

克隆植物中的同步雌雄异熟现象研究进展

宁宇^{1,2},王义飞^{1,2},林海晏³,李肖夏¹,武高洁^{1,2,4*},马骅^{1,2},郭菊兰^{1,2},玛吉措⁵

(1. 中国林业科学研究院 湿地研究所,北京 100091;2. 四川若尔盖高寒湿地生态系统国家定位观测研究站,四川 若尔盖 624500;
3. 重庆市林业科学研究院 信息技术研究所,重庆 400036;4. 湿地生态功能与恢复北京市重点实验室,北京 100091;
5. 四川若尔盖湿地国家级自然保护区管理局,四川 若尔盖 624500)

摘 要:很多植物具有克隆生长的习性,克隆生长对植物的交配格局和长期进化具有重要意义。克隆生长通常伴随有较多的花展示,但花粉的有效散布又会受到克隆规模的限制,进而形成分株间的同株异花授粉,造成近交衰退或花粉贴现。同步雌雄异熟是雌雄异熟的一种特殊形式,同时满足 2 个条件:1)单个花朵内为雌雄异熟;2)不同花朵间在同一时段内处于同一性别阶段。该种现象可以有效阻止分株内或分株间同株异花授粉,并可能是一种进化选择的特殊繁殖保障机制。目前其在克隆植物中的表现形式和作用机理尚未明确。在梳理近 20 a 来相关文献的基础上,以克隆植物中的同步雌雄异熟现象为核心议题,结合克隆植物种群结构的特殊性探讨该现象对克隆植物的进化意义,并对该现象的类群分布情况、研究方法以及主要结论进行了分析,认为未来的研究应该注重 4 个方面:1)采用统一的同步性度量体系,并使其扩展到对雌性和雄性阶段的分别描述;2)重视目标物种交配系统的研究,尤其是自交亲和性的重要意义;3)重视克隆多样性格局对交配过程的影响,并采取恰当的方法予以量化;4)加强风媒、水媒等非生物因素传粉方式对克隆植物交配过程影响的研究。

关键词:克隆植物;同步雌雄异熟;克隆多样性;同株异花授粉;自交亲和性;交配格局

中图分类号:Q948.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2019)02-0154-07

A Review of Synchronous Dichogamy in Clonal Plants

NING Yu^{1,2},WANG Yi-fei^{1,2},LIN Hai-yan³,LI Xiao-xia¹,WU Gao-jie^{1,2,4*},MA Hua^{1,2},
GUO Ju-lan^{1,2},MA Ji-cuo⁵

(1. Institute of Wetland Research,Chinese Academy of Forestry,Beijing 100091,China;
2. Sichuan Zoige Alpine Wetland National Ecosystem Research Station,Zoige 624500,Sichuan,China;
3. Institute of Information Technology Research,Chongqing Academy of Forestry,Chongqing 400036,China;
4. Key Laboratory of Wetland Services and Restoration,Chinese Academy of Forestry,Beijing 100091,China;
5. Administration of Zoige Wetland National Nature Preserve,Zoige 624500,Sichuan,China)

Abstract:Clonal growth is a common trait in plants. It has profound effect in the mating pattern and long term evolution of plant population but is currently seldom explored. Clonal growth is usually associated with mass flowering,restricted pollen dispersal,and geitonogamous self-pollination,which can result in in-breeding depression and pollen discounting. However,mating costs can be reduced by differences in the relative timing of female and male function (dichogamy). Synchronous dichogamy,a subtype of dichogamy, fulfills: 1) dichogamy within one flower; 2) having the same sexual phase between different flowers at a given time. It's a potentially effective mechanism to limit inter/intra ramet geitonogamy,as well as a unique

收稿日期:2018-06-28 修回日期:2018-10-10
基金项目:中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2017QA040、CAFINT2015C11);国家自然科学基金青年项目(31400166)。
作者简介:宁宇,男,博士,助理研究员,研究方向:植物种群生态与景观遗传建模。E-mail:ningyu_sino@qq.com
*通信作者:武高洁,女,博士,助理研究员,研究方向:湿地生态。E-mail:Ice20021113@126.com

way to provide reproductive assurance. In this review, we surveyed related literatures of the past two decades. We focused on the concepts and evolutionary significance of synchronous dichogamy in clonal plants. A summary of acquired information on systematic distribution, research methods and ecological significance of synchronous dichogamy in clonal plants was presented. We recommend future research efforts to address such aspects: 1) universal and effective metrics to evaluate synchronicity of different sex function separately; 2) the ecological implication of selfing compatibility in synchronous dichogamy; 3) the interaction of clonal diversity and mating patterns with synchronicity taken into consideration; 4) abiotic pollination and synchronous dichogamy in clonal plants.

