

被子植物退化雄蕊的功能类型及其意义*

陈珊^{1,2}, 任宗昕², 王红^{2**}, 吴丁^{3**}

(1 江西农业大学园林与艺术学院, 南昌 330000; 2 中国科学院东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650201; 3 景德镇学院, 江西 景德镇 333000)

摘要: 退化雄蕊是指没有花药或花药不可育的雄蕊, 发现于被子植物 32.5% 的科以及 54.4% 的属中, 它们在形态和生化组成上都与可育雄蕊有着显著区别。虽然丢失了产生可育花粉的能力、无法发挥雄性繁殖功能, 某些退化雄蕊在进化过程中重新获得了一些有助于植物繁殖成功的新功能。本文将这些具有功能的退化雄蕊细分为 8 类: (1) 信号型; (2) 报酬型; (3) 欺骗传粉型; (4) 辅助传粉昆虫在花内活动; (5) 辅助授粉; (6) 协助花粉二次呈现; (7) 保护其他花结构; (8) 避免自交。退化雄蕊作为花结构的一部分, 其功能集中于促进植物的繁殖成功, 主要通过传粉昆虫的相互作用来提高传粉效率。此外, 某些植物的退化雄蕊也可能同时具有多种功能, 并且其功能的强弱与传粉者的种类、行为、大小和频率相关。正确评估退化雄蕊对植物繁殖成功的影响, 需要多学科手段来系统的研究, 以便能更加深入的理解不同近缘关系的物种间退化雄蕊功能的差异, 揭示退化雄蕊在被子植物系统进化中的意义。

关键词: 退化雄蕊; 传粉; 功能分化; 进化; 植物-传粉者互作

中图分类号: Q 944, Q 948

文献标志码: A

文章编号: 2095-0845(2015)06-683-10

The Classification and Functional Significance of Staminodes in Angiosperms

CHEN Shan^{1,2}, REN Zong-xin², WANG Hong^{2**}, WU Ding^{3**}

(1 College of Landscape and Art (College of Forestry), Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330000, China;

2 Key Laboratory for Plant Biodiversity and Biogeography of East Asia, and Germplasm Bank of Wild Species,

Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650201, China;

3 Jingdezhen University, Jingdezhen, Jiangxi 333000, China)

Abstract: All staminodes in an androecium fail to produce viable pollen grains and cannot contribute directly to male fitness. Staminodes are identified in the flowers of approximately 54% of known genera representing >32% of all angiosperm families. The functional morphology and biochemistry of staminodes differs significantly from stamens with fertile anthers. In the absence of sperm production, some staminodes evolved novel adaptations contributing to the reproductive success of their flowers. We subdivided these staminodes into eight functional types: 1) Staminodes offering visual/olfactory cues; 2) Staminodes offering edible/inedible rewards; 3) Staminodes that deceive pollinators with false rewards; 4) Staminodes facilitating or directing the movements of pollinators in flowers; 5) Staminodes that facilitate stigma movement; 6) Staminodes functioning as secondary pollen presenters; 7) Staminodes that protect other floral organs; 8) Staminodes that prevent mechanical self-pollination (autogamy). As a component within a flower, the majority of staminodes function as promoters of reproductive success by interacting directly with the pollinator to increase pollination efficiency (both pollen dispersal and deposition). Therefore, it is not surprising

* 基金项目: NSFC-云南联合基金和国家自然科学基金项目 (31360046, 41561014, 31300199)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: wanghong@mail.kib.ac.cn; parnassia@126.com

收稿日期: 2015-04-10, 2015-06-23 接受发表

作者简介: 陈珊 (1989-) 女, 硕士研究生, 主要从事植物进化生态学研究。E-mail: shanchen1111@163.com

that one staminode may have more than one function over the flower's lifespan and is closely associated with the size, abundance, behavior and taxonomic diversity of pollinators, floral predators and thieves. To correctly evaluate the function of staminodes, multi-disciplinary approach using a range of protocols, equipment and materials is suggested. This approach allows us to compare the roles different staminodes play in the reproductive success of both closely and distantly related angiosperms, then uncover their evolutionary significance in angiosperm diversification.

Key words: Staminode; Reproductive success; Functional divergence; Evolution; Plant-pollinator interaction

在被子植物中,有功能的雄蕊由花丝和花药两部分组成。当雄蕊发育完全后没有产生可育花粉、不能散粉行使其雄性功能时,常称其为不育雄蕊或退化雄蕊。退化雄蕊的出现,以及它们新的非雄性器官功能的获得,是在进化过程中长期的自然选择的结果。长期以来,植物学家和进化生物学家对退化雄蕊的了解大多停留在形态描述阶段,直到最近30年才对退化雄蕊的功能有较多的研究。例如:Endress (1984)的研究认为木兰目的内轮退化雄蕊发挥着诸多功能,如形成屏障防止自交,为昆虫提供食物报酬,强化视觉吸引和产生气味吸引传粉昆虫等;Armstrong 和 Irvine (1990)证实 *Eupomatia laurina* (帽花木科 Eupomatiaceae) 的有效传粉昆虫 *Elleschodes hamiltoni* 是被退化雄蕊散发出强烈而持续的特殊水果香味吸引而来;Dieringer 和 Cabrera (2002) 认为退化雄蕊存在与否对不同大小的传粉昆虫的传粉效率产生了不同影响;Shi 等 (2009) 的研究发现 *Paphiopedilum barbigerum* (兰科 Orchidaceae) 的退化雄蕊与欺骗性传粉相关。关于退化雄蕊功能的相关研究已越来越多,不仅限于形态描述,而且在进化和功能机制等方面有了更为深入理解。目前尚没有文献对各种类型与功能的退化雄蕊进行总结与归纳。本文对功能性退化雄蕊复杂多样的功能予以合理划分,同时对其生物学意义进行阐述。

1 退化雄蕊的分类

退化雄蕊按照功能的有无可分为非功能退化雄蕊 (vestigial staminodes) 与功能退化雄蕊 (functional staminodes)。非功能退化雄蕊即退化或发育不全的残余雄蕊,它们形态结构相对简单,没有显著的生物学功能。功能退化雄蕊虽然已失去了产生可育花粉的能力,但它们在进化中逐渐获得了作为雄性繁殖器官以外的各种新的功

