

·综述·

马先蒿属植物花冠分化与繁殖适应的研究进展

郁文彬¹, 蔡杰¹, 王红^{1, 2*}, 陈建群²

¹中国科学院昆明植物研究所生物多样性和生物地理学重点实验室, 昆明 650204; ²南京大学生命科学学院, 南京 210093

摘要 结合已有的研究报道和作者近年来的工作, 对马先蒿属(*Pedicularis*)植物的花冠多样化成因与繁殖适应特性进行了总结和探讨。通过对该属4种进化花冠型的花器官发生和分化的研究发现, 花部各器官在发生和发育初期基本一致, 后期上唇形态的分化是导致成熟花形态结构产生较大差异的重要阶段。孢粉学研究认为, 花冠类型与花粉萌发孔类型之间具有显著相关性; 萌发沟的演化可能与繁殖适应有一定的关系。分子系统学研究表明, 多样化的花冠类型在不同的谱系内经过若干次的独立进化而表现出了高度的平行演化(parallelism)。传粉生物学研究证实, 该属植物花冠多样化与其主要传粉者熊蜂属(*Bombus*)昆虫的传粉行为存在较为密切的关系。具有相同(似)花冠类型的马先蒿可能被同种或不同种的熊蜂以相同的方式访问, 但在花粉落置位置上存在显著差异, 这可能有助于同域分布重叠的物种间在生殖上的机械隔离, 而花冠的分化在一定程度上促进了新的物种形成。

关键词 花冠多样化, 花器官发生, 平行演化, 花粉演化, 传粉适应, 生殖隔离

郁文彬, 蔡杰, 王红, 陈建群 (2008). 马先蒿属植物花冠分化与繁殖适应的研究进展. *植物学通报* 25, 392–400.

马先蒿属(*Pedicularis* L.)自林奈于 1753 年建立以来, 传统上被置于玄参科(Scrophulariaceae)。根据分子系统学研究结果又将其和鼻花族其它半寄生植物一起归入到列当科(Orobanchaceae)(Olmstead and Reeves, 1995; de Pamphilis et al., 1997; Young et al., 1999; Olmstead et al., 2001)。马先蒿属在列当科中是一个单系类群已经得到了最新分子系统学研究的进一步证实(Wolfe et al., 2005; Bennett and Mathews, 2006)。

马先蒿属无论在传统的玄参科中, 还是在现在的列当科中都是科内种群最多的, 全世界大约有500-600种, 而有近 2/3 的种类集中分布于喜马拉雅-横断山地区, 同时该地区也是其物种多样化中心(Hong, 1983; Yang et al., 1998; Mill, 2001; 吴征镒等, 2003)。该属植物是一类以多年生和两年生为主的半寄生草本, 广泛分布于北半球寒冷的高纬度和高海拔地区。马先蒿属植物的花冠形态多样化在整个被子植物中是较为罕见的。以往的研究者对该属植物复杂多样的花冠进行了划分, 如 Maximowicz(1888)和李惠林(Li, 1951)依据花管长度和

头盔是否具齿和喙将其分为 4 种进化花冠型, 即短管头盔无齿无喙型(short-tubed, toothless and beakless)、短管头盔具齿型无喙型(short-tubed, teethed and beakless)、短管具喙型(short-tubed and beaked)和长管具喙型(long-tubed and beaked)。钟补求(Tsoong, 1955, 1956)按照花管是否前曲和下唇的开展程度将其分为 *Capitata* 型和 *Flammea* 型 2 种基本花冠型。依据花冠对称性原则, 也可划分为单轴对称(monosymmetry)和不对称(asymmetry)2种花冠类型(Endress, 2001; 蔡杰等, 2003)。

王红等(2003)在以往研究的基础上, 对马先蒿属植物的花冠形态、传粉者类型、传粉式样与开花物候等进行了阶段性的总结; 并初步讨论了花粉形态和花冠类型与传粉者行为之间的关系(Wang et al., 2003)。本文结合国内外最新研究进展和作者近年来的工作, 从植物系统与进化多个分支学科的角度, 对该属植物的花冠多样性分化和繁殖特性进行了较为全面的总结和分析, 并提出了自己的一些观点。以期为进一步深入探讨该属植物花冠的

收稿日期: 2007-11-12; 接受日期: 2008-02-10

基金项目: 国家自然科学基金(No.30570115)和中国科学院知识创新工程项目(No.KSCXZ-YW-Z-034)

* 通讯作者。E-mail: wanghong@mail.kib.ac.cn

演化规律和生态适应性提供有价值的信息。

1 花冠多样化

1.1 花冠多样化的表现形式

马先蒿属植物的花瓣合生, 呈管状, 在管的上部分化成上唇和下唇。该属植物的花冠管长度差异很大, 从 5 mm (如 *P. vialii*) 到 120 mm (如 *P. decorissima*) 不等。无喙的种类花冠管一般较宽 (如 *P. salviaeflora*), 具有长喙或者长管具喙种类的喉部收缩, 花管较为狭窄 (如 *P. siphonantha* 和 *P. longiflora*)。另外, 花冠管的伸展表现出完全伸直和在近基部突然向前俯曲的不同方式。花管在长度、粗细以及是否俯曲的相互组合, 使得不同种类间花冠管的变化极具多样化。