Key words: clonal plant; synchronous dichogamy; clonal diversity; geitonogamy; self-compatibility; mating pattern

克隆植物一般是指具有克隆生长习性的植物。克隆生长是指在自然条件下通过营养生长而产生具有潜在独立性个体的过程^[1],例如芦苇(*Phragmites australis*)藉由地下根状茎繁殖,蕨麻(*Potentilla anserina*)藉由匍匐茎繁殖等都属于克隆生长。克隆植物普遍地存在于各类生态系统中,其生活史特征对于种群、群落和生态系统等多个尺度上的结构和功能都具有重要意义^[2-3]。很多的克隆植物同时具有克隆生长和有性繁殖,这 2 种繁殖模式之间的互作形成了克隆植物复杂的交配格局,并对其种群遗传结构和进化潜力造成深刻的影响^[4]。在我国已探明的 515 种入侵植物中,克隆植物至少占据了 196 种,比例达 38.1%^[5],而入侵植物的交配格局对其传播和扩散过程有重要作用,是入侵植物单优群落建成的重要驱动力,进而造成生物多样性减少和系统结构单一化等后果^[6]。因此,对克隆植物种群交配格局的研究不仅在基础理论方面有助于解释克隆植物种群遗传结构和基因流过程,还可为生态安全实践提供理论依据。目前,基于植物克隆生长特性的种群交配格局研究已经成为相关领域中的前沿性基础理论问题^[7-8]。

雌雄异熟是植物有性繁殖过程中的特殊现象,该现象使植物雄性和雌性器官的成熟处于不同的时期,实现了两性功能在时间上的分离^[9]。目前的研究中,对雌雄异熟的作用机理以及进化意义的探讨较为充分,但是相对缺少将植物的克隆生长特性与雌雄异熟等繁育系统特征相结合的研究。同步雌雄异熟作为雌雄异熟的一种亚类型,通常被认为具有减少同株异花授粉的作用。而目前关于克隆植物种群交配格局的研究显示,克隆生长会因分株数目的增加和克隆范围的扩张,而加大了同株异花授粉的机率,并造成花粉贴现等适合度代价。因此,同步雌雄异熟现象有可能成为一种改善克隆植物交配质量的机制。但是,目前该现象在克隆植物中的分布情况、表现形式以及生态意义等方面的信息都比较匮

乏。基于此,以克隆植物中的同步雌雄异熟现象为核心议题,首先明晰了同步雌雄异熟的概念,然后结合克隆植物种群结构的特殊性探讨该现象对克隆植物的进化意义,并梳理归纳现有的研究实例和研究方法,对未来克隆植物中同步雌雄异熟现象的研究提出了一些建议。

1 同步雌雄异熟的定义

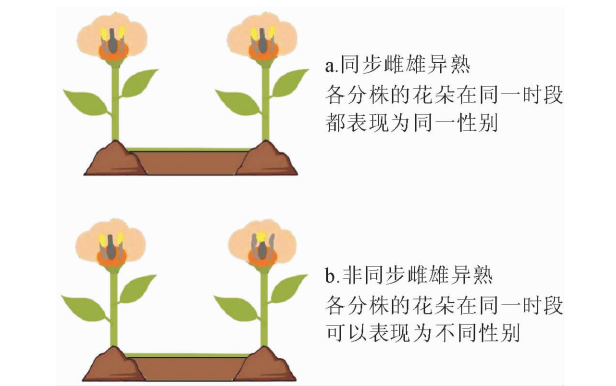
雌雄异熟有很多不同的类型。D. G. Lloyd 和 C. J. Webb^[9]依据不同的研究关注点将其划分为 5 种类型。除了其中根据两性功能分离时间的长短而划分的方法不常见于文献外,其余 4 种类型为:1) 根据性器官的呈现顺序,分为雌蕊先熟(protogyny)和雄蕊先熟(protandry);2) 根据涉及的花朵单位,分为花内(Intrafloral)雌雄异熟和花间(Interfloral)雌雄异熟;3) 根据两性功能的分离程度,分为完全(Complete)雌雄异熟和不完全(Incomplete)雌雄异熟;4) 根据同步程度,则分为非同步(Asynchronous)、半同步(Hemi-synchronous)和同步(Synchronous)雌雄异熟。

同步雌雄异熟是指同一植株或同一花序上开放的所有花朵,其雄蕊和雌蕊状态在同一时间内都是一致的^[10]。根据花朵开放周期的不同,可将其划分为多周期(Multiple cycles)同步雌雄异熟、夹板式(Duodichogamy)同步雌雄异熟、单周期(Single cycle)同步雌雄异熟和交互式(Heterodichogamy)同步雌雄异熟 4 种亚类型。

