

# 植物雄蕊合生的多样性、适应意义及分类学意义初探

任明迅

(中国科学院武汉植物园 武汉 430074)

## Stamen fusion in plants: diversity, adaptive significance, and taxonomic implications

Ming-Xun REN

(Wuhan Botanical Garden/Institute, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China)

**Abstract** Stamen fusion in plants is defined and classified in this paper. Stamen fusion includes both coalescence and cohesion of any part of stamens or the fusion of whole stamens into one or more units. The structure formed by stamen fusion can be further fused with style and a gynostemium is always formed, such as in Aristolochiaceae and Stylidiaceae. Three main types of stamen fusion are identified: filament fusion, anther fusion, and fusion with both filament and anther. Stamen fusion can be found in about 70 families of seed plants and the complex distributions of these types in the different families indicate they had evolved for several times independently in angiosperms. The filament fusion is always found in primitive angiosperms with polypetalous flower, while the anther fusion and fusion with both filament and anther are usually correlated with advanced groups with sympetalous flower (long and narrow floral tube is always presented), which indicates that the different type of stamen fusion may be of adaptive significance with the floral syndrome to promote the plant's fitness through either female or male avenues (pollen receipt or pollen dispersal). The structures and functions of the various types of stamen fusion received little, if any, attentions in experimental studies at present. Theoretically, filament fusion can fix the stamens at the relatively stable positions and make the stamens steady to support the moving pollinators and protect the ovary. Anther fusion can assemble the anthers to the same position and facilitate all the anthers touching the same part of pollinator's body, which can greatly enhance the precision of outcrossing pollination. Fusion with both filament and anther can greatly change the morphology of stamens and level of herkogamy besides the effects caused by filament fusion and anther fusion. In conclusion, the morphology and position of stamens can be changed when the stamens are fused, and the level of herkogamy, interference between female and male organs can be altered greatly, consequently the mating patterns in plant population can be affected. However, the adaptive significances of different types of stamen fusion are still in need of further experimental studies to illuminate the possible functional differences of varied types of stamen fusion. The types of fusions and degrees of fusions could be used as an important character for taxonomic classifications since the structure and morphology of stamens are relatively stable.

**Key words** evolution, floral syndrome, gynostemium, monadelphous stamen, pollination, reproductive ecology, synantherous stamen.

**摘要** 定义并总结了雄蕊合生现象,对雄蕊合生的类型、适应意义、进化及分类学意义进行了初步的讨论和总结。本文定义“雄蕊合生”为,花内雄蕊与雄蕊之间部分或整体的结合生长,既包括愈合与黏合,也包括结合紧密的贴生和靠生。根据雄蕊合生部位的不同,将雄蕊合生分为“花丝合生”、“花药合生”和“花丝花药均合生”等三大类。每一类中还存在着合生程度不同的子类型。雄蕊合生的结构还可能进一步与柱头或花柱合生在一起,形成“合蕊柱”一类的复杂结构。雄蕊合生在裸子植物较进化的科如百岁兰科和买麻藤科中就出现了,在种子植物中集中分布在近50个科内,且从系统关系来看,雄蕊合生各个类型可能发生过多次进化上的反复。在被子植物中,花丝合生类型更多地与较早进化的类群联系在一起,且多出现在离瓣花中;花药合生及花丝花药均合生则较晚进化,多与有着明显花冠筒的合瓣花伴随出现。这暗示着,雄蕊的合生结构有可能与花部其他特征一起影响了植物的繁殖过程,具有一定的适应意义。目前,还没有实验研究针对雄蕊合生各个类型开展实验以揭示其发育机制和适应意义。理论上,花丝合生能增强雄蕊的强度,有时候还形成了围绕子房与花柱的杯状、管状或环状结构,能对子房和花柱有着保护作用且承受传粉者在花内移动的压力;花丝合生还可将雄蕊固定在一个较为稳定的位置,

使得花药接触传粉者身体的部位相对固定, 减少了花粉浪费。花药合生能将花内花药都集中到同一个位置, 花粉接触传粉者身体的同一部位, 从而降低花粉损耗和提高异交授粉的准确性。花丝花药均合生可以同时具有以上两种合生方式的适应意义, 而且还极大改变了雄蕊的结构与空间位置, 改变了花药与柱头之间的空间位置(雌雄异位), 对花内自交可能性和雌雄功能干扰有着潜在的影响。雄蕊合生各个类型的适应意义及其对访花者类型与行为和植物繁殖策略的影响, 还需要开展实验进行针对性的研究。由于雄蕊形态与结构较为稳定, 雄蕊合生的不同方式以及合生程度可以作为科与种的分类参考。

**关键词** 进化; 花部综合征; 合蕊柱; 单体雄蕊; 传粉; 繁殖生态学; 聚药雄蕊

自然界72%以上的种子植物都是雌雄同花(Hermaphroditism), 一朵花既可以通过受粉(雌蕊接受花粉, 生产种子), 又可以通过散粉(雄蕊散发花粉与胚珠结合产生种子)来实现个体的适合度(fitness)。在提高受粉和散粉效率的选择压力下, 雄蕊和雌蕊的形态与结构都表现出了相应的适应。两相比较, 雌蕊的变化很多, 在物种之间以及物种之内都有着千姿百态的变化, 成为很多研究的焦点(Darwin, 1877; Barrett et al., 2000; Barrett, 2002a, 2004), 而雄蕊的变化相对有限得多, 受到了研究者的冷落(Barrett et al., 2000)。

近年来, 人们逐渐发现, 花通过散粉实现的雄性功能在塑造花部综合征(floral syndrome)上也起着重要作用(Bell, 1985; Stanton et al., 1986; Harder & Barrett, 1993; Barrett, 2002a, b, 2003), 国内的植物繁殖生态学研究领域也出现了强调花的雄性功能的呼声(张大勇, 2004), 并得到越来越多的理论和实验研究的证实(Barrett, 2003, 2004; 张大勇, 姜新华, 2001; 张大勇, 2004)。人们已经认识到, 只有综合考虑花的雌性和雄性功能才能更全面更合理地解释花部综合征的多样性、适应意义与进化。

在强调花的雄性功能的时候, 雄性器官——雄蕊(stamen)本身的结构和形态变化是一个值得注意的问题。在绝大多数种子植物中, 雄蕊数目众多、形态一致且相互分离, 而某些植物的花内雄蕊则表现出了一些变化, 如雄蕊长短不一的四强雄蕊(十字花科Cruciferae)和二强雄蕊(唇形科Labiatae和玄参科Scrophulariaceae等)、退化雄蕊(staminode。Walker-Larsen & Harder, 2000)、花内雄蕊在形态与功能上的分化(Darwin, 1877; Jesson & Barrett, 2002)、种内雄蕊数目变异(Tucker & Bernhardt, 2003)等现象。另外一种发生频率也很高、显著改变了雄蕊形态和结构的现象却很少受到关注: 雄蕊合生(Stamen fusion)。雄蕊合生的方式和类型多种多样, 稳定地分布于种子植物许多不同的科中, 因此可能有着一定的适应意义。由于极少受到关注和缺

乏针对性的实验研究, 雄蕊合生的类型、形态发育、适应意义与进化等各方面还没有一个系统的认识。本文试图总结雄蕊合生的主要类型及其系统分布, 对这一特殊结构的适应意义、进化及其分类学意义等方面进行初步的分析和总结, 为今后开展有关实验研究提供参考。

## 1 雄蕊合生的基本类型及其系统分布

本文定义“雄蕊合生”为: 花内雄蕊与雄蕊之间的结合生长, 这种结合生长既包括结合程度很高的黏合与愈合(coalescence或unite), 也包括合生程度较小的紧密贴生和靠生(cohesion或adhesion)。雄蕊的合生方式变化较大, 可能是雄蕊的整体联合, 又可能是花丝或花药的局部结合; 既可能是花内整个雄蕊群合生在一起(多通过花丝的合生), 也可能是分别联合成多个相等或不等的单体。从雄蕊各个部位的功能和对繁殖成效的影响程度来看, 生殖细胞所在的花药的合生很可能与花药支撑物——花丝的合生不一样。从客观情况来看, 花丝的合生(花药离生)、花药的合生(花丝离生)以及花丝和花药同时合生的情形差异显著。因此, 本文按照合生部位的不同将雄蕊合生分为三大类: 花丝合生、花药合生和花丝花药均合生。每一类中还可以根据合生程度及是否与其他部位进一步合生而细分成不同类型(图1, 表1)。

雄蕊的合生现象分布较广, 在被子植物原始和较进化类群中都发现了雄蕊合生的不同类型, 甚至在裸子植物较进化的类群如麻黄科Ephedraceae、买麻藤科Gnetaceae和百岁兰科Welwitschiaceae等中也大量出现了小孢子叶(雄蕊)的花丝合生(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1978)。据本文的初步统计, 雄蕊合生现象在约70个科内出现, 大量集中分布于近50多个科中(表1)。其中, 典型的花丝合生现象(花丝有明显的合生部分)集中出现在锦葵科

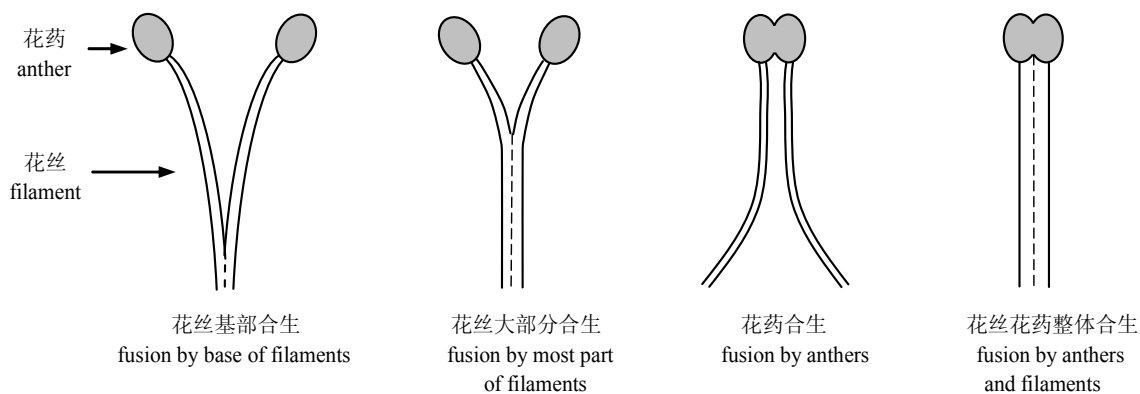


图1 雄蕊合生的4种典型类型 具体形态特征和其他变型见正文。  
Fig. 1. Four typical types of stamen fusion. See text for the details and other types.

