

安徽羽叶报春核心和边缘居群的形态变异比较研究

章伟¹, 李永权¹, 汪惠峰¹, 李真¹, 邵剑文^{1,2*}

(1. 安徽师范大学生命科学学院, 安徽 芜湖 241000; 2. 安徽省重要生物资源保护与利用研究重点实验室, 安徽 芜湖 241000)

摘要: 为了解濒危二型花柱植物安徽羽叶报春(*Primula merrilliana*)居群的形态变异, 对其4个核心居群和3个边缘居群的14个形态性状进行了比较研究。结果表明, 核心居群形态性状的变异系数为0.09~0.50, 边缘居群为0.05~0.56, 变异幅度两者间差异不明显; 核心居群有8个性状的均值显著高于边缘居群($P < 0.05$), 仅有3个性状(花冠直径、花瓣宽和叶宽)为边缘居群高于核心居群。核心居群两型花间的互惠指数较高也较稳定(0.83~0.90), 花型间互惠程度较高, 而边缘居群的互惠指数差异较大(0.60~0.93), 不同居群的互惠程度变化较大。因此, 两型花柱植物安徽羽叶报春的形态性状变异基本支持“中心丰富模型”假说, 并对其保护策略进行了探讨。

关键词: 形态变异; 核心居群; 边缘居群; 互惠指数; 安徽羽叶报春

doi: 10.11926/jtsb.3826

Comparative Studies on Morphological Variation of Core and Peripheral Populations of *Primula merrilliana*

ZHANG Wei¹, LI Yong-quan¹, WANG Hui-feng¹, LI Zhen¹, SHAO Jian-wen^{1,2*}

(1. College of Life Science, Anhui Normal University, Wuhu 241000, Anhui, China; 2. Key Laboratory of Conservation and Employment of Biological Resources of Anhui, Wuhu 241000, Anhui, China)

Abstract: In order to understand the morphological variation of endangered distylous species *Primula merrilliana* populations, 14 morphological characters of 4 core and 3 peripheral populations were studied. The results showed that coefficient of variation (CV) of morphological characters ranged from 0.09 to 0.50 in core populations and from 0.05 to 0.56 in peripheral populations, showing no significant difference. In 14 morphological characters, the average of 8 traits in core populations was significantly higher than that of peripheral populations ($P < 0.05$), while only that of 3 traits, such as corolla diameter, corolla lobe width and leaf width, in peripheral populations was higher than that in core populations. The reciprocity index of distylous flowers in core populations were relatively high and stable (0.83–0.90), meaning that the two types flower in core populations reciprocally matched well, while the reciprocity index varied greatly in peripheral populations (0.60–0.93). Therefore, the morphological variation of core and peripheral populations of distylous species *P. merrilliana* basically supported the “rich center model” hypothesis, the *P. merrilliana* protection strategy was also discussed.

Key words: Morphological variation; Core population; Peripheral population; Reciprocity index; *Primula merrilliana*

由于环境变化和人为因素对大自然的影响导致物种的生境片断化严重, 生境片断化会引起生境

小气候、边缘效应等生物与非生物条件的变化, 从而影响种间基因交流、居群存活力、物种间相互作用

收稿日期: 2017-09-21

接受日期: 2018-01-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(31570336); 生物环境与生态安全安徽省高校重点实验室项目资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31570336), and the Project of the Key Laboratory of Biotic Environment and Ecological Safety in Anhui Province.

作者简介: 章伟(1991~), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物系统与进化。E-mail: 18895368809@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: shaojw@ahnu.edu.cn

用及其一系列的生态过程,是导致生物多样性下降与物种濒危、灭绝的主要原因之一^[1-2]。相对于动物的灵活移动能力,植物因其固着性而更容易遭受生境片段化的影响^[3],而形成核心和边缘居群(前者指位于物种分布区的中心区域,后者位于物种分布区的边缘区域)^[4]。通常认为核心居群一般占据物种分布适宜的生境,个体生长和繁殖状况较好^[5];而边缘居群占据的生境质量通常较差及传粉缺乏等,因而会经历更多的居群大小的波动和瓶颈效应^[6],因而居群规模一般会较小,个体生长和繁殖状况也较差,物种的多度和密度等较之于核心居群都在减少^[7],这也就是所谓的“中心丰富模型”(abundant center model)假说,它对关于物种分布范围上的生态和进化问题的有关论点产生了深远影响^[8]。但“中心丰富模型”假说还存在较大的争议^[9-12],仍需要进一步研究与验证。

