

雄蕊： 生态与进化

任明迅 夏 婧 孟千万 著



 科学出版社

雄蕊： 生态与进化

任明迅 夏 婧 孟千万 著



科学出版社
北京

内 容 简 介

本书围绕植物两性花的雄蕊结构与特征、花粉传递过程与效率,重点讨论了雄蕊形态适应与着生规律、雄蕊附属物、雄蕊空间配置(雄蕊在花内空间位置的分化)、雄蕊运动、花粉传递效率及其繁殖后果等。同时对最新研究报道的植物雄性竞争、性选择、雄蕊(花药)干扰等现象进行了总结分析。本书系统归纳了雄蕊多个关键特征对传粉效率与适应后果等最新研究进展,对“新植物繁殖生物学”主要理论与观点进行了深入讨论。同时,还结合了雌性功能(柱头受粉、胚珠受精与种子生产)对雄蕊特征与花粉转移机制的适应意义进行了解读。

本书适合生物、生态、农林与环境科学等专业高年级本科生和研究生阅读,也可作为植物学、进化生物学、传粉生物学等相关领域科研人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

雄蕊:生态与进化/任明迅,夏婧,孟千万著. —北京:科学出版社,2016.5

ISBN 978-7-03-048210-5

I. ①雄… II. ①任… ②夏… ③孟… III. ①雄蕊-研究 IV. ①Q944.58

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2016)第 093734 号

责任编辑:郭勇斌 邓新平 / 责任校对:杜子昂

责任印制:徐晓晨 / 封面设计:黄华斌

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京教图印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2016 年 5 月第 一 版 开本:720×1000 1/16

2016 年 5 月第一次印刷 印张:11 1/2 插页:4

字数:200 000

定价:78.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

本书主要研究内容得到国家自然科学基金项目(项目编号为:31170356、30970459、30700089、30900127)、海南大学科研启动基金项目(kyqd1501),以及海南大学中西部高校提升综合实力计划项目热带植物生态保育创新研究团队建设经费资助。



序一 为什么关注雄蕊

被子植物约 70% 的物种具两性花，同时有着雄蕊（雄性繁殖器官）和雌蕊（雌性繁殖器官）。由于雄蕊与雌蕊的并存，两性花的主要性别功能、花部特征如花色和花部结构等的适应意义让植物学家和进化生物学家在长达一个多世纪的时间里争论不止。

相对于雌蕊而言，雄蕊受到的关注较少，存在较多的争议。比如，为什么花内的雄蕊往往数量众多？这虽然可以理所当然地解释为生物界普遍存在的雄性追求繁殖机会的一种表现，但并非一朵花雄性功能最大化的万全之策。大量雄蕊聚集在花内，至少带来了三个方面的负效应：①雄蕊群如果同时成熟，花粉输出过程的损耗很大，大量花粉同时呈现增加了花粉损失的风险，降低了传粉效率；②如果雄蕊群的雄蕊成熟时间不同，已散粉雄蕊可能影响正在散粉的雄蕊，降低总的花粉输出，而且众多雄蕊也会与雌蕊相互干扰，降低传粉准确性；③部分雄蕊的变化会被淹没在其他原始状态的雄蕊群中，传粉适应难以在短期内实现。

另一个让人难懂的普遍现象是，很多花内的雄蕊存在着形态与生长的分化。除了因达尔文的青睐而备受关注的“异型雄蕊”（heteranthery），分化程度较低但发生范围更广的其他类型的雄蕊分化一直缺乏针对性的实验研究。即使是研究得相对较多的十字花科的四强雄蕊（tetradynamous stamens），其适应意义也尚未明确。二强雄蕊（didynamous stamens）分布更广，是整个唇形目的标志性特征，但很少有针对性的实验研究二强雄蕊的传粉适应意义。此外，雄蕊的其他很多形态特征如雄蕊运动、雄蕊干扰、雄蕊附属物等也都还缺少严谨的实验研究。

