

被子植物雌全同株性系统: 系统演化、性表达与进化意义

吉乃提汗·马木提 谭敦炎*

新疆农业大学草业与环境科学学院, 新疆草地资源与生态重点实验室及西部干旱荒漠区草地资源与生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830052

摘要 雌全同株是指雌花和两性花共同发生在同一植株上的性表达形式。作为被子植物从雌雄同花(两性花)向雌雄同株异花进化的一个重要阶段, 雌全同株性系统在减少昆虫对雌性的取食和伤害、提高异交率以减少近交衰退、减少雌/雄功能干扰、提高雌/雄性功能间资源分配的灵活性, 以及吸引传粉者等方面具有重要的进化适应意义。根据APG III分类系统, 雌全同株性系统在被子植物木兰分支(magnoliids)的短蕊花科、单子叶植物分支(monocots)的天南星科和禾本科, 以及核心真双子叶植物分支(core eudicots)中的菊科、苋科、唇形科和石竹科等23科中均有报道, 且以菊科植物中最多。雌全同株植物不同类群的雌花和两性花在位置、形态、大小及开花时间等性表达特征上表现出多样化, 且这些特征不仅受遗传因子的调控, 还受可获得资源(如营养、光照、温度和水分等条件)的制约。该文针对我国对雌全同株性系统的研究还相对较少的现状, 重点对具雌全同株性系统的类群在被子植物中的分布与系统演化、性表达与环境的关系等方面进行了分析与总结, 并对有关其进化适应意义的5个假说进行了介绍和评价, 对今后的研究方向进行了展望, 以期为推动我国对被子植物雌全同株性系统的进化式样与机制研究提供理论资料。

关键词 被子植物, 进化意义, 雌全同株, 系统演化, 性表达, 性系统

Gynomonoecy in angiosperms: phylogeny, sex expression and evolutionary significance

Jannathan MAMUT and TAN Dun-Yan*

Xinjiang Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology & Ministry of Education Key Laboratory for Western Arid Region Grassland Resources and Ecology, College of Grassland and Environment Sciences, Xinjiang Agricultural University, Ürümqi 830052, China

Abstract

Gynomonoecy is the mode of sex expression in which female and bisexual flowers occur on the same plants; it is an important step in the evolution of monoecy from hermaphroditism in angiosperms. The sexual system of gynomonoecy is considered to play several important roles, including reducing herbivore damage to pistils, reducing inbreeding depression by favoring out-crossing and pollen-pistil interference, enhancing the flexibility of resource allocation to male and female functions in two flower types, and attracting pollinators. According to the classification of APG III system, gynomonoecy occurs in about 23 families in angiosperms including Lactoridaceae in magnoliids, Araceae and Poaceae in monocots, and Asteraceae, Amaranthaceae, Lamiaceae and other families in eudicots. Gynomonoecy is most common in Asteraceae. Female and bisexual flowers from different gynomonoecious taxa show diversified sex expressions, such as their position in inflorescence, morphs, size and flowering time. These traits are regulated not only by genetic factors, but also by resource availability (e.g., nutrition, light, temperature, and moisture conditions). Because reports on gynomonoecy in China are rare, this paper emphasizes our analysis and summary of the phylogeny of gynomonoecious taxa and their evolution in angiosperm and the relationship between their sex expression and environmental conditions. In addition, five hypotheses on the evolutionary significance of gynomonoecy are introduced and evaluated in this paper. Finally, we discuss prospects for further research in this topical area. Our purpose is to provide a theoretical framework for research on evolutionary patterns and mechanisms of gynomonoecy for angiosperms in China.

Key words angiosperms, evolutionary significance, gynomonoecy, phylogeny, sex expression, sexual systems

被子植物由于雌雄功能组合形式的不同形成了高度多样的性系统(Darwin, 1877; Yampolsky & Yampolsky, 1922; Richards, 1997; Huang & Guo, 2000; Wise *et al.*, 2008; Field & Barrett, 2012)。根据雌雄功能是否存在于同一个体上, 植物居群的性系统可以分为性单态(gender monomorphism)和性二态(gender dimorphism)两类。其中, 性单态包括雌雄同花(hermaphroditism)、雌雄同株(monoecy)、雄全同株(andromonoecy)和雌全同株(gynomonoecy); 而性二态包括雌雄异株(dioecy)、雄全异株(androdioecy)和雌全异株(gynodioecy)(张大勇, 2004; Wise *et al.*, 2008; Méndez & Munzinger, 2010)。被子植物中约有72%的物种是两性花植株, 而其他性系统类型出现的频率均小于10% (Yampolsky & Yampolsky, 1922; 张大勇, 2004; Molano-Flores & Danderson, 2009)。

雌全同株是指一种植物的个体上同时产生雌花和两性花的性表达形式(Yampolsky & Yampolsky, 1922; Lloyd, 1972a, 1972b; Barlow & Forrester, 1984; Bertin & Kerwin, 1998; 卢洋和黄双全, 2006; Grombone-Guaratini *et al.*, 2011)。Darwin (1877)首先报道了雌全同株性系统。Yampolsky和Yampolsky (1922)对被子植物121 492个物种统计后认为, 具雌全同株性系统的物种约占总种数的2.8%; 在美国夏威夷的植物区系中, 有3.6%的属存在雌全同株性系统(Carlquist, 1974); Richards (1997)认为被子植物中有3%的物种是雌全同株的, 而Bertin等(2010)估计被子植物中有2.8%–7.0%的物种存在雌全同株性系统。从进化的角度看, 雌全同株性系统被认为是被子植物从雌雄同花(两性花)向雌雄同株异花进化的一个中间阶段, 在被子植物性系统的演化中具有重要意义(Charlesworth & Charlesworth, 1978; Bawa & Beach, 1981; Richards, 1997; Whitkus *et al.*, 2000; Torices & Anderberg, 2009; Méndez & Munzinger, 2010)。

雌全同株性系统是被子植物性系统研究中的一个重要内容(Yampolsky & Yampolsky, 1922; 卢洋和黄双全, 2006; Wise *et al.*, 2008; Méndez & Munzinger, 2010)。迄今为止, 国际上有关植物雌全同株性系统及其进化意义的研究已有不少报道(Bertin & Kerwin, 1998; Bertin & Gwisc, 2002; Bertin *et al.*, 2010), 但在我国, 自卢洋和黄双全(2006)首次对我国境内雌全同株植物的分布进行报道以来, 仅有少数有关雌全同株植物开花物候和性表达、性分

配及其在花序内的变异和雌性繁殖成功, 以及雌花与两性花的花粉限制及同株异花受精中的差异的研究报道(Sun *et al.*, 2006; 戈星月等, 2012; Zhang *et al.*, 2012; Mamut *et al.*, 2014), 说明我国学者对被子植物雌全同株性系统的研究还很少涉及。此外, 卢洋和黄双全(2006)在《论雌花两性花同株植物的适应意义》综述中, 重点对雌全同株性系统的花部特征和传粉模式及其可能的适应意义进行了分析, 而对这些类群的系统演化等方面涉及较少。为此, 我们在分析卢洋和黄双全(2006)综述的基础上, 结合国际上近年来(2006–2013年)有关植物雌全同株性系统研究的新进展, 重点对具雌全同株性系统的类群在被子植物中的分布和系统演化、性表达与环境的关系及其遗传解释等方面进行分析和总结, 并对有关其进化适应意义的相关假说进行了评价, 以期为推动我国对被子植物雌全同株性系统的进化式样与机制研究提供理论参考。

1 雌全同株性系统在被子植物中的分布与演化

1.1 在被子植物中的分布

据Yampolsky和Yampolsky (1922)的报道, 被子植物的雌全同株性系统主要出现在菊科、苋科(包括藜科)、天南星科、花荵科、禾本科及石竹科等6科425属的3 448种植物中, 其中, 菊科植物有3 325种, 约占96%。卢洋和黄双全(2006)认为我国境内约有14科157属1 178种植物存在雌全同株性系统, 分别占我国被子植物总科数的4.0%和总属数的5.0%。其中, 菊科植物占总种数的88.3%, 苋科占3.1%, 唇形科占2.8%, 石竹科占1.8%, 而禾本科、天南星科、胡桃科、景天科、牻牛儿苗科、柳叶菜科、木犀科、花荵科、车前草科及忍冬科(包括败酱科)等10科仅占4.0%。此外, 在桃金娘科(Barlow & Forrester, 1984)、洋二仙草科(Palkovic, 1978; Lowrey & Robinson, 1988)、爵床科(Champluvier, 1997)、短蕊花科(Bernardello *et al.*, 1999)、荨麻科(Franchi *et al.*, 2007)、桔梗科(Molano-Flores & Danderson, 2009)、山榄科(Méndez & Munzinger, 2010)、龙胆科(Pringle, 2011)和刺叶树科(包括独尾草科)(Mamut *et al.*, 2014)等类群中也存在雌全同株现象。至此, 雌全同株性系统已在被子植物的23科570属中有过报道(表1)。