Malvaceae、远志科Polygalaceae、山茶科Theaceae、安息香科Styracaceae、假叶树科Ruscaceae、楝科Meliaceae、玉蕊科Lecythidaceae、五味子科Schisandraceae、豆科Fabaceae、荷包牡丹科(紫堇科, Fumariaceae)、芸香科Rutaceae、亚麻科Linaceae和麻黄科等。花药合生现象集中出现在菊科Asteraceae、尾瓣花科Goupiaceae、堇菜科Violaceae、金鱼藻科Ceratophyllaceae、葫芦科Cucurbitaceae、爵床科Acanthaceae、苦苣苔科Gesneriaceae、夹竹桃科Apocynaceae (含萝藦亚科Asclepiadoideae, 即原萝藦科Asclepiadaceae)等。花丝和花药均合生的情况大量出现在肉豆蔻科Myristicaceae、大花草科Rafflesiaceae、凤仙花科Balsaminaceae、金粟兰科Chloranthaceae、蛇菰科Balanophoraceae、半边莲科Lobeliaceae以及买麻藤科等植物中。在花柱草科Stylidiaceae、马兜铃科Aristolochiaceae和萝藦亚科大部分植物中,花丝和花药合生程度很大几乎是雄蕊的整体完全合生且合生结构进一步与柱头或花柱合生在一起,形成类似兰科合蕊柱的柱状结构(图1,表1)。

### 1.1 花丝合生

雄蕊之间通过花丝合生在一起,花药相互分离。这一合生方式是雄蕊合生中分布最广的合生方式,出现在约40个科中(表1)。根据花丝合生程度的不同,可以细分为“花丝基部或中下部合生”和“花丝整体或大部分合生”两种类型。后者还可以根据合生结构的数量细分为:单体雄蕊(monadelphous stamen)、二体雄蕊(diadelphous stamen)、三体雄蕊(triadelphous stamen)和多体雄蕊(polyadelphous

stamen)(Harris & Harris, 1994)。

“花丝基部或中下部合生”这一合生方式的合生程度较低,雄蕊之间只通过花丝的基础或下部(不超过花丝的一半)相互结合生长成一体,而花丝中上部及花药都彼此分离。如豆科的合欢*Albizzia julibrissin* Durazz.,其数量极多的雄蕊花丝可长达5 cm以上,只通过基部0.5 cm长的区域合生在一起(任明迅,个人观察)。锦葵科的木棉亚科Bombacoideae(也作木棉科Bombacaceae(冯国楣,1984a),本文根据APGII(2003)将木棉科划入锦葵科作亚科处理)中的花丝合生方式比较多变,大多数植物中众多的雄蕊往往通过花丝基部合生成管状,雄蕊管上部分离成多束(常为5束),每束顶端再分离为多数花丝(如瓜粟属*Pachira* Aubl.、木棉属*Bombax* L.、榴莲属*Durio* Adans.和吉贝属*Ceiba* Mill.);而在猴面包树属*Adansonia* L.是花丝大部合生形成一高管,上部稍分离;在轻木属*Ochroma* Sw.中则是花丝整体合生,没有分离的花丝部分(冯国楣,1984a)。

亲缘关系极近的亚麻科、粘木科Ixonanthaceae和古柯科Erythroxylaceae植物的花丝下部也都合生成明显的杯状或环状,围绕子房(徐朗然,黄成就,1998a, b)。其中,亚麻科和古柯科植物还具有二型花柱(distyly)的特殊繁育系统(Barrett et al., 2000; 徐朗然,黄成就,1998a, b),即同种植物有2种不同的花型,一种花型具有长花柱、短雄蕊,另一个花型具短花柱、长雄蕊;柱头和花药位置在两花型之间存在着交互对应的关系(Barrett et al., 2000; 任明迅,张大勇,2004)。兰科Orchidaceae三蕊兰属*Newwiedia* Bl.以及胡椒科Piperaceae大部分植物的

表1 雄蕊合生的方式及其系统分布

Table 1 The main types of stamen fusion and their systematic distributions

合生方式 Types of stamen fusion	主要的系统分布 Systematic distribution
1 花丝合生 Fusion by filaments (with discrete anthers)	
1.1 花丝基部合生 Fused by the base of filaments	山茶科Theaceae, 百岁兰科Welwitschiaceae, 胡椒科Piperaceae, 玉蕊科Lecythidaceae, 粘木科Ixonanthaceae, 古柯科Erythroxylaceae, 亚麻科Linaceae, 安息香科Styracaceae, 爵床科Acanthaceae, 山矾科Symplocaceae, 葫芦科Cucurbitaceae, 牛栓藤科Connaraceae, 苋科Amaranthaceae, 紫茉莉科Nyctaginaceae, 金虎尾科Malpighiaceae (翅实藤属 <i>Rhyssopterys</i> (Bl.) A. Juss., 金虎尾属 <i>Malpighia</i> L.), 酢浆草科Oxalidaceae (阳桃属 <i>Averrhoa</i> L.), 紫金牛科Myrsinaceae (桐花树属 <i>Aegiceras</i> Gaertn.), 怪柳科Tamaricaceae (水柏枝属 <i>Myricaria</i> Desv.), 石蒜科Amaryllidaceae (全能花属 <i>Pancratium</i> L.), 椴树科Tiliaceae (柄翅果属 <i>Burretiodendron</i> Rehd.)
1.2 花丝大部合生 Fused by most parts of filaments	锦葵科Malvaceae, 远志科Polygalaceae, 天南星科Araceae, 竹芋科Marantaceae, 假叶树科Ruscaceae, 五味子科Schisandraceae, 麻黄科Ephedraceae, 白樟科Canellaceae, 香蒲科Typhaceae, 买麻藤科Gnetaceae, 杜仲科Eucommiaceae, 楝科Meliaceae, 兰科Orchidaceae (三蕊兰属 <i>Newwiedia</i> Bl., 拟兰属 <i>Apostasia</i> Bl. etc.), 防己科Menispermaceae, 木通科Lardizabalaceae, 葫芦科Cucurbitaceae, 大花草科Rafflesiaceae, 肉豆蔻科Rafflesiaceae (寄生花属 <i>Sapria</i> Griff.), 肉豆蔻科Myristicaceae (红光树属 <i>Knema</i> Lour.)
1.2.1 单体雄蕊 Monadelphous stamen	
1.2.2 二体雄蕊 Diadelphous stamen	豆科Fabaceae, 荷包牡丹科Fumariaceae, 麻黄科Ephedraceae, 苋科Amaranthaceae ( <i>Gomphrena</i> L.), 葫芦科Cucurbitaceae, 大花草科Rafflesiaceae, 鸢尾科Iridaceae (虎皮花属 <i>Tigridia</i> Juss.), 川苔草科Podostemaceae (水石衣属 <i>Hydrobryum</i> Endl.)
1.2.3 三体雄蕊 Triadelphous stamen	葫芦科Cucurbitaceae, 藤黄科Clusiaceae
1.2.4 多体雄蕊 Polyadelphous stamen	瓶子草科Sarraceniaceae, 大戟科Euphorbiaceae, 山茶科Theaceae, 锦葵科Malvaceae (榴莲属 <i>Durio</i> Adans.)
2 花药合生 Fusion by anthers (with discrete filaments)	
2.1 花药成对合生 Fused in pairs	苦苣苔科Gesneriaceae, 爵床科Acanthaceae, 马鞭草科Verbenaceae, 角胡麻科Martyniaceae, 玄参科Scrophulariaceae (母草属 <i>Lindernia</i> All., 蝴蝶草属 <i>Torenia</i> L., 柳穿鱼属 <i>Linaria</i> Mill.)
2.2 所有花药合生形成聚药雄蕊 Fused by all the anthers (synantherous)	菊科Asteraceae, 堇菜科Violaceae, 香茜科Carlemanniaceae, 凤仙花科Balsaminaceae, 尾瓣花科Goupiaceae, 蛇菰科Balanophoraceae, 金鱼藻科Ceratophyllaceae, 葫芦科Cucurbitaceae, 榭寄生科Viscaceae, 防己科Menispermaceae, 越桔科Vacciniaceae, 茄科Solanaceae (茄属 <i>Solanum</i> L., 番茄属 <i>Lycopersicon</i> Mill.), 苦苣苔科Gesneriaceae (十字苣苔属 <i>Stauranthera</i> Benth., 横蒴苣苔属 <i>Beccarinda</i> Kuntze), 玄参科Scrophulariaceae (鼻花属 <i>Rhinanthus</i> L., 山罗花属 <i>Melampyrum</i> L., 小米草属 <i>Euphrasia</i> L.)
2.3 花药合生且与柱头贴生 Fused anthers adhered to stigma	夹竹桃科Apocynaceae (杠柳亚科所有属all genera of Periplocoideae, 夹竹桃亚科的鹿角藤属 <i>Chonemorpha</i> G. Don)
3 花丝和花药同时合生 Fusion by anthers and filaments	
3.1 花药合生, 花丝部分合生 Anther fused, with filament partly fused	半边莲科Lobeliaceae, 凤仙花科Balsaminaceae
3.2 花丝合生, 花药成对合生 Filament fused, with anthers fused in pairs	爵床科Acanthaceae (板蓝属 <i>Baphicacanthus</i> Bremek.)
3.3 花丝和花药同时合生(雄蕊整体合生) Stamens totally fused	葫芦科Cucurbitaceae, 大花草科Rafflesiaceae, 防己科Menispermaceae, 肉豆蔻科Myristicaceae, 金粟兰科Chloranthaceae, 蛇菰科Balanophoraceae, 买麻藤科Gnetaceae
3.4 雄蕊整体合生并与雌蕊合生 Stamens totally fused and united with pistil	花柱草科Stylidiaceae, 马兜铃科Aristolochiaceae, 夹竹桃科Apocynaceae (萝藦亚科Asclepiadoideae)