导致雄蕊比雌蕊存在更多难以理解之处的一个主要原因是，学术界在很长一段时间都侧重于关注植物的坐果与结实、自交不亲和性等雌性功能，很少考虑植物通过雄蕊的花粉输出、让胚珠受精而实现的雄性功能。这可能主要是因为，检测一朵花中多少个胚珠发育成种子比检测多少个花粉成功受精要容易得多。“花”在世界各国的语言里都是一个阴性名词。但是，越来越多的理论与实验研究意识到，一朵两性花的花粉数往往远多于胚珠数，花粉的散布需要多次传粉媒介的作

用，而胚珠的受精只需传粉媒介一次或很少几次的作用。因此，绚丽的花瓣、巧妙的花设计、可口的花蜜等被现代植物学认为主要是为了吸引传粉者来促进花粉的输出。

在学术界强调两性花的雄性功能的背景下，陆续涌现出不少实验工作直接研究雄蕊特征及雄性功能在塑造花形态特征中的作用，其中不乏中国学者的原创性工作。这些研究促进了人们更全面、准确地理解花部特征的适应与进化，有些结论不同于原来侧重于雌性功能(受精与种子生产)研究，也不同于局限在花药研究的结果(如美国科学家 W. G. D'Arcy 和 R. C. Keating 于 1996 年编著的《The Anther: Form, Function and Phylogeny》)。特别值得一提的是，2014 年集中出现了多篇实验报道，证实了植物雄性直接竞争、花内雄蕊(花药)干扰等现象，使人们更加充分地认识到雄性功能在塑造花形态特征中的作用。因此，我认为很需要这样一部专著，总结雄蕊适应与进化最新研究进展，归纳雄性功能在塑造花结构过程中的作用，从雄性功能角度完善花适应与植物繁殖策略的进化理论。

任明迅、夏婧、孟千万三位博士撰写的这本书在很大程度上填补了这个领域的空白。任明迅博士围绕多种雄蕊结构的传粉适应意义开展了 10 余年的研究；夏婧博士的工作集中在花粉限制及其在保育生物学领域的应用。他们的工作多集中在雄蕊结构及传粉过程，秉承了从雄性适合度来理解花适应与进化的思想。我希望这本专著的出版，不仅是他们个人研究工作的阶段性总结，也可以唤起国内同行的兴趣，更加重视两性花的雄性适合度、雄性功能在花特征进化中的作用等。实际上，这也是最近植物繁殖生物学与传粉生物学一直强调的内容：必须从雄性和雌性功能两个方面同时解读两性花，才能揭开藏在雄蕊和雌蕊中的进化奥秘。



2015 年 12 月

序二 雄蕊与传粉

伴随有花植物的出现，地球开始变得更加绚丽多姿。今天，当人们陶醉于千姿百态的花所带来的视觉享受和美学魅力时，植物学家和进化生物学家却依然在苦苦思索着花的进化之谜——如此多样的花是如何演化而来的？研究花的多样性发生过程，包含了环环相扣的三部分内容：生态、进化和繁殖。在花部结构的演化过程中，自然选择的作用靶点是植物的生殖适合度（fitness）；植物的繁殖是对其生态环境的一种响应（response）；最终的演化结果实际上是对生态环境的成功适应（adaptation）。

从达尔文时代开始，很长一段时期人们认为花的一切演化都是为了避免自交，提高植物的雌性生殖适合度。然而，随着人们对花的功能和花形态特征的选择压力的认识更加深入、更加全面，避免雌雄干扰和提高雄性适合度被认为是花演化的主要选择压力。在这个背景下，雄蕊——这个一直被忽视的花部结构——日益受到应有的重视。作为植物分类的一个重要依据，雄蕊形态和结构相关的论著并不缺乏，然而，有关雄蕊的生态和进化方面的专著却并不多见。在夏婧博士和我谈这本书的构思时，我极为赞成和欣赏。没想到他们的动作如此迅速，看完书的初稿，我感到非常高兴和欣慰。一方面，任明迅、夏婧和孟千万三位博士的这本专著弥补了国内相关方面的一个空白，我为之高兴。另一方面，我从中看到一批年轻学者的成长和学科的发展，为之感到欣慰。

