

自花传粉与异花传粉：何者更进化？ ——植物学教材质疑(二)

黎维平

(湖南师范大学 生命科学院, 中国湖南 长沙 410081)

摘要: 传粉生物学的学习对理解被子植物多样性至关重要。中文植物学教材均教导学生, 自花传粉是原始的传粉方式, 异花传粉更为进化, 因为前者会导致近交衰退, 而后者具杂交优势。这种说法其实是对进化内涵的误解。被子植物的基部类群以异花传粉为主, 而自花传粉少见且是次生的; 从异花传粉转变为自花传粉在被子植物中反复、独立地发生。自花传粉之所以被自然选择保留, 是因为在一定条件下表现出近交优势。在自花传粉教学中, 要纠正学生对进化的理解, 引导学生深刻理解近交衰退, 并通过采取辩论式教学方法, 培养学生运用术语进行逻辑性强的论证的能力, 使学生逐步养成儒雅的学者气质。

关键词: 传粉; 近交优势; 近交衰退; 进化; 辩论式教学

中图分类号: Q949.4

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2021)02-0183-06

Which is More Evolutional: Self-pollination or Cross-pollination? Questioning Botany Textbooks (II)

LI Wei-ping

(College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, Hunan, China)

Abstract: Studying pollination biology is essential to understanding the diversity of angiosperms. According to various Chinese textbooks of botany, cross-pollination is more advanced than self-pollination, because the former makes offspring exhibit hybrid vigor and the latter results in inbreeding depression of the descendants. This view came from the misunderstanding of evolution. In the basal angiosperms, cross-pollination is the main mode of pollination while the self-pollination is a rare and derived one. Evolutionary transitions from outcrossing to selfing have occurred repetitively and independently in flowering plants. The self-pollination is naturally selected due to its advantages of selfing in some circumstances. In the lecture on self-pollination, the teachers should focus on correcting the concept of evolution, and delivering a deep understanding of inbreeding depression. In addition, students should also be trained to argue logically and elegantly in this lecture, using appropriate terminology.

Key words: pollination; advantages of selfing; inbreeding depression; evolution; teaching with debate

(Life Science Research, 2021, 25(2): 183~188)

被子植物(有花植物)是植物界最高等也是种类最多的类群。花是被子植物区别于其他植物的最重要进化特征, 是研究被子植物起源、演化、系统分类所依据的最重要结构。花的形态结构和生理上的多样性与其传粉方式密不可分, 引起许多

学者的浓厚兴趣, 从而产生了一门独特的学科——传粉生物学^[1]。被子植物传粉方式分为自花传粉(self-pollination)和异花传粉(cross-pollination)两种类型。同一朵花的花粉落到其柱头上, 即为自花传粉, 有时也用自交(selfing)这个外延更大

收稿日期: 2020-04-15; 修回日期: 2020-07-06

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31370265); 湖南省生态学重点学科建设项目(0713); 湖南省生物发育工程与新产品研发协同创新中心资助项目(20134486); “作物不育分子机制与资源创新”湖南省重点实验室资助项目(2016TP1011)

作者简介: 黎维平(1959—), 男, 湖北荆州人, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事菊科紫菀族系统分类学研究, E-mail: lwp@hunnu.edu.cn。

的词代替;而花间传粉属异花传粉(异交, outcrossing)。虽然达尔文称被子植物的花适应异花传粉是“一个普遍的自然法则(a general law of nature)”^[2]的说法有些夸张,但被子植物适应异花传粉,演化出极其丰富的多样性,是其进化的主流。在 25 万多种被子植物中,大多数通过形态上(如雌雄异株、雌雄异熟和花柱异长)、行为上(如花柱卷曲)和生理上(如自交不亲和)的机制来维持异交(异花传粉)^[3],而自花传粉只见于少部分植物。若要问自花传粉较为进化还是异花传粉更加进化,人们会不假思索,脱口而出:“当然是异花传粉更进化”。科普网站也一边倒地热情传播异花传粉更进化的观点^[4-5]。然而,事实正相反。