花丝合生部分还与花柱进一步合生在一起(郎楷永等, 1999), 可以被看成是兰科中雌蕊与雄蕊整体合生形成“合蕊柱”的一个过渡类型。

爵床科(具二强雄蕊)大部分植物的花丝基部合生情况比较特殊: 4雄蕊的花丝基部成对分别合生(Manktelo, 2000; 胡嘉琪等, 2002)。爵床科马蓝属*Pteracanthus* (Nees) Bremek.植物的4雄蕊花丝分离

较大, 但基部通过薄膜相连。这种通过花丝基部薄膜形成的花丝合生现象也出现在石蒜科Amaryllidaceae常见观赏植物水鬼蕉*Hymenocallis littoratis* (Jacq.) Salisb.: 水鬼蕉花丝下端通过裙褶一样的膜状结构联合在一起, 形成一长约2.5 cm的钟形或阔漏斗形“雄蕊杯”(假副花冠)(中国植物志编辑委员会, 1985)。

花丝整体或大部合生情况比较复杂,可以是花内整个雄蕊群联合成一个单体(单体雄蕊),也可能是分别联合成两个单体或多个(三个或更多)相等或不等单体。单体雄蕊集中出现在锦葵科、远志科、假叶树科、肉豆蔻科、楝科、竹芋科Marantaceae以及防己科Menispermaceae等中(表1)。单体雄蕊通常是一个圆筒状的雄蕊管(staminal tube),环绕在花柱的外侧(不与花柱贴近)。锦葵科的单体雄蕊形态结构比较特殊,合生的雄蕊管进一步紧抱花柱,使得花药位于柱头的正下方(有些研究只把这一类型视为单体雄蕊)(冯国楣,1984b)。在单性花(雄花)中,单体雄蕊可能形成一个柱状的“雄蕊柱”,如天南星科Araceae和防己科等部分植物中的情形(李恒,1979;刘玉壶,1996),在肉豆蔻科中,单体雄蕊的外形变化很大,呈现柱状、盾状盘或球状等多种形态(蒋英,李秉滔,1979)。

百合科Liliaceae中的花丝合生现象大量出现在球子草属*Peliosanthes* Andr.和油点草属*Tricyrtis* Wall.中,且形成的花丝合生结构非常独特:球子草属中的花丝合生成肉质内弯的环(副花冠),并贴生于花被;油点草属中的花丝扁平,下部靠合成筒(汪发缙,唐进,1980)。与百合科亲缘关系很近的菝葜科Smilacaceae植物则多是由花丝合生长短不一的筒状(汪发缙,唐进,1980)。

在有些植物中,退化雄蕊(staminode)也可能合生成一个单体。如,竹芋科有4—2枚退化雄蕊常合生成一雄蕊管(吴德邻,1981a)。假叶树科假叶树属*Ruscus* L.植物为雌雄异株,雌花和雄花都存在着花丝的整体合生:雄花的3枚雄蕊花丝合生成短管;雌花中的退化雄蕊合生成杯状体(Endress, 1994; Rudall & Campbell, 1999)。在姜科Zingiberaceae植物中,退化雄蕊有4或2个,外轮2枚退化雄蕊合生成瓣状位于花两侧或无,内轮2枚退化雄蕊合生成十分显著而美丽的唇瓣(吴德邻,1981b)。闭鞘姜科Costaceae中5个退化雄蕊合生成宽大的唇瓣,利于访花昆虫着陆(Endress, 1994)。锦葵科梧桐亚科Sterculiadeae(也作梧桐科Sterculiaceae(冯国楣,1984c)。本文根据APGII(2003)将梧桐科划入锦葵科作亚科处理)刺果藤属*Byttneria* Loefl.植物也存在着退化雄蕊的合生现象(冯国楣,1984c)。

二体雄蕊主要集中出现在豆科和荷包牡丹科中。豆科的二体雄蕊广为人知(陈德昭,1988),其10

个雄蕊大多9个合生、另1个离生;偶尔出现5个与5个合生成相等的两个单体(陈德昭,1988; Tucker, 2006)。荷包牡丹科植物具6雄蕊,每3个形成一个单体,因此两个单体是完全相等的。二体雄蕊还出现在葫芦科、金虎尾科Malpighiaceae、大花草科、木通科Lardizabalaceae、苋科Amaranthaceae、鸢尾科Iridaceae等的部分植物中(表1)。

某些植物中的雄蕊群会通过花丝合生成3个单体,形成三体雄蕊。葫芦科部分植物为雄蕊5,而大多数植物如罗汉果属*Siraitia* Merr.和佛手瓜属*Sechium* P. Browne均为3个雄蕊,实际上,这3个雄蕊是5个雄蕊通过两两合生、另一个离生而形成的三体雄蕊(路安民,陈书坤,1986)。藤黄科Clusiaceae的小连翘*Hypericum erectum* Thunb. ex Murray也具三体雄蕊(Dunthorn, 2004)。

有些植物中的雄蕊群分别合生成4或5束。藤黄科植物除了小连翘为三体雄蕊外,金丝桃属*Hypericum* L.植物如黄海棠*H. ascyron* L.和金丝桃*H. chinense* L.的雄蕊群大都形成5或4个单体(Dunthorn, 2004)。另外也有一些植物花内雄蕊数量众多,只有部分雄蕊合生,其余雄蕊散生,使得花内雄蕊群形成了更多的单体。瓶子草科Sarraceniaceae的雄蕊就通过花丝合生成10体;大戟科Euphorbiaceae异萼木属*Dimorphocalyx* Thw.和东京桐属*Deutzianthus* Gagnep.植物,雄蕊10—20枚,排成数轮,最外轮5枚的花丝分离,其余合生成短柱状;东京桐属只有东京桐*Deutzianthus tonkinensis* Gagnep. 1种,该植物雄蕊7,2列,外面5枚与花瓣对生,分离,中央2枚花丝粘合成中部(丘华兴,1996)。与大戟科的内轮雄蕊合生、外轮雄蕊离生不同,蓼科Polygonaceae和山茶科中的多体雄蕊则是由外轮雄蕊合生、内轮雄蕊离生而形成。如山茶科山茶属*Camellia* L.的植物雄蕊多数,内轮5—12雄蕊均离生,外轮雄蕊花丝合生成或长或短的筒(张宏达,任善湘,1998)。蓼科大黄属*Rheum* L.植物有雄蕊9,3个离生的雄蕊在内轮,位于外轮的6雄蕊两两合生;蓼属也是外轮5雄蕊两两合生,其余雄蕊离生(李安仁,1998)。

## 1.2 花药合生

雄蕊之间通过花药合生在一起,花丝相互分离。这种合生方式在近20个科中被发现(表1)。花药合生可能是花药的分别合生(通常是两个成对地合

生),也可能是整个雄蕊群的花药都合生在一起(聚药雄蕊, synantherous stamen)。聚药雄蕊在某些植物如夹竹桃科的杠柳亚科Periplocoideae和夹竹桃亚科Apocynoideae部分植物中还可能进一步与花柱或柱头粘生在一起(广东农林学院, 1977)。

花药的成对合生集中出现在具二强雄蕊的苦苣苔科、爵床科、紫葳科Bignoniaceae、玄参科、马鞭草科Verbenaceae和胡麻科等中,由两个长雄蕊和两个短雄蕊的花药分别成对合生。苦苣苔科的大部分属如紫花苣苔属*Loxostigma* Clarke、金盏苣苔属*Isometrum* Craib、大苞苣苔属*Anna* Pellegr.等都存在这种花药成对合生的现象,但在部分植物如石蝴蝶属*Petrocosmea* Oliv.和后蕊苣苔属*Opithandra* Burttt中,只有较长的一对合生,另一对不合生或者退化(王文采, 1990)。紫葳科大部分植物,如常见观赏植物凌霄*Campsis grandiflora* (Thunb.) Schum.和厚萼凌霄*C. radicans* (L.) Seem.,就是花药两两成对靠拢并合,较长的一对花药与柱头靠拢,另一对位置较低,远离柱头。