表1 雌全同株植物在被子植物中的分布

Table 1 The distribution of gynomonoeocy in angiosperms

分类群 Taxon	性系统类型 Type of sexual system	参考文献 Reference
短蕊花科 Lactoridaceae <i>Lactoris</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Bernardello <i>et al.</i> , 1999
禾本科 Gramineae 小丽草属 <i>Coelachne</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampolsky, 1922; Lu & Huang, 2006
<i>Tripsacum, Aulonemia</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Dewald <i>et al.</i> , 1987; Grombone-Guaratini <i>et al.</i> , 2011
刺叶树科 Xanthorrhoeaceae 独尾草属 <i>Eremurus</i>	雌全同株、两性花植株 Gynomonoeocy, hermaphroditism	Mamut <i>et al.</i> , 2014
天南星科 Araceae 麒麟尾属 <i>Epipremnum</i> , <i>Heteropsis</i> , 崖角藤属 <i>Rhaphidophora</i> , <i>Rhodospatha</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampolsky, 1922; Lu & Huang, 2006
洋二仙草科 Gunneraceae <i>Gunnera</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Palkovic, 1978; Lowrey & Robinson, 1988
胡桃科 Juglandaceae 马尾树属 <i>Rhoiptelea</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Sun <i>et al.</i> , 2006; Lu & Huang, 2006
荨麻科 Urticaceae 墙草属 <i>Parietaria</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Franchi <i>et al.</i> , 2007
桃金娘科 Myrtaceae 白千层属 <i>Melaleuca</i>	雌全同株、雌全异株 Gynomonoeocy, gynodioeocy	Barlow & Forrester, 1984
柳叶菜科 Onagraceae 倒挂金钟属 <i>Fuchsia</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006
牻牛儿苗科 Geraniaceae 牻牛儿苗属 <i>Erodium</i> , 老鹳草属 <i>Geranium</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006
景天科 Crassulaceae 八宝属 <i>Hylotelephium</i> , 景天属 <i>Sedum</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006
石竹科 Caryophyllaceae 蝇子草属 <i>Silene</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Hermanutz & Innes, 1994; Maurice, 1999; Lu & Huang, 2006
蝇子草属 <i>Silene</i> , 石竹属 <i>Dianthus</i> , 繁缕属 <i>Stellaria</i>	雌全同株、雌全异株 Gynomonoeocy, gynodioeocy	Maurice, 1999; Collin <i>et al.</i> , 2009; Dufay <i>et al.</i> , 2010; Casimiro-Soriguer <i>et al.</i> , 2013 Lu & Huang, 2006
麦仙翁属 <i>Agrostemma</i> , 蚤缀属 <i>Arenaria</i> , 卷耳属 <i>Cerastium</i> , 石竹属 <i>Dianthus</i> , 剪秋罗属 <i>Lychnis</i> , 高山漆姑草属 <i>Minuartia</i> , 漆姑草属 <i>Sagina</i> , 牛漆姑草属 <i>Spergularia</i> , 繁缕属 <i>Stellaria</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	
苋科 Amaranthaceae (包括藜科 Chenopodiaceae) <i>Arthrocnemum</i> , <i>Didymantlius</i> , <i>Heterostachys</i> , <i>Microcnemum</i> , <i>Monolepis</i> , <i>Osteocarpum</i> , <i>Spirostachys</i> , <i>Secticornia</i> , <i>Threlkeldia</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampolsky, 1922
藜属 <i>Chenopodium</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Bhargava <i>et al.</i> , 2007
盐节木属 <i>Halocnemum</i> , 盐千屈菜属 <i>Halopeplis</i> , 盐爪爪属 <i>Kalidium</i> , 盐角草属 <i>Salicornia</i> , 碱蓬属 <i>Suaeda</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampolsky, 1922; Lu & Huang, 2006
刺藜属 <i>Dysphania</i> , 棉藜属 <i>Kirilowia</i> , 地肤属 <i>Kochia</i> , 绒藜属 <i>Londesia</i> , 兜藜属 <i>Pandertia</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006
菠菜属 <i>Spinacia</i>	雌株、雄株、雌全同株、雄全同株 Female, male, gynomonoeocy, andro- monoecy	Komai & Masuda, 2004; Onodera <i>et al.</i> , 2008
花荵科 Polemoniaceae 花荵属 <i>Polemonium</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampolsky, 1922; Lu & Huang, 2006
山榄科 Sapotaceae 山榄属 <i>Planchonella</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Méndez & Munzinger, 2010
龙胆科 Gentianaceae 假龙胆属 <i>Gentianella</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Pringle, 2011

表1 (续) Table 1 (continued)

分类群 Taxon	性系统类型 Type of sexual system	参考文献 Reference
爵床科 Acanthaceae		
<i>Brachystephanus</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Champluvier, 1997
木犀科 Oleaceae		
木犀榄属 <i>Olea</i> , 木犀属 <i>Osmanthus</i> , 丁香属 <i>Syringa</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006
唇形科 Lamiaceae		
新风轮属 <i>Calamintha</i> , 青兰属 <i>Dracocephalum</i> , 活血丹属 <i>Glechoma</i> , 神香草属 <i>Hyssopus</i> , 地笋属 <i>Lycopus</i> , 蜜蜂花属 <i>Melissa</i> , 薄荷属 <i>Mentha</i> , 荆芥属 <i>Nepeta</i> , 牛至属 <i>Origanum</i> , 夏枯草属 <i>Prunella</i> , 鼠尾草属 <i>Salvia</i> , 水苏属 <i>Stachys</i> , 百里香属 <i>Thymus</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006
车前草科 Plantaginaceae		
车前草属 <i>Plantago</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006
菊科 Asteraceae		
<i>Abrotanella</i> , <i>Acampopappus</i> , <i>Achaetogeron</i> , <i>Achmophora</i> , <i>Achyrachaena</i> , <i>Achyrocline</i> , <i>Adelostigma</i> , <i>Aganippea</i> , <i>Aiolotheca</i> , <i>Allendea</i> , <i>Aniauria</i> , <i>Amblyocarpum</i> , <i>Amblyopappus</i> , <i>Amellus</i> , <i>Amphidoxa</i> , <i>Amphiglossa</i> , <i>Amphoricarpus</i> , <i>Anaglypha</i> , <i>Anaxeton</i> , <i>Antithrixia</i> , <i>Aphanactis</i> , <i>Aphanostephus</i> , <i>Agyroxiphium</i> , <i>Arnica</i> , <i>Arnicastrum</i> , <i>Arrowsmithia</i> , <i>Asteropsis</i> , <i>Astephania</i> , <i>Asteromoea</i> , <i>Athrixia</i> , <i>Athroisma</i> , <i>Axiniphyllum</i> , <i>Baeria</i> , <i>Balleya</i> , <i>Balsamorhiza</i> , <i>Bartlettia</i> , <i>Bellida</i> , <i>Bellium</i> , <i>Bellis</i> , <i>Berlandiera</i> , <i>Bi-Leveillea</i> , <i>Blenosperma</i> , <i>Blepharispermum</i> , <i>Blepharizonia</i> , <i>Boltonia</i> , <i>Borrchia</i> , <i>Brachychaeta</i> , <i>Brachyclados</i> , <i>Brachycome</i> , <i>Brachyglottis</i> , <i>Bradburia</i> , <i>Bryomorpha</i> , <i>Burrielia</i> , <i>Cacosmia</i> , <i>Cadiscus</i> , <i>Calyptrocarpus</i> , <i>Cassinia</i> , <i>Celmisia</i> , <i>Ceratogyne</i> , <i>Ceruana</i> , <i>Chaetanthira</i> , <i>Chaetopappa</i> , <i>Chaptalia</i> , <i>Chardinia</i> , <i>Charieis</i> , <i>Chiliophyllum</i> , <i>Chiliotrichium</i> , <i>Chionolaena</i> , 被菊属 <i>Chlamyditis</i> , <i>Chroilema</i> , <i>Chromolepis</i> , <i>Chrysactinia</i> , <i>Chrysanthellum</i> , <i>Chrysogonum</i> , <i>Chrysoma</i> , <i>Chrysopsis</i> , <i>Clappia</i> , <i>Clibadium</i> , <i>Cnicothamnus</i> , <i>Coleocoma</i> , <i>Commidendron</i> , <i>Corethrogyne</i> , 秋英属 <i>Cosmos</i> , <i>Crocidium</i> , <i>Crupina</i> , <i>Cylindrocline</i> , <i>Cypselodonia</i> , <i>Delamerea</i> , <i>Denekia</i> , <i>Dichaetophora</i> , <i>Dicranocarpus</i> , <i>Dimorphocoma</i> , <i>Dimorphotheca</i> , <i>Diplostephium</i> , <i>Dipterocome</i> , <i>Disparago</i> , <i>Dugesia</i> , <i>Egletes</i> , <i>Elachanthus</i> , <i>Elvira</i> , <i>Engelmannia</i> , <i>Epallage</i> , <i>Eremothamnus</i> , <i>Eriachaenium</i> , <i>Ericameria</i> , <i>Erioccephalus</i> , <i>Eriothrix</i> , <i>Ermeiastrum</i> , <i>Espeletia</i> , 梳黄菊属 <i>Euryops</i> , <i>Eutetas</i> , <i>Evax</i> , <i>Faceles</i> , <i>Faujasia</i> , <i>Felicia</i> , <i>Fresenia</i> , <i>Gamolepis</i> , <i>Garcilassa</i> , <i>Garuleum</i> , <i>Geigeria</i> , <i>Glossocardia</i> , <i>Glycideras</i> , <i>Goldmanella</i> , <i>Golionema</i> , <i>Grantia</i> , <i>Gratwickia</i> , <i>Greenella</i> , <i>Grypocarpa</i> , <i>Guardiola</i> , 小葵子属 <i>Guizotia</i> , <i>Gundlachia</i> , <i>Gundelia</i> , <i>Gutierrezia</i> , <i>Gymnarrhena</i> , <i>Gymnodiscus</i> , <i>Gymnosperma</i> , <i>Gymnostephium</i> , <i>Haastia</i> , <i>Hazardia</i> , <i>Heliopsis</i> , <i>Hemizonella</i> , <i>Hemizonia</i> , <i>Henricia</i> , <i>Heptanthus</i> , <i>Hertia</i> , <i>Heterolepis</i> , <i>Heterospermum</i> , <i>Heterotheca</i> , <i>Hidalgoa</i> , <i>Hinterhubera</i> , <i>Hippia</i> , <i>Homochaete</i> , <i>Homochroma</i> , <i>Homogyne</i> , <i>Hysterionica</i> , <i>Ichthyothere</i> , <i>Inulopsis</i> , <i>Ischnea</i> , <i>Isocarpha</i> , <i>Isoetopsis</i> , <i>Isostigma</i> , <i>Ixiolaena</i> , <i>Jaegena</i> , <i>Jaegeria</i> , <i>Jasonia</i> , <i>Keerlia</i> , <i>Koehneola</i> , <i>Lachnophyllum</i> , <i>Laestadia</i> , 瓶头草属 <i>Lagenophora</i> , <i>Lagophylla</i> , <i>Lantanopsis</i> , <i>Lasiocoma</i> , <i>Lasiopogon</i> , <i>Lasthenia</i> , <i>Lecocarpus</i> , <i>Leontonyx</i> , <i>Lepidophyllum</i> , <i>Lepidostephium</i> , <i>Leptocarpa</i> , <i>Leptorhynchus</i> , <i>Lessingia</i> , <i>Leucopholis</i> , <i>Leyssera</i> , <i>Liabum</i> , <i>Lindheimera</i> , <i>Lipochaeta</i> , <i>Lucilia</i> , <i>Macowania</i> , <i>Madia</i> , <i>Mairia</i> , <i>Melalema</i> , <i>Melampodium</i> , <i>Melanodendron</i> , <i>Melanthera</i> , <i>Merrittia</i> , <i>Micractis</i> , <i>Microlecan</i> , <i>Micropsis</i> , <i>Micropus</i> , <i>Microtrichia</i> , <i>Milleria</i> , <i>Minuria</i> , <i>Minurothamnus</i> , <i>Monactis</i> , <i>Monarrhenus</i> , <i>Monolopia</i> , <i>Monoptilon</i> , <i>Moonia</i> , <i>Montanoa</i> , 帚菊木属 <i>Mutisia</i> , <i>Nananthea</i> , 毛冠菊属 <i>Nannoglottis</i> , <i>Nanothamnus</i> , <i>Narvalina</i> , <i>Nerrittia</i> , <i>Nestlera</i> , <i>Nicolasia</i> , <i>Nidorella</i> , <i>Nolletia</i> , <i>Odontospermum</i> , <i>Oedera</i> , <i>Olearia</i> , <i>Oligocarpus</i> , <i>Olivaea</i> , <i>Onoseris</i> , <i>Oreochrysum</i> , <i>Osmites</i> , <i>Osmitopsis</i> , <i>Osteospermum</i> , <i>Othonna</i> , <i>Otochlamys</i> , <i>Oxypappus</i> , <i>Pachylaena</i> , <i>Pachyrhynchus</i> , <i>Parthenice</i> , <i>Parantennaria</i> , <i>Pectis</i> , <i>Pentachaeta</i> , <i>Perityle</i> , <i>Perralderia</i> , <i>Perymenium</i> , <i>Petalacte</i> , <i>Petalactella</i> , <i>Petrollinia</i> , <i>Phacellothrix</i> , <i>Phaenocoma</i> , <i>Phalacrocarpum</i> , <i>Phemmera</i> , <i>Philactis</i> , <i>Philoglossa</i> , <i>Philyrophyllum</i> , <i>Phymaspermum</i> , <i>Pinillosia</i> , <i>Plagiocheilus</i> , <i>Plazia</i> , <i>Pleurophyllum</i> , <i>Podochaenium</i> , <i>Podocoma</i> , <i>Podolepis</i> , <i>Polygyne</i> , <i>Polymnia</i> , <i>Postia</i> , <i>Printzia</i> , <i>Psiadia</i> , <i>Psila</i> , <i>Psilactis</i> , <i>Psilocarphus</i> , <i>Pterigeron</i> , <i>Raillardella</i> , <i>Raoulia</i> , <i>Relhania</i> , <i>Remya</i> , <i>Rhantherium</i> , <i>Rhodogeron</i> , <i>Riddellia</i> , <i>Riencourtia</i> , <i>Rigiopappus</i> , <i>Rochonia</i> , <i>Ruckeria</i> , <i>Rumfordia</i> , <i>Sabazia</i> , <i>Sanvitalia</i> , <i>Sartwellia</i> , <i>Schistocarpha</i> , <i>Schistostephium</i> , <i>Schizoptera</i> , <i>Schizotrichia</i> , <i>Schkuhria</i> , <i>Schoenia</i> , <i>Sclerocarpus</i> , <i>Scyphocoronis</i> , <i>Selloa</i> , <i>Sericocarpus</i> , <i>Siebera</i> , <i>Silphium</i> , <i>Sommerfeltia</i> , <i>Sphacophyllum</i> , <i>Sphaeromorphaea</i> , <i>Sphagneticola</i> , <i>Spilanthus</i> , <i>Stachycephalum</i> , <i>Staurochlamys</i> , <i>Steirodiscus</i> , <i>Stemmatella</i> , <i>Stenocline</i> , <i>Stephanodoria</i> , <i>Stilpnogyne</i> , <i>Stuartina</i> , <i>Styloclyne</i> , <i>Syncephalantha</i> , <i>Syntrichopappus</i> , <i>Tessaria</i> , <i>Tetracanthus</i> , <i>Tetragonotheca</i> , <i>Tetramolopium</i> ,	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampolsky, 1922