多周期同步雌雄异熟是指在一个完整的开花周期内,花朵间同步的经历了多次雌性阶段和雄性阶段间的转化,而单周期则指仅经历了一次性别阶段转换。夹板式同步雌雄异熟特指在开花周期内经历了 1.5 次性别阶段转换,例如“雄性—雌性—雄性”。最为特殊的是交互型雌性异熟,具有这种性状的植物同时拥有 2 种类型的花朵,分别表现为雌性先熟和雄性先熟。在整个开花周期内,2 种类型的花朵

的性别阶段会分别发生转变,但两者之间则一直为互补状态^[10-11]。

总体来看,同步雌雄异熟的概念具有两重内涵:1)承认花朵内性别功能具有时间上的分离;2)在此基础上着重考察不同花朵之间性别功能的同步程度。很多植物具有较为复杂的花序结构,并且一个植株可能拥有较多数目的花序,所以,同步雌雄异熟可能存在于不同的尺度上,例如植株尺度上的同步性、花序尺度上的同步性,甚至是种群内不同个体间的同步性等。而群体中不同个体间的同步性,对于较难区分遗传学个体的克隆植物种群,则可能具有显著的生态学意义(图 1)。



注:黄色代表该性别功能处于活动状态。以拥有 2 分株的克隆为例,在其余条件相同的情况下,a 克隆可能比 b 克隆拥有更多的异交机会。

图 1 克隆植物同步与非同步雌雄异熟简化
Fig. 1 Illustration of synchronous and asynchronous dichogamy in clonal plants

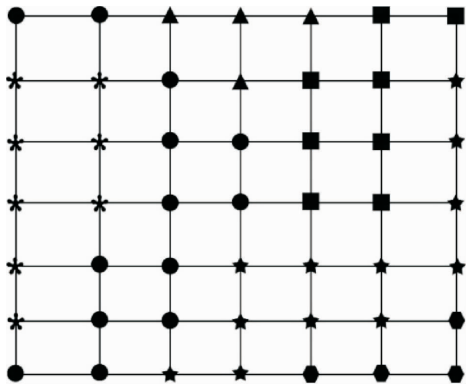
2 克隆植物种群结构与交配格局

2.1 克隆植物的种群结构特点

克隆植物的结构可以划分为分株、克隆片段和基株 3 个层次。最初的一个分株一般是由合子(种子)萌发而形成的实生苗,称为源株、亲株或者母株。由源株经克隆生长形成的分株,称为后代分株或者子株。而分株之间通常是相互连接的,这样就构成了一个克隆片段,有时也称作分株系统,而拥有相同基因型的整个克隆则被称为基株^[2](图 2)。

克隆植物的等级结构具有重要意义。首先,它使得种群中不仅存在不确定数目的分株,同时还存在着不确定数目的基株,即具有分株和基株 2 个层次上的构件性,并可能在基株种群和分株种群上表现出不同的动态规律^[12]。其次,基株概念的引入为种群遗传学过程带来了新的挑战。在克隆植物中,遗传学个体(基株)和形态学个体(分株)并不一致,对非克隆植物中基因交流过程的解释可能在克隆植

物中并不适用。例如,一个芦苇种群中 2 个植株之间相互授粉,很可能属于同一基株不同分株之间的同株异花授粉(geitonogamy between ramets),而并不是异交。



注:每个符号代表一个分株,每种符号类型代表不同的基株/分株系统。种群的交配格局可能会受到基株和分株两个层次上生物学过程的影响。

图 2 克隆植物种群中基株分布状态
Fig. 2 Illustration of genets distribution in clonal plant population

1.2 克隆生长对种群交配格局的影响

植物种群中克隆的大小、数目和分布状态等都可以影响交配机会与质量。已有的研究实例主要集中在克隆构型和克隆规模对交配的影响上。在克隆构型方面,密集型的克隆构型倾向于将不同基株在空间上形成分离,使得克隆边缘的分株比中心分株易于接收到异源花粉,而游击型的克隆构型则可使不同基株在空间上形成混杂分布,减小这种差异^[13]。在克隆大小方面,克隆规模的增大会使得同株异花授粉机率增加,造成花粉/胚珠贴现、近交衰退等适合度代价^[14]。对大叶藻属植物 *Zostera noltii* 的研究发现,近交产生的种子,多数来源于同株异花授粉^[15]。T. C. Barret^[7]认为,对于需要频率均等的性多态物种来说,过度的克隆生长会减少交配的机会。但是,依据物种生活史性状的不同,克隆的增大也可能改善交配情况,如较大克隆规模会增加花展示,从而提高昆虫的访花频率,而在风媒传粉的植物中,较大的克隆也会增加对异源花粉的捕捉机会。W. E. Van Drune 等^[16]研究认为,对于散布后代能力有限的物种,克隆的扩张在总体上是有益于基株适合度的,因为它减少了后代的本地竞争压力,这种作用在基株呈混杂分布时尤为明显。

