

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.06.004

张硕,高素萍. 蓝花丹的花部形态二态性及自交不亲和特性[J]. 广西植物, 2014, 34(6):747—753

Zhang S, Gao SP. Distyly and selfing incompatibility of *Plumbago auriculata* [J]. Guihaia, 2014, 34(6):747—753

蓝花丹的花部形态二态性及自交不亲和特性

张 硕, 高素萍*

(四川农业大学 风景园林学院, 成都 611130)

摘 要: 花部形态的二态性在异型自交不亲和中的作用一直颇具争议。为了探讨其对自交不亲和的作用, 选择代表植物蓝花丹, 观测其花部形态, 利用激素调控其花柱高度, 对调控后的花柱授粉, 并分析结实率的变化。结果表明: (1) 蓝花丹的花部形态在众多方面存在二态性; (2) IAA, NAA, GA 在适宜的浓度都能调节其花柱的长度; (3) 调节后的花柱自然和人工授粉, 结实率与空白对照相比无显著差异。实验结果说明蓝花丹的花部形态有着典型的二态性特征, 此特征是蓝花丹对花型间互补式雌雄异位的进化适应策略; 而雌雄性器官的空间分布并没有通过影响合法花粉的有效传播而影响自交不亲和性; 异型花的自交不亲和性更多地还是体现在生理机制上。

关键词: 蓝花丹; 自交不亲和; 花部形态; 花柱, 二态性

中图分类号: Q944.58 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2014)06-0747-07

Distyly and selfing incompatibility of *Plumbago auriculata*

ZHANG Shuo, GAO Su-Ping*

(Landscape Architecture College of Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: The role of distyly in the heteromorphic selfing incompatibility is a controversial question. In order to discuss this question, we chose *Plumbago auriculata* as material, observed its floral morphs, regulated the height of styles, pollinated these styles, and analyzed the fruit set. The results were as follows: (1) Significant differences were found in floral tube width, floral tube length, pistil height, stamen height, stigma length, anther width, stamen (L) and style (S) height. There was no significant difference in corolla width, petal length, calyx length, ovary diameter, anther length, stamen (S) and style (L) height. (2) Suitable IAA, NAA and GA could regulate the length of style; (3) There was no significant difference in fruit set of blank control and regulated style. There was typical dimorphism in the floral morphs of *P. auriculata*. It was an evolutionary adaptation strategy for reciprocal herkogamy in *P. auriculata*. The spatial distribution of sex-organ had absolutely no effect on incompatibility through the effective spread of legal pollen, and incompatibility of abnormal shape flower could be seen more clearly on physiological mechanism.

Key words: *Plumbago auriculata*; selfing Incompatibility; floral morphs; style; dimorphism

植物的自交不亲和性分为同型 HomSI (Homomorphic SI) 和异型 HetSI (Heteromorphic SI) 两大类。异型自交不亲和植物包括二型花柱植物和三型花柱植物两大类。二型花柱是一种花部特征的二型

现象, 受一个孢子体控制的二等位基因控制, 柱头和花药有交互的高度并伴随一系列辅助的形态二态性特征 (Ganders, 1979; Rogers, 1979; Nicholls, 1985, 1986; Dulberger, 1987; Barrett, 1992)。尽管各二型

收稿日期: 2014-03-28 修回日期: 2014-05-15

基金项目: 四川省科技支撑计划项目 (2012FZ0083)

作者简介: 张硕 (1980-), 女, 四川崇州人, 在读博士, 讲师, 主要从事观赏植物生殖生物学研究, (E-mail) supingg@hotmail.com。

*通讯作者: 高素萍, 博士, 教授, 主要从事观赏植物生理生态研究, (E-mail) supingg@hotmail.com。

花柱植物是多起源的,但各个属都发现了花部形态的二态性,这说明这些特征对生殖的运行是非常重要的。花部形态的二态性在异型自交不亲和中的作用一直颇具争议。争论的焦点是二态性究竟在自交不亲和的哪个阶段发生了作用(Darwin, 1877; Mather *et al.*, 1941; Lewis, 1942; Ganders, 1974; Dulberger, 1975; Yeo, 1975; Ornduff, 1979; Richards, 1986)。最直观的感受是,位置互补的花柱和花药可能提高了合法花粉在两型花间的传播。这个观点最早是由达尔文提出的(Darwin, 1877)。他认为,黄花九轮草(*Plumbago veris*)在传粉时,不同型的花粉位于传粉者的不同位置,从而将合法花粉传给与花药高度相同的花柱。Bawa *et al.* (1975)发现热带雨林中,很多植物出现了不亲和花粉干扰亲和花粉的现象。Yeo (1975)则认为花柱的二态性主要是用于对抗这种干扰作用。Lloyd *et al.* (1982)在此基础上提出二型花柱植物生殖器官的空间分异是为了减少雌雄花粉间的相互干扰。但也有学者对此持相反的看法。Charlesworth *et al.* (1979)在提出的两型花柱进化模型中就没有考虑花柱异长对花粉传播的作用。Cruden *et al.* (1981)也认为,虽然二型花柱植物存在雌雄性器官的空间互补式异位,但合法和非合法花粉之间不存在竞争。针对这些相互矛盾的假说,有必要对二型花柱植物展开广泛的研究,以增进对花柱异长和异型自交不亲和的理解。

