

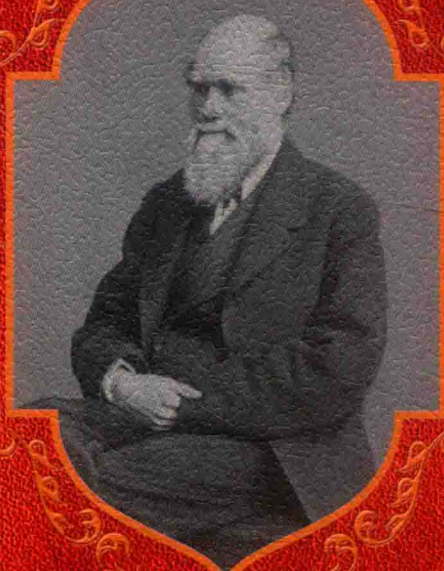
科学元典丛书



同种植物的不同花型

The different forms of flowers on plants of the same species

[英] 达尔文 著



科学元典是科学史和人类文明史上划时代的丰碑，是人类文化的优秀遗产，是历经时间考验的不朽之作。它们不仅是伟大的科学创造的结晶，而且是科学精神、科学思想和科学方法的载体，具有永恒的意义和价值。



北京大学出版社
PEKING UNIVERSITY PRESS

科学元典丛书



同种植物的不同花型

The different forms of flowers on plants of the same species

[英] 达尔文 著 叶笃庄 译



北京大学出版社
PEKING UNIVERSITY PRESS

图书在版编目(CIP)数据

同种植物的不同花型/(英)查尔斯·达尔文(C.R.Darwin)著;叶笃庄译.
—北京:北京大学出版社,2019.5

(科学元典丛书)

ISBN 978-7-301-30304-7

I. ①同… II. ①查… ②叶… III. ①植物—花部形态 IV. ①Q944.58

中国版本图书馆CIP数据核字(2019)第033406号

- | | |
|-------|--|
| 书 名 | 同种植物的不同花型
TONGZHONG ZHIWU DE BUTONG HUAXING |
| 著作责任者 | [英]达尔文 著 叶笃庄 译 |
| 丛书策划 | 周雁翎 |
| 丛书主持 | 陈 静 |
| 责任编辑 | 陈 静 |
| 标准书号 | ISBN 978-7-301-30304-7 |
| 出版发行 | 北京大学出版社 |
| 地 址 | 北京市海淀区成府路205号 100871 |
| 网 址 | http://www.pup.cn 新浪微博: @北京大学出版社 |
| 微信公众号 | 科学与艺术之声(微信号: sartsphu) |
| 电子信箱 | zyl@pup.pku.edu.cn |
| 电 话 | 邮购部 010-62752015 发行部 010-62750672 编辑部 010-62707542 |
| 印 刷 者 | 北京中科印刷有限公司 |
| 经 销 者 | 新华书店 |
| | 787毫米×1092毫米 16开本 20印张 彩插8 280千字 |
| | 2019年5月第1版 2019年5月第1次印刷 |
| 定 价 | 79.00元 |

未经许可,不得以任何方式复制或抄袭本书之部分或全部内容。

版权所有,侵权必究

举报电话:010-62752024 电子信箱:fd@pup.pku.edu.cn

图书如有印装质量问题,请与出版部联系,电话:010-62756370



• *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species* •

达尔文对花生物学的研究先后撰写了三本极具影响力的著作，它们分别是1862年出版的《兰科植物的受精》、1876年出版的《植物界异花受精和自花受精》和1877年出版的《同种植物的不同花型》。这三本书分别围绕异花授粉、近交衰退和性系统多态三个关键的繁殖生物学概念，基于二十多年的观察、实验和数据的收集整理，在综合各方面的证据的前提下进行卓越的思索与推演，最终为现代植物繁殖进化生物学的基本演化思想奠定理论基石。

