

# 花对称性的研究进展

李交昆<sup>1</sup> 唐璐璐<sup>2\*</sup>

1(中南大学资源加工与生物工程学院,长沙 410083)

2(中南大学生物科学与技术学院,长沙 410013)

**摘要:** 花对称性(floral symmetry)是被子植物花部结构的典型特性之一,主要有辐射对称和两侧对称两种形式。被子植物初始起源的花为辐射对称,而两侧对称的花则是由辐射对称的花演变而来。两侧对称的花部结构是被子植物进化过程中的一个关键的革新,被认为是物种形成和分化的关键推动力之一。近年来有关花对称性的形成和进化机制的研究在植物学科的不同领域均取得了长足的进展。本文综述了花对称性在发育生物学、传粉生物学、生殖生态学及分子生物学等方面的研究进展。两侧对称形成于被子植物花器官发育的起始阶段,随后贯穿整个花器官发育过程或者出现在花器官发育后期的不同阶段。花器官发育过程中一种或多种类型器官的败育以及特异性花器官结构的形成是两侧对称形成的主要原因。研究表明,在传粉过程的不同阶段,花对称性均会受到传粉昆虫介导的选择作用。相比辐射对称的花,两侧对称的花提高了特异性传粉者的选择作用,增加了花粉落置的精确性,进而确保了其生殖成功。花对称性的分子机理已经在多种双子叶植物中进行了深入的研究。现有的证据表明,CYC同源基因在花对称性的分子调控方面起着非常重要的作用。花对称性在被子植物进化过程中是如何起源,与其他花部构成之间是否协同作用,一些不符合一般模式的科属其花对称性的形成机制等都是今后要进一步研究的命题。

**关键词:** 花对称性, 进化, 发育, 遗传控制

## Progress in the study of floral symmetry

Jiaokun Li<sup>1</sup>, Lulu Tang<sup>2\*</sup>

1 School of Minerals Processing and Bioengineering, Central South University, Changsha 410083

2 School of Biological Science and Technology, Central South University, Changsha 410013

**Abstract:** Floral symmetry is a classical feature of floral diversity. Actinomorphy and zygomorphy are two main types of floral symmetry in angiosperms. Zygomatic flowers are thought to have evolved from ancestors whose flowers are actinomorphic. Transition from actinomorphy to zygomorphy has been recognized as a key innovation and is considered crucial in the rapid diversification of angiosperms. In recent years, great progress has been made towards understanding the mechanisms underlying changes in floral symmetry during the evolution of angiosperms in wide-ranging botanical disciplines. Evidence from floral development studies indicates that zygomorphy appears before organ initiation, and persists throughout floral development, or appears later at various stages of development. Reduction, suppression and differential elaboration of floral organs are the major determinants of zygomorphy. Floral symmetry is strongly selected by pollinators during the different stages of pollination process. In addition, the tighter flower-pollinator interaction found in zygomorphic flowers may contribute to increased reproductive success through increased precision in pollen placement on the pollinator's body. The molecular base of flower symmetry has been explored in core eudicots, and available evidence indicates that CYC-like genes play an important role in the control of zygomorphy. Future prospects in the study of floral symmetry in development biology, pollination biology and molecular genetics are discussed.

**Key words:** floral symmetry, evolution, development, genetic control

收稿日期: 2012-01-30; 接受日期: 2012-04-10

基金项目: 国家自然科学基金(31000106, 31100173)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lltang@csu.edu.cn

花是被子植物的一个共源器官, 不同物种的花颜色、大小、形状及结构组成等特征不同。花的对称性(*floral symmetry*)作为被子植物花部结构的典型特征, 近年来成为植物发育、进化、生态及分子生物学的研究重点之一。被子植物花部结构除了少数不对称(*asymmetry*)外, 主要有辐射对称(*actinomorphy, polysymmetry or radial symmetry*)和两侧对称(*zygomorphy, monosymmetry or bilateral symmetry*)。辐射对称是指花中所有同类型的器官(如萼片、花瓣或者雄蕊)都完全相同, 且均匀地排列在花托周围, 形成两个或者两个以上的对称面; 两侧对称则是指通过花中心轴只有一个对称面能将其分成对等的两半(Rudall & Bateman, 2004)。

