

# 杠杆状雄蕊及其进化生态学意义

张 勃<sup>1,2</sup> 孙 杉<sup>1</sup> 张志强<sup>3</sup> 李庆军<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; <sup>2</sup>中国科学院研究生院, 北京 100049; <sup>3</sup>中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650204

**摘要** 对被子植物一类特化雄蕊——杠杆状雄蕊的结构多样性及其进化生态学意义进行了归纳总结。植物的花在进化过程中, 常会发生雄蕊群的改变, 包括雄蕊数目及其形态结构的变化, 同时雄蕊功能也会发生相应的适应性转变。杠杆状雄蕊是指结构特化为杠杆状或距状, 在传粉过程中具有类似杠杆功能的一类特化的雄蕊类型。目前, 已在唇形科不同亚科以及姜科6个属中发现杠杆状雄蕊, 根据其结构和形态发生方式总体上可分为2大类: 一类是唇形科中以鼠尾草属(*Salvia*)为代表的, 由2个可育雄蕊平行发育、药隔组织增长所形成的杠杆状雄蕊; 另一类是姜科植物中由一个可育雄蕊特化形成的带有距状附属体的雄蕊类型。在生态功能上, 两类雄蕊均能通过传粉者推动其距状下臂做杠杆运动进行传粉, 被认为是一种促进异交的传粉机制, 可通过精确传粉和花粉分发等途径影响植物的繁殖成功。杠杆状雄蕊在不同的类群中是独立起源与进化的; 仅在唇形科鼠尾草属中, 杠杆状雄蕊发生了3次独立进化, 而且它可能是触发该属物种适应性辐射的关键性状。将来需在宏观进化和微观进化两个水平深入探讨杠杆状雄蕊的进化生态学意义。

**关键词** 适应辐射, 关键性状, 杠杆状雄蕊, 传粉, 鼠尾草属, 物种形成

## A review of the evolutionary and ecological significance of lever-like stamens

ZHANG Bo<sup>1,2</sup>, SUN Shan<sup>1</sup>, ZHANG Zhi-Qiang<sup>3</sup>, and LI Qing-Jun<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China;

<sup>2</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and <sup>3</sup>Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China

### Abstract

We review the structural diversity and evolutionary significance of a type of highly modified stamen that is lever-like or spurred and can function as lever during pollination. Evolutionary changes of the androecium in stamen number and morphology often take place during floral evolution, shifting from pollen production to new functions. Lever-like stamens have been described in several subfamilies of Lamiaceae and six genera of Zingiberaceae. There are two types. One is derived from connective elongation and is largely structured by two parallel developed stamens; it occurs in the Lamiaceae, typically *Salvia*. The other is modified from one developed stamen and occurs in the Zingiberaceae. Both types have a similar role in pollination in that pollinators have to push the lower arm of the staminal lever into the corolla tube for nectar and consequently load pollen on their backs; this is widely regarded as a mechanism of facilitating crossing-pollination and can affect reproductive success via precise pollination, pollen dispensing, etc. These stamens independently originated and evolved in different taxa. For example, there have been three independent evolutions in *Salvia*, and this has been presumed a key innovation driving species' radiation within the genus. Future research is needed at the levels of both macro- and micro-evolution to fully understand evolutionary and ecological significance of lever-like stamens.

**Key words** adaptive radiation, key innovation, lever-like stamen, pollination, *Salvia*, speciation

在被子植物中, 雌雄同花植物面临的一个核心问题是如何合理配置雌性和雄性器官, 以优化其雌、雄性适合度(Barrett *et al.*, 2000)。长期以来, 由于被子植物雌蕊的形态和结构在种间或种内的变化都比较大, 成为很多研究的焦点(Barrett, 2002a);

而雄蕊的变化相对有限, 受到研究者的冷落(Barrett *et al.*, 2000; 任明迅, 2008)。近年来, 人们逐渐开始关注花雄性功能在花部综合征(floral syndrome)塑造过程中发挥的重要作用(Bell, 1985), 从而越来越重视对花雄蕊进化及其适应性的研究。

收稿日期Received: 2009-05-13 接受日期Accepted: 2009-08-03

\* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: qili@xtbg.ac.cn)

花在进化过程中，花部结构及其功能会不断地发生改变；其中雄蕊在形态结构和数目上也会发生变化，其功能会由原初的花粉生产或呈现(presentation)向新的替代功能转变(Ronse Decraene & Smets, 1992; Walker-Larsen & Harder, 2000)。花内雄蕊分化的形式主要有：十字花科植物的四强雄蕊(tetradynamous stamens)、玄参科和唇形科等的二强雄蕊(didynamous stamens)，以及异型雄蕊(heteranthery)等。杠杆状雄蕊是结构特化为杠杆状(lever-like)或距状(spur)、在传粉过程中具有类似杠杆功能的一类特殊雄蕊结构。Sprengel (1793)首次在唇形科鼠尾草属(*Salvia*)中发现了杠杆状雄蕊，并描述了其经典的背部传粉机制(nototribic/dorsal pollination)。后来，在唇形科的Prostanthereae亚科(Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004b)和Westringieae亚科内(Guerin, 2005)也发现了相似的雄蕊结构。同样，在姜科植物象牙参属(*Roscoea*)、*Camptandra*属、距药姜属(*Cautleya*)、姜黄属(*Curcuma*)、*Laosanthus*属和*Paracautleya*属中，也发现了类似的雄蕊结构(Lynch, 1882; Holttum, 1950; Ngamriabsakul, 2005; 高江云等, 2006)。

目前，有关花雄蕊进化及其适应性研究的综述报道已有不少。Walker-Larsen和Harde (2000)对被子植物花“退化雄蕊”(staminode)的进化研究进行了综述，比较分析了辐射对称与两侧对称花的退化雄蕊在衍生过程以及功能进化方面的异同；罗中莱和张奠湘(2005)对异型雄蕊做了比较全面的总结；任明迅(2008, 2009)先后对雄蕊合生的多样性及其进化意义，以及花内雄蕊分化的适应意义进行了综述。但是，这些研究报道均未涉及杠杆状雄蕊。由于结构特殊，杠杆状雄蕊很早就引起了进化生物学家的关注。早期研究者主要对鼠尾草属的杠杆状雄蕊的结构多样性、解剖学和形态发生以及杠杆的功能机理进行了深入探索。在此基础上，Claßen-Bockhoff等(2003)仅对该属物种的雄蕊杠杆机制进行了总结，而未涉及其他类群。总体上，该特化雄蕊分布于不同的科属，涉及的物种种类多(仅鼠尾草属就有近1 000个种)、分布广，对其进化和生态学研究较为零散。近年来，关于杠杆状雄蕊的进化和适应性研究取得了较大进展(Ohashi, 2002; Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004a, 2004b; Miyake & Sakai, 2005; Ngamriabsakul, 2005; Wester & Claßen-Bockhoff, 2006a,