1 大学植物学中文教材众口一词: 异花传粉进化, 自花传粉原始

“传粉”是所有植物学教材必不可少的章节。掌握被子植物的传粉适应综合征,能加深对植物花结构的适应性、植物与传粉者间协同进化以及被子植物各类群特征的理解。进化思想是贯穿于植物学教材中的主线之一,也常用于评价传粉方式。关于自花传粉还是异花传粉更进化的问题,极少数中文植物学教材未提及,可能认为这是不言而喻的;绝大多数中文教材都给予了明确的回答:1) 异花传粉与自花传粉相比,是一种进化的方式^[6-26];2)“植物从自花传粉至异花传粉是进化的一种趋势”^[7, 15-16],并提供了一系列理由。但是,外文教材^[27-30]常未提及此问题。

可以说,中文教材^[6-26]普遍认为自花传粉比异花传粉原始。其依据通常是,自花传粉导致近交衰退,表现为后代生活力差和种群的适应度低。除近交衰退外,自花授粉的弊端还有配子折损(gamete discounting)和种子折损(seed discounting)^[31]。自花传粉的缺点或代价被反复证明,早在 1878 年,达尔文在《植物界异花受精和自花受精的效果》一书中就明确指出“异花受精证明是有益的,而自花受精是有害的”^[2]。异交是形成植物繁育系统中传粉多样性的主要动力。但是,这一切都不能作为异花传粉比自花传粉更进化的依据。

2 自花传粉起源于异花传粉,属次生性状

进化在汉语中可以是名词(evolution),也可以是动词(evolve),还可以是形容词(evolutional、derived 或 advanced)。若是名词,进化指一类现象,

如由原始的裸子植物发展出被子植物;若是动词,进化一词是描述变化过程,如两性孢子叶球进化为原始的两性花;若是形容词,进化一词则是对事物进行的定性评价,例如:相对而言,裸子植物是原始的,而被子植物是进化的;两性花是原始的,单性花是进化的。本文讨论的问题是,与异花传粉相比较,自花传粉这类性状是原始的还是进化的?

如果自花传粉是原始性状,异花传粉属于进化特征,原始被子植物(被子植物基部类群)就应行自花传粉。所以,了解被子植物基部类群的传粉方式,可以回答异花传粉是否比自花传粉更加进化的问题。

2.1 被子植物基部类群(ANA grade)以虫媒为主

被子植物基部类群的概念来自 APG 系统。APG IV 系统是由被子植物系统发育研究组(Angiosperm Phylogeny Group, APG)建立的被子植物分类系统的第 4 版^[32],已被国际植物学界广泛接受,但是现有中文植物学教材^[6-26]均未引入该分类系统。APG IV 系统的突出特点之一是将被子植物分成双子叶植物和单子叶植物之前,设立了基部类群(basal angiosperm)。被子植物基部类群包括 3 个分支(目),即无油樟目(Amborellales)、睡莲目(Nymphaeales)和木兰藤目(Austrobaileyales),常取 3 个目的首个字母而合称为 ANA grade (被子植物基部类群)。广义的基部被子植物除 ANA 植物类群外,还有木兰类植物(magnoliids)、金粟兰科(Chloranthaceae)和金鱼藻科(Ceratophyllaceae)^[33]。

被子植物系统树最基部的无油樟目为单种目,已知的唯一物种无油樟(*Amborella trichopoda* Baill.)雌雄异株,不可能自花传粉,而是进行虫媒传粉和风媒传粉^[34]。9 000 万年前的睡莲科化石植物 *Microvictoria* 为甲虫传粉,睡莲科植物甲虫传粉的历史可追溯到 1 亿年前^[35]。木兰藤目行风媒或虫媒传粉。广义基部被子植物中几乎所有两性花都是雌蕊先熟,甲虫、蝇类和蓟马是主要的传粉者^[33, 35]。