克隆植物种群的交配格局也和物种的繁育系统性状或传粉生物学过程有关。Hu 等^[17]将克隆结构与传粉者行为结合,量化分析了克隆植物北乌头(*Aconitum kusnezoffii*)的自交模式,发现自花授粉、分株内同株异花授粉和分株间同株异花授粉分

别占到自交总量的12%,68%和20%,其研究结果有效深化了对该物种交配格局的理解。对波喜荡(*Posidonia australis*)的研究显示,尽管该物种呈现出密集型的克隆构型,花粉的媒介过程也足以维持其较高的杂交率^[18]。但是,已有的传粉生物学主要理论多数是建立在动物媒介的研究之上的,而风媒传粉则与克隆植物的分类系统位置和地理分布区域具有较大重叠,并且风媒植物中普遍的表现出雌性先熟的特征^[19-20]。那么,相应于传粉者行为对克隆植物种群交配格局的影响,雌雄异熟的性状是否对风媒类克隆植物具有改善交配质量的作用,是一个值得探索的问题。

3 同步雌雄异熟现象的研究现状及其对克隆植物种群的特殊意义

3.1 同步雌雄异熟现象的系统分布情况

同步雌雄异熟在原始类群中较常见,如木兰亚纲、金缕梅亚纲和泽泻亚纲,而在较进化的类群中比较少见,如菊亚纲和百合亚纲。统计显示至少有37个科中存在这种现象^[21]。从具体的形式上来看,多周期同步雌雄异熟是最为常见的形式,单周期雌雄异熟次之。夹板式与交互式雌雄异熟较为少见,前者见报道于土蜜树属(*Bridelia*)和板栗属(*Castanea*)^[9],后者则见于亚热带樟科(Lauraceae)植物中^[22-23]。对近20 a来有关文献的分析显示,目前的研究主要分布于鼠李科(Rhamnaceae)^[24],番荔枝科(Annonaceae)^[25-26],山茶科(Theaceae)^[27],大戟科(Euphorbiaceae)^[28],五加科(Araliaceae)^[29],蓝果树科(Nyssaceae)^[30],禾本科(Poaceae)^[31-32],莎草科(Cyperaceae)^[33],灯心草科(Juncaceae)^[34]和花蔺科(Butomaceae)^[35]中。同步雌雄异熟现象在五加科植物较为多见。L. D. Harder^[36]等认为五加科植物的伞形花序属于缺少立体结构的平面型花序,如果没有同步异熟,那么就很难限制传粉者在同一花序之内的花之间随意移动。并且推论,同步性的增加可能反映了植物从规律性传粉者(如花序内严格从下至上的采蜜)到无规律性传粉者的进化。但已有的研究主要关注于个体间或者花序内的同步现象,尚未将分株层次和基株层次的同步性同时予以考虑,但这是讨论同步雌雄异熟现象对同株异花授粉的影响时不可或缺的因素。

3.2 同步性的测定方法

对开花同步度的测定方法大体上可分为2类:第1类是以形态描述作为划分阶段的依据,如花丝的伸展与否,柱头的颜色,花药的色泽等。该方法在Bhardwaj和Eckert对花蔺的研究^[35]中有很好的应

用,此类方法的优点在于较适合分别研究雌雄阶段的同步性,缺点则在于通用性不高,尤其对于花部形态不明显或者开花位置较难到达的物种,其适用性较差。第2类方法是计算同步度指数。常见的指数有 r 、 S_A 和 S_M ,这3种指数都以每个植株在开花周期内每天的开花数量为基础数据,计作 x_i^t ,表示个体 i 在第 t 天时的开花数量。其中 r 的获取方法为第 t 天的所有开花植株两两配对后,计算基于 x_i^t 的Pearson相关系数,然后取 r_i 的平均值作为个体间同步度的估计值。

S_A 和 S_M 的计算方式较复杂,分别如式(1)和式(2)所示:

$$S_A = \left(\frac{1}{n-1} \right) \times \left(\frac{1}{f_i} \right) \times \sum_{j=1}^n e_{i \neq j} \quad (1)$$