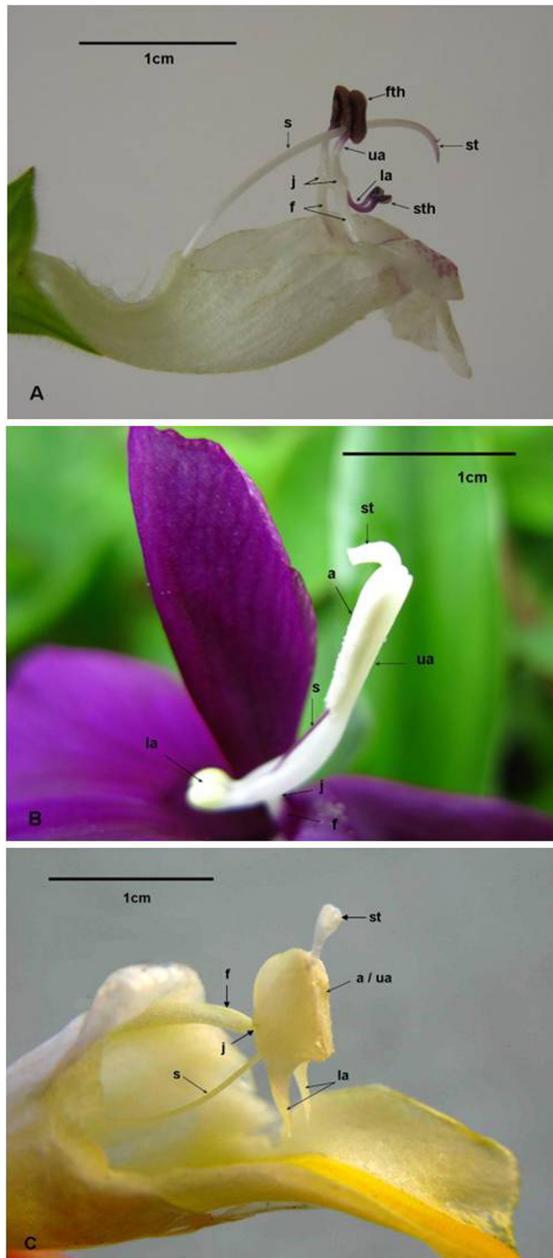
2006b; Reith *et al.*, 2007; Walker & Sytsma, 2007)，但有关其进化生态学最新研究进展还未见全面的综述报道。本文试图综述植物杠杆状雄蕊在结构多样性、形态发生以及进化适应性方面的研究进展，以期全面理解花雄蕊进化的多样性及其适应意义，对植物进化生态学工作者开展相关研究有所帮助。

## 1 杠杆状雄蕊的形态发生和结构多样性

目前，已发现的杠杆状雄蕊，根据其结构与形态发生方式总体上可分为两大类。一类是唇形科中以鼠尾草属为代表的由两个可育雄蕊平行发育所构成的双雄蕊杠杆结构(图1A)；另一类是姜科植物中发现的由单个可育雄蕊特化形成的雄蕊杠杆类型(图1B、1C)。

Sprengel (1793)在首次描述鼠尾草属的雄蕊结构时，将其双雄蕊杠杆结构的杠杆臂误认为是花丝(filament)。其后，Hildebrand (1865)认为，鼠尾草属的雄蕊杠杆是由药隔(connective)增长而形成的。这一观点在之后对鼠尾草属杠杆状雄蕊形态和发育的研究中得到了证实(Weberling, 1989; Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004a)。在鼠尾草属中，对雄蕊杠杆的形态发生研究得最为深入的是*Salvia patens*和草地鼠尾草(*Salvia pratensis*)，这两个种的雄蕊结构基本相似，4个雄蕊原基只有2个充分发育，而另2个发育成退化雄蕊(taminodes)。可育雄蕊在发育早期，花药的两药室(thecae)即呈现出非对称性，一大一小，后来，药隔组织发育增长，将两个药室远远分开。较大的一个药室位于增长药隔的上端(图1A, fth)，发育完全，花粉可育，与上段药隔组织共同形成雄蕊杠杆的上臂(图1A, ua)；较小的药室位于药隔下端(图1A, sth)，退化滞育，与下段药隔形成雄蕊杠杆的下臂(图1A, la)。雄蕊花丝基部较粗，植入花冠内壁，花丝上端较细，与药隔接合部位发育形成扭力关节(图1A, j)，使雄蕊杠杆往复运动成为可能(Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004a)。两个可育雄蕊并行排列，对称平行发育，通常两个雄蕊杠杆的下臂末端相融合，形成不同的结构，悬垂于花冠口中央，恰好阻挡了传粉者吸食花蜜的路径。

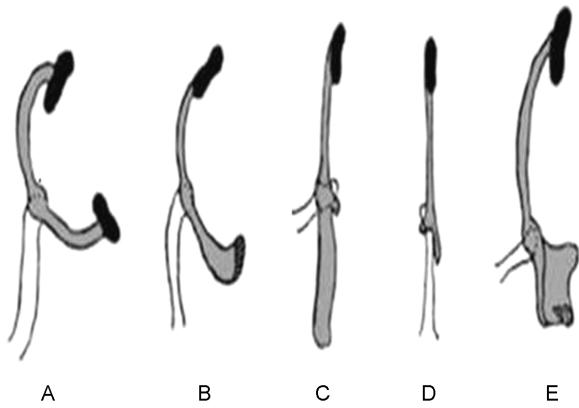
双雄蕊杠杆类型形态结构表现出很高的多样性。仅在鼠尾草属，杠杆状雄蕊就可根据其形状、可育药室的数量以及杠杆下臂的次生结构分为5种



**图1** 杠杆状雄蕊及其花部结构(张勃摄)。**A**, 毛地黄鼠尾草(*Salvia digitaloides*)的杠杆状雄蕊(上唇瓣被切除)。**B**, 象牙参(*Roscoea schneideriana*)花药基生的杠杆状(或距状)雄蕊(花裂片剥离)。**C**, 极苦姜黄(*Curcuma amarissima*)花药背生的杠杆状(或距状)雄蕊(花裂片剥离)。a, 花药; f, 花丝; fth, 可育药室; j, 花丝与药隔形成的扭力关节; la, 雄蕊杠杆下臂或距状附属体(**B**, **C**); s, 花柱; st, 柱头; sth, 不育药室; ua, 雄蕊杠杆上臂。

**Fig. 1** Lever-like stamens and floral structures (Photo by Zhang Bo). **A**, Lever-like stamens of *Salvia digitaloides* (removed upper lip). **B**, Lever-like or spurred stamens with basified anther in *Roscoea schneideriana* (unwrapped lobes). **C**, Lever-like or spurred stamen with dorsifixed anther in *Curcuma amarissima* (unwrapped lobes). a, anthers; f, filaments; fth, fertile thecae; j, torsional joints between filament and connective; la, lower lever arms of stamens or spur-like appendages (**B**, **C**); s, styles; st, stigmas; sth, sterile thecae; ua, upper lever arms of stamens.