虽然基部被子植物也有自花传粉现象的报道,但自花传粉是稀有事件^[36],而且均属次生,并无原始的自花传粉现象。睡莲目以虫媒传粉为祖征^[37]。睡莲科芡实(*Euryale ferox* Salisb. ex K. D. Koenig & Sims)的一些花朵在水下进行闭花传粉受精(一种极端的自花授粉)。芡实花大,花瓣多数,颜色鲜艳,适应虫媒的特征;而闭花传粉是次生性

状, 是人工栽培的产物^[38], 并非原始特征。睡莲目独蕊草科(排水草科; Hydatellaceae)的独蕊草(*Tri-thuria submersa* Hook. f.)主要行自花传粉, 以适应不利于异花传粉的特殊生境, 其自花传粉也是由虫媒传粉经风媒传粉进化来的次生性状^[37]。

各种研究均支持基部被子植物有风媒和虫媒传粉(传粉者有蝇类和蜂类, 特别是甲虫), 没有任何证据支持被子植物存在原始的自花传粉^[33-38]。

2.2 异花传粉多次独立地演化出自花传粉

达尔文在《植物界异花受精和自花受精的效果》一书的序言中提及, “少数植物似乎不可避免地要自花受精, 但是这些植物也保留有曾经适应于异花受精的痕迹”^[2]。这说明, 达尔文认为自花传粉是次生性状, 由异花传粉转变而来, 是进化特征。目前, 各种证据都证明自花授粉由异花传粉进化而来, 而且异花传粉转变成自花传粉并非一次完成, 而是多次演化的结果, 是被子植物交配系统最常发生的进化趋势之一^[31]。

约有五分之一的被子植物主要行自花传粉^[39]。在不同分类等级上, 异花传粉多次独立地进化为自花传粉。在茄科中, 异花传粉向自花传粉的转换独立地发生了60多次; 紫草科的琴颈草属(*Amsinckia* Lehm.)从异花传粉的异型花柱向自花传粉的同型花柱的转变发生了4次; 报春花属的鄂报春组(*Primula* sect. *Obconicolisteri* Balf. f.)以二型花柱(适应异交)为祖征, 而同型花柱(适应自交)则为衍征, 二型花柱向同型花柱发生了多次的独立演变; 十字花科的亚拉巴马水芹(*Leavenworthia alabamica* Rollins)在种内经历了两次由异花传粉向自花传粉的过渡^[40-41]。

3 自花传粉的优势

在名著《兰科植物的受精》^[42]中, 达尔文用“不夸张地说, 自然界断然告诉我们: 它厌恶永恒的自花受精”这样一句话来结尾。然后, 他在《植物界异花受精和自花受精的效果》一书中, 开创性地提出异交的自然选择优势理论, 指出花各部分结构的协同功能均服务于促进异交的过程。但是, 达尔文也肯定了自花传粉(自花受精)存在的价值。正如他在书中的陈述, “自然‘厌弃永恒的自花受精’。如果删掉永恒二字, 那么这句名言就是谬误。”^[2]可见, 达尔文并未否认自花传粉的生物学意义。

一些植物学教材明确指出, “自花传粉有害,

异花传粉有益, 这是自然界的规律”^[6-7], 这种说法值得商榷。首先, 虽然与异花传粉相比, 自花传粉在植物界是少见现象, 但是其也是被自然选择保留下来的适应现象, 其存在必然有其合理性。如果自花传粉总是有害, 为什么没被自然选择淘汰呢? 其次, 害和益是相对的, 每种传粉方式都有其优点, 也有其代价。在有些环境条件下, 或对于具有特殊生活史特征的植物, 自花传粉可能优于异花传粉。

