

# 异型雄蕊的研究进展

罗中莱<sup>1,2</sup>, 张奠湘<sup>1</sup>

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:**就异型雄蕊的概念、在被子植物中的分布、在传粉过程中的作用及其发育进行了概述,并对未来的研究方向作一展望。异型雄蕊指一朵花内的雄蕊在形态、大小、颜色等方面有显著的区别,并存在不同程度分工的现象。异型雄蕊在野牡丹科、茄科、千屈菜科、豆科、雨久花科等多个科中都有分布,但其分化与程度常随类群而异。虽然人们对于这一现象的认识由来已久,但研究尚不深入。对于异型雄蕊的研究可以加深人们对植物与其传粉者之间关系的理解,并为传粉生物学与植物繁育系统研究提供新的视角和启示。

**关键词:**异型雄蕊; 分工; 功能; 雄蕊发育; 综述

中图分类号: Q944.43

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2005)06-0536-07

## A Review of Heteranthery in Flowering Plants

LUO Zhong-lai<sup>1,2</sup>, ZHANG Dian-xiang<sup>1</sup>

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China))

**Abstract:** The information in the literature concerning the concept of heteranthery, the distribution of heteranthery in angiosperm, the function of heteranthery in pollinating processes, as well as stamen development are reviewed, and the prospects in heteranthery studies are also discussed. Heteranthery, the phenomenon of stamens in a flower differing notably in shape, size, color and with labor discrimination, was first described more than one hundred years ago. Heteranthery exists in several angiosperm families, such as Melastomataceae, Solanaceae, Lythraceae, Leguminosae and Pontederiaceae, but the aspects and extent of differentiation often vary in taxa. Although people had realized this phenomenon for a long time, the studies are much less in-depth. Studies on heteranthery could strengthen people's understanding about the relationship between plants and their pollinators, and provide new purviews and inspiration for pollination biology and plant breeding system research.

**Key words:** Heteranthery; Labor discrimination; Function; Stamen development; Review

雄蕊通常由花丝和花药两部分组成,位于花被的内方或上方,在花托上呈螺旋状或轮状排列<sup>[1,2]</sup>。其主要功能是产生和散放花粉。雄蕊的数目因植物种类而异。通常,原始的种类数目多而不定,较高等的种类趋于减少或为定数<sup>[1,3]</sup>。

在大多数植物中,一朵花内的雄蕊在形态、大小、颜色等方面是基本相同的,即同型雄蕊。但在野牡丹科(Melastomataceae)、茄科(Solanaceae)、千屈菜科(Lythraceae)、豆科(Leguminosae)、雨久花

科(Pontederiaceae)等的一些种类里,同一朵花的雄蕊在形态、大小、颜色以及功能等方面有显著的区别,称为异型雄蕊。异型雄蕊是雄蕊的一种特化形式,它是一朵花内的雄蕊分化成为传粉者提供食物的给食型雄蕊和真正起传粉、繁殖作用的传粉型雄蕊的现象<sup>[4-6]</sup>。

异型雄蕊虽然广泛存在于相互没有亲缘关系的类群中,而且很早就引起了研究者的注意<sup>[7]</sup>,但对该现象的深入研究依然非常缺乏,即使在最近的一

些传粉生物学和繁育系统研究专著中多数也仅简略提及<sup>[8,9]</sup>。目前尚没有人对该现象进行系统性总结。本文对前人在异型雄蕊现象各个方面的研究作一初步综述,旨在为今后的研究提供有益的资料,并为探讨异型雄蕊现象的起源、分布、功能及其进化意义提供参考。

## 1 异型雄蕊的分布

从分类学和系统发育的角度看,异型雄蕊的分布没有明显的规律性。已有的研究表明,异型雄蕊主要存在于野牡丹科、茄科、千屈菜科、豆科、玉蕊科(Lecythydaceae)、杜鹃花科(Ericaceae)、椴树科(Tiliaceae)、雨久花科、鸭跖草科(Commelinaceae)、异蕊草科(Tecophilaceae)的部分种类里。

### 1.1 野牡丹科

野牡丹科是异型雄蕊现象分布比较集中的科<sup>[10,11]</sup>。野牡丹属(*Melastoma*)的雄蕊通常排列成内外两轮,外轮雄蕊较长,与萼片对生(对萼雄蕊),药隔基部增厚并伸长,弯曲,末端2深裂;内轮雄蕊较短,与花瓣对生(对瓣雄蕊),药隔不延伸,药室基部常具一对小瘤<sup>[12,13]</sup>。另外,在尖子木属(*Oxyspora*)、偏瓣花属(*Plagiopetalum*)、药囊花属(*Cyphotheca*)、棱果花属(*Barthea*)、野海棠属(*Bredia*)、异药花属(*Fordiophyton*)、藤牡丹属(*Diplectria*)中也有类似的异型雄蕊存在<sup>[13]</sup>。