聚药雄蕊集中出现在菊科、堇菜科、蛇菰科Balanophoraceae、香茜科Carlemanniaceae、凤仙花科和半边莲科中,在葫芦科、茄科Solanaceae、苦苣苔科、紫草科Boraginaceae、防己科(轮环藤属*Cyclea* Arn. ex Wight、千金藤属*Stephania* Lour.与崖爬藤属*Albertisia* Becc.)、百合科沿阶草属*Ophiopogon* Ker-Gawl.等部分植物中也有存在。聚药雄蕊的合生花药大多形成“花药筒”,紧贴花柱并往往将柱头包围在花药筒内,如菊科、凤仙花科、半边莲科和苦苣苔科苦苣苔属。已有的研究发现,菊科、凤仙花科和半边莲科等植物中的聚药雄蕊通常都是雌雄异熟(dichogamy, Lloyd & Webb, 1986; 白伟宁, 张大勇, 2004)且往往是雄性先成熟(花药散粉),之后柱头才成熟变成可授。以菊科和半边莲科的聚药雄蕊为例,合生的花药向内开裂,使得花粉粒集中散落在花药筒内。当昆虫来访时,引起花丝收缩或花柱伸长,将花粉从花药筒内推出。花粉散发之后,雌蕊才开始成熟并逐渐伸长,最后使得柱头伸出花药筒外,柱头裂片展平(洪德元, 1983a)。

在一些植物中,聚药雄蕊合生程度较低,仅仅是花药的紧密靠合在一起,如堇菜科、苦苣苔科横蒴苣苔属*Beccarinda* Kuntze和十字苣苔属*Stauranthera* Benth. (王文采, 1990)、百合科沿阶草

属(汪发缙, 唐进, 1980)以及紫草科滇紫草属*Antiotrema* Hand.-Mazz. (孔宪武, 王文采, 1989)。防己科植物为单性花,雄花中的聚药雄蕊多为花药紧密簇生形成不规则的球体,位于合生花丝形成的肉质联合体顶端(刘玉壶, 1996)。这些植物的花药合生的紧密程度虽然不如典型的聚药雄蕊那么高,但也都使得花内花药和花粉都统一处于同一位置,在繁殖生态学过程中可能具有相似的适应机制。

### 1.3 花丝与花药均合生

在有些植物中,花内雄蕊与雌蕊之间既通过花丝又通过花药相互联合生长。这一类型是雄蕊合生中合生程度最大的一类,对雄蕊的形态结构改变最大,往往在花内形成了形态多样的明显的单体结构(雄花中,如肉豆蔻科和防己科)(蒋英, 李秉滔, 1979; 刘玉壶, 1996)或紧抱花柱与柱头的圆筒状结构(两性花中,如凤仙花科和半边莲科植物)(洪德元, 1983a; 陈艺林, 2001)。

花丝和花药的同时合生,并不一定是完全地合生,可能是花丝合生程度较低,也可能是花药的合生程度低。如凤仙花科中,花药整体合生,但花丝之间往往只通过上部合生在一起,花丝大部分仍然离生(陈艺林, 2001)。半边莲科植物也是花药完全合生形成花药管,花丝则只通过花丝中上部或与花药临近的花丝顶部合生在一起,整个合生部分形成一个“雄蕊筒”包围花柱(洪德元, 1983a)。这两者都可以被看成是花丝也有合生的“聚药雄蕊”。而在爵床科板蓝属*Baphicacanthus* Bremek.中,4雄蕊的花丝基部整体合生,但是花药仅成对合生(胡嘉琪等, 2002)。

如果花内雄蕊群的花丝和花药都完全合生在一起,这种情况可被称为“雄蕊的整体合生”(图1的第4种)。雄蕊的整体合生多出现在单性的雄花中,集中出现在金粟兰科、肉豆蔻科、防己科、大花草科、蛇菰科等被子植物科中,在裸子植物买麻藤科的闭苞买麻藤*Gnetum cleistostachyum* C. Y. Cheng和小叶买麻藤*G. parvifolium* (Warb.) C. Y. Cheng ex Chun中也有分布(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1978)。大花草科帽蕊草属*Mitrastemon* Makino植物为两性花,雄蕊整体合生成筒包围着花柱;寄生花属植物为单性花,雄蕊整体合生成一个细长的雄蕊柱,柱顶杯状,20枚花药环生于杯状体下方(丘华兴, 林有润, 1988a)。

在某些植物中,整体合生的雄蕊还可能进一步与花柱、花被结合成更为复杂的结构。如花柱草科中的2个雄蕊合生后与花柱也完全合生在一起(洪德元, 1983b)、马兜铃科众多的雄蕊花丝与花柱合生在一起,花药紧密靠合环生于柱状结构的顶端(丘华兴, 林有润, 1988b); 萝藦亚科的花丝合生成基部有蜜腺的短而肥厚的单体雄蕊(通常称为“合蕊冠” gynostegium), 合蕊冠往往还贴生于花柱周围, 并通过相互靠合的花药与膨大的柱头贴生, 形成与兰科植物合蕊柱(gynostemium或column)十分相似的柱状结构(广东农林学院, 1977)。

#### 1.4 雄蕊合生与雌雄蕊柄、合蕊柱的比较

雄蕊合生, 尤其是雄蕊的整体合生及其与花柱的进一步合生往往在花内形成了一个柱状结构。在外形上, 这种结构与兰科中的合蕊柱(gynostemium)非常相似, 也与雌雄蕊柄(androgynophore, 主要分布在西番莲科Passifloraceae、白花菜科Capparaceae和锦葵科的梧桐亚科)容易混淆。事实上, 马兜铃科、花柱草科等植物中合生的雄蕊与花柱进一步合生形成的结构也常被称为“合蕊柱”(洪德元, 1983b; 丘华兴, 林有润, 1988b)。但是, 从发育机制和结构的细节上来看, 三者是有区别的。

雌雄蕊柄是着生雄蕊和雌蕊的一个柄状结构, 实际上是子房柄延伸形成的结构(Harris & Harris, 1994), 雄蕊和雌蕊着生于柄的末端。雌雄蕊柄上的雄蕊通常不合生, 但是在锦葵科梧桐亚科中, 雌雄蕊柄上的雄蕊花丝合生, 且类型多变(冯国楣, 1984c)。某些植物中的雌雄蕊柄是合生的花丝与子房柄进一步合生而形成的, 如梧桐亚科梭罗树属 *Reevesia* Lindl. 和鹧鸪麻属 *Kleinhovia* L. 中的情况(冯国楣, 1984c)。

兰科植物大多只有1个发育雄蕊, 不存在雄蕊合生现象, 其合蕊柱是单独的雄蕊与花柱、柱头直接完全合生而成, 只有在具3雄蕊的三蕊兰属和拟兰属 *Apostasia* Bl. 植物、2个发育雄蕊的兜兰属 *Paphiopedilum* Pfitz. 植物中的合蕊柱是由合生雄蕊与花柱进一步合生而成的(郎楷永等, 1999; Bonatti et al., 2006)。而在花柱草科、马兜铃科和萝藦亚科等植物中, 合蕊柱是由整体合生的多个雄蕊与花柱进一步合生而来。

在形态结构上, 花柱草科、马兜铃科和萝藦亚科的合蕊柱有多个粘生的花药围绕在通常膨大的

柱头四周, 而兰科合蕊柱的花药紧靠在柱头的上方或左右两侧(兜兰属), 之间通过蕊喙(Rostellum)隔开; 或花药和部分花丝离生于花柱(三蕊兰属和拟兰属)(郎楷永等, 1999; Luo & Chen, 2000)。兰科植物的合蕊柱大多呈直立长条; 其他植物中, 雄蕊合生之后再与花柱合生形成的合蕊柱往往肥厚粗矮, 外形不甚规则。

## 2 雄蕊合生的适应意义

雄蕊的合生类型多种多样, 每个类型在其所在类群中的分布是非常稳定的, 因此可能有着一定的遗传和发育基础。由于雄蕊的变化在发育机制上难以实现(Barrett et al., 2000; Scott et al., 2004), 像雄蕊合生这样稳定存在的性状很可能有着一定的适应意义才可能被选择保留并进化出一定的多样性。然而, 尽管人们对雄蕊合生的某些类型如锦葵科的单体雄蕊、豆科的二体雄蕊、菊科的聚药雄蕊等比较熟悉(冯国楣, 1984b; 陈德昭, 1988; Mani & Saravanan, 1999), 却很少有专门的实验研究探讨其适应意义——更不说鲜为人知的其他类型了。因此, 目前还很难对雄蕊合生的功能与适应意义给出一个全面、准确的解释。本文尝试结合部分合生类型的研究结论、有关花部综合征的实验研究以及理论推测, 对这一特殊结构的功能与适应意义作一个初步的揭示, 希望为今后的相关研究尤其是实验研究提供参考。