类型(Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004a) (图2)。第1种类型是双药室(bithecate)类型(图2A), 即雄蕊杠杆两端的药室均发育, 并产生花粉。该类型被认为是祖征类型(pleiomorphic character), 例如*S. stenophylla*、*S. przewalskii*和*S. scabra*等物种的雄蕊结构。其余4类杠杆状雄蕊均是由下臂药室退化形成的单药室(monothecate)结构, 被认为是衍生类型。第2种类型, 杠杆臂弯曲, 下臂发育完全, 下臂药室不育, 是旧世界蜂类传粉物种典型的雄蕊杠杆形式, 如图2B。第3种类型, 下臂直伸, 代表了新世界鸟类传粉(hummingbird-pollinator)物种主要的雄蕊形式(图2C)。第4种类型, 如图2D, 雄蕊杠杆的下臂高度退化, 形成阑尾状(appendice)结构, 不具有杠杆功能, 是杠杆状雄蕊的极端类型, 如*S. verticillata*的雄蕊结构。第5种类型, 雄蕊杠杆的下臂高度分化, 两下臂融合形成复杂的三维结构(图2E)。例如: *S. argentea*的雄蕊下臂融合形成拱形(arch)结构, 草地鼠尾草属物种的杠杆状雄蕊结构表现出如此丰富的多样性, 但不同谱系(lineage)内的杠杆状雄蕊均是由药隔增长(elongation)所形成的, 并且具有很高的同源性(Claßen-



**图2** 鼠尾草属杠杆状雄蕊的结构多样性(Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004a)。**A**, 双药室杠杆状雄蕊。**B**, 杠杆臂弯曲的单药室雄蕊。**C**, 杠杆臂直伸的单药室雄蕊。**D**, 杠杆下臂退化的雄蕊。**E**, 具有三维下臂结构的雄蕊。图中阴影区为杠杆臂或增长的药隔, 深色区域为花粉囊或药室, 空白区为花丝。

**Fig. 2** Morphologic diversity of lever-like stamens in *Salvia* (Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004a). **A**, Bithecate lever-like stamen. **B**, Monothecate stamen of curved connective arms. **C**, Monothecate stamen of straight connective arms. **D**, Stamen of reduced lower connective arm. **E**, Stamen of three-dimensional lower connective arm. Shaded area represents elongated connective arms, black area for thecae, clear area for filament.

Bockhoff *et al.*, 2004a)。另外,在唇形科的其他类群中发现的杠杆状雄蕊与鼠尾草属的有所不同。例如 *Hemigenia* 和 *Microcorys* 两个属, 其杠杆状雄蕊在花冠内的着生位置(与退化雄蕊的相对位置)恰好与鼠尾草属的相反(reversed); 但是, 雄蕊杠杆臂同样由药隔增长形成, 雄蕊下臂的药室也多退化, 其末端具有胡须状(beard-like)次生结构(Guerin, 2005)。

关于姜科植物中发现的单雄蕊杠杆类型的结构和形态发生的研究较少。目前, 在姜科6个属中, 共发现了两类杠杆状雄蕊(Ngamriabsakul, 2005): 一类是雄蕊的花药基生(basifixed), 在花丝和花药相连处(即雄蕊杠杆关节部位, 图1B, j)形成一个距状的附属结构(anther appendage), 恰好位于花冠口, 类似于鼠尾草属杠杆状雄蕊的下臂, 而花丝顶端的花药部分作为雄蕊杠杆的上臂, 具有这类杠杆状雄蕊的代表属有 *Cautleya*、*Roscoea* 和 *Camptandra*, 其雄蕊形态及花部结构如图1B所示; 另一类杠杆状雄蕊, 花药背生(dorsifixed), 花粉囊基部组织增生, 特化形成距状的杠杆下臂, 上半部花药(或花粉囊)组织形成雄蕊杠杆的上臂, 其代表属为 *Curcuma*、*Laosanthus* 和 *Paracautleya*, 如图1C所示。显然, 这两类雄蕊杠杆结构与唇形科的双雄蕊杠杆类型明显不同。首先, 姜科植物的这两类雄蕊杠杆均由单个可育雄蕊发育形成, 其余5个雄蕊特化为瓣状的退化雄蕊(petaloid staminodes); 其次, 杠杆臂也不像唇形科的双雄蕊杠杆由药隔组织增长形成, 第一类雄蕊的杠杆下臂(距)是由花丝和花药的节点(joint)组织增生形成, 而第二类雄蕊的杠杆下臂由花粉囊基部组织衍生而来, 但两类雄蕊杠杆的上臂均由携带花粉的花药组织担当(Ngamriabsakul, 2005)。

除此之外, 被子植物中还有很多物种, 其雄蕊的部分组织特化为类距状(spur-like)或其他形状的附属体(appendages)。例如Linderniaceae科中, 母草属(*Lindernia*)、蝴蝶草属(*Torenia*)和属等的物种, 其雄蕊带有棒状的距(club-shaped spur)或花丝特化为屈膝状(Rahmanzadeh *et al.*, 2005); 久雨花属(*Monochoria*)植物的雄蕊也具有距状附属体。但是, 这些物种的雄蕊结构在传粉过程中并未发现具有类似杠杆的功能。另外, 吊钟柳属(*Penstemon*)的一些物种(如 *P. palmeri*), 其退化雄蕊在传粉过程中能发挥类似杠杆的作用(Torchio, 1974; Walker-

Larsen & Harder, 2001), 而可育雄蕊不具有此功能。

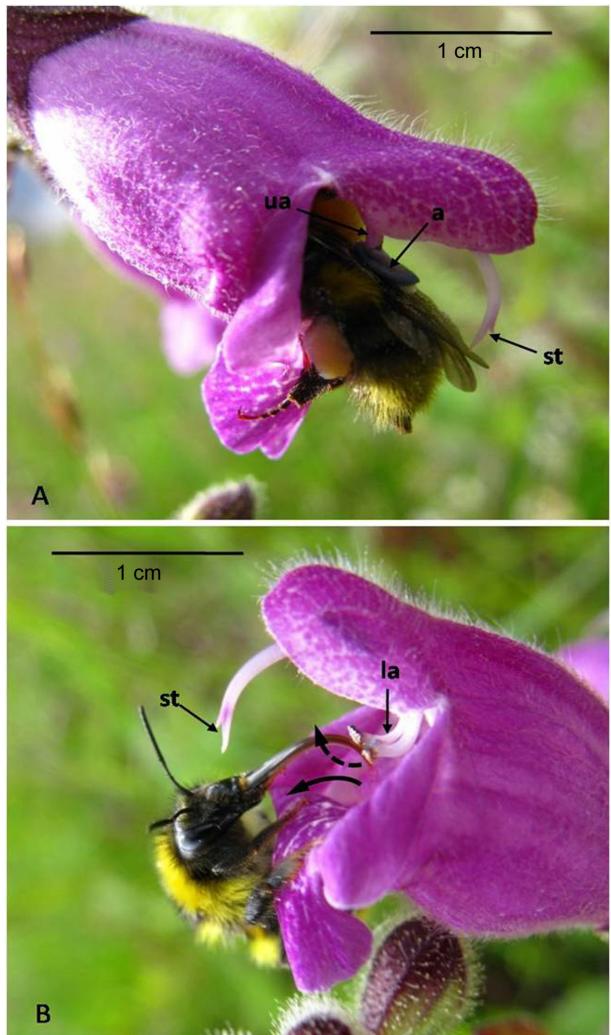
## 2 杠杆状雄蕊的功能研究

### 2.1 杠杆状雄蕊与精确传粉

两侧对称的花由于能控制传粉者的访花姿态, 优化了传粉者与花部结构之间的互作, 大大提高了传粉效率。两侧对称的花在进化过程中多伴随着部分雄蕊的退化和功能的转变, 传粉模式也趋向专化(Stebbins, 1974; Endress, 1999)。在专化传粉(specialized pollination)模式下, 花表型也具有相应的专化性。狭义上, 花表型专化(phenotypic specialization)指任何能强化限制性传粉(restrictive pollination)的花表型性状; 广义上, 花表型专化又称为花专化性(floral specialization), 指能通过降低配子损失提高传粉效率的任何花性状(Armbruster *et al.*, 2006; Armbruster & Muchhal, 2009)。研究表明, 杠杆状雄蕊的进化, 大大增强了蜂类传粉的精确性(Grant, 1994; Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004b), 进一步提高了花的专化性。