早在19世纪,人们就发现该科中的许多种类在雄蕊的形态、大小、颜色等方面有显著的区别<sup>[7]</sup>。一些产生朔果的族中,如 *Merianieae*、*Bertolonieae*、*Microlicieae*、*Tibouchineae* 等,都有异型雄蕊<sup>[8,14]</sup>。Müller<sup>[15,16]</sup>最先指出这种二态性是两种雄蕊“分工”的结果。Forbes<sup>[17]</sup>也发现,访问野牡丹属的主要是木蜂属(*Xylocopa*)、熊蜂属(*Bombus*)等大型膜翅目昆虫。由于外轮长雄蕊的颜色与花冠的颜色很接近,不易引起昆虫的注意。因此它们在访花时径直向具有黄色花药的短雄蕊飞去,降落时其足刚好落在长雄蕊药隔基部的钩状突起上,虫体的压力使长雄蕊向中心靠拢,其上的花药也随之向下弯曲并远离传粉者的身体。当昆虫离开时,长雄蕊向上弹起,花药的顶端与其身体的腹部及侧面相接触,花粉随之附着于相应的部位。

### 1.2 茄科

茄科的异型雄蕊现象主要存在于茄属(*Solanum*)的 *Androceras* 组中。刺萼龙葵(*S. rostratum*)的5枚雄蕊从形态上可以分为两组:1个弯曲的大型雄蕊长约14 mm,基部最宽处的直径约2 mm;另外4个小型雄蕊短而且直,大小相仿,长7–8 mm,基部最宽处的直径约1 mm;5枚雄蕊的花药都呈暗黄色,但大型雄蕊花药的末端略带紫色<sup>[18,19]</sup>。Todd<sup>[18]</sup>认为,两种雄蕊的功能是不同的:小型雄蕊的作用是为访花昆虫提供花粉作为食物;而大型雄蕊则起传粉的作用。后来人们通过进一步的研究发现,该植物主要传粉者为体型较大的熊蜂属昆虫<sup>[19,20]</sup>。它们在传粉时降落于中央的4个小型雄蕊上面,挤出的花粉附着于其腹部。这些花粉随后被转移到其后足的花粉刷,成为熊蜂制造食物的原料。虫体胸部的振动可以使花粉从大型雄蕊中释放出来,并沾附于熊蜂翅下方的侧面,因而不会立即被其转移到花粉刷中。由于花柱与大型雄蕊之间有一定的夹角,柱头会与虫体的另一侧接触,从而有效的避免了自花授粉。

另外,分布于南美洲墨西哥到玻利维亚一带的一种茄科植物 *Jaltomata repandidentata* 也具有异型雄蕊<sup>[20]</sup>,它的花中有2枚大型雄蕊和3枚小型雄蕊,而且大型雄蕊的花丝明显长于小型雄蕊的花丝<sup>[21]</sup>。在花完全开放时,大型雄蕊的花药位置略高于柱头,而小型雄蕊的花药则低于柱头。但对于该植物两种雄蕊各自在传粉中的作用尚缺乏研究。

### 1.3 千屈菜科

紫薇属(*Lagerstroemia*)的某些种类(如紫薇 *L. indica*)具有两种类型的雄蕊<sup>[7,22]</sup>。外围的6枚雄蕊花丝长而弯曲,花药较大,色泽暗淡,并或多或少的隐藏在粉红色的花瓣下面。与之相比,位于花朵中央的30–40枚雄蕊花丝短,花药较小。两种雄蕊中的花粉在颜色、数量、大小、花粉壁的结构、生活力及化学成分上都有一定的差异<sup>[22]</sup>。当传粉者(主要是蜂类)从中央的短雄蕊采集花粉时,外轮长雄蕊的花粉就会因振动散布于传粉者的背部<sup>[22]</sup>。

### 1.4 豆科

豆科中的异型雄蕊现象主要分布于云亚科(*Caesalpinioideae*)的几个属中,其中决明属

(*Cassia*) 及其邻近属最为集中<sup>[7,8,18,23-25]</sup>。

人们很早就发现, 决明属中同一朵花的雄蕊分化为较短的给食型雄蕊与较长的传粉型雄蕊<sup>[15]</sup>。这种具有孔裂花药的异型雄蕊常常与蜂类的振动传粉相联系<sup>[6]</sup>。在振动传粉中, 花粉通过蜂类对花药的振动或“吸取”作用, 从顶孔释放出来。

