CL系统植物来说,不同性质、不同来源的后代在居群中的分布式样及其对居群遗传结构的影响一直缺乏深入研究,而这很可能是该系统维持的重要机制,对其深入研究将为揭示CH-CL系统的维持机制提供重要证据。

CH-CL系统存在的合理性一直是进化生物学研究的重点和难点,目前研究中尚存在的一系列问题也体现出加强对该交配系统研究的必要性,研究的每一点进展都会使人们对CH-CL系统的认识更进一步,不仅能为探讨自然界中生物多样性的维持机制特别是被子植物交配系统的进化提供新视野,也是对进化生态学基本理论的补充,同时在更广泛的意义上对进化生态学领域的研究有着重要价值。

参考文献

Ansaldi BH, Weber JJ, Franks SJ (2018) The role of

- phenotypic plasticity and pollination environment in the cleistogamous, mixed mating breeding system of *Triodanis perfoliata*. *Plant Biology*, 20, 1068–1074.
- Audigeos D, Brousseau L, Traissac S, Scotti-Saintagne C, Scotti I (2013) Molecular divergence in tropical tree populations occupying environmental mosaics. *Journal of Evolution Biology*, 26, 529–544.
- Barnett LL, Troth A, Willis JH (2018) Plastic breeding system response to day length in the California wildflower *Mimulus douglasii*. *American Journal of Botany*, 105, 779–787.
- Bell TJ, Quinn JA (1987) Effects of soil moisture and light intensity on the chasmogamous and cleistogamous components of reproductive effort of *Dichanthelium clandestinum* populations. *Canadian Journal of Botany*, 65, 2243–2249.
- Berg H (2003) Factors influencing seed: Ovule ratios and reproductive success in four cleistogamous species: A comparison between two flower types. *Plant Biology*, 5, 194–202.
- Berg H, Redbo-Torstensson P (1998) Cleistogamy as a bet-hedging strategy in *Oxalis acetosella*, a perennial herb. *Journal of Ecology*, 86, 491–500.
- Berg H, Redbo-Torstensson P (1999) Offspring performance in three cleistogamous *Viola* species. *Plant Ecology*, 145, 49–58.
- Bradshaw AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13, 115–155.
- Brown WV (1952) The relation of soil moisture to cleistogamy in *Stipa leucotricha*. *Botanical Gazette*, 113, 438–444.
- Busch JW, Delph LF (2012) The relative importance of reproductive assurance and automatic selection as hypotheses for the evolution of self-fertilization. *Annals of Botany*, 109, 553–562.
- Campos-Rivero G, Osorio-Montalvo P, Sánchez-Borges R, Us-Camas R, Duarte-Aké F, De-la-Peña C (2017) Plant hormone signaling in flowering: An epigenetic point of view. *Journal of Plant Physiology*, 214, 16–27.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 237–268.
- Charlesworth D, Willis JH (2009) The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics*, 10, 783–796.
- Chen JB, Somta P, Chen X, Cui XY, Yuan XX, Srinives P (2016) Gene mapping of a Mutant Mungbean (*Vigna radiata* L.) using new molecular markers suggests a gene encoding a YUC4-like protein regulates the chasmogamous flower trait. *Frontiers in Plant Science*, 7, 830.
- Cheplick GP (2005) Biomass partitioning and reproductive allocation in the invasive, cleistogamous grass *Microstegium vimineum*: Influence of the light environment. *Journal of Torrey Botany Society*, 132, 214–224.