目前,在 30 科 193 属中发现了花柱异长现象(陈明林等, 2010)。这其中包括白花丹科,该科花部形态的多态性非常复杂,被认为是研究异型自交不亲和最好的例证之一(Ferrero *et al.*, 2009)。蓝花丹(*Plumbago auriculata*)为白花丹科植物,典型的二型花柱植物。兼具较高的观赏价值和药用价值(秦贺兰等, 2007; Wright *et al.*, 1990; Solomon *et al.*, 1993; Dhar *et al.*, 1995; Santos *et al.*, 1997)。国外对蓝花丹及白花丹科植物的研究主要集中在药用成分和组织培养中(Ariyanathan *et al.*, 2010; Satheeshkumar *et al.*, 1988; Sivanesan *et al.*, 2007)。此外, Ferrero 初步研究了其花部形态和传粉特征,但没有就花部形态与自交不亲和的关系进行讨论(Ferrero *et al.*, 2009)。国内对蓝花丹的研究刚刚起步,主要研究了蓝花丹的观赏特性、引种栽培、生物学特性等(秦贺兰等, 2007; 刘敏华, 2011; 赵志惠, 2012)。鉴于其兼具药用和观赏价值,而自然结实率却较低,也有部分学者将研究目光投向了蓝

花丹的无性繁殖研究(陈果, 2012; 陈毅, 2013)。就目前的文献来看,蓝花丹花部形态二态性与自交不亲和性的关系未见探讨。为了进一步获得实验数据以明晰花部形态二态性对自交不亲和的作用,本实验以蓝花丹为材料进行试验,给出了其两型花详细的花部形态比较,并试图利用激素对其花柱高度进行调控以改变雌雄性器官的空间分布,在调控后进行授粉试验,通过对结实率的分析讨论花部形态与自交不亲和性之间的关系。这不仅有助于更好地认识异型自交不亲和这一特殊生命现象,也有助于在育种和生产上加以控制和利用,促进该材料在园林及药用方面的推广应用。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料蓝花丹为多年实生苗,种植于四川农业大学成都校区苗圃基地,长势良好且基本一致,无病虫害。

1.2 花部形态多样性测定

随机选择长短花柱植株各 30 株,每个植株取 1 朵花,观察单花的形态解剖。测量工具为游标卡尺。测量数据包括花冠直径,花筒口直径,花筒长度,柱头长度,雌蕊高度,雄蕊高度,花药长度,花药宽度,花萼长度,子房直径,雄(L)雌(S)高度,雄(S)雌(L)高度(图 1)。其中,雄(L)雌(S)高度用于分析 L 雄蕊和 S 雌蕊的高度差异,雄(S)雌(L)高度用于分析 S 雄蕊和 L 雌蕊的高度差异。利用 DPS 软件对实验数据进行单因素的方差分析。

1.3 蓝花丹花柱高度调控

花冠破绽期的两型植株,各型分别选择 10 个花序,每个花序留 3 朵花。按表 1 选择激素及浓度梯度进行单因素处理。处理方法具体为将选定的两型花去掉雄蕊,用棉签将处理液蘸于花柱上,套袋。未做任何处理的花作为对照。待花开放后,测量花柱高度。利用 DPS 软件对实验数据进行单因素的方差分析。

1.4 花柱高度调控后授粉

按 1.3 方法进行去雄和激素处理后,待花开放,对激素处理的花柱分别进行型内和型间的自然授粉及人工授粉。各处理分别选择 10 个花序,每个花序 3 朵花,共计 30 朵花。自然授粉时,不限制花粉来源。人工授粉时,型间花粉来自不同型植株(未经激