传粉是有花植物有性繁殖不可或缺的一个环节，植物所面临的传粉环境存在高度的不稳定性，而与传粉环境关系最紧密的非花粉的命运莫属，因为它既关乎雄性适合度，又关乎雌性适合度。这本书首先提纲挈领地介绍了“新植物繁殖生物学”对花的新认识，之后详细阐述了雄蕊结构与特征、花粉传递过程与效率，最后从雄性适合度的角度重点讨论了雄蕊多样性的适应性意义和繁殖后果。可以说，该书是对雄蕊的生态和进化的一个最新的总结和归纳，紧扣国际最新的研究进展，对“新植物繁殖生物学”主要理论与观点进行了讨论。更令人欣慰的是，这本书不仅仅是对文献研究和个人工作的简单综述，更包含了作者对花的生态和

进化全面的理解、反思和展望。我相信，该书的出版将极大促进国内相关领域的研究工作。

然而，传粉成功只是生殖成功的第一步，雄性生殖成功的最终实现还是需要通过授粉、受精、结实等生殖过程的实现才能完成。因此，植物的雄性功能与雄性生殖适合度并不能混为一谈，这也是“新植物繁殖生物学”发展至今遇到的一个瓶颈。正如书中所言，一个花部特征、一朵花、一个居群、一个物种都不是孤立的存在，它们都各为一个层级，在层级内和层级间都存在千丝万缕的联系和相互适应的关系。那么，今后的研究就必须侧重要雄性功能和雌性功能的结合，未来的研究也正朝着复杂化和大尺度化发展。于是，“后植物繁殖生物学”时代或将到来。这样，对被子植物有性生殖过程的研究，不仅促进人们认识生物多样性的发生与发展，而且有利于人们认识动植物相互作用及它们在陆地生态系统中的重要性。

是为序。



2015 年 12 月

目 录

序一 为什么关注雄蕊

序二 雄蕊与传粉

第 1 章 “新植物繁殖生物学” 对花的新认识	1
1.1 两性花的主要功能：雄性功能	2
1.2 雄性功能的因与果：花粉呈现的时序性	8
1.3 雄性功能的进化稳定策略	11
第 2 章 雄蕊的基本生物学特点	19
2.1 雄蕊结构与发育	19
2.2 花药着生与开裂	24
2.3 花粉块和花粉聚联	26
2.4 雄蕊起源与进化	28
第 3 章 雄蕊附属物	31
3.1 花丝附属物	31
3.2 花药附属物	37
3.3 药隔附属物及特化结构	41
第 4 章 雄蕊的着生	47
4.1 雄蕊正常着生位置：花托	47
4.2 冠生雄蕊	49
4.3 花药合生	50
4.4 花丝合生	54
4.5 花药花丝均合生	57
4.6 花药合生与传粉特化和物种形成	59
第 5 章 雄蕊的空间配置	67
5.1 四强雄蕊	67
5.2 二强雄蕊	69
5.3 三型花柱的两个花药高度	70
5.4 异型雄蕊	73
5.5 退化雄蕊及其他类型	74

第 6 章 雄蕊的运动	77
6.1 雄蕊运动的生理机制	78
6.2 雄蕊应激运动	78
6.3 雄蕊弹射运动	80
6.4 雄蕊同时缓慢运动	81
6.5 雄蕊级联运动	84
第 7 章 传粉干扰	89
7.1 两性花的利与弊	90
7.2 性选择和性冲突	92
7.3 性别间干扰	94
7.4 性别内干扰	97
7.5 避免性别干扰的花部机制	101
第 8 章 花粉损耗和传粉效率	111
8.1 花粉的命运：损耗与原因	112
8.2 传粉效率及相关概念	118
8.3 传粉方式与传粉系统	121
8.4 异种花粉传递	128
8.5 花的相关适应策略	131
8.6 花粉限制：花粉命运对雌性适合度的影响	133
参考文献	141
索引	171
彩图	