能。功能退化雄蕊颜色多样,如红色、黄色、绿色等;形态也是千差万别,如花瓣状、棒状、唇形、兜状、帽状等;有些还有鬃毛、腺体等附属物。这些丰富的表型赋予其功能多样化的可能性。对国内外现有相关文献总结后可将功能性退化雄蕊细分为以下8类:(1)信号型(视觉吸引,嗅觉吸引,增加局部温度,模拟花粉、花蜜、繁殖地等);(2)报酬型(分泌花蜜,退化雄蕊本身为报酬);(3)欺骗传粉型;(4)辅助传粉昆虫在花内活动(蜜导,形成杠杆,作为传粉昆虫的落脚点,形成陷阱式传粉通道,形成机关、减少盗蜜昆虫拜访);(5)“扳机”结构(辅助柱头运动受粉,协助捕虫);(6)花粉二次呈现;(7)保护其他花结构(保护子房,保护可育雄蕊);(8)避免自交(表1)。

1.1 信号型

退化雄蕊的一个极其重要的功能是对传粉者的吸引作用。信号型退化雄蕊可以细分为:视觉吸引;嗅觉吸引;增加局部温度;模拟花粉、花蜜和繁殖地等。

1.1.1 视觉吸引 这类退化雄蕊通常比较大甚至呈花瓣状,如番杏科 (Aizoaceae) 的外轮退化雄蕊呈花瓣状或线形 (Hofmann, 1994); 玉蕊科 (Lecythidaceae) 一些种的外轮退化雄蕊群呈艳丽的副花冠状 (Prance, 1976; Weberling, 1989); *Linum* 属 (亚麻科 Linaceae) 的5个退化雄蕊呈齿状 (Heywood, 1985)。这些退化雄蕊经常联合在一起吸引昆虫,如帽花木科植物的40~80枚退化雄蕊联合在一起 (Armstrong 和 Irvine, 1990; Endress, 1984), 舌蕊花科 (Himantandraceae) 的外轮退化雄蕊、雄蕊、内轮退化雄蕊围成一团,共同吸引传粉昆虫 (Endress, 1984)。此外,这些退化雄蕊颜色艳丽醒目,如 *Loasa* 属 (刺莲花科 Loasaceae) 的退化雄蕊呈明亮的黄色或红色,与白色花瓣形成鲜明的对比 (Decraene 和 Smets, 2001)。

表 1 退化雄蕊功能分类、形态、系统分布及其生物学意义

Table 1 The Classification, systematic distributions, morphological characteristics and possible functional of Staminodes

功能分类	系统分布	形态特征	生物学意义	主要文献
无功能退化雄蕊	梧桐科, 牻牛儿苗科, 报春花科, 桃金娘科	简单、小	雄蕊丢失过程的残留物	Decraene 和 Smets, 2001
功能退化雄蕊				
1.1 信号型				
1.1.1 视觉吸引	刺莲花科, 亚麻科, 番杏科, 玉蕊科, 美人蕉科, 竹芋科, 扁蕊科, 兰科, 帽花木科, 姜科, 闭鞘姜科	大、颜色鲜艳, 花瓣状	视觉吸引传粉昆虫	Decraene 和 Smets, 2001; Heywood, 1985; Hofmann, 1994; Prance, 1976; Webbrling, 1989; Shi 等, 2009; Armstrong 和 Irvine, 1990; Endress, 1984; Glinos, 2011; Kirochoff, 1983; Pischtschan, 2010; Faegri 和 Der, 1979
1.1.2 嗅觉吸引	帽花木科, 木兰藤科, 紫葳科	能分泌黏性物质	嗅觉吸引传粉昆虫	Armstrong 和 Irvine, 1990; Endress, 1984; Guimares 等, 2008
1.1.3 增加局部温度	梅花草科	呈扁平状, 顶端带腺体状圆点		Sutherland, 2006
1.1.4 模拟花粉、花蜜、繁殖地等	椴树科, 鸭跖草科, 梅花草科, 木兰藤科		模拟报酬等吸引传粉昆虫	Vogt, 1978; Faden, 1992; Endress, 1984
1.2 报酬型				
1.2.1 分泌花蜜	蜡梅科, 木兰科, 藤黄科, 大风子科, 多子科, 棒果木科, 金莲木科, 亚麻科, 酢浆草科	鳞片状, 掌状, 条状等	食物吸引	Rickson, 1979; Decraene 和 Smets, 1991; Decraene 等, 2001; Dickison 和 Weitzman, 1998; Hemsley, 1903; Cronquist, 1981; Link, 1991; Prance, 1976
1.2.2 退化雄蕊本身为报酬	雨久花科, 漆树科, 蜡梅科	某些为亮黄色、花粉状	食物吸引	Müller, 1883; Freitas 和 Paxton, 1996; Beach, 1982; Rickson, 1979
1.3 欺骗传粉型	兰科	花蜜状、花粉状或棍棒状	拟态报酬等吸引传粉昆虫	Bäziger, 1996; Shi 等, 2009; Edens-Meier 等, 2013; Atwood 等, 1985
1.4 辅助传粉昆虫在花内活动				
1.4.1 蜜导	毛茛科, 芭蕉科, 蝎尾蕉科, 兰花蕉科, 毛茛科, 紫葳科, 竹芋科, Cheloneae, Strelitzaceae		帮助传粉昆虫有效找到花蜜和携带花粉	张婵等, 2012; 张勃等, 2012; Endress, 1994; Walker-Larsen 和 Harder, 2000; Guimaraes 等, 2008; 段友爱和李庆军, 2008
1.4.2 形成杠杆	唇形科, 姜科	杠杆样的弧形结构	精确传粉	Claßen-Bockhoff 等, 2003、2004; 张勃等, 2010
1.4.3 作为传粉昆虫的落脚点	车前科, 紫葳科	颜色鲜艳, 可能有鬃毛	方便传粉昆虫降落, 帮助昆虫顺利找到花蜜和沾上花粉, 提高传粉精准度	Harder, 2001; Dieringer, 2002; Guimaraes 等, 2008
1.4.4 形成陷阱式传粉通道	兰科	与囊状的唇瓣紧贴	筛选传粉昆虫	Nilsson, 1979; Vogt, 1990; Banziger 等, 2005; Argue, 2005; Li 等, 2008
1.4.5 形成机关, 减少盗蜜昆虫拜访	车前科; 紫葳科		节约报酬和筛选传粉昆虫	Hawk 和 Tepedino, 2007; Yeo, 1992; Mori 等, 1978; Straw, 1956