复总望江南 (*C. didymobotrya*) 具有三种类型的可育雄蕊。第一类是位于花中部的 4 枚雄蕊, 短而粗, 花丝长约 3 mm, 黄色的花药长约 4 mm。第二类是一对大型雄蕊, 位于第一类 4 枚雄蕊的下方 (远轴方), 其花丝长约 3 mm, 花药长达 11 mm, 这对雄蕊一个弯向左侧, 另一个弯向右侧, 花刚开放时, 其花药为黄色, 然后逐渐转为深褐色。第三种类型为一个单独的雄蕊, 位于花的最下方, 两个大型雄蕊之间, 其花丝长约 6 mm, 花药长约 5 mm。所有 7 个可育雄蕊均为顶孔开裂<sup>[4]</sup>。

耳叶决明 (*C. auriculata*) 具有 4 个位于花中央的给食型雄蕊, 花丝长约 3 mm, 花药长约 6 mm。2 枚侧生的传粉型雄蕊花丝长达 11 mm, 顶端生有约 11 mm 长、弯曲的花药。最下方的雄蕊位于中央, 花丝长 10 mm, 花药扭曲, 长约 9 mm。其弯曲方向在某些花中是向左的, 而在另一些花中是向右的<sup>[4]</sup>。

云实属 (*Caesalpinia*) 的金凤花 (*C. pulcherrima*) 的 10 枚雄蕊在花药大小、花药开裂时间以及花丝运动上可以明显的分为两组。7 个小型雄蕊的花药在早晨开裂 (8:30 之前), 而 3 个大型雄蕊的花药在中午开裂。两种花药中花粉的活力也有显著的差别, 小型花药花粉维持活力的时间 (10 h) 明显短于大型花药花粉的时间 (22 h)<sup>[26]</sup>。

另外, 决明族的任豆 (*Zenia insignis*) 存在与决明属相类似的雄蕊分化现象。甘豆族的东京油楠 (*Sindora tonkinensis*) 的 10 个雄蕊分化成长短不一的两组 (个人观察)。在羊蹄甲属 (*Bauhinia*) 的显托亚属 (Subgenus *Phanera*) 中, 除 3 枚可育的雄蕊外, 普遍存在数量不等、不育的退化雄蕊<sup>[27]</sup>。这些雄蕊退化或分化的现象是否属于异型雄蕊, 目前尚未见讨论。

蝶形花亚科 (Papilionoideae) 中异型雄蕊的报道较少。其中发现于巴西亚马逊河地区的铁木豆属 (*Swartzia*) 的一个新种 *S. trimorphica* 具有 3 种不同形态的雄蕊<sup>[28]</sup>。最大的 2 枚雄蕊花丝长 12–15 mm, 花药为 1.6–1.8×1–1.3 mm, 长圆形, 向背面弯曲; 中

等大小的雄蕊有 4–6 枚, 花丝长 15–25 mm, 花药大小为 1.2–1.4×0.8–1.2 mm, 椭圆形; 另外还有许多小型雄蕊, 花丝长 16–18 mm, 花药大约 1×1.4 mm, 扁圆形。作者推测, 这种植物可能存在功能性雌雄异株, 即功能上的雄花与雌花分别存在于不同的个体。

### 1.5 玉蕊科

*Lecythis pisonis* 的一部分雄蕊基部联合呈环状, 围绕子房, 并向一边延伸形成一带状结构。该结构进一步弯曲, 其末端扩展成盖状, 覆盖于子房的上方。另一部分雄蕊 (给食型雄蕊) 即着生于这一盖状结构的内面, 与呈环状的传粉型雄蕊相对。当传粉者将身体挤入这两种雄蕊之间, 并从给食型雄蕊中采集花粉时, 环状的传粉型雄蕊恰好与其头部及背部接触, 其中的花粉也随之附着于传粉者身上。此外, 另一属的炮弹树 (*Couroupita guianensis*) 雄蕊也具有类似的构造<sup>[29]</sup>。

### 1.6 五桠果科

五桠果属 (*Dillenia*) 的花从结构上可以分为两种类型: 一种是雄蕊在花的中心集合成球果状结构, 没有明显的分化。另一种类型花的雄蕊在形态和颜色上分成明显的两组, 内轮雄蕊较长, 数量少, 颜色不醒目, 为传粉型雄蕊; 外轮的较短, 数量多, 色泽鲜艳, 为给食型雄蕊。两轮雄蕊不仅总体长度不同, 而且花丝和花药的相对长度也有差别: 在花药长度上, 内轮的传粉型雄蕊大于外轮的给食型雄蕊, 而花丝的长度则相反<sup>[30]</sup>。

### 1.7 雨久花科

异蕊草属 (*Heteranthera*) 的花为浅蓝色, 辐射对称。位于外轮的是 1 枚较长的传粉型雄蕊, 靠近花被, 花药为蓝紫色; 内轮为 2 枚黄色花药的给食型雄蕊<sup>[7,31]</sup>。两种雄蕊花粉的颜色也有差异: 传粉型雄蕊具有蓝灰色的花粉, 而给食型雄蕊的花粉则为黄色<sup>[7]</sup>。