第1章 “新植物繁殖生物学” 对花的新认识

“新植物繁殖生物学”(new plant reproductive biology)由 Morgan 和 Schoen (1997)首次系统地提出,他们认为只有将传统的传粉生物学与交配系统的研究结合起来,才能深入、全面地认识植物繁殖策略的适应与进化。植物的性别及其表现形式,是认识植物繁殖策略的首要问题。雌雄同体(cosexual)是植物最常见的性别表现形式,占被子植物物种 80%以上(Yampolsky E and Yampolsky H, 1922),最原始的被子植物也是雌雄同体的(Sun et al., 1998)。雌雄同体是指,同一个植株既有雄性繁殖能力(具功能性的雄蕊或雄花),也有雌性繁殖能力(具功能性的雌蕊或雌花),最常见的有两性花(bisexual flower; hermaphroditism, 两个性别在同一朵花内)和雌雄同株(monoecy; 雌花与雄花在同一植株上),另外还存在着雌花-两性花同株(gynomonoecey)、雄花-两性花同株(andromonoecy), 以及一个植株同时具有雌花、雄花及两性花的现象(Yampolsky E and Yampolsky H, 1922; 张大勇, 2004)。

对于雌雄同体植物而言,它们可以同时通过雌性途径(胚珠生产、受精、坐果与结实)和雄性途径(花粉生产与输出、传粉、授精胚珠)传递基因。传统的植物繁殖生态学强调植物的雌性途径的生殖成功(雌性功能),“新植物繁殖生物学”则强调植物的雄性途径的生殖成功(雄性功能)。因此,“新植物繁殖生物学”认为,花部结构如艳丽的花瓣与持续分泌的回报物的主要作用是吸引传粉者的多次访问、促进数量庞大的花粉得以成功散出,并最终实现其雄性功能(Bell, 1985; Lloyd and Webb, 1986; Stanton et al., 1986; Snow and Lewis, 1993; Barrett, 2002a, 2003)。Barrett(2003)甚至认为,花的所有形态学特征都主要是在促进花粉输出、提高雄性功能的选择压力下进化的,而雌性功能主要依靠生理上的自交不亲和性来实现。正是在这样的一个学科发展背景下,对花的功能、花形态特征的选择压力等方面的认识得到了一个大发展和新综合,并形成了“新植物繁殖生物学”的核心内容。

虽然“新植物繁殖生物学”在1997年明确提出，但对两性花的雄性功能、花粉流的实验研究由来已久，如 Schaal (1980) 在《Nature》发表了花粉基因流的文章，Bell (1985) 和 Stanton 等 (1986) 都明确指出了促进自花花粉的散布是两性花的主要功能。经过“新植物繁殖生物学”对这些研究结论的综合和强调，植物学界和传粉生物学界逐渐认可和接受了从雄性功能角度理解和认识花的形态结构与适应进化的重要性。近年来，越来越多的研究进一步发现或证实，植物同样存在性别干扰与性选择 (Barrett, 2002a; Dai and Galloway, 2011; Lankinen and Green, 2015)、花间与花内的雄性竞争或雄-雄干扰 (Cocucci et al., 2014; Duffy and Johnson, 2014; Ren and Bu, 2014)，这对“新植物繁殖生物学”尤其是“两性花的主要功能是促进散粉、提高雄性适合度”的观点是一个极大的补充和发展。本章将结合这些最新的实验研究结果，尝试总结当前植物学界和传粉生物学界对两性花和雌雄同体植物适应与进化的新认识，为认识雄蕊功能在花部适应与进化中的作用、揭示雄蕊形态结构特征的适应意义等奠定基础。