二型花柱(distyly)是指同一个居群内存在长柱花(long-styled flower)和短柱花(short-styled flower)两种花型,是最常见的一种雌雄蕊异位,现至少有 23 科植物存在二型花柱现象,其维持机制和自然选择压力一直是生态学和进化学研究领域的热点之一^[13]。交互式雌雄异位(即长柱花的雌蕊和短柱花的雄蕊位于同一高位水平,而长柱花的雄蕊则和短柱花的雌蕊位于同一低位水平)是二型花柱植物花部性状的重要特征^[14],它能有效地促进异交、防止自交和性器官之间的干扰^[15-16]。二型花柱植物花朵的雌雄蕊是分离的,授粉过程需要传粉昆虫的参与,再加上花朵形态特征,尤其是性器官之间相互位置微小的改变都可能对其适应进化产生深远的影响,因此对生境的片断化及边缘效应更为敏感^[17]。但有关二型花柱植物的核心、边缘居群形态变异式样至今未见研究报道。

安徽羽叶报春(*Primula merrilliana*)隶属于报春

花科(Primulaceae)报春花属,是一种典型的二型花柱植物^[18],花色艳丽、花期长、具较高的园艺开发价值^[19]。安徽羽叶报春是我国特有的珍稀濒危(VU 级)物种,现仅分布于安徽省南部山区^[20],近年来由于环境变化和人类活动的影响,其野生居群的数量和个体数量日趋减少,生境片段化严重,形成了明显的核心和边缘居群^[21]。因此,本文拟通过对安徽羽叶报春边缘和核心居群形态变异进行研究,重点研究花部特征的变异,尤其是其雌雄蕊异位的互惠程度^[22],为“中心丰富模型”假说提供二型花柱植物的实证性研究资料,同时为该濒危植物的保护提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料

2016 年 3-4 月份,在安徽羽叶报春盛花期前往其分布区进行调查采样,共采集了 7 个居群,其中 4 个核心居群和 3 个边缘居群(图 1,表 1)。每个居群随机挑选 24 株健康植株(长柱花和短柱花各 12 株),YT 居群由于规模较小,仅取了 14 株,采样时每株间隔 3 m 以上。

1.2 形态特征的测量

新鲜植株测量(或计数)叶片数、花葶数、花朵数。取最长叶统计小羽片数,并用游标卡尺测量叶长和叶宽;随机挑选最长花葶上盛开的花朵 1 枚,小心纵向解剖花筒后拍照(附标准比例尺),在 Photoshop 软件中测量花冠直径、花瓣宽、花柱高、花药高、花筒高(图 2)。

1.3 数据统计分析

采用 Excel 计算形态性状的均值和变异系数,利用 SPSS 19.0 软件进行单因素方差分析,比较边缘与

表 1 安徽羽叶报春采样居群信息

Table 1 Information of *Primula merrilliana* sampled populations

居群 Population	类型 Type	经度 (E) Longitude	纬度 (N) Latitude	海拔 (m) Altitude	长柱花 L-styled flower	短柱花 S-styled flower
郭村 04 Guocun 04 (GC04)	核心居群 Core population	117°56'11.10"	30°07'05.49"	240	12	12
郭村 07 Guocun 07 (GC07)	核心居群 Core population	117°54'17.44"	30°06'32.54"	250	12	12
皇帝源 Huangdiyuan (HDY)	核心居群 Core population	118°15'02.55"	30°11'29.45"	400	12	12
汤家 Tangjia (TJ)	核心居群 Core population	117°59'38.63"	30°08'24.21"	290	12	12
黄进舍 Huangjinshe (HJS)	边缘居群 Peripheral population	118°21'42.25"	30°03'20.02"	310	12	12
齐云山 Qiyunshan (QYS)	边缘居群 Peripheral population	118°02'18.63"	29°48'55.49"	170	12	12
渔亭 Yuting (YT)	边缘居群 Peripheral population	117°58'41.50"	29°49'36.67"	160	7	7

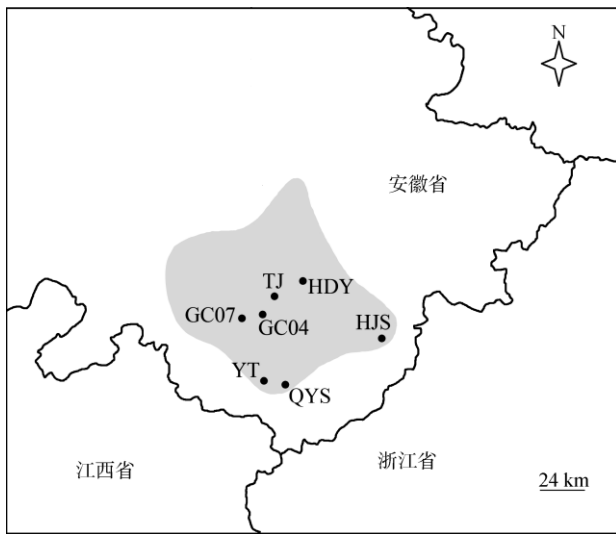


图 1 安徽羽叶报春 7 个采样居群的地理分布图。阴影为物种的分布区; 居群 TJ、HDY、GC07、GC04、HJS、YT、QYS 见表 1。

Fig. 1 Distribution of 7 sampled populations of *Primula merrilliana*. The shadow shows the distribution area of this species; populations TJ, HDY, GC07, GC04, HJS, YT and QYS see Table 1.

