• 综述 •

“金虎尾路线”植物的花进化与传粉转变

钱贞娜^{1,2} 任明迅^{1,2*}

1 (海南大学热带作物种质资源保护与开发利用教育部重点实验室, 海口 570228)

2 (海南大学园艺园林学院, 海口 570228)

摘要: 以金虎尾科植物地理分布格局及迁移历史总结出来的“金虎尾路线”, 是解释热带植物洲际间断分布与长距离扩散格局的重要模式。金虎尾路线阐明了金虎尾科植物历史时期7次独立的从起源中心(南美洲)向旧世界(非洲和亚洲)的洲际长距离扩散事件。本文总结了金虎尾路线植物起源地与扩散地主要类群的花部特征与传粉系统, 以探讨这些类群及类似植物长距离扩散后的花进化与传粉转变等适应规律。金虎尾科的南美洲类群都有分泌油脂的萼片腺体, 花的形态结构非常保守, 是与美洲当地特有的条蜂科集油蜂长期协同进化的结果。金虎尾科的非洲类群花保守性消失, 花白色、辐射对称且无萼片腺体, 繁育系统为雄花–两性花异株(功能性的雌雄异株), 传粉者是采集花粉的蜜蜂科昆虫。亚洲的一些属发生了类似非洲类群的泛化适应转变, 但风筝果属(*Hiptage*)出现了镜像花、异型雄蕊和极度反折的花瓣, 且传粉者是亚洲特有的大蜜蜂(*Apis dorsata*), 显示出了非常特化的适应性转变。风筝果属所在支系的现存类群涵盖了南美洲、中美洲、非洲和亚洲等地的地方特有属, 体现了金虎尾路线整个迁移历史过程, 是认识金虎尾路线及其进化适应规律的关键类群, 值得在今后的研究中加以重视。

关键词: 适应进化; 繁育系统; 长距离扩散; 间断分布; Malpighiaceae

Floral evolution and pollination shifts of the “Malpighiaceae route” taxa, a classical model for biogeographical study

Zhenna Qian^{1,2}, Mingxun Ren^{1,2*}

1 Key Laboratory of Protection and Development Utilization of Tropical Crop Germplasm Resource, Ministry of Education, Hainan University, Haikou 570228

2 College of Horticulture and Landscape Architecture, Hainan University, Haikou 570228

Abstract: The “Malpighiaceae route” is proposed based on the distribution pattern of the family Malpighiaceae to explain plant inter-continent disjunctions and long-distance dispersal during historical periods. The route involves seven inter-continent dispersals from New World (America) to Old World (Africa and Asia) in the Eocene (~ 65 Ma). Malpighiaceae has about 1,300 species, most of which are endemic to the New World and are characterized by “floral conservatism”. Floral conservatism in this family refers to its stereotyped yellow or pink flowers with paired oil-glands on each sepal, a result from co-evolution with specialized oil-collecting Anthophoridae bees. These bees, however, are absent from the Old World. In the African Malpighiaceae, floral conservatism disappeared as a result of adaptations to local pollen-collecting bees. Their flowers became white and radially symmetric, without sepal gland. Furthermore, the floral sex changed to be morphological androdioecy but functional dioecy. These results indicated that African Malpighiaceae had shifted from floral conservatism to generalized floral syndromes. In Asian Malpighiaceae, some studies reported in *Aspidopterys* and *Ryssopterys* generalized evolutionary adaptations in floral traits and pollination systems similar to African taxa. But a recent study found mirror-image flowers, a highly-specialized pollination system, in the Asia-endemic genus *Hiptage*. Mirror-image flowers in *Hiptage* show a sexual polymorphism in which the style deflects either to the left or the right side of the floral axis, which is a highly specialized mechanism promoting cross-pollination between left- and right-styled flowers via pollinators touching two sexual organs respectively with their left and right side of abdomens. *Hiptage* is also notable for its