1.1 两性花的主要功能：雄性功能

雌雄同体植物既可以通过雌性功能，也可以通过雄性功能实现个体的适合度 (Morgan and Schoen, 1997)。这虽然看起来应该是一个显而易见的事实，但在传统的植物繁殖生态学研究中却“重女轻男”，往往只关心胚珠数量、坐果、种子生产等雌性功能，对于雌雄同体植物花粉有多少散布出去、有多少花粉成功地让胚珠受精等雄性功能大多轻描淡写，甚至只字不提。导致雄性功能长期不受重视的一个原因可能是，花粉输出量的计算及确定种子里的雄配子来源难度较大 (张大勇, 2004)。但在分子生物学技术日益发展的今天，确定种子或幼苗的父本已经不是难事。

通过分子标记的方法，Stanton 等 (1986) 证实了十字花科植物 *Raphanus raphanistrum* 黄色花的雄性功能 (输出花粉去授精胚珠) 远大于白色花，而在雌性功能 (果实与种子生产) 方面两者相差无几 (图 1.1)。这个实验研究提供了一个很有说服力的证据，表明花的吸引信号如花色很可能主要是在提高雄性功能的选择压力下出现和维持的 (Stanton et al., 1986)。

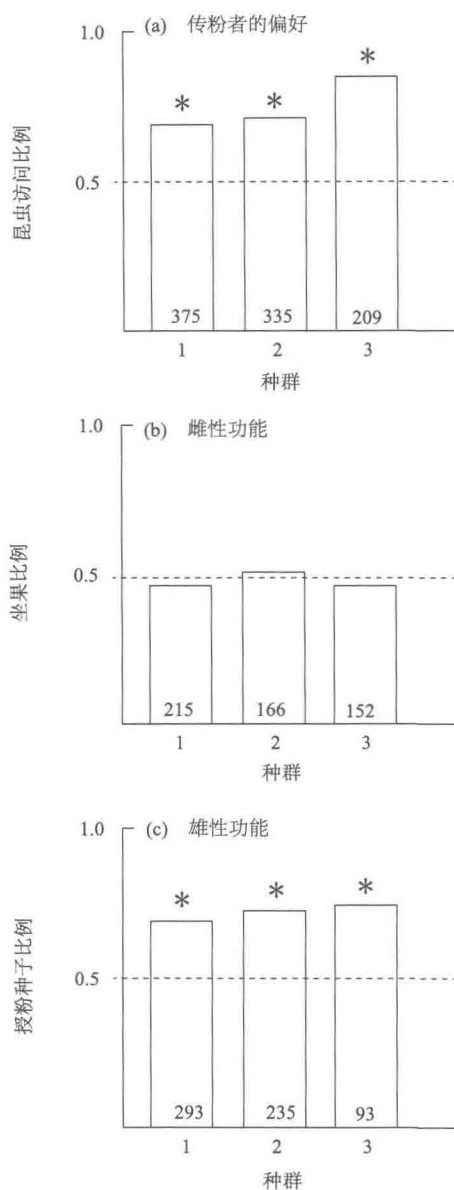


图 1.1 十字花科植物 *Raphanus raphanistrum* 黄色花与白色花的吸引传粉者能力、雌性功能(坐果)、雄性功能(授粉种子)的比较

虚线表示两种花色的表现相等, 高于0.5表示黄色花的比例更大、贡献更大。*代表差异显著($P < 0.0001$), 每个柱里的数字为花样本数

资料来源: 改自 (Stanton et al., 1986)

Bell (1985)在开展多个植物实验研究及汇总其他相关研究的基础上, 更

加令人信服地指出：大部分两性花植物的花部吸引特征如较长的花寿命、艳丽花瓣、持久的花蜜等都显著地提高了花粉输出，而对胚珠受精贡献不大；而且，单性花植物往往也是雄花比雌花更大、更具吸引力(Hills et al., 1972; Barrett and Helcnurm, 1981)。在此基础上，“新植物繁殖生物学”提出，两性花在功能上更多的是一个雄性器官，而其雌性功能(胚珠的受精)仅需一次或极少数的昆虫访问即可实现。因此，如果花主要是完成雌性功能，植物只需生产寿命很短、昆虫吸引力不大的花。但实际上，自然界的花大多形态夸张、颜色绚烂，回报物如花蜜也持续分泌。这些资源与能量的“投入”对雌性功能的增加几乎没有帮助，但能显著提高昆虫的访问、促进花粉的输出(Bell, 1985; Staton et al., 1986)。