化石研究显示, 被子植物初始起源的花为辐射对称, 而两侧对称的花则是由辐射对称的花演变而来(Crane *et al.*, 1995; Doyle & Endress, 2000; Endress & Doyle, 2009)。虽然被子植物不同的进化分支中均存在花部结构由辐射对称向两侧对称演化的现象, 但是不同类群中演化的频率有所差异。在较原始的类群中很少出现两侧对称, 而在单子叶植物和双子叶植物中则分别独立进化了至少23次和46次之多(Endress, 1999; Citerne *et al.*, 2010)。例如在菊亚纲中, 两侧对称花就是由辐射对称花独立进化而来的(Coen *et al.*, 1995)。被子植物中一些物种丰富的类群大多都具有两侧对称的花, 比如兰科、豆科和禾本科等。Sargent(2004)通过对被子植物系统发生过程中同一姊妹群不同支系的比较, 统计分析表明两侧对称型的支系其物种丰富度显著高于其姊妹群中辐射对称的支系。由此可见, 两侧对称型花部结构的出现和进化, 是物种形成和分化的关键推动力之一(Sargent, 2004)。

近些年来, 关于花对称性的研究尤其是对于两侧对称性的研究越来越深入。本文总结了花对称性的花器官发生机制、与传粉者协同进化过程及其对生殖成功的影响以及分子调控机理等方面的研究进展。希望通过本文的介绍, 能对从事相关领域研究的学者有所帮助, 并指出了今后这一领域的主要研究方向。

## 1 对称性花器官的发生

两侧对称形成于被子植物花器官发育的不同时期, 如起始于花原基, 随后贯穿整个花器官发育

过程或者出现在花器官发育后期的不同阶段。Vincent和Coen(2004)将金鱼草(*Antirrhinum majus*)花器官发育的整个过程分为58个间隔期, 发现在第15个间隔期时, 即在花原基发育早期刚刚出现背腹轴特性时, 就已经出现了两侧对称。在豆科模式植物百脉根(*Lotus japonicus*)中, 两侧对称也是在上述阶段就已出现(Feng *et al.*, 2006)。除此之外, 在发育后期由于不同花器官的异速生长也可以导致两侧对称型的形成。如在毛茛科植物飞燕草族的花发育过程中, 两侧对称是在花器官发育后期个体发生阶段完成之后, 由于花瓣和萼片的异速生长引起的(Jabbour *et al.*, 2009)。又如十字花科植物香屈曲花(*Iberis amara*), 在雄蕊起始发育后, 其背部和腹部的花瓣开始异速生长, 最终形成两侧对称的花部结构(Busch & Zachgo, 2007)。

在花器官发育过程中, 不同器官相互抑制生长导致一种或多种类型器官败育, 是两侧对称形成的主要原因(Kellogg, 2000; Rudall & Bateman, 2004; Mitchell & Diggle, 2005), 如单子叶禾本科植物(Kellogg, 2000; Rudall & Bateman, 2004)。形态学、发育生物学及遗传学方面的证据表明, 禾本科植物本应有相同的3片浆片, 但是背部的浆片在发育过程中缺失, 而腹部的两片正常发育, 使得花部结构呈现出两侧对称(Schmidt & Ambrose, 1998)。又如血散薯(*Stephania dielsiana*), 相比三基数辐射对称的雄花, 其雌花在发育过程中器官数目减少, 形成了只有1个萼片、2个花瓣和1个心皮的两侧对称型的花部结构(Wang *et al.*, 2006)。研究还表明, 被子植物花被结构的变化经常会引起雄蕊群的改变, 包括雄蕊数目的减少或是败育(Rudall & Bateman, 2004)。例如, 山龙眼科花部结构呈现两侧对称的物种, 其二唇形花被会引起花腹部或背部的雄蕊退化(Douglas & Tucker, 1996; Douglas, 1997)。

