

被子植物蜜距的多样性及进化生态学研究

杨明威 金晓芳*

武汉大学生命科学学院, 武汉 430072

摘要 蜜距将花蜜隐藏在距的深处, 多样的蜜距形态和长度吸引各种喙长的传粉动物访花, 促进传粉生态位形成, 这对造就物种多样性起到了重要作用。因此蜜距被认为是促进物种形成的关键创新性状, 是研究被子植物花部结构演化、植物-传粉者协同进化的理想材料。系统地总结蜜距植物及其形态特征和传粉/盗蜜者, 有助于全面了解这一性状在被子植物中的系统发育分布和进化生态学意义。该文对国内外植物分类数据库(检索词“距”或“spur”)和已发表文章(检索词“有距植物属中文名+传粉”或“属拉丁名+ pollinator/nectar robber”)进行系统的梳理和总结, 收集蜜距植物、距长、蜜距形态、传粉者、盗蜜者等信息。整理出具有蜜距的植物分布在被子植物13个目23个科271个属, 共计3 427种。其中蜜距植物种数最多的科为兰科(1 536种)、罂粟科(487种)、毛茛科(351种)、凤仙花科(284种)、堇菜科(197种), 它们占有蜜距植物种数的83.3%。根据蜜距的发育来源, 蜜距可分为6种类型: 花被片蜜距、花瓣蜜距、萼片蜜距、被丝托蜜距、花萼蜜距和花冠蜜距。花瓣蜜距分布于212个属, 显著高于其他类型。对2 546种植物的蜜距长度分析发现: 凤仙花科的蜜距平均长度最长, 达23.8 mm; 千屈菜科的蜜距最短, 平均仅1.6 mm。形态上, 大部分蜜距具有不同程度的弯曲, 这可能有助于筛选合适的传粉者, 提高访花者的传粉效率; 单花蜜距数量有1-6个, 大部分为1个, 多个蜜距可能增加传粉者的访花时间; 部分兰科和堇菜科植物蜜距内部具有可能分泌花蜜的附属物。蜜距植物的传粉者主要为膜翅目、鳞翅目、部分长喙双翅目昆虫及鸟类; 盗蜜者主要为膜翅目昆虫。蜜距的长度和传粉者的喙长普遍存在地理镶嵌的协同进化关系, 进化生态学家提出了“达尔文机械模型”的假说来解释这种现象; 而当传粉者喙长不变, 距长随着传粉者种类改变时则用“传粉者转变模型”来解释蜜距的伸长。未来在蜜距的进化生态学研究, 不仅要关注蜜距植物的距长和传粉者喙长的形态学特征及传粉生态学研究, 还应借助发育解剖学和基因组学, 以及新的技术手段, 从细胞的分裂、伸长, 功能基因, 非生物因子等各个方面, 探索蜜距演化的驱动因素。

关键词 蜜距; 距长; 关键创新性状; 花部结构; 盗蜜

杨明威, 金晓芳 (2023). 被子植物蜜距的多样性及进化生态学研究. 植物生态学报, 47, 1193-1210. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0445

Diversity and evolutionary ecology of nectar spurs in angiosperms

YANG Ming-Wei and JIN Xiao-Fang*

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China

Abstract

For many plants, nectar is hidden in the depth of nectar spurs. The diverse morphology and length of nectar spurs can attract pollinators with various proboscis lengths and promote the differentiation of pollination niche, which plays an important role in the formation of species diversity. Therefore, nectar spur is considered as a key innovation trait in promoting speciation and an ideal trait for studying floral evolution and plant-pollinator coevolution in angiosperm. This review systematically summarizes the worldwide plant taxonomic databases and published articles, classifies the nectar spur plants, and reviews the diversity and evolutionary mechanisms of nectar spur plants. We investigated 3 427 nectar spur species belonging to 13 orders, 23 families and 271 genera of angiosperm. Among them, Orchidaceae has the largest number of species, with 1 536 species, following by Papaveraceae with 487 species, Ranunculaceae with 351 species, Balsaminaceae with 284 species and Violaceae with 197 species, accounting for 83.3% of all the species. According to the sources of the development of nectar spurs, the nectar spurs can be divided into six types: petal spur, corolla spur, sepal spur, calyx spur, tepal spur and hypanthium spur. The petal spurs are the predominant type, detected in 212 genera. The average length of nectar spurs in Balsaminaceae is the longest (23.8 mm) among the 2 546 species whose nectar spurs have been measured. The shortest nectar spurs are reported in Lysaceae, which are only 1.6 mm on average. Most nectar spurs have different degrees of curvature, likely helping to improve the pollination efficiency. The number

收稿日期Received: 2022-11-04 接受日期Accepted: 2023-03-01

基金项目: 国家自然科学基金(32160054和31800193)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (32160054 and 31800193).

* 通信作者Corresponding author (jinxiaofang@whu.edu.cn)

of nectar spur(s) in a flower ranges from 1 to 6, and most species have only one nectar spur in a flower. Multiple nectar spurs may increase the visiting time of pollinators. Some plants in Orchidaceae and Violaceae have appendages inside the nectar spurs, which may have the function of nectar secretion. The pollinators of plants with nectar spur mainly comprise insects from Hymenoptera, Lepidoptera, and some long-proboscis species from Diptera and birds. Nectar robbers are mainly bees and birds. There is a general association of geographic mosaic theory of coevolution between the length of nectar spur and the length of pollinator proboscis. Evolutionary ecologists have proposed the hypothesis of “Darwin’s Mechanistic Model” and “The Pollinator Shift Model” to explain this phenomenon. In future studies of the mechanisms of nectar spur evolution, we should not only focus on the morphological characteristics of spur length and proboscis length and the pollination ecology, but also explore the driving forces of nectar spurs evolution from cell division/elongation, functional genes, abiotic factors, with the help of novel technological approaches including developmental anatomy and genomics.

Key words nectar spur; spur length; key evolutionary innovation; floral structure; nectar robbing

Yang MW, Jin XF (2023). Diversity and evolutionary ecology of nectar spurs in angiosperms. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 1193-1210. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0445

大多数有花植物依赖动物传粉繁育后代, 为了与不同类群的传粉者相适应, 植物的花形成了各种特殊的性状, 这些性状体现在花的颜色、大小、结构等方面。其中, 有一类特殊的花部结构——蜜距(nectar spur), 因为增加了花报酬(花蜜)和生殖结构(雌蕊和雄蕊)之间的距离, 潜在影响了传粉动物的访花效率(Hodges *et al.*, 2004)。通过长度和形状的演变, 蜜距帮助植物适应新的传粉类群, 占据新的传粉生态位, 进而造成生殖隔离, 促进物种形成(Fulton & Hodges, 1999; Shivanna, 2014; Minelli, 2016)。因此蜜距被认为是被子植物进化进程中的一种“关键创新性状”(key innovation trait; Fernández-Mazuecos *et al.*, 2019)。特别是通过对耧斗菜属(*Aquilegia*)的长期研究, 蜜距已经被认为是植物关键创新性状教科书式的例子(Hodges & Arnold, 1995; Whittall & Hodges, 2007; Puzey *et al.*, 2012), 是研究被子植物平行/趋同进化的理想材料(Box, 2010)。

从形态上看, 蜜距是被子植物的花瓣、萼片等花部器官上的管状或囊状突起(Cullen, 2020)。在大部分有距植物中, 蜜距是一种非分泌性结构, 其作用仅仅是储存花蜜; 花蜜从花的其他地方分泌出来, 汇聚在蜜距中(Box, 2010), 而在一些植物中, 蜜距已经进化成既储存花蜜, 也能分泌花蜜的结构(Stpiczyńska & Matusiewicz, 2001; Box *et al.*, 2008; Bell *et al.*, 2009)。从系统发育方面看, 蜜距不存在于被子植物基部类群中(Box, 2010), 而是衍生于单子叶植物(如兰科、百合科)和真双子叶植物(如毛茛科、车前科和狸藻科)中(Rudall *et al.*, 2003; Endress & Matthews, 2006), 经历了多次独立进化(Hodges,

1997)。在不同科中, 蜜距的发育来源、长度、形状、方向、颜色、弯曲情况和附属物存在差异, 表现出很高的多样性(Hodges & Arnold, 1995; Hodges, 1997), 并且蜜距也是很多植物的分类依据(Koopman & Ayers, 2005), 但有关被子植物蜜距类型的多样性、生态学适应意义和研究现状还缺乏针对性的总结和归纳。系统地总结蜜距植物及其形态特征和传粉/盗蜜者, 将有助于全面了解这一性状在被子植物中的系统发育分布和进化生态学意义。

本文对国内外蜜距相关的数据库和文献进行了梳理, 总结了蜜距的主要来源及其系统分布、蜜距的形态多样性及其生态学适应意义, 统计了不同科植物蜜距长度的差异, 介绍了蜜距植物的主要传粉者和盗蜜者类群, 以及调节蜜距长度的进化机制, 并提出未来需要解决的科学问题。

1 数据来源和分析方法

1.1 数据来源

1.1.1 数据库

中国植物使用“植物智”(https://www.iplant.cn/)查询, 检索词为“距”, 同时勾选“全文检索”, 得到5 096条检索信息, 然后查阅每条信息, 排除“距离”等无效信息, 最终筛选出1 429种蜜距植物; 世界植物使用“世界植物在线”(http://www.worldfloraonline.org/)查询, 检索词为“spur”, 同时在“植物智”筛选的基础上, 对每个有距植物科的所有物种逐一排查, 最终筛选出2 541种蜜距植物; 去除“植物智”和“世界植物在线”重复数据共得到3 355种有距植物, 另外有72种蜜距植物来源于其他资料, 因此一共检索到3 427种蜜距植物; 在两个数据库中筛选蜜距植物

的同时收集距长、蜜距形态等信息(收集的蜜距植物种类、距长、形态特征及资料来源见附录I)。另外, 部分蜜距的形态特征参考了《中国植物精细解剖》(马炜梁, 2018)。国外植物的地理分布情况参考“英国邱园植物园网站”(https://powo.science.kew.org/)。

1.1.2 文献

在“谷歌学术”(https://scholar.google.com.hk/)网站中, 使用检索词“有距植物属拉丁名+ pollinator/nectar robber”; 在“百度学术”(https://xueshu.baidu.com/)网站中, 使用检索词“有距植物属中文名+传粉”, 分别查阅英文和中文的传粉生物学相关文献, 获取有距植物的传粉者、盗蜜者信息(附录II)。

1.2 分析方法

从数据库和文献中获得的距长信息中提取可用于统计分析的数据。具体的处理方式是对于单个数据的, 如约6 mm则取值6 mm; 对于范围数据, 如3–4 mm取最大值即4 mm。使用R 4.2.2软件对17个科和不同类型的蜜距分别进行单因素方差分析并计算变异系数(标准差/平均值)。将变异系数与传粉者属数、标准差、平均值、数据量(详细数据见附录III)进行皮尔逊相关分析。

2 蜜距的类型

根据蜜距发育来源的不同, 可将蜜距分为6大类: 花瓣蜜距(petal spur)、花冠蜜距(corolla spur)、萼片蜜距(sepal spur)、花萼蜜距(calyx spur)、花被片蜜距(tepal spur)以及被丝托蜜距(hypanthium spur)(图1)。

2.1 花被片蜜距

花被片蜜距是指来源于花被片的蜜距, 存在于单被花植物中, 包括秋水仙科和百合科, 一共3个属(表1)。其中秋水仙科有花被片6枚, 部分类群6枚花被片基部均形成囊状或距状, 包括万寿竹属(*Disporum*)(Don, 1841; Zou *et al.*, 2001)和提灯花属(*Sandersonia*), 其中提灯花属分布于非洲南部。百合科22个属中仅油点草属(*Tricyrtis*)有蜜距, 该属有花被片6, 花被片的外轮3片基部形成囊状距(图1K)(Dodsworth, 2017)。

2.2 花瓣蜜距

花瓣蜜距是指由离瓣花花瓣发育而来的蜜距, 是最常见的蜜距类型。主要存在于罂粟科、小檗科、毛茛科、堇菜科和大戟科的29个属, 以及兰科的183个属(表1)。

罂粟科中, 荷包牡丹属(*Dicentra*)有4枚花瓣, 外面2枚花瓣基部囊状或距状(Macior, 1970); 紫堇属(*Corydalis*)花瓣后部形成蜜距(图1F), 极少数无距, 两侧的花瓣在极少数情况下呈距状, 如小距紫堇(*C. appendiculata*)(Lidén, 1996); 翅果烟堇属(*Discocapnos*)与三棱烟堇属(*Trigonocapnos*)主要分布在非洲南部, 它们的上花瓣形成蜜距, 距长为距宽的两倍(Manning *et al.*, 2009)。