Bell (1985)还进一步总结出了以下4个方面的证据，证实了两性花的资源投入对雄性功能的促进作用更大。

(1)较大的花确实能够吸引更多的昆虫访问。

(2)较大的花或花序能够产生更多的果实，但每个果实内的种子数量并不增加。在凤仙花属、马利筋属、*Viburnum* 属都是这种情况。这完全与理论预期一致，即一次昆虫访问可给花内所有或绝大多数胚珠受精，之后再多的昆虫访问都对胚珠受精没有实质性的影响。当然，当花粉管在柱头上存在竞争的时候，更多的昆虫访问带来的花粉可以选择提供更有优势的花粉和产生更有优势的后代，在一定程度上提高雌性功能(Bell, 1985)。

(3)在雌雄异株(dioecy)的物种中，雄性植株具有更多的花序，雄花序具有更多的花朵数，而且雄花通常也比雌花更大。如雌雄异株的伞形科植物 *Aciphylla monroi*，雄株产生的花序多于雌株的花序数，尤其是雄花序每个花序生产花朵数是雌花序的4.22倍(图1.2)(Llyod and Webb, 1977; Bell, 1985)。对16个单性花属进行的分析也表明，雄花较雌花更大、资源投入量更大(图1.3)；漆树科盐肤木属植物 *Rhus typhina* 的雄花序比雌花序具有更多的生物量(图1.4)。Barrett 和 Helcnurm(1981)发现，五加科植物 *Aralia nudicaulis* 的雌花序只有75朵花左右，而雄花序多达125朵。Waelti 等(2009)发现，石竹科的蛾类传粉、雌雄异株的叉枝蝇子草(*Silene latifolia*)雄株具有更多的花，而且雄花释放出更多的吸引传粉者的花气味。这些现象都一致体现出，无论是个体、花序，还是单花水平，执行雄性功能的部位都具有更多的资源投入、更强的传粉者吸引能力。