另外, 花部器官的融合、弯曲而形成的特异性结构(如腺体、花距等新型器官)也会导致形成两侧对称型的花部结构。距是花器官发育晚期形成的一种附属结构, 距的形成可以影响花的对称性。当距的数目和花的分生组织相等时, 则产生辐射对称, 如淫羊藿属(*Epimedium*)、耧斗菜属(*Aquilegia*)和花锚属(*Halenia*)的物种; 而当只形成单个或者1对距时, 则会导致两侧对称或者不对称结构的出现(Citerne *et al.*, 2010)。另外, Jabbour等(2008)研究发

现, 菊亚纲花部结构两侧对称型的进化和距的形成有密切关系, 两侧对称是形成距的先决条件。

## 2 花对称性与传粉者的相互关系

植物和昆虫的协同进化被认为是被子植物爆发式增长的主要原因(Grant, 1949; Grimaldi, 1999; Friedman, 2009)。Hu等(2008)通过对花粉化石、昆虫化石和早期被子植物传粉模式的研究表明, 昆虫传粉是被子植物原始的传粉模式。化石记录显示在被子植物一些支系中, 两侧对称花型的进化和一些特化的昆虫类型出现在同一时期(Neal *et al.*, 1998), 说明昆虫传粉过程的不同阶段均可对花对称性产生选择作用。目前有关传粉者介导的花对称性选择作用的假说主要有下面4类(Neal *et al.*, 1998):

(1)环境因素。虽然有学者认为, 两侧对称性花部结构的进化是为了有效防止花粉或花蜜被雨淋湿而遭到损坏, 但是关于花对称性和雨水对花粉活力的影响, 花蜜被雨水稀释程度等的关系并没有深入的研究, 所以这个假说仍有待证实(van der Pijl, 1972)。

(2)传粉者信息识别。相比辐射对称的花, 两侧对称的花能更有效地传送视觉介导的花部信息, 更有利于传粉昆虫的识别。花垂直朝向的出现被认为是两侧对称进化的第一步(Fenster *et al.*, 2009), 这种朝向会影响传粉者的访花行为(Ushimaru & Hyodo, 2005; Fenster *et al.*, 2009; Ushimaru *et al.*, 2009)。Ushimaru等(2009)通过改变具有两侧对称花的鸭跖草(*Commelina communis*)花的朝向, 发现向下的花传粉者访问和降落的频率降低, 并且花粉落置量减少; 向上的花虽然在接受传粉者访问和降落的频率上与正常朝向的花没有区别, 但是因访问者不能接触花粉和柱头, 因此减少了花粉的输出和落置。以上结果验证了两侧对称型花水平朝向的“利于辨识假说”(recognition-facilitation hypothesis)和“控制降落假说”(landing-control hypothesis)。

(3)传粉者信息加工。两侧对称型花相比辐射对称型花其花冠获得了更多的资源(Herrera, 2009), 因而结构更为复杂, 提高了对传粉者的选择(Neal *et al.*, 1998)。经典的传粉综合征(pollination syndrome)假说认为传粉者对花对称性有偏好(Faegri & van der Pijl, 1979), 目前许多研究都已经支持了这种观点, 比如熊蜂喜欢两侧对称的花(Rodríguez

*et al.*, 2004), 而隧蜂、蝇类、蚁类则更喜欢辐射对称的花(Ollerton & Watts, 2000; Gong & Huang, 2011)。同样, 花部特征也反映了花对某类群传粉者(传粉功能群)的适应(Fenster *et al.*, 2004)。Fenster等(2004)在所研究的86个两侧对称的物种中, 发现61%的物种只对应于1个功能类群的传粉者, 而辐射对称的物种则常对应多个功能类群的传粉者, 说明两侧对称花对应的传粉者更加特化。相对辐射对称型的花而言, 两侧对称型的花的形状和大小受到传粉者介导的稳定选择作用更强(Wolfe & Krstolic, 1999; Gong & Huang, 2009), 花的大小变化幅度更小(Wolfe & Krstolic, 1999; Ushimaru & Hyodo, 2005; Herrera *et al.*, 2008; van Kleunen *et al.*, 2008)。Gong和Huang(2009)调查了14个两侧对称和13个辐射对称的物种, 发现两侧对称物种花的大小变化较后者更小, 传粉者的种类也少; 而这一差异的40%是由传粉者介导的选择作用引起的。