核心居群间形态性状的差异, 采用 Sánchez 的方法评估居群内雌雄蕊间的互惠指数^[23], 计算公式如下:

$$r_a = \frac{\sum_i^n \sum_j^m \left(\frac{|E_i - S_j|}{\bar{X}} \right)}{nm} \quad (1)$$

$$r = \sqrt{\left[\frac{\sum_i^n \sum_j^m \left(\frac{|E_i - S_j|}{\bar{X}} \right)^2}{nm} \right] + \left[\frac{\sum_l^p \sum_k^q \left(\frac{|e_l - s_k|}{\bar{X}} \right)^2}{pq} \right]} \quad (2)$$

$$r_a = \sqrt{\left[(r_L)^2 + (r_S)^2 \right]} \quad (3)$$

$$sdr_a = \sqrt{\left[\frac{\sum_i^n \sum_j^m \left[\left(\frac{|E_i - S_j|}{\bar{X}} \right) - r_a \right]^2}{nm} \right]} \quad (4)$$



图 2 安徽羽叶报春花部性状测量示意图。AH: 花药高度; SH: 花柱高度; TL: 花筒长; CD: 花冠直径; CLW: 花瓣宽。

Fig. 2 Schematic diagram of floral traits of *Primula merrilliana*. AH: Anther height; SH: Stigma height; TL: Cylinder length; CD: Corolla diameter; CLW: Petal width.

$$sdr=(sdr_L+sdr_S)/2 \tag{5}$$

$$R=1-(r \times sdr \times 10) \tag{6}$$

部分公式用 Microsoft Visual c++ 6.0 软件编程计算, 式中 E 为短柱花雄蕊高度, S 为长柱花雌蕊高度, e 为长柱花雄蕊高度, s 为短柱花雌蕊高度, n 为居群内短柱花雄蕊数、 m 为居群内长柱花雌蕊数, p 为居群内长柱花雄蕊数, q 为居群内短柱花雌蕊数, \bar{X} 表示居群内雌雄蕊高度均值, r_a 为居群内雌雄蕊在某一位置的相对互惠均值, r_L 为居群内雌雄蕊在高位水平相对互惠均值, r_S 为居群内雌雄蕊在低位水平相对互惠均值, r 为居群的总体互惠, sdr_a 为雌雄蕊在某一位置高度差的标准偏差, sdr_L 为雌雄蕊在高位水平高度差的标准偏差, sdr_S 为雌雄蕊在低位水平高度差的标准偏差, sdr 为居群雌雄蕊在不同位置水平上高度差的标准偏差的均值, R 为

居群总体互惠指数^[22-23]。

2 结果和分析

安徽羽叶报春 7 个自然居群的 14 个形态性状均存在显著差异, 仅边缘居群的花瓣宽均大于核心居群, 其他性状则无此规律。叶形态性状中羽片数、叶数以 TJ 居群最高, 叶长、叶宽以 QYS 居群最高。雌雄蕊性状中, 长柱花雌蕊高、雄蕊高、花筒长和短柱花雌蕊高均以 GC07 居群最高, 而短柱花雄蕊高和花筒长以 TJ 居群最高; 花朵性状中, 花冠直径、花瓣宽以 QYS 居群最高, 花萼数、花朵数以 TJ 居群最高。14 个形态性状的最大均值有 10 个来自核心居群, 4 个来自边缘居群(表 2)。

表 2 安徽羽叶报春不同居群的形态特征

Table 2 Morphological characteristics of *Primula merrilliana* in different populations