收稿日期: 2015-07-06; 接受日期: 2015-09-15

基金项目: 国家自然科学基金(31170356)、海南大学科研启动经费(kyqd1501)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: renmx@hainu.edu.cn

heteromorphic stamens, bilaterally-symmetric corolla, and extremely-reflected petals. Its main pollinators are the pollen-collecting honeybees such as *Apis dorsata*. These results indicate that the Asian Malpighiaceae could shift from floral conservatism to specialized pollination systems adapted to pollen-gathering honeybees. *Hiptage* is also distinctive for its position in a clade with complete migration history of Malpighiaceae route, having endemic genera respectively in South and Central America, Africa, and Asia. Further experimental studies on this genus and other Asia-endemic genera are needed to fully understand the Malpighiaceae route and its associated evolutionary adaptations, which will be helpful for studies on plant long-distance dispersal and inter-continent disjunctions.

Key words: adaptive evolution; breeding systems; long-distance dispersal; disjunction; Malpighiaceae

“金虎尾路线”(Malpighiaceae route)是Davis (2002)根据金虎尾科(Malpighiaceae)植物的地理分布格局与迁移历史提出的,以解释植物尤其是热带植物的洲际间断分布格局和长距离扩散历史。金虎尾路线认为,在不同大洲之间呈间断分布的金虎尾科植物可能通过历史时期的北大西洋陆桥在北美和劳亚古陆之间迁移,之后再进一步扩散到南美或非洲与亚洲热带地区。对于起源地不同的植物类群,如樟科(Chanderbali et al, 2001)、安息香科(Fritsch, 2001)、野牡丹科(Renner et al, 2001)以及起源于欧洲的橄榄科(Week et al, 2005)等,这条迁移路线都基本相同,只不过方向相反(Renner et al, 2001; 周浙昆等, 2006)。因此,金虎尾路线可以指导很多有关植物类群的分布格局与长距离扩散规律研究,成为解释生物洲际间断分布和长距离迁移历史及格局的重要研究模式。

已有研究发现,金虎尾科的起源与分化中心很可能在南美洲北部,该区域现存该科植物1,200种,占该科总种数的90% (Davis et al, 2002; Anderson et al, 2006)。这些类群具有非常相似的花部特征:每个萼片上都有成对的分泌油脂的腺体、花瓣具爪、花黄色或粉红(Anderson, 1979, 1990; Davis et al, 2014)。Anderson (1979)称之为“花保守性”(floral conservatism)。南美洲金虎尾科植物花部特征的保守性,是该类植物与美洲地区特有的专门收集油脂的条蜂科3个属(*Centridini*、*Tapinotaspidini*和*Tetrapediini*)的雌蜂协同进化的结果(Anderson, 1979; Vogel, 1990; Renner & Schaefer, 2010; Davis et al, 2014)。

有关金虎尾科植物及金虎尾路线的研究大多局限在南美洲,对非洲类群的研究很少(Davis, 2002; Anderson et al, 2006; Davis et al, 2014),尤其是缺乏针对亚洲类群的实验研究。导致整个金虎尾

路线并未得到清晰解析。Ren等(2013)发现,金虎尾科亚洲特有的风筝果属(*Hiptage*)具有适应昆虫传粉的非常特化的花部特征与传粉系统:镜像花(mirror-image flowers)和异型雄蕊(heteranthery)。这种极其特化的传粉系统与金虎尾科起源中心的花保守性形成鲜明对比,也与非洲类群花部泛化适应(Davis, 2002)截然不同,可能代表着金虎尾路线在亚洲地区的一次典型的特化适应进化事件,对认识整条金虎尾路线的进化适应规律具有重要意义。本文在综述金虎尾路线和金虎尾科在起源地的花保守性的基础上,重点介绍该科非洲和亚洲类群的花部特征、繁育系统及传粉机制,从花进化和传粉转变角度来揭示金虎尾路线伴随的进化适应规律,以深化对金虎尾路线整个扩散过程及其宏进化格局的认识,提高该模式对研究植物长距离扩散的适应性进化规律的指导意义。