科学元典丛书



The Series of the Great Classics in Science

主 编 任定成

执行主编 周雁翎

策 划 周雁翎

丛书主持 陈 静

科学元典是科学史和人类文明史上划时代的丰碑，是人类文化的优秀遗产，是历经时间考验的不朽之作。它们不仅是伟大的科学创造的结晶，而且是科学精神、科学思想和科学方法的载体，具有永恒的意义和价值。

弁 言

• *Preface to the Series of the Great Classics in Science* •



这套丛书中收入的著作,是自古希腊以来,主要是自文艺复兴时期现代科学诞生以来,经过足够长的历史检验的科学经典。为了区别于时下被广泛使用的“经典”一词,我们称之为“科学元典”。

我们这里所说的“经典”,不同于歌迷们所说的“经典”,也不同于表演艺术家们朗诵的“科学经典名篇”。受歌迷欢迎的流行歌曲属于“当代经典”,实际上是时尚的东西,其含义与我们所说的代表传统的经典恰恰相反。表演艺术家们朗诵的“科学经典名篇”多是表现科学家们的情感和生活态度的散文,甚至反映科学家生活的话剧台词,它们可能脍炙人口,是否属于人文领域里的经典姑且不论,但基本上没有科学内容。并非著名科学大师的一切言论或者是广为流传的作品都是科学经典。

这里所谓的科学元典,是指科学经典中最基本、最重要的著作,是在人类智识史和人类文明史上划时代的丰碑,是理性精神的载体,具有永恒的价值。

科学元典或者是一场深刻的科学革命的丰碑，或者是一个严密的科学体系的构架，或者是一个生机勃勃的科学领域的基石。它们既是昔日科学成就的创造性总结，又是未来科学探索的理性依托。

哥白尼的《天体运行论》是人类历史上最具革命性的震撼心灵的著作，它向统治西方思想千余年的地心说发出了挑战，动摇了“正统宗教”学说的天文学基础。伽利略《关于托勒密与哥白尼两大世界体系的对话》以确凿的证据进一步论证了哥白尼学说，更直接地动摇了教会所庇护的托勒密学说。哈维的《心血运动论》以对人类躯体和心灵的双重关怀，满怀真挚的宗教情感，阐述了血液循环理论，推翻了同样统治西方思想千余年、被“正统宗教”所庇护的盖伦学说。笛卡儿的《几何》不仅创立了为后来诞生的微积分提供了工具的解析几何，而且折射出影响万世的思想方法论。牛顿的《自然哲学之数学原理》标志着 17 世纪科学革命的顶点，为后来的工业革命奠定了科学基础。分别以惠更斯的《光论》与牛顿的《光学》为代表的波动说与微粒说之间展开了长达 200 余年的论战。拉瓦锡在《化学基础论》中详尽论述了氧化理论，推翻了统治化学百余年之久的燃素理论，这一智识壮举被公认为历史上最自觉的科学革命。道尔顿的《化学哲学新体系》奠定了物质结构理论的基础，开创了科学中的新时代，使 19 世纪的化学家们有计划地向未知领域前进。傅立叶的《热的解析理论》以其对热传导问题的精湛处理，突破了牛顿的《自然哲学之数学原理》所规定的理论力学范围，开创了数学物理学的崭新领域。达尔文《物种起源》中的进化论思想不仅在生物学发展到分子水平的今天仍然是科学家们阐释的对象，而且 100 多年来几乎在科学、社会和人文的所有领域都在施展它有形和无形的影响。《基因论》揭示了孟德尔式遗传性状传递机理的物质基础，把生命科学推进到基因水平。爱因斯坦的《狭义与广义相对论浅说》和薛定谔的《关于波动力学的四次演讲》分别阐述了物质世界在高速和微观领域的运动规律，完全改变了自牛顿以来的世界观。魏格纳的《海陆的起源》提出了大陆漂移的猜想，为当代地球科学提供了新的发展基点。维纳的《控制论》揭示了控制系统的反馈过程，普里戈金的《从存在到演化》发现了系统可能从原来无序向新的有序态转化的机制，二者的思想在今天的影响已经远远超越了自然科学领域，影响到经济学、社会学、政治学等领域。