续表1 Table 1 continued

功能分类	系统分布	形态特征	生物学意义	主要文献
1.5 “扳机”结构		帽状退化雄蕊的 束缚花柱		
1.5.1 辅助柱头运动 受粉	竹芋科, 山龙眼科, 美人蕉科		避免自交和精准传粉	段友爱和李庆军, 2008; Ley 等, 2009; Claßen-Bockhoff 等, 2008; Holm, 1978
1.5.2 协助捕虫	竹芋科		未知	田军东等, 2007
1.6 花粉二次呈现	黄眼草科; 桃金娘科	丝状	降低花内雌雄功能干扰, 延长雄性阶段	Howell 等, 1993; Yeo, 1992; Holm, 1978; Howell 等, 1993
1.7 保护其他花结构				
1.7.1 保护子房	木兰藤科; 金莲木科; 毛茛科	尖锥状、花瓣状、合生成管状、线形或披针形	保护子房	Endress, 1984; Cronquist, 1981; Brayshaw, 1989; Prance, 1976
1.7.2 保护可育雄蕊	柳叶菜科	花瓣状	保护雄蕊	Plitmann 等, 1973
1.8 避免自交	单室木兰科, 梧桐科, 木兰科, 帽花木科	条状等	减少自交衰退	Endress, 1984; Walker-Larsen 和 Harder, 2000; Armstrong 和 Irvine, 1990

在一些结构复杂的花中, 花瓣状退化雄蕊常取代花瓣, 成为花中最显眼的结构; 甚至可育雄蕊也呈花瓣状吸引昆虫。在美人蕉科 (Cannaceae; Glinos 和 Cocucci, 2011; Kirchoff, 1983; 缪明志等, 2014) 和竹芋科 (Marantaceae; Kirchoff, 1983; Pischtschan 等, 2010) 中, 真正吸引昆虫的是颜色鲜艳的花瓣状退化雄蕊和花瓣状可育雄蕊。此外, 姜科 (Zingiberaceae) (Kirchoff, 1991) 和闭鞘姜科 (Costaceae) 也是依赖花中最醒目的唇瓣状退化雄蕊吸引传粉昆虫 (Faegri 和 Der, 1979)。

1.1.2 嗅觉吸引 花气味是花在嗅觉上吸引传粉者的重要途径, 有些植物的退化雄蕊能散发特定的气味, 吸引相应的传粉者。此类退化雄蕊一般分泌有黏性物质。对 *Jacaranda oxyphylla* (紫葳科 Bignoniaceae) 退化雄蕊头部腺毛分泌的气味物质进行化学分析, 发现这些毛状体提供的主要是亲脂性物质。这些物质与筑巢, 化学防御, 蜂的生长物质等相关, 其中桉树酚可能吸引雌性 *Euglossini nigrita* 昆虫到 *J. oxyphylla* 花上 (Guimaraes 等, 2008)。此外, *Eupomatia laurina* (帽花木科) 的退化雄蕊散发出强烈而持续的水果香味, 吸引象鼻虫为其传粉 (Armstrong 和 Irvine, 1990); 木兰藤科 (Austrobaileyaceae) 的退化雄

蕊可能是通过气味和视觉模拟产卵地欺骗昆虫传粉 (Endress, 1984)。

1.1.3 增加局部温度 退化雄蕊也可以通过提高温度来增加对传粉昆虫的吸引。如梅花草科 (Parnassiaceae) 的退化雄蕊能增加花朵内部的温度。Sutherland (2006) 对梅花草 *Parnassia palustris* 进行去除退化雄蕊处理, 发现在温暖天气 (>16 °C), 完整花内的温度高于去除退化雄蕊组, 且温暖天气食蚜蝇在完整花的访问频率显著高于去除退化雄蕊组。

1.1.4 模拟花粉、花蜜和繁殖地 有些退化雄蕊还能模拟花粉、花蜜和繁殖地等报酬类型, 引诱传粉昆虫访花。Sparmannia (椴树科 Tiliaceae; Vogel, 1978) 和鸭跖草科 (Commelinaceae; Faden, 1992) 的黄色退化雄蕊模拟花粉, 吸引传粉昆虫。梅花草科的梅花草 (*Parnassia palustris*)、鸡肫草 (*P. wightiana*) 和凹瓣梅花草 (*P. mysorensis*) 等退化雄蕊的顶端为亮黄色颗粒, 呈花蜜状, 很可能是拟态花蜜 (陈珊等, 个人观察)。在木兰藤科退化雄蕊腹部的槽中发现果蝇的卵, 退化雄蕊可能模拟了其繁殖地, 果蝇可能被其气味和中心的黑色斑点所吸引 (Endress, 1984)。

1.2 报酬型

退化雄蕊的另一个功能是为传粉者提供食物

报酬，在一些类群中，退化雄蕊能分泌花蜜或者产生败育花粉提供给传粉者食用，有些退化雄蕊则自身被昆虫取食。

1.2.1 分泌花蜜 在许多植物中发现退化雄蕊有分泌花蜜的现象。*Calycanthus Occidentalis* (蜡梅科 Calycanthaceae) 的传粉甲虫 *Colopterus truncatus* 进入花中，会被锥形的花瓣及其花瓣上的鬃毛拦截住，在花里停留期间，甲虫以内轮退化雄蕊顶端丰富的花蜜为食，花粉和退化雄蕊本身也作为食物。甲虫在花内活动时内轮退化雄蕊形成障碍，阻止沾满花粉的甲虫碰到同一朵花的柱头，直到花粉散完，退化雄蕊顶端干瘪，甲虫才离开。鸡肫草的退化雄蕊基部能分泌花蜜，它的五枚退化雄蕊环绕着子房分布。传粉昆虫围着退化雄蕊转圈取食花蜜的时候，身体接触到花中心的柱头和花粉 (Rickson, 1979; Sandvik 和 Totland, 2003; 陈珊等, 未发表数据)。此外, *Harungana madagascariensis* (藤黄科, Guttiferae) 与萼片对生的退化雄蕊转变为鳞片状蜜腺分泌花蜜 (Decraene, 1991)。大风子科 (Flacourtiaceae) (Decraene 等, 2001)、多子科 (Bonnetiaceae) 的 *Ploiarium* 和 *Archytaea* (Dickison 和 Weitzman, 1998)、棒果木科 (Corynocarpaceae) (Hemsley, 1903)、金莲木科 (Ochnaceae) (Cronquist, 1981)、亚麻科和酢浆草科 (Oxalidaceae) (Link, 1991)、玉蕊科 (Prance, 1976) 的退化雄蕊也能分泌花蜜。