精确传粉要求花粉落置在传粉者身上的部位与其碰触柱头的部位相匹配。杠杆状雄蕊传粉机制的一个共同特点是, 雄蕊的“距状”下臂恰好位于花冠喉部(图1), 阻挡了访花昆虫进入花冠的通道。当传粉者进入花冠吸食花蜜时, 不得不推动雄蕊的“距状”下臂朝花冠内向上翻转, 如此可触发携带花粉的雄蕊上臂朝下运动, 从而将上臂药室的花粉投置在传粉者背部(图3A); 在传粉者退出花冠时, 又可带动杠杆下臂朝外运动, 使整个雄蕊的杠杆结构恢复原位(图3B)。当此传粉者以同样的方式访问另一朵花时, 背负的花粉恰好能碰触其柱头, 完成授粉。这是杠杆状雄蕊经典的背部传粉机制(Lynch, 1882; Ngamriabsakul, 2005)。

总体上看, 杠杆状雄蕊与其他花部结构形成了蜂类传粉综合征。唇形科鼠尾草属近1 000个种, 80%以上是通过传粉昆虫(蜜蜂和熊蜂等)推动其雄蕊做“杠杆式”运动, 由传粉者背部进行花粉传递, 即为典型的背部传粉方式(dorsal or nototribic)(Faegri & van der Pijl, 1979; Claßen-Bockhoff *et al.*, 2003)。其中, 也有少数蜂媒植物通过雄蕊的杠杆运动, 由传粉昆虫体侧(lateral or plagiotribic)或腹部(ventral or sternotribic)进行传粉(Claßen-Bockhoff



**图3** 近掌脉鼠尾草(*Salvia subpalmatinervis*)杠杆状雄蕊的背部传粉机制(张勃摄)。A, 传粉者访花时触发雄蕊杠杆运动, 使其背部承载花粉。B, 传粉者结束访花, 离开花冠时杠杆状雄蕊恢复原位。实箭表示传粉者退离花冠的方向。虚箭表示传粉者退出花冠时, 雄蕊杠杆运动的方向。a, 花药(可育药室); la, 雄蕊杠杆下臂; st, 柱头; ua, 雄蕊杠杆上臂。

**Fig. 3** Dorsal pollen transfer with lever-like stamens in *Salvia subpalmatinervis* (Photo by Zhang Bo). A, Pollen loading on pollinator's back through triggering stamen levers' movement while pollinator visiting flower. B, Stamen levers restore its original position when pollinator finishing foraging. Solid arrows indicate the direction of pollinator quitting corolla after foraging. Dotted arrows show the movement direction of lever arms when pollinator quitting corolla. a, anthers (fertile thecae); la, lower lever arms of stamens; st, stigma; ua, upper lever arms of stamens.

*et al.*, 2004b)。另外, 鼠尾草属分布在新世界的一些物种, 也可由蜂鸟(hummingbird)进行传粉。这些鸟媒植物的杠杆状雄蕊在传粉过程中, 有些能发挥杠杆功能, 如*S. leucantha* (Wester & Claßen-Bockhoff, 2007); 另有一些植物, 由于其花型或雄蕊结构发生

改变而失去了杠杆功能, 如*S. coccinea*和*S. haenkei* (Wester & Claßen-Bockhoff, 2006b)。同样, 姜科植物中具有杠杆状雄蕊的物种, 其花型结构, 包括花药及雄蕊附属结构(距或杠杆臂)等均表现出蜂类传粉的特征, 雄蕊结构在传粉过程中也被认为能发挥杠杆的功能(Lynch, 1882; 高江云等, 2006)。目前, 关于该科相关属物种传粉生物学的研究很少, 其雄蕊结构在传粉过程中是否能发挥杠杆功能还不得而知。在早花象牙参(*Roscoea cautleoides*)、大花象牙参(*R. humeana*)和无柄象牙参(*R. schneideriana*)的传粉研究中发现, 这些物种尽管具有杠杆(距)状雄蕊, 但并未观察到能有效地利用这一结构的传粉者, 所观察到的都是一些采食花粉的蜂类(张志强, 2008; Zhang & Li, 2008)。

研究发现, 雄蕊杠杆的下臂(距), 其形态和结构表现出很高的多样性(Cowley, 1982; Mangaly & Sabu, 1993; Ngamriabsakul *et al.*, 2000; Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004a), 在传粉过程中发挥着重要作用。首先, 杠杆状雄蕊下臂(距)位于花冠口, 阻挡了传粉者的觅食通道, 起花蜜屏障(nectar barriers)作用, 并因此而行使杠杆功能。其次, 杠杆状雄蕊, 尤其对于鼠尾草属中的双药室雄蕊类型(图2A), 其下臂可作为一种展示花粉(presenter)的吸引结构, 同时, 雄蕊下臂的颜色能对传粉者提供特定的视觉信号(visual signal) (Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004a; Ngamriabsakul, 2005)。第三, 雄蕊杠杆的下臂在一些物种中还可作为传粉者觅食的引导结构(guiding structure)。例如, *S. argentea*的雄蕊下臂融合形成的拱形(arch)结构, 昆虫访花时可将其喙插入, 起蜜导作用(Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004a)。草地鼠尾草的杠杆状雄蕊下臂特化为末端具有一个洞的勺状结构(spoon shaped)。Reith等(2007)通过对其功能形态学(functional morphology)的研究发现, 这类雄蕊结构能严格地限制昆虫采食花蜜时喙的最小功能长度, 因此认为, 它们在传粉者专化性方面起着重要作用。另外, 杠杆状雄蕊下臂的各种次生结构也具有重要的生态功能。例如唇形科*Hemigenia*属和*Microcorys*属中杠杆状雄蕊下臂的胡须状(beard-like)结构, *S. argentea*的雄蕊下臂衍生出的锥形(cone-shaped)、手状(hand-shaped)和指形(finger-like)结构等。这些雄蕊下臂的次生结构, 有些能限制花蜜通道, 有些可通过提高杠杆运动的机械稳定性或

调节传粉昆虫的访花姿态, 提高传粉的精确性和传粉效率。但是, 这些次生结构的生态功能仍缺乏直接的实验证据, 需进一步研究证实。

## 2.2 杠杆状雄蕊与繁殖成功

一直以来, 杠杆状雄蕊被认为是一种促进异交传粉的机制。研究者认为, 姜科植物中具有杠杆状雄蕊的象牙参属(Lynch, 1882; Troll, 1929)、姜黄属以及*Camptandra*属(Holttum, 1950)等属的物种, 在传粉过程中, 传粉者推动雄蕊下臂(距)进入冠筒时, 首先会将背部所带的外来花粉授予柱头, 随之, 自身花粉也被蹭到昆虫背部; 然而, 在昆虫退出花冠时, 由于雄蕊上臂-柱头联合体向上翻转恢复原位, 避免了与带有自花花粉的传粉者的接触, 从而有效地促进了异交(Lynch, 1882; Ngamriabsakul, 2005; 高江云等, 2006)。同样, 鼠尾草属杠杆状雄蕊及相应花部结构的进化, 由于对特殊传粉者具有一定的专化适应性, 也可能具有较高的异交率(Huck, 1992)。因而, 杠杆状雄蕊传粉机制可避免自花花粉对雌性功能的干扰(Webb & Lloyd, 1986)。