(4)传粉者运动模式。两侧对称的花部结构限制了传粉者访花的位置, 减少了其在花内的移动, 从而精确了花粉落置的位置, 提高了花粉传递的效率。所以, 两侧对称被认为是由特化传粉者的强烈选择而导致的结果(Neal *et al.*, 1998; Endress, 1999, 2001)。例如在新大陆地区生长的金虎尾科植物, 其花部结构均是两侧对称, 能有效吸引觅食油腺的昆虫; 而在旧大陆地区, 因为缺少觅食油腺的传粉者, 金虎尾科植物则缺失了油腺, 同时花瓣形状和花部对称性也发生了改变(Anderson, 1979; Zhang *et al.*, 2010)。

## 3 花对称性与繁殖成功的关系

植物促进异花授粉的繁殖策略包括雌雄蕊空间隔离、雌雄蕊异熟、自交不亲和、产生单性花等。Darwin早在1877年就曾预测: 花对称性与交配系统特征之间有一定的联系。Kalisz等(2006)证实了这个预测: 他们对菊科进化支的1,458个种中已发表的花对称性基因网络(floral symmetry gene network)进行了系统发育分析, 结果表明两侧对称与雄蕊先熟密切相关, 并且可能由相同的基因调控。他们进一步指出, 花对称性与生殖成功除了与基因调控有关外, 还与传粉者特化相关。由于花部构造的复杂性, 两侧对称花对传粉者的忠实度要求较高, 因而传粉者特化程度较高(Neal & Anderson, 2005; Kalisz *et*

al., 2006)。

花对称性对繁殖成功的影响在不同的植物中并不相同。由于自然界中严格的花对称性并不常见,因此对于对称性的估测,尤其是两侧对称程度的估测一直是个难点。Gómez等(2006)利用几何学形态测量工具对十字花科植物糖芥(*Erysimum mediohispanicum*)的1个自然居群的花部形状进行了调查,发现花部形状从辐射对称到两侧对称有着广泛的连续变化。*E. mediohispanicum*的两侧对称花接受了更多的传粉者访问,而且其种子的产量和后代的存活率较高,从而证明自然选择偏好两侧对称的花(Gomez et al., 2006)。但是对于两侧对称的凤仙花(*Impatiens pallida*)而言,花对称性的改变对雌性繁殖成功的影响却很小(Frey et al., 2005)。Frey等(2005)人工去除凤仙花部分花瓣包括对称地切除、不对称地切除以及完全去除1个花瓣,结果发现3种处理每果实的种子数与自然情况下的结实没有显著性差异,可见在这个系统中花部对称的程度并不影响雌性生殖成功。

#### 4 花对称性的遗传控制

花对称性发育的分子机理首先在模式植物金鱼草中被发现。野生金鱼草花腹部花瓣为两侧对称,背部花瓣和侧部花瓣的形状不对称,其花部对称的表型由*CYCLOIDEA(CYC)*和*DICHOTOMA(DICH)*基因共同控制(Luo et al., 1996, 1999)。在cyc:dichs双突变体中,金鱼草的所有花瓣突变成类似腹部花瓣的表型,使得金鱼草的花部结构变成了辐射对称型。*CYC*和*DICH*基因同属于TCP基因家族,它们通过编码与DNA结合的转录因子来调控花对称性。Cubas等(1999a)将TB1、CYC以及PCFs的首字母组合命名为TCP基因家族。TB1、CYC和PCFs依次是指在玉米(Doebley, 1997)、金鱼草(Luo et al., 1996)和水稻(Cubas et al., 1999a)中发现的控制花对称性的转录因子。根据TCP结构域的序列特点,TCP家族可以分为CYC/TB1和PCF两个亚家族(Cubas et al., 1999b)。*CYC*和*DICH*基因在金鱼草花器官发生前就已经开始表达。在器官发生时,它们的表达均被限制在两个背部的花瓣和退化雄蕊中,并且*DICH*基因的表达被限制在更小的区域,即只在背部花瓣的一半区域表达。