式(1)由C. K. Augspurger^[37]提出,其中 n 为样本容量, f_i 为个体 i 在调查时间段内开花的总天数, e_i 为2个特定植株花期重叠的天数,并特别规定 $i \neq j$ 。本指标实质上考察的是特定个体 i 在种群中与其余植株的平均开花重叠度。但因 f_i 在式中的权重过大,所以可能会对花期过长或过短的植物产生较大的估计偏差,并且不利于不同花期长短物种间的相互比较。

$$S_M = \sum_{t=0}^n \left(\frac{x_i^t}{\sum_{i=0}^n x_i^t} \right) \times p^t \quad (2)$$

式(2)由R. J. Marquis^[38]提出,其中 x_i^t 的定义如前,而 n 变为考察的天数, p^t 为在第 t 天时开花株数占考察总株数的比例。该式实质上考察了特定个体 i 在整个周期中开花数量的分布情况,而不是在某时间段内不同植株开花是否存在重叠,但其计算结果同样会在各植株间的一致性最大时达到极值,并且摆脱了对开花时间长短的依赖。

从已有的研究实例来看, S_A 指数的使用最为广泛, S_M 和 r 较为少见。但是 S_M 对于不同物种间同步性的相互比较是很有利的。但需要注意的是,3种指标都是建立在个体水平的算术平均值之上,应当对结果的随机性进行显著性检验。此外,现有的指数并未考虑到对雌雄性同步度的分别考察。在未来的研究中,可能需要将描述性方法和指数计算两者结合起来,以达到既描述异熟现象,又客观测定同步程度的目的。

3.3 同步雌雄异熟现象对克隆植物种群的特殊意义

3.3.1 同步雌雄异熟与种群克隆结构

克隆植物可能具有3个层次的自交:单花内的自交、同一分株不同花朵间的自交、不同分株间的自交。在克隆植物的种群中,克隆的大小、数目和空间分布状态3方

面的因素都和花粉的散布与传播紧密联系,而雌雄异熟的同步性则和这些因素耦合,形成了影响群体交配格局的复杂机制。通常情况下,雌雄异熟是泛指单花内的雌雄功能分离情况,可以解释单花尺度上的自交水平,而其余 2 个尺度的自交水平则需要考虑雌雄异熟的同步性程度。已有的研究多认为同步雌雄异熟在分株内的尺度上有效地避免了自交^[26,29]。而对于分株间的同步雌雄异熟情况,相关研究则非常少见。在针对克隆植物的研究中,榕木属植物 *Aralia hispida* 的同步雌雄异熟现象有效地减少了分株间同株异花授粉^[39]。澳洲克隆植物 *Ecdeiocolea monostachya* 的开花过程表现为单个群丛内的植株性别阶段高度同步,并与临近群丛形成互补^[40]。Liao & Harder^[41] 研究显示,当植株上多个花序同时接受或者散发花粉时,其传粉质量会得到改善,预示了同步性在影响克隆植物交配格局中的潜力。

目前对克隆植物中的同步雌雄异熟研究存在两方面问题:首先,基株鉴定方法并不具有普遍性,植株地上部分形态上的聚集并不一定正确反映了分株之间的联接情况,应该采用更客观准确的方法开展研究。其次,已有的研究仅讨论了花序和分株 2 个尺度上的同步性情况,并没有探讨基株间的同步性情况。对刚竹属植物 *Phyllostachys pubescens* 的研究显示,该物种开花是以基株为单位的,但是开花的格局却有二种:一种为所有基株同时开花;另一种为不同基株渐次开花,并且彼此之间存在一定程度的重叠^[42]。对箬竹(*Chimonobambusa tumidissinoda*)的研究也表明,尽管克隆生长旺盛,但其遗传多样性在居群内得到了很好的维持^[43],这些都说明在基株之间可能存在着促进异交的交配机制。对于具有雌雄异熟性状的克隆植物,是否可能通过某种程度的同步性,使种群内基株之间保持性别阶段的互补,而基株之内的分株间保持性别阶段的一致,从而形成一种鼓励异交的机制,这些都是未来研究中亟待关注的问题。

3.3.2 克隆植物中同步雌雄异熟的进化意义 R. I. Bertin^[44] 研究表明,雌雄异熟现象在自交不亲和植物和自交亲和植物中出现的频率相等,并由此引出了避免雌雄功能干扰的假说。但是,同步雌雄异熟现象却显著的集中于自交亲和物种中^[45],这说明同步现象的产生可能具有特殊的进化意义。对于克隆植物来说,随着克隆规模的扩大,自交亲和物种中自交机会增加,而自交不亲和物种中对外源花粉的获取度降低。同步雌雄异熟现象,可能是自交亲和的克隆植物长期进化出的一种降低自交率的机制。