表1 (续) Table 1 (continued)

分类群 Taxon	性系统类型 Type of sexual system	参考文献 Reference
<i>Tetranthus</i> , <i>Tetraperone</i> , <i>Thelesperma</i> , <i>Thespidium</i> , <i>Thymopsis</i> , <i>Tolbonia</i> , 地菊属 <i>Townsendia</i> , <i>Tragoceros</i> , <i>Trichocline</i> , <i>Trigonospermum</i> , <i>Triplocephalum</i> , <i>Tripteris</i> , <i>Urbinella</i> , <i>Vanclavea</i> , <i>Varilla</i> , <i>Venegazia</i> , <i>Vieraea</i> , <i>Villanova</i> , <i>Vittadinia</i> , <i>Waitzia</i> , <i>Welwitschiella</i> , <i>Whitneya</i> , <i>Wyomingia</i> , <i>Xanthisma</i> , 旱花属 <i>Xeranthemum</i> , <i>Zaluzania</i> , <i>Zexmenia</i> , <i>Zoegea</i> <i>Lasianthaea</i> , <i>Liabum</i> , 羽芒菊属 <i>Tridax</i> , <i>Verbesina</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Bullock, 1985
<i>Baltimora</i> , 鬼针草属 <i>Bidens</i> , 鳢肠属 <i>Eclipta</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Bullock, 1985; Yampolsky & Yampolsky, 1922
<i>Amblylocarpum</i> , <i>Asteriscus</i> , <i>Chrysophthalmum</i> , <i>Cylindrocline</i> , <i>Dittrichia</i> , <i>Doellia</i> , <i>Duhaldea</i> , <i>Geigeria</i> , <i>Ighermia</i> , <i>Limbarda</i> , <i>Pseudoconyza</i> , <i>Rhanterium</i> , <i>Schizogyne</i> , <i>Streptoglossa</i> , <i>Telekia</i> , <i>Vierea</i> , <i>Xerolekia</i> , <i>Zoutpan- sbergia</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Torices & Anderberg, 2009
<i>Callilepis</i> , <i>Calostephane</i> , <i>Lifago</i> , <i>Mollera</i> , <i>Ondetia</i> , <i>Pallenis</i> , <i>Pechuel- Löschkea</i> , <i>Porphyrostemma</i> , <i>Rosenia</i> , <i>Sachsia</i> , <i>Stenachaenium</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampolsky, 1922; Torices & Anderberg, 2009
<i>Ifloga</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampolsky, 1922; Bergh & Verboom, 2011
假蓬属 <i>Conyza</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampol- sky, 1922; Urdampilleta <i>et al.</i> , 2005; Lu & Huang, 2006
旋覆花属 <i>Inula</i> , 山黄菊属 <i>Anisopappus</i> , 牛眼菊属 <i>Buphthalmum</i> , 天 门精属 <i>Carpesium</i> , 六棱菊属 <i>Laggera</i> , 蚤草属 <i>Pulicaria</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampol- sky, 1922; Lu & Huang, 2006; Torices & Ander- berg, 2009
艾纳香属 <i>Blumea</i> , 阔苞菊属 <i>Pluchea</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006; Torices & Anderberg, 2009
蟛蜞菊属 <i>Wedelia</i> , 百日菊属 <i>Zinnia</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampol- sky, 1922; Bullock, 1985; Lu & Huang, 2006
紫菀属 <i>Aster</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Bertin & Kerwin, 1998; Lu & Huang, 2006
山茺萆属 <i>Cotula</i>	两性花植株、雌全同株、雌雄同株、 亚雌雄异株、雌雄异株 Hermaphroditism, gynomonoeocy, monoecy, subdioecy, dioecy	Lloyd, 1972a, 1972b; Lu & Huang, 2006
千里光属 <i>Senecio</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Abbott & Schmitt, 1985; Lu & Huang, 2006
一枝黄花属 <i>Solidago</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Bertin & Gwisc, 2002; Lu & Huang, 2006
刺苞果属 <i>Acanthospermum</i> , 蓍属 <i>Achillea</i> , 腺梗菜属 <i>Adenocaulon</i> , 异 芒菊属 <i>Blainvillea</i> , 金盏花属 <i>Cal- endula</i> , 翠菊属 <i>Callistephus</i> , 刺冠 菊属 <i>Calotis</i> , 石胡荽属 <i>Centipeda</i> , 蕲艾属 <i>Crossostephium</i> , 杯菊属 <i>Cyathocline</i> , 鱼眼草属 <i>Dichrocephala</i> , 多榔菊属 <i>Doronicum</i> , 鳢肠属 <i>Eclipta</i> , 沼菊属 <i>Enydra</i> , 菊苣属 <i>Erechtites</i> , 飞蓬属 <i>Erigeron</i> , 絮菊属 <i>Filago</i> , 大丁草属 <i>Gerbera</i> , 香茹属 <i>Glossogyne</i> , 鼠麴草属 <i>Gnaphalium</i> , 田基黄属 <i>Grangea</i> , 蜡菊属 <i>Helichrysum</i> , 狗娃花属 <i>Heteropappus</i> , 小舌菊属 <i>Microglossa</i> , 齿冠草属 <i>Myriactis</i> , 银胶菊属 <i>Parthenium</i> , 瓜叶菊属 <i>Pericallis</i> , 棉毛草属 <i>Phagnalon</i> , 秋分草属 <i>Rhynchospermum</i> , 虾须草属 <i>Sheareria</i> , 豨莶属 <i>Siegesbeckia</i> , 裸柱菊属 <i>Soliva</i> , 戴星草属 <i>Sphaeranthus</i> , 合苞菊属 <i>Symphyllocarpus</i> , 歧伞菊属 <i>Thespis</i> , 款冬属 <i>Tussilago</i> 拟艾脑属 <i>Blumeopsis</i> , 芨芨草属 <i>Pentanema</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Yampolsky & Yampolsky, 1922; Lu & Huang, 2006
藜芦属 <i>Ligularia</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006; Torices & Anderberg, 2009
亚菊属 <i>Ajania</i> , 画笔菊属 <i>Ajaniopsis</i> , 香青属 <i>Anaphalis</i> , 春黄菊属 <i>Anthemis</i> , 莎菀属 <i>Arctogeron</i> , 木筒蒿属 <i>Argyranthemum</i> , 蒿属 <i>Artemisia</i> , 紫菀木属 <i>Asterothamnus</i> , 雏菊属 <i>Bellis</i> , 短舌菊属 <i>Bra- chanthemum</i> , 短星菊属 <i>Brachyactis</i> , 葶菊属 <i>Cavea</i> , 果香菊属 <i>Chamaemelum</i> , 茼蒿属 <i>Chrysanthemum</i> , 鞘冠菊属 <i>Coleostephus</i> , 金鸡 菊属 <i>Coreopsis</i> , 垂头菊属 <i>Cremanthodium</i> , 大丽花属 <i>Dahlia</i> , 菊属 <i>Dendranthema</i> , 东风菜属 <i>Doellingeria</i> , 鹅不食草属 <i>Epaltes</i> , 大吴风	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006; Zhang <i>et al.</i> , 2012 Lu & Huang, 2006