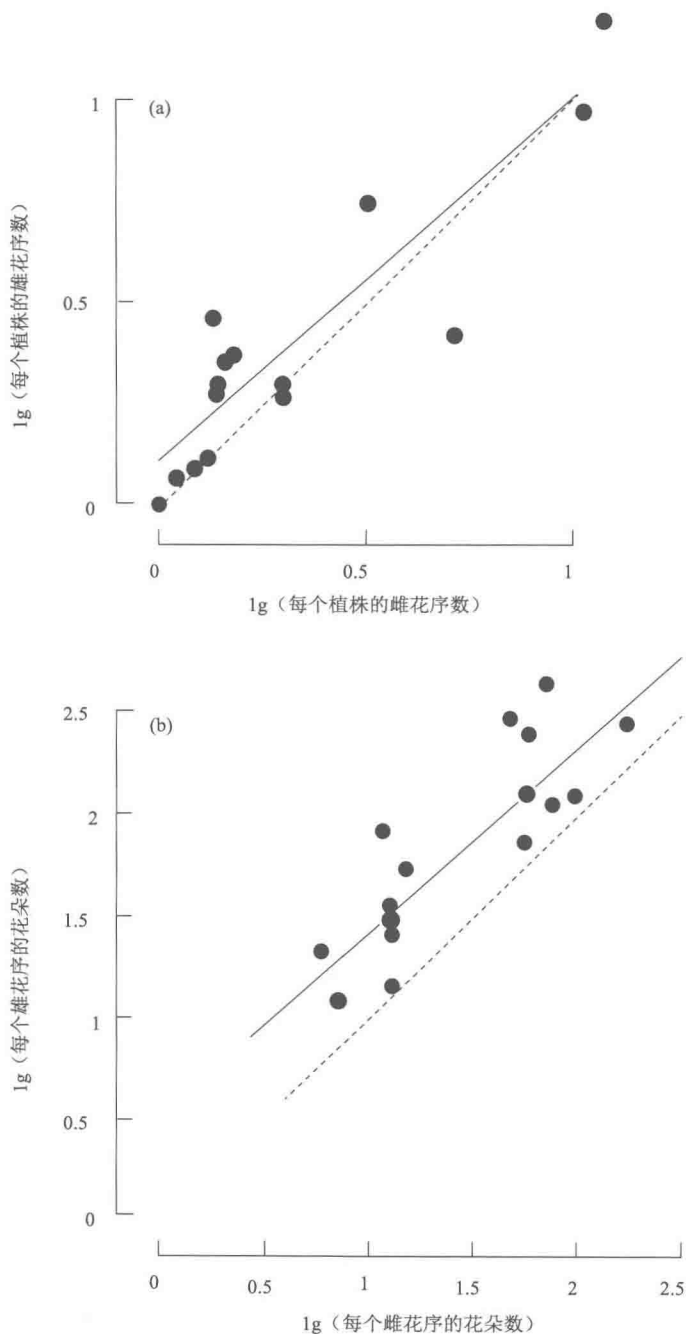


图 1.2 雌雄异株的伞形科植物 *Aciphylla monroi* 的花序数和花朵数
雄花序的数量更多(a), 也具有更多的单花(b)。图中虚线为理论值 1 : 1 (雌花序与雄花序相等)
资料来源: 改自 (Bell, 1985)

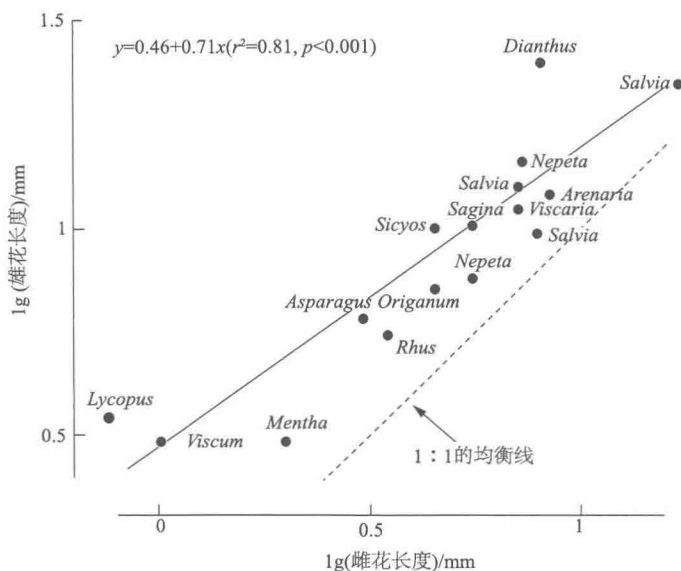


图 1.3 具单性花的 16 个属的雄花长度和雌花长度的对比

雄花都比雌花大，具有更高的资源投入

资料来源：改自 (Bell, 1985)

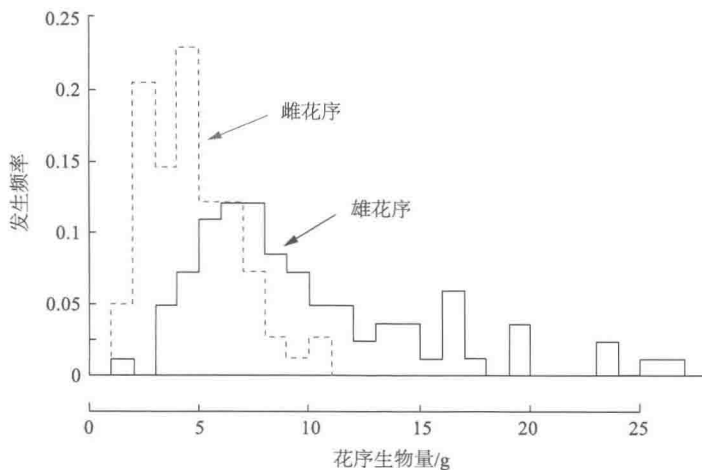


图 1.4 漆树科盐肤木属植物 *Rhus typhina* 雄花序与雌花序的生物量比较

雄花序比雌花序具有更多的资源投入

资料来源：改自 (Bell, 1985)