性状 Character	核心居群 Core population				边缘居群 Peripheral population			F		
	GC04	GC07	HDY	TJ	HJS	QYS	YT			
叶 Leaf	数量 Number	32.42±1.79	24.88±10.51	24.79±8.56	35.46±11.99	18.29±5.17	27.29±7.95	17.36±6.92	10.68**	
	长度 Length (mm)	53.23±10.32	52.88±10.25	53.90±12.92	59.49±14.99	54.79±12.84	73.29±14.61	35.50±13.57	14.02**	
	宽度 Width (mm)	8.41±1.71	8.01±2.49	13.00±2.11	9.26±1.61	12.39±2.93	13.68±2.84	8.16±1.70	26.88**	
	小羽片数 Leaflet number	19.17±3.63	18.75±2.91	15.58±2.86	19.83±2.35	15.96±2.56	19.17±3.58	14.57±1.95	10.68**	
花 Flower	花萼数 Stalk number	7.50±3.08	5.58±3.65	7.46±3.31	7.75±2.45	4.92±2.26	7.08±3.06	3.64±2.21	5.49**	
	花数 Flower number	31.58±3.98	21.54±15.81	34.96±16.32	37.29±12.55	23.50±12.93	33.67±11.51	13.50±10.03	7.68**	
	花瓣宽 (mm) Petal width	4.58±0.55	4.61±0.67	4.41±0.42	4.56±0.67	5.08±0.57	5.19±0.61	4.72±0.50	6.02**	
	花冠直径 (mm) Corolla diameter	15.74±2.47	16.34±2.57	15.88±1.38	17.12±1.97	17.75±2.25	18.20±1.62	16.09±1.43	5.23**	
雌雄蕊 Stigma and anther	长柱花 Long- styled flower	花筒长 (mm) Cylinder length	6.44±0.50	6.47±0.43	5.16±0.35	6.33±0.40	6.03±0.29	6.14±0.43	5.59±0.43	6.52**
		花柱高 (mm) Stigma height	6.89±0.30	6.98±0.60	5.76±0.38	6.82±0.42	6.07±0.56	6.65±0.38	5.58±0.53	110.74**
		花药高 (mm) Anther height	4.19±0.36	4.23±0.26	3.68±0.27	4.12±0.28	4.10±0.32	4.00±0.22	3.88±0.29	98.35**
		短柱花 Short- styled flower	花筒长 (mm) Cylinder length	7.64±0.65	7.57±0.76	6.65±0.40	7.66±0.67	7.28±0.30	7.15±0.31	6.84±0.60
	花柱高 (mm) Stigma height	3.70±0.26	3.96±0.29	3.15±0.26	3.93±0.32	3.52±0.28	3.64±0.24	2.87±0.55	91.35**	
	花药高 (mm) Anther height	7.51±0.49	7.37±0.82	6.55±0.47	7.62±0.55	6.94±0.28	7.17±0.26	6.76±0.31	99.12**	

** : $P < 0.01$ 。下表同。

** : $P < 0.01$. The same is following Tables.

核心居群的 14 个形态性状的变异系数为 0.09~0.50, 其中花朵数的变异系数(0.50)最大, 其次为花萼数(0.46)和叶数(0.40), 长柱花雄蕊高的变异系数(0.09)最小。边缘居群 14 个形态性状的变异系数为 0.05~0.56, 其中花朵数的变异系数(0.56)最大, 其次为花萼数(0.53)和叶数(0.38), 短柱花雄蕊

高的变异系数(0.05)最小。边缘居群和核心居群形态性状的变异幅度差异不显著(表 3)。14 个性状中叶片长、长柱花花筒长和花药高在两种居群间差异不显著, 而边缘居群的花冠直径、花瓣宽和叶宽均值显著高于核心居群, 其他 8 个性状(叶片数、羽片数、花萼数、花朵数、长柱花花柱及花药高、短柱花筒

表3 安徽羽叶报春核心居群和边缘居群的形态特征

Table 3 Comparison of morphological characteristics between core and peripheral populations

性状 Character		核心居群	边缘居群	P	
		Core population	Peripheral population		
叶 Leaf	数量 Number	29.29(0.40)	20.98(0.38)	0.000	
	长度 Length (mm)	54.88(0.23)	54.53(0.35)	0.290	
	宽度 Width (mm)	9.67(0.29)	11.41(0.28)	0.000	
花 Flower	小羽片数 Leaflet number	18.33(0.18)	16.57(0.20)	0.010	
	花葶数 Stalk number	7.07(0.46)	5.21(0.53)	0.002	
	花数 Flower number	31.34(0.50)	23.56(0.56)	0.002	
	花瓣宽 Petal width (mm)	4.54(0.13)	5.00(0.12)	0.000	
雌雄蕊 Stigma and anther	花冠直径 Corolla diameter (mm)	16.27(0.13)	17.35(0.11)	0.000	
	长柱花 Long-styled flower	花筒长 Cylinder length (mm)	6.10(0.11)	5.97(0.07)	0.361
		花柱高 Stigma height (mm)	6.61(0.10)	6.28(0.10)	0.005
		花药高 Anther height (mm)	4.04(0.09)	3.99(0.07)	0.569
	短柱花 Short-styled flower	花筒长 Cylinder length (mm)	7.38(0.10)	7.12(0.06)	0.091
		花柱高 Stigma height (mm)	3.70(0.12)	3.35(0.13)	0.010
花药高 Anther height (mm)		7.26(0.10)	6.96(0.05)	0.049	

括号内数字为变异系数(CV)。

The data in bracket is coefficient of variation (CV).