小檗科仅淫羊藿属(*Epimedium*)有蜜距, 其花瓣常形成距或囊(图1B), 少数无距, 如无距淫羊藿(*E. ecalcaratum*)(Guo *et al.*, 2022)。

毛茛科中, 楼斗菜属(图1D)花瓣下方常向下延长形成蜜距, 极少数为囊状或不明显(Hodges, 1997), 如无距楼斗菜(*Aquilegia ecalcarata*); 乌头属(*Aconitum*)(图1C)、翠雀属与飞燕草属有2枚花瓣卷缩形成管状的蜜距(蜜腺位于蜜距末端), 并由1枚萼片包裹(图2A、2B)(Jabbour & Renner, 2012; Antoń & Kamińska, 2015), 乌头属少数种无距, 如空茎乌头(*A. apetalum*)等; 尾囊草属(*Urophysa*)的距瓣尾囊草(*U. rockii*)花瓣有短距, 而尾囊草(*U. henryi*)花瓣无距(Zhao *et al.*, 2016)。

堇菜科蜜距均较短(图1E), 其中囊果堇属(*Anchietea*)、厚果堇属(*Calypttrion*)、盘种堇属(*Corynostylis*)主要分布于南美洲; 堇菜属(*Viola*)广泛分布于世界各地, 蜜距是其重要的分类学特征(Blaxland, 2004)。

兰科植物有距类群分布广泛, 多由花瓣发育而来, 部分属具明显的长距, 如虾脊兰属(*Calanthe*)、彗星兰属(*Angraecum*)等(Whittall & Hodges, 2007; Suetsugu & Fukushima, 2014), 部分属的蜜距呈兜状或囊状, 如盆距兰属(*Gastrochilus*)、鹿角兰属(*Pomatocalpa*)等(Watthana, 2007; Nguyen *et al.*, 2022), 还有部分属的蜜距不明显或仅形成小突起, 如地宝兰属(*Geodorum*)、带叶兰属(*Taeniophyllum*)等(Chowlu *et al.*, 2012; Teoh, 2022)。

2.3 萼片蜜距

萼片蜜距是指来源于萼片的蜜距, 存在于萼片离生的凤仙花科、牻牛儿苗科的4个属, 以及兰科的12个属(表1)。

凤仙花科中凤仙花属(*Impatiens*)下萼片呈囊状, 多数种类基部形成蜜距(图1J)(Hořák & Janeček, 2021), 少数种类无距, 如藏南凤仙花(*I. serrata*); 水



图1 被子植物蜜距的多样性。**A**, 二叶舌唇兰(兰科)。**B**, 木鱼坪淫羊藿(小檗科)。**C**, 中甸乌头(毛茛科)。**D**, 华北耧斗菜(毛茛科)。**E**, 早开堇菜(堇菜科)。**F**, 囊距紫堇(罂粟科)。**G**, 大花花锚(龙胆科)。**H**, 摩洛哥柳穿鱼(车前科)。**I**, 黄花狸藻(狸藻科)。**J**, 凤仙花属(凤仙花科)。**K**, 油点草(百合科)。**L**, 旱金莲(旱金莲科)。其中**A**–**F**为花瓣蜜距, **G**–**I**为花冠蜜距, **J**为萼片蜜距, **K**为花被片蜜距, **L**为被丝托蜜距。白色箭头所指为各种形态的蜜距。拍摄者: 金晓芳。

Fig. 1 Diversity of nectar spurs in angiosperms. **A**, *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae). **B**, *Epimedium franchetii* (Berberidaceae). **C**, *Aconitum piepunense* (Ranunculaceae). **D**, *Aquilegia yabeana* (Ranunculaceae). **E**, *Viola prionantha* (Violaceae). **F**, *Corydalis benecincta* (Papaveraceae). **G**, *Halenia elliptica* var. *grandiflora* (Gentianaceae). **H**, *Linaria maroccana* (Plantaginaceae). **I**, *Utricularia aurea* (Lentibulariaceae). **J**, *Impatiens* sp. (Balsaminaceae). **K**, *Tricyrtis macropoda* (Liliaceae). **L**, *Tropaeolum majus* (Tropaeolaceae). **A**–**F** are petal spurs, **G**–**I** are corolla spurs, **J** is sepal spur, **K** is tepal spur, and **L** is hypanthium spur. The white arrows indicate the various forms of the nectar spurs. Photoed by JIN Xiao-Fang.

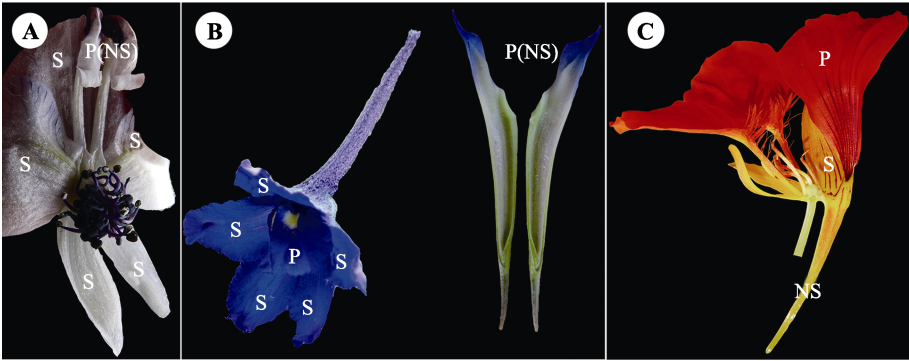


图2 花瓣卷缩形成的蜜距(翠雀属、乌头属)和被丝托蜜距的结构解剖。**A**, 中甸乌头的花瓣蜜距。**B**, 中甸翠雀花的花瓣蜜距(被包裹在萼距里面)。**C**, 旱金莲的被丝托蜜距。NS, 蜜距; P, 花瓣; S, 萼片。拍摄者: 金晓芳。

Fig. 2 Nectar spur formed by petal rolling (*Aconitum*, *Delphinium*) and hypanthium spur. **A**, Petal spur of *A. piepunense*. **B**, Petal spur of *D. yuanum* (encased in calyx spur). **C**, Hypanthium spur of *Tropaeolum majus*. NS, nectar spur; P, petal; S, sepal. Photoed by JIN Xiao-Fang.

表1 被子植物蜜距的发育来源及其系统分布
Table 1 Origin and phylogenetic distribution of nectar spurs in angiosperms

发育来源 Origin	科 Family	属 Genus	主要传粉者 Main pollinator	主要盗蜜者 Main nectar robber	蜜距方向 Nectar spur orientation
花被 Tepal	秋水仙科 Colchicaceae	万寿竹属 <i>Disporum</i> , 提灯花属 <i>Sandersonia</i>	膜翅目(蜜蜂科) Hymenoptera (Apidae)	-	向上 Upward
	百合科 Liliaceae	油点草属 <i>Tricyrtis</i>	膜翅目(蜜蜂科, 隧蜂科) Hymenoptera (Apidae, Halictidae), 双翅目(食蚜蝇科) Diptera (Syrphidae)	-	向下 Downward
花瓣 Petal	罂粟科 Papaveraceae	荷包牡丹属 <i>Dicentra</i> , 紫堇属 <i>Corydalis</i> , 翅果烟堇属 <i>Discocapnos</i> , 烟堇属 <i>Fumaria</i> , 红堇属 <i>Capnoides</i> , 藤堇属 <i>Ceratocapnos</i> , 南非堇属 <i>Cysticapnos</i> , 假烟堇属 <i>Pseudofumaria</i> , 岩堇属 <i>Rupicapnos</i> , 肉烟堇属 <i>Sarcocapnos</i> , 三棱烟堇属 <i>Trigonocapnos</i>	膜翅目(蜜蜂科, 分舌蜂科, 切叶蜂科, 地花蜂科) Hymenoptera (Apidae, Colletidae, Megachilidae, Andrenidae), 双翅目(蜂虻科) Diptera (Bombyliidae)	膜翅目(蜜蜂科) Hymenoptera (Apidae), 双翅目(粪蚊科) Diptera (Scathophagidae)	多向上 Most cases upward
	小檗科 Berberidaceae	淫羊藿属 <i>Epimedium</i>	膜翅目(蜜蜂科, 地花蜂科, 隧蜂科) Hymenoptera (Apidae, Andrenidae, Halictidae), 双翅目(食蚜蝇科) Diptera (Syrphidae)	-	向下 Downward
	毛茛科 Ranunculaceae	乌头属 <i>Aconitum</i> , 翠雀属 <i>Delphinium</i> , 尾囊草属 <i>Urophyssa</i> , 楼斗菜属 <i>Aquilegia</i> , 飞燕草属 <i>Consolida</i> , 天葵属 <i>Semioaquilegia</i> , 鼠尾毛茛属 <i>Myosurus</i>	膜翅目(胡蜂科, 蜜蜂科, 隧蜂科) Hymenoptera (Vespidae, Apidae, Halictidae), 鳞翅目(蛾蝶科, 粉蝶科, 天蛾科, 凤蝶科, 灰蝶科, 弄蝶科) Lepidoptera (Nymphalidae, Pieridae, Sphingidae, Papilionidae, Lycaenidae, Hesperidae, Zygaenidae), 双翅目(蜂虻科, 食蚜蝇科, 实蝇科) Diptera (Bombyliidae, Syrphidae, Tephritidae), 鞘翅目(金龟科) Coleoptera (Scarabaeidae), 半翅目(蝽科) Hemiptera (Pentatomidae), 雨燕目(蜂鸟科) Apodiformes (Trochilidae)	膜翅目(蜜蜂科, 胡蜂科) Hymenoptera (Apidae, Vespidae), 鳞翅目(鳞翅目(天蛾科) Lepidoptera (Sphingidae), 双翅目(食蚜蝇科) Diptera (Syrphidae), 鞘翅目(金龟科) Coleoptera (Nitidulidae)	多向上 Most cases upward
	苣荬菜科 Violaceae	囊果苣荬属 <i>Anchietea</i> , 厚果苣荬属 <i>Calyptrion</i> , 苣荬菜属 <i>Viola</i> , 盘种苣荬属 <i>Corynostylis</i> , 独子苣荬属 <i>Pigea</i> , 鼠鞭草属 <i>Hybanthus</i> , 玛雅苣荬属 <i>Mayanaea</i> , 宿瓣苣荬属 <i>Noisetia</i> , 异萼苣荬属 <i>Schweiggeria</i>	膜翅目(蜜蜂科, 分舌蜂科, 隧蜂科, 隧蜂科, 隧蜂科, Formicidae), 双翅目(蜂虻科, 虻科, 小头虻科, 食蚜蝇科, 网翅虻科) Diptera (Bombyliidae, Tabanidae, Acroceridae, Syrphidae, Nemestrinidae), 鳞翅目(弄蝶科, 蛱蝶科) Lepidoptera (Hesperiidae, Nymphalidae), 鞘翅目(拟花萤科, 叶甲科, 象甲科) Coleoptera (Melyridae, Chrysomelidae, Curculionidae), 雀形目(太阳鸟科) Passeriformes (Nectariniidae)	-	多向上或水平 Most cases upward or horizontal
	大戟科 Euphorbiaceae	大戟属 <i>Euphorbia</i>	雀形目(太阳鸟科) Passeriformes (Nectariniidae)	-	水平 Horizontal
	兰科 Orchidaceae	头蕊兰属 <i>Cephalanthera</i> , 地宝兰属 <i>Geodorum</i> , 带叶兰属 <i>Taeniophyllum</i> , 无柱兰属 <i>Amitostigma</i> , 开唇兰属 <i>Anoctochilus</i> , 鸟舌兰属 <i>Ascocentrum</i> , 虾脊兰属 <i>Calanthe</i> , 钗兰属 <i>Corybas</i> , 石斛属 <i>Dendrobium</i> , 虎舌兰属 <i>Epipogon</i> , 钗唇兰属 <i>Erythrorhiza</i> , 美冠兰属 <i>Eulophia</i> , 金石斛属 <i>Fickingeria</i> , 玉凤花属 <i>Habenaria</i> , 舌喙兰属 <i>Hemipilia</i> , 红门兰属 <i>Orchis</i> , 阔蕊兰属 <i>Peristylus</i> , 鹤顶兰属 <i>Phaius</i> , 舌唇兰属 <i>Platanthera</i> , 起唇兰属 <i>Schoenorchis</i> , 筒距兰属 <i>Tipularia</i> , 毛舌兰属 <i>Trichoglottis</i> , 竹茎兰属 <i>Tropidia</i> , 管唇兰属 <i>Tuberolabium</i> , 旗唇兰属 <i>Vexillabium</i> , 二尾兰属 <i>Vrydagzynea</i> , 盆距兰属 <i>Gastrochilus</i> , 角兰属 <i>Pomatocalpa</i> , 盾柄兰属 <i>Porpax</i> , 白点兰属 <i>Thrixspermum</i> , 小红门兰属 <i>Ponerorchis</i> , <i>Schizochilus</i> , <i>Oligophyton</i> , <i>Roepocharis</i> , 肉兰属 <i>Sarcophyton</i> , <i>Oeceoclades</i> , 拟囊唇兰属 <i>Saccolabiopsis</i> , 叉喙兰属 <i>Uncifera</i> , 鸟足兰属 <i>Saytrium</i> , 弯萼兰属 <i>Cyrtorchis</i> , 巾唇兰属 <i>Pemilabium</i> , 薄花兰属 <i>Diaphananthus</i> , 球距兰属 <i>Microcoelia</i> , 柃古兰属 <i>Holcoglossum</i> , <i>Solenangis</i> , 小囊兰属 <i>Micropera</i> , 冠唇兰属 <i>Calyptrorchilus</i> , 朱美兰属 <i>Jumellea</i> , 长足兰属 <i>Pteroceras</i> , 万代兰属 <i>Vanda</i> , 波普兰属 <i>Bolusella</i> , 触须兰属 <i>Mystacidium</i> , 气花兰属 <i>Aeranthus</i> , 锤喙兰属 <i>Sphyrarhynchus</i> , <i>Triceratorhynchus</i> , 朗加兰属 <i>Rangaris</i> , 裂距兰属 <i>Podangis</i> , 钩喙兰属 <i>Ancistrorhynchus</i> , 隔距兰属 <i>Cleisostoma</i> , 坚唇兰属 <i>Stereochilus</i> , 拟隔距兰属 <i>Cleisostomopsis</i> , 火炬兰属 <i>Grosourdya</i> , 大喙兰属 <i>Sarcoglyphis</i> , 漏斗兰属 <i>Eurychone</i> , 脐距兰属 <i>Biemannia</i>	膜翅目(蜜蜂科, 地花蜂科, 隧蜂科, 切叶蜂科, 泥蜂科, 胡蜂科, 土蜂科) Hymenoptera (Apidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae, Sphecidae, Vespidae, Scolidae), 鳞翅目(蛱蝶科, 夜蛾科, 弄蝶科, 天蛾科, 凤蝶科, 粉蝶科, 尺蠖科, 斑蛾科, 目夜蛾科, 灰蝶科, 草蛾科, 羽蛾科) Lepidoptera (Nymphalidae, Noctuidae, Hesperidae, Zygaenidae, Sphingidae, Papilionidae, Pieridae, Geometridae, Lycaenidae, Erebidae, Lycaenidae, Crambidae, Pterophoridae), 双翅目(蚊科, 食蚜蝇科, 蝇科, 实蝇科, 杆蝇科, 奇蝇科) Diptera (Culicidae, Syrphidae, Muscidae, Tephritidae, Chloropidae, Tachinidae), 鞘翅目(金龟科, 天牛科) Coleoptera (Scarabaeidae, Cerambycidae), 半翅目(斑蝥科) Hemiptera (Orthoptera), 雀形目(太阳鸟科) Passeriformes (Nectariniidae), 须翅目(刺马科) Thysanoptera (Thripidae)	膜翅目(蜜蜂科, 蚊科) Hymenoptera (Apidae, Formicidae), 鳞翅目(天蛾科) Lepidoptera (Sphingidae), 双翅目(蚊科) Diptera (Culicidae), 雀形目(太阳鸟科, 燕雀科) Passeriformes (Nectariniidae, Fringillidae)	多向下 Most cases downward