雄蕊杠杆传粉机制, 还可通过其反复运动向传粉者进行花粉分发(pollen partitioning), 提高个体的适合度。“花粉呈现理论”(pollen presentation theory)(Harder & Thomson, 1989)认为, 在访花者数量较多、较稳定的情况下, 植物可通过花粉打包(packaging)或在不同时间和空间上的分发机制(dispensing)向传粉者分配花粉, 从而降低花粉竞争, 提高花粉输出和利用效率, 从而有效地提高个体的雄性适合度, 这是对具有较高花粉浪费行为的蜂类传粉的适应(Harder & Wilson, 1994; 陆婷和谭敦炎, 2007)。Reith等(2007)认为, 鼠尾草属雄蕊的杠杆式传粉, 其传粉者反复触发杠杆运动的过程满足花粉分发机制(Harder & Thomson, 1989), 从而认为雄蕊杠杆传粉机制具有花粉分发功能。研究表明, *S. pratensis*的一朵花能通过传粉者12–17次的连续访问进行花粉分发(Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004b)。此外, 该传粉机制由于能多次反复运动也被认为是一种可逆的花粉爆发机制(a reversible explosion mechanism)(Reith *et al.*, 2007)。雄蕊杠杆式传粉过程, 一方面杠杆的反复运动能保证花粉囊中的花粉完全清空, 另一方面, 由于背部传粉及其传粉的精确性, 使传粉者无法触及和梳理花粉而避免了浪费。因此, 雄蕊杠杆传粉机制能通过对花粉的有效

散布和高效利用提高个体的雄性适合度。

另外, 杠杆状雄蕊在传粉过程中可视为一种植物操纵传粉者觅食行为的机制。传粉系统中, 植物常面临这样一种困境: 任何能提高对传粉者吸引的性状(如大的花展示)都会引起传粉者单程访花数(visitation sequence or bout length)的提高, 从而造成较高的同株异花授粉和较低的花粉输出效率(花粉输出相对花粉移除的比例)(Klinkhamer & deJong, 1993)。可以预测, 为了实现花粉输出的最大化, 同时控制同株异花授粉, 植物可通过操控传粉者的觅食行为, 尽可能提高访花频次, 降低单程访花数。Ohashi (2002)推测, 鼠尾草属雄蕊杠杆结构由于对传粉者具有阻拦效应, 可提高单花的拜访时间, 从而能相对地降低传粉昆虫在不同植株间移动的代价, 促使其提前飞离拜访植株, 进而提高花粉输出和雄性适合度。基于这一思想, Ohashi对*S. nipponica*的杠杆状雄蕊进行了操控实验, 结果表明: 雄蕊杠杆结构的去除能有效地降低单花拜访时间, 同时能提高单株拜访的花数以及单花的拜访率, 但是对花的重复拜访率以及株间的飞行距离没有影响。据此认为, 鼠尾草属杠杆状雄蕊结构能通过对访花昆虫的阻拦作用, 降低同株异花授粉的机会。因此, 雄蕊杠杆传粉机制在鼠尾草属中的进化在一定程度上可认为是植物对这一传粉“困境”的适应。目前, 有关该传粉机制的适应意义及其对植物繁殖策略和繁殖格局影响的研究尚显不足, 需进一步深入探索。

## 3 杠杆状雄蕊的多样性进化

杠杆状雄蕊的起源与进化一直是分类学家和进化生物学家关注的焦点。目前, 有关杠杆状雄蕊系统发育的研究主要集中在唇形科鼠尾草属(Bentham, 1833; El-Gazzar *et al.*, 1968; Cantino, 1992; Wagstaff *et al.*, 1995, 1998; Mabberley, 1997; Walker *et al.*, 2004; Walker & Sytsma, 2007), 而对其他科属的研究甚少。

Gould (1990)认为, 进化奇迹(evolutionary novelties, 指的是新器官、新结构、新的生理功能和新的行为方式(Mayr, 1982))随机发生, 不大可能在不同的时空独立重复发生。然而, 杠杆状雄蕊在鼠尾草属中经历了多次独立起源与平行进化。长期以来, 由于鼠尾草属具有高度衍生的(derived)、共有的、

药隔组织增长的雄蕊结构(即杠杆状雄蕊), 被认为是一个自然分类群; 相应地, 其杠杆状雄蕊也被认为是单起源性状。然而, 近期的分子系统学研究对此产生了怀疑(Walker *et al.*, 2004; Walker & Sytsma, 2007)。Walker等(2004)基于唇形科54个物种(包括鼠尾草属36个种)的分子系统学研究表明, 鼠尾草属由3个分支(clade)组成, 不支持杠杆状雄蕊为单系起源的说法。早在20世纪初, Himmelbaur和Stibal (1932–1934)就认为, 雄蕊药隔伸长和花药退化是唇形科植物进化的一般趋势, 鼠尾草属杠杆状雄蕊可能在新旧世界平行进化。后来, 在唇形科Prostanthereae亚科和Westringieae亚科内也发现了类似的杠杆状雄蕊结构, 进一步支持了杠杆状雄蕊在唇形科内可能发生多次独立进化的推测。Walker和Sytsma (2007)基于薄荷族分布在世界范围内的144个种(其中包括83个鼠尾草属的种)的分子系统学研究, 同样表明鼠尾草属具有3支独立的进化分支, 进一步证明了杠杆状雄蕊发生了多次独立起源、平行进化的观点; 同时还发现, 不同进化分支内的杠杆状雄蕊虽各具特点, 却表现出相同的进化趋势, 而且某些雄蕊类型还表现出惊人的相似性。同样, 杠杆状雄蕊在姜科中也是独立进化的。Ngamriabsakul (2005)通过将雄蕊结构与姜族的系统发育结合研究发现, 花药基生的杠杆状雄蕊在Camptandra属、距药姜属和象牙参属中发生了独立的进化; 然而, 花药背生的杠杆状雄蕊在姜黄分支内(*Curcuma complex*)的Hitchenia属、Smithatriss属和土田七属(*Stahlianthus*)中发生了独立的“退化”(lost)。

关于杠杆状雄蕊结构的多样性进化, Himmelbaur和Stibal (1932–1934)在鼠尾草属中将雄蕊形态与系统发育值(systematic value)相联系, 进行了早期探索。他们认为, 康定鼠尾草(*S. prattii*)具有能产生花粉的退化雄蕊(staminode), 可能是鼠尾草属的原始类型, 该属其他类型的雄蕊结构是在该物种雄蕊的基础上衍生形成的, 最早分化出了具有双花粉囊(bisporangiate)、下臂弯曲的杠杆状雄蕊类型。Troll (1929)通过对唇形科不同雄蕊形态的比较发现, 雄蕊形态经历了从不具增长药隔的双药室雄蕊到具有增长药隔的双药室雄蕊, 最后到单药室的杠杆状雄蕊结构的进化历程。这在一定程度上支持了Himmelbaur和Stibal (1932–1934)关于杠杆状雄蕊进

化的推测。同样, Walker和Sytsma (2007)通过分子系统发育研究表明, 在鼠尾草属的不同进化分支内, 杠杆状雄蕊的形态演化均经历了药隔轻度增长、药隔显著增长、下臂花粉囊(或药室)退化以及药隔下臂的融合几个阶段。相应地, 杠杆状雄蕊经历了从药隔未增长或轻度增长的原始类型到药隔增长的双药室类型, 再到下端药室退化、下臂融合的典型的杠杆状雄蕊类型的进化。