关于自花传粉的优势有多种观点, 其中广为接受的有两种^[41]: 1) 生殖保障优势(reproductive assurance), 也称贝克定律(Baker's law); 2) 基因传递优势(gene transmission advantage), 也叫自拷贝模型(Fisher's model)。少数个体经长距离散布占据新的生境时, 自然选择将有利于自花授粉, 因为在新生的生境中其往往由于个体量低、缺乏传粉者而面临繁殖问题, 自花授粉便是拓殖新生境时保障繁殖成功的有效途径。在扩张迅速及广布的物种中, 自交比异交更普遍。姜科是一个泛热带分布的单子叶植物大科, 其95%以上的物种分布于热带和亚热带低海拔地区, 花大色艳, 普遍虫媒。但是, 姜科象牙参属(*Roscoea* Smith)却适应温带高原环境, 主要分布在喜马拉雅及横断山地区, 被认为是青藏高原隆起后从热带、亚热带广布的姜花属(*Hedychium* J. Koenig)植物中分化出来的。无柄象牙参(*R. schneideriana* (Loesener) Cowley)的花期和该地区雨季高峰期恰好重叠, 加之传粉者和无柄象牙参之间的互利共惠系统在该地区崩溃, 导致花粉限制, 这是其向自交进化的主要选择压力。无柄象牙参开花过程中, 其钩状柱头逐渐弯曲靠近花粉囊, 成功地实现自花传粉, 获得很高的结实率^[31]。

基因传递优势^[41]是自花传粉的另一优势: 如果自交个体也能为其他个体提供花粉, 则自交者享有更大的繁殖优势。近交衰退是自花传粉的主要缺点, 但是基因传递机会的增加能够抵消近交衰退导致的适合度折损, 并且在尚有赢余的情形下, 自交有可能受到选择。

虽然自花传粉在自然界并不罕见, 但自交是进化的末端(selfing as an evolutionary dead end, 即SEDE假说)。SEDE假说的依据有二: 1) 从异花传粉到自花传粉的进化是单向的, 自花传粉不能转换成异花传粉; 2) 自交种的灭绝速率大于其新的物种形成的速率, 即其多样化率是负值。自交不

能作为永恒的生殖策略, 自交谱系由于缺乏新物种形成的潜力而最终灭绝^[43]。当然, SEDE 假说有待进一步证明。

4 混合交配系统: 两边下注

自花传粉因近交衰退而难以在被子植物中占主导地位, 而异花传粉的代价较高, 受外界条件影响也大, 所以只进行异花传粉的专性异花传粉植物和只进行自花传粉的专性自花传粉植物, 在自然界都只是少数。权衡二者利弊, 折中的进化导致兼有自花传粉和异花传粉的混和交配系统的植物在植物界约占三分之一^[44]。许多植物优先采用异花传粉, 而以自花传粉作为备选, 称为滞后自交(delayed selfing)。如黄花大包姜(*Caulokaempferia coenobialis* (Hance) K. Larsen), 清晨花开, 花药开裂, 花粉伴随着油质浆状物从花药中溢出, 并沿着雌蕊花柱流向柱头, 到达柱头前有机会实现异花传粉; 若不能异花传粉, 花粉到达柱头, 行自花传粉, 保障生殖成功^[45]。另一些植物同时或先后进行两类传粉。例如: 两型豆(*Amphicarpea edgeworthii* Benth.)同时存在行异花传粉的开放花(地上开放花)和行闭花传粉的闭锁花(地上闭锁花和地下闭锁花), 而堇菜属(*Viola* L.)植物则把两类花安排在不同时间出现, 以异花传粉为主的开放花和严格自体受精的闭锁花分别出现在春季和初夏。

