2.3 植物交配系统的演化

关于植物交配系统的演化，现有的理论研究主要基于两种进化力量：有利于异交的近交衰退（Darwin，1876），和有利于自交的自动优势（Fisher，1941；Jain，1976）。在这两种进化力量的基础上，植物学家提出了许多模型，以解释自交与近交衰退的共同进化（Lande& Schemske，1985；Lloyd，1992；Uyenoyama，1993）。在这里我们介绍了一个简单的模型（Lloyd，1992；Busch& Delph，2012），并尝试应用该模型解释自然界中植物交配系统的选择。

2.3.1 自交进化的模型

假设在一个植物种群中存在S和X两种基因型，S植株倾向于自交，X植株倾向于异交。S植株的自交胚珠数为，异交胚珠数为，成功异交的散布花粉数为；X植株的自交胚珠数为，异交胚珠数为，成功异交的散布花粉数为。用表示近交衰退系数，则自交和异交植株的适合度分别为和。当时，倾向于自交的S基因型将被选择，此时

该不等式可化为

上式中，为种子折损率（seed discounting rate），记作，表示植株每增加一个自交胚珠所损失的异交胚珠数，其大小可以在一定程度上反映自交是否提供了繁殖保障；为花粉折损率（pollen discounting rate），记作，表示植株每增加一个自交胚珠所损失的成功异交花粉数。则有

由于植物产生的花粉数往往远远多于胚珠数，花粉折损通常可以忽略（Lloyd，1992）。

2.3.2 交配系统的选择

应用上述模型，我们可以计算特定情境下植物选择自交的条件。

在传粉者活跃、花粉量足够大的情况下，自交不能提供繁殖保障，此时种子折损是完全的，即。代入式可得，当时自交将被选择，否则植物将选择异交，此时植物仅需在自动优势和近交衰退之间进行权衡。

当种子折损和花粉折损均不存在或者可以忽略（，）时，由式可知自交进化的条件是，即无论近交衰退的程度有多大，植物都将进行自交。这种情况主要出现在传粉者有限或潜在配偶稀缺的条件下，如长距离迁徙后建立的植物种群中（Baker，1955），此时自交为植物提供了繁殖保障。这也解释了为何一年生的生活型常常与自交联系在一起（Stebbins，1965）：对一年生植物而言，某一年的传粉者短缺造成的种子损失无法在传粉者充足的年份被弥补，因此自交将不会造成潜在的种子折损（Lloyd，1992）。

在上述模型的预测中，植物将选择完全的自交或异交；但该模型并未包含任何频率依赖因子，自然界中的实际情况会更加复杂。Lande和Schemske（1985）提出的模型则考虑了近交衰退随种群自交率的变化。他们的模型显示，交配系统的进化稳定状态应该是高度自交或者高度异交；同时他们指出，高度自交的物种更容易从以异交为主的物种进化而来，每一百年或更短时间发生一次的传粉者短缺或种群数量锐减就足以将近交衰退程度降到一定水平，从而使选择有利于自交。

根据Lande和Schemske的模型（1985），可以推测在自交率主要受遗传控制的物种中，自交率应当呈现双峰分布，这在他们收集的来自55个植物物种的数据中得到了证明（Schemske& Lande，1985），Vogler和Kalisz（2001）的工作为此提供了进一步的证据。有趣的是，尽管风媒传粉和动物传粉植物的自交率都大体呈双峰型分布，但有相当比例的动物传粉物种自交率在20%到80%之间，即呈现混合交配模式（Vogler& Kalisz，2001）。Porcher E和Lande R（2005）提出，花粉折损可能是维持高自交率的混合交配系统的重要因素，而低至中自交率的混合交配系统可能与传粉者行为导致的同株异花授粉有关。传粉者偏好单株开花数更多的植株，从而增加其花粉向异株的散布概率，但同时也会导致更高的同株异花传粉率（Harder& Barrett，1995）。在动物传粉的植物中，传粉者吸引力和同株异花授粉导致的近交衰退之间的权衡或许导致了稳定混合交配系统的出现（Devaux et al.，2014）。

参考文献：

Darwin CR. 1876. The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom. John Murray, London, UK.

Fisher RA. 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. Annals of Eugenics 11: 53–63.

Jain SK. 1976. The evolution of inbreeding in plants. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 7: 469–495.

Lande R, Schemske DW. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. Evolution 39: 24–40.

Lloyd DG. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. International Journal of Plant Sciences 153: 370–380.

Uyenoyama MK, Holsinger KE, Waller DM. 1993. Ecological and genetic factors determining the evolution of self-fertilization. Oxford Surveys in Evolutionary Biology 9: 327–381.

Busch JW, Delph LF. The relative importance of reproductive assurance and automatic selection as hypotheses for the evolution of self-fertilization. Ann Bot. 2012 Feb;109(3):553-62.

Baker HG. 1955. Self-compatibility and establishment after ‘long-distance’ dispersal. Evolution 9: 347–348.

Stebbins, G. L. 1965. Colonizing species of the native Californian flora. Pages 173-195 in H. G. Baker and G. L. Stebbins, eds. The genetics of colonizing species. Academic Press, New York.

Barrett, S. C. H., and C. G. Eckert. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. Pages 229-254 in S. Kawano, ed. Biological approaches and evolutionary trends in plants. Academic Press, London.

Schemske DW, Lande R. THE EVOLUTION OF SELF-FERTILIZATION AND INBREEDING DEPRESSION IN PLANTS. II. EMPIRICAL OBSERVATIONS. Evolution. 1985 Jan;39(1):41-52.

Vogler, D. W. & Kalisz, S. Sex among the flowers: thedistribution of plant mating systems. Evolution 55, 202–204(2001).

Porcher E, Lande R. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression under pollen discounting and pollen limitation. J Evol Biol. 2005 May;18(3):497-508.

Harder, L. D., and S. C. H.Barrett. 1995. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. Nature 373:512–515.

Devaux C, Lande R, Porcher E. Pollination ecology and inbreeding depression control individual flowering phenologies and mixed mating. Evolution. 2014 Nov;68(11):3051-65.