相对CYC和DICH基因调控金鱼草背部器官的

发育,*DIVARICATA(DIV)*基因则调控其腹部器官的发育。在

突变体中,金鱼草花冠腹部的区域则获得了部分侧部器官的性状(Almeida et al., 1997; Galego & Almeida, 2002)。在发育早期,*DIV*基因在所有的花部器官中都被转录,随后在花冠的背部和侧部区域通过CYC和DICH基因的表达产生了对DIV基因转录后的抑制作用(Galego & Almeida, 2002)。在发育后期,当腹部花瓣和侧部花瓣产生分化后,*DIV*基因在侧部花冠裂片的腹部表皮细胞和相邻的部分重新被诱导表达。

近年来,CYC/DICH同源基因在唇形目的其他物种中逐步被发现,例如车前科和苦苣苔科具有两侧对称物种中,CYC同源基因在发育阶段花的背部持续表达(Hileman & Baum, 2003; Zhou et al., 2008; Preston et al., 2009; Song et al., 2009)。除此之外,控制花部对称性的CYC类似基因也在唇形目外的其他独立支系中发现(Feng et al., 2006; Wang et al., 2008; Zhang et al., 2010)。例如,在豆科中发现3个密切相关的CYC类似基因在发育的花的背部区域表达(Feng et al., 2006; Wang et al., 2008)。其中一个是*LOBED STANDARD I(LSTI)*基因,在背部花瓣的发育、细胞增殖和表皮细胞的分化过程中起重要作用(Feng et al., 2006; Wang et al., 2008);另外一个基因拷贝(gene duplication)则对表型影响较小,可能是因为功能冗余造成的;第三个CYC同源基因*KEELED WINGS I(KEWI)*也是背腹不对称性的一个调控因子,决定着侧部花瓣的发育(Feng et al., 2006; Wang et al., 2008)。在金虎尾科中同样存在CYC同源基因的拷贝和功能冗余现象(Zhang et al., 2010)。除此之外,CYC类似基因表达的时机、持续时间和表达位置也与花部对称有密切的关系。柳穿鱼(*Linaria vulgaris*)的花为两侧对称,由于CYC基因的启动子和开放阅读框甲基化导致了CYC基因的沉默,使其突变为辐射对称花(Cubas et al., 1999a)。

#### 5 展望

综上所述,近年来花对称性在发育生物学、传粉生物学及分子发育遗传学等领域都进行了较为深入的研究。但作为花进化过程中的关键步骤,有关花对称性在被子植物进化过程中是如何起源的仍然不是很清楚。另外,目前的研究多局限于少数或某个系统发育类群中的物种,比如花对称性的遗

传控制研究多集中在双子叶植物的物种中，而在单子叶植物中相关的研究则非常缺乏。研究证实花对称性可以由多种发育机制形成，但是亲缘关系相近的物种，其花器官对称性的发育过程是否相同？是否存在对称性在近缘物种中的转变？这种转变的分子机制是什么？都需要未来选取更多相关物种进行对比研究。在对传粉者的吸引以及对生殖成功的影响过程中，花对称性与其他花部构成之间是否协同作用？两侧对称对于花的传粉及生殖过程是否存在不利的影响？在传粉过程中，传粉者与花对称性之间相互作用的多种假说还需要在更多的物种中进一步验证。这些都是今后需要进一步研究的命题。