科学元典的永恒魅力令后人特别是后来的思想家为之倾倒。欧几里得的《几何原本》以手抄本形式流传了 1800 余年，又以印刷本用各种文字出了 1000 版以上。阿基米德写了大量的科学著作，达·芬奇把他当作偶像崇拜，热切搜求他的手稿。伽利略以他

的继承人自居。莱布尼兹则说,了解他对后代杰出人物的成就就不会那么赞赏了。为捍卫《天体运行论》中的学说,布鲁诺被教会处以火刑。伽利略因为其《关于托勒密与哥白尼两大世界体系的对话》一书,遭教会的终身监禁,备受折磨。伽利略说吉尔伯特的《论磁》一书伟大得令人嫉妒。拉普拉斯说,牛顿的《自然哲学之数学原理》揭示了宇宙的最伟大定律,它将永远成为深邃智慧的纪念碑。拉瓦锡在他的《化学基础论》出版后5年被法国革命法庭处死,传说拉格朗日悲愤地说,砍掉这颗头颅只要一瞬间,再长出这样的头颅100年也不够。《化学哲学新体系》的作者道尔顿应邀访法,当他走进法国科学院会议厅时,院长和全体院士起立致敬,得到拿破仑未曾享有的殊荣。傅立叶在《热的解析理论》中阐述的强有力的数学工具深深影响了整个现代物理学,推动数学分析的发展达一个多世纪,麦克斯韦称赞该书是“一首美妙的诗”。当人们咒骂《物种起源》是“魔鬼的经典”“禽兽的哲学”的时候,赫胥黎甘做“达尔文的斗犬”,挺身捍卫进化论,撰写了《进化论与伦理学》和《人类在自然界的位置》,阐发达尔文的学说。经过严复的译述,赫胥黎的著作成为维新领袖、辛亥精英、“五四”斗士改造中国的思想武器。爱因斯坦说法拉第在《电学实验研究》中论证的磁场和电场的思想是自牛顿以来物理学基础所经历的最深刻变化。

在科学元典里,有讲述不完的传奇故事,有颠覆思想的心智波涛,有激动人心的理性思考,有万世不竭的精神甘泉。

二

按照科学计量学先驱普赖斯等人的研究,现代科学文献在多数时间里呈指数增长趋势。现代科学界,相当多的科学文献发表之后,并没有任何人引用。就是一时被引用过的科学文献,很多没过多久就被新的文献所淹没了。科学注重的是创造出新的实在知识。从这个意义上说,科学是向前看的。但是,我们也可以看到,这么多文献被淹没,也表明划时代的科学文献数量是很少的。大多数科学元典不被现代科学文献所引用,那是因为其中的知识早已成为科学中无须证明的常识了。即使这样,科学经典也会因为其中思想的恒久意义,而像人文领域里的经典一样,具有永恒的阅读价值。于是,科学经典就被一编再编、一印再印。

早期诺贝尔奖得主奥斯特瓦尔德编的物理学和化学经典丛书“精密自然科学经典”从1889年开始出版,后来以“奥斯特瓦尔德经典著作”为名一直在编辑出版,有资料说目前已经出版了250余卷。祖德霍夫编辑的“医学经典”丛书从1910年就开始陆续出版了。也是这一年,蒸馏器俱乐部编辑出版了20卷“蒸馏器俱乐部再版本”丛书,丛书全是化学经典,这个版本甚至被化学家在20世纪的科学刊物上发表的论文所引用。一般

把 1789 年拉瓦锡的化学革命当作现代化学诞生的标志,把 1914 年爆发的第一次世界大战称为化学家之战。奈特把反映这个时期化学的重大进展的文章编成一卷,把这个时期的其他 9 部总结性化学著作各编为一卷,辑为 10 卷“1789—1914 年的化学发展”丛书,于 1998 年出版。像这样的某一科学领域的经典丛书还有很多很多。