1.2.2 退化雄蕊本身为报酬 漆树科 (Anacardiaceae) 的某些类群, 退化雄蕊能产生活性低或不可育的花粉作为传粉昆虫的报酬。如腰果属 (*Anacardium*, 漆树科) 的退化雄蕊包围可育雄蕊, Freitas 和 Paxton (1996) 认为这些退化雄蕊提供败育花粉作为传粉昆虫的报酬。由此可以减少可育花粉的损耗, 提高雄性繁殖适合度。

有的退化雄蕊既不能分泌花蜜也不能产生花粉, 但退化雄蕊本身富含营养成分, 自身可以作为访花昆虫的报酬。如 *Calycanthus* (蜡梅科) 的退化雄蕊, 将顶端提供给访花昆虫取食 (Beach, 1982; Rickson, 1979)。

1.3 欺骗传粉型

退化雄蕊的欺骗传粉类型一般发生在兰科植物, 他们通过拟态食物或繁殖地吸引昆虫传粉,

却不提供任何报酬。

食源性欺骗的传粉种类最多, 有些兰科植物的退化雄蕊是拟态花蜜、花粉等食物信号。Bäziger (1996) 发现附生的兜兰属植物 *Paphiopedilum villosum* 的传粉策略为食源性欺骗, 传粉昆虫主要是雌性的蝇类。植物在远距离用类似哺乳动物分泌物如汗液或尿的气味来吸引昆虫, 而近距离是以有光泽的退化雄蕊为引诱物, 退化雄蕊可能是拟态蜜汁或露珠。退化雄蕊上有光滑的疣状结构, 一旦访花昆虫停落, 则滑入囊中。小叶兜兰 *P. barbigerum* 的退化雄蕊为鲜艳的黄色, 利用 *Episyrphus balteatus* 的取食偏好欺骗其传粉 (Shi 等, 2009)。澳大利亚分布的柱帽兰属 (*Thelymitra*) 植物的退化雄蕊通常形成盔状拟态花粉欺骗传粉昆虫 (Edens-Meier 等, 2013)。

退化雄蕊能拟态产卵地欺骗雌性传粉昆虫产卵。Atwood (1985) 发现 *Paphiopedilum rothschildianum* 的产卵地欺骗传粉现象, 传粉昆虫是幼虫以蚜虫为食的雌性食蚜蝇, 退化雄蕊上的棍棒状腺毛拟态蚜虫, 从而引诱食蚜蝇去产卵。昆虫停靠退化雄蕊后就很容易掉进陷阱式囊内。

1.4 辅助传粉昆虫在花内的运动

退化雄蕊在空间上也能发挥作用, 这种类型的退化雄蕊通常结构复杂, 能引导昆虫活动, 便于昆虫的携粉部位精确的接触到花粉和柱头, 提高传粉的精确性。

1.4.1 蜜导 一些退化雄蕊是蜜导, 指示传粉者朝向花蜜所在位置。翠雀属 (*Delphinium*, 毛茛科 Ranunculaceae) 植物的雄蕊两侧外方各有 1 枚由退化雄蕊形成的蓝色花瓣状瓣片, 覆盖着花药和柱头, 两个瓣片之间形成通向距内花蜜的通道, 而每个瓣片中央通常有一簇非常醒目的黄色或白色髯毛, 这两簇髯毛是指引访花者的重要信号。张婵等 (2012) 报道, 去除髯毛处理显著降低了花粉的输出总量, 但坐果率和结籽数并没有显著降低。从而认为蓝翠雀花退化雄蕊上的髯毛起蜜导作用, 主要提高了该植物的雄性繁殖适合度。芭蕉科 (Musaceae), 蝎尾蕉科 (Heliconiaceae), Strelitzaceae 和兰花蕉科 (Labiaceae) 的外轮退化雄蕊指示传粉者朝向花蜜所在位置 (Endress, 1994)。此外, *Cheloneae* (WalkerLarsen 和 Harden, 2000) 和蓝花楹 (*Jacaranda mimosifo-*

lia, 紫葳科 Bignoniaceae) (Guimaraes 等, 2008) 的退化雄蕊、竹芋科的胼胝质退化雄蕊 (段友爱和李庆军, 2008) 也被认为是蜜导。

1.4.2 形成杠杆 退化雄蕊在空间上的另一个重要作用是形成杠杆。鼠尾草属 (*Salvia*, 唇形科 Lamiaceae) 的退化雄蕊与可育雄蕊组成一个杠杆样的弧形结构。其花蜜在基部, 当访花昆虫取食花蜜时, 头碰到退化雄蕊, 启动杠杆的一端, 另外一端的雄蕊随机转动, 花粉正好碰到传粉者的背部。当传粉者进入花内取食花蜜时, 启动可育雄蕊上方弯曲的花柱运动到同一位置, 柱头接触到花粉, 授粉完成 (Claßen-Bockhoff 等, 2003, 2004)。这种传粉机制十分精确。对于同域分布的鼠尾草, 可以通过调节杠杆的长短、形状和方位等, 使不同物种的花粉落到传粉者的不同位置, 避免杂交 (Claßen-Bockhoff 等, 2004)。

在唇形科的 Prostanthereae 亚科和 Westringieae 亚科, 姜科象牙参属 (*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 (张勃等, 2010)。