1 金虎尾路线简介

金虎尾科植物分布在全球热带地区的林缘、草原和河边,具木本、灌木、藤本和多年生草本等生活型。该科共有75个属1,300多种(Anderson et al, 2006),其中,美洲约有60属1,200种,非洲约11属100种,亚洲约4属60种(Davis & Anderson, 2010)。

Davis等(2014)认为,金虎尾科植物在古新世早期(约75 Ma)起源于南美洲的北部,大约在始新世早期(约69 Ma)通过中美洲的陆块和火山岛屿从南美扩散到北美,之后在渐新世、中新世期间先后7次通过北大西洋陆桥扩散到劳亚古陆,并逐渐迁移至今天的热带非洲和亚洲地区,在大约10 Ma年前从非洲大陆扩散到马达加斯加岛(图1; Anderson, 1990; Davis, 2002; Davis et al, 2002, 2014)。

除了历史时期发生的7次洲际长距离扩散以外,金虎尾科植物另有2次近期发生的洲际长距离扩散

图1 金虎尾路线示意图。金虎尾科植物起源于大约75 Ma的南美洲北部, 之后逐渐迁移至北美洲, 再通过北大西洋陆桥扩散到劳亚古陆及后来的非洲与亚洲等地(背景地图为约65 Ma的始新世)。扩散路线旁的数字为大约的发生时间(根据Davis et al, 2010, 2014)。

Fig. 1 The sketch map of “Malpighiaceae route”. The family is proposed to be originated at about 75 Ma at the north of South America and its current distributions are proposed to have resulted by migration from South America to the Old World via land bridges in North Atlantic Ocean during Eocene (~ 65 Ma). The time near the dispersal route is adapted from Davis et al (2010, 2014).

事件(Davis & Anderson, 2010), 分别是*Heteropterys leona*和*Stigmaphyllon bannisterioids*从美洲随着洋流直接横渡大西洋扩散至非洲西海岸(Davis & Anderson, 2010; Davis et al, 2014) (图2)。*Heteropterys*是金虎尾科最大的属, 约140种(Anderson et al, 2006), 主要分布在南美洲、中美洲以及加勒比地区的大西洋沿岸, 但其中一个种*H. leona*还间断分布于非洲西海岸, 推测很可能是其果实随洋流横越大西洋直达非洲大陆西岸(Davis & Anderson, 2010)。这一次长距离扩散事件发生的时间并不久远, 所以两地的*H. leona*种群没有分化成两个物种或亚种。*Stigmaphyllon bannisterioids*的情况与之类似(Davis & Anderson, 2010)。

2 起源中心南美洲的花保守性

金虎尾科植物在其起源与分化中心南美洲的花保守性主要是指该科在南美洲的1,000多个种都具有5个合生的花萼、每个萼片有2个分泌油脂的腺体、花两侧对称(有1个旗瓣显著有别于其他花瓣)、花瓣粉红或黄色(Anderson, 1979; Davis & Anderson,

图2 “金虎尾路线”包括了7次历史时期的从美洲(南美洲、中美洲)到旧世界(非洲、亚洲)的长距离扩散事件。金虎尾科另有2次最近发生的美洲-非洲西海岸的直接横渡大西洋的迁移(★)。系统树及迁移历史时间根据Davis等(2014)。

Fig. 2 Malpighiaceae migrate independently into Old World (Africa and Asia) from South and Central America a total of seven times in the ancient time, with two very recent arrives to the west coast of Africa directly across the Atlantic Ocean (★). Phylogeny tree and the dispersal time are obtained from Davis et al (2014).