5 关于自花传粉教学的建议

在传粉生物学内容上, 大学植物学中文教材普遍存在某些概念不清的问题。教师要引导学生对进化和近交衰退等概念进行深入思考。

5.1 澄清进化概念

5.1.1 “进化”概念在汉语中加入了额外的内涵

1894 年中日甲午战争爆发, 中国战败, 国家危亡。为了敲响国家危亡的警钟, 唤醒国人, 变法图强, 严复翻译了赫胥黎的《进化论与伦理学》, 并结合中国实际加入自己的大量见解, 把进化一词译为天演, 以《天演论》为名出版。严复宣传的物竞天择、适者生存的竞争法则, 将生物进化论和社会进化论杂糅在一起^[46]。所以, 在中国, 进化一词从一开始就打上了意识形态的烙印, 成为暗含进步、先进等意义的褒义词。辛亥革命前后, 革命派把进化与革命联系起来, 使进化论成为革命的理论^[47], 退化一词便成为进化的反义词。但在生物学上, 退化也是一类进化。

也许是基于进化意味着进步、先进、优势、更适应等的观念, 各中文植物学教材^[16-26]便把异花传粉更为进化的结论建立在其各种优点上, 如“异花传粉增加了子代的变异性, 高度杂合子具有更强的生活力和适应性, 也使植物的进化成为可能”^[25]。

5.1.2 表达的选择: 进化还是演化? 进化性状还是次生性状?

达尔文进化论的代表作《物种起源》没有提及进化一词, 更谈不上给进化下定义。吴相钰等^[48]理解达尔文的进化概念为: 进化是“有修饰的传代(descendant with modification)”; 并认为进化的发生是: “在生殖过程中, 遗传物质往往会发生重组和突变, 使亲代和子代以及子代不同个体之间出现变异。突变、漂变、基因流、非随机交配和选择使生物种群发生进化(evolution, 也称为演化)。”顾红雅^[49]理解达尔文间接表达的演化的意思为: 生物演化就是“生物在形态、生理和行为上发生的世代之间十分缓慢的、可遗传的变化”; 并认为进化没有方向性, 所以其倾向于用演化一词代替进化的说法。因此, 植物性状的变化, 包括新性状的产生以及性状的分化、特化、简化、退化等, 都是进化。进化性状还有一个特征, 就是在时间上是后来的, 所以一些教材主张把进化性状叫次生性状, 而把原始性状叫初生性状^[20]。根据以上分析, 究竟是自花传粉次生还是异花传粉次生, 不应根据其适应性强弱来下结论, 而应依据性状出现的时间先后, 演化方向。

关于植物的演化, 有几点值得注意: 1) 植物由低级到高级、由简单到复杂和由水生到陆生, 不应是植物进化的定义, 而是植物进化的大趋势。进化内容极其丰富, 如进化还包括配子体不断退化; 被子植物由陆生到水生; 寄生植物和腐生植物营养器官显著退化、特化等。另外, 进化还可分为种下的小进化和种上的大进化; 2) 现存的植物有低等和高等、原始和进化之分, 但是低等植物、原始植物并非意味着它们落后、适应能力差, 它们都位于进化树各分支的顶端, 在自然界占据着特定的生态位, 都是自然选择保留下来的成功者。睡莲目原始, 是因为它们在被子植物起源后不久就率先形成, 从进化树的基部早早分出。它们适应当今水生环境, 并仍在进化中; 3) 在传粉效率和专一性上, 风媒远不及虫媒, 但是风媒传粉是由虫媒传粉进化来的, 所以一般认为, 风媒