### 2.1 花丝合生的适应意义

目前, 直接针对花丝合生适应意义的实验研究还未见报道, 但有部分研究对于具有花丝合生现象的植物的繁殖生态学过程开展了一些初步研究。Ruan 等(2005)对具有单体雄蕊的海滨锦葵 *Kosteletzkya virginica* (L.) Presl. 的花内雌蕊与雄蕊的空间距离(雌雄异位)(Herkogamy, Webb & Lloyd, 1986; 任明迅, 张大勇, 2004)与分叉柱头的运动现象进行了实验研究。他们认为, 海滨锦葵中的单体雄蕊降低了自花授粉和雌雄功能的干扰, 而且还可能通过柱头分叉的运动在花后期降低了雌雄异位程度, 实行延迟自交。任明迅和张大勇(2004)还认为, 单体雄蕊也可能通过花丝紧密合生形成强度较大的结构, 对包围在其中的花柱具有一定的保护作用, 可以更好地承受访花昆虫移动造成的压力, 使

得雌雄异位程度和花药接触传粉者身体的部位保持了相对稳定, 提高了传粉和授粉准确性。

豆科中的二体雄蕊多是9+1, 即9枚雄蕊合生在一起, 而有1枚雄蕊离生。Foerste (1888)认为, 这1枚雄蕊的离生是着生蜜腺造成的结构上的原因而导致。9枚雄蕊合生在一起, 形成了较为坚固的结构, 与龙骨瓣一起承受了传粉者降落和采蜜时产生的压力(Foerste, 1888)。

花丝合生还可能使得花丝形态与空间位置发生改变, 也因此可能改变了花内自交的潜在可能性和传粉授粉之间的相互干扰程度, 进而在一定程度上影响到自花花粉的散发和外来花粉的接受。此外, 二体雄蕊、三体雄蕊以及多体雄蕊在花内形成了长短不一的雄蕊单体和不同的花药位置, 提高了对多种传粉者、不同访花行为的适应。在三型花柱(tristyly)中的研究证实了花内的长雄蕊通常具有较高的花粉散发率, 短雄蕊的花粉散发则在很大程度上决定于传粉者类型和行为(Harder & Barrett, 1993), Kudo (2003)对十字花科四强雄蕊的研究也发现, 四强雄蕊中4个长雄蕊通过接触传粉者部位的不同而调节着花粉的输出率, 而短雄蕊显著提高了大黄蜂一类传粉者的访花时间。这说明, 形成了多个单体和多个花药位置的二体雄蕊、三体雄蕊以及多体雄蕊有可能也通过类似途径对植物的繁殖策略造成了深远的影响。但是, 其中的具体机制还尚待揭示。

总的来说, 花丝合生的主要适应意义可能表现在以下几个方面: 形成强硬的结构对子房和花柱起着一定的保护作用; 能支撑访花者并承受访花者移动造成的压力, 固定雄蕊位置和雌雄异位程度从而降低了雌雄蕊间的相互干扰; 能在一定程度上影响雌雄异位的程度从而对自交水平和雌雄功能干扰程度有着一定影响。但这些仅在部分植物中得到了研究和揭示, 还需要更多的严谨实验来验证这一适应意义的普遍性, 以及花丝合生可能的其他的适应意义。

## 2.2 花药合生的适应意义

典型的花药合生现象(聚药雄蕊)集中出现在菊科植物中, 合生的花药形成“花药筒”, 所有花药都向花药筒内开裂释放花粉, 使得花粉粒聚集于花药筒内。有文献指出, 在传粉者到达的时候, 位于花药筒之内的花柱与柱头伸长或者雄蕊的花丝收

缩, 使得花粉粒推出花药筒, 粘到传粉者身体的同一部位(Mani & Saravanan, 1999)。半边莲科植物的花药合生也形成与菊科植物类似的花药筒, 通过花柱伸长将花药筒内的花粉推出(洪德元, 1983a)。可见, 聚药雄蕊有可能通过花内花药都聚集在同一个位置, 保证了花粉(雄性生殖细胞)位于花内的某一确定位置并接触到传粉者身体的同一部位, 降低了花粉浪费, 提高了异交授粉的准确性。当然, 这还需要进一步严谨的实验研究来证实, 尤其是对菊科和半边莲科以外的植物的聚药雄蕊的适应意义还有待针对性的实验研究和总结。

花药成对合生现象的适应意义还没有直接的实验研究。从花药成对合生现象来看, 成对合生的花药通常是其中一对紧靠柱头位置, 另一对则远离柱头; 而且与柱头紧靠的成对花药通常与柱头成熟程度是错开的(雌雄异熟), 避免了花内自交与雌雄功能的相互干扰。在唇形科植物*Brunella vulgaris* L.中, 成对合生的长雄蕊还会在散粉之后分离, 似乎是为了避免与柱头的接触(Foerste, 1888), 这也反过来说明, 花药的成对合生可能主要是为了促进花粉的散发。玄参科植物*Mimulus aurantiacus* L.中的4雄蕊花药成对合生, 成对合生的花药成熟时间(散粉)比柱头可受性时间要晚1天, 而且二裂的柱头能在传粉者接触之后快速闭合(Fetscher & Kohn, 1999)。Fetscher和Kohn (1999)、Fetscher (2001)通过人为控制柱头裂片开合与否的实验发现, 柱头裂片在传粉者接触之后马上闭合的现象主要是降低了柱头裂片对下方合生花药的物理阻碍, 使得传粉者能更好地接触到合生的花药, 保证了自花花粉的向外散布。从花药合生的角度来看, 在这种花冠筒狭小、柱头裂片宽大的花内, 如果没有花药的合生, 很难在传粉者移动范围有限的情况下将花粉有效散布出去。因此, 花药合生可能通过将花药集中在一个易于被访花者接触的位置, 提高了花粉散布效率。Yang等(2004)对花药成对靠合生长的紫葳科植物美国凌霄柱头开合行为的实验研究也发现, 这种柱头开合现象主要促进了自花花粉的散发, 而不是避免自交的异交机制。在这些具有柱头运动且雌雄异熟的植物中, 往往都伴随着细长的花冠筒和花药的成对合生。具聚药雄蕊的菊科植物也是有着细长的花冠筒和雌雄异熟现象, 从系统关系来看, 具有花药合生和雄蕊整体合生的物种也大多具有合瓣花(图



2)。这暗示着,花药合生可能是在花冠形成“花冠筒”且雌雄异熟(有时伴随柱头的运动)情况下的一种适应,这些相关特征可能形成了一种“传粉综合征”。

有研究指出,某些植物以雄蕊尤其是花药和花粉来吸引传粉者或作为传粉者的回报物(Solomon, 1987; Ashman, 2000),或以花药颜色作为吸引传粉者的指示(Lau & Galloway, 2004)。因此,花药合生也可能通过改变花药形态、结构与颜色影响花访问者和传粉者的类型及其访花行为,从而影响植物繁殖格局。可见,花药的合生也可能在一定程度上影响植物-传粉者相互关系和植物的繁殖策略。花药合生的适应意义可能是通过合生的花药增加了花粉的诱惑力,提高了对传粉者的吸引能力;而且,花药合生使得花药和花粉位于花内同一位置,能较准确地粘在传粉者身体的相同部位,降低了花粉损耗,提高了花粉散布效率和异交授粉的准确性。

### 2.3 花丝花药均合生的适应意义

花丝花药均合生可能同时具有花丝合生和花药合生的适应意义,进一步稳定了雄蕊在花内的空间位置,稳定了雌雄异位的程度。而且,雄蕊通过花丝与花药的合生将对雄蕊的形态与结构造成较大改变,可能对访花者的吸引能力、花内自交可能性和雌雄功能干扰有着潜在的影响。半边莲科大部分植物都是花药合生、花丝大部分合生,从而形成了一个包围花柱的雄蕊筒。这类植物柱头下方有一圈柔毛,有人称为“收集毛”(洪德元, 1983a)。花开的时候,花柱延伸使得未开裂的柱头连同收集毛进入雄蕊筒的花药合生区(花药筒)。收集毛通过花药管把自花花粉推出。之后,花柱才开裂并经一段时间之后才具可受性,这样就保证了异花授粉(洪德元, 1983a)。

雄蕊整体合生之后与花柱进一步合生,这种类型中的传粉生态学很特别,值得开展更进一步的研究。虽然兰科植物合蕊柱的繁殖过程得到了广泛关注和研究,并已发现兰科植物中合蕊柱的大小是在提高雄性适合度的选择压力下塑造的(Ushimaru & Nakata, 2001),但是雄蕊合生的结构及其与花柱进一步合生形成的柱状结构的繁殖生态学过程和适应意义还罕见实验报道。洪德元(1983b)指出,在花柱草科中,2雄蕊与花柱形成的合蕊柱有感应性,其顶部下弯,触之有弹力使得花柱能从一边弹向另一

边,之后又回到原位。这一感应性的运动很可能有着一定的适应意义,但是其中具体的机制还不甚明朗。

Burgess等(2004)对雄蕊整体合生且与花柱与柱头也紧密靠生的马兜铃科植物大花马兜铃 *Aristolochia grandiflora* L.的研究发现,这一雌性先熟的植物通过光学或嗅觉诱骗传粉者进入到花内,由于花冠筒缩小和花内具倒长的绒毛,传粉者被困在花内。直到第二天花粉成熟并散发的时候,绒毛变软和花冠筒紧缩部位变松弛使得传粉者得以飞出。由于传粉者主要是个体较大的双翅目丽蝇科 Calliphoridae 昆虫,整体合生的雄蕊紧围花柱形成一个强度较大的合蕊柱保证了繁殖器官和花部结构在昆虫的挣扎攀爬中保持完好。花药紧靠并环绕柱头的结构也使得花粉和柱头能接触到传粉者相似的部位,提高了授粉准确性。