1.4.3 作为传粉昆虫的落脚点 *Penstemon* 的退化雄蕊为传粉昆虫在花上的落脚点, 并有助于传粉昆虫的胸部和头部接触到花药或柱头。*Penstemon haydenii* 去除退化雄蕊后, 导致最主要的传粉昆虫壁蜂 (*Osmia brevis*) 与花粉接触的部位发生改变。访问正常花的壁蜂收集花粉时, 停落在退化雄蕊上, 胸部和头部摩擦到花药。当退化雄蕊被去除, 由于花冠到雄蕊的距离过长壁蜂只能足部碰到花药。*Penstemon haydenii* 的其他传粉者的行为有些受退化雄蕊影响, 如去除退化雄蕊后, 隧蜂科 (Halictidae) 雌性蜂无法辨别方向, 找不到报酬而迅速离开。熊蜂和胡蜂等较大体积的蜂类, 则不受退化雄蕊有无的影响 (Walker-Larsen, 2001; Dieringer 和 Cabrera, 2002)。*Jacaranda oxyphylla* (紫葳科) 的圆柱状退化雄蕊长在花中央, 减少了花管内部的空间, 有利于昆虫接触到花粉和柱头, 上面密布的腺毛也便于昆虫攀爬和停留 (Guimaraes 等, 2008)。

1.4.4 形成陷阱式传粉通道 杓兰亚科 (Cypripedioideae) 的花结构为“陷阱式”的单向的传

粉通道。囊状的唇瓣与退化雄蕊紧贴在一起, 形成一个宽阔的囊口; 唇瓣的基部左右两边与合蕊柱和退化雄蕊一起, 构成分别的两个小孔, 两个能育雄蕊分别位于小孔的上方。昆虫从宽阔的囊口掉入囊内, 由于内壁光滑, 或长有倒毛, 昆虫不能从原路返回, 被“囚禁”在“陷阱”内, 唯一的出路是从唇瓣基部的其中一个小孔爬出。爬出的时候, 昆虫的背部首先碰到柱头表面, 如果昆虫背部带有前一朵花的花粉, 那么花粉就会留在柱头上。接着昆虫到达小孔处, 昆虫逃生时挤压唇瓣基部和雄蕊, 昆虫挤出的同时其背部也携带上了花粉, 并且小孔较小, 囊内壁的毛阻止昆虫从原路返回, 从而避免了自交 (Nilsson, 1979; Vogt, 1990; Bänziger 等, 2005; Argue, 2005)。研究表明, 杓兰亚科唇瓣和退化雄蕊的功能不仅是原来所认为的作为“陷阱”来诱捕昆虫, 而且同样作为一种产生“特化传粉”的机制而存在 (Li 等, 2008; 任宗昕等, 2012)。唇瓣囊和退化雄蕊结构的破坏, 就意味着传粉系统的损坏。

1.4.5 形成障碍, 减少昆虫盗蜜 *Penstemon* 的退化雄蕊能形成一个物理障碍, 阻止其他昆虫盗蜜 (Hawk 和 Tepedino, 2007)。桃金娘科鸟媒的类群 *Verticordia* 和 *Darwinia*, 其羽毛状的退化雄蕊向内弯曲遮盖蜜腺, 防止盗蜜者 (Yeo, 1992)。玉蕊科有花蜜的种类, 退化雄蕊为帽状, 有筛选作用, 只有体型大、具长舌的蜂才能进去 (Mori 等, 1978)。*Jacaranda* 属的退化雄蕊兼具多种功能, 也有防止盗蜜的功能 (Straw, 1956)。

1.5 “扳机”结构

“扳机”结构是指花柱在帽状退化雄蕊的束缚下生长成弯曲待发的状态, 形成“扳机”。帽状退化雄蕊辅助花柱运动, 共同构成一个精确的传粉机制或捕虫机制。

1.5.1 辅助柱头运动受粉 少花柎叶 *Phrynium oliganthum* (竹芋科) 具有花柱运动的精确传粉机制。其传粉过程和花柱运动与退化雄蕊的辅助密切相关。无垫蜂是少花柎叶的主要传粉者, 被花瓣状退化雄蕊艳丽的黄色吸引而来, 退化雄蕊的胼胝质的蜜导作用引导传粉者到恰当的位置, 同时给传粉者提供一个着陆平台。当携带有外来花粉的昆虫碰到了帽状退化雄蕊的“扳机”结构, 花柱被刺激启动应激反应, 张力释放后, 柱

头前端的凹槽刮取传粉者身上携带的花粉，同时将花粉盘内的花粉输出到传粉昆虫的身上。这种精巧的传粉机制使少花柊叶的散粉与授粉一次精准完成，也避免自花授粉。帽状退化雄蕊的“扳机”附属结构在启动这个爆发性花柱运动中起主要作用，花粉的接受和输出在“扳机”启动后瞬间高效完成（段友爱和李庆军，2008）。

竹芋科的不同种具有同源的帽状退化雄蕊，但结构各异，这些不同形态的退化雄蕊的功能尚不清楚（Ley 和 Claßen-Bockhoff, 2009）。Claßen-Bockhoff 和 Heller（2008）的研究表明，竹芋科隆起结构、“扳机”附属结构、与柱头弯曲的程度都各具特定功能。不同类型退化雄蕊的“扳机”如何对应不同的访花昆虫还有待更多研究。

山龙眼科 *Conospermum* 属的退化雄蕊也是一个“扳机”结构，当传粉者取食花蜜，触及到退化雄蕊，柱头释放并打到传粉者身上。美人蕉科的帽状退化雄蕊束缚柱头使其弯曲，也有竹芋科的类似传粉机制（Holm, 1978）。

1.5.2 协助捕虫 由帽状退化雄蕊参与组成的“扳机”结构在再力花 *Thalia dealbata*（竹芋科）捕虫过程中发挥着重要作用。它的花器官有一项特殊功能，能捕捉体积较小的蝇类昆虫。这个精确的捕虫过程与退化雄蕊功能息息相关。实验证明，当昆虫触及兜状退化雄蕊上缘时，应激反应启动，花柱迅速释放并卷曲，夹住昆虫的口器或身体。被捕捉的昆虫常数小时后死亡（田军东等，2007）。这种捕虫结构主要由 4 个雄蕊群形成筒状结构和启动兜状退化雄蕊“开关”，柱头卷曲完成。