长、花柱及花药高)的均值都是核心居群显著大于边缘居群(表3)。

采用 Sánchez^[23]的方法评估了安徽羽叶报春核心和边缘地区各居群内雌雄蕊间的互惠值(R), 核心地区各居群的R为0.83~0.90, 居群间差别不大(图3), 表明核心地区各居群内两型花间雌雄蕊的位置互惠程度相对较高, 偏离交互式雌雄异位的程度低, 空间位置的变异较小较稳定, 未见明显过渡类型的个体(即无明显介于长柱和短柱之间的花柱长)存在。而边缘地区各居群的R为0.60~0.93, 居群间差别较大(图3), QYS居群的R为0.93, 互惠程度较高, 而HJS和YT居群分别为0.79和0.60, 互惠程度较差, 有明显的过渡个体存在, 边缘地区各居群内雌雄蕊位置的变异程度大小不一, 互惠值不稳定。

3 讨论

3.1 核心居群和边缘居群的形态特征比较

表型变异是植物适应环境变化的直接表现, 也是影响其生存的主要因素之一^[1,24]。本文对安徽羽叶报春核心和边缘居群14个形态性状进行了比较研究, 结果表明核心居群和边缘居群各形态性状都存在一定程度的变异, 其中花朵大小和花部空间结构的变异相对于其他形态性状变异较小、较稳定(变异系数为0.05~0.13), 这可能主要是花部性状与传粉者之间长期相互适应性选择, 限制了其趋异变

化; 而营养器官性状及花葶数和花朵数变异较大(变异系数为0.18~0.56), 尤其是花葶数和花朵数的变异系数均大于0.45, 表明这些性状可能更容易受环境中水分、养分和光照等的影响。此外14个形态性状的均值除花冠直径、花瓣宽和叶宽3个性状外, 其他11个性状的均值都是核心居群大于边缘居群, 且有8个性状的差异显著。这与秦岭冷杉(*Abies chensiensis*)和萼齿眼子菜(*Stuckenia pectinata*)形态性状的研究结果相似^[9-10], 支持“中心丰富模型”假说, 即分布区中央的居群往往位于生境的适宜区, 居群规模较大, 物种的生长和繁殖状况也较好^[5], 从而多个性状如叶片数、花葶数、花朵数等体现繁殖力的性状也明显好于边缘居群^[25]。但有意思的是, 也有部分性状如花冠直径和花瓣宽却表现出边缘居群的优于核心居群的, 这可能是由于边缘居群位于分布区边缘, 生存的环境质量较差, 居群规模也较小, 再加上边缘区域传粉昆虫也可能较缺乏, 因而其在生殖构件的数量上要减少(即花葶数和花朵数减少), 而增加对花朵显著度上的投入(即花冠直径和花瓣宽增大), 以增加吸引传粉昆虫的能力, 尤其是对于选型交配的二型花柱植物来说, 有利于保障其边缘居群个体的繁殖成功。