表1 (续) Table 1 (continued)

分类群 Taxon	性系统类型 Type of sexual system	参考文献 Reference
草属 <i>Farfugium</i> , 线叶菊属 <i>Filifolium</i> , 复芒菊属 <i>Formania</i> , 天人菊属 <i>Gaillardia</i> , 牛膝菊属 <i>Galinsoga</i> , 裸菀属 <i>Gymnaster</i> , 异裂菊属 <i>Heteroplexis</i> , 马兰属 <i>Kalimeris</i> , 花花紫属 <i>Karelinia</i> , 喀什菊属 <i>Kaschgaria</i> , 岩菊属 <i>Krylovia</i> , 瓶头菊属 <i>Lagenophora</i> , 滨菊属 <i>Leucanthemum</i> , 母菊属 <i>Matricaria</i> , 羽叶千里光属 <i>Nemosenecio</i> , 栉叶蒿属 <i>Neopallasia</i> , 太行菊属 <i>Opisthopappus</i> , 蜂斗菜属 <i>Petasites</i> , 寒苣蓿属 <i>Psychrogeton</i> , 小黄菊属 <i>Pyrethrum</i> , 金光菊属 <i>Rudbeckia</i> , 华蟹甲草属 <i>Sinacalia</i> , 蒲儿根属 <i>Sinosenecio</i> , 金钮扣属 <i>Spilanthes</i> , 金腰箭属 <i>Synedrella</i> , 合耳菊属 <i>Synotis</i> , 万寿菊属 <i>Tagetes</i> , 菊蒿属 <i>Tanacetum</i> , 狗舌草属 <i>Tephrosieris</i> , 肿柄菊属 <i>Tithonia</i> , 羽芒菊属 <i>Tridax</i> , 三肋果属 <i>Tripleurospermum</i> , 碱菀属 <i>Tripolium</i> , 女菀属 <i>Turczaninovia</i> , 扁芒菊属 <i>Waldheimia</i>		
桔梗科 Campanulaceae		
半边莲属 <i>Lobelia</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Molano-flores & Danderson, 2009
忍冬科 Caprifoliaceae (包括败酱科 Valerianaceae)		
缬草属 <i>Valeriana</i>	雌全同株 Gynomonoeocy	Lu & Huang, 2006
缬草属 <i>Valeriana</i>	雌全同株、雌全异株 Gynomonoeocy, gynodioeocy	Duarte-Silva <i>et al.</i> , 2010

在已报道的类群中, 绝大多数物种仅具有雌全同株性系统, 但少数类群同时还存在其他性系统。如在桃金娘科白千层属 (*Melaleuca*) 的一些物种 (Barlow & Forrester, 1984)、石竹科蝇子草属 (*Silene*) 的 12 种植物 (Maurice, 1999)、石竹属 (*Dianthus*) 的 *Dianthus sylvestris* (Collin *et al.*, 2009)、繁缕属 (*Stellaria*) 的 *Stellaria longipes* (Dufay *et al.*, 2010) 以及忍冬科缬草属 (*Valeriana*) 的 *Valeriana scandens* (Duarte-Silva *et al.*, 2010) 等类群中, 同时存在雌全同株和雌全异株性系统; 刺叶树科独尾草属 (*Eremurus*) 的异翅独尾草 (*Eremurus anisopterus*) 在自然居群中同时存在大的雌全同株植株和小的两性花植株 (吉乃提汗·马木提等, 未发表数据)。苋科 *Spinacia oleracea* 雌花植株的根经离体培养后的第一代均表现为雌花植株, 但来自第一代的根经离体培养后, 自第二代起开始出现雌全同株, 且该性系统一旦出现, 则下一代不会再出现雌花植株; 两性花植株的根经离体培养后则可能出现雌全同株或两性花植株 (Komai & Masuda, 2004), 而来自该物种的杂交品系 *Spinacia* 系的 '03-336' 和 '03-258' 则分别表现为雌雄同株和雌全同株 (Onodera *et al.*, 2008)。此外, 两性花的洋二仙草科植物 *Gunnera insignis* 与雌全同株的 *G. talamancana* 的杂交后代 (F_1) 却表现为雌全同株 (Palkovic, 1978)。这些结果表明: 被子植物的雌全同株性系统在大多数物种中是相对稳定的, 但在少数物种及其杂交后代或其离体培养后代中存在分化。

1.2 雌全同株性系统的演化

1.2.1 在科上分类群中的演化

根据 APG III 分类系统 (The Angiosperm Phylogeny Group, 2009), 雌全同株性系统在被子植物的木兰分支 (magnoliids)、单子叶植物分支 (monocots) 及核心真双子叶植物分支 (core eudicots) 中均有报道 (图 1)。但在木兰分支中, 仅在短蕊花科的 1 个属中报道过该性系统; 在单子叶植物分支中, 也仅在禾本科、刺叶树科及天南星科中有过报道, 且以天南星科和禾本科的属数较多; 而在核心真双子叶植物分支中, 雌全同株性系统已在 19 个科中有过报道, 其中, 唇形目中有 4 个科, 而桃金娘目、石竹目、杜鹃花目和菊目中有 2 个科。从系统位置看, 具雌全同株性系统的科、属和种大多集中在被子植物中较为进化的核心真双子叶植物分支中, 且主要出现在分化相对较晚的石竹科、苋科 (包括藜科)、唇形科和菊科等类群中, 尤以菊科植物中最多。但这些数据都是根据已有的报道统计出来的, 在被子植物中究竟还有多少未报道的具雌全同株性系统的类群? 这些类群的雌全同株性系统在系统上是如何演化的? 这些问题还有待于进一步探讨。

1.2.2 在科下分类群中的演化

从两性花的祖先向单性花或单性个体的进化可在有花植物的许多谱系中发生 (Barrett, 2002a; Charlesworth, 2006)。目前, 国际上已有的对科下分类群中雌全同株性系统的演化研究主要集中在菊科的一些类群中, 如在山茱萸属 (*Cotula*)、*Abrotanella*

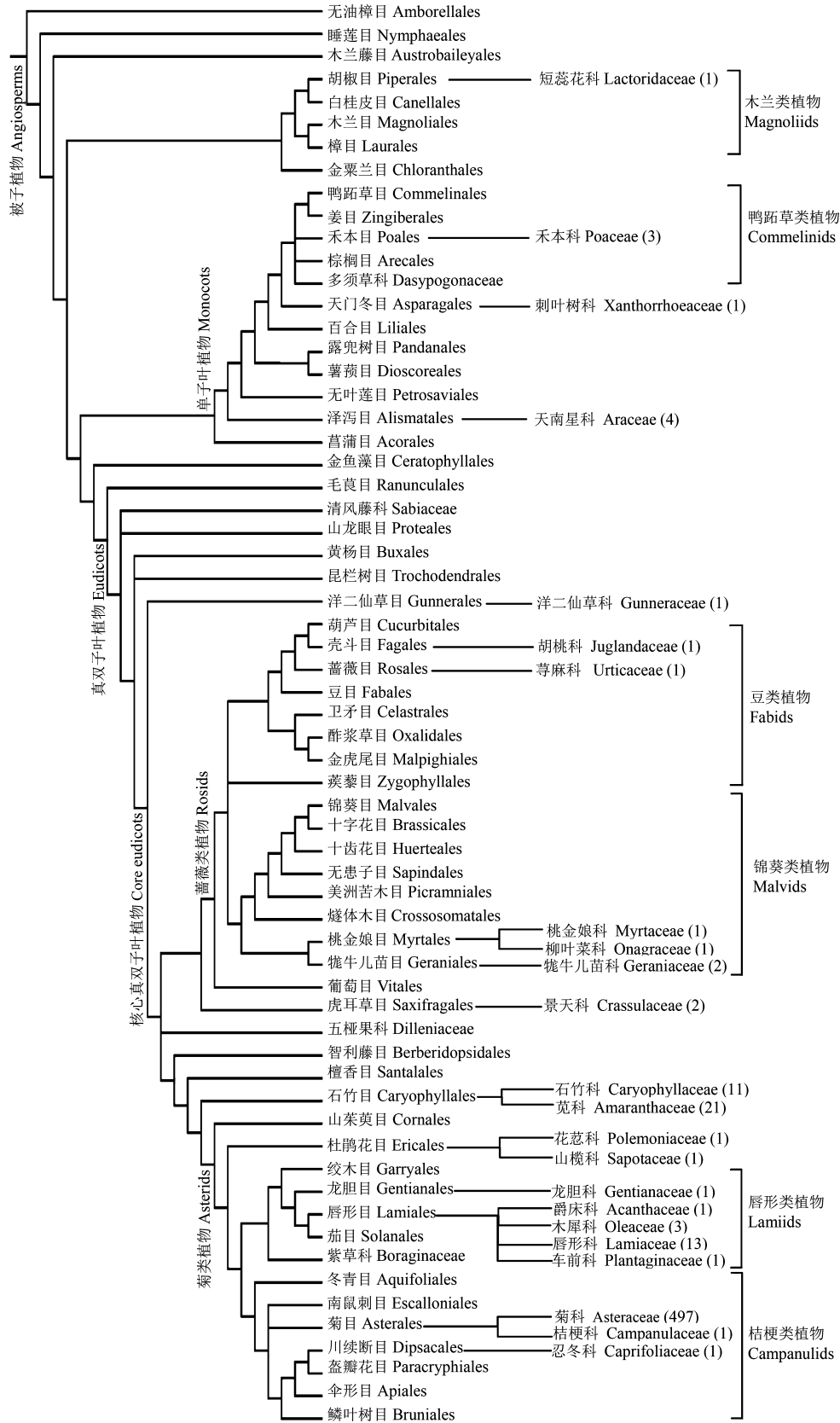


图1 具雌全同株性系统的分类群在被子植物中的系统位置。系统发育树参照The Angiosperm Phylogeny Group (2009), 括号中数字表示具雌全同株性系统物种的属的数目。

Fig. 1 Phylogeny of angiosperm taxa with gynomonoeicous species. Phylogenetic diagram from The Angiosperm Phylogeny Group (2009). The value in parentheses is the number of genera with gynomonoeicous species.