目前的研究表明, 传粉模式的转变可驱动杠杆状雄蕊结构和功能的变化。Wester和Claßen-Bockhoff (2006b)发现, 在200多种鸟类传粉的鼠尾草属物种中, 至少有50个种的雄蕊结构不具杠杆功能, 甚至有些种的雄蕊杠杆结构发生了退化。例如新世界由鸟类传粉的物种*S. coccinea*和*S. haenkei*, 由于雄蕊杠杆下臂直伸且紧贴花冠上唇壁, 使其在传粉过程中无法运动而丧失杠杆作用。另外, 在迷迭香属(*Rosmarinus*)和鼠尾草属的不同分支内, 一些物种的杠杆状雄蕊下臂发生了多次独立的退化(Walker & Sytsma, 2007), 如物种*S. verticillata*以及*Audibertia*组内的一些种。Reisfield (1987)认为, 雄蕊杠杆机制的退化是传粉媒介从蜂类向鸟类转变而进化的结果。根据鸟类传粉属于更为进化的传粉形式的观点(Grant & Grant, 1965), 由鸟类传粉的这些物种的杠杆状雄蕊属于衍生类型, 其结构变化是对新传粉者(如鸟类)的进化适应(adaptation)(Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004b)。近年的研究(Wester & Claßen-Bockhoff, 2006b; Wester & Claßen-Bockhoff, 2007)表明, 在鼠尾草属中, 伴随着雄蕊杠杆功能的退化, 传粉模式从蜂媒向鸟媒传粉发生了多次独立进化, 进一步支持了这一观点。同样, 在唇形科*Hemigenia*属和*Microcorys*属中, 鸟类传粉方式也发生了多次独立进化, 并且在部分物种中也发生了雄蕊杠杆功能的退化(Guerin, 2005)。因此认为, 传粉者可能是驱动杠杆状雄蕊进化的主要动力, 雄蕊杠杆下臂直伸或发生退化的一些类型, 是受传粉者的选择, 为适应传粉模式由蜂类向鸟类转变而进化的衍生类型。

#### 4 杠杆状雄蕊与物种适应性辐射(adaptive radiation)

自从达尔文时代起, 有关适应辐射的讨论就从未休止过, 对其概念一直没有一个明确的界定

(Barrett & Graham, 1997)。根据Schluter (2000)的定义, 适应辐射是一个迅速扩增的谱系(lineage)内发生的物种的生态和表型多样性的进化。适应辐射通过生境改变或谱系内某一关键性状(a key innovation)的进化而触发(Barrett & Graham, 1997)。关键性状是能使物种通过新的方式利用现有生态位, 从而导致大范围适应辐射的某一进化新性状(evolutionary novelties) (Simpson, 1953; Hunter, 1998)。因此, 关键性状经常与某一类群的起源以及进化成功相联系, 也常用来解释某一类群较高的物种多样性水平(Erwin, 1992; Heard & Hauser, 1995; Hunter, 1998)。Hedges和Arnold (1995)研究发现, 楼斗菜属(*Aquilegia*)植物花距(nectar spur)的进化获得与该属物种多样性水平的提高有很大的相关性。因此认为, 花距可能作为一关键性状在该属物种分化过程中发挥着重要作用。鉴于杠杆状雄蕊在传粉过程中扮演着重要角色, Claßen-Bockhoff等(2004b)提出, 杠杆状雄蕊传粉综合征可能作为一关键性状, 激发了鼠尾草属物种的分化及适应辐射。

生殖隔离(reproductive isolation)是大多数物种形成的必要条件, 因此, 能促进生殖隔离的一些性状将会提高某一类群的成种速率(speciation rate) (Hedges & Arnold, 1995)。杠杆状雄蕊结构传粉的精确性, 足以导致传粉机械隔离(Grant, 1994; Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004b), 从而在一定程度上促进物种分化(Guerin, 2005)。许多研究表明, 具有杠杆状雄蕊的鼠尾草属植物, 同域物种间很少通过花期不同而相互隔离, 更多的是通过不同花型、大小比例以及不同的传粉模式等保证种间的传粉隔离(Grant & Grant, 1964; Dieringer *et al.*, 1991)。而且, 不同物种能借助传粉者身体不同部位进行传粉, 从而同域物种既能共享传粉者, 又不会发生花粉混杂(Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004b)。杠杆状雄蕊如此精巧的传粉, 既能降低种间对传粉者的竞争, 又能避免种间传粉的负面效应, 如花粉损失或异型花粉对柱头的阻塞(blockage), 从而能提高种内花粉流效率; 另一方面, 由于雄蕊杠杆机制能保证种间传粉隔离, 可提高群落水平上物种的丰富度, 降低物种灭绝速率, 维持或提高分类群物种的多样性水平(Armbruster & Muchhalal, 2009)。

另外, 花部结构比例及其与传粉者相互作用的微调可能对雄蕊杠杆传粉系统产生显著影响

(Claßen-Bockhoff *et al.*, 2004b)。这意味着杠杆状雄蕊结构的精巧性更容易引起传粉系统的趋异, 进而导致物种分化, 提高类群的物种丰富度。如果考虑到杠杆传粉机制的复杂性和精巧性, 这一观点也符合Fisher (1930)的适应理论模型中“复杂系统相对于一个简单系统, 一定程度的随机突变更容易打破其原有的平衡”的理论(Orr, 2000)。另一方面, 杠杆状雄蕊传粉系统也具有泛化倾向, 有利于物种的适应辐射。Reith等(2006)对杠杆状雄蕊生物力学的研究发现, 雄蕊杠杆传粉机制不会通过对传粉昆虫体力(触发杠杆所需作用力)的选择而缩小有效传粉者谱(pollinator spectrum); 相反, 由于能适应不同体型和不同访花行为的传粉者而扩大传粉者范围(Wester & Claßen-Bockhoff, 2006a, 2006b)。如此, 物种可维持传粉者的多样性, 提高其繁殖成功率, 有利于其适应辐射。另外, Walker和Sytsma (2007)研究发现, 鼠尾草属在不同进化分支内物种的适应辐射均伴随着雄蕊杠杆机制的进化形成, 进一步支持了杠杆状雄蕊可能在物种适应辐射过程中作为关键性状的假说。

## 5 结语

从达尔文时代起, 花性状(flower traits)的进化就一直是生物学家感兴趣的主题。由于被子植物的花表现出千姿百态的多样性, 并在植物有性繁殖过程中发挥着重要作用, 使其成为适应性进化极好的研究对象(Caruso, 2006)。早期有关花进化的研究主要关注花的雌性功能。近年来研究发现, 植物花的主要形态学性状是在作用于雄性功能的选择压力下进化而来的(Stanton *et al.*, 1986; Barrett, 2002b; 张大勇, 2004)。在花生物学与传粉生物学相结合的“新植物繁殖生物学”时代(张大勇, 2004), 对花性状进化的研究应从雌、雄性功能两方面以及宏观进化和微观进化两个水平进行探讨。