上唇结合成盔, 包括含有雄蕊的部分、喙以及与含有雄蕊的部分相连的花冠。该属植物花冠多样性主要表现在盔的结构变化上。在 4 种进化花冠型中, 盔的形态变化被作为主要的划分依据。然而, 盔表现出极其多样的变化: 盔无齿, 或具齿, 其着生的位置和数量不尽相同, 有的种类盔下缘的末端具 1 对齿 (如 *P. pseudom-elampyriflora*), 而有少数种类则在盔的下缘具有 4-10 对齿不等 (*P. cymbalaria* 和 *P. lutescens*)。喙由伸长的盔端狭缩而成, 喙的长短变化很大, 喙短而粗壮, 或喙细长, 长达 10 mm; 或喙发生卷曲, 扭曲呈 S 形。除此之外, 有的种类盔的额部有时具有鸡冠状或刺状突起; 盔的上和/或下缘密被各种颜色的须毛或绒毛等。

下唇 3 裂, 一般情况下, 侧裂片比中裂片大, 也有的侧裂片比中裂片小 (如 *P. cymbalaria* 和 *P. lutescens*)。下唇一般呈锐角开展, 或完全包住盔或者喙; 而有的呈直角或钝角开展。下唇形态变化表现在中裂片上边缘凹缺、具有缘毛或者末端呈兜状; 或表面具有褶皱状的突起通向喉部, 而侧裂片边缘有时会发生凹缺、具有缘毛或啮状的细齿。

花冠颜色较为丰富, 以紫色或紫红色、红色、粉红色、黄色、橘黄色、浅黄色和白色为主, 缺乏蓝色。但大多数情况下由几种颜色相互组合而成, 如: 下唇为白色或黄色, 喙或盔为紫色或紫红色; 或下唇和盔都具红

色、白色或褐色斑点; 有的种类下唇具白色或深色的条纹。花一般无香味, 但也有一些种类具有特殊的香味 (如 *P. elwesii*)。花冠管的基部有蜜腺或无, 蜜腺的结构变化多样, 有棒状、环状和瘤状等。

1.2 花器官的发生与分化

马先蒿属植物花部结构表现出强烈的分化。而成熟花在发育过程中, 从花原基发生到形成一个稳定、特化并具有一定生物学功能的变态枝条经历了若干阶段。花部结构的变化可能发生在整个花发育过程中, 也可能集中于某个阶段特化, 或者受到整个花序结构发育的影响 (Endress, 1999, 2001)。

我们对马先蒿属不同花冠类型的花器官发生和发育的研究表明, 虽然花原基的发生顺序在不同的花序类群中有所不同, 但从花原基发生后至花冠裂片的分化前具有较大的相似性。在花冠发育的后期, 花冠结构特别是上唇的形态产生明显的分化, 这一时期是导致成熟花形态产生较大差异的重要阶段。近轴端 2 枚花瓣原基在发育后期形成上唇的 2 枚花冠裂片, 根据后期发育的样式不同, 将其划分为成盔型 (galeation)、成齿型 (teethation) 和成喙型 (rostration), 其花冠裂片的发育使成熟花形态发生巨大的差异。成盔型的发育方式较后两种简单, 2 枚花冠裂片在后期发育中变化较小。成喙型的发育通过花冠上唇裂片分生组织快速的细胞分化, 其端部向前延伸而形成。而成齿型发育方式最为复杂, 例如浅黄马先蒿 (*P. lutescens*) 上唇裂片分生组织十分活跃, 不但裂片的尖端发育为 1 对尖锐的大齿, 在裂片的内侧还形成很多小突起, 可发育为若干小齿; 在大王马先蒿 (*P. rex*) 中除有 1 对大齿外, 齿内侧还有若干波形突起, 这可能是退化或未发育的小齿。分子生物学研究结果表明, 有齿型的种类零散分布于分子系统树各分支上 (Ree, 2005), 而其演化的路线远比我们想象的复杂和曲折。

1.3 花冠多样化的来源和演化

李惠林对马先蒿属植物的花冠演化进行了较为系统的研究和概括 (Li, 1948, 1949, 1951)。他认为, 无喙型花冠类群较为原始, 而有喙类型的花冠形态则是衍生性状,

即花冠具喙类群由花冠无喙类群演化而来,长管具喙型的花冠来自短管具喙型。李惠林认为多样化的花冠形态是沿着不同的演化路线并经历多次重复发生和发育而来,表现出高度的平行演化。与此同时,钟补求对世界范围内,特别是中国产马先蒿植物进行了较深入的研究,提出了2种基本花冠样式的花冠类型。他认为该属属下物种之间存在广泛的平行演化和返祖现象(retrogression and reversion),而多样化的花冠是二元起源,现有的马先蒿属多样化的花冠形态是由2种基本的花冠样式在漫长的演化过程中通过杂交和其它演化方式而逐步形成的(Tsoong, 1955, 1956, 1961)。