传粉比虫媒传粉更为进化。

5.2 要重视教学中易忽略的难点: 近交衰退在自交植物中弱, 在异交植物中强

自花传粉导致近交衰退, 这种说法被普遍接受。但是有一种现象似乎与此矛盾, 自花传粉植物通常仅有较低的近交衰退, 反倒是异花传粉植物表现出强烈的近交衰退^[50]。自花传粉植物通过自交, 导致近交衰退的有害隐性基因被长期暴露而淘汰, 近交衰退被清除, 即近交衰退只在自花传粉进化的初期表现明显; 而异花传粉植物保持更高的遗传多样性, 包括含有一些有害的隐性基因, 一旦其进行自花传粉, 近交衰退则表现显著。所以, 讨论近交衰退与传粉的关系时, 要理解, 对于不同传粉类型的植物, 近交衰退的意义是不一样的。近交衰退是防止植物向自花传粉演化的阻力, 但是, 一旦克服了这个阻力, 近交衰退减弱, 异花传粉植物就演化成为自花传粉植物。因此, 自花传粉植物可在某种程度上摆脱近交衰退。近交衰退并不总是伴随着自交, 其影响是可变的, 要把近交衰退在自花传粉演化初期与当前的表现加以区别。另一方面, 如果保持近交衰退, 自花传粉的阻力就是维持异花传粉的力量, 甚至是其进一步向更加适应异花传粉演化的动力, 所以异交始终受近交衰退的影响。此外, 有教材指出, “栽培植物的连续自花传粉失去栽培价值”^[6-7, 10-11, 14-16, 19, 22-23]。严格说, 作物连续多代近交对农业生产的影响, 应与近交衰退有所区别。近交衰退的指标是后代生活力差和种群的适应度低, 这与作物栽培价值下降是不完全一样的, 应予以区分。

5.3 辩论式教学: 关于自花传粉的学术争论

对于自花传粉更为进化的论题, 如果学生中既有支持的, 也有反对的, 那么老师可在课堂上让双方开展辩论, 各抒己见。老师保持中立, 作为裁判去维持辩论的公平、公正, 引导学生学习运用学术语言进行逻辑性强的论述, 培养学生追求真理而非一味求胜的科学精神, 培养学生实事求是、不强词夺理、尊重辩友、谈吐文明优雅的学者气质。

如果学生一边倒地反对自花传粉更为进化的论点, 那么老师就作为立论方, 与学生开展辩论。老师要平等温和, 对学生绝不嘲笑, 而要敢于自我揭短, 比如有时可以说, “我也曾不明白”, 拉近与学生的距离。

如果课堂时间有限, 无法进行课堂辩论, 也可在《植物学》课程的QQ群或微信群进行课外辩

论。这时, 可要求学生查阅资料, 做足功课, 人人发言, 个个表态。学生在课堂或网络讨论中的表现应作为平时成绩的一部分加以记载。

参考文献(References):

- [1] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学的研究进展[J]. 科学通报(HUANG Shuang-quan, GUO You-hao. Research progress of pollination biology[J]. Chinese Science Bulletin), 2000, 45(3): 225-237.
- [2] DARWIN C. The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom[M]. 2nd ed. London: John Murray, 1878: 6, 8.
- [3] 张玲, 李庆军. 花柱卷曲性异交机制及其进化生态学意义[J]. 植物生态学报(ZHANG Ling, LI Qing-jun. Flexistylis and its evolutionary ecological significance[J]. Acta Phytocologica Sinica), 2002, 26(4): 385-390.
- [4] 百度百科. 异花传粉[DB/OL]. [2020-07-05]. <https://baike.baidu.com/item/%E5%BC%82%E8%8A%B1%E4%BC%A0%E7%B2%89/9180611?fr=aladdin>.
- [5] 生物教学网. 疑点难点: 自花传粉、异花传粉的比较[EB/OL]. [2020-07-05]. <http://www.zengsir.cn/yinan/744.html>.
- [6] 傅承新, 丁炳扬. 植物学[M]. 杭州: 浙江大学出版社(FU Cheng-xin, DING Bing-yang. Botany[M]. Hangzhou: Zhejiang University Press), 2002: 144.
- [7] 吴万春. 植物学[M]. 2版. 广州: 华南理工大学出版社(WU Wan-chun. Botany[M]. 2nd ed. Guangzhou: South China University of Technology Press), 2004: 144-145.
- [8] 刘胜祥, 黎维平. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(LIU Sheng-xiang, LI Wei-ping. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2007: 127-128.
- [9] 刘穆. 种子植物形态解剖学导论[M]. 4版. 北京: 科学出版社(LIU Mu. Introduction to Morphology and Anatomy of Seed Plants[M]. 4th ed. Beijing: Science Press), 2008: 323.
- [10] 许鸿川. 植物学: 南方本[M]. 2版. 北京: 中国林业出版社(XU Hong-chuan. Botany: Southern Edition[M]. 2nd ed. Beijing: China Forestry Publishing House), 2008: 213-214.
- [11] 陆时万, 徐祥生, 沈敏健. 植物学: 上册[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社(LU Shi-wan, XU Xiang-sheng, SHEN Min-jian. Botany (Vol. 1)[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 1991: 224-225.
- [12] 李春奇, 罗丽娟. 植物学[M]. 北京: 化学工业出版社(LI Chun-qi, LUO Li-juan. Botany[M]. Beijing: Chemical Industry Press), 2012: 172-173.
- [13] 胡金良. 植物学[M]. 北京: 中国农业大学出版社(HU Jin-liang. Botany[M]. Beijing: China Agricultural University Press), 2012: 141.
- [14] 王全喜, 张小平. 植物学[M]. 2版. 北京: 科学出版社(WANG Quan-xi, ZHANG Xiao-ping. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2012: 211.
- [15] 李杨汉. 植物学[M]. 3版. 上海: 上海科学技术出版社(LI Yang-han. Botany[M]. 3rd ed. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press), 2015: 205.
- [16] 王建树. 植物学[M]. 2版. 北京: 中国农业科学技术出版社(WANG Jian-shu. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press), 2013: 156-157.