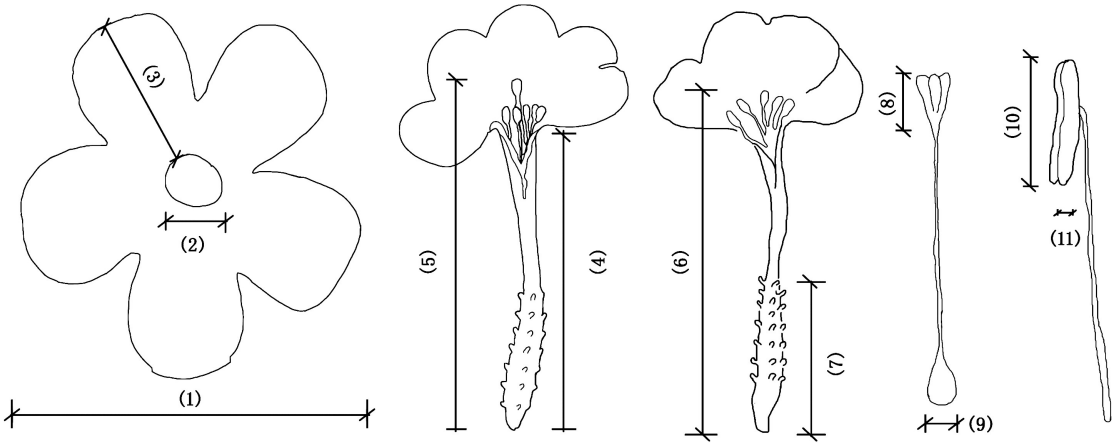


图 1 蓝花丹花部形态的测定方法 1. 花冠直径；2. 花筒口直径；3. 花瓣长度；4. 花筒长度；5. 雌蕊高度；6. 雄蕊高度；7. 花萼长度；8. 柱头长度；9. 子房直径；10. 花药长度；11. 花药宽度。

Fig. 1 Methodon floral morphs of *Plumbago auriculata* 1. Corolla width; 2. Floral tube width; 3. Petal length; 4. Floral tube length; 5. Pistil height; 6. Stamen height; 7. Calyx length; 8. Stigma length; 9. Ovary diameter; 10. Anther length; 11. Anther width.

表 1 花部形态调节剂配制浓度

Table 1 Hormone concentrations of floral morphs regulator

种类 Kind		浓度 Concentration (mg · L ⁻¹)				
CK		0				
GA	50	100	200	400	800	
NAA	50	100	200	400	800	
IAA	50	100	200	400	800	

素处理),型内花粉来自型内不同植株(未经激素处理)。授粉后立即套袋,12 h 后再次授粉,套袋。花后 30 d 调查各处理的结实率。以未经激素处理的植株作自然和人工授粉的空白对照。利用 DPS 软件对实验数据进行单因素的方差分析。

2 结果与分析

2.1 花部形态特征

蓝花丹花冠高脚碟状,管狭而长,顶端五裂,呈辐射对称,花淡蓝色或蓝紫色。花冠裂片为倒卵形;花药蓝紫色,开裂于着生点另一面,花丝白色细长,柱头分枝呈花瓣状,花柱异长。

蓝花丹花部二态性的测定结果(表 2)表明,长花柱花型(L 型)与短花柱花型(S 型)在花筒口直径,花筒长度,雌蕊高度,雄蕊高度,柱头长度,花药宽度,雄(L)雌(S)高度上有极显著差异,而花冠直径,花瓣长度,花萼长度,子房直径,花药长度,雄(S)雌(L)高度则无显著差异。

2.2 激素对花柱高度调节结果

施不同浓度的 IAA、GA、NAA 处理花柱后,结

表 2 蓝花丹花部特征的测定

Table 2 Flower characteristics of *Plumbago auriculata*

形态指标 Test indicator	样本大小	平均值±标准差		F	P
	Sample size	Mean±SD (mm)			
	N(L,S)	L	S		
花冠直径 Corolla width	30,30	23.89±1.82	25.04±2.93	3.30	0.07
花筒口直径 Floral tube width	30,30	1.42±0.22	2.50±0.31	236.97	0.00 **
花瓣长度 Petallength	30,30	11.80±0.75	12.09±1.42	0.951 0	0.33
花筒长度 Floral tube length	30,30	27.48±2.43	30.52±3.84	13.38	0.00 **
雌蕊高度 Pistil height	30,30	30.31±2.25	26.08±2.96	38.94	0.00 **
雄蕊高度 Stamen height	30,30	26.64±2.23	32.33±3.41	58.51	0.00 **
花萼长度 Calyx length	30,30	12.25±0.75	13.03±2.53	2.66	0.11
柱头长度 Stigma length	30,30	2.62±0.37	1.57±0.29	151.84	0.00 **
子房直径 Ovary diameter	30,30	1.05±0.11	1.08±0.15	1.02	0.32
花药长度 Anther length	30,30	1.75±0.17	1.66±0.21	3.30	0.07
花药宽度 Anther width	30,30	0.43±0.11	0.50±0.09	7.14	0.00 **
雄(L)雌(S)高度 Stamen (L) and style(S)height	30,30	2.02±0.43		7.33	0.008 9 **
雄(S)雌(L)高度 Stamen (S) and style(L)height	30,30	0.56±0.39		0.70	0.41