科学领域里的经典,与人文领域里的经典一样,是经得起反复咀嚼的。两个领域里的经典一起,就可以勾勒出人类智识的发展轨迹。正因为如此,在发达国家出版的很多经典丛中,就包含了这两个领域的重要著作。1924 年起,沃尔科特开始主编一套包括人文与科学两个领域的原始文献丛书。这个计划先后得到了美国哲学协会、美国科学促进会、科学史学会、美国人类学协会、美国数学协会、美国数学学会以及美国天文学学会的支持。1925 年,这套丛书中的《天文学原始文献》和《数学原始文献》出版,这两本书出版后的 25 年内市场情况一直很好。1950 年,沃尔科特把这套丛书中的科学经典部分发展成为“科学史原始文献”丛书出版。其中有《希腊科学原始文献》《中世纪科学原始文献》和《20 世纪(1900—1950 年)科学原始文献》,文艺复兴至 19 世纪则按科学学科(天文学、数学、物理学、地质学、动物生物学以及化学诸卷)编辑出版。约翰逊、米利肯和威瑟斯庞三人主编的“大师杰作丛书”中,包括了小尼德勒编的 3 卷“科学大师杰作”,后者于 1947 年初版,后来多次重印。

在综合性的经典丛书中,影响最为广泛的当推哈钦斯和艾德勒 1943 年开始主持编译的“西方世界伟大著作丛书”。这套书耗资 200 万美元,于 1952 年完成。丛书根据独创性、文献价值、历史地位和现存意义等标准,选择出 74 位西方历史文化巨人的 443 部作品,加上丛书导言和综合索引,辑为 54 卷,篇幅 2 500 万单词,共 32 000 页。丛书中收入不少科学著作。购买丛书的不仅有“大款”和学者,而且还有屠夫、面包师和烛台匠。迄 1965 年,丛书已重印 30 次左右,此后还多次重印,任何国家稍微像样的大学图书馆都将其列入必藏图书之列。这套丛书是 20 世纪上半叶在美国大学兴起而后扩展到全社会的经典著作研读运动的产物。这个时期,美国一些大学的寓所、校园和酒吧里都能听到学生讨论古典佳作的声音。有的大学要求学生必须深研 100 多部名著,甚至在教学中不得使用最新的实验设备,而是借助历史上的科学大师所使用的方法和仪器复制品去再现划时代的著名实验。至 20 世纪 40 年代末,美国举办古典名著学习班的城市达 300 个,学员 50 000 余众。

相比之下,国人眼中的经典,往往多指人文而少有科学。一部公元前 300 年左右古希腊人写就的《几何原本》,从 1592 年到 1605 年的 13 年间先后 3 次汉译而未果,经 17 世纪初和 19 世纪 50 年代的两次努力才分别译刊出全书来。近几百年来移译的西学典籍中,成系统者甚多,但皆系人文领域。汉译科学著作,多为应景之需,所见典籍寥若晨星。借 20 世纪 70 年代末举国欢庆“科学春天”到来之良机,有好尚者发出组译出版“自然科

学世界名著丛书”的呼声,但最终结果却是好尚者抱憾而终。20世纪90年代初出版的“科学名著文库”,虽使科学元典的汉译初见系统,但以10卷之小的容量投放于偌大的中国读书界,与具有悠久文化传统的泱泱大国实不相称。

我们不得不问:一个民族只重视人文经典而忽视科学经典,何以自立于当代世界民族之林呢?

三

科学元典是科学进一步发展的灯塔和坐标。它们标识的重大突破,往往导致的是常规科学的快速发展。在常规科学时期,人们发现的多数现象和提出的多数理论,都要用科学元典中的思想来解释。而在常规科学中发现的旧范型中看似不能得到解释的现象,其重要性往往也要通过与科学元典中的思想的比较显示出来。