(4) 较大的花或花序能够输出更多的花粉和更高比例的花粉量。如萝藦科马利筋属植物 *Asclepias syriaca* L., 较大花序输出的花粉块 (pollinium) 多, 花粉输出量是小花序的 50 倍; 而较大花序接受的花粉块变化不大, 只比小花序多产生 50%

的种子(图 1.5; Bell, 1985)。可见,花序和花的增加,对雄性功能的促进作用比对雌性功能的作用大得多。

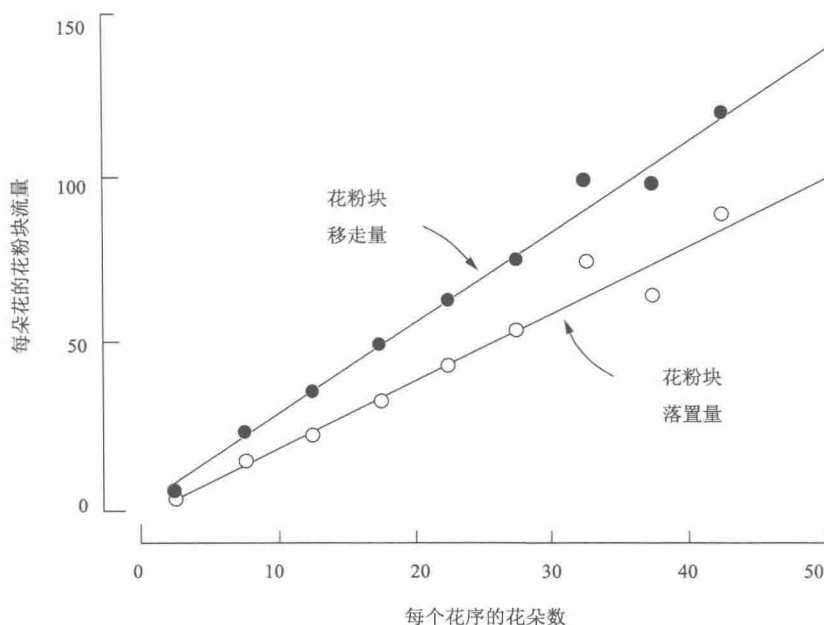


图 1.5 萝藦科马利筋属植物 *Asclepias syriaca* L.的花粉输出
较大的花序可以输出更多的花粉块,但接受花粉块数量增加不大
资料来源:改自(Bell, 1985)

另外,Harder 和 Barrett (1995)通过实验研究一年生植物 *Eichhornia paniculata* 的花序大小后发现,较大花序会大大提高同株异花授粉水平,显著降低异交花粉的输出,这种现象被称为“花粉贴现”(pollen discounting)。因此,较大的花序可能因为花粉贴现不会提高花序的雄性功能。Harder 和 Barrett (1995)认为,较大花序具有较大花粉量和较高传粉者吸引能力,其繁殖效率是显然的,植物只能通过其他花部特征来降低其可能带来的同株异花授粉、花粉贴现。同一植株上具有两种类型的花型如镜像花(mirror-image flowers)、异长花柱(heterostyly)、雌雄异熟(dichogamy)等正是在这种选择压力下进化出来的特化的花部特征(Harder and Barrett, 1995; 张大勇, 2004)。

Bell (1985)在“两性花主要是一个雄性器官”这个观点上走得更远。他提出“在异交的两性花植物中,花的生产应该完全算为雄性功能,果实才代表着雌性功能”。这个观点可能略显矫枉过正,毕竟雌性功能尤其是胚珠的异花受