表 1 (续) Table 1 (Continued)

发育来源 Origin	科 Family	属 Genus	主要传粉者 Main pollinator	主要盗蜜者 Main nectar robber	蜜距方向 Nectar spur orientation
萼片 Sepal	凤仙花科 Balsaminaceae	铅柱兰属 <i>Pelatantheria</i> , 画兰属 <i>Graphorkis</i> , <i>Cardiochilos</i> , 盖喉兰属 <i>Smitinandia</i> , <i>Rhipidoglossum</i> , <i>Eggelingia</i> , 合柱兰属 <i>Diplomeris</i> , 火焰兰属 <i>Renanthera</i> , 凤蝶兰属 <i>Papilionanthe</i> , 蓝花兰属 <i>Galearis</i> , 拟武夷兰属 <i>Angraecopsis</i> , <i>Nephrangis</i> , 三指兰属 <i>Tridactyle</i> , 钻喙兰属 <i>Rhynchostylis</i> , 狭舌兰属 <i>Stenoglossis</i> , 舞星兰属 <i>Angraecum</i> , 指甲兰属 <i>Aerides</i> , 白蝶兰属 <i>Pecteilis</i> , 寄树兰属 <i>Robiquetia</i> , <i>Platycoryne</i> , 苞叶兰属 <i>Brachycorythis</i> , 狗兰属 <i>Cynorkis</i> , 手参属 <i>Gymnadenia</i> , 掌裂兰属 <i>Dactylophiza</i> , 脆兰属 <i>Acampe</i> , 血叶兰属 <i>Ludisia</i> , 花蜘蛛兰属 <i>Esmeralda</i> , 角盘兰属 <i>Hermidium</i> , 爬兰属 <i>Herpysma</i> , 湿唇兰属 <i>Hygrochilus</i> , 拟蜘蛛兰属 <i>Microtatorchis</i> , 风兰属 <i>Neofinetia</i> , 兜被兰属 <i>Neottianthe</i> , 云叶兰属 <i>Nephelaphyllum</i> , 山兰属 <i>Oreorchis</i> , 羽唇兰属 <i>Ornithochilus</i> , 虾尾兰属 <i>Parapteroceras</i> , 带唇兰属 <i>Tainia</i> , 长喙兰属 <i>Tsatorchis</i> , 蜘蛛兰属 <i>Arachnis</i> , <i>Aspidogyne</i> , 巴拿兰属 <i>Bartholina</i> , 波纳兰属 <i>Amerorchis</i> , 蜘蛛兰属 <i>Campylocentrum</i> , <i>Centrostigma</i> , 细管兰属 <i>Chamaeangis</i> , 独花兰 <i>Bonatea</i> , 弯唇兰属 <i>Changnienia</i> , 凹舌兰属 <i>Coeloglossum</i> , <i>Cribbia</i> , 抱树兰属 <i>Dendrophylax</i> , 属 <i>Diphylax</i> , <i>Disstylodon</i> , 树兰属 <i>Epidendrum</i> , 蜘蛛兰属 <i>Galeandra</i> , <i>Holothrix</i> , 瘦房兰属 <i>Ischnogyne</i> , <i>Margelliantha</i> , <i>Piperia</i> , 独蒜兰属 <i>Pleione</i> , <i>Rhaesteria</i> , 萼脊兰属 <i>Sedirea</i> , 掌唇兰属 <i>Staurochilus</i> , 赛姆兰属 <i>Summerhayesia</i> , <i>Thulinia</i> , 芽兰属 <i>Thunia</i> , 竹基兰属 <i>Tropidia</i> , <i>Ypsilopus</i> , 蜂腰兰属 <i>Bulleyia</i> , 安兰属 <i>Ania</i> , <i>Diplocentrum</i> , 澳洲属 <i>Plectorrhiza</i> , 阿梅兰属 <i>Amesiella</i> , 闭距兰属 <i>Cleisocentrum</i> , 囊唇兰属 <i>Saccolabium</i> , <i>Peristeranthus</i> , 举喙兰属 <i>Seidenfadenia</i> , <i>Taprobanea</i> , <i>Santotomasia</i> , 狭唇兰属 <i>Sarcocylus</i> , 长蕊兰属 <i>Rhynchogyna</i> , <i>Omoea</i> , <i>Benthamia</i> , <i>Macropodanthus</i> , 短足兰属 <i>Brachypeza</i> , <i>Megalorchis</i> , <i>Mobilabium</i> , 膜花兰属 <i>Hymenorchis</i> , <i>Jejewoodia</i> , 钺子股属 <i>Luisia</i> , 慈江兰属 <i>Gennaria</i> , <i>Smithsonia</i> , 帽唇兰属 <i>Sieveniella</i> , 蜥蜴兰属 <i>Himantoglossum</i> , 倒距兰属 <i>Anacamptis</i> , 斑鸭兰属 <i>Neotinea</i> , 贝叶兰属 <i>Microsaccus</i> , 集花兰属 <i>Cleisomeria</i> , <i>Veyretella</i> , <i>Rhinerrhiza</i> , <i>Phragmorchis</i> , 厚唇兰属 <i>Epigeneitum</i> , 茂物兰属 <i>Bogoria</i> , 高山兰属 <i>Bhutanthera</i> , 冷兰属 <i>Frigidorechis</i> , 漠兰属 <i>Hancockia</i> , <i>Hartisiella</i> , <i>Listrostachys</i> , 蜘蛛兰属 <i>Phalaenopsis</i> , <i>Platyhelys</i> , <i>Plectrophora</i> , 白手参属 <i>Pseudorchis</i> , <i>Triceratorhynchus</i> , <i>Hemipitopsis</i> , 毛兰属 <i>Eria</i>	膜翅目(蜜蜂科, 隧蜂科) Hymenoptera (Apidae, Halictidae), 双翅目(丽蝇科, 水虻科) Diptera (Calliphoridae, Ephydriidae), 鳞翅目(蛱蝶科, 天蛾科, 弄蝶科) Lepidoptera (Nymphalidae, Sphingidae, Hesperidae), 鞘翅目(叶甲科) Coleoptera (Chrysomelidae), 雀形目(太阳鸟科) Passeriformes (Nectariniidae)	膜翅目(蜜蜂科, 胡蜂科, 蚁科, 隧蜂科, 切叶蜂科) Hymenoptera (Apidae, Vespidae, Formicidae), 鳞翅目(弄蝶科, 蛱蝶科) Lepidoptera (Hesperiidae, Nymphalidae), 双翅目(食蚜蝇科, 粪蚊科) Diptera (Syrphidae, Scathophagidae), 鞘翅目(花蚤科) Coleoptera (Mordellidae), 雀形目(太阳鸟科) Passeriformes (Nectariniidae)	多向下 Most cases downward
花瓣 Petal	凤仙花科 Balsaminaceae	凤仙花属 <i>Impatiens</i> , 水角属 <i>Hydrocera</i>	-	-	向下 Downward
雄蕊 Stamen	牻牛儿苗科 Geraniaceae	凤嘴葵属 <i>Monsonia</i> , 天竺葵属 <i>Pelargonium</i>	-	-	多向下 Most cases downward
雌蕊 Gynoecium	兰科 Orchidaceae	坛花兰属 <i>Acanthephippium</i> , 吻兰属 <i>Collabium</i> , 双袋兰属 <i>Disperis</i> , <i>Degranvillea</i> , <i>Eitrolepis</i> , 凤仙兰属 <i>Brownleea</i> , 双柄兰属 <i>Bifrenaria</i> , 凹唇兰属 <i>Compertitia</i> , <i>Cryptocentrum</i> , <i>Herschellianthe</i> , 南非兰属 <i>Monadenia</i> , 萼距兰属 <i>Disa</i>	膜翅目(蜜蜂科, 蛱蝶科, 切叶蜂科, 准蜂科) Hymenoptera (Apidae, Pompilidae, Megachilidae, Melittidae), 双翅目(虻科, 网翅虻科) Diptera (Tabanidae, Nemestrinidae), 鞘翅目(金龟科) Coleoptera (Scarabaeidae), 半翅目(蝽蟓科) Hemiptera (Orthezidae)	-	多向下 Most cases downward

表 1 (续) Table 1 (Continued)