属和*Tetramolopium*属中, 从雌全同株向雌雄同株的转化已有不少报道(Lloyd, 1972a, 1972b; Lowrey, 1986; Swenson & Bremer, 1997; Whitkus *et al.*, 2000)。Lloyd (1972a)根据雌、雄配子在不同花和植株上的分离程度, 将山茼蒿属的性表达分为5种类型, 且这些类型可分为性单态和性二态系统; 根据花间和植株间依赖于花粉转移的受精程度的增加趋势, 这些类型可排列成一线形序列: 两性花、雌全同株、雌雄同株、亚雌雄异株及雌雄异株。在该属的山茼蒿组和*Strongylosperma*组以及*Leptinella*组的*Oligoleima*、*Radiata*和*Elongata*系(series)中, 有4个类群以及5个物种具有1个以上的性系统, 说明山茼蒿属植物的性表达存在显著分化; 在分布于新西兰的山茼蒿属植物中, 与性表达有关的雌蕊先熟程度、花亮度、柱头和花药收缩程度、小花长度、头状花序直径、花梗长度及花粉数量等性状, 在从雌全同株通过雌雄同株向雌雄异株或亚雌雄异株演化的居群中是增加的, 且在每类性表达中这些性状的差异明显。

旋覆花族(*Inuleae*)具有两性花、雌雄同株、雌雄异株及雌全同株等多样化的性系统, Torices和Anderberg (2009)基于*ndhF*证据试图揭示旋覆花族的雌全同株性系统是否是从两性花向雌雄同株进化的一个阶段。Torices和Anderberg (2009)基于随机性状作图法(stochastic character mapping method)证实了其性系统进化的转换。在旋覆花族中, 两性花和雌雄同株均可从雌全同株的祖先进化而来, 雌全同株并不仅仅是向雌雄同株进化的一个阶段, 由雌雄同株向雌全同株转化的数量和转化率比其正向转化高很多, 且由雌全同株向两性花的进化可能与雌性舌状花的丢失有关(Torices & Anderberg, 2009)。如旋覆花亚族(*Inulinae*)只表现出从雌全同株向雌雄同株的转化, 而阔苞菊亚族(*Pluchinae*)除了具有从雌全同株向雌雄同株的进化外, 还存在由雌雄同株向雌全同株的逆向进化(Torices & Anderberg, 2009)。此外, 紫菀族(*Astereae*)植物也表现出从雌全同株向雌雄同株的转化, 如*Tetramolopium*属具雌全同株和雌雄同株的物种中, 尽管有修饰基因的参与, 但由于两个主效基因参与了两性花中雌性功能的丢失, 从而导致了其由雌全同株向雌雄同株的进化(Lowrey, 1986; Whitkus *et al.*, 2000)。

上述例证表明, 菊科雌全同株物种的丰富度以

及它们在科内不同谱系中的独立起源意味着雌全同株具有进化优势(Lloyd, 1979; Richards, 1997; Torices & Anderberg, 2009)。但由于菊科植物头状花序不同部位的花在形态和功能上存在显著分化, 且这些分化在其他具雌全同株性系统的被子植物类群中并不普遍, 因此, 对菊科植物雌全同株性系统的演化研究很难全面揭示雌全同株类群的演化趋势。

2 雌全同株植物的性表达与环境的关系及其遗传解释

2.1 性表达

对雌全同株植物的性表达研究主要集中在雌花和两性花在花序中的位置、花大小、花形态与开花时间3个方面。

2.1.1 雌花和两性花的花序中的位置

在不同的雌全同株类群中, 雌花和两性花在植株或花序上的位置有所不同。如在山茼蒿属(Lloyd, 1972a, 1972b)、千里光属(*Senecio*)(Abbott & Schmitt, 1985)、紫菀属(*Aster*)(Bertin & Kerwin, 1998)、一枝黄花属(*Solidago*)(Bertin & Gwisc, 2002)、假莲属(*Conyza*)(Urdampilleta *et al.*, 2005)、旋覆花属(*Inula*)、阔苞菊属(*Pluchea*)和艾纳香属(*Blumea*)(Torices & Anderberg, 2009)及*Ifloga*属(Bergh & Verboom, 2011)等菊科植物中, 头状花序的缘花(ray flower)均为雌花, 而盘花(disk flower)均为两性花。在洋二仙草科*Gunnera perpensa*和*G. talamancana*中, 穗状花序基部花为雌花, 其余为两性花(Palkovic, 1978; Lowrey & Robinson, 1988); 苋科*Chenopodium quinoa*的雌花和两性花在圆锥花序上的排列较为复杂, 共有10个类型(Bhargava *et al.*, 2007); 山榄科*Planchonella endlicheri*和荨麻科*Parietaria judaica*聚伞花序的中央花为雌花, 侧花为两性花(Franchia *et al.*, 2007; Méndez & Munzinger, 2010); 禾本科*Aulonemi aristulata*的顶生花序为两性花, 而侧生花序为功能性雌花(Grombone-Guaratini *et al.*, 2011)。刺叶树科的异翅独尾草雌全同株植株总状花序的基部花为雌花, 其余为两性花(Mamut *et al.*, 2014)。这些现象说明: 雌全同株性系统中雌花和两性花的位置在科内及不同花序类型内是比较稳定的, 但在科间以及不同花序类型间存在显著差异, 这些差异可能会导致其传粉和后代遗传模式的多样化。

2.1.2 花大小

雌全同株植物雌花和两性花的大小很早就引起了植物学家注意。Müller (1883)首先记载了雌全同株或异株植物中的雌花要比两性花小,且传粉者优先访问两性花。在石竹科同时具雌全同株和异株性系统的*Dianthus sylvestris*和*Silene nutans*中,前者雌花花冠的直径以及后者雌花的质量和花瓣长宽均比两性花的小(Collin *et al.*, 2002; Dufay *et al.*, 2010)。雌全同株植物*Solidago altissima*两性花的质量比雌花的大3倍(Wise *et al.*, 2008)。短蕊花科*Lactoris fernandeziana*的两性花长于雌花 (Bernardello *et al.*, 1999)。Planchonella *endlicheri* 4个居群中的雌花花冠长度均比两性花的短,另一个居群中的雌花花冠和雌蕊生物量也均小于两性花的(Méndez & Munzinger, 2010)。可见,雌全同株植物的雌花一般都小于两性花。究其原因,可能与两性花花粉产生的激素导致的生长发育差异、两性花需包裹较大的繁殖器官以及吸引传粉者移出花粉等因素有关,其中,保护繁殖器官和吸引更多的传粉者可能是雌花小于两性花的主要原因(Delph, 1996)。然而,并非所有雌全同株植物的雌花均小于两性花,如石竹科*Cerastium semidecandrum*和*Dianthus caesius*的雌花与两性花大小无差异,异翅独尾草雌全同株植株雌花与两性花的花冠直径、花冠和雌蕊生物量均无差异(Mamut *et al.*, 2014)。这些特征的出现是源于发育上的限制或其他原因还有待于进一步探讨(Baker, 1948; Delph, 1996; 卢洋和黄双全, 2006)。

2.1.3 花形态与开花时间

雌全同株物种的雌花在形态上也存在分化。如在菊科自交亲和的欧洲千里光 (*Senecio vulgaris*)和自交不亲和的*Senecio squalidus*居群中,头状花序边缘的雌花存在具舌片和无舌片两种基因型,舌片的有无由单基因控制(Trow, 1912),居群中雌花间的雌蕊先熟和雌花位置导致了其具舌片基因型比无舌片基因型的整体异交率高(Marshall & Abbott, 1984a, 1984b)。洋二仙草科雌全同株物种*Gunnera talamancana*的雌花无花瓣、两性花具花瓣,而两性花物种*G. insignis*的花无花瓣,但二者杂交后代的雌花无花瓣,而两性花存在具花瓣和无花瓣两种形态(Palkovic, 1978); 苋科*Chenopodium quinoa*的雌花存在具花被的大雌花(chlamydeous female flowers-large)、具花被的小雌花(chlamydeous female

flowers-small)以及无花被的小雌花(achlamydeous flowers-small) 3种形态,而两性花均具花被(Bhargava *et al.*, 2007)。雌全同株植物雌花的开放一般早于两性花。如菊科雌全同株的一枝黄花属植物(Bertin & Gwisc, 2002)和黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*) (Zhang *et al.*, 2012)头状花序边缘的雌花比中央的两性花开花早。在同时具雌全同株和异株性系统的石竹科*Dianthus sylvestris*中,雌花的开放也稍早于两性花(Collin & Shykoff, 2010)。异翅独尾草雌全同株植株总状花序基部的雌花也比中上部的两性花开放早(吉乃提汗·马木提等,未发表数据)。但马尾树(*Rhoiptelea chiliantha*)两性花的开花时间早于雌花(Sun *et al.*, 2006)。这些物种的雌花和两性花在形态和开花时间上的差异可导致其对传粉者的吸引和传粉路径的不同,从而影响其异交率及其后代的适合度。