在常规科学时期,不仅有专注于狭窄领域常规研究的科学家,也有一些从事着常规研究但又关注着科学基础、科学思想以及科学划时代变化的科学家。随着科学发展中发现的新现象,这些科学家的头脑里自然而然地就会浮现历史上相应的划时代成就。他们会对科学元典中的相应思想,重新加以诠释,以期从中得出对新现象的说明,并有可能产生新的理念。百余年来,达尔文在《物种起源》中提出的思想,被不同的人解读出不同的信息。古脊椎动物学、古人类学、进化生物学、遗传学、动物行为学、社会生物学等领域的几乎所有重大发现,都要拿出来与《物种起源》中的思想进行比较和说明。玻尔在揭示氢光谱的结构时,提出的原子结构就类似于哥白尼等人的太阳系模型。现代量子力学揭示的微观物质的波粒二象性,就是对光的波粒二象性的拓展,而爱因斯坦揭示的光的波粒二象性就是在光的波动说和粒子说的基础上,针对光电效应,提出的全新理论。而正是与光的波动说和粒子说二者的困难的比较,我们才可以看出光的波粒二象性说的意义。可以说,科学元典是时读时新的。

除了具体的科学思想之外,科学元典还以其方法学上的创造性而彪炳史册。这些方法学思想,永远值得后人学习和研究。当代诸多研究人的创造性的前沿领域,如认知心理学、科学哲学、人工智能、认知科学等,都涉及对科学大师的研究方法的研究。一些科学史学家以科学元典为基点,把触角延伸到科学家的信件、实验室记录、所属机构的档案等原始材料中去,揭示出许多新的历史现象。近二十多年兴起的机器发现,首先就是对科学史学家提供的材料,编制程序,在机器中重新做出历史上的伟大发现。借助于人工智能手段,人们已经在机器上重新发现了波义耳定律、开普勒行星运动第三定律,提出了燃素理论。萨伽德甚至用机器研究科学理论的竞争与接受,系统研究了拉瓦锡氧化理

论、达尔文进化学说、魏格纳大陆漂移说、哥白尼日心说、牛顿力学、爱因斯坦相对论、量子论以及心理学中的行为主义和认知主义形成的革命过程和接受过程。

除了这些对于科学元典标识的重大科学成就中的创造力的研究之外，人们还曾经大规模地把这些成就的创造过程运用于基础教育之中。美国几十年前兴起的发现法教学，就是在这方面的尝试。近二十多年来，兴起了基础教育改革的全球浪潮，其目标就是提高学生的科学素养，改变片面灌输科学知识的状况。其中的一个重要举措，就是在教学中加强科学探究过程的理解和训练。因为，单就科学本身而言，它不仅外化为工艺、流程、技术及其产物等器物形态，直接表现为概念、定律和理论等知识形态，更深蕴于其特有的思想、观念和方法等精神形态之中。没有人怀疑，我们通过阅读今天的教科书就可以方便地学到科学元典著作中的科学知识，而且由于科学的进步，我们从现代教科书上所学的知识甚至比经典著作中的更完善。但是，教科书所提供的只是结晶状态的凝固知识，而科学本是历史的、创造的、流动的，在这历史、创造和流动过程之中，一些东西蒸发了，另一些东西积淀了，只有科学思想、科学观念和科学方法保持着永恒的活力。

然而，遗憾的是，我们的基础教育课本和不少科普读物中讲的许多科学史故事都是误讹相传的东西。比如，把血液循环的发现归于哈维，指责道尔顿提出二元化合物的元素原子数最简比是当时的错误，讲伽利略在比萨斜塔上做过落体实验，宣称牛顿提出了牛顿定律的诸数学表达式，等等。好像科学史就像网络上传播的八卦那样简单和耸人听闻。为避免这样的误讹，我们不妨读一读科学元典，看看历史上的伟人当时到底是如何思考的。

现在，我们的大学正处在席卷全球的通识教育浪潮之中。就我的理解，通识教育固然要对理工农医专业的学生开设一些人文社会科学的导论性课程，要对人文社会科学专业的学生开设一些理工农医的导论性课程，但是，我们也可以考虑适当跳出专与博、文与理的关系的思考路数，对所有专业的学生开设一些真正通而识之的综合性课程，或者倡导这样的阅读活动、讨论活动、交流活动甚至跨学科的研究活动，发掘文化遗产、分享古典智慧、继承高雅传统，把经典与前沿、传统与现代、创造与继承、现实与永恒等事关全民素质、民族命运和世界使命的问题联合起来进行思索。