2010; Zhang et al, 2010; Davis et al, 2014)。萼片腺体分泌的油脂是吸引条蜂科传粉昆虫的主要诱物, 这些昆虫专门收集这类油脂用于巢穴防水, 也将油脂与花粉混合喂养幼蜂(Davis et al, 2014)。

金虎尾科可能是植物界最早进化出油脂作为传粉者回报物的类群(Renner & Schaefer, 2010), 早在约64 Ma年前就出现了“油花”(oil flower)(Renner & Schaefer, 2010)。因此, 金虎尾科南美类群的花保守性是 与集油蜂长达六千多万年协同进化的结果。

3 金虎尾路线的花进化与繁育系统转换

3.1 美洲

虽然南美洲的金虎尾科植物具有高度的花保守性, 但在一些缺乏集油蜂的地点, 发生了花萼腺体消失、花部特征明显变化的现象。Cappellari (2011)发现, 巴西北部的*Pterandra pyroidea*有些植株的花失去了花萼腺体、花变为辐射对称; 有些植株则同时具有保留花萼腺体和失去花萼腺体两种花的类型。保留有花萼腺体的花, 其分泌物的成分变得简单(Cappellari, 2011)。这两类花的主要回报物都是花粉, 传粉者都是熊蜂(*Bombus*)(Cappellari, 2011)。南美洲的*Psychopterys*、*Lasiocarpus*、*Ptilochaeta*等3个属也出现了花由两侧对称变为辐射对称、花萼腺体消失、传粉者转为收集花粉的蜜蜂等变化(Davis & Anderson, 2010; Davis et al, 2014)。

在*Banisteriopsis*、*Malpighia*、*Diplopterys*这3个属中, 发现了雄蕊5长5短间隔分布的雄蕊分化现象

(Gates, 1982; Vogel, 1990; Anderson et al, 2006), 但这种现象的适应意义还没有得到实验研究。在南美洲亚马逊流域广泛分布的*Spachea*属中, Anderson (1981)和Steiner (1985)发现了一种隐形的雌雄异株现象。他们发现, *Spachea*属植物虽然都是两性花, 但有些花的花药干瘪、从不开裂, 可以坐果; 另外一些花则花药正常、开裂, 但雌蕊很小, 不能坐果, 推测该属繁育系统是功能性的雌雄异株。*S. membranacea*虽然在形态上进一步变为雌花-两性花异株, 但在功能上仍属雌雄异株(Steiner, 1985)。

Anderson (1980)还在分布于中美洲和北美洲的4个属(*Aspicarpa*、*Camarea*、*Janusia*、*Gaudichaudia*)发现了闭花受精现象(表1)。这些植物除了正常的开花受精的花以外, 还具有很小的从不开放的花。这些花没有花萼腺体、没有花瓣、雄蕊只有1个且花粉含量很少(Anderson, 1980)。这些小花的花药不开裂, 花粉在花药里直接萌发, 花粉管伸长到自花胚珠实现自花受精(Anderson, 1980)。闭花受精现象在金虎尾科植物中非常罕见, 可能是适应传粉媒介极其稀缺环境的一种特化行为(Anderson, 1980)。

可见, 即使在南美洲, 花保守性也可能在集油蜂缺少 的情况下崩溃, 发生花部特征和传粉方式的改变。中美洲和北美洲的集油蜂更加匮乏, 部分金虎尾科植物发生了进一步特化适应, 如闭花受精。这些现象进一步说明, 金虎尾科南美类群的花保守性并非由于遗传基础或发育限制等内在原因导致, 而是由专一性的集油蜂传粉者所选择和维持的(Zhang et al, 2010; Davis et al, 2014)。

表1 金虎尾科植物在不同大洲的主要花部特征、繁育系统及传粉者
Table 1 Breeding system, floral syndromes and pollinators of Malpighiaceae in different continents