2.2 性表达与环境的关系及其遗传解释

目前,有关雌全同株植物的性表达与环境的关系研究还相对较少,但已有的研究表明:营养、水分、光照和温度等环境因素对雌全同株植物的性表达具有一定的影响。

Wise等(2008)发现,雌全同株植物中雌花和两性花的性比不仅受环境胁迫的影响,还可因胁迫类型的改变而发生变化。如营养胁迫会增加资源对*Solidago altissima*雌性的分配,使其在个体水平上雌花的比例增加了1.1%,而昆虫植食作用对施肥植株的资源分配无影响,但营养胁迫和植食交互作用能增加对雄性的资源分配。Bertin和Gwisc (2002)对一枝黄花属5种植物在不同营养条件下的研究表明,植株上雌花的比例在低营养的4个实验中从2%增加到7%,但在另外5个实验的3个实验中,高营养条件下植株上雌花的比例略高于低营养条件下的。在干旱环境中,柠檬香属*Cedronella canariensis*雌全同株植株的雌花在繁殖季节的后期出现,且在干旱的温室土壤中植株倾向于产生更多的雌花(Olesen *et al.*, 1998)。但在一枝黄花属植物中,不同的水分处理对植株上雌花的比例无显著影响(Bertin & Gwisc, 2002)。这些研究说明,营养及干旱胁迫对雌全同株植物雌花的分化具有较显著的影响,但其影响程度在不同物种中表现不同。

光照和温度也影响雌全同株植物的性表达。如短光周期(8 h)会降低雌全同株植物*Spinacia*

*oleracea*雌全同株植株出现的频率, 而较长光周期(16 h)能提高其出现的频率, 但长光周期(24 h)无影响(Hata *et al.*, 2006a)。温度对*Spinacia oleracea*品种‘Shin-Nippon’雌全同株植株的株高和两性花出现的频率均有显著影响, 在15 °C、20 °C和25 °C条件下其株高分别为60、40和15 cm, 15 °C时植株两性花的数量明显少于20 °C时(Hata *et al.*, 2005)。温室条件下的高温(25 °C)和乙烯均能促进一年生雌全同株植物*Silene noctiflora*雌花的产生(Folke & Delph, 1997)。不同光照处理对一枝黄花属6种植物植株上雌花的比例无显著影响, 但低光照强度能增加其株高, 并减少头状花序的产生(Bertin & Gwisc, 2002)。而马尾树中两性花和雌花的比例(1:2)是固定的, 不受光照、植株大小及其在花序上的位置等因素影响, 说明该物种的性表达是遗传决定的(Sun *et al.*, 2006)。这些实例说明, 在不同的雌全同株物种中, 光照和温度对其性表达的影响程度也是不同的。

对雌全同株性系统的遗传解释中, 通常认为雌全同株个体的细胞质雄性不育能被核雄性可育基因不完全恢复。如在同时具雌全同株和雌全异株性系统的*Silene vulgaris*中, 为了解释雌全同株个体的花型分离是否与其后代的性态差异相关联, Andersson (1999)通过一系列杂交实验证实, 其同一植株上的雌花和两性花杂交后产生了频率明显不同的雌花、两性花及雌全同株后代。如果用细胞质雄性不育能被核雄性可育基因不完全恢复的理论来进行相关解释, 那么此结果就不会发生。据此, Andersson (1999)提出了影响花性别表型及其后代的单个或多个遗传因子的个体内分离假说, 认为由于*Silene vulgaris*的遗传决定系统是异质的, 从而导致了发育过程中不同细胞质雄性不育的空间分离。

综上所述, 雌全同株植物的性表达不仅受可获得资源(如营养、光照、温度和水分等条件)的制约, 还受遗传因子的调控(Andersson, 1999; 张大勇, 2004; Hata *et al.*, 2006b)。此外, 播种时间对*Spinacia oleracea*雌全同株植株出现的频率也有影响, 随着播种时间推迟, 其雌全同株植株出现的频率也会增加(Hata *et al.*, 2005)。

3 雌全同株性系统的进化适应意义

被子植物雌全同株性系统的进化适应意义已引起了植物进化生物学家们的关注(Leppik, 1977; Bawa

& Beach, 1981; Bertin & Kerwin, 1998; Bertin & Gwisc, 2002; Wise *et al.*, 2008; Bertin *et al.*, 2010)。从已有的研究看, 有关雌全同株性系统的进化适应意义主要有以下5个假说:

3.1 减少对雌性的植食作用假说

该假说认为: 在具雌全同株性系统的菊科植物中, 雌花中雄性的缺失会减少植食昆虫对雌性的伤害(Bertin *et al.*, 2010)。Bertin和Kerwin (1998)的调查表明, 在紫菀属16个雌全同株物种中, 植株上两性花被昆虫伤害的程度比雌花的严重, 但这并不能排除由于雌花头状花序中的位置或开花时间不同导致雌花植食率低的可能性。Bertin等(2010)通过对美国马萨诸塞州的紫菀属和一枝黄花属25种植物共53个采样点的调查认为, 昆虫对两性花子房和柱头的伤害确实比雌花的大, 但这是由于花类型不同引起的, 而与雌花位置无关。雌花和两性花被昆虫伤害的差异可能是由于植食昆虫主要受两性花花粉吸引, 访花时会伤害花的雌蕊, 从而降低了两性花的母本适合度。Zhang等(2012)对雌全同株的黄帚橐吾花序不同部位昆虫寄生率的调查发现, 雌花被昆虫破坏的比例明显低于两性花的。这些现象说明, 与只产生两性花的物种相比, 雌全同株物种可通过产生一部分雌花来提高植株的母本适合度。植食作用作为一种选择压力对菊科植物雌全同株性系统的进化具有一定的影响(Muenchow & Delesalle, 1992; Muenchow, 1998; Ashman, 2002; Bertin *et al.*, 2010)。

3.2 通过提高异交率来减少近交衰退假说

该假说认为: 雌全同株植株的雌花不产生花粉, 导致其柱头上自交花粉的比例可能会降低, 从而提高异交率并减少近交衰退(尤其是当花间雌性先熟发生时)(Burt, 1977; Willson, 1983; Abbott & Schmitt, 1985; Bertin & Kerwin, 1998; 张大勇, 2004; 卢洋和黄双全, 2006; Bertin *et al.*, 2010)。该假说已在具雌全同株性系统的部分菊科植物中得到证实。由于菊科植物头状花序的发育和开放顺序均是向心的, 雌全同株物种的雌花一般分布于头状花序的边缘, 开花时花序边缘先开放的雌花先接触传粉者, 从而增加了异交机会(Willson, 1983; 张大勇, 2004; 卢洋和黄双全, 2006)。最近, 此假说在同时具雌全同株和雌全异株性系统的石竹科*Silene littorea*以及刺叶树科异翅独尾草的雌全同株植株中也得到了证实(Casimiro-Soriguer *et al.*, 2013; Mamut *et al.*,

2014)。在异翅独尾草中,两性花通过产生较多的胚珠、吸引更多的传粉者、接受更多的同株异花花粉来增加种子数量,而雌花经历了较严重的花粉限制,通过产生较少但较大的胚珠,形成异交种子来提高种子质量以补偿雄性功能的丧失(Mamut *et al.*, 2014)。但不支持该假说的实例也不少:如在自交不亲和的菊科紫菀属和一枝黄花属植物中,由于雌花和两性花均只能进行异交,雌花的出现并不能提高异交率(Bertin & Kerwin, 1998; Bertin & Gwisc, 2002)。在*Dianthus sylvestris*雌全同株和异株的混合居群中,雌全同株植株上两性花的异交率均高于两性花植株上的,而其雌花异交率最低,说明雌全同株植株上的两性花比雌花对传粉昆虫更具吸引力(Collin & Shykoff, 2003)。此外,金光菊属(*Rudbeckia*)、滨菊属(*Leucanthemum*)、鞘冠菊属(*Coleostephus*)和扁芒菊属(*Waldheimia*)等类群的雌花是不结实的(卢洋和黄双全, 2006)。这些研究说明,提高雌花的异交率并不完全是雌全同株性系统进化的主要选择压力。

3.3 减少雌/雄功能干扰假说

植物性系统在时空上的分离能有效地避免两种性别功能间的干扰,提高传粉的精确性(Lloyd & Webb, 1986; Bertin & Newman, 1993; Barrett, 1998, 2002a, 2002b; 白伟宁和张大勇, 2005; Dai & Gallo-way, 2011; Guo *et al.*, 2013)。对雌全同株植物而言,雌花的优势在于它能减少花粉-雌蕊间的干扰,即使在自交不亲和的物种中,自花花粉的沉积也会减少其可输出花粉的数量,因而减少其雄性后代到达其他植株上的机会,从而降低雄性适合度;同时,自花花粉也会干扰来自其他植株的花粉在柱头上的沉积,从而影响其雌性适合度(Bertin & Kerwin, 1998; Bertin & Gwisc, 2002)。该假说已通过比较异交传粉与自体授粉后异交授粉的成功率,在自交亲和的紫菀属植物一个种中得到证实,但在该属另外两个种以及一枝黄花属植物中未能得到证实(Bertin & Kerwin, 1998; Bertin & Gwisc, 2002)。因此,该假说还有待于进一步验证(Bertin *et al.*, 2010)。

3.4 提高雌雄功能间资源分配的灵活性假说

植物雄性功能的适合度是受花粉输出限制的,而雌性适合度是受资源限制的,在可利用资源较多时,雌性功能将得到加强(Ghiselin, 1974; Lloyd, 1980; 卢洋和黄双全, 2006; Cao & Kudo, 2008)。植