**致谢：**谢谢两位审稿专家提出的宝贵建议。

## 参考文献

- Almeida J, Rocheta M, Galego L (1997) Genetic control of flower shape in *Antirrhinum majus*. *Development*, **124**, 1387–1392.
- Anderson WR (1979) Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica*, **11**, 219–223.
- Busch A, Zachgo S (2007) Control of corolla monosymmetry in the Brassicaceae *Iberis amara*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 16714–16719.
- Citerne H, Jabbour F, Nadot S, Damerval C (2010) The evolution of floral symmetry. *Advances in Botanical Research*, **54**, 85–137.
- Coen E, Nugent JM, Luo D, Bradley D, Cubas P, Chadwick M, Copsey L, Carpenter R (1995) Evolution of floral symmetry. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **350**, 35–38.
- Crane PR, Friis EM, Pedersen KR (1995) The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, **374**, 27–33.
- Cubas P, Lauter N, Doebley J, Coen E (1999a) The TCP domain: a motif found in proteins regulating plant growth and development. *The Plant Journal*, **18**, 215–222.
- Cubas P, Vincent C, Coen E (1999b) An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. *Nature*, **401**, 157–161.
- Darwin C (1877) *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. John Murray, London.
- Doebley J, Stec A, Hubbard L (1997) The evolution of apical dominance in maize. *Nature*, **386**, 485–488.
- Douglas AW (1997) The developmental basis of morphological diversification and synorganization in flowers of Conospermeae (*Stirlingia* and *Conosperminae*, Proteaceae). *International Journal of Plant Sciences*, **158**, S13–S48.
- Douglas AW, Tucker SC (1996) Comparative floral ontogenies among Persoonioideae including *Bellendena* (Proteaceae). *American Journal of Botany*, **83**, 1528–1555.
- Doyle JA, Endress PK (2000) Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with morphological data. *International Journal of Plant Sciences*, **161**, S121–S153.
- Endress PK (1999) Symmetry in flowers: diversity and evolution. *International Journal of Plant Science*, **160**, S3–S23.
- Endress PK (2001) Evolution of floral symmetry. *Current Opinion in Plant Biology*, **4**, 86–91.
- Endress PK, Doyle JA (2009) Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *American Journal of Botany*, **96**, 22–66.
- Faegria K, van der Pijl L (1979) *The Principle of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Feng X, Zhao Z, Tian Z, Xu SL, Luo YH, Cai ZG, Wang YM, Yang J, Wang Z, Weng L, Chen JH, Zheng LY, Guo XZ, Luo JH, Sato S, Tabata S, Ma W, Cao XL, Hu XH, Sun CR, Luo D (2006) Control of petal shape and floral zygomorphy in *Lotus japonicus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**, 4970–4975.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR (2009) Specialization of flowers: is floral orientation and overlooked first step? *New Phytologist*, **183**, 502–506.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 375–403.
- Frey FM, Davis R, Delph LF (2005) Manipulation of floral symmetry does not affect seed production in *Impatiens pallida*. *International Journal of Plant Science*, **166**, 659–662.
- Friedman WE (2009) The meaning of Darwin's "abominable mystery". *American Journal of Botany*, **96**, 5–21.
- Galego L, Almeida J (2002) Role of *DIVARICATA* in the control of dorsoventral asymmetry in *Antirrhinum* flowers. *Genes and Development*, **16**, 880–891.
- Gómez JM, Perfectti F, Camacho JPM (2006) Natural selection on *Erysimum mediohispanicum* flower shape: insights into the evolution of zygomorphy. *The American Naturalist*, **168**, 531–545.
- Gong YB, Huang SQ (2009) Floral symmetry: pollinator-mediated stabilizing selection on flower size in bilateral species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 4013–4020.
- Gong YB, Huang SQ (2011) Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits. *Oecologia*, **166**, 671–680.
- Grant V (1949) Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution*, **3**, 82–97.
- Grimaldi D (1999) The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **86**, 373–406.
- Herrera J (2009) Visibility vs. biomass in flowers: exploring corolla allocation in Mediterranean entomophilous plants. *Annals of Botany*, **103**, 1119–1127.
- Herrera J, Arista M, Ortiz PL (2008) Perianth organization and intra-specific floral variability. *Plant Biology*, **10**, 704–710.