1.6 花粉二次呈现

花粉二次呈现是指花粉从花药中散出后被释放到另一个花器官表面，此部位取代花药的花粉呈现功能，将花粉传递给传粉者（Howell 等，1993）。此过程能有效降低花内雌雄功能干扰或延长雄性阶段的时间。*Xyris*（黄眼草科 Xyridaceae）（Yeo, 1992）和某些甲虫传粉的 *Verticordia*（桃金娘科 Myrtaceae）的退化雄蕊为花粉二次呈现的器官（Holm, 1978; Yeo, 1992）。*Santalum acunzinatum*（檀香科 Santalaceae）的雄蕊会将花粉散在退化雄蕊上呈现，避免花粉随着雄蕊枯萎而掉落，从而延长雄性阶段，增加雄性功能适合

度（Howell 等，1993）。

1.7 保护结构

1.7.1 保护子房 木兰藤科植物的花开放后，其内轮退化雄蕊将雌蕊群包住，以防被昆虫食用，同时也避免自交（Endress, 1984）。金莲木科（Ochnaceae）退化雄蕊有时尖锥状或花瓣状，有时合生成管状保护子房（Cronquist, 1981）。耧斗菜属（毛茛科）的退化雄蕊组成一个膜质的鞘围绕子房，防止子房被访花昆虫伤害（Brayshaw, 1989）。玉蕊科的退化雄蕊也能保护子房（Prance, 1976）。

1.7.2 保护可育雄蕊 柳叶菜科 *Lopezia clavata* 两枚雄蕊已经丢失，仅剩一枚可育雄蕊和一枚退化雄蕊，在开花时期，花瓣状的退化雄蕊包围可育雄蕊和柱头，当传粉昆虫到来才释放（Plitmann 等，1973）。

1.8 避免自交

雌蕊先熟的植物类群中，退化雄蕊能有效避免自交。单室木兰科（Degeneriaceae）具 9~12 枚退化雄蕊，雌蕊先熟，雌性阶段时，退化雄蕊向外张开，花瓣小舌的位置也变为水平，传粉昆虫落在退化雄蕊上，在退化雄蕊和花柱之间爬行，通过花瓣小舌爬出去。雄性阶段，退化雄蕊紧紧包围柱头，传粉昆虫通过垂直的花瓣舌进入花中，爬出时不会碰到柱头（Endress, 1984）。梧桐科（Sterculiaceae）的 *Theobroma*、*Herrania* 和 *Dombeya* 也有与木兰科类似的避免自交的机制（Walker-Larsen 和 Harder, 2000）。帽花木科也是雌蕊先熟，它在雌性阶段时没有花被，雄蕊被退化雄蕊包围。等到雌性阶段结束，花药才散出，从而避免自交（Armstrong 和 Irvine, 1990）。

综上所述，退化雄蕊的功能主要为促进植物的繁殖成功。在许多植物中，退化雄蕊的功能并不是单一的，而是兼具多种功能。不仅同一种类型的退化雄蕊兼具几种功能，同时同一朵花上的不同退化雄蕊也分别发挥不同作用。*Jacaranda oxyphylla* 的圆柱状密布腺毛的退化雄蕊功能多样，有蜜导作用，可以作为杠杆方便昆虫接触花粉和爬行，阻止盗蜜昆虫访花，并且能分泌花气吸引传粉蜂类（Guimaraes 等，2008）。而竹芋科的 3 种退化雄蕊分别行使不同功能，唇形退化雄蕊吸引昆虫，胼胝体退化雄蕊为蜜导，兜状退

化雄蕊辅助柱头运动 (段友爱和李庆军, 2008; Ley 和 Claßen-Bockhoff, 2011)。

2 退化雄蕊的演化

Walker-Larsen 和 Harder (2000) 利用被子植物系统发育关系, 对退化雄蕊的进化进行了分析, 认为无功能的退化雄蕊是雄蕊减少和丢失过程的产物, 有功能的退化雄蕊起源于无功能退化雄蕊, 少数直接来自可育雄蕊。紫薇属 *Lagerstroemia* (千屈菜科 Lythraceae) 的某些种类 (Lunau, 2006), 决明属 *Cassia* (豆科 Leguminosae) (Dulberger, 1981), 炮弹树 *Couroupita guianensis* (玉蕊科 Lecythidaceae), 五桠果属 *Dillenia* (五桠果科 Dilleniaceae), 异蕊草属 *Thysanotus* (百合科 Liliaceae), 怡心草属 *Tripogandra* (鸭跖草科 Tripogandra) 等都有两种雄蕊功能分化的现象 (罗中莱和张奠湘, 2005)。这些雄蕊都分为颜色鲜艳的报酬型雄蕊和颜色暗淡的传粉型雄蕊, 报酬型雄蕊的花药在有些物种中可育, 在有些物种中不育。这种具不育花药的雄蕊可能是可育雄蕊到功能退化雄蕊进化的过渡状态。

兰科植物绝大多数种类具退化雄蕊。虽然退化雄蕊发现于被子植物中 32.5% 的科及 54.4% 的属, 但仅有不到 5.9% 出现于兰科以外的属 (Walker-Larsen 和 Harder, 2000)。退化雄蕊在兰科的广泛分布与合蕊柱和花粉块的形成紧密相关, 这些结构丰富了兰花花形态的多样化, 导致了兰科植物传粉方式的复杂多样, 从而促进了兰科植物多样性的形成 (任宗昕等, 2012)。具有爆发式传粉运动机制的竹芋科含 31 属 550 种, 远多于其姐妹科美人蕉科的 1 属 10 种 (Ley 和 Claßen-Bockhoff, 2009), 或许也与退化雄蕊的多样化有紧密联系。

系统发育分析显示退化雄蕊在演化过程中多次发生, 极可能与其功能的适应性进化密切相关。退化雄蕊的功能与植物繁殖或多或少都有联系, 然而它们对繁殖成功的影响的研究还不够深入。退化雄蕊的形态和功能似乎与生物环境联系紧密, 如访花昆虫的种类和数量多度。Penstemon (车前科 Plantaginaceae) 的退化雄蕊的功能发挥是间歇性的, 对其影响取决于拜访昆虫的种类及数量, 只有在小体型的传粉者为主导地位时

才能显现出来, 并且只是在某些年的某些地方影响繁殖成功 (Dieringer 和 Cabrera, 2002)。退化雄蕊这种高度敏感且特异的结构将会一直是研究进化的理想载体。