### 1.8 鸭跖草科

*Tripogandra grandiflora* 具有两种不同的雄蕊。与萼片对生的雄蕊花丝短而光滑, 花药呈白色, 而与花瓣对生的雄蕊花丝被毛, 且花药为橙黄色。两种雄蕊中的花粉在形态、活力等方面均有显著差异<sup>[32]</sup>。

## 1.9 异蕊草科

*Cyanella* 是分布于南非的一个小属, 其中的一些种类具有典型的异型雄蕊现象<sup>[33]</sup>。它们的雄蕊可明显地分为两组, 位于上方的一组由 5 枚或 3 枚雄蕊组成, 下方的一组由 1 枚或 3 枚雄蕊组成。两组雄蕊在形态、大小以及花粉量上均有显著差异。*C. alba* 的雄蕊具有白色、粗壮的花丝和深黄色的花药。上方的 5 枚雄蕊花药相互融合并向弯曲, 形成一个盖状的结构, 并且每个花药的顶部都有一个明显的黑色斑点; 下方的 1 枚雄蕊花药呈淡黄色, 扁平而宽阔, 与其它 5 枚雄蕊形成鲜明的对比。与 *C. alba* 不同, *C. hyacinthoides* 上方的 5 枚雄蕊几乎与花被片的基部垂直, 且花丝极短, 其中的 3 枚位于子房的上方, 2 枚位于子房的侧面, 第 6 枚雄蕊处于最下方, 与花被片基本平行, 花丝很短, 但花药的宽度和长度均大于其它 5 枚雄蕊。两组花药均为孔裂, 但上方的 5 个为单孔裂, 下方的 1 个为双孔裂。另外, 有报道在椴树科 *Mollia* 属<sup>[7]</sup>、杜鹃花科杜鹃花属 (*Rhododendron*)<sup>[34]</sup> 的部分种类里, 雄蕊大小、花粉颜色、花粉数量等方面有一定的差异, 但尚缺乏深入的研究。

## 2 异型雄蕊的作用

### 2.1 保护繁殖用的花粉

异型雄蕊不仅在形态、大小上不同, 其花药 (有时包括花丝) 的颜色往往也有显著的区别。给食型雄蕊通常具有比较鲜艳的色彩, 而且与花冠 (花被) 的颜色形成鲜明的对比, 容易吸引传粉者的注意; 而传粉型雄蕊的颜色大多比较暗淡, 不易被访花昆虫发现<sup>[7,22]</sup>, 从而可以保护繁殖用的功能型花粉<sup>[14]</sup> 不被昆虫吃掉。

野牡丹属一些种类的给食型雄蕊的花药呈鲜艳的黄色, 位于花的中心; 而传粉型雄蕊则位于外轮, 且花药与花冠的颜色很接近, 为淡紫红色。根据 Forbes<sup>[17]</sup> 的观察, 昆虫在访花时会降落在给食型雄蕊上, 并从中采集花粉。

紫薇给食型雄蕊的花药同样为鲜黄色, 而且具有黄色的花粉; 外轮的 6 枚传粉型雄蕊的花药呈暗淡的灰黄色, 花粉为绿色<sup>[22]</sup>。Müller<sup>[7]</sup> 注意到蜜蜂在访花时只从内部的雄蕊采集花粉, 而不理会外轮的雄蕊。

*Cyanella alba* 上方的 5 枚给食型雄蕊具有深黄色、带黑色斑点的花药, 在淡黄色的花被的衬托下十分醒目; 而下方的传粉型雄蕊花药亦为淡黄色, 与内轮花被的颜色很接近<sup>[33]</sup>。

五桠果属中具有异型雄蕊的种类内轮雄蕊较长, 而且颜色往往与心皮十分相似。昆虫在访花时将身体挤进花柱分支与雄蕊之间的空隙, 围绕花的中轴作旋转式运动, 并且只从外轮雄蕊采集花粉。在这一过程中, 昆虫的背部触碰到花柱的分支, 振动传递到内轮的雄蕊, 从而使花粉从花药中释放出来, 沾附到昆虫身体的侧面和背部<sup>[30]</sup>。

### 2.2 促进异花授粉

异型雄蕊现象常常与镜像花柱 (enantiostyly) 相联系<sup>[4,6]</sup>。在这一现象中, 花柱在水平面上向左 (左花柱型) 或向右 (右花柱型) 偏离花的中轴线<sup>[5]</sup>。镜像花柱植物中, 花粉分布在传粉者身体的不同侧面, 从而造成了左右对应的生殖器官之间的传粉和授粉, 避免了同一花型间的交配<sup>[35]</sup>。镜像花柱保证了不同花或不同个体之间才能相互授粉, 有效地提高了异交率。