- Connor HE (1998) Breeding systems in New Zealand grasses XII. Cleistogamy in *Festuca*. *New Zealand Journal of Botany*, 36, 471–476.
- Conti L (2017) Hormonal control of the floral transition: Can one catch them all? *Developmental Biology*, 430, 288–301.
- Culley TM (2000) Inbreeding depression and floral type differences in *Viola canadensis* (Violaceae), a perennial herb with chasmogamous and cleistogamous flowers. *Canadian Journal of Botany*, 78, 1420–1429.
- Culley TM (2002) Reproductive biology and delayed selfing in *Viola pubescens* (Violaceae), an understory herb with chasmogamous and cleistogamous flowers. *International Journal of Plant Science*, 163, 113–122.
- Culley TM, Klooster MR (2007) The cleistogamous breeding system: A review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms. *The Botanical Review*, 73, 1–30.
- Eckstein RL, Otte A (2005) Effects of cleistogamy and pollen source on seed production and offspring performance in three endangered violets. *Basic Applied Ecology*, 6, 339–350.
- Fisher RA (1941) Average excess and average effect of a gene substitution. *Annals of Eugenics*, 11, 53–63.
- Fu QZ (2018) Study on the mechanism of the influence of light on plant growth. *Technology and Economic Guide*, (1), 94. (in Chinese) [付琪珍 (2018) 光对植物生长影响机理研究. *科技经济导刊*, (1), 94.]
- Heywood JS, Michalski JS, McCann BK, Russo AD, Andres KJ, Hall AR, Middleton TC (2017) Genetic and environmental integration of the hawkmoth pollination syndrome in *Ruellia humilis* (Acanthaceae). *Annals of Botany*, 119, 1143–1155.
- Holsinger KE (1986) Dispersal and plant mating systems: The evolution of self-fertilization in subdivided populations. *Evolution*, 40, 405–413.
- Husband BC, Schemske DW (1996) Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 50, 54–70.
- Jones NT, Husband BC, MacDougall AS (2013) Reproductive system of a mixed-mating plant responds to climate perturbation by increased selfing. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 1766.
- Karron JD, Ivey CT, Mitchell RJ, Whitehead MR, Peakall R, Case AL (2012) New perspectives on the evolution of plant mating systems. *Annals of Botany*, 109, 493–503.
- Kaul V, Koul AK (2009) Sex expression and breeding strategy in *Commelina benghalensis*. *Journal of Biosciences*, 34, 977–990.
- Kawano S, Hara T, Hiratsuka A, Matsuo K, Hirota I (1990) Reproductive biology of an annual, *Polygonum thunbergii* (Polygonaceae): Spatio-temporal changes in growth, structure and reproductive components of a population over an environmental gradient. *Plant Species Biology*, 5, 97–120.
- Kim I, Carr GD (1990) Reproductive biology and uniform culture of *Portulaca* in Hawaii. *Pacific Science*, 44, 123–129.
- Koul M, Sharma N (2012) Rates and pattern of ovule abortion vis-à-vis *in situ* pollen germination in some populations of