对花部综合征与雄蕊合生类型的比较分析发现,花丝合生往往倾向于出现在离瓣花中,而花药合生和雄蕊整体合生大多与合瓣花联系在一起(图2)。雄蕊合生的不同类型有可能与其他花部综合征一起相互协调,形成一定的传粉综合征,适应于不同的传粉者和传粉条件(如花药成对合生现象往往与花冠筒和雌雄异熟联系在一起。见2.2)。在存在着花柱多态性(同一物种的个体有着在长度或方向上不同的花柱以适应通过传粉者介导的异花授粉(Barrett et al., 2000)石蒜科水仙属 *Narcissus* L.植物中发现了这种类似的现象:具花柱多态性的水仙属植物往往有着细长的花冠筒,而非花柱多态性的同属植物缺少这种花筒形态(Graham & Barrett, 2004)。

要想更明确、全面地了解各种类型雄蕊合生的适应意义,需要开展野外生态学实验直接对比研究各种典型形式雄蕊合生的形态、结构及繁殖生态学过程,通过人为控制雄蕊合生各种方式的改变来比较其不同的繁殖后果,分析各类雄蕊合生形式对植物繁殖成效(尤其是雄性适应度和雌性适应度的相对水平)的影响。同时要注意不同合生类型与其他花部综合征的关联,从传粉综合征和花序、个体角度来较全面认识包括雄蕊合生在内的花部结构的适应意义。本课题组正在开展有关的实验研究,对雄蕊合生几种典型方式的发育机制和繁殖生态学过程进行对比分析,有望揭示几种典型类型的雄蕊合生的适应意义与发育机制。

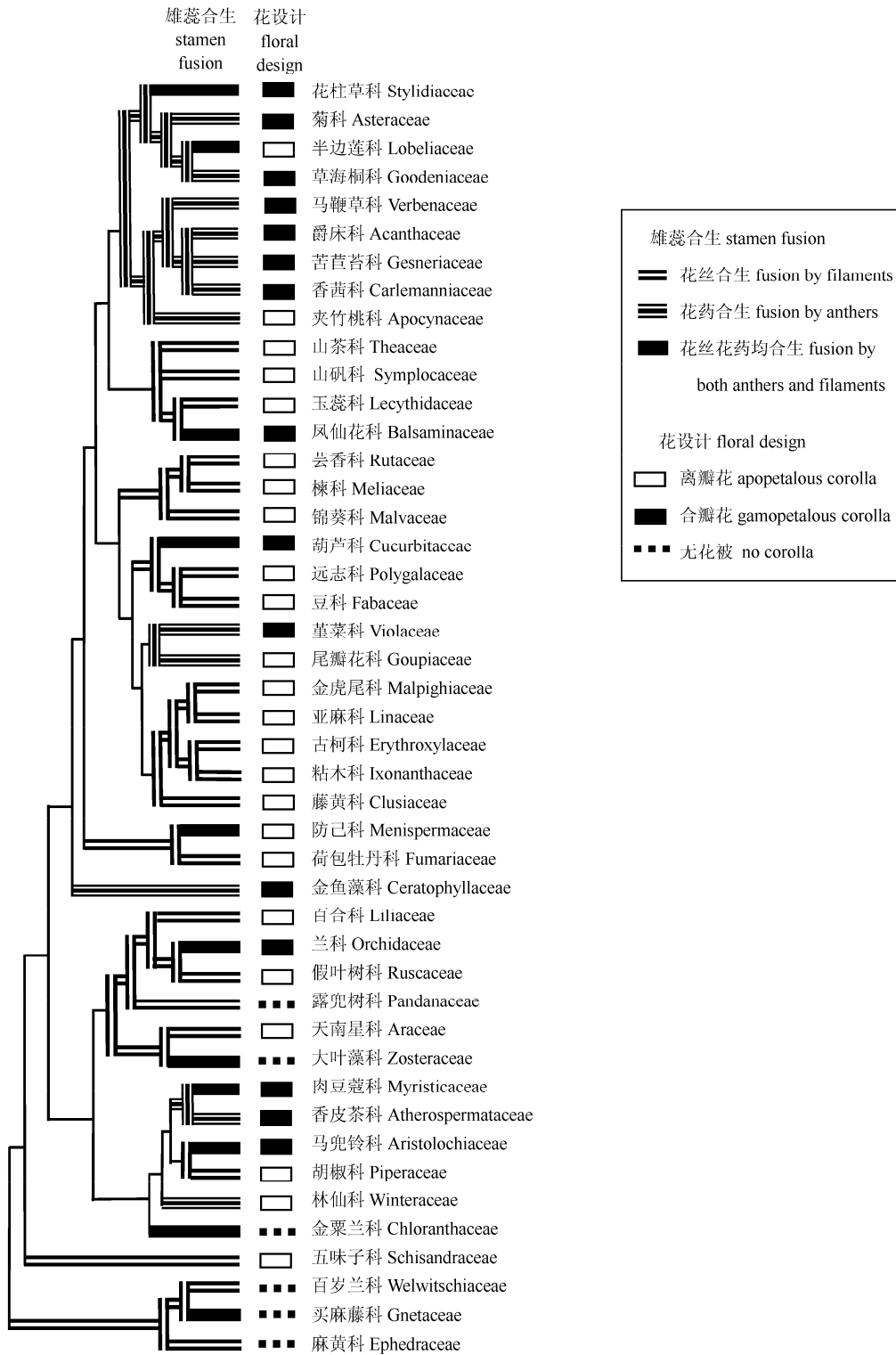


图2 雄蕊合生集中出现的科中, 雄蕊合生类型及其与花设计(花冠类型)的联系。花丝合生通常具离瓣花, 而花药合生与花丝花药均合生往往与合瓣花(形成明显花冠筒)相关出现。系统关系依据APG II (2003)。  
**Fig. 2.** The filament fusion is always found with polypetalous flower, while the anther fusion and fusion with both filament and anther are usually correlated with sympetalous flower (long and narrow floral tube is always presented), which indicates that the different type of stamen fusion may be of adaptive significance with the floral syndrome. The systematic tree is drawn according to APG II (2003).

### 3 雄蕊合生的进化

在缺乏实验研究及适应意义未明的今天, 雄蕊合生的进化还是一个谜。但是, 裸子植物(买麻藤科、麻黄科和百岁兰科等)也有合生程度很大的小孢子叶(雄蕊)整体合生(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1978)。这一现象说明, 雄蕊合生很可能在被子植物和裸子植物分化之前就存在了, 是一个较为原始的性状。从雄蕊的进化起源来看, 这是很有可能的。雄蕊是由变态发育的叶片进化而来(Scott et al., 2004), 在经历了漫长的进化历程之后才出现花丝和花药的分化, 一个变态叶可能分裂形成多个雄蕊, 并且逐渐有更多的叶片变态形成雄蕊使得花内形成每个雄蕊分离存在的雄蕊群。在后来的进化中, 雄蕊群中的雄蕊与雄蕊之间才又逐渐出现了合生以及雄蕊形态与功能分化(Darwin, 1877; Muller, 1882)等变化。根据ABC模型(Weigel & Meyerowitz, 1994)和Quartets模型(He et al., 2004), 控制雄蕊表达的主要是B类和C类基因, 这些基因主要编码MADX-box转录因子(He et al., 2004)。这说明, 雄蕊合生现象具有一定的遗传与发育基础。

从图2可以看出, 裸子植物和被子植物基部类群中, 花丝合生和雄蕊的整体合生都普遍发生。这暗示着, 被子植物与裸子植物进化分离的时候就可能伴随着雄蕊合生方式的改变, 这种改变有可能与被子植物的真正的花的出现有关。在被子植物中, 雄蕊合生的类型多变, 且在许多不同科中出现, 这既说明雄蕊合生有着一定的适应意义, 也有力证明了雄蕊合生的各个具体类型在被子植物中可能经历了多次的反复进化。另外, 花丝合生往往倾向于出现在离瓣花中, 而花药合生和雄蕊整体合生大多与合瓣花联系在一起(图2)。雄蕊合生方式的进化转变有可能伴随着植物的花部综合征、繁殖方式(自交与异交)、传粉者类型与行为等的变化。

比较同科植物中雄蕊合生的类型, 也许能看出雄蕊合生的大致进化方向与路线。苦苣苔科的大部分植物都是花药成对靠拢连接, 部分较进化属如横蒴苣苔属和十字苣苔属等的4个雄蕊全部花药贴生; 在更进化的苦苣苔属中, 花药全部紧密生成筒(聚药雄蕊)(王文采, 1990)。这说明, 起码在这个科中, 雄蕊合生经历了合生程度由低向高、部分雄蕊合生到整个雄蕊群合生的进化历程。菝葜科中, 花

丝合生的程度也有着极大变异, 如梵净山菝葜 *Smilax vanchingshanensis* (Wang & Tang) Wang & Tang 的花丝合生程度只有1/7左右, 束丝菝葜 *S. hemsleyana* Craib和抱茎菝葜 *S. ocreata* A. DC的花丝合生部分约为1/4, 肖菝葜属 *Heterosmilax* Kunth的植物则约有1/2的花丝合生, 防己叶菝葜 *S. menispermoides* A. DC.和合蕊菝葜 *S. cyclophylla* Warb. 中的花丝就基本上是整体合生在一起了(汪发缙, 唐进, 1980)。大戟科植物雄蕊数目从不定数到定数, 从多数到少数, 从分离到连合, 由连合成束状到连合成管状, 最后形成单体雄蕊的类群(丘华兴, 1996), 体现了花丝合生类型演化的一定顺序。在木棉亚科、爵床科、防己科、葫芦科等类群中也存在着雄蕊合生程度的变异, 显示出一系列的进化过渡类型。