综观李惠林和钟补求关于花冠多样化的观点,在一定程度上两者都认为该属植物的花冠存在明显的平行演化,只是在起源上存在一定的分歧。近年来,分子系统学研究提供了新的视角,马先蒿属经历了快速的适应辐射和高度的平行演化,具有相同花冠类型的物种间断散布于分子系统树的各个分支上(Yang et al., 2003; Ree, 2005),而长管型、具喙型和具齿型花冠是在不同谱系内经过若干次独立演化而形成。Ree(2005)通过对其形态性状的演化分析,认为长管型花冠是由短管型演化而来,发生退化的可能性较小;盔上喙的结构由在分子系统树基部分支中的无喙类演化而来,但是在上部的分支中却发生了多次的退化;盔上齿的结构明显是后期演化而来的,较少发生退化,这与传统的观点截然不同。

1.4 花冠多样化与花粉萌发孔

马先蒿属植物花粉是广孢型,萌发孔有三沟、三合沟和二合沟3种类型。综合分析文献报道和作者研究的该属216种植物的花粉萌发孔类型(钟补求和张金谈, 1965; Wang et al., 2003; Yu and Wang, 2008),我们发现不同花冠类型具有的萌发孔类型差异非常显著。花冠无齿无喙型种类中,具三沟、三合沟和二合沟的分别为12种、23种和10种;有齿型种类中具三沟的只有1种,三合沟13种,二合沟最多,有26种;具喙型种类中以二合沟为主,共76种,三沟和三合沟分别有11种和23种。在长管型种类中,只有1种(*P. batangensis*)具三合沟,其它的20种均为二合沟。从以上分析可以看出,虽然

同种花冠类型的种类中花粉具有不同的萌发孔类型,或者具相同萌发孔类型的花粉出现在不同的花冠类型中,但是它们在各种花冠类型中所占的比例却不一致,即95.2%的长管型种类是二合沟,而无齿无喙型花冠只有22.2%的种类是二合沟;三沟在具无喙无齿型种类中占26.7%,在有喙型种类中占10.0%,而有齿型种类中只有2.5%;有喙型种类是最为丰富的一类,其中二合沟占到了67.5%,三合沟也占到了20.9%。

钟补求和张金谈(1965)认为,三沟和三合沟的花粉在马先蒿属中较为原始,二合沟较为进化。我们通过对不同花冠的形态比较分析发现,具二合沟的花粉大多数出现在一些花冠较为进化的类群中,如长管型、长喙型和扭喙型花冠。另外,Ree(2005)对横断山马先蒿的分子系统学研究表明,在系统树最基部的种类都具有三沟型花粉。

2 繁殖适应

2.1 传粉适应

马先蒿属植物的花冠形态多样化,被认为是研究植物与传粉昆虫协同进化的理想材料,引起了传粉和进化生物学家们的广泛兴趣。学者们先后对欧洲、北美、日本和亚洲大陆等地区的马先蒿进行了系统的传粉生物学研究(Kunth, 1909; Sprague, 1962; Macior, 1968a, 1968b, 1969, 1973, 1975, 1977, 1978, 1982, 1983b, 1988, 1990; Kwak, 1977, 1979; Macior and Sood, 1991; Macior and Tang, 1997; Macior et al., 2001; Wang and Li, 2005)。综合以往的研究,我们不难发现,熊蜂属昆虫是该属植物最主要和最有效的传粉者。尽管也有关于其它传粉媒介的报道,如壁蜂(Macior, 1983a)、独居蜂(Macior, 1982, 1983a)、蜜蜂(Macior et al., 2001)和蜂鸟(Sprague, 1962; Macior, 1982, 1986),但是在喜马拉雅-横断山区和日本主要以不同种类的熊蜂为其传粉者(Macior, 1988; Macior and Tang, 1997; 王红, 1998; 王红和李德铎, 1998; Wang and Li, 2005; Tang and Xie, 2006)。熊蜂属昆虫的取食行为与马先蒿植物多样化的花冠类型有密切的联系(Macior, 1982;

王红等, 2003), 传粉方式通常可分为背触式(nototribic)和腹触式(sternotribic)。Macior 和 Sood(1991)依据传粉活动和开花物候将马先蒿属植物花冠类型与昆虫访问行为归结为 6 种。我们的研究发现, 对于无喙具蜜腺花冠的种类(如 *P. densispica*、*P. rex* 和 *P. lutescens*), 熊蜂在采集花蜜和花粉时主要以背触式访问, 但花粉落置在其背部不同的位置, 即它们分别落置在头部背面、胸部左侧面和胸腹连接处的左侧面以及胸和胸腹连接处的背面; 也有长舌的熊蜂通过腹触式访问采集花蜜和花粉(如 *P. lutescens*)。我们通过统计发现, 腹触式访问的熊蜂少于总访问次数的 10%。有喙无蜜腺型种类则都是以熊蜂通过腹触式访问的。蜂震式采集花粉, 花粉的落置也存在一定差异, 如具喙型的种类(*P. lachnoglossa*、*P. debilis* 和 *P. cyathophylla*), 熊蜂通过腹触式访问并采集花粉, 花粉落置在身体不同位置, 分别在胸部的各个足之间、腹部背面和胸与胸腹的左侧面。