	繁育系统 Breeding system	花对称性 Floral symmetry	花萼腺体 Calyx glands	传粉者 Pollinators	参考文献 References
南美洲 South America	两性花 Hermaphrodite	两侧对称 Bilateral symmetry	10个油脂腺体 (每个萼片2个) 10 oil glands, paired on each sepal	美洲特有的条蜂科集油蜂 America-endemic oil-collecting bees, including <i>Centridini</i> , <i>Tetrapediini</i> , and <i>Tapinotaspidini</i>	Anderson, 1979; Davis & Anderson, 2010; Davis et al, 2014
中美洲、北美洲 Central and North America	两性花(闭花受精) Hermaphrodite (cleistogamy)	辐射对称 Radial symmetry	无 None	花内自交, 不需传粉者 Autogamy (pollinator not needed)	Anderson, 1980
非洲 Africa	雄花两性花异株(功能性雌雄异株) Androdioecy (functional dioecy)	辐射对称 Radial symmetry	无 None	收集花粉的蜜蜂科昆虫 Pollen-gathering bees	Davis, 2002; Davis et al, 2014
亚洲 Asia	两性花(镜像花) Hermaphrodite (mirror-image flowers)	两侧对称 Bilateral symmetry	无或1 (如有, 分泌糖) None or single (if present, secretes nectar)	收集花粉的大蜜蜂(<i>Apis dorsata</i>) Asian giant bees (<i>Apis dorsata</i>) collecting pollen	Ren et al, 2013; Ren, 2015

3.2 非洲

非洲的金虎尾科植物约有11个属100种,其中8个属的约71个种特有分布于非洲东南部的马达加斯加岛(Davis, 2002)。从南美洲到非洲的扩散一共有6次(图2),其中3个属(*Flabellaria*、*Sphedamnocarpus*、*Flabellariopsis*)局限在非洲大陆,没有扩散到马达加斯加岛或亚洲;而 *Acridocarpoids* 和 *Madagasikarioids* 这2个支系到达非洲之后又扩散到了马达加斯加岛(~10 Ma)。三星果属(*Tristellateia*)集中分布于马达加斯加岛,另外在非洲东海岸、亚洲东南部和澳大利亚北部都有分布(Anderson et al, 2006; Davis & Anderson, 2010)。

金虎尾科植物在历史时期从南美洲扩散到非洲的6次长距离扩散事件都伴随着花保守性的消失(Davis & Anderson, 2010),无一例外都变为花辐射对称、花瓣白色或奶油色、雄蕊同型且花丝细长、无花萼腺体(Davis, 2002)。这表明,在没有集油蜂选择压力的非洲地区,金虎尾科植物的花失去了产油器官花萼腺体,转而以花粉作为回报物,适应于非洲当地较为泛化的采集花粉的昆虫(表1)。

在马达加斯加岛特有属 *Madagasikaria* 中, Davis (2002)发现了雄蕊5长5短交错分布的异型雄蕊现象。但迄今还没有针对性的实验研究揭示这一分化程度不高的异型雄蕊的适应意义。另外, *Acridocarpus* 属和三星果属的花药变为孔裂(Anderson et al, 2006)。

非洲类群的繁育系统大多是形态上的雄花-两性花异株、功能上的雌雄异株(Davis, 2002)。非洲的金虎尾科植物种内通常具有两种植株类型,其中一种植株的花只有雄蕊,没有雌蕊,在形态和功能上都属雄花;另一种植株类型则是开两性花,但其花粉壁厚且光滑、不具萌发孔,花粉不育,因而是功能性的雌花。两性花的花粉之所以还能保留,可能只是作为吸引传粉者的回报物(Davis, 2002; Anderson et al, 2006)。

3.3 亚洲

亚洲的金虎尾科植物广布于南亚、中南半岛、东南亚群岛以及中国南部各省(包括云南、贵州、广西、海南、台湾、广东和福建等地),共有4个属60多个种(Anderson et al, 2006)。其中,翅实藤属(*Ryssopterys*)、盾翅藤属(*Aspidopterys*)和风筝果属是亚洲特有属,集中分布在东南亚、中南半岛和我国西南地区的云南、海南、广西和贵州等地。三星果

属则广布于东南亚、澳大利亚北部以及非洲东海岸和马达加斯加岛。从南美洲到亚洲的4次迁移过程(图2)可看出,除翅实藤属外,其他几个属都有非洲亲缘属(Davis & Anderson, 2010)。