发育来源 Origin	科 Family	属 Genus	主要传粉者 Main pollinator	主要盗蜜者 Main nectar robber	蜜距方向 Nectar spur orientation
被丝托 Hypanthium	旱金莲科 Tropaeolaceae	旱金莲属 <i>Tropaeolum</i>	鞘翅目(拟花萤科) Coleoptera (Melyridae)	膜翅目(胡蜂科, 蚊科, 隧蜂科) Hymenoptera (Vespidae, Formicidae, Halictidae), 鳞翅目(粉蝶科) Lepidoptera (Pieridae)	多向上 Most cases upward
	千屈菜科 Lythraceae	萼距花属 <i>Cuphea</i>	膜翅目(蜜蜂科) Hymenoptera (Apidae)	-	水平
花萼 Calyx	萼囊花科 Vochysiaceae	落萼花属 <i>Qualea</i> , 木豆蔻属 <i>Vochysia</i> , 木姜花属 <i>Salvertia</i> , 木山姜属 <i>Callisthene</i> , 木砂仁属 <i>Ruizterania</i> , 异宿萼花属 <i>Korupodendron</i>	膜翅目(蜜蜂科, 隧蜂科) Hymenoptera (Apidae, Halictidae), 鳞翅目(大蛾科, 粉蝶科, 弄蝶科) Lepidoptera (Sphingidae, Pieridae, Hesperidae), 雨燕目(蜂鸟科) Apodiformes (Trochilidae)	膜翅目(蜜蜂科, 胡蜂科) Hymenoptera (Apidae, Vespidae), 鞘翅目 Coleoptera	多向上 Most cases upward
花冠 Corolla	豆科 Fabaceae	羽扇豆属 <i>Lupinus</i>	-	-	水平
	桔梗科 Campanulaceae	半边莲属 <i>Lobelia</i> , 蟋尾花属 <i>Heterotoma</i>	膜翅目 Hymenoptera, 雨燕目(蜂鸟科) Apodiformes (Trochilidae)	膜翅目(蜜蜂科) Hymenoptera (Apidae), 鞘翅目(金龟科) Coleoptera (Scarabaeidae), 鸟纲 Aves	Horizontal 水平或向下 Horizontal or downward
玄参科 Scrophulariaceae	玄参科 Scrophulariaceae	双距花属 <i>Diascia</i> , <i>Diclis</i> , 龙面花属 <i>Nemesia</i>	膜翅目(蜜蜂科, 准蜂科) Hymenoptera (Apidae, Melittidae), 鳞翅目(夜蛾科) Lepidoptera (Noctuidae), 鞘翅目(隐翅虫科) Coleoptera (Staphylinidae)	膜翅目(蜜蜂科, 蚊科, 隧蜂科) Hymenoptera (Apidae, Formicidae, Vespidae), 鳞翅目(粉蝶科, 弄蝶科) Lepidoptera (Pieridae, Hesperidae), 双翅目 Diptera	多向下 Most cases downward
		忍冬属 <i>Lonicera</i> , 距缬草属 <i>Centranthus</i>	鳞翅目(蛱蝶科, 粉蝶科, 凤蝶科) Lepidoptera (Nymphalidae, Pieridae, Papilionidae)	-	向下 Downward
龙胆科 Gentianaceae	龙胆科 Gentianaceae	花锚属 <i>Halenia</i>	膜翅目(蜜蜂科) Hymenoptera (Apidae)	-	向下 Downward
		毛彩雀属 <i>Chaenorhinum</i> , 蔓柳穿鱼属 <i>Cymbalaria</i> , 银鱼草属 <i>Kickxia</i> , 柳穿鱼属 <i>Linaria</i> , 金鱼草属 <i>Antirrhinum</i> , <i>Anarrhinum</i> , <i>Nanorrhinum</i> , 细柳穿鱼属 <i>Nuttallanthus</i> , 香彩雀属 <i>Angelonia</i>	膜翅目(蜜蜂科, 隧蜂科, 切叶蜂科) Hymenoptera (Apidae, Halictidae, Megachilidae)	膜翅目(蜜蜂科) Hymenoptera (Apidae)	向下 Downward
芝麻科 Pedaliaceae	芝麻科 Pedaliaceae	风车麻属 <i>Holubia</i> , 刺麻木属 <i>Sesamothamnus</i> , 犀角麻属 <i>Rogeria</i> , 佛肚麻属 <i>Pterodiscus</i>	-	膜翅目(蜜蜂科) Hymenoptera (Apidae), 雀形目(太阳鸟科) Passeriformes (Nectariniidae)	向下 Downward
		狸藻科 Lentibulariaceae	旋刺草属 <i>Genlisea</i> , 捕虫堇属 <i>Pinguicula</i> , 狸藻属 <i>Utricularia</i>	-	多向下 Most cases downward
唇形科 Lamiaceae	唇形科 Lamiaceae	香茶菜属 <i>Isodon</i> , 角花属 <i>Ceratanthus</i> , 逐风草属 <i>Platostoma</i> , 黄芩属 <i>Scutellaria</i>	鳞翅目(天蛾科, 粉蝶科, 夜蛾科, 蛱蝶科, 斑蝶科, 灰蝶科, 目夜蛾科, 弄蝶科) Lepidoptera (Sphingidae, Pieridae, Noctuidae, Nymphalidae, Zygaenidae, Lycaenidae, Erebidae, Hesperidae), 膜翅目(蜜蜂科, 隧蜂科, 切叶蜂科, 土蜂科) Hymenoptera (Apidae, Halictidae, Megachilidae, Scolidae), 双翅目(食蚜蝇科, 蝇科) Diptera (Syrphidae, Muscidae)	膜翅目(蜜蜂科) Hymenoptera (Apidae)	向上或向下 Upward or downward
		草海桐科 Goodeniaceae	伏莺花属 <i>Velleia</i> , 金莺花属 <i>Goodenia</i>	-	向下 Downward

-, 未调查到传粉数据。
-, no pollination data was investigated.

角属(*Hydrocera*)下萼片为舟状或囊状,有距(Janssens *et al.*, 2012)。

牻牛儿苗科中,凤嘴葵属(*Monsonia*)部分物种有蜜距,例如*M. parvifolia*在每个萼片基部合生处形成蜜距(Venter & Johannes, 1979),主要分布于非洲和亚洲西南部;天竺葵属(*Pelargonium*)有萼片5枚,近轴一枚萼片基部形成长距,该距沿花梗生长并与之合生(Almouslem & Tilney-Bassett, 1989)。

大部分兰科蜜距属于花瓣蜜距,目前仅调查到12个属的蜜距来源于萼片,分布于兰科系统发育树的几个分支(Hobbhahn *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2016)。其中*Degranvillea*、*Eltroplectris*、双柄兰属(*Bifrenaria*)和凹唇兰属(*Comporettia*)主要分布在南美洲,而凤仙兰属(*Brownleea*)分布于非洲(Szlachetko, 1995; Koehler *et al.*, 2002; Pansarin *et al.*, 2015)。值得注意的是分布于非洲的萼距兰属(*Disa*),大部分有距植物的蜜腺位于蜜距内,但*D. longicornu*的蜜腺位于花瓣上,花蜜通过延伸的花瓣流入蜜距。

2.4 被丝托蜜距

被丝托蜜距是指来源于被丝托的蜜距,包括旱金莲科(图1L, 图2C)和千屈菜科,一共2个属(表1)。旱金莲科仅旱金莲属(*Tropaeolum*)有蜜距,在发育过程中,被丝托的近轴区域发育最快,在此处形成蜜距(Louis *et al.*, 2001)。千屈菜科仅萼距花属(*Cuphea*)有蜜距,该属植物被丝托呈管状,部分种类具蜜距(Graham, 1990)。

2.5 花萼蜜距

花萼蜜距是指来源于花萼(萼片合生)的蜜距,主要出现在萼囊花科和豆科,共8个属。其中萼囊花科有7个属:落囊花属(*Erisma*)、木豆蔻属(*Qualea*)、萼囊花属(*Vochysia*)、木姜花属(*Salvertia*)、木山姜属(*Callisthene*)、木砂仁属(*Ruizterania*)和异宿囊花属(*Korupodendron*)存在花萼蜜距,且花萼蜜距形态有所不同(Kawasaki, 1992; Carmo-Oliveira *et al.*, 2017)。

2.6 花冠蜜距

花冠蜜距是指来源于被子植物合瓣花花冠的蜜距,包括桔梗科、龙胆科、车前科、玄参科、芝麻科(胡麻科)、狸藻科、唇形科、忍冬科和草海桐科的30个属(表1)。

桔梗科中,半边莲属(*Lobelia*)少数种类有蜜距,如*L. knoblochii*,距圆柱形或锥形(Ayers, 1987);蟋尾花属(*Heterotoma*)主要分布于中美洲,其蜜距为

复杂的月牙形,且侧向扁平(Ayers, 1987, 1990; Koopman & Ayers, 2005)。

龙胆科全世界有161个属,本文仅调查到花锚属(*Halenia*)有蜜距。花锚属为钟形花冠,多数物种4个裂片基部突出形成蜜距(图1G),距长多变(Yang *et al.*, 2018),少数种类无距,如*H. viridis* (Hagen & Kadereit, 2003)。

车前科植物的蜜距为多次起源,且形态各异(Fernández-Mazuecos *et al.*, 2019)。其中毛彩雀属(*Chaenorhinum*)花冠不规则,基部形成锥形而直立的蜜距(Yousefi *et al.*, 2016);蔓柳穿鱼属(*Cymbalaria*)花冠为二唇形,基部有圆柱形或锥形的蜜距(Kil *et al.*, 2009);柳穿鱼属(*Linaria*)花冠呈长筒状,基部形成蜜距(图1H) (Box *et al.*, 2011),距长差异显著(Sutton, 1988; Fernández-Mazuecos *et al.*, 2019)。

玄参科中调查到3个属有蜜距,且均分布于国外。其中双距花属(*Diascia*)花冠两侧形成两个明显的蜜距(Steiner & Whitehead, 1990),分布于非洲南部;*Diclis*与龙面花属(*Nemesia*)植物花冠为二唇形,基部形成蜜距(Steiner, 1996),主要分布于非洲。

芝麻科中风车麻属(*Holubia*)、佛肚麻属(*Pterodiscus*)和犀角麻属(*Rogeria*)的部分种花冠筒基部形成囊状距(Hilton & Harder, 2006);刺麻木属(*Sesamothamnus*)花冠筒基部形成距或凸起,蜜距细长,明显(Bruce, 1953)。

狸藻科17个属中查到3个属下唇基部形成蜜距,其中狸藻属(*Utricularia*)蜜距形态多变,少数种类无距,如*U. simmonsii* (Fleischmann, 2018; Plachno *et al.*, 2018; Lustofin *et al.*, 2020)。

唇形科296个属中仅发现4个属有蜜距。香茶菜属(*Isodon*)花冠筒基部上方呈浅囊状或形成短距,与喉部等宽或略收缩,该属的囊距香茶菜组(Sect. *Melissoides*)距明显,而皱叶香茶菜组(Sect. *Rabdosia*)无距;角花属(*Ceratanthus*)花冠筒基部常形成明显的蜜距(Paton, 1997);*Platostoma*部分种类花冠后基部具明显的蜜距(Suddee *et al.*, 2019),该属Sect. *Ceratanthus*花冠常有距,而Sect. *Mesona*等无距(Paton, 1997)。

忍冬科忍冬属(*Lonicera*)植物花冠筒基部常肿大或形成囊状,少数种类形成蜜距,如长距忍冬(*L. calcarata*) (Weryszko-Chmielewska & Bożek, 2008)。

距缬草属(*Centranthus*)的蜜距被误认为是花瓣蜜距(Mack & Davis, 2015), 此属的蜜距实际为花冠基部向下延伸成尖管状, 且在此属多种植物中距长均短于管长, 如红缬草(*C. ruber*)。

总体而言, 根据本文调查被子植物约有13个目23个科(参照APG IV系统)具有蜜距, 图3所展示的是本文调查的13个目的蜜距植物所在系统发育树的位置。不同蜜距类型在被子植物系统发育树上反复出现, 表明蜜距在被子植物中经历了多次独立的演化。其中毛茛目和唇形目具有蜜距的科数最多, 分别为3和5个。天门冬目中兰科同时存在花瓣蜜距和萼片蜜距; 桃金娘目同时存在花萼蜜距和被丝托蜜距; 其他目仅存在单一蜜距。另外, 花被片蜜距仅存在于百合目; 花瓣蜜距存在于单子叶植物分支的天门冬目和真双子叶植物分支的毛茛目及金虎尾目; 萼片蜜距存在于单子叶植物分支的天门冬目和超菊类分支的牻牛儿苗目及杜鹃花目; 花萼蜜距均存在于真双子叶植物; 所有花冠蜜距植物均位于真菊类分支(The Angiosperm Phylogeny Group, 2016)。

3 蜜距的形态多样性

3.1 蜜距的长度

有距植物蜜距长度变化很大, 比如千屈菜科、秋水仙科、龙胆科、桔梗科、萼囊花科、唇形科等的蜜距通常较短, 长度一般不超过10 mm; 而车前科、凤仙花科、堇菜科、兰科、狸藻科、牻牛儿苗科、毛茛科、小檗科、玄参科、罂粟科等的蜜距则有长有短, 差异很大, 其中部分物种蜜距极长, 如凤仙花科的*Impatiens simbiensis*和兰科的*Angraecum sesquipedale*距长分别可达到48 cm和43 cm(Wasserthal, 1997)。

本文提取了2 546种蜜距植物最大距长信息, 排除数据量少于3的科, 剩下17个科2 542种植物进行单因素方差分析。因距长原始数据非正态分布, 因此经log转化后分析, 结果显示不同科之间蜜距长度存在显著性差异($F_{(17, 2524)} = 21.67, p < 0.001$) (图3)。其中凤仙花科的平均距长最长, 为23.8 mm; 千屈菜科最短, 为1.6 mm。通过单因素方差分析比较6类型(2 546种)蜜距的距长(经log转化), 结果显示不同类型之间蜜距长度存在显著性差异($F_{(5, 2540)} = 8.638, p < 0.001$) (图3)。萼片蜜距的平均距长最长, 为17.0 mm; 花被片蜜距最短, 为5.25 mm。