在大多数植物为花丝与花药同时合生的科中, 如买麻藤科和肉豆蔻科, 出现了花丝合生的类型, 但没有花药合生的类型。这一事实暗示着, 这些植物中花丝花药均合生的类型很可能是从花丝合生类型通过花药的进一步合生而进化来的。从发育机制上来看, 的确也是花丝合生比花药合生更容易实现(Barrett et al., 2000; Scott et al., 2004)。这也从一个侧面解释了为什么花丝合生类型比其他两个类型分布较广(表1, 图2)。

雄蕊合生之后与雌蕊进一步合生, 这是雄蕊合生中合生程度最高、结构最复杂的一种, 应该是较晚进化出来的。在不同植物中, 雄蕊整体合生的进化途径可能有所不同, 既可能是花丝先合生, 也可能是花药先合生。在半边莲科和凤仙花科中出现的花药合生而花丝部分合生、爵床科板蓝属中出现4雄蕊全部花丝基部合生而花药仅成对合生, 可能分别代表了这两种进化途径的中间类型。

因此, 从进化上来看, 在被子植物中花丝合生可能较早出现, 其次是花药合生, 花药花丝均合生可能较晚出现。当然, 从图2的系统进化关系及雄蕊合生类型的进化关系可以发现, 各类合生方式可能经历过反复进化, 即在被子植物中, 花丝(花药)合生可能经历了花丝(花药)的离生, 然后再次发生相同方式的合生或其他合生方式的进化。这说明, 不能简单地按照合生程度来判断进化历史。另外, 也有可能存在合生方式的趋同适应, 这使得雄蕊合生各个类型的进化历史和系统关系显得非常复杂。因

此, 在研究雄蕊合生方式的进化以及科与科之间雄蕊合生方式进化的时候, 要加以注意。

#### 4 雄蕊合生在植物分类学研究中的意义

由于雄蕊发育上的特殊性, 雄蕊的结构难以发生变化(Barrett et al., 2000; Scott et al., 2004), 因此, 雄蕊合生类型及合生程度是一个较为稳定的性状, 可以在植物分类中起着重要的参考作用。

雄蕊的特征如雄蕊数目与着生位置、花粉粒形态等等在种子植物系统分类中具有很大的参考价值。在某些类群中, 雄蕊的合生与否、合生类型与合生程度也都是进行分类的一个重要标准, 如夹竹桃科、萝藦(亚)科及杠柳(亚)科的处理。杠柳(亚)科一度被放在萝藦(亚)科中作为一个亚科或属, APG II (2003)也根据18S rDNA、*rbcL*以及*atpB*等DNA序列的比对信息, 将萝藦(亚)科和杠柳(亚)科并入到夹竹桃科。从雄蕊合生的情况来看, 这三者虽具有一定的亲缘关系, 但也存在明显的分化。萝藦(亚)科和杠柳(亚)科的花药都合生于膨大柱头的四周, 但前者的花丝进一步紧密合生形成结构复杂的合蕊冠, 然后与花柱粘生成合蕊柱; 而后的花丝分离。夹竹桃科的典型植物(夹竹桃亚科)花药合生但仅贴生于柱头, 其鸡蛋花亚科Plumerioideae K. Schum.植物的雄蕊更是完全离生(广东农林学院, 1977)。这些不同之处都说明了萝藦(亚)科和杠柳(亚)科与夹竹桃科典型植物的区别。在18S rDNA、*rbcL*以及*atpB*等DNA序列的基础上, APG II (2003)将木棉科和梧桐科放入锦葵科中作为亚科。本文认为, 从雄蕊合生方式及其合生程度来看, 这三者的确可以合并为一个科并分别作为亚科处理。这三类植物都是雄蕊花丝全部合生为一个单体, 典型的锦葵科植物其雄蕊花丝大部分(经常是全部花丝)都合生为一体形成紧抱花柱的雄蕊管(单体雄蕊); 木棉(亚)科中的雄蕊花丝合生程度较低而且变化较大, 但也多形成明显的长管状; 梧桐(亚)科中的花丝也合生成管状或杯状(冯国楣, 1984a, b, c)。因此, 从花丝合生方式来看, 将这三者合并为同一个科中的不同亚科处理也是比较合适的, 与APG II (2003)结论一致。可见, 雄蕊的合生情况可以为植物科水平上的分类给出一些重要的参考依据。

雄蕊合生方式与程度也可以作为科内属与种

的分类参考依据之一。兰科中的三蕊兰属和拟兰属植物具3雄蕊, 且合生方式很特别(雄蕊花丝大部分合生且与花柱合生, 花丝上端以及花药均离生。郎楷永等, 1999), 与典型兰科植物的1可育雄蕊或2个可育雄蕊与花柱完全合生有着较大的区别。这两个属在有些分类系统中还被独立出来成为“假兰科”或“拟兰科”Apostasiaceae (胡先骕, 1958)。但是, 从花丝大部分或全部合生且与花柱紧密合生形成合蕊柱这些罕见的点来看, 这两个属还是与兰科其他植物的亲缘关系很近, 不宜独立成科或亚科。APG II (2003)也根据18S rDNA、*rbcL*以及*atpB*等DNA序列的信息支持这两者作为兰科中的两个属处理。在合生类型较多的锦葵科、防己科、远志科、爵床科和苦苣苔科等等类群中, 合生类型与合生程度的不同也都是属与种分类的一个主要依据。防己科中, 花丝合生与否、合生结构的形态(柱状、圆锥状或盾状)以及聚药雄蕊的聚合方式(球形或纵向)等等是分类的一个重要依据(刘玉壶, 1996); 远志科中, 花丝合生与否、部分合生还是全部合生、合生程度等也都是分类的主要依据之一(陈书坤, 1997); 爵床科也是雄蕊合生类型极其多样的一个科(Manktelo, 2000), 包括了花丝基部成对合生(楠草属*Dipteracanthus* Nees、赛山蓝属*Blechnum* P. Br.和安龙花属*Dyschoriste* Nees等)、全部花丝基部合生成一体(黄球花属*Sericocalyx* Bremek.和合页草属*Sympagis* Bremek.)、两个矮雄蕊的花药合生(合页草属)、花丝基部合生成一体且花药成对合生(板蓝属)(胡嘉琪等, 2002)。前面提及的菝葜科内的分种依据之一也正是花丝合生程度的不同(汪发缙, 唐进, 1980)。

#### 5 结语

本文定义和区分了雄蕊合生的主要类型, 并基于现有研究结论和其他相关研究对其适应意义和进化尝试进行了初步分析。从现有的有关研究来看, 花丝合生可能增强了雄蕊的强度, 对子房和花柱有着一定的保护作用, 且能承受访花者的移动造成的压力, 并在一定程度影响到了雌雄异位的程度与方式; 花丝合生还在一定程度上促使雄蕊得以在花内位于一个相对恒定的位置, 使得花药接触传粉者身体的部位相对固定, 减少了花粉浪费。花药合生能

将花内花药集中到同一个位置,提高了对传粉者的吸引能力,且使得花药的花粉都接触传粉者身体的同一位置,提高了异交授粉的准确性并减少了花粉损耗。花丝花药均合生可能同时具有以上两种合生方式的适应意义,且极大改变了雄蕊的结构与空间位置,改变了雌雄异位程度,对花内自交可能性和雌雄功能干扰有着潜在的影响。

由于目前还缺少针对性的实验研究,人们对雄蕊合生的结构与发育、功能与进化还缺乏清晰准确的认识,尤其是其分子和遗传机制、雄蕊合生的不同类型对花的繁殖格局(雌性与雄性功能、自交与异交水平等)分别具有什么样的影响还尚未为人知。随着花发育和遗传研究的深入,如花的ABC模型与Quartets模型(Weigel & Meyerowitz, 1994; He et al., 2004)、进化发育生物学(evo-devo)(Brakefield, 2006)等方面的深入研究,雄蕊合生不同类型的发育过程和遗传机制可能得到更多的关注。另一方面,雄蕊合生作为花部综合征的一个部分,作为直接影响雄蕊结构与功能的一个重要特征,必将在特别强调花的雄性功能的“新植物繁殖生物学”(Morgan & Schoen, 1997; 张大勇, 姜新华, 2001)中得到应有重视。通过针对雄蕊合生不同类型适应意义与进化反复的研究,有望深化对复杂多变的花部综合征和植物繁殖策略的认识,进一步明确两性花植物雌性功能(接受外来花粉)和雄性功能(散发自花花粉)在塑造某一具体花部综合征中的相对重要性。