注：雄(L)雌(S)高度用于分析 L 雄蕊和 S 雌蕊的高度差异；雄(S)雌(L)高度用于分析 S 雄蕊和 L 雌蕊的高度差异。

Note: Stamen (L) and style (S) height are indexes analyzed for height difference of stamen (L) and pistil(S); Stamen(S) and style (L) height are indexes analyzed for height difference of stamen (S) and pistil(L).

果显示,与对照相比三种激素对花柱发育都有显著作用。对 L 花型来说,在 50~800 mg · L⁻¹ 范围内,随着 IAA 浓度增加,花柱高度随之增加,在浓度为 700 mg · L⁻¹ 时,花柱高度最大,达 35.12 mm。对 S 花型来说,在浓度为 50 mg · L⁻¹ 时,花柱的高度无显著改变,在 100~800 mg · L⁻¹ 浓度范围内,随着 IAA 浓度增加,花柱高度也增加,当浓度为 800 mg · L⁻¹ 时,花柱高度最大,为 29.55 mm(图 2)。

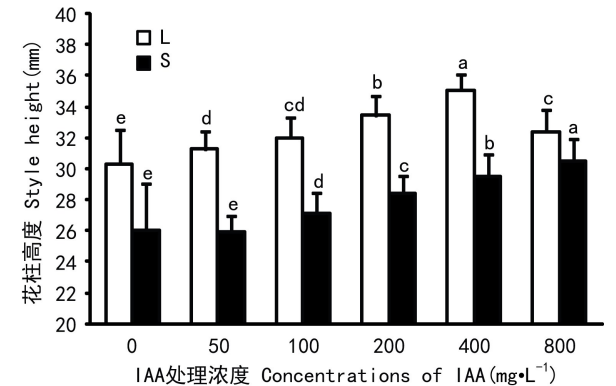


图 2 IAA 对花柱高度的影响 所有数据为平均值±标准差 (Mean±SD, n=30); 小写字母表示不同 IAA 处理组间的差异显著性 (P<0.05)。下同。
Fig. 2 Effects of IAA treatment on the style height All data are mean±standard deviation (Mean±SD, n=30); the small letters mean significant differences in the different treatment rows of Cd (P<0.05). The same below.

GA 在浓度 50~100 mg · L⁻¹ 范围内,无论对 L 花型还是 S 花型的花柱发育都无显著作用。在 200~800 mg · L⁻¹ 浓度范围内,随着 GA 浓度的增加,花柱的高度有所增加。在 400 mg · L⁻¹ 处理浓度下, L 花型的花柱达到最大高度 (33.41 mm), 但 400 和 800 mg · L⁻¹ 两个处理的差异不显著; 在 200 mg · L⁻¹ 浓度下, S 花型的花柱达到最大高度 (28.43 mm), 但 200 和 400 mg · L⁻¹ 浓度的处理差异不显著(图 3)。

NAA 在 50~800 mg · L⁻¹ 范围内,对 L 花型和 S 花型的花柱处理效果都很明显。800 mg · L⁻¹ 浓度下, L 花型和 S 花型的花柱分别达最大高度 (35.18 和 31.12 mm), 但 400 和 800 mg · L⁻¹ 浓度之间差异不明显(图 2)。