在具有镜像花柱的 *Cyanella alba* 和 *C. lutea* 中, 花里只有 1 枚起传粉作用的雄蕊, 它的弯曲方向与花柱的弯曲方向相反。左花柱型的雄蕊弯向右侧, 右花柱型的雄蕊弯向左侧<sup>[33]</sup>。在 *Androceras* 的某些种类里, 1 枚雄蕊长于其它几枚, 并且顶端弯曲, 偏向一侧; 花柱差不多与之等长, 但弯向另一侧<sup>[20]</sup>。这样, 柱头只能接受到昆虫身体相应一侧所携带的花粉。因此, 只有访问过右花柱型花的昆虫才可以使左花柱型花授粉, 反之亦然。

## 3 异型雄蕊的发育

有研究表明, 传粉型雄蕊与给食型雄蕊在长度和形态上的差异是由于花丝或花药发育的起始和终止时间不同造成的, 而不是因为其生长速率的差别<sup>[30]</sup>。

Jesson 等<sup>[5]</sup> 对 5 个科中 8 种具有异型雄蕊和镜像花柱的植物进行了研究, 发现所有种类两种类型的雄蕊在其相对生长速率上没有差异, 而在发育起始时间上, 传粉型雄蕊则要早于给食型雄蕊。

五桠果属异型雄蕊的形成与其离心式的发育

有关<sup>[30]</sup>。*Dillenia alata* 的内轮雄蕊原基同步发生于花中央的一个浅环状结构上,随后心皮原基开始发育,并常与雄蕊原基交互排列。此时雄蕊的发生并没有完成,更多的雄蕊离心式产生于最初形成的雄蕊的外围。即使在心皮闭合以后,仍然可能有新的雄蕊形成。这种雄蕊总体发育时期延长的结果是其年龄和大小从内轮雄蕊向外轮雄蕊递减。而且在 *D. alata* 中,这种递减是十分显著的。从而造成了异型雄蕊的产生:内轮雄蕊和外轮雄蕊的大小、形态甚至颜色都有明显的差异。内轮雄蕊较长,紧贴心皮的背面,并向外侧弯曲,呈现与心皮同样的红色。外轮雄蕊短且分散,形成一个篮状结构,其颜色与花瓣一样为黄色。

决明属许多种类雄蕊的发育是单向的<sup>[36]</sup>。复总望江南与 *Cassia fasciculata* (*Chamaecrista fasciculata*) 的花中最先发生的是位于外轮中央位置的雄蕊原基,随后两侧的雄蕊开始发育,然后是近轴的两枚。内轮雄蕊的发育开始于远轴的一或两个雄蕊原基,待其生长到一定大小之后侧面的雄蕊才开始发育。这种雄蕊原基发育的不同步性造成了传粉型雄蕊与给食型雄蕊在形态和大小上的差异。爪哇决明 (*C. javanica*) 雄蕊的发育也有类似的过程,只是其首先发育的是远轴的雄蕊和侧面的一个雄蕊,从而造成了两枚侧生雄蕊发育的不同步,因此使得花器官呈现明显的不对称性:不仅两种类型的雄蕊在形态和大小上有差异,而且两枚传粉型雄蕊的大小亦不相同。

## 4 异型雄蕊研究概况

从已有资料来看,关于异型雄蕊的研究主要有以下几个方面:

### 4.1 异型雄蕊在植物中的分布

目前对于异型雄蕊在各科中的分布情况尚缺乏较为系统的研究。根据资料的记载,异型雄蕊现象主要存在于以下几个科中:

(1) 野牡丹科; (2) 茄科; (3) 千屈菜科; (4) 豆科; (5) 玉蕊科; (6) 五桠果科; (7) 杜鹃花科; (8) 椴树科; (9) 雨久花科; (10) 鸭跖草科; (11) 异蕊草科。

其中茄科<sup>[18]</sup>、豆科<sup>[17,23]</sup>、野牡丹科<sup>[7]</sup>、千屈菜科<sup>[7]</sup>、雨久花科<sup>[7]</sup>等几个科的异型雄蕊现象早在 19 世纪就已引起人们的关注,但当时的工作仅限于对这一

现象的记录和描述<sup>[7,15-18,23]</sup>。Müller<sup>[7]</sup>、Forbes<sup>[17]</sup>、Todd<sup>[18]</sup> 等虽然对一些种类的传粉过程进行了观察,并根据访花者的行为判断两种类型的雄蕊在功能上的差异,但并未有深入的研究。此后的一些研究工作也较为分散,且多是针对个别种、属<sup>[4,10,11,19,22,24,26,30,33]</sup>。