- Trifolium fragiferum* L. Journal of Biosciences, 37, 1067–1077.
- Li QX, Huo QD, Wang J, Zhao J, Sun K, He CY (2016) Expression of B-class MADS-box genes in response to variations in photoperiod is associated with chasmogamous and cleistogamous flower development in *Viola philippica*. BMC Plant Biology, 16, 151.
- Lord EM (1981) Cleistogamy: A tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution. The Botany Review, 47, 421–449.
- Lu Y (2002) Why is cleistogamy a selected reproductive strategy in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae)? Biological Journal of the Linnean Society, 75, 543–553.
- Mara CD, Irish VF (2008) Two GATA transcription factors are downstream effectors of floral homeotic gene action in *Arabidopsis*. Plant Physiology, 47, 707–718.
- Masuda M, Yahara T (1994) Reproductive ecology of a cleistogamous annual, *Impatiens nolitangere* L. occurring under different environmental conditions. Ecological Research, 9, 67–75.
- Masuda M, Yahara T, Maki M (2001) An ESS model for the mixed production of cleistogamous and chasmogamous flowers in a facultative cleistogamous plant. Evolutionary Ecology Research, 3, 429–439.
- Masuda M, Yahara T, Maki M (2004) Evolution of floral dimorphism in a cleistogamous annual, *Impatiens nolitangere* L. occurring under different environmental conditions. Ecological Research, 19, 571–580.
- McCall C, Mitchell-Olds T, Waller DM (1989) Fitness consequences of outcrossing in *Impatiens capensis*: Tests of the frequency-dependent and sib-competition models. Evolution, 43, 1075–1084.
- Munguía-Rosas MA, Abdala-Roberts L, Parra-Tabla V (2013a) Effects of pollen load, parasitoids and the environment on pre-dispersal seed predation in the cleistogamous *Ruellia nudiflora*. Oecologia, 173, 871–880.
- Munguía-Rosas MA, Campos-Navarrete MJ, Parra-Tabla V (2013b) The effect of pollen source vs. flower type on progeny performance and seed predation under contrasting light environments in a cleistogamous herb. PLoS ONE, 8, e80934.
- Munguía-Rosas MA, Parra-Tabla V, Ollerton J, Cervera JC (2012) Environmental control of reproductive phenology and the effect of pollen supplementation on resource allocation in the cleistogamous weed, *Ruellia nudiflora* (Acanthaceae). Annals of Botany, 109, 343–350.
- Murren CJ, Dudash MR (2012) Variation in inbreeding depression and plasticity across native and non-native field environments. Annals of Botany, 109, 621–632.
- Oakley CG, Winn AA (2008) Population-level and family-level inbreeding depression in a cleistogamous perennial. International Journal of Plant Science, 169, 523–530.
- Parra-Tabla V, Munguía-Rosas M, Campos-Navarrete MJ, Ramos-Zapata JA (2014) Effects of flower dimorphism and light environment on arbuscular mycorrhizal colonisation in a cleistogamous herb. Plant Biology, 17, 163–168.
- Redbo-Torstensson P, Berg H (1995) Seasonal cleistogamy: A conditional strategy to provide reproductive assurance. Acta Botanica Neerlandica, 44, 247–256.
- Schmitt J, Gamble SE (1990) The effect of distance from the parental site on offspring performance and inbreeding depression in *Impatiens capensis*: A test of the local adaptation hypothesis. Evolution, 44, 2022–2030.
- Shu K, Luo X, Meng Y, Yang W (2018) Toward a molecular understanding of abscisic acid actions in floral transition. Plant and Cell Physiology, 59, 215–221.
- Stojanova B, Maurice S, Cheptou PO (2016) Is plasticity across seasons adaptive in the annual cleistogamous plant *Lamium amplexicaule*? Annals of Botany, 117, 681–691.
- Uphof JC (1938) Cleistogamic flowers. Botanical Review, 4, 21–49.
- Waller DM (1984) Differences in fitness between seedlings derived from cleistogamous and chasmogamous flowers in *Impatiens capensis*. Evolution, 38, 427–440.
- Wang CH, Du W, Wang XF (2017) Reproductive investment in a cleistogamous morph of *Polygonum jucundum* (Polygonaceae). Plant Systematics and Evolution, 303, 559–563.
- Wang Y, Ballard HE, McNally RR, Wyatt SE (2013) Gibberellins are involved but not sufficient to trigger a shift between chasmogamous-cleistogamous flower types in *Viola pubescens*. Journal of the Torrey Botanical Society, 140, 1–8.
- Wang Y, Li QX, Sun K, Chen W (2017) The study on dimorphic flower development and the soluble sugar and starch content in *Viola philippica*. Acta Horticulturae Sinica, 44, 323–329. (in Chinese with English abstract) [王镛, 李巧峡, 孙坤, 陈纹 (2017) 紫花地丁开放花与闭锁花的发育及可溶性糖与淀粉含量的研究. 园艺学报, 44, 323–329.]
- Wilken DH (1982) The balance between chasmogamy and cleistogamy in *Collomia grandiflora* (Polemoniaceae). American Journal of Botany, 69, 1326–1333.
- Winn AA, Moriuchi KS (2009) The maintenance of mixed mating by cleistogamy in the perennial violet *Viola septemloba* (Violaceae). American Journal of Botany, 96, 2074–2079.
- Zhang LH, Sun Q, Zhao JM, Zhang YW (2018) Plasticity in the reproductive strategy of a clonal cleistogamous species, *Pseudostellaria heterophylla*. Plant Ecology, 219, 1493–1502.
- Zhang XZ, Guo BJ, Lan GF, Li HT, Lin SH, Ma J, Lv C, Xu RG (2016) A major QTL, which is co-located with, and two minor QTLs are associated with glume opening angle in barley (*Hordeum vulgare* L.). Frontiers in Plant Science, 7, 1585.

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)