长管型花冠是一种最为进化的类型, 它是经过多次独立演化而来的, 这种非常特化的结构可能具有其特殊的生物学功能(Ree, 2005)。以往的一些学者推测长管型种类的发生和分化可能与具虹吸式长喙类鳞翅目昆虫的取食选择有一定关系(Pennell, 1943; Li, 1951; Sprague, 1962)。而到目前为止, 几乎所有关于长管型花冠的马先蒿的传粉报道均只发现由采集花粉的熊蜂通过腹触式蜂震传粉。虽然我们通过形态解剖研究发现, 一些长管型花冠的种类其花管的基部存在蜜腺结构(如 *P. cyathophylla*), 但是在野外仅观察到熊蜂采集花粉。大多数长管型种类其植株高度(不含花管长度)一般低于 10 cm, 它们无茎或茎匍匐。因此, 花管的伸长可能是为了克服植株本身的低矮, 提高花部结构的高度以吸引昆虫来访(Macior and Sood, 1991; 王红和李德铎, 1998; Macior et al., 2001; Wang and Li, 2005); 而花梗的伸长对于传粉可能更加经济有效。然而, 长管型花冠的分化, 与物种生存的环境因子(如生境、海拔)以及植物本身的繁殖适合度等有关。也有学者提出了一些其它的解释, 如伸长花柱为雄配子体竞争提供场所(Yang and Guo, 2004)或促进物种间的生殖隔离(Huang and Fenster, 2007)等适应意义。但以上所有观点都缺乏更加完善的

实验证据加以证实, 因而需要进一步深入研究。

2.2 生殖隔离

马先蒿属植物的花冠变化活跃, 其花冠的分化在一定程度上促进了新物种的形成。最新的分子证据也表明, 该属植物的花冠经历过多次演化, 同一种类型花冠在不同的分支中经历过不同程度的获得和失去, 存在显著的平行演化(Ree, 2005)。以往的研究认为杂交可能是该属植物物种形成的主要因素之一(Li, 1948; Tsoong, 1955, 1956)。在横断山地区马先蒿属植物集中分布于海拔 2 500-4 000 m 的亚高山和高山(Li, 1948), 同域物种分布重叠的现象非常明显(王红和李德铎, 1999); 另外, 这些植物的花期集中在 6-8 月, 不同种的花期存在明显的重叠。熊蜂传粉活动与植物开花物候相关(Macior and Sood, 1991)。但在过去的研究中, 有关该属植物的生殖隔离机制涉及甚少(Adams, 1983; Macior, 1983b; Grant, 1994b; Yang et al., 2007), 至今还存在很多的疑问。综合以往的研究结果, 在同域分布物种间的生殖隔离机制可归纳为 4 种类型: 开花物候隔离、生态(生境)隔离、机械隔离和传粉者行为隔离。另外还存在一些其它类型, 如自交(尤其是闭花受精)和花粉与柱头的不亲和机制等(Mayr, 1947; Grant, 1949, 1994a; Levin, 1971)。近年来, 通过我们的研究发现, 上述 4 种主要类型在马先蒿属植物同域分布的物种之间的生殖隔离中扮演了非常重要的角色, 其中主要通过花冠的多样化变化来实现物种间的机械隔离和传粉者行为隔离。通过一系列野外实验发现, 虽然熊蜂属昆虫可以在 2 种或 2 种以上马先蒿之间交叉传粉, 但是并没有发现杂交种的产生(Macior, 1975, 1982, 1983b; Macior et al., 2001; Wang and Li, 2005)。

尽管马先蒿属植物花冠变化极其多样, 但主要的传粉者为熊蜂属昆虫。在一般情况下, 一种马先蒿没有被一种特定的熊蜂访问。在同一居群, 不同种类的熊蜂可能同时访问同一种马先蒿, 或访问同时开花的不同种类的马先蒿。但是, 对于不同花冠类型的马先蒿, 则需要同种或不同种类的熊蜂采用不同的访问方式, 这在一定程度上有效地避免或降低了传粉者在同域分布物种间进

行交叉访问时造成的花粉干扰,进而实现机械隔离。有关研究表明,合子前隔离(pre-zygotic isolation)扮演了非常重要的角色(Sprague, 1962; Adams, 1983; Macior, 1983b; Grant, 1994b; Yang et al., 2007),并且这种隔离机制既可减少花粉折损,又可避免胚珠折损,是一种非常有效的隔离机制。马先蒿属植物在一定程度上可通过花部机械隔离避免同域分布重叠物种间的生殖隔离。