相关分析结果(表2)显示, 距长在“科”水平的变异系数显著与标准差、平均值、数据量和传粉者属数显著正相关, 即科的平均距长越长, 蜜距长度的变异越大; 蜜距的长度变异越大, 传粉者属数越多。

3.2 蜜距尾部弯曲情况

蜜距尾部弯曲也是一个常见特征, 广泛存在于车前科、萼囊花科、凤仙花科、兰科、狸藻科、毛茛科、忍冬科、小檗科、玄参科、罂粟科等多个类群。不同类群植物蜜距的弯曲程度差异很大, 大部分物种的蜜距稍有弯曲, 如柳穿鱼(*Linaria vulgaris*); 部分物种的蜜距极度弯曲甚至形成环状, 如*Impatiens oxyanthera* (Wang *et al.*, 2013)。

蜜距的弯曲程度常常影响到传粉者与盗蜜者的行为。例如, 蜜距的弯曲程度增加了传粉者的访花难度, 进而增加了传粉者在花上面的操作时间, 有助于筛选合适的传粉者、提高花粉移出效率以及柱头花粉落置量, 从而提高传粉的成功率(Travers *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2013; Boehm *et al.*, 2022); 另一方面, 有研究表明盗蜜者更倾向于从弯曲程度大的花盗取花蜜(如*Impatiens capensis*), 从而限制了蜜距弯曲程度的不断增大(Young, 2008)。

3.3 蜜距的数量

在有距植物的不同类群中, 蜜距的数量存在差异。绝大多数类群蜜距仅有1个, 少数类群具有多个蜜距, 从2个到6个不等。例如, 兰科铠兰属(*Corybas*) (Dransfield *et al.*, 1986) 和鸟足兰属(*Satyrion*) (Johnson *et al.*, 2011), 玄参科双距花属(Vogel, 1984), 毛茛科乌头属(Antoń & Kamińska, 2015)和翠雀属(Antoń & Kamińska, 2015), 兰科的双袋兰属(*Disperis*) (Kurzweil & Manning, 2005)都具有2个蜜距。仅有极少数高度特化的物种具有3个蜜距, 如倒距兰(*Anacamptis pyramidalis* f. *fumeauxiana*), 该物种是一种欺骗性、不产生花蜜的兰科物种, 其中一枚蜜距来源于唇瓣, 另外两枚蜜距来源于侧萼片(Kowalkowska *et al.*, 2010, 2012)。具有4个蜜距的植物包括小檗科的淫羊藿属和龙胆科的花锚属(Li *et al.*, 2009)。耧斗菜属具有5枚花瓣, 部分物种每枚花瓣向下延长成蜜距, 共形成5个蜜距(Antoń & Kamińska, 2015)。秋水仙科具有花被片6枚, 部分物种每枚花被片基部形成蜜距, 共形成6个蜜距, 如*Disporum cantoniense*和*Sandersonia aurantiaca* (Zou *et al.*, 2001)。

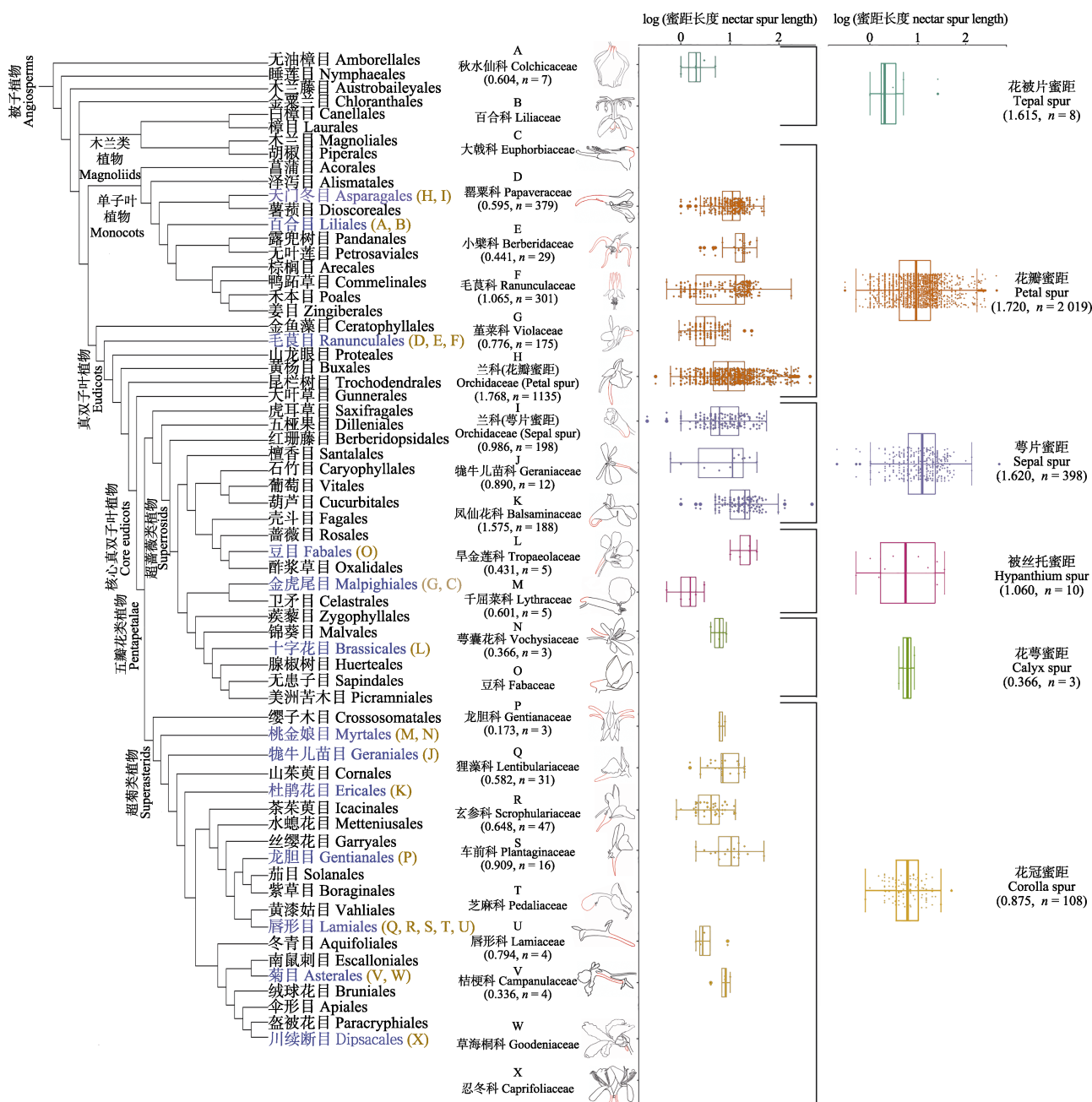


图3 被子植物蜜距在目一级的系统发育分布。系统树根据Angiosperm phylogeny poster (APP)—Flowering plant systematics, 2019绘制(Cole *et al.*, 2019)。线描图红色部分为蜜距所在位置。植物科和蜜距类型所附括号内为距长变异系数和样本量。两列箱型图分别为17个科和6种蜜距类型的蜜距长度log值(平均值 \pm 标准差)。

Fig. 3 Distribution of nectar spur types across angiosperm orders. The phylogeny of angiosperm orders is drawn according to the Angiosperm phylogeny poster (APP)—Flowering plant systematics, 2019 (Cole *et al.*, 2019). The red parts of the line diagrams show the location of the nectar spurs. Coefficient of variation of spur length and sample size are enclosed in parentheses for plant families and nectar spur types. The log values (mean \pm SD) of spur length for 17 families and 6 types of nectar spur are shown in the two box plots.

研究表明, 多个蜜距能够诱导传粉者在花上来回运动, 明显增加传粉者访花的时间, 增加花粉的传递效率, 是植物提高繁殖成功率的一种开花策略 (Jabbour & Renner, 2012)。

另外, 在不同植物类群中, 蜜距在距内附属物、

蜜距的方向等方面也存在差异。例如, 堇菜科某些物种存在距内附属物, 相当于蜜腺, 具有分泌花蜜的作用 (Holmgren, 1992)。蜜距延伸的方向有的朝上, 有的水平, 有的朝下, 其中耬斗菜属、紫堇属大部分蜜距朝上, 堇菜属一般为水平, 淫羊藿属一般朝下 (表1)。

4 蜜距的进化生态学研究概况

4.1 宏观进化

4.1.1 蜜距植物的传粉者和盗蜜者

4.1.1.1 传粉者 有蜜距的被子植物主要依靠长喙的昆虫和鸟类传粉, 其中昆虫和鸟类的喙与蜜距的长度之间的匹配对授粉效率至关重要(Krishna & Keasar, 2018)。这些传粉动物为获得更多的花蜜会将喙尽可能地伸入蜜距中, 其身体会更加充分地接触花粉和柱头, 提高传粉效率(Whittall & Hodges, 2007)。一些膜翅目昆虫具有较长的喙, 使之能够伸入蜜距中吸取花蜜, 是有距植物的重要传粉者(图

4A–4F), 比如蜜蜂属(*Apis*)、熊蜂属(*Bombus*)、木蜂属(*Xylocopa*)、胡蜂科等类群(Macior, 1978; Peter & Johnson, 2009; Johnson *et al.*, 2011; Vargas *et al.*, 2017)。鳞翅目昆虫也是有距植物的重要传粉者, 其典型代表为兰科植物(Boberg *et al.*, 2014)。双翅目昆虫常不具备长喙, 难以获取有距植物的花蜜, 很少作为有距植物的主要传粉者(Suetsugu *et al.*, 2015)。然而, 部分双翅目昆虫具有较长的喙, 可以吸食有距植物的花蜜并传粉, 如网翅虻科的*Moegistorynchus longirostris*可以为兰科植物*Disa draconis*传粉(Johnson & Steiner, 1997)。鞘翅目与半翅目昆虫几乎不具备长喙, 虽然可以作为部分短距植物的访花

表2 距长变异系数与距长其他特征的相关分析统计结果

Table 2 Statistical results of correlation analysis between the coefficient of variation of nectar spur length with other characteristics

	标准差 Standard deviation		平均值 Average value		数据量 Amount of data		传粉者属数 Genus number of pollinators	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
蜜距类型 Type of nectar spur	0.781	0.067	0.563	0.245	0.542	0.266	0.413	0.416
科 Family	0.889	<0.001	0.502	0.034	0.716	<0.001	0.752	<0.001
属 Genus	0.699	<0.001	0.371	0.107	0.099	0.679	-0.079	0.808

皮尔逊相关性(*r*)和显著性(双尾, *p*)。

Pearson correlation coefficient (*r*) and significance (two-tailed, *p*).

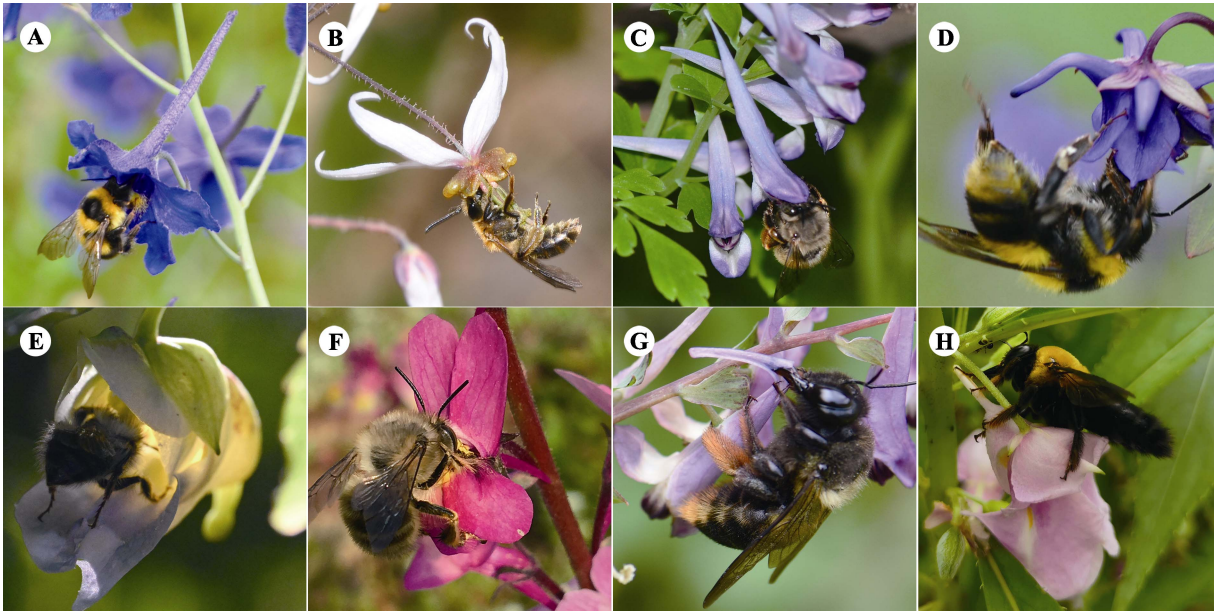


图4 蜜距植物的主要访花者和盗蜜者。A, 南熊蜂访中甸翠雀花。B, 独居蜂访柔毛淫羊藿。C, 条蜂访刻叶紫堇。D, 熊蜂访椭圆叶花锚。E, 熊蜂访顶喙凤仙花。F, 条蜂访摩洛哥柳穿鱼。G, 条蜂盗蜜地锦苗。H, 黄胸木蜂盗蜜凤仙花。拍摄者: 金晓芳。

Fig. 4 Pollinators and nectar robbers of some plants with nectar spurs. A, *Bombus secures* visiting *Delphinium yuanum*. B, Solitary bee visiting *Epimedium pubescens*. C, Anthophoridae bee visiting *Corydalis incisa*. D, *Bombus* sp. visiting *Halenia elliptica*. E, *Bombus* sp. visiting *Impatiens compta*. F, Anthophoridae bee visiting *Linaria maroccana*. G, Anthophoridae bee robbing nectar of *Corydalis sheareri*. H, *Xylocopa appendiculata* robbing nectar of *Impatiens balsamina*. Photoed by JIN Xiao-Fang.