**致谢** 张大勇教授和廖万金博士审阅了本文并提出诸多宝贵意见,特此致谢。国家自然科学基金(30700089)和中国科学院武汉植物园知识创新工程领域前沿项目(0754101H01)资助。

## 参考文献

- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Botanical Journal of the Linnean Society 141: 399–436.
- Ashman TL. 2000. Pollinator selectivity and its implication for the evolution of dioecy and sexual dimorphism. Ecology 81: 2577–2591.
- Bai W-N (白伟宁), Zhang D-Y (张大勇). 2004. Dichogamy. In: Zhang D-Y (张大勇) ed. Plant life-history evolution and reproductive ecology. Beijing: Science Press. 284–301.
- 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. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. Philosophical Transactions of the Royal Society Serial B. 358: 991–1004.
- Barrett SCH. 2004. Flower diversity and plant mating strategies. In: McGraw-Hill Yearbook of Science & Technology. New York: McGraw Hill Inc. 110–113.
- 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, B 224: 223–265.
- Bonatti PM, Sgarbi E, Del Prete C. 2006. Gynostemium micromorphology and pollination in *Epipactis microphylla* (Orchidaceae). Journal of Plant Research 119: 431–437.
- Brakefield PM. 2006. Evo-devo and constraints on selection. Trends in Ecology and Evolution 21: 362–368.
- Burgess KS, Singfield J, Melendez V, Kevan PG. 2004. Pollination biology of *Aristolochia grandiflora* (Aristolochiaceae) in Veracruz, Mexico. Annals of the Missouri Botanical Garden 91: 346–356.
- Chang H-D (张宏达), Ren S-X (任善湘). 1998. Theaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 49 (3): 4–251.
- Chen D-Z (陈德昭). 1988. Fabaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 47 (2): 1–397.
- Chen Y-L (陈艺林). 2001. Balsaminaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 47 (2): 1–397.
- Chen S-K (陈书坤). 1997. Polygalaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 43 (3): 132–203.
- Cheng C-Y (诚静容). 1978. Ephedraceae; Gnetaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 7: 468–490.
- Qian X-H (钱嘯虎). 1985. Amaryllidaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 16 (1): 13–14.
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on the plants of the same species. London: Murray.
- Dunthorn M. 2004. Cryptic dioecy in *Mammea* (Clusiaceae). Plant Systematics and Evolution 249: 191–196.
- Endress PK. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge: Cambridge University Press.
- Feng K-M (冯国楣). 1984a. Bombacaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 49 (2): 102–112.
- Feng K-M (冯国楣). 1984b. Malvaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 49 (2): 1–101.
- Feng K-M (冯国楣). 1984c. Sterculiaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 49 (2): 112–114.

- Fetscher AE. 2001. Resolution of male-female conflict in an hermaphroditic flower. *Proceedings of Royal Society of London, Series B-Biological Sciences*, 268, 525–529.
- Fetscher AE, Kohn JR. 1999. Stigma behavior in *Mimulus aurantiacus* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 86: 1130–1135.
- Foerste AF. 1888. Notes on structures adapted to cross-fertilization. *Botanical Gazette* 13 (6): 151–156.
- Graham S W, Barrett S C H. 2004. Phylogenetic reconstruction of the evolution of stylar polymorphisms in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany* 91: 1007–1021.
- Guangdong College of Agriculture and Forestry (广东农林学院). 1977. Apocynaceae, Asclepiadaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 63: 249–575.
- Harder LD, Barrett SCH. 1993. Pollen removal from tristylous *Pontederia cordata*: effects of anther position and pollinator specialization. *Ecology* 74: 1059–1072.
- Harris JG, Harris MW. 1994. Plant identification terminology: an illustrated glossary. Payson: Spring Lake Publishing (王宇飞, 赵良成, 冯广平, 李承森译. 2001. 图解植物学词典. 北京: 科学出版社)
- He CY, Munster T, Saedler H. 2004. On the origin of floral morphological novelties. *FEBS Letters* 567: 147–151.
- Hong D-Y (洪德元). 1983a. Campanulaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 73 (2): 144–173.
- Hong D-Y (洪德元). 1983b. Styliaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 73 (2): 180–182.
- Hu C-C (胡嘉琪), Tsui H-P (崔鸿宾), Li Z-Y (李振宇). 2002. Acanthaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 70: 1–397.
- Hu X-S (胡先骕). 1958. *Plant Systematics*. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers.
- Jesson LK, Barrett SCH. 2002. Enantiostyly in *Wachendorfia* (Haemodoraceae): the influence of reproductive systems on the maintenance of the polymorphism. *American Journal of Botany* 89: 253–262.
- Jiang Y (蒋英), Li B-T (李秉滔). 1979. Myristicaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 30 (2): 176–205.
- Kiu H-S (丘华兴). 1996. Euphorbiaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 44(2): 26–126.
- Kiu H-S (丘华兴), Lin Y-R (林有润). 1988a. Rafflesiaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 24: 246–249.
- Kiu H-S (丘华兴), Lin Y-R (林有润). 1988b. Aristolochiaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 24: 196–205.
- Kong X-W (孔宪武), Wang W-T (王文采). 1989. Boraginaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 64 (2): 45–65.
- Kudo G. 2003. Anther arrangement influences pollen deposition and removal in hermaphrodite flowers. *Functional Ecology* 17: 349–355.
- Lang K-Y (郎楷永), Chen S-C (陈心启), Luo Y-B (罗毅波), Zhu G-H (朱光华). 1999. Orchidaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 17: 1.
- Lau JA, Galloway LF. 2004. Effects of low-efficiency pollinators on plant fitness and floral trait evolution in *Campanula americana* (Campanulaceae). *Oecologia* 141: 577–583.
- Li A-R (李安仁). 1998. Polygonaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 25 (1): 1–397.
- Li H (李恒). 1979. Araceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 13 (2): 1–206.
- Liu Y-H (刘玉壶). 1996. Menispermaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 30 (1): 1–4.
- Lloyd DG, Webb CJ. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135–162.
- Lu A-M (路安民), Chen S-K (陈书坤). 1986. Cucurbitaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Beijing: Science Press. 73: 84–250.
- Luo Y-B, Chen S-C. 2000. The floral morphology and ontogeny of some Chinese representatives of orchid subtribe Orchidinae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 529–548.
- Mani MS, Saravanan JM. 1999. *Pollination ecology and evolution in Compositae (Asteraceae)*. Enfield, NH: Science Publishers.
- Manktelo M. 2000. The filament curtain: a structure important to systematics and pollination biology in the Acanthaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 129–160.
- Morgan MT, Schoen DJ. 1997. The role of theory in an emerging new plant reproductive biology. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 231–234.
- Muller H. 1882. Two kinds of stamens with different functions in the same flower. *Nature* 27: 30.
- Ren M-X (任明迅), Zhang D-Y (张大勇). 2004. Herkogamy. In: Zhang D-Y (张大勇) ed. *Plant life-history evolution and reproductive ecology*. Beijing: Science Press. 302–321.
- Ruan C-J (阮成江), Qin P (钦佩), Han R-M (韩睿明). 2004. Strategies of delayed self-pollination in *Kosteletzkya virginica*. *Chinese Science Bulletin (科学通报)* 49: 2620–2622.
- Rudall PJ, Campbell G. 1999. Flower and pollen structure of Ruscaceae in relation to Aspidistreae and other Convallariaceae. *Flora* 194 (2): 201–214.
- Scott RJ, Spielman M, Dickinson HG. 2004. Stamen structure and function. *The Plant Cell* 6 (Suppl.): S46–S60.
- Solomon BP. 1987. The role of male flowers in *Solanum carolinense*: pollen donors or pollinator attractors? *Evolutionary Trends in Plants* 1: 89–94.
- Stanton ML, Snow AA, Handel SN. 1986. Floral evolution: attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science* 232: 1625–1627.
- Tucker SC. 2006. Floral ontogeny of *Hardenbergia violacea* (Fabaceae: Faboideae: Phaseoleae) and taxa of tribes Bossiaceae and Mirbelieae, with emphasis on presence of pseudoraceme inflorescences. *Australian Systematic Botany* 19(3): 193–210.
- Tucker SC, Bernhardt P. 2003. Developmental evidence for stamen number reduction in populations of *Hibbertia fasciculata* (Dilleniaceae). *Plant Systematics and Evolution* 240: 107–114.

- Ushimaru A, Nakata K. 2001. Evolution of flower allometry and its significance for pollination success in the deceptive orchid *Pogonia japonica*. *International Journal of Plant Sciences* 162: 1307–1311.
- Walker-Larsen J, Harder LD. 2000. The evolution of staminodes in angiosperms: patterns of stamen reduction, loss, and functional re-invention1. *American Journal of Botany* 87: 1367–1384.
- Wang F-Z (汪发纘), Tang J (唐进). 1980. Liliaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志)*. Beijing: Science Press. 15: 164.
- Wang W-T (王文采). 1990. Gesneriaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志)*. Beijing: Science Press. 69: 125–581.
- 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.
- Weigel D, Meyerowitz EM. 1994. The ABCs of floral homeotic genes. *Cell* 78: 203–209.
- Wu D-L (吴德邻). 1981a. Marantaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志)*. Beijing: Science Press. 16 (2): 158–169.
- Wu D-L (吴德邻). 1981b. Zingiberaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志)*. Beijing: Science Press. 16 (2): 22.
- Xu L-R (徐朗然), Huang C-J (黄成就). 1998a. Linaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志)*. Beijing: Science Press. 43 (1): 93–108.
- Xu L-R (徐朗然), Huang C-J (黄成就). 1998b. Erythroxylaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志)*. Beijing: Science Press. 43 (1): 109–1112.
- Yang SX, Yang CF, Zhang T, Wang QF. 2004. A mechanism facilitates pollination due to stigma behavior in *Campsis radicans* (Bignoniaceae). *Journal of Integrated Plant Biology* 46: 1071–1074.
- Zhang D-Y (张大勇). 2004. Plant reproductive ecology. In: Zhang D-Y (张大勇) ed. *Plant life-history evolution and reproductive ecology*. Beijing: Science Press. 96–180.
- Zhang D-Y (张大勇), Jiang X-H (姜新华). 2001. Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Journal of Plant Ecology (植物生态学报)* 25: 130–143.