### 4.2 异型雄蕊的“分工”

澳大利亚研究者根据多花野牡丹 (*Melastoma affine*) 两种雄蕊的排列与颜色以及花柱的特点,推测其雄蕊应具有不同的功能,但野外观察没有找到关于给食型雄蕊与传粉型雄蕊明显分工的证据<sup>[11]</sup>。据观察,两种雄蕊都具有吸引其主要传粉者一无垫蜂 (*Amegilla*) 的能力,每一种雄蕊的花粉都被蜂类所采集;且二者的花粉都是有活力的,所以实际上均可作为传粉型雄蕊。对花粉数量的统计表明长雄蕊比短雄蕊含有更多的花粉,因此蜂类对于长雄蕊的偏好可能是由于这种资源的相对丰富性。然而,根据本文作者的观察,同是野牡丹属的地稔 (*Melastoma dodecandrum*) 和野牡丹 (*M. candidum*),其主要传粉昆虫并不相同。前者主要为无垫蜂,而后者则为木蜂。通过对二者雄蕊的研究发现,与澳大利亚作者对多花野牡丹研究的结果相似,地稔传粉型雄蕊与给食型雄蕊的花粉没有明显区别,而野牡丹两种雄蕊中花粉则有显著差异(研究结果另文发表)。因此,这种雄蕊的分化可能与传粉者的差异有关。

通过对复总望江南和耳叶决明的研究,Dulberger<sup>[4]</sup>认为,传粉型雄蕊与给食型雄蕊的分工只在落到柱头上的花粉方面得到证实,而所有的可育雄蕊都能提供给食型花粉 (feeding pollen),作为传粉者的食物。一些研究者也曾经观察到,木蜂利用其中足将沾附于背上的花粉刷下,并将其转移到后足。另外,利用 X- 线摄影技术对木蜂 *Xylocopa pubescens* 在蜂巢内的活动进行的研究表明,昆虫背部和翅上的花粉(通常来自于传粉型雄蕊)可以通过摩擦沾附到蜂巢内壁,进而附着到蜂的腹部和足上。而这些花粉很可能被用来制造蜂粮;也就是说,两种雄蕊提供的花粉均可作为蜂的食物来源。

### 4.3 两种雄蕊中花粉的差异

#### 4.3.1 花粉数量方面

复总望江南 2 枚大型的传粉型雄蕊中的花粉数量明显多于其它 5 枚雄蕊(前者约为后者的 4.7 倍)。其最下方的 1 枚雄蕊的花粉数接近于花中央

的4枚雄蕊,因此作者认为这5枚雄蕊均属于给食型雄蕊。与之相比,耳叶决明两种雄蕊花粉数量的差异明显小于复总望江南,每个传粉型雄蕊与给食型雄蕊中含有的花粉数差不多相等<sup>[4]</sup>。

对多花野牡丹的研究也有类似的结果:外轮的传粉型雄蕊比内轮的给食型雄蕊含有更多的花粉<sup>[1]</sup>。同样,*Jaltomata repandidentata* 大型雄蕊的花粉数也明显多于小型雄蕊的花粉数(77 000 vs. 58 000)<sup>[21]</sup>。*Rhododendron ferrugineum* 长雄蕊中的花粉亦比短雄蕊中的花粉多<sup>[34]</sup>。

目前对于两种类型雄蕊花粉数量的研究还仅局限于花粉量的统计方面,而造成这种差异的原因尚不清楚。

#### 4.3.2 花粉形态与活力

通过用扫描电镜(SEM)对复总望江南和耳叶决明传粉型雄蕊与给食型雄蕊中的花粉进行观察,未发现二者有形态上的差别。对花粉大小的测量表明,2枚大型的传粉型雄蕊中的花粉略小于其它几枚雄蕊中的花粉。两种类型的雄蕊中的花粉的萌发率均在90%左右,苯胺蓝染色实验也未发现二者有明显区别<sup>[4]</sup>。这说明传粉型雄蕊与给食型雄蕊中的花粉在活力上基本没有差异。同样,刺萼龙葵大型雄蕊(传粉型雄蕊)与小型雄蕊(给食型雄蕊)中不育花粉的比例也是基本相同的,人工授粉实验未发现二者花粉在可育性方面的差别<sup>[9]</sup>。Renner<sup>[14]</sup>曾认为,野牡丹科两种雄蕊中的花粉没有形态及生理上的差异。Gross<sup>[11,23]</sup>对澳大利亚的多花野牡丹两种雄蕊中的花粉进行了研究,也没有发现二者在形态和可育性上的不同。