3.2 交互式雌雄异位的偏离对二型花柱植物的影响

二型花柱植物两种花型的雌雄蕊交互式异位匹配程度是关系到居群繁殖及两花型维持的重要

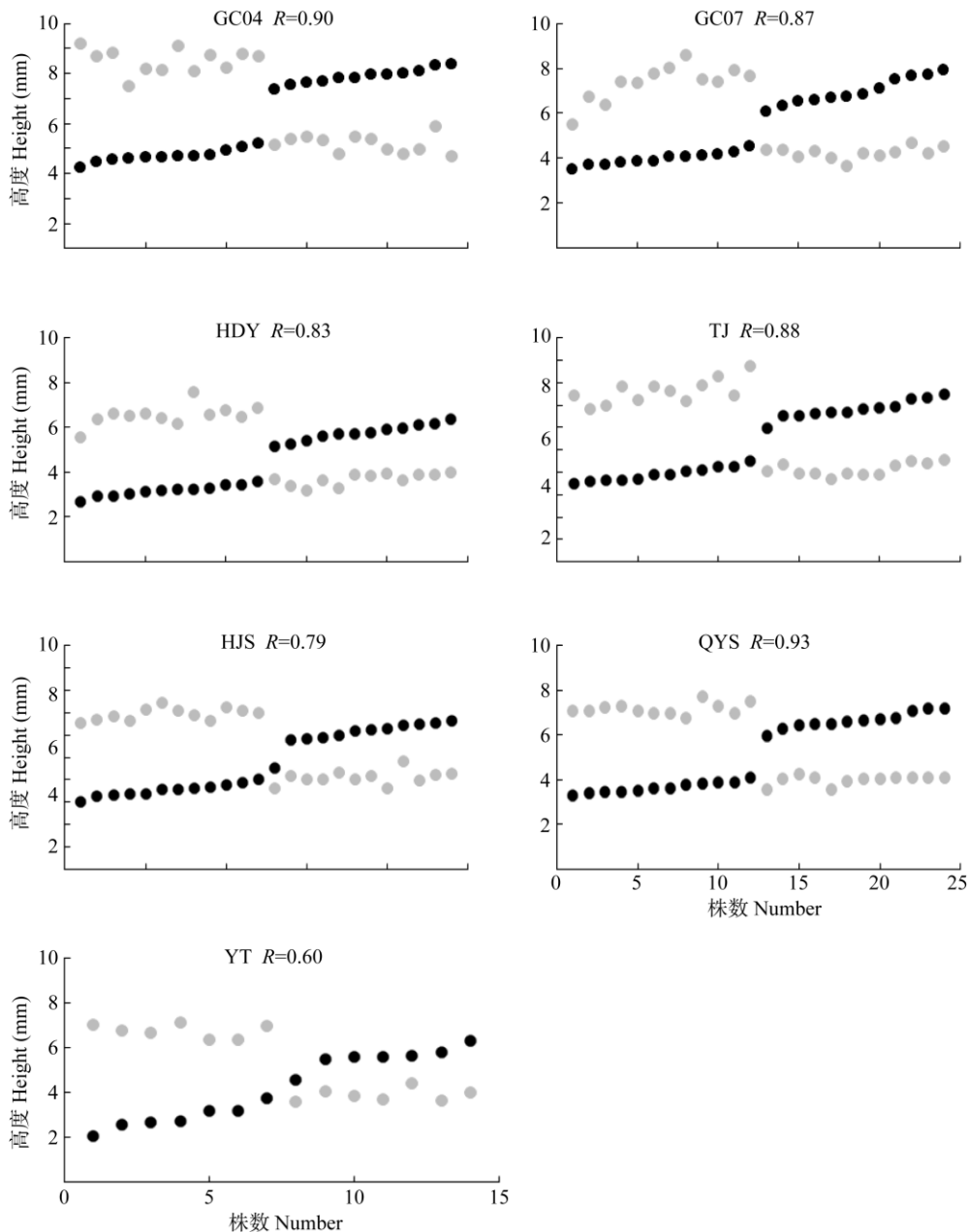


图 3 安徽羽叶报春实验居群花柱和花药高散点图。●: 花柱; ●: 花药。

Fig. 3 Scatterplots of stigma and anther heights of sampled populations in *Primula merrilliana*. ●: Stigma; ●: Anther.

指标, 其评估方法有多种, 早在 1993 年 Richards、Koptur 和 1994 年 Eckert、Barret 就提出了相关的计算方法, 但这些方法都存在一些不足, 如没有考虑到居群内个体变异或计算结果不够精确等^[22]。Sánchez 在 2013 年对计算方法加以改进, 解决了以前所存在的问题, 提出用互惠指数 R 的大小来表示两花型雌雄蕊交互匹配的程度, R 值越大表示雌雄蕊间的互惠(匹配)程度越高^[23], 将会提高二型花柱植物花粉的精确传递、促进居群内非选型交配的机会^[26]; R 值越小表示雌雄蕊间的互惠程度越低, 将会

导致二型花柱植物自交和型内自交的发生及型比偏离^[17], 造成花粉折损, 降低花型间花粉传递效率^[27]。

本研究中, 核心地区各居群的 R 均值为 0.87, 相对较大, 与 Keller^[27]对 3 种报春花 *Primula elatior*、*P. veris* 和 *P. vulgaris* 以及 Brys^[17]对 *P. veris* 草地居群的研究结果(R 值分别为 0.84、0.90、0.85 和 0.88)相近, 表明安徽羽叶报春核心居群二型花柱的花部特征维持较好, 有利于花型间的传粉。而边缘地区各居群的 R 均值为 0.77, 相对较小, 且大小不一, 其中 YT 和 HJS 居群仅为 0.60 和 0.79, 这有可能是边

缘居群规模变化较大, 遗传漂变和瓶颈效应的影响, 从而导致雌雄异位发生较大偏离, 互惠指数下降。而齐云山居群虽位于分布区边缘, 但 R 值却最大(为 0.93), 这可能是由于齐云山居群并不是处于生态位的边缘, 即生境也较适宜导致的。QYS 居群的其他指标如叶片数、花萼数和花朵数均与核心居群的接近, 明显高于另两个边缘居群, 这也进一步支持其并不处于生态位的边缘。