本文概述了花进化过程中发生特化的、在传粉过程中具有类似杠杆功能的一类雄蕊——杠杆状雄蕊的不同类型、结构多样性、进化及其适应意义。迄今, 在唇形科Prostanthereae亚科和Westringieae亚科、鼠尾草属, 以及姜科植物的6个属中发现了杠杆状雄蕊结构, 根据其结构和形态发生, 总体上可分为两大类: 一类是唇形科中以鼠尾草属为代表的、由花药药隔组织增长而形成的雄蕊杠杆类型, 另一

类是姜科部分属中发现的由花药组织(或花药与花丝关节组织)增生外凸呈距状的雄蕊类型。两类杠杆状雄蕊最明显的区别是: 前者在绝大多数物种中是由两个可育雄蕊构成的双雄蕊杠杆结构, 而后者仅由一个可育雄蕊特化形成。生态功能上, 两类雄蕊均能通过传粉者推动其距状下臂做杠杆运动而进行传粉, 普遍认为是一种促进异交的传粉机制, 能通过精确传粉、花粉分发以及操控传粉者觅食行为等方式对植物繁殖成功产生影响。近期的分子系统学证据表明, 杠杆状雄蕊在不同科属中发生了多次独立起源和平行进化; 其中, 仅在唇形科最具代表性的鼠尾草属中, 杠杆状雄蕊就发生了3次独立进化, 而且可能作为一关键性状触发了该属物种的适应辐射。

杠杆状雄蕊由于分布于不同的科属, 涉及物种较多, 对其进化生态学研究零散而不具系统性, 尤其缺乏相关的野外观察与直接的研究证据。在姜科植物相关属中, 传粉生物学研究更为缺乏, 对其杠杆状(或距状)雄蕊进化的生态功能(如杠杆传粉功能)亟待探索; 唇形科中, 对以鼠尾草属为代表的杠杆状雄蕊的生态功能的认识, 仍缺乏充足而直接的实验证据, 有待于进一步深入研究。在繁殖生态学“新时代”, 对杠杆状雄蕊传粉综合征的生态适应性研究, 既要关注其进化对植物繁殖策略和繁殖格局(雌性功能、雄性功能和交配系统)的影响, 又要探索花雄性功能和雌性功能在杠杆状雄蕊传粉综合征塑造过程中的相对重要性, 以全面理解杠杆状雄蕊的进化适应意义。目前, 通过宏观进化(macro-evolution)研究, 对杠杆状雄蕊在唇形科鼠尾草属中的起源与多样性进化已有了基本了解。今后, 应关注该特化雄蕊传粉机制的进化对物种形成以及相关类群分化的影响, 同时也要重视杠杆状雄蕊传粉综合征的微进化(micro-evolution)研究, 探索当前居群内对杠杆状雄蕊性状的自然选择与进化机制, 为重建其进化历史提供必要信息, 全面解析其进化和适应意义。

**致谢** 国家973项目(2007CB411603)和中国科学院“百人计划”项目资助。中国科学院西双版纳热带植物园的罗燕江博士为本文提出了宝贵修改建议, 任盘宇老师提供了部分资料, 特此致谢。

## 参考文献

- Armbruster WS, Muchhala N (2009). Associations between floral specialization and species diversity: cause, effect, or correlation? *Evolutionary Ecology*, 23, 159–179.
- Armbruster WS, Pérez-Barrales R, Arroyo J, Edwards ME, Vargas P (2006). Three-dimensional reciprocity of floral morphs in wild flax (*Linum suffruticosum*): a new twist on heterostyly. *New Phytologist*, 171, 581–590.
- Barrett SCH (2002a). The evolution of plant sexual diversity. *Nature Review Genetics*, 3, 274–284.
- Barrett SCH (2002b). Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 88, 154–159.
- Barrett SCH, Graham S (1997). Adaptive radiation in the aquatic plant family Pontederiaceae: insights from phylogenetic analysis. In: Givnish T, Sytsma K eds. *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 225.
- Barrett SCH, Jesson LK, Baker AM (2000). The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Annals of Botany*, 85(Suppl. A), 253–265.
- Bell G (1985). On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London-Biological Sciences*, 224, 223–265.
- Bentham G (1833). *Salvia. Labiatarum Genera et Species*. James Ridgway and Sons, Piccadilly, London.
- Cantino P (1992). Evidence for a polyphyletic origin of the Labiateae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79, 361–379.
- Caruso CM (2006). The ecological genetics of floral traits. *Heredity*, 97, 86–87.
- Claßen-Bockhoff R, Crone M, Baikova E (2004a). Stamen development in *Salvia*: homology reinvestigated. *International Journal of Plant Sciences*, 165, 475–498.
- Claßen-Bockhoff R, Speck T, Tweraser E, Wester P, Thimm S, Reith M (2004b). The staminal lever mechanism in *Salvia* (Lamiaceae): a key innovation for adaptive radiation? *Organisms, Diversity and Evolution*, 4, 189–205.
- Claßen-Bockhoff R, Wester P, Tweraser E (2003). The staminal lever mechanism in *Salvia* (Lamiaceae): a review. *Plant Biology (Stuttgart)*, 5, 33–41.
- Cowley EJ (1982). A revision of *Roscoea* (Zingiberaceae). *Kew Bulletin*, 36, 747–777.
- Dieringer G, Ramamoorthy TP, Tenorio Lezama P (1991). Floral visitors and their behavior to sympatric *Salvia* species (Lamiaceae) in Mexico. *Acta Botanica Mexicana*, 13, 75–83.
- El-Gazzar A, Watson L, Williams W, Lance G (1968). The taxonomy of *Salvia*: a test of two radically different numerical methods. *Journal of the Linnean Society of London, Botany*, 60, 237–250.
- Endress PK (1999). Symmetry in flowers: diversity and evolution. *International Journal of Plant Sciences*, 160 (Suppl.), S3–S23.
- Erwin D (1992). A preliminary classification of evolutionary radiations. *Historical Biology*, 6, 133–147.