2.3 花柱高度调控对结实率的影响结果

由图 2、图 3、图 4 可知,激素调控后的花柱高度呈连续变化,这必然会使得调控后的花柱与型间花药的空间位置也呈现连续性变化。由表 2 可知,无

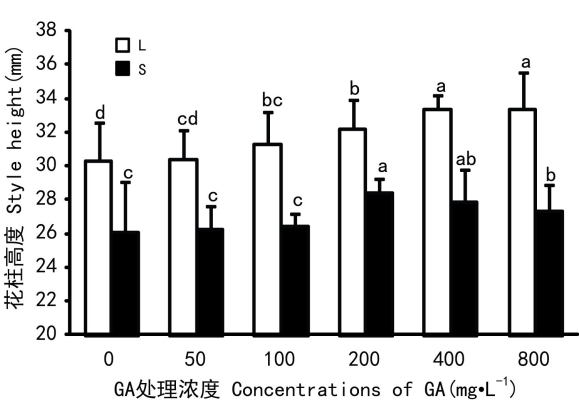


图 3 GA 对花柱高度的影响
Fig. 3 Effects of GA treatment on the style height

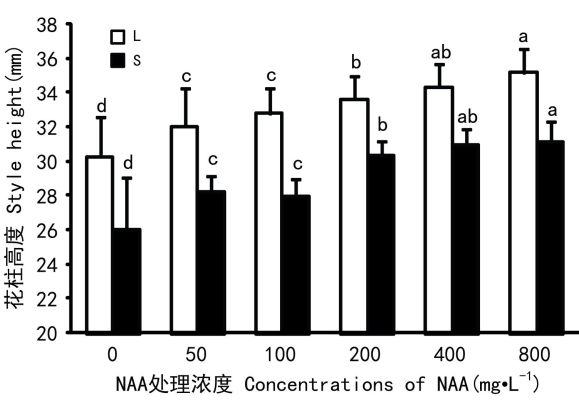


图 4 NAA 对花柱高度的影响
Fig. 4 Effects of NAA treatment on the style height

论是自然授粉还是人工授粉,也无论激素处理后的花柱与型间花药高度差有多大,各处理间的结实率并无显著差异。调控后花柱的自然授粉结实率与对照相比无显著变化,说明花柱与型间花药的空间关系并没有影响合法花粉的有效传播。调控后花柱的人工授粉结实率与对照相比无显著变化,说明激素处理只改变了花柱的高度,花柱中自交不亲和和反应相关的物质并未改变。

3 讨论

自 Darwin(1877)将异型花柱作为促进植物异交的机制而进行研究以来,花柱异长及其相关的花部形态二态性就一直吸引着生物学家。许多花柱异长的植物都有相似的花部形态,包括花型为辐射对称,在花冠口有简单开放的花冠,有高度限制性的花柱,花蜜隐藏于基部(Ganders, 1979; Lloyd *et al.*, 1992)。Darwin(1877)认为两侧对称花的植物因为

表 2 花柱高度调控后授粉结实率
Table 2 Effects of style height on fruit set

处理 Treatment	浓度 Concentration (mg · L ⁻¹)	自然授粉结实率				人工授粉结实率			
		Fruit set rate of nature-pollination(%)				Fruit set rate of hand-pollination(%)			
		型间 Inter-morph		型内 Intra-morph		型间 Inter-morph		型内 Intra-morph	
		L×S	S×L	L×L	S×S	L×S	S×L	L×L	S×S
CK	—	31.06±1.26	28.11±1.34	0	0	65.98±2.73	52.75±2.09	0	0
IAA	50	29.62±1.17	27.88±2.77	0	0	63.66±5.09	51.36±1.02	0	0
	100	30.36±1.25	28.89±1.64	0	0	61.26±4.43	52.74±2.09	0	0
	200	30.32±2.80	29.58±2.61	0	0	65.48±5.87	53.55±2.41	0	0
	400	31.09±1.83	28.85±2.26	0	0	64.55±3.88	53.37±2.38	0	0
	800	33.19±2.09	29.55±3.37	0	0	63.87±6.80	50.78±1.76	0	0
GA	50	38.88±0.58	24.80±3.78	0	0	61.90±3.50	52.16±2.41	0	0
	100	30.33±2.50	25.53±4.95	0	0	64.17±1.28	52.16±2.53	0	0
	200	30.97±4.35	25.74±1.43	0	0	67.18±6.48	50.60±3.36	0	0
	400	31.64±5.37	28.85±2.26	0	0	61.60±9.11	50.77±0.00	0	0
	800	32.33±5.87	28.07±2.61	0	0	69.90±6.97	54.14±1.39	0	0
NAA	50	33.12±4.19	25.53±4.99	0	0	64.40±5.20	52.78±3.48	0	0
	100	28.85±2.26	26.36±4.84	0	0	65.25±3.14	52.78±2.94	0	0
	200	30.99±3.84	27.34±1.34	0	0	67.22±6.80	52.16±2.41	0	0
	400	30.29±3.39	29.62±1.27	0	0	67.96±4.14	53.34±1.39	0	0
	800	34.46±5.22	30.29±3.39	0	0	66.88±4.20	52.16±2.41	0	0