者,但其传粉效率较低,因此多数情况下不是有距植物的有效传粉者(Johnson *et al.*, 2007, 2011; Orellana *et al.*, 2008; van der Niet *et al.*, 2010)。表1列出了文献中查阅的部分传粉者,但并不能完全代表所属类群的传粉者全貌,只能作为参考。

鸟类是部分有距植物的重要传粉者,主要包括蜂鸟科、太阳鸟科等具有长喙的类群(Macior, 1975; Miller, 1978; Johnson, 1996; Ellis & Johnson, 1999),它们的主要访花植物有稷斗菜属、翠雀属、凤仙花属以及鸟足兰属等(Miller & Willard, 1983; Waser, 1988; Johnson, 1996; Janeček *et al.*, 2015)。

不同传粉者对蜜距的形态和颜色有不同的偏好,蜜蜂属往往倾向于访问短而弯曲的、蓝紫色的蜜距,蜂鸟科更加偏好红色或者黄色的、中等长度的直距,而天蛾科倾向于访问颜色较淡的、极长的直距(Edwards *et al.*, 2022)。

4.1.1.2 盗蜜者 蜜距可能会提高植物的传粉效率,但是也会面临被盗蜜的风险,损失了给正当传粉者提供报酬物的量。所谓盗蜜是指一些昆虫、鸟类等访花者通过绕过花开口并在花基部打孔获取花蜜,而没有或极少给花提供传粉服务的一种特殊访花行为(Inouye, 1980; 张彦文等, 2006)。盗蜜的发生往往是因为盗蜜者喙太短而无法通过正常访花取食到花蜜或者觅食效率太低,只能采取打孔的方式更加高效地获取花蜜(Irwin & Brody, 1998)。盗蜜现象在开花植物中很常见,几乎所有具有长管或者蜜距的开花植物都可能成为潜在的盗蜜对象(Irwin *et al.*, 2010)。目前在59个科214种植物中发现盗蜜现象(Irwin & Maloof, 2002),然而大部分蜜距植物并未产生防止盗蜜的保护结构,可能是因为盗蜜对植物的繁育并非完全有害。

有距植物的主要盗蜜者为膜翅目昆虫(图4G、4H),包括熊蜂属、胡蜂科、蜜蜂属、木蜂属、切叶蜂属(*Megachile*)、无垫蜂属(*Amegilla*)、芦蜂属(*Ceratina*)、蚁类科、回条蜂属(*Habropoda*)等多个类群,此外,盗蜜者还有鳞翅目、双翅目、半翅目、鸟纲等(Irwin & Maloof, 2002; Newman & Thomson, 2005; Chapurlat *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2021)。其中,熊蜂属、无垫蜂属、木蜂属等类群的口器可以破坏花组织,为初级盗蜜者,而蜜蜂属、鳞翅目等类群只能通过初级传粉者产生的孔洞盗取花蜜,为次级盗蜜者(Rust, 1979)。此外,合法的访花者也可能转变成

盗蜜者,这一方面是因为盗蜜可以高效地获取花蜜,另一方面盗蜜可以更好地与其他访花者竞争花蜜资源(Irwin *et al.*, 2010)。表1中列出了文献中查阅到的部分盗蜜者,其中也包含了窃蜜者,即不破坏花组织,但是窃取花蜜同时不提供传粉服务的访花者。

4.1.2 距长的进化假说

被子植物蜜距的距长在多个类群发生了由短到长的变化(Whittall & Hodges, 2007; Cullen *et al.*, 2018),关于这些变化研究人员提出了很多假设来解释这个现象,如: 1)蜜距长度与传粉者喙长的协同进化假说,这个假说已经被多次证明(Johnson & Steiner, 1997; Svensson *et al.*, 1998; Fulton & Hodges, 1999); 2)传粉者转变模型,这个假说在稷斗菜等类群的蜜距长度变化中得到了很好的解释。下面对这两个假说一一介绍。

4.1.2.1 距长和喙长的协同进化假说-达尔文机械模型(Darwin's Mechanistic Model) 早在1862年,关于*Angraecum sesquipedale*如何进化出超长蜜距,达尔文提出了首个协同进化过程的机械模型,认为*A. sesquipedale*的蜜距与某种蛾类的喙在长度上存在军备竞赛(Johnson & Anderson, 2010)。当天蛾科昆虫从蜜距底部吸走花蜜时,它们把喙的基部贴在花的繁殖器官上,花粉落在天蛾的身体上被其传播给其他*A. sesquipedale*。因此,只有那些蜜距比访花天蛾喙更长的*A. sesquipedale*个体才能够被传粉,也只有喙更长的天蛾才能吸到更多花蜜。于是,兰花进化出更长的蜜距来完成繁殖,天蛾进化出更长的喙来吸到花蜜,循环往复。当然,大多数传粉者和植物不会一直增加距长和喙长,因为协同进化在早期就被持续变化的选择压力阻止了,例如过长的喙对天蛾飞行的限制阻止了喙的增长(Johnson & Anderson, 2010)。

植物距长和传粉者喙长的协同进化具有地理镶嵌的规律(Steiner & Whitehead, 1988, 1990; Robertson & Wyatt, 1990; 王晓月等, 2019)。所谓地理镶嵌的协同演化理论(geographic mosaic theory of coevolution, GMC)是指由于时间和空间的分隔,不同群体中相互作用的物种形成了不同的协同进化(Thompson, 1999)。距长和喙长地理镶嵌的例子很多,如由短喙的天蛾*Deilephila porcellus*传粉的二叶舌唇兰(*Platanthera bifolia*)居群的蜜距较短,而由长喙

的天蛾 *Sphinx ligustri* 传粉的居群则具有较长的蜜距 (Boberg *et al.*, 2014); 再如相较于依赖膜翅目传粉的变色耬斗菜 (*Aquilegia caerulea*) 居群, 更加依赖天蛾传粉的居群具有明显更长的蜜距 (Miller, 1981)。

4.1.2.2 传粉者转变模型 (Pollinator Shift Model)

协同进化并不是长蜜距进化的唯一假说 (Johnson & Anderson, 2010), 另一个合理的解释是, 当植物在进化过程中面临不同传粉者转换时, 蜜距的长度也随之改变, 称之为传粉者转变模型, 由 Grant 和 Grant (1965) 及 Stebbins (1970) 的研究发展而来。在该模型中, 传粉者的转变是由当地传粉者动物群的变化引起的, 这可能由传粉动物生存范围的扩大或物种组成变化导致 (Hilton & Harder, 2006)。在传粉者转变模型中, 传粉者的喙长被认为是相对固定的, 这可能是由于受到了体型大小的限制或其他植物蜜距长度的选择, 植物通过单方面的进化 (one-sided evolution) 适应已存在的传粉者喙长 (Whittall & Hodges, 2007)。当植物传播到新的环境中, 蜜距长度就会变化以适应新的传粉者的喙长。理论上, 传粉者转变为喙明显较短的类群的可能性较小, 因为传粉者在无法获得回报时会选择避开花朵 (Grant & Temeles, 1992; Hodges, 1995)。因此, 该模型预测, 随着时间的推移, 蜜距通常会变得越来越长。

然而, 蜜距退化甚至消失的现象也在许多被子植物类群中出现, 例如兰亚族, 其蜜距的退化与消失也与物种形成相关联 (Cronk *et al.*, 2002; Bateman *et al.*, 2006), 对此有人提出了传粉者转移模型的局限性, 因为其无法解释蜜距的退化与消失 (Hodges, 1995; Whittall & Hodges, 2007)。但与此同时, 也有人认为该模型依然适用, Box (2010) 提出在长喙传粉者大量减少时, 短距植物会迅速多样化, 这样植物可以减少在花部结构和报酬上的投入, 从而被选择保留下来, 也可以促进生殖隔离与物种形成。

总之, 该假说与协同进化假说主要区别在于: 蜜距长度进化是在向新的传粉者转变的过程中迅速发生的, 而不是在一个物种与传粉者协同进化的过程中逐渐发生 (Whittall & Hodges, 2007)。

4.2 微观进化

植物的蜜距在从无到有, 从短到长, 或从有到无等过程中, 宏观层面表现出传粉者的喙长或传粉者类群发生变化等现象; 同时在微观层面也能发现

众多与蜜距演化相关的变化并体现了相应的调节机制。

4.2.1 细胞层面的变化

根据现有的蜜距发育解剖学研究, 蜜距在伸长过程中, 都经历了细胞的分裂和伸长这两个过程, 但是在不同的植物类群, 主要原因可能为其中一个, 例如, 耬斗菜属不同物种间距长的差异主要归因于细胞伸长 (Puzey *et al.*, 2012); 而另外一些类群, 如柳穿鱼属、兰科的 *Platanthera* 和兰亚族等距的长度主要归因于细胞分裂 (Bateman & Sexton, 2008; Box *et al.*, 2008; Cullen *et al.*, 2018)。据此可推测, 不同类群蜜距植物的蜜距起源及演化的分子机制可能不尽相同。

4.2.2 基因层面的调控

对于蜜距长度调控的分子机制, 首先被考虑的是和细胞伸长或分裂相关的基因。例如, 生长素应答因子家族中的 *AqARF6* 和 *AqARF8* 基因是耬斗菜属花瓣蜜距细胞伸长和蜜腺成熟特别需要的 (Zhang *et al.*, 2020), 这些基因可能在不同距长的耬斗菜属植物间存在某种结构或表达上的差异, 或者可能会受到传粉者选择的影响, 从而导致不同耬斗菜属植物蜜距长度的差异。对耬斗菜属植物的研究也指出转录因子 *AqIBL1* 可能抑制蜜距一侧的细胞伸长, 导致蜜距弯曲, 但仍需要进一步的实验验证 (Edwards *et al.*, 2022)。另外, 关于细胞分裂相关的基因方面, 有研究表明 *KNOX* 基因家族通过影响细胞的分裂和生长从而促进柳穿鱼属植物蜜距形成 (Box *et al.*, 2011)。

此外, 非生物因素也可能影响蜜距长度相关基因的表达 (Fernández-Mazuecos *et al.*, 2019)。例如, 对 *Aquilegia coerulea* 研究表明在湿度和温度升高时, 蜜距往往更短 (Brunet & van Etten, 2019), 提示气候条件可能会对蜜距长度产生影响。

总之, 结合不同的新技术、新方法研究蜜距的微观进化是今后的趋势。例如, 首先通过转录组-表达谱分析, 对比有距植物蜜距和其他器官、蜜距不同发育阶段、同属长距/短距/无距植物类群, 筛选与蜜距形成有关的候选基因; 然后通过基因敲除、转基因、基因沉默等方法进行验证。此外, 还可以利用生物信息学技术, 推测蜜距及其相关基因的演变过程, 构建相应的模型, 模拟蜜距的伸长、弯曲等发育过程, 从基因层面揭示距长受到生态影响后的演化模式 (Rebocho *et al.*, 2017; Edwards, 2022)。

5 展望

目前,关于蜜距进化生态学的相关研究主要集中在于堇菜属和兰科某些类群,这些类群的距长和不同传粉者喙长有明显的一一对应关系(Wasserthal, 1997; Whittall & Hodges, 2007; Fernández-Mazuecos *et al.*, 2019);对柳穿鱼属、乌头族、凤仙花科和淫羊藿属也有少量研究(Jabbour & Renner, 2012; Vandeloos *et al.*, 2019; Guo *et al.*, 2022; Xie *et al.*, 2022),而其余大部分蜜距植物的蜜距进化都没有得到很好的研究。并且,关于距长的军备竞赛假说、传粉者转移假说,以及地理镶嵌情况在很多植物类群的适用性还未可知。特别是关于蜜距演化的分子机制还有很多属于研究热点(Box *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2020; Edwards *et al.*, 2022)。为此,我们从宏观和微观两个方面提出未来值得深入研究的科学问题。

宏观方面: (1)盗蜜行为是否引起蜜距的形态改变? 植物是否产生了某些阻止或减少被盗蜜的机制? (2)蜜距在亲缘关系近类群间存在着特征的变异和分化,这些变化的选择压力是否来自传粉类群的差异?