Grant(1994a, 1994b)认为马先蒿属植物的机械隔离机制是通过不同种类的柱头从熊蜂体表的不同位置获取特定的花粉而实现的。这种机制明显与花冠的结构密切相关,尤其是喙的结构。Macior(1982)通过研究分布于北美的马先蒿属植物,指出该属植物的花部形态与传粉者的体形和行为密切相关,残留在昆虫体表的一些特定位置上的花粉将被精确地分配给相应的柱头而不被昆虫梳理。

一般情况下,传粉者的行为隔离机制可以分为4类:繸斗菜类、传粉者访花恒定性类、眉兰类和专一性传粉类(Grant, 1994a)。马先蒿属植物大多是依靠传粉者的访花恒定性来实现隔离的,这种行为隔离在其它许多植物类群中也存在(Grant, 1994a; Yang et al., 2007)。以往的研究通过对花粉筐花粉的分析表明,熊蜂对马先蒿属植物的访问具有较高的恒定性,但也有的结果表明花粉筐有混合花粉;野外观察发现在同一个居群中,熊蜂交叉访问不同的马先蒿植物或其它植物,这取决于植物花的形态特征以及传粉回报。如果一个熊蜂个体选择了某种花,它会在后来的访问过程中只访问这一种花,而会忽略飞行过程中遇到的其它种的花。因为单个昆虫个体只访问一种花,对传粉者自身来说是受益的,这明显提高了它采集花粉或/和花蜜的效率。

2.3 花粉萌发孔的演化及其适应意义

一般而言,花粉萌发孔的数量与花粉的繁殖适应性呈正相关。花粉具有较多的萌发孔显然可以增加花粉萌发并提高受精的几率(Furness and Rudall, 2004)。分子系统学研究和化石证据也表明,萌发沟的数量是沿着一条逐渐增加的方向发展的,因此具有较多的萌发孔常常被认为是较进化的类群(Dajoz et al., 1991; Furness and

Rudall, 2004)。Dutta 和 Chanda (1978)曾提出马先蒿属中三沟型的花粉较二沟型的花粉更为进化的观点,但与此观点不同的是,该属中的二合沟花粉主要出现在一些较为进化的类群中,尤其是最为进化的长管型种类(钟补求和张金谈, 1965; Wang et al., 2003)。萌发沟的减少可能影响花粉的萌发和受精,但在马先蒿属中,二合沟花粉的萌发沟具有准确与柱头表面接触的途径,因为长管型、具喙型和具齿型种类具有比无齿型种类更加复杂的柱头表面结构,尤其长管型的柱头表面具有沟槽,落置在柱头上的花粉会落到沟槽内(Yang et al., 2002),从而使二合沟花粉的萌发和受精得到保障。

然而,也有研究表明,对一些生长在高山环境的植物来说,花粉具较多的萌发孔与花粉的寿命呈负相关,这是一种所谓的“进化的花粉”需要非常高效的传粉机制,否则很容易造成繁殖失败(Dajoz et al., 1991)。另外,一种具有三至六沟花粉的高山草本(*Viola diversifolia*),其四沟的花粉显然比三沟的花粉萌发快,但随着时间的推移,三沟的花粉管生长速率显然要高于四沟的花粉(Dajoz et al., 1991)。马先蒿属中长管型种类集中分布在喜马拉雅高山地区,已研究的种类中具二合沟花粉的占绝大多数,因此二合沟可能比三沟和(或)三合沟的花粉具有更强的生活力,尤其在高山极端环境下,传粉者不足和不专一时,可有效地延长花粉的寿命并保持花粉的活力。

3 结语

马先蒿属是北温带被子植物中的大属之一,因其多样化的花冠,受到了许多研究者的关注。以往的研究工作主要集中在分类学和系统学方面。在传粉生态学方面主要是集中在北美和欧洲的一些国家和地区,而对于作为该属植物分布中心和多样化中心的喜马拉雅-横断山区域内的研究资料十分匮乏。有关该地区的传粉生态学和繁育生物学研究直到20世纪90年代才开始有报道,近年来逐渐受到了国内外研究者的重视。

传统的观点认为,传粉者是花冠多样化最主要的选择动力,传粉者可框定花冠进化(Darwin, 1877; Grant

and Grant, 1965; Fenster et al., 2004), 即植物与传粉者之间是一种相互对应的特化传粉系统(specialized pollination system)。最经典的例子就是 Darwin(1877)的推测被 Nilsson(1988)在实验中予以证实。Grant 和 Grant(1965)提出了一个非常形象的比喻, 即花与传粉者的关系就好像锁与钥匙的关系。近年来, 一系列的研究表明, 非特化传粉系统(generalized pollination system)在整个植物界中广泛存在(Waser et al., 1996; Johnson and Steiner, 2000)。它实际上可能是一种功能组特化传粉系统(Fenster et al., 2004)或是不对称性特化传粉系统(Vazquez and Aizen, 2004)。