本身可以促进异交而不再进一步进化为异长花柱，因此花柱异长植物多为辐射对称花型。随后,Ganders(1979)通过对比不同起源的花柱异长植物也发现,绝大多数花柱异长植物花冠都为辐射对称,从而证实了 Darwin 的猜想。此外,Ganders(1979)还发现几乎所有花柱异长植物都为筒状花冠,并且在花筒的基部都有花蜜。事实上,有的花部形态,比如大量的花药,裸露的心皮,开放的花冠形状,或者是裸露的花蜜都可能因不能对传粉者的进入做出必要的限制,而不能确保花粉的准确传播(Ganders,1979)。蓝花丹花冠高脚碟状,花筒狭而长,整个花型呈辐射对称,两型间雌雄蕊存在互补式异位,为典型的花柱异长植物。

花柱异长植物最典型的特征是长短花型间存在互补式雌雄异位。此外,还包括一些附属多态性(Darwin,1877;Barrett,1992,2000)。L 花型和 S 花型,除了具有互补式雌雄异位的特征外,还有很多非典型性的附属二态性,如柱头、花粉和花药形态的二态性,花筒长度和大小的二态性等(Barrett,1992,2000)。其中花筒长度和大小的二态性尤为值得关注的。Ganders(1979)认为,花筒的长度和大小能有效限制传粉者的种类,也能引导传粉者的传粉行为,从而增加花粉传播的有效性和精确性。Roci *et al.*(2013)认为花被结构,特别是狭长的花筒与花

粉的准确传播密切相关。他们在对水仙(*Narcissus*)异型自交不亲和性的研究中就将研究目光放在了具有狭长花筒的种类上。蓝花丹的花筒在两型间存在显著差异($P<0.05$)。S 型的花筒较 L 型更大、更长。蓝花丹为虫媒植物,两型花都需要吸引昆虫进行传粉。L 花型的花柱高于花筒自由的舒展于空中,而 S 花型的花柱内藏于花筒 1/3 处,需要昆虫带花粉的器官伸入其内才能完成授粉。因此,S 花型比 L 花型更需要昆虫的驻足。较长的花筒有利于 S 花型吸引昆虫停留;而更大的花筒口,则利于昆虫将携带花粉的器官伸入 S 花型的花筒,从而保证花粉顺利到达 S 花型的柱头。

花柱异长植物通过调节生殖资源分配策略来适应进化。位于上位的花粉(S 型)输出几率较大,而下位的花粉(L 型)输出几率较小。花柱异长植物常通过较大的上位花粉粒体积和较少的花粉数量来减少生殖资源不必要的浪费;而较多的下位花粉数量和较小的花粉粒体积则能在较低的花粉输出率下,提高下位花粉的总输出量(周伟等,2009)。Ferrero(2009)的研究显示,L 花型的花粉粒与 S 花型相比小而多,体现了蓝花丹生殖资源分配对进化的适应。除了花粉粒体积和数量,花粉空间上的分布形式也会影响花粉的输出。花粉分布相对集中会增加传粉者单次携带花粉的量,从而克服低输出率。蓝花丹

两型花的花药的长度上无显著差异,但宽度上 L 型显著小于 S 花型,导致前者的花药小于后者,这使得 L 型花粉在空间分布上更为集中。相对集中的 L 型花粉单次输出量增加,提高了花粉的总输出量,是蓝花丹对花柱异长的适应策略。

花粉在柱头上的输入是花粉与柱头相互识别前的必要步骤。在花柱异长植物授粉时,柱头上可能同时输入大量合法和非合法的花粉(Ornduff, 1979; Ganders, 1979)。自然状态下,每次输入的花粉其合法和非合法花粉各自所占的比例是不同的。要成功授粉,柱头上合法花粉的输入量有最低的下限值(Joel *et al.*, 1983)。受空间位置的限制,下位柱头(S 型柱头)的输入花粉中,合法花粉所占比例要高于上位柱头(L 型柱头)。蓝花丹 L 花型的柱头长于 S 花型的柱头(L 柱头 = 2.62 ± 0.37 mm; S 柱头 = 1.57 ± 0.29 mm)。在合法花粉所占比例较低的情况下,较长的柱头能接受更多的花粉,提高柱头上合法花粉的输入量,以保证成功授粉。这也是蓝花丹对互补式雌雄异位的进化适应策略。此外,观测结果显示,两型花花柱和柱头长短的差异决定了其雌蕊的高度,而雄蕊的高度差异决定于花丝长度的差异。