微观方面: (1)蜜距的伸长主要来源于细胞的伸长、分裂,是否由来自传粉者的刺激导致? 还是完全来自自然选择,如来自于繁殖成功方面的影响? (2)蜜距的各个特征,特别是距长变化的分子机制是什么? 相关基因有哪些? (3)来自同一器官,如花瓣的蜜距是否具有更相似的起源和进化机制? (4)蜜距在被子植物中多次起源,在不同目、科、属之间,起源和平行进化的分子机制有何不同?

致谢 感谢中国科学院武汉植物园的叶忠铭和魏能在数据收集和文章构思中给予的帮助。

参考文献

- Almousslem AB, Tilney-Bassett RAE (1989). The inheritance of flower doubleness and nectary spur in *Pelargonium* × *hortorum* Bailey. *Euphytica*, 41, 23-29.
- Antoń S, Kamińska M (2015). Comparative floral spur anatomy and nectar secretion in four representatives of Ranunculaceae. *Protoplasma*, 252, 1587-1601.
- Ayers TJ (1987). Four species from western Mexico new to *Lobelia* (Campanulaceae: Lobelioideae). *Brittonia*, 39, 417-422.
- Ayers TJ (1990). Systematics of *Heterotoma* (Campanulaceae) and the evolution of nectar spurs in the New World

- Lobelioideae. *Systematic Botany*, 15, 296-327.
- Bateman RM, Rudall PJ, James KE (2006). Phylogenetic context, generic affinities and evolutionary origin of the enigmatic Balkan orchid *Gymnadenia frivaldii* Hampe ex Griseb. *Taxon*, 55, 107-118.
- Bateman RM, Sexton R (2008). Is spur length of *Platanthera* species in the British Isles adaptively optimized or an evolutionary red herring? *Watsonia*, 27, 1-22.
- Bell AK, Roberts DL, Hawkins JA, Rudall PJ, Box MS, Bateman RM (2009). Comparative micromorphology of nectariferous and nectarless labellar spurs in selected clades of subtribe Orchidinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 160, 369-387.
- Blaxland K (2004). A new species of *Viola* (Violaceae) from south-west Turkey. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 145, 505-509.
- Boberg E, Alexandersson R, Jonsson M, Maad J, Ågren J, Nilsson LA (2014). Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Annals of Botany*, 113, 267-275.
- Boehm MMA, Jankowski JE, Cronk QCB (2022). Plant-pollinator specialization: origin and measurement of curvature. *The American Naturalist*, 199, 206-222.
- Box MS (2010). *Role of KNOX Genes in the Evolution and Development of Floral Nectar Spurs*. PhD dissertation, University of Cambridge, Cambridge, UK.
- Box MS, Bateman RM, Glover BJ, Rudall PJ (2008). Floral ontogenetic evidence of repeated speciation via paedomorphosis in subtribe Orchidinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 157, 429-454.
- Box MS, Dodsworth S, Rudall PJ, Bateman RM, Glover BJ (2011). Characterization of *Linaria KNOX* genes suggests a role in petal-spur development. *The Plant Journal*, 68, 703-714.
- Bruce EA (1953). Notes on African Pedaliaceae. *Kew Bulletin*, 8, 417-429.
- Brunet J, van Etten ML (2019). The response of floral traits associated with pollinator attraction to environmental changes expected under anthropogenic climate change in high-altitude habitats. *International Journal of Plant Sciences*, 180, 954-964.
- Carmo-Oliveira R, Oliveira PE, Lange de Morretes B (2017). Appendicular origin and structure of the spur of Vochysiaceae flowers. *Acta Botanica Brasilica*, 31, 433-444.
- Chapurlat E, Ågren J, Sletvold N (2015). Spatial variation in pollinator-mediated selection on phenology, floral display and spur length in the orchid *Gymnadenia conopsea*. *New Phytologist*, 208, 1264-1275.
- Chowlu K, Angela N, Rao AN, Vij SP (2012). Two new additions to the orchid flora of Manipur, India. *Kew Bull*, 16, 1.
- Cole TCH, Hilger HH, Stevens P (2019). Angiosperm phylogeny

- poster (APP)—Flowering plant systematics, 2019. *PeerJ Preprints*. DOI: 10.7287/peerj.preprints.2320v6.
- Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA (2002). *Developmental Genetics and Plant Evolution*. CRC Press, Boca Raton.
- Cullen E (2020). *The Evolution and Development of Nectar Spurs*. PhD dissertation, University of Cambridge, Cambridge, UK.
- Cullen E, Fernández-Mazuecos M, Glover BJ (2018). Evolution of nectar spur length in a clade of *Linaria* reflects changes in cell division rather than in cell expansion. *Annals of Botany*, 122, 801-809.
- Dodsworth S (2017). Petal, sepal, or tepal? B-genes and monocot flowers. *Trends in Plant Science*, 22, 8-10.
- Don D (1841). A monograph of the genus *Disporum*. *Transactions of the Linnean Society of London*, 18, 513-524.
- Dransfield J, Comber JB, Smith G (1986). A synopsis of *Corybas* (Orchidaceae) in west Malesia and Asia. *Kew Bulletin*, 41, 575-613.
- Edwards MB, Ballerini ES, Kramer EM (2022). Complex developmental and transcriptional dynamics underlie pollinator-driven evolutionary transitions in nectar spur morphology in *Aquilegia* (columbine). *American Journal of Botany*, 109, 1360-1381.
- Ellis AG, Johnson SD (1999). Do pollinators determine hybridization patterns in sympatric *Satyrion* (Orchidaceae) species? *Plant Systematics and Evolution*, 219, 137-150.
- Endress PK, Matthews ML (2006). Elaborate petals and stamens in eudicots: diversity, function, and evolution. *Organisms Diversity & Evolution*, 6, 257-293.
- Fernández-Mazuecos M, Blanco-Pastor JL, Juan AN, Carnicero P, Forrest A, Alarcón M, Vargas P, Glover BJ (2019). Macroevo-lutionary dynamics of nectar spurs, a key evolutionary innovation. *New Phytologist*, 222, 1123-1138.
- Fleischmann A (2018). *Systematics and Evolution of Lentibulariaceae: II. Genlisea*. Oxford University Press, Oxford.
- Fulton M, Hodges SA (1999). Floral isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266, 2247-2252.
- Graham SA (1990). New species of *Cuphea* section *Melvilla* (Lythraceae) and an annotated key to the section. *Brittonia*, 42, 12-32.
- Grant V, Grant KA (1965). *Flower Pollination in the Phlox Family*. Columbia University Press, New York.
- Grant V, Temeles EJ (1992). Foraging ability of rufous hummingbirds on hummingbird flowers and hawkmoth flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89, 9400-9404.
- Guo MY, Pang XH, Xu YQ, Jiang WJ, Liao BS, Yu JS, Xu J, Song JY, Chen SL (2022). Plastid genome data provide new insights into the phylogeny and evolution of the genus *Epimedium*. *Journal of Advanced Research*, 36, 175-185.
- Hagen KB, Kadereit JW (2003). The diversification of *Halenia* (Gentianaceae): ecological opportunity versus key innovation. *Evolution*, 57, 2507-2518.
- Hilton LD, Harder SC (2006). *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford.
- Hobbhahn N, Johnson SD, Bytner B, Yeung LD, Harder LD (2013). The evolution of floral nectaries in *Disa* (Orchidaceae: Disinae): recapitulation or diversifying innovation? *Annals of Botany*, 112, 1303-1319.
- Hodges SA (1995). The influence of nectar production on hawkmoth behavior, self pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany*, 82, 197-204.
- Hodges SA (1997). Floral nectar spurs and diversification. *International Journal of Plant Sciences*, 158, S81-S88.
- Hodges SA, Arnold ML (1995). Spurring plant diversification: Are floral nectar spurs a key innovation? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 262, 343-348.
- Hodges SA, Fulton M, Yang JY, Whittall JB (2004). Verne Grant and evolutionary studies of *Aquilegia*. *New Phytologist*, 161, 113-120.
- Holmgren NH (1992). Two new species of *Viola* (Violaceae) from the Intermountain West, USA. *Brittonia*, 44, 300-305.
- Hořák D, Janeček Š (2021). A geographical perspective on the relationship between *Impatiens* spur lengths and bill lengths of sunbirds in Afrotropical Mountains. *Ecology and Evolution*, 11, 3120-3129.
- Inouye DW (1980). The terminology of floral larceny. *Ecology*, 61, 1251-1253.
- Irwin RE, Brody AK (1998). Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia*, 116, 519-527.
- Irwin RE, Bronstein JL, Manson JS, Richardson L (2010). Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 271-292.
- Irwin RE, Maloof JE (2002). Variation in nectar robbing over time, space, and species. *Oecologia*, 133, 525-533.
- Jabbour F, Renner SS (2012). Spurs in a spur: perianth evolution in the *Delphinieae* (Ranunculaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 173, 1036-1054.
- Janeček Š, Bartoš M, Njabo KY (2015). Convergent evolution of sunbird pollination systems of *Impatiens* species in tropical Africa and hummingbird systems of the New World. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115, 127-133.
- Janssens SB, Smets EF, Vrijdaghs A (2012). Floral development of *Hydrocera* and *Impatiens* reveals evolutionary trends in