- [17] 赵建成, 李敏, 梁建萍. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(ZHAO Jian-cheng, LI Min, LIANG Jian-ping. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2018: 98–99.
- [18] 梁建萍. 植物学[M]. 北京: 中国农业出版社(LIANG Jian-ping. Botany[M]. Beijing: China Agriculture Press), 2014: 134–135.
- [19] 张宪省. 植物学[M]. 2 版. 北京: 中国农业出版社(ZHANG Xian-sheng. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press), 2014: 135.
- [20] 马伟梁. 植物学[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社(MA Wei-liang. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2015: 93–95.
- [21] 王文和, 关雪莲. 植物学[M]. 北京: 中国林业出版社(WANG Wen-he, GUAN Xue-lian. Botany[M]. Beijing: China Forestry Press), 2015: 163–164.
- [22] 贺学礼. 植物学[M]. 2 版. 北京: 科学出版社(HE Xue-li. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press), 2016: 144.
- [23] 强胜. 植物学[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社(QIANG Sheng. Botany[M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press), 2017: 189–190.
- [24] 杨世杰, 汪矛, 张志翔. 植物生物学[M]. 3 版. 北京: 高等教育出版社(YANG Shi-jie, WANG Mao, ZHANG Zhi-xiang. Plant Biology[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press), 2017: 153.
- [25] 林宏辉. 植物生物学[M]. 北京: 高等教育出版社(LIN Hong-hui. Plant Biology[M]. Beijing: Higher Education Press), 2018: 109–110.
- [26] 杨晓红. 植物学[M]. 北京: 科学出版社(YANG Xiao-hong. Botany[M]. Beijing: Science Press), 2019: 122.
- [27] LACK A J, EVANS D E. Instant Notes: Plant Biology[M]. Oxford: BIOS Scientific Publishers Ltd., 2005: 183–186.
- [28] BERG L R. Introductory Botany: Plants, People, and the Environment[M]. 2nd ed. Belmont: Thomson Learning Academic Resource Center, 2008: 180–184, 196.
- [29] BIDLACK L E, JANSKY S H. Stern's Introductory Plant Biology[M]. 12th ed. New York: McGraw-Hill Companies, 2011: 435, 442–451.
- [30] EVERT R F, EICHHORN S E. Raven Biology of Plants[M]. 8th ed. New York: W. H. Freeman and Company, 2013: 160–214.
- [31] ZHANG Z Q, LI Q J. Autonomous selfing provides reproductive assurance in an alpine ginger *Roscoea schneideriana* (Zingiberaceae)[J]. Annals of Botany, 2008, 102(4): 531–538.
- [32] The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2016, 181(1): 1–20.
- [33] ENDRESS P K. The evolution of floral biology in basal angiosperms[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 2010, 365(1539): 411–421.
- [34] THIEN L B, SAGE T L, JAFFRE T *et al.* The population structure and floral biology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae)[J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 2003, 90(3): 466–490.