以往对马先蒿属植物的研究认为, 其高度分化的花冠与传粉者种类有关(Pennell, 1943; Li, 1951)。但近年来, 越来越多的研究表明, 两者之间似乎没有一一对应的特化传粉关系, 而传粉者行为与花冠多样化有一定联系(Macior, 1982; 王红等, 2003; Wang and Li, 2005)。传粉者在马先蒿属植物花冠分化中扮演了重要的角色, 同时物种自身的因素和相关生态环境因素共同作用, 促进了花冠多样性的分化和新物种的形成。

致谢 承蒙美国 Akron 大学生物系的 L.W. Macior 教授和美国芝加哥自然历史博物馆的 R.H. Ree 博士惠赠资料, 美国 Iowa 州立大学的 J. Triplett 博士对本文提出宝贵意见, 中国科学院昆明植物研究所张书东博士、何俊、刘杰、何华杰和蒋伟在野外工作中给予热情的帮助, 在此一并致谢。

参考文献

- 蔡杰, 梁汉兴, 王红 (2003). 马先蒿属花冠无喙类的花器官发生. 云南植物研究 **25**, 671-679.
- 王红 (1998). 大王马先蒿的传粉综合征状及其生物地理学意义. 植物学报 **40**, 781-785.
- 王红, 李德铎 (1998). 滇西北马先蒿属传粉生物学的初步研究. 植物学报 **40**, 204-210.
- 王红, 李德铎 (1999). 高黎贡山马先蒿物种多样性与地理分布. 云南植物研究 **11**(增刊), 35-43.
- 王红, 李文丽, 蔡杰 (2003). 马先蒿属花冠形态的多样性与传粉式样的关系. 云南植物研究 **25**, 63-70.
- 吴征镒, 路安民, 汤彦承, 陈之端, 李德铎 (2003). 中国被子植物科属综论. 北京: 科学出版社.
- 钟补求, 张金谈 (1965). 马先蒿属的花粉形态和其与分类系统的关系. 植物分类学报 **10**, 257-281, 357-374.
- Adams VD** (1983). Temporal patterning of blooming phenology in *Pedicularis* on Mount Rainier. *Can J Bot* **61**, 786-791.
- Bennett JR, Mathews S** (2006). Phylogeny of the parasitic plant family Orobanchaceae inferred from phytochrome A. *Am J Bot* **93**, 1039-1051.
- Dajoz I, Tillbottraud I, Gouyon PH** (1991). Evolution of pollen morphology. *Science* **253**, 66-68.
- Darwin C** (1877). On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids are Fertilized by Insects. London: John Murray. pp. 1-79.
- de Pamphilis CW, Young ND, Wolfe AD** (1997). Evolution of plastid gene *rps2* in a lineage of hemiparasitic and holoparasitic plants: many losses of photosynthesis and complex patterns of rate variation. *Proc Natl Acad Sci USA* **94**, 7367-7372.
- Dutta NM, Chanda S** (1978). *Pedicularis* Linn.: taxonomically an advanced genus but palynologically primitive. Birbal Sahni Institute of Palaeobotany ed. Proceeding of the Fourth International Palynological Conference, Vol. 1. Lucknow: Birbal Sahni Institute of Palaeobotany. pp. 539-541.
- Endress PK** (1999). Symmetry in flowers: diversity and evolution. *Int J Plant Sci* **160**, S3-S23.
- Endress PK** (2001). Evolution of floral symmetry. *Curr Opin Plant Biol* **4**, 86-91.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD** (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Ann Rev Ecol Evol Syst* **35**, 375-403.
- Furness CA, Rudall PJ** (2004). Pollen aperture evolution — a crucial factor for eudicot success? *Trends Plant Sci* **9**, 154-158.
- Grant V** (1949). Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution* **3**, 82-97.
- Grant V** (1994a). Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proc Natl Acad Sci USA* **91**, 3-10.
- Grant V** (1994b). Mechanical and ethological isolation between *Pedicularis groenlandica* and *P. attollens* (Scrophulariaceae).