物在内因因素(如植株大小、年龄和生理状态等)和不同环境条件(如营养、水分和光照等)作用下,可通过调节繁殖资源在雌雄功能间的分配比例来实现个体适合度的最大化(Willson, 1983; Bertin & Kerwin, 1998)。对雌全同株植物而言,两种花型为资源在雌雄功能间的分配提供了灵活性(Bertin *et al.*, 2010)。如在雌全同株的三脉紫菀(*Aster ageratoides*)中,花和花序水平上分配给雌雄功能的繁殖资源随个体增大而表现出偏雄模式,且两性花和雌花数量均随个体增大而显著增加,但两性花数量增加的速率大于雌花的,这种分配模式有助于植物通过输出花粉来提高雄性适合度,从而实现个体适合度的最大化(戈星月等, 2012)。在异翅独尾草的7个居群中,植株上雌花的出现与植株大小密切相关,且雌全同株植株上雌花和两性花的数量可随植株的增大而增加,但雌花在总花数中所占的比例与植株大小无关(吉乃提汗·马木提等, 未发表数据)。在雌全同株的*Solidago altissima*中,雌花和两性花比例可受环境胁迫的影响,营养胁迫会增加资源对雌性的分配,使其个体上雌花比例增加(Wise *et al.*, 2008)。但在紫菀属的16种植物中,两种类型花的比例并不随个体大小变化而改变(Bertin & Kerwin, 1998);去除黄帚橐吾植株上部的头状花序也并未影响下部花序内的两性花比例、雌花生物量和小花总数(Zhang *et al.*, 2012)。这些研究说明,该假说并未在已报道的所有物种中得到证实,提高资源分配的灵活性是否是雌全同株性系统进化的主要选择压力之一还需要进一步验证。

3.5 吸引传粉者假说

该假说主要是针对菊科植物的雌全同株性系统提出来的。菊科植物以虫媒传粉为主,其头状花序在功能上如同一朵花,在传粉过程中是一个整体单位。其雌全同株物种的头状花序由边缘的雌花和中央的两性花构成,对具有吸引力的缘花的选择压力可能导致其雄蕊的败育,从而形成雌全同株性系统(Bawa & Beach, 1981),雌花上舌片的存在可以增加头状花序对传粉者的吸引能力,以提高传粉者的访问频率(Mani & Saravanan, 1999)。在存在雌花有舌片和无舌片两种基因型的欧洲千里光居群中,前者两性花的异交率(9.8%)比后者两性花的异交率(0.7%)高得多,这可能是因为具舌片的边缘雌花增大了整个花序对传粉者的吸引力,使具舌片基因型

的两性花接受了更多昆虫访问(Leppik, 1977; Marshall & Abbott, 1984a, 1984b; 卢洋和黄双全, 2006)。但在自交不亲和的*Senecio squalidus*等菊科植物中, 边缘雌花并不是一种促进异交的机制, 而是在提高对传粉者吸引力的选择压力下产生的, 且雌花的发育会抑制两性花雄蕊的发育(Trow, 1912)。可见, 此假说仅在虫媒传粉的菊科雌全同株植物中得到了部分证实, 而在风媒传粉的物种中并未见报道(卢洋和黄双全, 2006)。

4 研究展望

雌全同株性系统作为被子植物性系统进化的一个重要阶段, 目前所受到的关注还相对较少。今后有待于从以下几个方面进行研究:

(1)已有的对被子植物雌全同株类群的演化关系及其性表达研究主要集中在菊科和石竹科的一些类群中, 而对已报道的其他类群以及还不为人们所熟知的雌全同株类群的研究还相对很少(Lloyd, 1972a, 1972b; Whitkus *et al.*, 2000; Wise *et al.*, 2008; Torices & Anderberg, 2009; Dufay *et al.*, 2010), 因此, 广泛调查被子植物中具雌全同株性系统的类群, 重点研究这些类群的系统位置及其演化关系, 以及雌全同株性系统与其他性系统间的进化关系, 将为全面探讨被子植物性系统的进化式样提供重要的理论依据。

(2)迄今为止, 有关雌全同株性系统进化适应的5个假说大多是基于对菊科或其他类群中少数或部分具雌全同株性系统的物种的野外调查和统计而提出来的(Bertin & Kerwin, 1998; Bertin & Gwisc, 2002; 卢洋和黄双全, 2006; Bertin *et al.*, 2010), 缺乏实验数据的有力支持。从已有的报道看, 减少对雌性的植食作用、提高异交率和提高雌雄性功能间资源分配的灵活性等假说已在菊科、刺叶树科和石竹科等的少数类群中得到了证实或部分证实, 而减少雌/雄干扰假说和吸引传粉者假说仅仅是基于对一些现象的推测, 并未得到实验的验证(Bertin *et al.*, 2010), 特别是传粉者是否对雌全同株性系统的进化和维持施加了选择压力仍不清楚。同时, 已在菊科植物中得到支持的假说在其他雌全同株类群中也不一定成立或适用。此外, 在其他缺乏研究的雌全同株类群中可能还存在一些其他的适应机制。因此, 有关雌全同株性系统的进化适应意义还有待于

深入研究和探讨。

(3)进化发育生物学(evo-devo)是揭示生物表型遗传发育过程与表型起源和进化的分子机制、并由此打开基因型(genotype)与表型(phenotype)之间黑匣子(blackbox)的学科(Hall, 2003; 张剑等, 2007)。在从雌雄同花(两性花)向雌雄异花进化的过程中, 雌全同株性系统的花器官(尤其是雌花)的表型是如何发生和进化的? 其表型和基因型之间是如何调控的? 目前有关这些表型进化发育过程的分子机制研究还未见报道。因此, 从进化发育的角度深入探讨雌花发育的分子机理, 对于我们全面地理解雌全同株性系统的进化机制具有重要意义。

基金项目 国家自然科学基金(31160063和U1130-301)和新疆农业大学草业科学国家重点学科博士研究生创新基金(XJCYB-2011-06)。

致谢 中国科学院植物研究所孔宏智研究员对本文的撰写提出了宝贵意见, 美国内华达大学的Robert S. Nowak教授对本文的英文部分进行了修改, 在此表示衷心的感谢。

参考文献

- Abbott RJ, Schmitt J (1985). Effect of environment on percentage female ray florets per capitulum and outcrossing potential in a self-compatible composite (*Senecio vulgaris* L. var. *hibernicus* Syme). *New Phytologist*, 101, 219–229.
- Andersson H (1999). Female and hermaphrodite flowers on a chimeric gynodioecious *Silene vulgaris* plant produce offspring with different genders: a case of heteroplasmic sex determination? *Journal of Heredity*, 90, 563–565.
- Ashman TL (2002). The role of herbivores in the evolution of separate sexes from hermaphroditism. *Ecology*, 83, 1175–1184.
- Bai WN, Zhang DY (2005). Sexual interference in cosexual plants and its evolutionary implications. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 672–679. (in Chinese with English abstract) [白伟宁, 张大勇 (2005). 雌雄同体植物的性别干扰及其进化意义. *植物生态学报*, 29, 672–679.]
- Baker HG (1948). Corolla-size in gynodioecious and gynodioecious species of flowering plants. *Proceedings of the Leeds Philosophical and Literary Society (Scientific Section)*, 5, 136–139.
- Barlow BA, Forrester J (1984). Pollen tube interactions in *Melaleuca*. In: Williams EG, Knox RB eds. *Pollination '84'*. University of Melbourne, Parkville. 154–160.
- Barrett SCH (1998). The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, 3, 335–341.
- Barrett SCH (2002a). The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, 3, 274–284.

- Barrett SCH (2002b). Sexual interference of the floral kind. *Heredity*, 88, 154–159.
- Bawa KS, Beach JH (1981). Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 254–274.
- Bergh NG, Verboom GA (2011). Anomalous capitulum structure and monoecy may confer flexibility in sex allocation and life history evolution in the *Ifloga* lineage of paper daisies (Compositae: Gnaphalieae). *American Journal of Botany*, 98, 1113–1127.
- Bernardello G, Anderson GJ, Patricio LS, Cleland MA, Stuessy TF, Crawford DJ (1999). Reproductive biology of *Lactoris fernandeziana* (Lactoridaceae). *American Journal of Botany*, 86, 829–840.
- Bertin RI, Connors DB, Kleinman HM (2010). Differential herbivory on disk and ray flowers of gynomonoeious asters and goldenrods (Asteraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 101, 544–552.
- Bertin RI, Gwisc GM (2002). Floral sex ratios and gynomonoeicy in *Solidago* (Asteraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 77, 413–422.
- Bertin RI, Kerwin MA (1998). Floral sex ratios and gynomonoeicy in *Aster* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 85, 235–244.
- Bertin RI, Newman CM (1993). Dichogamy in angiosperms. *The Botanical Review*, 59, 112–152.
- Bhargava A, Shukla S, Ohri D (2007). Gynomonoeicy in *Chenopodium quinoa* (Chenopodiaceae): variation in inflorescence and floral types in some accessions. *Biologia*, 62, 19–23.
- Bullock SH (1985). Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 17, 287–301.
- Burt BL (1977). Aspects of diversification in the capitulum. In: Heywood VH, Harbone JB, Turner BL eds. *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press, London. 41–59.
- Cao GX, Kudo G (2008). Size-dependent sex allocation in a monocarpic perennial herb, *Cardiocrinum cordatum* (Liliaceae). *Plant Ecology*, 194, 99–107.
- Carlquist SJ (1974). *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- Casimiro-Soriguer I, Buide ML, Narbona E (2013). The roles of female and hermaphroditic flowers in the gynodioecious-gynomonoeious *Silene littorea*: insights into the phenology of sex expression. *Plant Biology*, 15, 941–947.
- Charlesworth D (2006). Evolution of plant breeding systems. *Current Biology*, 16, R726–R735.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1978). Population genetics of partial male-sterility and the evolution of monoecy and dioecy. *Heredity*, 41, 137–153.
- Champluvier D (1997). *Brachystephanus glaberrimus* (Acanthaceae), espèce nouvelle gynomonoeique de la dorsale Congo-Nil (Congo, Rwanda, Uganda). *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van België*, 66, 187–200.
- Collin CL, Penet L, Shykoff JA (2009). Early inbreeding depression in the sexually polymorphic plant *Dianthus sylvestris* (Caryophyllaceae): effects of selfing and biparental inbreeding among sex morphs. *American Journal of Botany*, 96, 2279–2287.
- Collin CL, Pennings P, Rueffler C, Widmer A, Shykoff JA (2002). Natural enemies and sex: how seed predators and pathogens contribute to sex-differential reproductive success in a gynodioecious plant. *Oecologia*, 131, 94–102.
- Collin CL, Shykoff JA (2003). Outcrossing rates in the gynomonoeious-gynodioecious species *Dianthus sylvestris* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 90, 579–585.
- Collin CL, Shykoff JA (2010). Flowering phenology and female fitness: impact of a pre-dispersal seed predator on a sexually polymorphic species. *Plant Ecology*, 206, 1–13.
- Dai C, Galloway LF (2011). Do dichogamy and herkogamy reduce sexual interference in a self-incompatible species? *Functional Ecology*, 25, 271–278.
- Darwin C (1877). *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- Delph LF (1996). Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. In: Lloyd DG, Barrett SCH eds. *Floral Biology*. Chapman and Hall, New York. 217–237.
- Dewald CL, Burson BL, Dewet JMJ, Harlan JR (1987). Morphology, inheritance, and evolutionary significance of sex reversal in *Tripsacum dactyloides* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 74, 1055–1059.
- Duarte-Silva E, Vieira MF, Bittencourt NS Jr, Garcia FCP (2010). Polimorfismo floral em *Valeriana scandens* L. (Valerianaceae). *Acta Botanica Brasílica*, 24, 871–876.
- Dufay M, Lahiani E, Brachi B (2010). Gender variation and inbreeding depression in gynodioecious-gynomonoeious *Silene nutans* (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 171, 53–62.
- Field DL, Barrett SCH (2012). Disassortative mating and the maintenance of sexual polymorphism in painted maple. *Molecular Ecology*, 21, 3640–3643.
- Folke SH, Delph LF (1997). Environmental and physiological effects on pistillate flower production in *Silene noctiflora* L. (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 158, 501–509.
- Franchi GG, Nepi M, Matthews ML, Pacini E (2007). Anther opening, pollen biology and stigma receptivity in the long blooming species, *Parietaria judaica* L. (Urticaceae). *Flora*, 202, 118–127.
- Ge XY, Zhu BR, Liao WJ (2012). Male biased sex allocation with plant size in gynomonoeious *Aster ageratoides*. *Biodiversity Science*, 20, 386–390. (in Chinese with English abstract) [戈星月, 朱璧如, 廖万金 (2012). 雌全同株植物三脉紫菀花期偏雄的个体大小依赖的性别分配. 生