对于亚洲金虎尾科的研究甚少,但在翅实藤属中也发现了类似于非洲类群的形态学的雄花-两性花异株、功能上的雌雄异株现象(Davis & Anderson, 2010)。这个属的花辐射对称、远轴萼片腺体消失,也似乎显示出是以花粉作为主要回报物。盾翅藤属的花部特征也较泛化:花两性、白色、辐射对称(Chen & Funton, 2008; Davis & Anderson, 2010)。盾翅藤属的雄蕊5长5短相间分布,类似于南美洲类群 *Banisteriopsis*、*Malpighia*、*Diplopterys* 等的雄蕊分化现象(Anderson et al, 2006)。推测这些亚洲特有的类群在向着较为泛化的传粉适应方向进化。

在亚洲特有的风筝果属中, Ren等(2013)发现了非常特化的花部特征:镜像花(mirror-image flower)。镜像花是指同种植物具有两种花型,其中一种花型的花柱侧偏向左(左偏花柱型),另一种花型的花柱侧偏向右(右偏花柱型),两花型成镜像对称(图3)。镜

图3 亚洲特有的风筝果属(*Hiptage*)的分化与迁移历史是整个金虎尾路线扩散路径最完整、最具代表性的支系,现存类群在南美洲、中美洲、非洲以及亚洲都有各自特有属(属名后为该属物种数)。系统树改自Davis和Anderson (2010)。
Fig. 3 The Asia-endemic *Hiptage* is in the clade with complete migration history of Malpighiaceae route, having endemic genera respectively in America, Africa, and Asia. The number in the brackets is the species diversity of the genus. Phylogeny relationships are determined according to Davis & Anderson (2010).

像花通常都有雄蕊形态与功能存在明显分化的异型雄蕊(heteranthery)(Jesson & Barrett, 2002)。风筝果属的异型雄蕊1大9小,大雄蕊与花柱分别侧偏向左、右两侧(图3)。这些特化的花部特征,集中体现出该属与亚洲本地传粉昆虫形成了非常特化的传粉机制,与南美的花保守性、非洲类群及亚洲其他类群的泛化花部特征形成了鲜明的对比。Ren等(2013)还在风筝果属中发现了其他一系列的特殊花部特征。如该属分布范围最广的风筝果(*H. benghalensis*),花两侧对称、花药纵向开裂、花瓣强烈反折且旗瓣反卷向后紧裹唯一的花萼腺体。更特别的是,风筝果的花萼腺体分泌花蜜(Ren et al, 2013),并非如美洲金虎尾科植物那样分泌油脂。

特别值得注意的是,风筝果属所在的支系是整个金虎尾家族严格体现金虎尾路线完整扩散过程的支系(图3),在南美洲、中美洲、非洲以及亚洲都有亲缘关系很近的各洲特有属。风筝果属约有30种,显著高于泛化传粉的近缘属的物种多样性(图2),这可能与风筝果属特化的花部特征(如镜像花)有关(Ren, 2015)。风筝果属有着一系列特化花部特征,是花保守性向特化适应方向转变的典型代表。这使得风筝果属成为金虎尾路线极具代表性的一个类群,可能是认识整个金虎尾路线花部进化与传粉转变的关键(Ren et al, 2013; Ren, 2015)。

另一方面,风筝果属在中国西南的滇黔桂交界区分化出多达6个局域特有种,成为该属植物的多样性分布与特有中心(Chen & Funton, 2008; Ren, 2015),对风筝果属开展繁殖适应、分子生物地理学研究,不仅有利于全面认识金虎尾路线及其适应进化格局,也有助于从热带植物角度理解我国滇黔桂交界区这一全球性的生物多样性热点地区的形成与演化。