E. Narbona^[28] 等探讨了大戟属植物自交亲和性与同步度之间的关系,认为同步现象与自交不亲和是不会同时出现的,两者取其一就足以避免自交。对假鹰爪(*Desmos chinensis*)的研究发现,雌雄异熟的同步性,使得每个个体雄性阶段和雌性阶段的花朵不共存,但种群中 2 个阶段的花却可互补,这就有效的阻止了自交并鼓励了异交^[26]。对金黄六出花(*Alstroemeria aurea*)的研究则显示,同步现象是对传粉者访花行为的适应,即当传粉者由固定顺序访花(如花序中自下而上)变为无固定顺序访花时,同步雌雄异熟在避免自交的意义上会更具有选择优势^[36]。

克隆植物常多分布于高山、沙漠、湿地等环境胁迫较明显的生境,其自交亲和现象常被视作一种繁殖保障措施,但却带来了近交衰退的压力。同步雌雄异熟现象有助于克隆植物在繁殖保障与自交衰退之间的权衡。C. G. Eckert^[46] 对克隆植物 *Decodon verticillatus* 的研究显示,同株异花授粉形式的自交在物种的生活史中较为普遍,并且在花序内、花序间和分株间 3 个水平上的自交权重基本相同。但是,同株异花授粉的后代却出现了座果率明显的下降。作者据此认为,同株异花授粉是克隆生长过程中未被直接选择的性状,属于自交与克隆生长同时存在时随之而来的附带结果。而对自交亲和植物花萼的研究则表明,分株间的同步雌雄异熟可以有效地避免同株异花授粉,在提供繁殖保障的同时有效避免自交衰退。同时,在该物种的三倍体种群(只有克隆生长而没有有性繁殖)中,雌雄异熟的同步程度明显降低了,这表明同步雌雄异熟可能是在有性繁殖的情境下的一种适应性性状。同时,已有研究表明,在严格异株异花授粉的克隆植物中也可能存在着同步现象^[31],其生态意义可能需要更多的深入探讨。

4 对克隆植物中同步雌雄异熟研究的几点建议

综合来看,克隆植物中的同步雌雄异熟现象属于种群生态学和传粉生物学的交叉议题,具有较强的新颖性和理论挑战性,并可对入侵植物的防治,退化植被的恢复与重建等生态学实践产生一定的实际意义。目前对该方向的研究相对比较薄弱,在综述现有文献的基础上,建议未来的研究可以考虑从以下方面予以加强。

1)在同步性的衡量体系中,采用统一的测定指标,促进不同物种间的横向比较。指标体系中应当重视对雌雄阶段的分别描述,并将现有的形态描述方法和指数方法结合使用,可以尝试使用形态方法

分别描述雌、雄阶段,而参考已有的指数方法提出新的同步性指标,以达到既描述雌雄异熟现象,又客观测定同步程度的目的。

2)在目标物种的生物学性状中,重视其交配系统的研究,尤其是自交亲和性的重要意义。不同的交配系统可能对性状产生不同的选择需求,在认识和解释相关结果时具有基础性意义。已有的研究多集中于自交亲和的物种,而自交不亲和物种中同步雌雄异熟的情况则亟待明晰。同时,自交亲和性与同步雌雄异熟在不同的生态背景下可能具有不同的适应意义,两者之间的具体权衡情况,也属于亟待深入研究的方向。

3)在种群层面上,重视克隆多样性格局对交配过程的影响,并采取恰当的方法予以量化。已有的研究中,乔木和灌木物种比例较大,而草本植物可能由于其遗传学个体较难分辨而占比较少。随着分子标记和测序技术的发展,以遗传数据多态性为基础的克隆鉴定方法已经日趋成熟。在未来的研究中应注意结合基株层次和分株层次,不仅考虑分株间的同步情况,还可以尝试考虑基株之间是否存在同步性,这种考虑对于克隆植物种群的基因交流情况尤为关键。

4)在驱动力方面,加强风媒、水媒等非生物因素传粉方式对克隆植物交配过程影响的研究。已有的关于同步雌雄异熟的理论主要是建立在虫媒行为基础上的,而在克隆植物的生境中,风媒和水媒方式非常普遍,并且对入侵生物防治、基因修饰生物逃逸等生态问题具有重要意义。因此,探讨在该类型传粉方式下,是否存在同步雌雄异熟及其意义如何,也具有较显著的理论和实践意义。

参考文献:

[1] 董鸣,于飞海. 克隆植物生态学术语和概念[J]. 植物生态学报. 2007,31(4):689-694.

[2] DONG M, YU F, ALPERT P. Ecological consequences of plant clonality[J]. Annals of Botany, 2014, 114(2): 367-379.

[3] 李甜江,李根前,韦宇,等. 克隆植物中国沙棘人工林生长动态研究[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(4): 30-34.