Darwin(1877)认为,花柱异长植株在雌雄蕊的分布上存在空间的互补异位。即两型间的雌雄蕊等高。当昆虫进行授粉时,两型花粉分别位于昆虫身体的不同部位,从而成功传粉给等高的雌蕊。只有等高的花药和柱头间授粉才能成功结实,非等高(自花和型内植株)授粉则表现不亲和性。这称为异型花柱特有的非选型交配(disassortativemating)(周伟等, 2009)。与一般花柱异长植物相比较,蓝花丹情况更为复杂。其 L 花型的雌蕊和 S 花型的雄蕊高度相同,而 S 花型的雌蕊和 L 型的雄蕊高度有显著差异,二者之间的高度差达到 2 mm。依据 Darwin 的理论,在自然条件下(虫媒授粉),雌雄性器官(L 型的柱头和 S 型的花药)不等高,合法花粉传播的准确性会受到极大的影响,则 L 型花的自然结实率应大大小于 S 型花。但本研究结果显示,无论自然授粉还是人工授粉, L 型花的结实率均出现相反结果,且人工授粉的结实率远远高于自然授粉。与 Darwin 理论推导的结果矛盾,这可能有两种解释。一是柱头和雄蕊之间的高度差引起的合法花粉的不准确传播虽然会影响蓝花丹的结实率,但最终输入 L 型柱头上的合法花粉的量足以使 L 型植物成功受

精,这时柱头和雄蕊的空间分布对自然结实率就不会有明显影响;二是雌蕊和雄蕊之间的空间分布对合法花粉的有效传播没有影响。由于调控后的自然结实率仍远远低于人工授粉,这说明对蓝花丹而言,虫媒的有效率远远低于人工授粉。花粉通过虫媒的传播,并没有使所有具备成功受精并结实的植株受精结实。因此,排除第一种解释,第二种解释可能更为合理。为了进一步探讨雌雄蕊互补异位对合法花粉传播是否有影响,本研究通过激素调控了花柱高度。再对这些改变了雌雄性器官空间分布的花进行授粉,无论自然授粉还是人工授粉,结实率都与空白对照无显著差异。这说明花柱和花药的空间位置关系并没有显著影响合法花粉的有效传播。蓝花丹的自交不亲和性可能还与其他物质相关。对花柱进行调控,可能只改变了花柱的高度,并没有改变花柱中参与自交不亲和反应的物质组成。

综上所述,蓝花丹的花部形态有着典型的二态性特征。这些特征是蓝花丹对花型间互补式雌雄异位的进化适应策略。而雌雄性器官的空间分布并没有通过影响合法花粉传播的有效性而影响蓝花丹的自交不亲和性。异型花的自交不亲和性更多地还是体现在生理机制上,这一问题有待进一步研究。

参考文献:

- Ariyanathan S, Saraswathy A, Rajamanickam GV. 2010. Quality control standards for the roots of three *Plumbago* species[J]. *Ind J Pharm Sci*, **72**(1): 86—91
- Barrett SCH. 1992. Heterostylous Genetic Polymorphisms: Model Systems for Evolutionary Analysis [M]//Barrett SCH. Evolution and Function of Heterostyly. Berlin: Springer-Verlag, **15**: 1—29
- Barrett SCH, Jesson LK, Baker AM. 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants[J]. *Ann Bot*, **85**(Suppl 1): 253—265
- Bawa, KS, Opler PA. 1975. Dioecism in tropical trees[J]. *Evolution*, **29**: 167—179
- Charlesworth D, Charlesworth B. 1979. A model for the evolution of distyly[J]. *Am Nat*, **114**: 467—498
- Chen G(陈果). 2012. Preliminary Studies on Biological characteristics of seeds and cutting propagation of *Plumbago auriculata* (蓝花丹种子生物学与扦插繁殖特性初步研究)[D]. Ya'an(雅安): Sichuan Agricultural University(四川农业大学)
- Chen ML(陈明林), You YL(游亚丽), Zhang XP(张小平). 2010. Advances in the research of heterostyly(花柱异型研究进展)[J]. *Acta Pratac Sin*(草业学报), **19**(1): 226—239
- Chen Y(陈毅). 2013. Research of Plant Tissue Culture Technology of *Plumbago auriculata* (蓝雪花植物组织培养技术研究)[D]. Ya'an(雅安): Sichuan Agricultural University(四川农业大学)
- Cruden W, Millar-Ward S. 1981. Pollen-ovule ratio, pollen size,