4 金虎尾路线的传粉转变

4.1 美洲

美洲的金虎尾科植物传粉者是当地特有的条蜂科的Centridini、Tapinotaspidini、Tetrapediini属的雌蜂(Vogel, 1990; Davis & Anderson, 2010; Davis, 2014)。这些非社会性的膜翅目昆虫在访问金虎尾科花的时候,会用前腿收割刮花萼腺体分泌的油脂,同时也会采集花粉(Davis et al, 2014)。但巴西北部的*Pterandra pyroidea*的传粉者变成了以花粉为主要回

报物的熊蜂(Cappellari, 2011),传粉方式及花部特征都发生了显著改变。南美洲的*Psychopterys*、*Lasiocarpus*、*Ptilochaeta*的传粉者也变为收集花粉的蜜蜂(Davis & Anderson, 2010; Davis et al, 2014)。

远离集油蜂分布中心(南美洲)的中美洲和北美洲有4个属(*Aspicarpa*、*Camarea*、*Janusia*、*Gaudichaudia*)都发现了闭花受精现象(表1; 详见3.1节)。这种非常特殊的完全自交传粉方式,集中体现了金虎尾科花部特征遗传基础的可塑性较大(Zhang et al, 2010)。

4.2 非洲

除了基本确定非洲金虎尾科植物花的回报物是花粉、传粉者为收集花粉的昆虫以外(Davis, 2002; Anderson & Davis, 2010),对非洲金虎尾科植物传粉昆虫的具体类群、访花行为等还知之甚少。但是,从非洲类群花辐射对称、花瓣白色、功能性的雌雄异株等特征来看,传粉者应该是访花行为比较泛化的蜜蜂总科昆虫,它们可以从花的各个方位降落到花上采集花粉。

4.3 亚洲

对于亚洲特有的风筝果属,传粉者主要是亚洲大蜜蜂(*Apis dorsata*)(Ren et al, 2013),在该属分布区北缘如贵州南部的红水河流域,也有木蜂与熊蜂访花(任明迅, 个人观察)。风筝果属具有镜像花和异型雄蕊(Ren et al, 2013; 图3),传粉者访花大多从侧偏的花柱与侧偏的大雄蕊之间进入花内,导致身体两侧分别接触花粉和柱头。当传粉者在左、右侧偏花柱花型间访问时,有效促进了两类花型之间的异交传粉,同时避免了同类花型间的自交(Jesson & Barrett, 2002, 2003; 任明迅和张大勇, 2004; 林玉和谭敦炎, 2007)。

大多数具镜像花和异型雄蕊植物的花药孔裂,属蜂振传粉(buzz pollination),需身体强健的传粉者如熊蜂和木蜂等吮吸或用力摇晃花药才能获取花粉(Jesson & Barrett, 2002, 2003)。而风筝果属却没有蜂振传粉现象,其花药纵裂,花粉可轻易粘附在传粉者身上(Ren et al, 2013)。所以,风筝果属的传粉者是不进行蜂振的大蜜蜂,在花内主要是从9个小雄蕊上刮取花粉,偶尔也访问被旗瓣紧抱的萼片腺体及其分泌物(花蜜)。在这一过程中,大蜜蜂的腹部两侧接触到纵裂花药上的花粉,实现传粉(Ren et al, 2013)。

虽然传粉昆虫也偶尔采集风笋果属萼片腺体的蜜露分泌物,但Ren等(2013)认为萼片腺体分泌物的主要功能并非吸引传粉者,而是吸引蚂蚁,利用蚂蚁驱赶植食性昆虫如蚜虫等而降低植物被植食伤害(Ren et al, 2013)。