但在某些种类里,两种雄蕊的花粉却有着明显的差别。金凤花大型雄蕊的花粉维持活力的时间约为22 h,而小型雄蕊中的花粉活力只能维持10 h左右<sup>[26]</sup>。*Melastoma malabathricum* 部分雄蕊产生的花粉是不育的,而在*Commelina coelestis* 中,给食型雄蕊不再产生花粉,取而代之的是一种乳状液体<sup>[19,37]</sup>。

关于异型雄蕊中花粉形态与活力方面的研究还不多,特别是二者跟雄蕊分工之间的关系还有待于进一步的探讨。

## 5 展望

目前关于异型雄蕊的研究比较分散,且多数还停留在对于这一现象的记录和描述上,尚不深入。

尤其是关于不同类型雄蕊在传粉中的“分工”,异型雄蕊与镜像花柱间的联系以及异型雄蕊发生的机理等都有待于进一步的研究。

### 5.1 异型雄蕊的分工

人们对于异型雄蕊现象最初的认识是基于其两种类型雄蕊在传粉过程中所扮演的不同“角色”,即功能上的分化<sup>[7,15-18]</sup>。后来的研究也证实了在某些类群中的确存在这种分工。但也有作者对此表示怀疑,认为这种分工可能没有人们起初想像的那样简单,而且不同植物种类的异型雄蕊在分工的程度和方式上可能会有较大的差异。因此,异型雄蕊的分工问题还需要大量的野外实验和人工控制实验进行研究,以弄清这种分工的实质及其在提高植物雄性适合度方面的作用。

### 5.2 异型雄蕊与镜像花柱

虽然异型雄蕊常与镜像花柱现象相联,但这种关系并不是绝对的。Jesson<sup>[6]</sup>比较了6个科中的15种镜像花柱植物雌雄蕊的位置关系,发现许多种类的柱头和1个雄蕊(通常是传粉型雄蕊)的花药具有完全的交互式位置关系,而另一些种类雄蕊的弯曲程度则明显小于花柱的弯曲程度。从雄蕊没有弯曲到柱头与花药之间形成交互位置关系的变化是连续的。有4种二型镜像花柱的植物(*Wachendorfia brachyandra*, *W. paniculata*, *W. thyrsiflora* 和 *Heteranthera multiflora*), 柱头和花药都表现出一定的交互式雌雄异位。而*Saintpaulia ionantha* 则没有异型雄蕊,只有花柱的弯曲。所以,尽管对于大多数镜像花柱(特别是二型镜像花柱)植物来说,具有异型雄蕊是一项重要的特征,但并非所有的镜像花柱植物都有异型雄蕊,同样,并非所有具异型雄蕊的种类都有镜像花柱。

异型雄蕊与镜像花柱这两种性器官的多态性都与提高异花传粉的精确性,以及减少同一植株上花内或花间柱头与花药的干扰有关,但二者之间的相互关系还需进一步研究。

### 5.3 异型雄蕊发生机理

目前对于异型雄蕊发生机理的研究还仅局限于少数类群,且多是从形态解剖方面对雄蕊原基的发育进行探讨<sup>[5,30,36]</sup>。而对其发生、发育和分化的分子生物学机理,不同类群中异型雄蕊发育过程的差