我们面对不朽的理性群碑，也就是面对永恒的科学灵魂。在这些灵魂面前，我们不是要顶礼膜拜，而是要认真研习解读，读出历史的价值，读出时代的精神，把握科学的灵魂。我们要不断吸取深蕴其中的科学精神、科学思想和科学方法，并使之成为推动我们前进的伟大精神力量。

任定成

2005年8月6日

北京大学承泽园迪吉轩

导 读

• *Introduction to Chinese Version* •

王 红^① 周 伟^②

(①中国科学院昆明植物研究所 研究员)

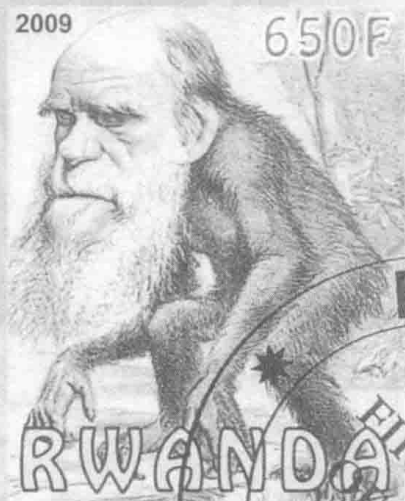
(②中国科学院昆明植物研究所 副研究员)

达尔文发现,在报春花中不同高度的花药生产的花粉直径不同,然而他并没有利用这个有利的特征去检测不同高度的柱头上着落的两种花粉的数量,以检验他的“异型花柱促进异交花粉传递的假说”。可见,他对自己的假说有多么自信!如今,我们通过现代分子遗传标记的方法,精确跟踪不同柱头上的花粉来源,发现达尔文在 140 年前关于异型花柱促进型间花粉传递的推断完全正确。

BIRTH BICENTENARY
OF CHARLES DARWIN
(1809 - 1882)