3.3 保护建议

安徽羽叶报春具有二型花柱, 但其与大多数植物相似, 也表现出了核心居群的多数形态学性状优于边缘居群, 尤其是互惠指数, 其核心居群较稳定, 互惠程度较高。核心居群的自然生存状况本身较好, 如果能得到相应的保护, 生境不被破坏, 其居群应该能够较好地自我维持。而边缘居群处于相对隔离状态, 生境质量较差, 经受着较极端的选择压力, 因而通常在遗传学和形态学上与核心居群有较大差异。这种差异的定向选择压力推动着边缘居群的局部适应和遗传分化, 从而可能包含着易变的、极端的环境条件下进化而来的新基因, 这对于物种长期的生存与进化, 尤其是在环境变化的情况下(如气候)物种维持是至关重要的, 而且边缘居群也是新物种形成的一个重要来源^[28-30], 因此边缘居群有时也具有很高的保护价值。本研究安徽羽叶报春边缘居群的生境及生长状况与核心居群相比较差, 边缘各居群仅花瓣宽均值大于核心居群, 因此边缘居群的性状变异比较复杂, 针对不同的居群保护策略也应不同, 如边缘的 QYS 居群, 其叶数、花萼数和花朵数均与核心居群相似, 尤其是互惠值指数为 0.93, 两型花间维持着较高的互惠性, 居群的自然更新能力也应较好, 因此对它的保护重点同核心居群一样, 应加强生境的保护。而 HJS 和 YT 两个边缘居群, 其叶数、花萼数及花朵数明显减少, 尤其是其互惠指数分别为 0.79 和 0.60, 表明互惠程度也较差, 因此其自然更新能力也较弱, 除了保护其现有的生境不被破坏外, 应重点加强对其居群的复壮, 如盛花期适当辅以居群内人工异型花授粉, 以提高其结籽率。

参考文献

[1] WILSON M C, CHEN X Y, CORLETT R T, et al. Erratum to: Habitat fragmentation and biodiversity conservation: Key findings and future

- challenges [J]. *Landscape Ecol*, 2016, 31(2): 229–230. doi: 10.1007/s10980-015-0322-1.
- [2] FAHRIG L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2003, 34(1): 487–515. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419.
- [3] HEINKEN T, WEBER E. Consequences of habitat fragmentation for plant species: Do we know enough? [J]. *Perspectives in Plant Ecology and Evolution*, 2013, 15(4): 205–216. doi: 10.1016/j.ppees.2013.05.003.
- [4] WANG Y Q, ZHANG Z B, XU L X. The genetic diversity of central and peripheral populations of Ratlike hamster (*Cricetulus triton*) [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 47(3): 201–206. doi: 10.1360/02tb9048.
- [5] HUANG Z, LIU N, ZHOU T. A comparative study of genetic diversity of peripheral and central populations of *Chukar partridge* from north-western China [J]. *Biochemical Genetics*, 2005, 43(11/12): 613–621. doi: 10.1007/s10528-005-9118-3.
- [6] ECKERT C G, SAMIS K E, LOUGHEED S C. Genetic variation across species' geographical ranges: The central-marginal hypothesis and beyond [J]. *Molecular Ecology*, 2008, 17(5): 1170–1188. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x.
- [7] JOHANNESSEN K, ANDRÉ C. Life on the margin: genetic isolation and diversity loss in a peripheral marine ecosystem, the Baltic Sea [J]. *Molecular Ecology*, 2006, 15(8): 2013–2029. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.02919.x.
- [8] SAGARIN R D, GAINES S D. The 'abundant centre' distribution: To what extent is it a biogeographical rule? [J]. *Ecology Letters*, 2002, 5(1): 137–147. doi: 10.1046/j.1461-0248.2002.00297.x.
- [9] SUN Y L, LI Q M, YANG J Y, et al. Morphological variation in cones and seeds in *Abies chensiensis* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(1): 176–181. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2005.01.027.
- 孙玉玲, 李庆梅, 杨敬元, 等. 秦岭冷杉球果与种子的形态变异 [J]. *生态学报*, 2005, 25(1): 176–181. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2005.01.027.
- [10] SANTAMARÍA L, FIGUEROLA J, PILON J J, et al. Plant performance across latitude: The role of plasticity and local adaptation in an aquatic plant [J]. *Ecology*, 2003, 84(9): 2454–2461. doi: 10.1890/02-0431.
- [11] KLUTH C, BRUELHEIDE H. Central and peripheral *Hornungia petraea* populations: Patterns and dynamics [J]. *Journal of Ecology*, 2005, 93(3): 584–595. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.00997.x.
- [12] HERLIHY C R, ECKERT C G. Evolution of self-fertilization at geographical range margins? A comparison of demographic, floral, and mating system variables in central vs. peripheral populations of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae) [J]. *American Journal of Botany*, 2005, 92(4):