异,以及产生这种差异的原因,尚缺乏相关报道。因此,在现有工作的基础之上,结合分子生物学、遗传学等手段,对上述几方面进行综合性研究是必要的。

### 参考文献

- [1] Esau, Katherine. Plant Anatomy [M]. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1953. 530–533.
- [2] Shivahare R P. Anatomy of Angiosperms [M]. 3rd ed, Allahabad: Kitab Mahal, 1979.
- [3] McLean R C, Ivimey-Cook W R. Textbook of Theoretical Botany, Vol. 2 [M]. Longman, Green and Co. 1956. 1167–1201.
- [4] Dulberger R. The floral biology of *Cassia didymobotrya* and *C. auriculata* (Caesalpinioideae) [J]. Amer J Bot, 1981, 68(10):1350–1360.
- [5] Jesson L K, Barrett S C H, Day T. A theoretical investigation of the evolution and maintenance of mirror-image flowers [J]. Amer Nat, 2003, 161(6):916–930.
- [6] Jesson L K, Barrett S C H. The comparative biology of mirror-image flowers [J]. Int J Plant Sci, 2003, 164(Suppl. 5):237–249.
- [7] Müller F. Two kinds of stamens with different functions in the same flower [J]. Nature, 1883, 27:364–365.
- [8] Proctor M, Yeo P, Lack A. The Natural History of Pollination [M]. London: Harper Collins Publishers, 1996. 294–295.
- [9] Richards A J. Plant Breeding Systems [M]. 2nd ed, London: Chapman & Hall, 1997. 123.
- [10] Gross C L. The breeding system and pollinators of *Melastoma affine* (Melastomataceae): a pioneer shrub in tropical Australia [J]. Biotropica, 1993, 25(4):468–474.
- [11] Gross C L, Kukuk P F. Foraging strategies of *Ameigilla anomala* at the flowers of *Melastoma affine* – no evidence for separate feeding and pollinating anthers [J]. Acta Hort, 2001, 561:171–178.
- [12] Hutchinson J. The Families of Flowering Plants Vol. 1 Dicotyledons [M]. 2nd ed, Oxford: Clarendon Press, 1959. 183.
- [13] Chen C (陈介). Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 53(1) [M]. Beijing: Science Press, 1984. 135–136. (in Chinese)
- [14] Renner S S. A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae [M]. Ann Missouri Bot Gard, 1989, 76:496–518.
- [15] Müller H. Two kinds of stamens with different functions in the same flower [J]. Nature, 1881, 24:307–308.
- [16] Müller H. Two kinds of stamens with different functions in the same flower [J]. Nature, 1882, 27:30.
- [17] Forbes H. Two kinds of stamens with different functions in the same flower [J]. Nature, 1882, 26:386.
- [18] Todd J E. On the flowers of *Solanum rostratum* and *Cassia chamaecrista* [J]. Amer Nat, 1882, 16:281–287.
- [19] Bowers K A. The pollination ecology of *Solanum rostratum* (Solanaceae) [J]. Amer J Bot, 1975, 62(6):633–638.
- [20] Hawkes J G, Lester R N, Skelding A D. The Biology and Taxonomy of the Solanaceae [M]. London: Academia Press, 1979. 53.
- [21] Polsgrove, Russell L, Thomas M, et al. Heteranthery and post-anthesis filament elongation: The floral biology of *Jaltomata repandidentata* (Solanaceae) [J]. Amer J Bot, 1993, 80(Suppl. 6): 171.
- [22] Nepi M, Guarnieri M, Pacini E. “Real” and feed pollen of *Lagerstroemia indica*: ecophysiological differences [J]. Plant Biol, 2003, 5:311–314.
- [23] Meehan T. On the fertilization of *Cassia marilandica* [J]. Proc Acad Nat Sci Phila, 1886, 38:314–318.
- [24] Buchmann S L. Buzz pollination of *Cassia quiedondilla* (Leguminosae) by bees of the genera *Centris* and *Melopoma* [J]. Bull South Cal Acad Sci, 1974, 73:171–173.
- [25] Tucker S C. Floral development in legumes [J]. Plant Physiol, 2003, 131:911–926.
- [26] Sarala B S, Lokesh R, Vasudeva R. Anther dimorphism, differential anther dehiscence, pollen viability and pollination success in *Caesalpinia pulcherrima* L. (Fabaceae) [J]. Current-Sci, 1999, 76 (11):1490–1494.
- [27] Wunderlin R, Larsen K, Larsen S S. Reorganization of the Cercideae (Fabaceae: Caesalpinioideae) [J]. Danica Biologiske Skrifter, 1987, 28:1–40.
- [28] Freitas Mansano V, Souza A L. A new *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae) species with trimorphic stamens from Amazonian Brazil [J]. Bot J Linn Soc, 2004, 147:235–238.
- [29] Mori S A, Orchard J E. Intrafloral pollen differentiation in the new world Lecythydaceae, subfamily Lecythydoideae [J]. Science, 1980, 209:400–403.
- [30] Endress P K. Relationships between floral organization, architecture, and pollination mode in *Dillenia* (Dilleniaceae) [J]. Plant Syst Evol, 1997, 206:99–118.
- [31] Jesson L K, Kang J, Wagner S L, et al. The development of enantiostyly [J]. Amer J Bot, 2003, 90(2):183–195.
- [32] Lee R E. Pollen dimorphism in *Tripogandra grandiflora* [J]. Bailey, 1961, (9):53–56.
- [33] Dulberger R, Ornduff R. Floral morphology and reproductive biology of four species of *Cyanella* (Tecophilaeaceae) [J]. New Phytol, 1980, 86:45–56.
- [34] Nathalie E, Elisabeth F, Andre P et al. Stamen dimorphism in *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae): development and function [J]. Amer J Bot, 2001, 88(1):68–75.
- [35] Zhang D Y (张大勇). Plant Life-history Evolution and Reproductive Ecology [M]. Beijing: Science Press, 2004. 310. (in Chinese)
- [36] Tucker S C. Trends in evolution of floral ontogeny in *Cassia sensu stricto*, *Senna*, and *Chamaecrista* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae: Cassiinae); A study in convergence [J]. Amer J Bot, 1996, 83(6):687–711.
- [37] Faegri K, Van der Pijl L. The Principles of Pollination Ecology [M]. 3rd ed, Rev. New York: Pergamon Press, 1979. 62.