物多样性, 20, 386–390.]

- Ghiselin MT (1974). *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. University of California Press, Berkeley.
- Grombone-Guaratini MT, Nascimento AAD, Santos-Gonçalves AP (2011). Flowering and fruiting of *Aulonemia aristulata*: a gynomonoeious woody bamboo species from Atlantic Forest in Brazil. *Revista Brasileira de Botanica*, 34, 135–140.
- Guo YF, Wang YQ, Weber A (2013). Floral ecology of *Oreocharis acaulis* (Gesneriaceae): an exceptional case of “preanthetic” protogyny combined with approach herkogamy. *Flora*, 208, 58–67.
- Hall BK (2003). Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *International Journal of Developmental Biology*, 47, 491–495.
- Hata N, Murakami K, Yoshida Y, Masuda M (2005). Effect of temperature on expression of gynomonoeicy in selfed-seed populations of *Spinacia oleracea* L. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 74, 228–233.
- Hata N, Murakami K, Yoshida Y, Masuda M (2006a). Effect of photoperiod after bolting on the expression of gynomonoeicy in *Spinacia oleracea* L. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 75, 141–147.
- Hata N, Murakami K, Yoshida Y, Masuda M, Tanaka A, Shikazono N, Hase Y (2006b). Mutagenesis in gynomonoeious spinach (*Spinacia oleracea* L.) plants and selection of low oxalate variants. *Scientific Reports of the Faculty of Agriculture Okayama University*, 95, 21–28.
- Hermanutz LA, Innes DJ (1994). Gender variation in *Silene acaulis* (Caryophyllaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 191, 69–81.
- Huang SQ, Guo YH (2000). New advances in pollination biology and the studies in China. *Chinese Science Bulletin*, 45, 1441–1447.
- Komai F, Masuda K (2004). Plasticity in sex expression of spinach (*Spinacia oleracea*) regenerated from root tissues. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 78, 285–287.
- Leppik EE (1977). The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect flower interaction. In: Heywood VH, Harbone JB, Turner BL eds. *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press, London. 61–89.
- Lloyd DG (1972a). Breeding systems in *Cotula* L. (Compositae, Anthemideae) I. The array of monoclinal and diclinous systems. *New Phytologist*, 71, 1181–1194.
- Lloyd DG (1972b). Breeding systems in *Cotula* L. (Compositae, Anthemideae). II. Monoecious populations. *New Phytologist*, 71, 1195–1202.
- Lloyd DG (1979). Parental strategies of angiosperms. *New Zealand Journal of Botany*, 17, 595–606.
- Lloyd DG (1980). Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist*, 86, 69–79.
- Lloyd DG, Webb CJ (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigma in angiosperms I. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 24, 135–162.
- Lowrey TK (1986). A biosystematic revision of Hawaiian *Tetramolopium* (Compositae: Astereae). *Allertonia*, 4, 203–265.
- Lowrey TK, Robinson ER (1988). The interaction of gynomonoeicy, dichogamy, and wind-pollination in *Gunnera perpensa* L. (Gunneraceae) in South Africa. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 25, 237–246.
- Lu Y, Huang SQ (2006). Adaptive advantages of gynomonoeious species. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 44, 231–239. (in Chinese with English abstract) [卢洋, 黄双全 (2006). 论雌花两性花同株植物的适应意义. 植物分类学报, 44, 231–239.]
- Mamut J, Xiong YZ, Tan DY, Huang SQ (2014). Pistillate flowers experience more pollen limitation and less geitonogamy than perfect flowers in a gynomonoeious herb. *New Phytologist*, 201, 670–677.
- Mani MS, Saravanan JM (1999). *Pollination Ecology and Evolution in Compositae (Asteraceae)*. Science Publishers, New Hampshire.
- Marshall DF, Abbott RJ (1984a). Polymorphism for outcrossing frequency at the ray floret locus in *Senecio vulgaris* L. II. Confirmation. *Heredity*, 52, 331–336.
- Marshall DF, Abbott RJ (1984b). Polymorphism for outcrossing frequency at the ray floret locus in *Senecio vulgaris* L. III. Causes. *Heredity*, 53, 145–149.
- Maurice S (1999). Gynomonoeicy in *Silene italica* (Caryophyllaceae): sexual phenotypes in natural populations. *Plant Biology*, 1, 346–350.
- Méndez M, Munzinger J (2010). *Planchonella*, first record of gynomonoeicy for the family Sapotaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 287, 65–73.
- Molano-Flores B, Danderson CA (2009). Gynomonoeious individuals in *Lobelia spicata* (Campanulaceae) Populations. *Rhodora*, 111, 398–402.
- Muenchow G, Delesalle VA (1992). Patterns of weevil herbivory on male, monoecious and female inflorescences of *Sagittaria latifolia*. *American Midland Naturalist*, 127, 355–367.
- Muenchow GE (1998). Subandrodioecy and male fitness in *Sagittaria lancifolia* subsp. *lancifolia* (Alismataceae). *American Journal of Botany*, 85, 513–520.
- Müller H (1883). *The Fertilization of Flowers*. Macmillan, London.
- Olesen JM, Forfang AS, Báez M (1998). Stress-induced male sterility and mixed mating in the island plant *Cedronella canariensis* (Lamiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 212, 159–176.
- Onodera Y, Yonaha I, Niikura S, Yamazaki S, Mikami T

- (2008). Monoecy and gynodioecy in *Spinacia oleracea* L.: morphological and genetic analyses. *Scientia Horticulturae*, 118, 266–269.
- Palkovic LA (1978). A hybrid of *Gunnera* from Costa Rica. *Systematic Botany*, 3, 226–235.
- Pringle JS (2011). Five new species of South American *Gentianella* (Gentianaceae). *A Journal for Botanical Nomenclature*, 21, 78–89.
- Richards AJ (1997). *Plant Breeding Systems*. Chapman and Hall, London.
- Sun SG, Lu Y, Huang SQ (2006). Floral phenology and sex expression in functionally monoecious *Rhoiptelea chilanthia* (Rhoipteleaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 152, 145–151.
- Swenson U, Bremer K (1997). Patterns of floral evolution of four Asteraceae genera (Senecioneae, Blennospermatinae) and the origin of white flowers in New Zealand. *Systematic Biology*, 46, 407–425.
- The Angiosperm Phylogeny Group (2009). An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- Torices R, Anderberg AA (2009). Phylogenetic analysis of sexual systems in Inuleae (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 96, 1011–1019.
- Trow AH (1912). On the inheritance of certain characters in the common groundsel—*Senecio vulgaris*, Linn.—and its segregates. *Journal of Genetics*, 2, 239–276.
- Urdampilleta JD, Amat AG, Bidau CJ (2005). Karyotypic studies and morphological analysis of some reproductive features in five species of *Conyza* (Astereae: Asteraceae) from northeastern Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina Botánica*, 40, 91–99.
- Whitkus R, Doan H, Lowrey TK (2000). Genetics of adaptive radiation in Hawaiian species of *Tetramolopium* (Asteraceae). III. Evolutionary genetics of sex expression. *Heredity*, 85, 37–42.
- Willson MF (1983). *Plant Reproductive Ecology*. John Wiley and Sons, New York.
- Wise MJ, Coffey LE, Abrahamson WG (2008). Nutrient stress and gall flies interact to affect floral-sex ratio in gynodioecious *Solidago altissima* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 95, 1233–1239.
- Yampolsky C, Yampolsky H (1922). Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica*, 3, 1–62.
- Zhang DY (2004). *Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张大勇 (2004). 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京.]
- Zhang GF, Xie TP, Du GZ (2012). Variation in floral sex allocation, female success, and seed predation within racemiform synflorescence in the gynodioecious *Ligularia virgaurea* (Asteraceae). *Journal of Plant Research*, 125, 527–538.
- Zhang J, Xu GX, Xue HY, Hu J (2007). Foundation and current progress of plant evolutionary developmental biology. *Chinese Bulletin of Botany*, 24, 1–30. (in Chinese with English abstract) [张剑, 徐桂霞, 薛皓月, 胡瑾 (2007). 植物进化发育生物学的形成与研究进展. 植物学通报, 24, 1–30.]

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 王 葳