- and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator; an hypothesis[J]. *Evolution*, **35**:964—974
- Darwin CR. 1877. The different forms of flowers and plants of the same species[M]. Chicago:Chicago University of Press:1—352
- Dhar SK, Rao PG. 1995. Hormonal profile of plumbagin[J]. *Fitoterapia*, **66**:442—446
- Dulberger R. 1975. S-gene action and the significance of characters in the heterostylous syndrome[J]. *Heredity*, **35**:407—415
- Dulberger R. 1987. Fine structure and cytochemistry of the stigma surface and incompatibility in some distylous *Linum* species[J]. *Ann Bot*, **59**(2):203—217
- Ferrero V, Vega C, Stafford GI, et al. 2009. Heterostyly and pollinators in *Plumbago auriculata* (Plumbaginaceae)[J]. *S Afr J Bot*, **75**(4):778—784
- Ganders FR. 1974. Dissasortive pollination in the distylous plant *Jepsonia heterandra*[J]. *Can J Bot*, **52**:2 401—2 406
- Ganders FR. 1979. The biology of heterostyly[J]. *New Zeal J Bot*, **17**(4):607—635
- Joel S, Shore, Barrett SCH. 1983. The effect of pollination intensity and incompatible pollen on seed set in *Turnera ulmifolia* (Turneraceae)[J]. *Can J Bot*, **62**(6):1 298—1 303
- Lewis D. 1942. The physiology of incompatibility in plants. I. The effect of temperature[J]. *P Roy Soc B-Biol Sci*, **131**(9):13—26
- Liu HM(刘华敏). 2011. Introduction and cultivation of *Plumbago auriculata* (蓝雪花的引种栽培)[J]. *S Chin Agric* (南方农业), **5**(9):49—49
- Lloyd DG, Webb CJ. 1992. The Evolution of Heterostyly[M]// Barrett SCH. Evolution and Function of Heterostyly. Berlin: Springer-Verlag:151—178
- Lloyd DG, Yates JMA. 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae)[J]. *Evolution*, **36**:903—913
- Mather F, Winton DD. 1941. Adaptation and counter-adaptation of the breeding system in *Primula*[J]. *Ann Bot*, **5**(2):297—311
- Nicholls MS. 1985. The evolutionary breakdown of distyly in *Linum tenuifolium* (Linaceae)[J]. *Plant Syst Evol*, **150**(3):291—301
- Nicholls MS. 1986. Population composition, gender specialization, and the adaptive significance of distyly in *Linum perenne* (Linaceae)[J]. *New Phytol*, **102**(1):209—217
- Ornduff R. 1979. Pollen flow in a population of *Primula vulgaris* Huds[J]. *Bot J Linn Soc*, **78**(1):1—10
- Qing HL(秦贺兰). 2007. Garden rookie *Plumbago auriculata* (园林新秀蓝花丹)[J]. *Chin Flow & Hortic* (中国花卉园艺), **4**:24—24
- Richards AJ. 1986. Plant breeding systems[M]. London: Allen and Unwin:249—252
- Roci SG, Alejandro GV, Juan A. 2013. Deconstructing heterostyly: The evolutionary role of incompatibility system, pollinators, and floral architecture[J]. *Evolution*, **67**(7):2 072—2 082
- Rogers CM. 1979. Distyly and pollen dimorphism in *Linum suffruticosum* (Linaceae)[J]. *Plant Syst Evol*, **131**(1):127—132
- Santos ECT, Paiva SR, Kaplan MAC, et al. 1997. Atividade anti-leishmania de *Plumbago scandens* (Plumbaginaceae)[J]. *Rev Bras Farm*, **78**(1):13—15
- Satheeshkumar K, Bhavanandan KV. 1988. Micropropagation of *Plumbago rosea* Linn[J]. *Plant Cell*, **15**:275—278
- Shore JS, Barrett SCH. 1984. The effect of pollination intensity and incompatible pollen on seed set in *Turnera ulmifolia* (Turneraceae)[J]. *Can J Bot*, **62**:1 298—1 303
- Sivanesan I. 2007. Shoot regeneration and somaclonal variation from leaf callus cultures of *Plumbago zeylanica* Linn[J]. *Asian J Plant Sci*, **6**(1):83—86
- Solomon FE, Sharada AC, Devi PU. 1993. Toxic effects of crude extract of *Plumbago rosea* (Rakta chitraka) on mice and rats[J]. *J Ethnopharmacol*, **38**(1):79—84
- Wright CW, Phillipson JD. 1990. Natural products and the development of selective antiprotozoal drugs[J]. *Phytother Res*, **4**(4):127—139
- Yeo PF. 1975. Some aspects of heterostyly[J]. *New Phytol*, **75**(1):147—153
- Zhao ZH(赵志惠). 2012. Preliminary Studies on Biological Characteristics of *Plumbago auriculata* (蓝花丹生物学特性初步研究)[D]. Ya an(雅安): Sichuan Agricultural University (四川农业大学)
- Zhou W(周伟), Wang H(王红). 2009. Heterostyly in angiosperms and its evolutionary significance(被子植物异型花柱及其进化意义)[J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **44**(6):742—751