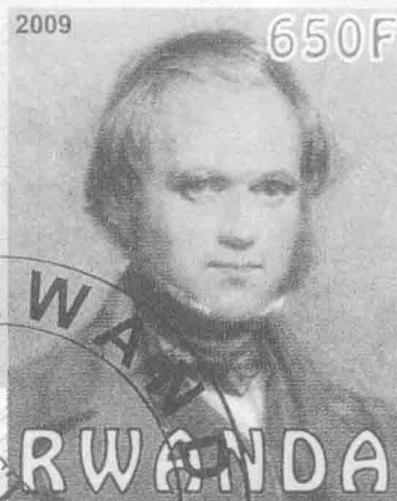
2009

650F



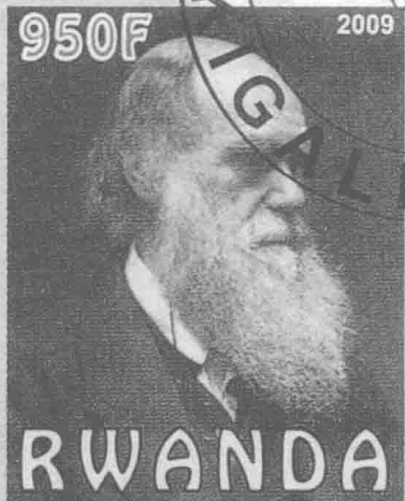
2009

650F



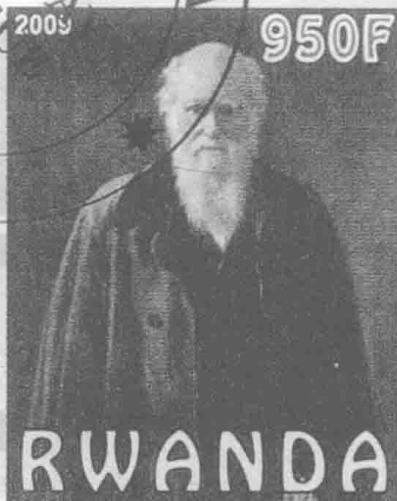
950F

2009



2009

950F



任何植物的花仅有一个共同的作用,即交配繁殖以延续后代。然而,不同植物的花在形态、结构和色彩等方面所呈现的多样性程度之高却令人叹为观止。植物花形式的多样性与其功能的专一性之间鲜明的对比激发了人们对其奥秘的无限遐想。早在 18 世纪,以科尔鲁特(J. G. Kölreuter, 1733—1806)、施普伦格(C. K. Sprengel, 1750—1816)以及奈特(T. A. Knight, 1759—1838)等为代表的自然学者通过细微的观察和辩思奠定了“花生物学”的雏形。直到 1842 年,达尔文搬进“党豪思”(Down House)并全心专注于植物学的观察和研究之后,各种零散分布的花生物学现象才被统一到自然选择的理论框架之内。

达尔文基于花生物学的研究先后撰写了三本极具影响力的著作,它们分别是 1862 年出版的《兰科植物的受精》、1876 年出版的《植物界异花受精和自花受精》和 1877 年出版的《同种植物的不同花型》。这三本书分别围绕异花授粉、近交衰退和性系统多态三个关键的繁殖生物学概念,基于二十多年的观察、实验和数据的收集整理,在综合各方面的证据的前提下进行卓越的思索与推演,最终为现代植物繁殖进化生物学的基本演化思想奠定理论基石。

在《同种植物的不同花型》这本书中,达尔文综合运用了比较形态学、生理亲和性、传粉学、生态和遗传学的证据深入剖析三种性系统多态性现象:异型花柱(heterostyly)、雌雄异株(dioecy)和闭花受精(cleistogamy),其中后两者各占一章的篇幅,构成全书的末尾两章;而异型花柱植物则为全书的重点内容,它占据了全书前六章的篇幅。

在达尔文的自传中,他坦言“在我的整个科学生涯中,没有任何其他的发现能够比对异型花柱结构的认识更让我感到满足”。在本书

◀ 纪念达尔文诞辰 200 周年发行的邮票。

中,达尔文基于他本人以及同事格雷(A. Gray, 1810—1888)、穆勒(F. Müller, 1821—1897)和希德布兰德(F. Hidebrand, 1835—1915)的数据,对异型花柱植物的表型特征进行了详细描述,并且对异型花柱植物特殊的花部构造形式所蕴含的进化适应意义做出了功能性解释,最后提出异型花柱演化起源途径的猜想。尽管在达尔文之后,科学家又发现了4种自然界中存在的柱头多态现象,也即柱高二态(stigma-height dimorphism)、镜像花柱(enantiostyly)、运动花柱(flexistly)和倒置花柱(inversostyly)等,这些形式迥然不同的花部构造均没能逃脱达尔文普适性的功能解释:无论多么精巧的设计都是为了达成动物介导下的高效异花授粉!

事实上,异型花柱这种独特的花部构造在植物界中并非随处可见。恰巧的是,本书导读作者所在的中国科学院昆明植物研究所有几种植物正好具有异型花柱的特征,比如中国传统观赏花卉中的水仙花(*Narcissus tazetta*)、庭院植物中的千屈菜(*Lythrum salicaria*)和经济作物中的荞麦(*Fagopyrum esculentum*)等。除此之外,作为重要的高山观赏花卉报春花属(*Primula*)的绝大部分物种也是异型花柱植物,这个类群也是达尔文在本书中最重要的研究对象。

达尔文在本书中对章节的安排主要以植物类群为纲要(从报春花科到其他科),先介绍二型花柱(第一至第三章)而后介绍三型花柱(第四章);先重点介绍形态(第一至第四章),而后介绍交配生理亲和性(第五章),最后重点讨论异型花柱的演化问题(第六章)。

除了研究对象之外,本书章节之间在研究形式和内容上有很大幅度重复。为了引导读者更加清晰地理解本书对异型花柱不同层面的研究,我们把本书针对异型花柱部分的内容进行归纳总结,将之分为“基本结构和功能”“等长花柱变异体”“交配模式和亲和性”以及“分布与演化”等四部分进行概述,并辅以必要的评述;同时将书中最后两章内容归纳为“雌雄异株和闭花受精”进行评价。