LI T J, LI G Q, WEI Y, *et al.* Growth dynamics of plantation of clonal tree species *Hippophae rhamnoides* L. subsp sinensis [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2007, 22(4): 30-34. (in Chinese)

[4] VALLEJO-MARIN M, DORKEN M E, BARRETT S C. The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating[J]. The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2010, 41(3): 193-213.

[5] 王宁,李卫芳,周兵,等. 中国入侵克隆植物入侵性、克隆方式及地理起源[J]. 生物多样性, 2016, 24(1): 12-19.

WANG N, LI W F, ZHOU B, *et al.* Invasiveness, clonal form and geographical origin of invasive clonal plant species in China [J]. Biodiversity, 2016, 24(1): 12-19. (in Chinese)

[6] 安锋,阚丽艳,谢贵水,等. 海南外来植物入侵的现状与对策[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(5): 193-197.

AN F, KAN L Y, XIE G S, *et al.* Alien invasion plants in Hainan Island and contral countermeasures [J] Journal of Northwest Forestry University, 2007, 22(5): 193-197.

[7] BARRETT S C. Influences of clonality on plant sexual reproduction[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2015, 112(29): 8859-8866.

[8] BARRETT S C H, HARDER L D. The ecology of mating and its evolutionary consequences in seed plants[J]. Annual Review of Ecology Evolution & Systematics, 2016, 48(1): 1-23.

[9] LLOYD D G, WEBB C J. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. dichogamy[J]. New Zealand Journal of Botany, 1986, 24: 135-162.

[10] CETINBAS A, UNAL M. An overview of dichogamy in angiosperms[J]. Research in Plant Biology, 2014, 4(5): 9-27.

[11] 予茜,张彦文,郭友好. 传粉生物学常用术语释译[J]. 植物分类学报, 2008, 46(1): 96-102.

YU Q, ZHANG Y W, GUO Y H. Translation and elucidation of common terms in pollination biology [J]. Journal of Systematics and Evolution, 2008, 46(1): 96-102. (in Chinese)

[12] DE KROON H, HUBER H, STUEFER J F, *et al.* A modular concept of phenotypic plasticity in plants[J]. New Phytologist, 2005, 166(1): 73-82.

[13] CHARPENTIER A. Consequences of clonal growth for plant mating[J]. Evolutionary Ecology, 2002, 15(3): 521-530.

[14] ECKERT C G, DORKEN M E, BARRETT S C H. Ecological and evolutionary consequences of sexual and clonal reproduction in aquatic plants[J]. Aquatic Botany, 2016, 135: 46-61.

[15] ZIPPERLE A M, COYER J A, REISE K, *et al.* An evaluation of small-scale genetic diversity and the mating system in *Zostera noltii* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea[J]. Annals of Botany, 2011, 107: 127-134.

[16] VAN DRUNEN W E, VAN KLEUNEN M, DORKEN M E. Consequences of clonality for sexual fitness: clonal expansion enhances fitness under spatially restricted dispersal[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2015, 112(29): 8929-8936.

[17] HU Y, BARRETT S C H, ZHANG D Y, *et al.* Experimental analysis of mating patterns in a clonal plant reveals contrasting modes of self-pollination[J]. Ecology & Evolution, 2016, 5(22): 5423-5431.

[18] SINCLAIR E A, GECAN I, KRAUSS S L, *et al.* Against the odds: complete outcrossing in a monoecious clonal seagrass *Posidonia australis* (Posidoniaceae) [J]. Annals of Botany, 2014, 113(7): 1185-1196.

[19] FRIEDMAN J, BARRETT S C H. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants[J]. Annals of Botany, 2009, 103(9): 1515-1527.

[20] FRIEDMAN J, BARRETT S. A phylogenetic analysis of the

evolution of wind pollination in the angiosperms[J]. International Journal of Plant Sciences, 2008, 169(1): 49-58.

[21] CRUDEN R W. Temporal dioecism; systematic breadth, associated traits, and temporal patterns[J]. Botanical Gazette, 1988, 149(1): 1-15.

[22] WATANABE S, NOMA N, NISHIDA T. Flowering phenology and mating success of the heterodichogamous tree *Machilus thunbergii* Sieb. et Zucc (Lauraceae)[J]. Plant Species Biology, 2016, 31(1): 29-37.

[23] KUBITZKI K, KURZ H. Synchronized dichogamy and dioecy in neotropical lauraceae[J]. Plant Systematics and Evolution, 1984, 147(3-4): 253-266.

[24] CERINO M C, RICHARD G A, TORRETTA J P, et al. Reproductive biology of *Ziziphus mistol* Griseb. (Rhamnaceae), a wild fruit tree of saline environments[J]. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2015, 211: 18-25.