- the most early diverged lineages of the Balsaminaceae. *Annals of Botany*, 109, 1285-1296.
- Johnson SD (1996). Bird pollination in South African species of *Satyrium* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 203, 91-98.
- Johnson SD, Anderson B (2010). Coevolution between food-rewarding flowers and their pollinators. *Evolution*, 3, 32-39.
- Johnson SD, Ellis A, Dötterl S (2007). Specialization for pollination by beetles and wasps: the role of lollipop hairs and fragrance in *Satyrium microrrhynchum* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 94, 47-55.
- Johnson SD, Peter CI, Ellis AG, Boberg E, Botes C, van der Niet T (2011). Diverse pollination systems of the twin-spurred orchid genus *Satyrium* in African grasslands. *Plant Systematics and Evolution*, 292, 95-103.
- Johnson SD, Steiner KE (1997). Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution*, 51, 45-53.
- Kawasaki ML (1992). *Systematics of Erisma* (Vochysiaceae). Wiley Press, Hoboken, USA.
- Kil JH, Park SH, Kim YH, Lee DB (2009). Unrecorded and introduced taxon in Korea: *Cymbalaria muralis* P. Gaetrn. (Scrophulariaceae). *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 39, 120-123.
- Koehler S, Williams NH, Whitten WM, do Carmo E do Amaral M (2002). Phylogeny of the Bifrenaria (Orchidaceae) complex based on morphology and sequence data from nuclear rDNA internal transcribed spacers (ITS) and chloroplast *trnL-trnF* region. *International Journal of Plant Sciences*, 163, 1055-1066.
- Koopman MM, Ayers TJ (2005). Nectar spur evolution in the *Mexican lobelias* (Campanulaceae: Lobelioideae). *American Journal of Botany*, 92, 558-562.
- Kowalkowska A, Margońska H, Kozieradzka-Kiszkurno M (2010). Comparative anatomy of the lip spur and additional lateral sepal spurs in a three-spurred form (f. *fumeauxiana*) of *Anacamptis pyramidalis*. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 52, 13-18.
- Kowalkowska AK, Margońska HB, Kozieradzka-Kiszkurno M, Bohdanowicz J (2012). Studies on the ultrastructure of a three-spurred *fumeauxiana* form of *Anacamptis pyramidalis*. *Plant Systematics and Evolution*, 298, 1025-1035.
- Krishna S, Keasar T (2018). Morphological complexity as a floral signal: from perception by insect pollinators to co-evolutionary implications. *International Journal of Molecular Sciences*, 19, 1681. DOI: 10.3390/ijms19061681.
- Kurzweil H, Manning JC (2005). A synopsis of the genus *Disperis* Sw. (Orchidaceae). *Adansonia*, 27, 155-207.
- Li DF, Yan XC, Lin Y, Wang L, Wang Q (2021). Do flowers removed of either nectar or pollen attract fewer bumblebee pollinators? An experimental test in *Impatiens oxyanthera*. *AoB Plants*, 13, plab029. DOI: 10.1093/aobpla/plab029.
- Li MH, Zhang GQ, Lan SR, Liu ZJ, Consortium CP (2016). A molecular phylogeny of Chinese orchids. *Journal of Systematics and Evolution*, 54, 349-362.
- Li YX, Quan QM, Sun GL (2009). Effect of floral morphology on fruit set in *Epimedium sagittatum* (Berberidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 279, 51-58.
- Louis P, Decraene R, Smets EF (2001). Floral developmental evidence for the systematic relationships of *Tropaeolum* (Tropaeolaceae). *Annals of Botany*, 88, 879-892.
- Lustofin K, Świątek P, Miranda VFO, Płachno BJ (2020). Flower nectar trichome structure of carnivorous plants from the genus butterworts *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae). *Protoplasma*, 257, 245-259.
- Ma WL (2018). *Fine Structure and Morphology of Plants in China*. Higher Education Press, Beijing. [马炜梁 (2018). 中国植物精细解剖. 高等教育出版社, 北京.]
- Macior LW (1970). The pollination ecology of *Dicentra cucullaria*. *American Journal of Botany*, 57, 6-11.
- Macior LW (1975). The pollination ecology of *Delphinium tricornis* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 62, 1009-1016.
- Macior LW (1978). Pollination interactions in sympatric *Dicentra* species. *American Journal of Botany*, 65, 57-62.
- Mack JLK, Davis AR (2015). The relationship between cell division and elongation during development of the nectar-yielding petal spur in *Centranthus ruber* (Valerianaceae). *Annals of Botany*, 115, 641-649.
- Manning JC, Goldblatt P, Forest F (2009). A revision of Fumariaceae (Fumarioideae) in southern Africa, including naturalized taxa. *Bothalia*, 39, 45-65.
- Miller RB (1978). The pollination ecology of *Aquilegia elegantula* and *A. caerulea* (Ranunculaceae) in Colorado. *American Journal of Botany*, 65, 406-414.
- Miller RB (1981). Hawkmoths and the geographic patterns of floral variation in *Aquilegia caerulea*. *Evolution*, 35, 763-774.
- Miller RB, Willard CL (1983). The pollination ecology of *Aquilegia micrantha* (Ranunculaceae) in Colorado. *The Southwestern Naturalist*, 28, 157-164.
- Minelli A (2016). Species diversity vs. morphological disparity in the light of evolutionary developmental biology. *Annals of Botany*, 117, 781-794.
- Newman DA, Thomson JD (2005). Effects of nectar robbing on nectar dynamics and bumblebee foraging strategies in *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). *Oikos*, 110, 309-320.
- Nguyen VC, Averyanov LV, Maisak TV, Nguyen TLT, Nguyen VK, Truong BV (2022). *Gastrochilus pankajkumarii*, (Aeridinae, Epidendroideae, Orchidaceae), a new lithophytic orchid from southern Vietnam. *Taiwania*, 67, 35-39.
- Orellana MR, Rovira AM, Blanché C, Bosch M (2008). Effects

- of local abundance on pollination and reproduction in the narrow endemic endangered species *Delphinium bolosii* (Ranunculaceae). *Orsis*, 23, 027-046.
- Pansarin ER, Pansarin LM, Alves-dos-Santos I (2015). Floral features, pollination biology, and breeding system of *Compartmentia coccinea* (Orchidaceae: Oncidiinae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 217, 57-63.
- Paton A (1997). Classification and species of *Platostoma* and its relationship with *Haumaniastrum* (Labiatae). *Kew Bulletin*, 52, 257-292.
- Peter CI, Johnson SD (2009). Pollination by flower chafer beetles in *Eulophia ensata* and *Eulophia welwitschii* (Orchidaceae). *South African Journal of Botany*, 75, 762-770.
- Plachno BJ, Stpiczyńska M, Adamec L, Miranda VFO, Świątek P (2018). Nectar trichome structure of aquatic bladderworts from the section *Utricularia* (Lentibulariaceae) with observation of flower visitors and pollinators. *Protoplasma*, 255, 1053-1064.
- Puzey JR, Gerbode SJ, Hodges SA, Kramer EM, Mahadevan L (2012). Evolution of spur-length diversity in *Aquilegia* petals is achieved solely through cell-shape anisotropy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 1640-1645.
- Rebocho AB, Southam P, Kennaway JR, Bangham JA, Coen E (2017). Generation of shape complexity through tissue conflict resolution. *Elife*, 6, e20156. DOI: 10.7554/eLife.20156.
- Robertson JL, Wyatt R (1990). Evidence for pollination ecotypes in the yellow-fringed orchid, *Platanthera ciliaris*. *Evolution*, 44, 121-133.
- Rudall PJ, Manning JC, Goldblatt P (2003). Evolution of floral nectaries in Iridaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90, 613-631.
- Rust RW (1979). Pollination of *Impatiens capensis*: pollinators and nectar robbers. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 52, 297-308.
- Shivanna KR (2014). Biotic pollination: How plants achieve conflicting demands of attraction and restriction of potential pollinators//Ramawat KG, Merillon JM, Shivanna KR. *Reproductive Biology of Plants*. CRC Press, Boca Raton.
- Stebbins GL (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 307-326.
- Steiner KE (1996). Chromosome numbers and relationships in tribe Hemimerideae (Scrophulariaceae). *Systematic Botany*, 21, 63-76.
- Steiner KE, Whitehead VB (1988). The association between oil-producing flowers and oil-collecting bees in the Drakensberg of southern Africa. Monogr. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 25, 259-277.
- Steiner KE, Whitehead VB (1990). Pollinator adaptation to oil-secreting flowers—*Rediviva* and *Diascia*. *Evolution*, 44, 1701-1707.
- Stpiczyńska M, Matusiewicz J (2001). Anatomy and ultrastructure of spur nectary of *Gymnadenia conopsea* (L.) Orchidaceae. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 70, 267-272.
- Suddee S, Paton A, Parnell J, Puudjaa P, Keiwbang W, Rueangrua S (2019). Five new species of *Platostoma* (Lamiaceae) from North-Eastern Thailand. *Thai Forest Bulletin (Botany)*, 47, 226-240.
- Suetsugu K, Fukushima S (2014). Bee pollination of the endangered orchid *Calanthe discolor* through a generalized food-deceptive system. *Plant Systematics and Evolution*, 300, 453-459.
- Suetsugu K, Naito RS, Fukushima S, Kawakita A, Kato M (2015). Pollination system and the effect of inflorescence size on fruit set in the deceptive orchid *Cephalanthera falcata*. *Journal of Plant Research*, 128, 585-594.
- Sutton DA (1988). *A Revision of the Tribe Antirrhineae*. Oxford University Press, Oxford.
- Svensson MG, Rydell J, Töve J (1998). Deep flowers for long tongues. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 259-260.
- Szlachetko DL (1995). *Eltroplectris brachycentron* Szlachetko (Orchidaceae), a new orchid species from Bolivia. *Novon*, 5, 375-378.
- Teoh ES (2022). *Orchid Species from Himalaya and Southeast Asia Vol. 3 (R-Z)*. Springer Press, Berlin.
- The Angiosperm Phylogeny Group (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1-20.
- Thompson JN (1999). Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *The American Naturalist*, 153, S1-S14.
- Travers SE, Temeles EJ, Pan I (2003). The relationship between nectar spur curvature in jewelweed (*Impatiens capensis*) and pollen removal by hummingbird pollinators. *Canadian Journal of Botany*, 81, 164-170.
- van der Niet, Jürgens A, Johnson SD (2010). Pollinators, floral morphology and scent chemistry in the southern African orchid genus *Schizochilus*. *South African Journal of Botany*, 76, 726-738.
- Vandelook F, Janssens SB, Gijbels P, Fischer E, van den Ende W, Honnay O, Abrahamczyk S (2019). Nectar traits differ between pollination syndromes in Balsaminaceae. *Annals of Botany*, 124, 269-279.
- Vargas P, Liberal I, Ormosa C, Gómez JM (2017). Flower specialisation: the occluded corolla of snapdragons (*Antirrhinum*) exhibits two pollinator niches of large long-tongued bees. *Plant Biology*, 19, 787-797.

- Venter H, Johannes T (1979). *A Monograph of Monsonia L. (Geraniaceae)*. Springer Press, Berlin.
- Vogel S (1984). The *Diascia* flower and its bee—An oil-based symbiosis in southern Africa. *Acta Botanica Neerlandica*, 33, 509-518.
- Wang Q, Li YX, Pu XZ, Zhu LY, Tang Z, Liu Q (2013). Pollinators and nectar robbers cause directional selection for large spur circle in *Impatiens oxyanthera* (Balsaminaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 299, 1263-1274.
- Wang XY, Tang XX, Tong ZY, Huang SQ (2019). Geographic mosaic theory of coevolution in plant and pollinator interaction: process, evidence, prospect. *Chinese Science Bulletin*, 64, 1702-1710. [王晓月, 汤晓辛, 童泽宇, 黄双全 (2019). 植物与传粉者地理镶嵌的协同演化: 过程、证据与展望. 科学通报, 64, 1702-1710.]
- Waser NM (1988). Comparative pollen and dye transfer by pollinators of *Delphinium nelsonii*. *Functional Ecology*, 2, 41-48.
- Wasserthal LT (1997). The pollinators of the Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. *Botanica Acta*, 110, 343-359.
- Wattana S (2007). The genus *Pomatocalpa* (Orchidaceae) a taxonomic monograph. *Harvard Papers in Botany*, 11, 207-256.
- Weryszko-Chmielewska E, Bożek M (2008). Structure of trichomatous nectaries in flowers of *Lonicera kamtschatica* (Sevast.) Pojark. *Acta Agrobotanica*, 61, 13-26.
- Whittall JB, Hodges SA (2007). Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature*, 447, 706-709.
- Xie SY, Hou XQ, Zhang XH (2022). Are the spurs more complex than other petal types in *Epimedium*? Evidence from development, micromorphology, and nectary structure. *Flora*, 293, 152101. DOI: 10.1016/j.flora.2022.152101.
- Yang ML, Wang LL, Zhang GP, Meng LH, Yang YP, Duan YW (2018). Equipped for migrations across high latitude regions? Reduced spur length and outcrossing rate in a biennial *Halenia elliptica* (Gentianaceae) with mixed mating system along a latitude gradient. *Frontiers in Genetics*, 9, 223. DOI: 10.3389/fgene.2018.00223.
- Young HJ (2008). Selection on spur shape in *Impatiens capensis*. *Oecologia*, 156, 535-543.
- Yousefi N, Zarre S, Heubl G (2016). Molecular phylogeny of the mainly Mediterranean genera *Chaenorhinum*, *Kickxia* and *Nanorrhinum* (Plantaginaceae, tribe Antirrhineae), with focus on taxa in the Flora Iranica region. *Nordic Journal of Botany*, 34, 455-463.
- Zhang R, Min Y, Holappa LD, Walcher-Chevillet CL, Duan XS, Donaldson E, Kong HZ, Kramer EM (2020). A role for the Auxin Response Factors ARF6 and ARF8 homologs in petal spur elongation and nectary maturation in *Aquilegia*. *New Phytologist*, 227, 1392-1405.
- Zhang YW, Wang Y, Guo YH (2006). The effects of nectar robbing on plant reproduction and evolution. *Chinese Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 695-702. [张彦文, 王勇, 郭友好 (2006). 盗蜜行为在植物繁殖生态学中的意义. 植物生态学报, 30, 695-702.]
- Zhao L, Gong JZ, Zhang XH, Liu TQ, Ma X, Ren Y (2016). Floral organogenesis in *Urophysa rockii*, a rediscovered endangered and rare species of Ranunculaceae. *Botany*, 94, 215-224.
- Zou X, Fountain DW, Morgan ER (2001). Anatomical and morphological studies of seed development in *Sandersonia aurantiaca* (Hook.). *South African Journal of Botany*, 67, 183-192.

责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 李 敏

附录I 有蜜距植物名录及其文献来源

Supplement I Catalogue of plants with nectar spur and its documentary sources

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2022.0445-S1.xlsx>

附录II 蜜距植物的传粉者和盗蜜者类群

Supplement II Pollinators and nectar robbers of plants with nectar spur

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2022.0445-S2.xlsx>

附录III 距长的变异系数及相关性计算数据

Supplement III Calculation data for coefficients of variation and correlation of nectar spur length

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2022.0445-S3.xlsx>