- Biol Zent Bl* **113**, 43-51.
- Grant V, Grant KA** (1965). Flower Pollination in the Phlox Family. New York: Columbia University Press. pp. 1-30.
- Hong DY** (1983). The distribution of Scrophulariaceae in the Holarctic in reference to the floristic relationships between eastern Asia and eastern North America. *Ann Mo Bot Gard* **70**, 701-712.
- Huang SQ, Fenster CB** (2007). Absence of long-proboscid pollinators for long-corolla-tubed Himalayan *Pedicularis* species: implications for the evolution of corolla length. *Int J Plant Sci* **168**, 325-331.
- Johnson SD, Steiner KE** (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends Ecol Evol* **15**, 140-143.
- Kunth P** (1909). Handbook of Flower Pollination. London: Clarendon Press. pp. 1-67.
- Kwak MM** (1977). Pollination ecology of five hemiparasitic large-flowered Rhinanthoideae with special reference to the pollination behavior of nectar-thieving, short-tongued bumblebees. *Acta Bot Neerl* **26**, 97-108.
- Kwak MM** (1979). Effects of bumblebee visits on the seed set of *Pedicularis*, *Rhinanthus* and *Melampyrum* (Scrophulariaceae) in the Netherlands. *Acta Bot Neerl* **28**, 177-195.
- Levin DA** (1971). The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants. *Taxon* **20**, 91-113.
- Li HL** (1948). A revision of the genus *Pedicularis* in China I. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia* **100**, 205-378.
- Li HL** (1949). A revision of the genus *Pedicularis* in China II. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia* **101**, 1-214.
- Li HL** (1951). Evolution in the flowers of *Pedicularis*. *Evolution* **5**, 158-164.
- Macior LW** (1968a). Pollination adaptation in *Pedicularis canadensis*. *Am J Bot* **55**, 1031-1035.
- Macior LW** (1968b). Pollination adaptation in *Pedicularis groenlandica*. *Am J Bot* **55**, 927-932.
- Macior LW** (1969). Pollination adaptation in *Pedicularis lanceolata*. *Am J Bot* **56**, 853-859.
- Macior LW** (1973). The pollination ecology of *Pedicularis* on Mount Rainier. *Am J Bot* **60**, 863-871.
- Macior LW** (1975). The pollination ecology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in the Yukon Territory. *Am J Bot* **62**, 1065-1072.
- Macior LW** (1977). The pollination ecology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in the Sierra Nevada of California. *Bull Torrey Bot Club* **104**, 148-154.
- Macior LW** (1978). The pollination ecology and endemic adaptation of *Pedicularis furbishiae* S. Wats. *Bull Torrey Bot Club* **105**, 268-277.
- Macior LW** (1982). Plant community and pollinator dynamics in the evolution of pollination mechanisms in *Pedicularis* (Scrophulariaceae). In: Armstrong JA, Powell JM, Richards AJ, eds. Pollination and Evolution. Sydney: Royal Botanic Gardens. pp. 29-45.
- Macior LW** (1983a). Behavioral coadaptation of *Bombus* pollinators and *Pedicularis* flowers. *Versallise* **27-30**, 257-261.
- Macior LW** (1983b). The pollination dynamics of sympatric species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). *Am J Bot* **70**, 844-853.
- Macior LW** (1986). Floral resource sharing by bumblebees and hummingbirds in *Pedicularis* (Scrophulariaceae) pollination. *Bull Torrey Bot Club* **113**, 101-109.
- Macior LW** (1988). A preliminary study of the pollination ecology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in Japan. *Plant Species Biol* **3**, 61-66.
- Macior LW** (1990). Pollination ecology of *Pedicularis punctata* Decne. (Scrophulariaceae) in the Kashmir Himalaya. *Plant Species Biol* **5**, 215-223.
- Macior LW, Sood SK** (1991). Pollination ecology of *Pedicularis megalantha* D. Don (Scrophulariaceae) in the Himachal Himalaya. *Plant Species Biol* **6**, 75-81.
- Macior LW, Tang Y** (1997). A preliminary study of the pollination ecology of *Pedicularis* in the Chinese Himalaya. *Plant Species Biol* **12**, 1-7.
- Macior LW, Tang Y, Zhang J** (2001). Reproductive biology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in the Sichuan Himalaya. *Plant Species Biol* **16**, 83-89.
- Maximovicz CJ** (1888). Diagnoses des plantes nouvelles asiatiques. VII. *Bull Acad Sci St Petersburg* **32**, 477-629.
- Mayr E** (1947). Ecological factors in speciation. *Evolution* **1**, 263-288.
- Mill RR** (2001). Notes relating to the flora of Bhutan XLIII. Scrophulariaceae (*Pedicularis*). *Edinb J Bot* **58**, 57-98.