- 744–751. doi: 10.3732/ajb.92.4.744.
- [13] BARRETT S C H, JESSON L K, BAKER A M. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants [J]. *Ann Bot*, 2000, 85(A): 253–265. doi: 10.1006/anbo.1999.1067.
- [14] ZHOU W, BARRETT S C H, WANG H, et al. Reciprocal herkogamy promotes disassortative mating in a distylous species with intramorph compatibility [J]. *New Phytol*, 2015, 206(4): 1503–1512. doi: 10.1111/nph.13326.
- [15] LLOYD D G, WEBB C J. The evolution of heterostyly [M]// BARRETT S C H. *Evolution and Function of Heterostyly*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1992: 151–178. doi: 10.1007/978-3-642-86656-2_6.
- [16] LAU P, BOSQUE C. Pollen flow in the distylous *Palicourea fendleri* (Rubiaceae): An experimental test of the disassortative pollen flow hypothesis [J]. *Oecologia*, 2003, 135(4): 593–600. doi: 10.1007/s00442-003-1216-5.
- [17] BEYS R, JACQUEMYN H. Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris* [J]. *Ann Bot*, 2015, 115(1): 27–39. doi: 10.1093/aob/mcu211.
- [18] SHAO J W, WU Y F, KAN X Z, et al. Reappraisal of *Primula ranunculoides* (Primulaceae), an endangered species endemic to China, based on morphological, molecular genetic and reproductive characters [J]. *Bot J Linn Soc*, 2012, 169(2): 338–349. doi: 10.1111/j.1095-8339.2012.01228.x.
- [19] GUO X H. The history of discovery and reserch on the plants of *Primula* L. from Anhui, China [J]. *J Fuyang Teach Coll (Nat Sci)*, 1992 (2): 28–29.
郭新弧. 安徽报春花属 *Primula* L. 植物的发现和研史 [J]. 阜阳师范学院学报(自然科学版), 1992(2): 28–29.
- [20] DU D D, SHAO J W. Research status and outlook of *Primula merrilliana*, an endangered species endemic to China [J]. *J Anhui Norm Univ (Nat Sci)*, 2010, 33(6): 562–565. doi: 10.3969/j.issn.1001-2443.2010.06.014.
杜丹丹, 邵剑文. 中国特有濒危植物安徽羽叶报春的研究现状及展望 [J]. 安徽师范大学学报(自然科学版), 2010, 33(6): 562–565. doi: 10.3969/j.issn.1001-2443.2010.06.014.
- [21] SHAO J W, WANG J, XU Y N, et al. Genetic diversity and gene flow within and between two different habitats of *Primula merrilliana* (Primulaceae), an endangered distylous forest herb in eastern China [J]. *Bot J Linn Soc*, 2015, 179(1): 172–189. doi: 10.1111/boj.12305.
- [22] SANCHEZ J M, FERRERO V, NAVARRO L. A new approach to the quantification of degree of reciprocity in distylous (*sensu lato*) plant populations [J]. *Ann Bot*, 2008, 102(3): 463–472. doi: 10.1093/aob/mcn111.
- [23] SÁNCHEZ J M, FERRERO V, NAVARRO L. Quantifying reciprocity in distylous and tristylous plant populations [J]. *Plant Biol*, 2013, 15(3): 616–620. doi: 10.1111/j.1438-8677.2012.00720.x.
- [24] WANG H Q, XU Z, QI J. A Comparative study on morphological variation of four species in *Elymus* L. [J]. *Chin J Grassland*, 2009, 31 (3): 30–35.
王海清, 徐柱, 祁娟. 披碱草属四种植物主要形态特征的变异性比较 [J]. 中国草地学报, 2009, 31(3): 30–35.
- [25] SHAO J W, ZHANG X P, ZHANG Z X, et al. Effects of population size on reproductive success of the endangered and endemic species *Primula merrilliana* [J]. *J Integr Plant Biol*, 2008, 50(9): 1151–1160. doi: 10.1111/j.1744-7909.2008.00655.x.
- [26] LI D X, REN Z X, WU Z K, et al. Variation in floral traits of distylous *Primula poissonii* (Primulaceae) along geographic gradients [J]. *Biodiv Sci*, 2015, 23(6): 747–758.
李海东, 任宗昕, 吴之坤, 等. 二型花柱植物海仙花报春花部性状随地理梯度的变异 [J]. 生物多样性, 2015, 23(6): 747–758. doi: 10.17520/biods.2015171.
- [27] KELLER B, de VOS J M, CONTI E. Decrease of sexual organ reciprocity between heterostylous primrose species, with possible functional and evolutionary implications [J]. *Ann Bot*, 2012, 110(6): 1233–1244. doi: 10.1093/aob/mcs199.
- [28] HAMPE A, PETIT R J. Conserving biodiversity under climate change: The rear edge matters [J]. *Ecol Lett*, 2005, 8(5): 461–467. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x.
- [29] ROSSUM F V, VEKEMANS X, GRATIA E, et al. A comparative study of allozyme variation of peripheral and central populations of *Silene nutans* L. (Caryophyllaceae) from western Europe: Implications for conservation [J]. *Plant Syst Evol*, 2003, 242(1/2/3/4): 49–61. doi: 10.1007/s00606-003-0049-3.
- [30] OSBORNE M, SHARP A, MONZINGO J, et al. Genetic analysis suggests high conservation value of peripheral populations of *Chihuahua chub* (*Gila nigrescens*) [J]. *Conserv Genet*, 2012, 13(5): 1317–1328. doi: 10.1007/s10592-012-0374-6.