3 总结与展望

退化雄蕊多样的形态、功能与传粉昆虫的多样性及传粉过程的复杂性息息相关。不论是进化出复杂的结构, 还是提供食物分泌花蜜, 或者是形成各种机关运动, 除了捕虫 (再力花为自交授粉, 不需要传粉昆虫), 退化雄蕊的功能几乎都围绕着植物的繁殖; 其增加了花粉散出的机率, 增加了柱头接受的花粉量, 提高了传粉效率, 显著提高了雄性适合度或雌性适合度, 或雌雄两方面的适合度都显著提高。从吸引昆虫到引导传粉昆虫的活动过程到储存花粉进行二次呈现, 退化雄蕊实现了在时间和空间上对传粉过程及效率的有效调控。在许多有退化雄蕊的物种中, 退化雄蕊的形态在分类中占有重要地位, 也表明传粉过程对花形态塑造的重要地位。虽然退化雄蕊有着多样的形态和复杂的功能, 但退化雄蕊仅出现在两性花中 (少数出现在雌雄异株或雌雄同株的雌性花), 我们推测退化雄蕊的出现与减少雌雄功能干扰相关。目前大多退化雄蕊相关的研究都停留在分类学的形态描述阶段。一种植物的退化雄蕊是否有功能? 如何发挥功能? 如何量化评估其功能? 功能退化雄蕊的进化在物种选择上是否有特异性? 是否会促进物种分化? 这些问题还有待更多广泛深入的研究。在被子植物进化中, 如何评估高度敏感且特异性强的退化雄蕊的作用是一个值得思考的问题。

[参 考 文 献]

- Armstrong JE, Irvine AK, 1990. Functions of staminodia in the beetle-pollinated flowers of *Eupomatia laurina* [J]. *Biotropica*, **22** (4): 429—431
- Argue CL, 2005. Pollination biology of the clustered lady slipper [J]. *Tremontia*, **33**: 23—28
- Atwood JT, 1985. Pollination of *Paphiopedilum rothschildianum*: broodsite deception [J]. *National Geographic Research*, **1**: 247—254
- Bäziger H, 1996. The mesmerizing wart: the pollination strategy of

- epiphytic lady slipper orchid *Paphiopedilum villosum* (Lindl.) Stein (Orchidaceae) [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **121** (1): 59—90
- Bänziger H, Sun HQ, Luo YB, 2005. Pollination of a slippery lady slipper orchid in southwest China: *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **148** (3): 251—264
- Beach JH, 1982. Beetle pollination of *Cyclanthus bipartitus* (Cyclanthaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **69** (7): 1074—1081
- Brayshaw CT, 1989. Buttercups, waterlilies and their relatives in *British Columbia* [J]. *Royal British Columbia Museum Memoir*, **1**: 1—253
- Claßen-Bockhoff R, Speck T, Tweraser E *et al.*, 2004. The staminal lever mechanism in *Salvia* L. (Lamiaceae): A key innovation for adaptive radiation? [J]. *Organisms, Diversity and Evolution*, **4**: 189—205
- Claßen-Bockhoff R, Wester P, Tweraser E, 2003. The staminal lever mechanism in *Salvia* L. (Lamiaceae): a review [J]. *Plant Biology*, **5**: 33—41
- Claßen-Bockhoff R, Heller A, 2008. Floral synorganization and secondary pollen presentation in four Marantaceae from Costa [J]. *International Journal of Plant Sciences*, **169** (6): 745—760
- Cronquist A, 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants* [M]. New York, USA: Columbia University Press
- Darwin C, 1877. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species* [M]. London: John Murray
- Daumann E, 1935. trber die Bestäubungsökologie der *Parnassia-Bliete*. II. Ein weiterer Beitrag zur experimentellen Blütenforschung [J]. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik*, **81**: 705—717
- Decraene LPR, Smets E, 1991. Androecium and floral nectaries of *Harungana madagascariensis* (Clusiaceae) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **178**: 179—194
- Decraene LPR, Smets E, 2001. Stamines: their morphological and evolutionary significance [J]. *Botanical Review*, **67** (3): 351—402
- Dieringer G, Cabrera RL, 2002. The interaction between pollinator size and the bristle stamens of *Penstemon digitalis* (Scrophulariaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **89** (6): 991—997
- Dickison WC, Weitzman AL, 1998. Floral morphology and anatomy of Bonnetiaceae [J]. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **125**: 268—286
- Duan YA (段友爱), Li QJ (李庆军), 2008. The pollination biology of *Phrynium oliganthum* (Marantaceae) [J]. *Journal of Systematics and Evolution* (植物分类学报), **46** (4): 545—553
- Dulberger R, 1981. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpiniaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **68** (10): 1350—1360
- Edens-Meier R, Westhus E, Bernhardt P, 2013. Floral biology of large-flowered *Thelymitra* species (Orchidaceae) and their hybrids in Western Australia [J]. *Telopea*, **15**: 165—183
- Endress PK, 1984. The role of inner stamens in the floral display of some relic *Magnoliales* [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **146**: 269—282
- Endress PK, 1994. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers* [M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press
- Faden RB, 1992. Floral attraction and floral hairs in the Commelinaceae [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **79** (1): 46—52
- Faegri K, Der LPV, 1979. *The Principles of Pollination Ecology*, 3rd revised ed [M]. Oxford, UK: Pergamon Press
- Freitas BM, Paxton RJ, 1996. The role of wind and insects in cashew (*Anacardium occidentale*) pollination in NE Brazil [J]. *Journal of Agricultural Science*, **126**: 319—326
- Glinos E, Cocucci AA, 2011. Pollination biology of *Canna indica* (Cannaceae) with particular reference to the functional morphology of the style [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **291**: 49—58
- Guimaraes E, Luiz CDS, Di Stasi LC *et al.*, 2008. Pollination biology of *Jacaranda oxyphylla* with an emphasis on stamens function [J]. *Annals of Botany*, **102**: 699—711
- Hawk JL, Tepedino VJ, 2007. The effect of stamens removal on female reproductive success in a Wyoming population of the endangered blowout penstemon, *Penstemon haydenii* (Scrophulariaceae) [J]. *Madroño*, **54** (1): 22—26
- Hemsley WB, 1903. On the genus *Corynocarpus*, Forst., with descriptions of two new species [J]. *Annals of Botany*, **17** (4): 743—760
- Heywood VH, 1985. *Flowering Plants of the World*, 2nd ed [M]. Prentice Hall, New Jersey, USA: Englewood Cliffs
- Hofmann U, 1994. *Flower Morphology and Ontogeny* [M]. Caryophyllales: Evolution and systematics. Berlin, Springer-Verlag, 123—166
- Holm E, 1978. Some unusual pollination mechanisms in western Australian wildflowers [J]. *Western Australian Naturalist*, **14**: 60—62
- Howell GJ, Slater AT, Knox RB, 1993. Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance [J]. *Australian Journal of Botany*, **41**: 417—438
- Kirchoff BK, 1983. Allometric growth of the flowers in five genera of the Marantaceae and in *Canna* (Cannaceae) [J]. *Botanical Gazette*, **144** (1): 110—118
- Kirchoff BK, 1991. Homeosis in the flowers of the Zingiberales [J]. *American Journal of Botany*, **78** (6): 833—837
- Ley AC, Claßen-Bockhoff R, 2009. Pollination syndromes in African Marantaceae [J]. *Annals of Botany*, **104** (1): 41—56
- Ley AC, Claßen-Bockhoff R, 2011. Evolution in African Marantaceae—Evidence from Phylogenetic, Ecological and Morphological Studies [J]. *Systematic Botany*, **36** (2): 277—290
- Li P, Luo Y, Bernhardt P *et al.*, 2008. Pollination of *Cypripedium plectrochilum* (Orchidaceae) by *Lasioglossum* spp. (Halictidae):