- Nilsson LA** (1988). The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* **334**, 147-149.
- Olmstead RG, de Pamphilis CW, Wolfe AD, Young ND, Elisons WJ, Reeves PA** (2001). Disintegration of the Scrophulariaceae. *Am J Bot* **88**, 348-361.
- Olmstead RG, Reeves PA** (1995). Evidence for the polyphyly of the Scrophulariaceae based on chloroplast *rbcL* and *ddh* sequences. *Ann Mo Bot Gard* **82**, 176-193.
- Pennell FW** (1943). The Scrophulariaceae of the Western Himalayas. Monographs. No. 5. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Ree RH** (2005). Phylogeny and the evolution of floral diversity in *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Int J Plant Sci* **166**, 595-613.
- Sprague EF** (1962). Pollination and evolution in *Pedicularis* (Scrophulariaceae). *Aliso* **5**, 181-209.
- Tang Y, Xie HS** (2006). A pollination ecology study of *Pedicularis* Linnaeus (Orobanchaceae) in a subalpine to alpine area of Northwest Sichuan, China. *Arct Antarct Alp Res* **38**, 446-453.
- Tsoong PC** (1955). A new system for the genus *Pedicularis*. *Acta Phytotaxon Sin* **4**, 103-147.
- Tsoong PC** (1956). A new system for the genus *Pedicularis*. *Acta Phytotaxon Sin* **5**, 41-73, 239-278.
- Tsoong PC** (1961). A new system for the genus *Pedicularis* (continued). *Acta Bot Sin* **9**, 252-274.
- Vazquez DP, Aizen MA** (2004). Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* **85**, 1251-1257.
- Wang H, Mill RR, Blackmore S** (2003). Pollen morphology and infra-generic evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). *Plant Syst Evol* **237**, 1-17.
- Wang H, Li DZ** (2005). Pollination biology of four *Pedicularis* species (Scrophulariaceae) in northwestern Yunnan, China. *Ann Mo Bot Gard* **92**, 127-138.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J** (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**, 1043-1060.
- Wolfe AD, Randle CP, Liu L, Steiner KE** (2005). Phylogeny and biogeography of Orobanchaceae. *Folia Geob* **40**, 115-134.
- Yang CF, Gituru RW, Guo YH** (2007). Reproductive isolation of two sympatric louseworts, *Pedicularis rhinanthoides* and *Pedicularis longiflora* (Orobanchaceae): how does the same pollinator type avoid interspecific pollen transfer? *Biol J Linn Soc* **90**, 37-48.
- Yang CF, Guo YH** (2004). Pollen size-number trade-off and pollen-pistil relationships in *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Plant Syst Evol* **247**, 177-185.
- Yang CF, Guo YH, Gituru RW, Sun SG** (2002). Variation in stigma morphology—how does it contribute to pollination adaptation in *Pedicularis* (Orobanchaceae)? *Plant Syst Evol* **236**, 89-98.
- Yang FS, Wang XQ, Hong DY** (2003). Unexpected high divergence in nrDNA ITS and extensive parallelism in floral morphology of *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Plant Syst Evol* **240**, 91-105.
- Yang HB, Holmgren NH, Mill RR** (1998). *Pedicularis* Linn. In: Wu ZY, Raven PH, eds. Flora of China, Vol. 18, Scrophulariaceae–Gesneriaceae. Beijing: Science Press. pp. 97-209.
- Young ND, Steiner KE, de Pamphilis CW** (1999). The evolution of parasitism in Scrophulariaceae/Orobanchaceae: plastid gene sequences refute an evolutionary transition series. *Ann Mo Bot Gard* **86**, 876-893.
- Yu WB, Wang H** (2008). Pollen morphology of *Pedicularis* sect. *Cyathophora*, a group endemic to the eastern Himalaya-Hengduan mountains region. *J Integr Plant Biol* **50**, 244-252.

Advances in Floral Divergence and Reproductive Adaptation in *Pedicularis* L. (Orobanchaceae)

Wenbin Yu¹, Jie Cai¹, Hong Wang^{1, 2*}, Jianqun Chen²

¹Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China

²School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, China

Abstract Floral diversification in *Pedicularis* (Orobanchaceae) is remarkable among flowering plants. In this paper, we summarize previous studies and discuss recent research into floral diversification and reproductive adaptation in this genus. Developmental studies of *Pedicularis* reveal that the ontogeny of the four general corolla types is similar in the initiation of floral organs, whereas meristem activity on the upper lip plays an important role in corolla architecture and may have significant contributions to floral differentiation. Palynological studies reveal that floral types are strongly associated with pollen aperture types: 95.2% of long-tubed species were found to be bisyncolpate, as compared with 22.2% in beakless and toothless species. Pollen aperture evolution may be associated with reproductive adaptation at high altitude. Recent molecular phylogenetic analyses indicate that floral characters have a high degree of parallelism, and morphologically similar corollas were apparently derived independently multiple times, perhaps as a result of adaptive radiation. Long corolla tubes were derived from short ones, galea teeth were derived from toothless galeas, and the diverse forms of galea beak were both gained and lost over the course of floral evolution. Field pollination studies demonstrate that corolla type and bumblebee (*Bombus* Latr.) pollination behavior are highly associated. Species with similar corollas are visited by diverse pollinators with similar foraging patterns, but pollen is apparently deposited in different positions on different pollinators, thus promoting reproductive isolation among sympatric species of *Pedicularis*. In addition, the differentiation of floral characteristics may have accelerated speciation in *Pedicularis*.

Key words floral diversity, floral ontogeny, parallelism, pollen evolution, pollination adaptation, reproductive isolation

Yu WB, Cai J, Wang H, Chen JQ (2008). Advances in floral divergence and reproductive adaptation in *Pedicularis* L. (Orobanchaceae). *Chin Bull Bot* 25, 392–400.

* Author for correspondence. E-mail: wanghong@mail.kib.ac.cn