[25] PANG C, SAUNDERS R M K. Floral Biology and Pollination Ecology of *Desmos chinensis* (Annonaceae): assessing the efficacy of floral synchrony for promoting xenogamy[J]. International Journal of Plant Sciences, 2015, 176(4): 333-345.

[26] PANG C, SAUNDERS R M K. The evolution of alternative mechanisms that promote outcrossing in annonaceae, a self-compatible family of early-divergent angiosperms[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2014, 174(1): 93-109.

[27] KHANDURI V P, SHARMA C M, KUMAR K S, et al. Annual variation in flowering phenology, pollination, mating system, and pollen yield in two natural populations of *Schima wallichii* (DC.) Korth[J]. The Scientific World Journal, 2013, 2013: 11.

[28] NARBONA E, ORTIZ P L, ARISTA M. Linking self-incompatibility, dichogamy, and flowering synchrony in two *Euphorbia* species; alternative mechanisms for avoiding self-fertilization? [J]. PLoS ONE, 2011, 6(6): e20668.

[29] PEI N, LUO Z, SCHLESSMAN M, et al. Synchronized protandry and hermaphroditism in a tropical secondary forest tree, *Schefflera heptaphylla* (Araliaceae)[J]. Plant Systematics and Evolution, 2011, 296(1-2): 29-39.

[30] 王翠翠, 刘文哲, 张莹. 喜树开花特性及繁育系统的研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(3): 275-282.

WANG C C, LIU W Z, ZHANG Y. Flowering characteristics and breeding system in *Camptotheca acuminata* Decne[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2009, 17(3): 275-282. (in Chinese)

[31] 刘宇, 周桂玲. 大赖草的交配系统及生殖对策[J]. 中国沙漠, 2010, 30(1): 92-96.

LIU Y, ZHOU G L. Mating system and reproductive strategy of *Leymus racemosus*[J]. Journal of Desert Research, 2010, 30(1): 92-96. (in Chinese)

[32] 赵元杰. 芒繁育系统的研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2010.

[33] SNYDER J M, RICHARDS J H. Floral phenology and compatibility of sawgrass, *Cladium jamaicense* (Cyperaceae)[J]. American Journal of Botany, 2005, 92(4): 736-743.

[34] MICHALSKI S G, DURKA W. Synchronous pulsed flowering; analysis of the flowering phenology in *Juncus* (Juncaceae)[J]. Annals of Botany, 2007, 100(6): 1271-1285.

[35] BHARDWAJ M, ECKERT C G. Functional analysis of synchronous dichogamy in flowering rush, *Butomus umbellatus* (Butomaceae) [J]. American Journal of Botany, 2001, 88(12): 2204-2213.

[36] HARDER L D, AIZEN M A. The functional significance of synchronous protandry in *Alstroemeria aurea* [J]. Functional Ecology, 2004, 18(3): 467-474.

[37] AUGSPURGER C K. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs[J]. Biotropica, 1983, 15(4): 257-267.

[38] MARQUIS R J. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arielanum*: causes and consequences [J]. Ecology, 1988, 69(5): 1552-1565.

[39] THOMSON J D, BARRETT S C. Temporal variation of gender in *Aralia hispida* Vent. (Araliaceae) [J]. Evolution, 1981: 1094-1107.

[40] BRIGGS B G, TINKER A. Synchronous monoecy in ecdeioleaceae (Poales), in Western Australia[J]. Australian Journal of Botany, 2014, 62(5): 391-402.

[41] LIAO W, HARDER L D. Consequences of multiple inflorescences and clonality for pollinator behavior and plant mating [J]. The American Naturalist, 2014, 184(5): 580-592.

[42] ISAGI Y, SHIMADA K, KUSHIMA H, et al. Clonal structure and flowering traits of a bamboo [*Phyllostachys pubescens* (Mazel) Ohwi], stand grown from a simultaneous flowering as revealed by AFLP analysis[J]. Molecular Ecology, 2017, 13(7): 2017-2021.

[43] 邱月群, 董文渊, 王逸之, 等. 箬竹天然居群遗传多样性研究[J]. 西北林学院学报, 2017, 32(2): 155-160.

QIU Y Q, DONG W Y, WANG Y Z, et al. Genetic diversity in natural populations of *Qiongzhusua tumidinoda* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2017, 32(2): 155-160. (in Chinese)

[44] BERTIN R I. Incidence of monoecy and dichogamy in relation to self-fertilization in angiosperms[J]. American Journal of Botany, 1993, 80(5): 557-560.

[45] CRUDEN R W. Temporal dioecism; systematic breadth, associated traits, and temporal patterns[J]. Botanical Gazette, 1988, 149: 1-15.

[46] ECKERT C G. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant[J]. Ecology, 2000, 81(2): 532-542.