- Faegri K, van der Pijl L (1979). *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Fisher RA (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Gao JY (高江云), Xia YM (夏永梅), Huang JY (黄加元), Li QJ (李庆军) (2006). *Gingers of China* (中国姜科花卉). Science Press, Beijing. 24. (in Chinese)
- Gould S (1990). *Wonderful Life: the Burgess Shale and the Nature of History*. W. W. Norton & Company, New York.
- Grant KA, Grant V (1964). Mechanical isolation of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera* (Labiatae). *Evolution*, 18, 196–212.
- Grant V (1994). Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91, 3–10.
- Grant V, Grant KA (1965). *Flower Pollination in the Phlox Family*. Columbia University Press, New York.
- Guerin G (2005). Floral biology of *Hemigenia* and *Microcorys* (Lamiaceae). *Australian Journal of Botany*, 53, 147–162.
- Harder LD, Thomson JD (1989). Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal-pollinated plants. *American Naturalist*, 133, 323–344.
- Harder LD, Wilson WG (1994). Floral evolution and male reproductive success: optimal dispensing schedules for pollen dispersal by animal-pollinated plants. *Evolutionary Ecology*, 8, 542–559.
- Heard S, Hauser D (1995). Key evolutionary innovations and their ecological mechanisms. *Historical Biology*, 10, 151–173.
- Hildebrand F (1865). Ueber die Befruchtung der Salviaarten mit Hilfe von Insekten. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 4, 451–476.
- Himmelbaur W, Stibal E (1932–1934). Entwicklungsrichtungen in der blütenregion der gattung *Salvia* I–III. *Biologia Generalis*, 8, 9, 10, 449–474, 129–150, 17–48.
- Hodges S, Arnold M (1995). Spurring plant diversification: Are floral nectar spurs a key innovation? *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 262, 343–348.
- Holtum R (1950). The Zingiberiaceae of the Malay Peninsula. *The Garden's Bulletin Singapore*, 13, 1–249.
- Huck RB (1992). Overview of pollination biology in the Lamiaceae. In: Harley RM, Reynolds T eds. *Advances in Labiate Science*. Royal Botanic Garden, Kew. 167–181.
- Hunter JP (1998). Key innovations and the ecology of macroevolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 31–36.
- Klinkhamer PGL, deJong TL (1993). Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma. *Oikos*, 66, 180–184.
- Lu T (陆婷), Tan DY (谭敦炎) (2007). Evolutionary implications of pollen presentation schedules in animal-pollinated plants. *Biodiversity Science (生物多样性)*, 15, 673–679.
- (in Chinese with English abstract)
- Luo ZL (罗中莱), Zhang DX (张奠湘) (2005). A review of heteranthery in flowering plants. *Journal of Tropical and Subtropical Botany (热带亚热带植物学报)*, 13, 536–542. (in Chinese with English abstract)
- Lynch R (1882). On a contrivance for cross-fertilisation in *Roscoea purpurea*: with identical reference to the structure of *Salvia Grahamii*. *Journal of the Linnean Society*, 19, 204–206.
- Mabberley DJ (1997). *The Plant-Book* 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Mangaly JK, Sabu M (1993). A taxonomic revision of the south Indian species of *Curcuma* (Zingiberaceae). *Rheedia*, 3, 139–171.
- Mayr E (1982). *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, UK.
- Miyake YC, Sakai S (2005). Effects of number of flowers per raceme and number of racemes in a plant on bumblebee visits and female reproductive success in *Salvia nipponica* (Labiatae). *Ecological Research*, 20, 395–403.
- Ngamriabsakul C (2005). Morphological study of the versatile anther group in the tribe Zingibereae (Zingiberaceae). *Walailak Journal of Science and Technology*, 2, 11–12.
- Ngamriabsakul C, Newman MF, Cronk QCB (2000). Phylogeny and disjunction in *Roscoea* (Zingiberaceae). *Edinburgh Journal of Botany*, 57, 39–61.
- Ohashi K (2002). Consequences of floral complexity for bumblebee-mediated geitonogamous self-pollination in *Salvia nipponica* (Labiatae). *Evolution*, 56, 2414–2423.
- Orr HA (2000). Adaptation and the cost of complexity. *Evolution*, 54, 13–20.
- Rahmanzadeh R, Müller K, Fischer E, Bartels D, Borsch T (2005). The Linderniaceae and Gratiolaceae are further lineages distinct from the Scrophulariaceae (Lamiales). *Plant Biology*, 7, 67–78.
- Reisfield AS (1987). *Systematic Studies in Salvia (Lamiaceae) with Special Emphasis on Subgenus Calosphace Benth. Section Dusenostachys Epling*. PhD dissertation, University of Wisconsin, Madison, USA.
- Reith M, Baumann G, Claßen-Bockhoff R, Speck T (2007). New insights into the functional morphology of the lever mechanism of *Salvia pratensis* (Lamiaceae). *Annals of Botany*, 100, 393–400.
- Reith M, Claßen-Bockhoff R, Speck T (2006). Biomechanics of *Salvia* flowers: the role of lever and flower tube in specialization on pollinators. In: Herrel A, Speck T, Rowe NP eds. *Ecology and Biomechanics: a Mechanical Approach to the Ecology of Animals and Plants*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA. 123–147.
- Ren MX (任明迅) (2008). Stamen fusion in plants: diversity, adaptive significance, and taxonomic implications. *Jour-*

- nal of Systematics and Evolution* (植物分类学报), 46, 452–466. (in Chinese with English abstract)
- Ren MX (任明迅) (2009). Intrafloral stamen differentiations and their adaptive significances. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 33, 222–236. (in Chinese with English abstract)
- Ronse Decraene LP, Smets EF (1992). Complex polyandry in the Magnoliatae: definition, distribution and systematic value. *Nordic Journal of Botany*, 12, 621–649.
- Schlüter D (2000). *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, New York.
- Simpson G (1953). *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, New York.
- Sprengel CK (1793). *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Vieweg, Berlin. (in German)
- Stanton M, Snow A, Handel S (1986). Floral evolution: attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science*, 232, 1625–1627.
- Stebbins GL (1974). *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Belknap (Harvard University), Cambridge, Massachusetts, USA.
- Torchio PF (1974). Mechanisms involved in the pollination of *Penstemon* visited by the masarid wasp, *Pseudomasaris vespoides* (Cresson). *Pan-Pacific Entomologist*, 50, 226–234.
- Troll W (1929). *Roscoea purpurea* Sm., eine Zingiberacee mit Hebelmechanismus in den Blüten. Mit Bemerkungen über die Entfaltungsbewegungen der fertilen Staubblätter von *Salvia*. *Planta*, 7, 1–28. (in German)
- Wagstaff SJ, Hickerson L, Spangler R, Reeves PA, Olmstead RG (1998). Phylogeny in Labiate s.l., inferred from cpDNA sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 209, 265–274.
- Wagstaff SJ, Olmstead RG, Cantino PD (1995). Parsimony analysis of cpDNA restriction site variation in subfamily Nepetoideae (Labiatae). *American Journal of Botany*, 82, 886–892.
- Walker-Larsen J, Harder LD (2000). The evolution of staminodes in angiosperms: patterns of stamen reduction, loss, and functional re-invention 1. *American Journal of Botany*, 87, 1367–1384.
- Walker-Larsen J, Harder LD (2001). Vestigial organs as opportunities for functional innovation: the example of the *Penstemon staminode*. *Evolution*, 55, 477–487.
- Walker JB, Sytsma KJ (2007). Staminal evolution in the genus *Salvia* (Lamiaceae): molecular phylogenetic evidence for multiple origins of the staminal lever. *Annals of Botany*, 100, 375–391.
- Walker JB, Sytsma KJ, Treutlein J, Wink M (2004). *Salvia* (Lamiaceae) is not monophyletic: implications for the systematics, radiation, and ecological specializations of *Salvia* and tribe Mentheae. *American Journal of Botany*, 91, 1115–1125.
- Webb CJ, Lloyd DG (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 24, 163–178.
- Weberling F (1989). *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wester P, Claßen-Bockhoff R (2006a). Bird pollination in South African *Salvia* species. *Flora*, 201, 396–406.
- Wester P, Claßen-Bockhoff R (2006b). Hummingbird pollination in *Salvia haenkei* (Lamiaceae) lacking the typical lever mechanism. *Plant Systematics and Evolution*, 257, 133–146.
- Wester P, Claßen-Bockhoff R (2007). Floral diversity and pollen transfer mechanisms in bird-pollinated *Salvia* species. *Annals of Botany*, 100, 401–421.
- Zhang DY (张大勇) (2004). *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang ZQ, Li QJ (2008). Autonomous selfing provides reproductive assurance in an alpine ginger *Roscoea schneideriana* (Zingiberaceae). *Annals of Botany*, 102, 531–538.
- Zhang ZQ (张志强) (2008). *Reproductive Strategies and Isolation Mechanisms of Roscoea Species (Zingiberaceae)* (象牙参属植物的繁殖策略与生殖隔离机制). PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 王 蔚