- [35] THIEN L B, BERNHARDT P, DEVAL M S, *et al.* Pollination biology of basal angiosperms (ANITA grade)[J]. American Journal of Botany, 2009, 96(1): 166–182.
- [36] WILLIAMS J H, KENNARD K S. Microsatellite loci for the basal angiosperm *Austrobaileya scandens* (Austrobaileyaceae)[J]. Molecular Ecology Notes, 2006, 6(1): 201–203.
- [37] TAYLOR M L, MACFARLANE T D, WILLIAMS J H. Reproductive ecology of the basal angiosperm *Trithuria submersa* (Hydatellaceae)[J]. Annals of Botany, 2010, 106(6): 909–920.
- [38] JANA B R. Flower characteristics and pollination behavior of *Euryale ferox* (Salisb.)[J]. American Journal of Plant Sciences, 2018, 9(4): 722–731.
- [39] BARRETT S C H. The evolution of plant sexual diversity[J]. Nature Reviews Genetics, 2002, 3(4): 274–284.
- [40] VEKEMANS X, POUX C, GOUBET P M, *et al.* The evolution of selfing from outcrossing ancestors in Brassicaceae: what have we learned from variation at the S-locus?[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2014, 27(7): 1372–1385.
- [41] ZHONG L, BARRETT S C H, WANG X J, *et al.* Phylogenomic analysis reveals multiple evolutionary origins of selfing from outcrossing in a lineage of heterostylous plants[J]. New Phytologist, 2019, 224(3): 1290–1303.
- [42] DARWIN C. The Various Contrivances by Which Orchids Are Fertilised by Insects[M]. 2nd ed. London: John Murray, 1882: 293.
- [43] IGIC B, BUSCH J W. Is self-fertilization an evolutionary dead end?[J]. New Phytologist, 2013, 198(2): 386–397.
- [44] KALISZ S, VOGLER D W, HANLEY K M. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating[J]. Nature, 2004, 430(7002): 884–887.
- [45] WANG Y Q, ZHANG D X, RENNER S S, *et al.* Botany: a new self-pollination mechanism[J]. Nature, 2004, 431(7004): 39–40.
- [46] 庞博. 严复的进化论思想与近代学科的建构[J]. 河北经贸大学学报(综合版) (PANG Bo. Yan Fu's theory of evolution and the construction of the modern subject[J]. Journal of Hebei University of Economics and Business (Comprehensive Edition)), 2016, 16(1): 120–125.
- [47] 刘建中. 进化论与辛亥革命[J]. 内蒙古农业大学学报(社会科学版) (LIU Jian-zhong. Evolution and Xinhai revolution[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Social Science Edition)), 2006, 8(2): 269–270, 273.
- [48] 吴相钰, 陈守良, 葛明德. 陈阅增普通生物学[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社(WU Xiang-yu, CHEN Shou-liang, GE Ming-de. Chen Yuezeng General Biology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press), 2014: 2.
- [49] 顾红雅. 有关 evolution 的中文翻译[J]. 植物学报(GU Hong-ya. How to translate the term evolution to Chinese[J]. Chinese Bulletin of Botany), 2015, 50(2): 148.
- [50] CHARLESWORTH D, WILLIS J H. The genetics of inbreeding depression[J]. Nature Reviews Genetics, 2009, 10(11): 783–796.