- Hileman LC, Baum DA (2003) Why do paralogs persist? Molecular evolution of *CYCLOIDEA* and related floral symmetry genes in Antirrhineae (Veronicaceae). *Molecular Biology and Evolution*, **20**, 591–600.
- Hu SS, Dilcher DL, Jarzen DM, Taylor DW (2008) Early steps of angiosperm–pollinator coevolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 240–245.
- Jabbour F, Damerva C, Nadot S (2008) Evolutionary trends in the flowers of Asteridae: Is polyandry an alternative to zygomorphy? *Annals of Botany*, **102**, 153–165.
- Jabbour F, De Craene LPRD, Nadot S, Damerval C (2009) Establishment of zygomorphy on an ontogenetic spiral and evolution of perianth in the tribe Delphinieae (Ranunculaceae). *Annals of Botany*, **104**, 809–822.
- Kalisz S, Ree RH, Sargent RD (2006) Linking floral symmetry genes to breeding system evolution. *Trends in Plant Science*, **11**, 568–573.
- Kellogg EA (2000) The grasses: a case study in macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **31**, 217–238.
- van Kleunen M, Meier A, Saxenhofer M, Fischer M (2008) Support for the predictions of the pollinator-mediated stabilizing selection hypothesis. *Journal of Plant Ecology*, **1**, 173–178.
- Luo D, Carpenter R, Copsey L, Vincent C, Clark J, Coen ES (1999) Control of organ asymmetry in flowers of *Antirrhinum*. *Cell*, **99**, 367–376.
- Luo D, Carpenter R, Vincent C, Copsey L, Coen ES (1996) Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature*, **383**, 794–799.
- Mitchell CH, Diggle PK (2005) The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. *American Journal of Botany*, **92**, 1068–1076.
- Neal PR, Anderson GJ (2005) Are ‘mating systems’ ‘breeding systems’ of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? Or it is the other way around? *Plant Systematics and Evolution*, **250**, 173–185.
- Neal PR, Dafni A, Giurfa M (1998) Floral symmetry and its role in plant–pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 345–373.
- Ollerton J, Watts S (2000) Phenotype sapace and floral typology: towards an objective assessment of pollination syndromes. *Nor Vidensk-Akad Mat Naturvidensk Klas Skr Ny Ser*, **39**, 149–159.
- van der Pijl L (1972) Functional considerations and observations on the flowers of some Labiateae. *Blumea*, **20**, 93–103.
- Preston JC, Kost MA, Hileman LC (2009) Conservation and diversification of the symmetry developmental program among close relatives of snapdragon with divergent floral morphologies. *New Phytologist*, **182**, 751–762.
- Rodríguez I, Gumbert A, de Ibarra NH, Kunze J, Giurfa M (2004) Symmetry is in the eye of the “beeholder”: innate preference for bilateral symmetry in flower-native bumblebees. *Naturwissenschaften*, **91**, 374–377.
- Rudall PJ, Bateman RM (2004) Evolution of zygomorphy in monocot flowers: iterative patterns and developmental constraints. *New Phytologist*, **162**, 25–44.
- Sargent RD (2004) Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, 603–608.
- Schmidt RJ, Ambrose BA (1998) The blooming of grass flower development. *Current Opinion in Plant Biology*, **1**, 60–67.
- Song CF, Lin QB, Liang RH, Wang YZ (2009) Expressions of ECE-CYC2 clade genes relating to abortion of both dorsal and ventral stamens in *Opithandra* (Gesneriaceae). *BMC Evolution Biology*, **9**, 244.
- Ushimaru A, Dohzono I, Takami Y, Hyodo F (2009) Flower orientation enhances pollen transfer in bilaterally symmetrical flowers. *Oecologia*, **160**, 667–674.
- Ushimaru A, Hyodo F (2005) Why do bilaterally symmetrical flowers orient vertically? Flower orientation influences pollinator landing behaviour. *Evolutionary Ecology Research*, **7**, 151–160.
- Vincent CA, Coen ES (2004) A temporal and morphological framework for flower development in *Antirrhinum majus*. *Canadian Journal of Botany*, **82**, 681–690.
- Wang HC, Meng AP, Li JQ, Feng M, Chen ZD, Wang W (2006) Floral organogenesis of *Cocculus orbiculatus* and *Stephania dielsiana* (Menispermaceae). *International Journal of Plant Sciences*, **167**, 951–960.
- Wang Z, Luo Y, Li X, Wang L, Xu S, Yang J, Weng L, Sato S, Tabata S, Ambrose M, Rameau C, Feng XZ, Hu XH, Luo D (2008) Genetic control of floral zygomorphy in pea (*Pisum sativum* L.). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 10414–10419.
- Wolfe LM, Krstolic JL (1999) Floral symmetry and its influence on variance in flower size. *The American Naturalist*, **154**, 484–488.
- 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 XR, Wang YZ, Smith JF, Chen R (2008) Altered expression patterns of TCP and MYB genes relating to the floral developmental transition from initial zygomorphy to actinomorphy in *Bournea* (Gesneriaceae). *New Phytologist*, **178**, 532–543.