- The roles of generalist attractants versus restrictive floral architecture [J]. *Plant Biology*, **10**: 220—230
- Liao MZ (缪明志), Liu HF (刘焕芳), Kuang YF (匡延凤) *et al.*, 2014. Floral vasculature anatomy of *Canna glauca* 'Erebus' (Cannaceae) [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), **22** (4): 344—350
- Link DA, 1991. The floral nectaries of geraniales. III. Lepidobotryaceae. Léonard [J]. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique/Bulletin van de National Plantentuin van België*, **61** (3/4): 347—354
- Luo ZL (罗中莱), Zhang DX (张奠湘), 2005. A review of heteranthery in flowering plants [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), **13** (6): 536—542
- Lunau, 2006. Stamens and mimic stamens as components of floral colour patterns [J]. *Botanische Jahrbücher*, **127** (1): 13—41
- Mori SA, Prance GT, Bolten AB, 1978. Additional notes on the floral biology of neotropical Lecythidaceae [J]. *Brittonia*, **30**: 113—130
- Müller F, 1883. Two kinds of stamens with different function in the same flower [J]. *Nature*, **Feb** (15): 364—365
- Nilsson LA, 1979. Anthecological studies of the Lady's-slipper, *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) [J]. *Botaniska Notiser*, **132**: 329—347
- Pischtschan E, Ley AC, Claßen-Bockhoff R, 2010. Ontogenetic and phylogenetic diversification of the hooded staminode in Marantaceae [J]. *Taxon*, **59** (4): 1111—1125
- Plitmann U, Raven PH, Breedlove DE, 1973. The systematics of Lopezieae (Onagraceae) [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **60**: 478—563
- Prance GT, 1976. The pollination and androphore structure of some amazonian Lecythidaceae [J]. *Biotropica*, **8** (4): 235—241
- Ren ZX (任宗昕), Wang H (王红), Luo YB (罗毅波), 2012. Deceptive pollination of orchids [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), **20**: 270—279
- Rickson FR, 1979. Ultrastructural development of the beetle food tissue of *Calycanthus* flowers [J]. *American Journal of Botany*, **66** (1): 80—86
- Sandvik SM, Totland O, 2003. Quantitative importance of staminodes for female reproductive success in *Parnassia palustris* under contrasting environmental conditions [J]. *Canadian Journal of Botany*, **81**: 49—56
- Shi J, Luo YB, Bernhardt P *et al.*, 2009. Pollination by deceit in *Paphiopedilum barbigerum* (Orchidaceae): a staminode exploits the innate colour preferences of hoverflies (Syrphidae) [J]. *Plant Biology*, **11**: 17—28
- Straw RM, 1956. Adaptive morphology of the *Penstemon* flower [J]. *Phytomorphology*, **6**: 112—119
- Sutherland D, 2006. The impact of variation in 'false' food signalling on the pollination success of *Phacelia campanularia* and *Parnassia palustris* [D]. Aberdeen: University of Aberdeen
- Tian DJ (田军东), Shi TS (史团省), Zhu SX (朱世新) *et al.*, 2007. Preliminary study and observation on the insect-catching behaviour of *Thalia dealbata* Fraser [J]. *World Sci-Tech R & D* (世界科技研究与发展), **29** (6): 62—65
- Vogel S, 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers [A] // Richards AJ ed., *The Pollination of Flowers by Insects. Linnean Society Symposium*, Series 6 [M]. London: Academic Press, 89—96
- Vogt CA, 1990. Pollination in *Cypripedium reginae* (Orchidaceae) [J]. *Lindleyana*, **5**: 145—150
- Walker-Larsen J, Harder LD, 2000. The evolution of staminode in angiosperms [J]. *American Journal of Botany*, **87** (10): 1367—1384
- Walker-Larsen J, Harder LD, 2001. Vestigial organs as opportunities for functional innovation: the example of the *Penstemon* staminode [J]. *Evolution*, **55** (3): 477—487
- Weberling F, 1989. *Morphology of Flowers and Inflorescences* [M]. London: Cambridge University Press, UK
- Yeo PF, 1992. *Secondary Pollen Presentation: Form, Function and Evolution* [M]. New York: Springer-Verlag, USA
- Zhang B (张勃), Sun S (孙杉), Zhang ZQ (张志强) *et al.*, 2010. A review of the evolutionary and ecological significance of lever-like stamens [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **34** (1): 89—99
- Zhang B (张勃), Sun S (孙杉), Fang QE (方强恩) *et al.*, 2012. Evolutionary response of staminal lever mechanism of different species in *Salvia* to spatial variation in pollinators [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **36** (7): 681—689
- Zhang C (张婵), Cha SQ (查绍琴), Yang YP (杨永平) *et al.*, 2012. Effects of the yellow barbs of the staminodes on reproductive success of *Delphinium caeruleum* (Ranunculaceae) [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), **33** (1): 222—236