（一）异型花柱的基本结构和功能

早在 16 世纪,植物学家就发现有些植物存在两种不同类型的雌雄两性花,然而直到达尔文出版《同种植物的不同花型》时方才将它正式定义为异型花柱植物。根据花型的数量,达尔文将异型花柱分为二型花柱(distyly)和三型花柱(tristyly)两种类型。在异型花柱植物中,不同的花型之间其花药的高度与柱头的高度正好相反,达尔文称之为互逆的雌雄异位(reciprocal herkogamy)。以二型花柱为例,其中的一种花型其柱头位于花药的上方,达尔文称之为针型花(pin-eyed);与之相反,花药位于柱头上方的花型被称为梭型花(thrum-eyed)。而三型花柱植物则存在三种不同的花型,这种植物的每一种花型内有两轮不同高度的花药以及一轮(或者一个)不同高度的柱头。其中,柱头位于最高位置而下方有两轮不同高度的花药的花型称为长柱型花(long-style morph);相反,柱头位于最低位置而其上方有两轮不同高度的花药的花型称为短柱型花(short-style morph);最后,当柱头高度位于两轮不同高度的花药之间时称为中柱型花(mid-style morph)。可见,无论是二型花柱还是三型花柱,每一种花型内的柱头都有与之对应高度的花药存在于另外的花型之内。

达尔文认为异型花柱这种特殊的花部设计可能是植物为了实现异花授粉而采取的一种高级策略。他通过大量的观察发现,当传粉动物访问长柱型花的时候,花粉通常会黏附在身体最前端的喙部,因为该花型的花药位于较矮的位置;而当这只动物访问下一朵短柱型花的时候,它的喙部的花粉正好接触到位于相同高度的短柱花的柱头上,从而实现异花授粉。反之,高位的花药将花粉黏附在传粉动物的头部(或者喙的基部)并最终被输送到高位的柱头。同样的道理,三型花柱植物的花粉能够在黏附到传粉动物身体的三个不同部位,并最终传递给三个对应高度的柱头。根据以上观察,达尔文提出假设,认为异型

花柱内部的这种雌雄繁殖器官空间布置方式将能够有效提高花型之间的花粉传递,实现花型之间的异交(disassortative mating)。达尔文发现,在报春花中不同高度的花药生产的花粉直径不同,然而他并没有利用这个有利的特征去检测不同高度的柱头上着落的两种花粉的数量,以检验他的“异型花柱促进异交花粉传递的假说”。可见,他对自己的假说有多么自信!如今,我们通过现代分子遗传标记的方法,精确跟踪不同柱头上的花粉来源,发现达尔文在140年前关于异型花柱促进型间花粉传递的推断完全正确。

值得一提的是,除了雌雄繁殖器官高度位置的互逆特征之外,达尔文还注意到了异型花柱植物不同花型之间存在的一些微形态差异。例如,短柱型花的花药在外观上比长柱型花药更长,同时短柱型花生产的花粉在形态上要比低位的花药花粉更大,而在数量上则相对较少;类似的差异还存在于花粉外壁纹饰、柱头裂片长度以及花冠大小等方面。达尔文最初将这些微形态特征作为异型花柱植物定义的必要组分;然而,在达尔文之后随着观察样本的不断增多,人们发现这些微形态特征与宏观的雌雄互逆异位并非始终连锁,因此摒弃了这些微形态的差异在定义异型花柱时的必要地位,简称之为附属多态特征。

(二) 异型花柱的等长花柱变异体

在异型花柱植物种群内有时会出现频率极低的一种变异体,达尔文称之为等长花柱(homostyly)。他起初认为这种变异体只可能出现在人工栽培的群体及其后代中,而当被告知野生状态下同样发现有这种变异体的时候,他感到分外的诧异,由此他对等长花柱的观察和思考也变得格外热心。实际上,等长花柱也有两种类型,一种称为高位等长花柱(long-homostyle):它相当于长柱型花的柱头与短柱型花的花药组合在一起形成的一种表型;另外一种称为低位等长花柱(short-homostyle):它由短柱型花的柱头与长柱型花的花药组合而成。达尔