参考文献

- Anderson WR (1979) Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica*, 11, 219–223.
- Anderson WR (1980) Cryptic self-fertilization in the Malpighiaceae. *Science*, 207, 892–893.
- Anderson WR (1981) Malpighiaceae in the botany of the Guayana Highland. Part XI. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 32, 45–48.
- Anderson WR (1990) The origin of the Malpighiaceae: the evidence from morphology. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 64, 210–224.
- Anderson WR, Anderson C, Davis CC (2006) Malpighiaceae. <http://herbarium.lsa.umich.edu/malpigh/index.html> [accessed 2015-06-19]
- Cappellari SC, Haleem MA, Marsaioli AJ, Tidon R, Simpson BB (2011) *Pterandra pyroidea*: a case of pollination shift within Neotropical Malpighiaceae. *Annals of Botany*, 107, 1323–1334.
- Chanderbali AS, van der Werff H, Renner SS (2001) Phylogeny and historical biogeography of Lauraeae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 88, 104–134.
- Chen SK, Funton AM (2008) Malpighiaceae. In: *Flora of China*, Volume 11 (Eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 135–138. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Luis.
- Davis CC (2002) *Madagasikaria* (Malpighiaceae): a new genus from Madagascar with implications for floral evolution in Malpighiaceae. *American Journal of Botany*, 89, 699–706.
- Davis CC, Bell CD, Mathews S, Donoghue MJ (2002) Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 6833–6837.
- Davis CC, Anderson WR (2010) A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany*, 97, 2031–2048.
- Davis CC, Schaefer H, Xi ZX, Baum DA, Donoghue MJ, Harmon LJ (2014) Long-term morphological stasis maintained by a plant–pollinator mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 5914–5919.
- Fritsch PW (2001) Phylogeny and biogeography of the flowering plant genus *Styrax* (Styracaceae) based on chloroplast DNA restriction sites and DNA sequences of the internal transcribed spacer region. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19, 387–408.
- Gates B (1982) *Banisteriopsis*, *Diplopterys* (Malpighiaceae). *Flora Neotropica*, 30, 1–237.
- Jesson LK, Barrett SCH (2002) Solving the puzzle of mirror-image flowers. *Nature*, 417, 707.
- Jesson LK, Barrett SCH (2003) The comparative biology of mirror-image flowers. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 237–249.
- Lin Y, Tan DY (2007) Enantiostyly in angiosperms and its evolutionary significance. *Acta phytotaxonomica Sinica*, 45, 901–916. (in Chinese with English abstract) [林玉, 谭敦炎 (2007) 被子植物镜像花柱及其进化意义. *植物分类学报*, 45, 901–916.]
- Ren MX (2015) The upper reaches of the largest river in Southern China as an ‘evolutionary front’ of tropical plants: evidences from Asia-endemic genus *Hiptage* (Malpighiaceae). *Collectanea Botanica*, 34, e002.
- Ren MX, Zhang DY (2004) Herkogamy. In: *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology* (ed. Zhang DY), pp. 303–320. Science Press, Beijing. (in Chinese) [任明迅, 张大勇 (2004) 雌雄异位. 见: *植物生活史进化与繁殖生态学* (张大勇主编). 科学出版社, 北京.]
- Ren MX, Zhong YF, Song XQ (2013) Mirror-image flowers without buzz pollination in the Asia-endemic *Hiptage benghalensis* (Malpighiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 173, 764–774.
- Renner SS, Clausen G, Meyer K (2001) Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of tertiary migration and long-distance dispersal. *American Journal of Botany*, 88, 1290–1300.
- Renner SS, Schaefer H (2010) The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 365, 423–435.
- Steiner KE (1985) Functional dioecism in the Malpighiaceae: The breeding system of *Spachea membranacea* Cuatr. *American Journal of Botany*, 72, 1537–1543.
- Vogel S (1990) History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55, 130–142.
- Week A, Daly AW, Simpson BB (2005) The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 85–101.
- Zhang WH, Kramer EM, Davis CC (2010) Floral symmetry genes and the origin and maintenance of zygomorphy in a plant–pollinator mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 6388–6393.
- Zhou ZK, Yang XF, Yang QS (2006) Land bridge and long-distance dispersal—old ideas, new evidence. *Chinese Science Bulletin*, 51, 897–886. (in Chinese) [周浙昆, 杨雪飞, 杨青松 (2006) 陆桥说和长距离扩散——老观点, 新证据. *科学通报*, 51, 879–886.]

(责任编辑: 谭敦炎 责任编辑: 时意专)