

姜科植物研究进展

孔继君^{1,2}, 刘 刚³

(1 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; 2 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3 云南警官学院, 昆明 650223)

摘 要: 姜科植物在种类、外部性状及内部解剖等方面具有高度的复杂性, 其传粉方式也显示出了丰富的多样性。因此, 姜科植物的研究对姜目乃至单子叶植物的系统与进化研究, 都具有十分重要的意义。本文综述了国内外有关姜科植物在分类学、系统学、解剖学、花器官发生学和繁殖生物学等方面的研究和进展, 以期能为该类群的系统研究提供一定的帮助。

关键词: 姜科; 分类学; 种子解剖学; 花器官发生学; 繁殖生物学

中图分类号: Q949.71+8.33 文献标识码: A

Progress in Zingiberaceae Researches

KONG Ji-jun^{1,2}, LIU Gang³

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3 Yunnan Police Officer Academy, Kunming 650223, China)

Abstract: Zingiberaceae plants are highly diverse in species, morphology and anatomic structure as well as in pollination. Thus it is of high importance in phylogenetical and evolution researches of ginger order, even monocotyledons, to study Zingiberaceae plants. The paper summarizes the researches and advances in taxonomy, systematics, anatomy, floral organogenesis and reproduction biology hoping to help the researches of these plants to some extent.

Key words: Zingiberaceae; taxonomy; seed anatomy; floral ontogeny; reproductive biology

姜科是热带、亚热带分布的植物类群, 全世界有 53 属、约 1 377 种, 主要分布于南亚、东南亚和太平洋岛屿, 仅有 1 个属(*Renealmia*) 分布在热带美洲, 有 4 个属(*Aframomum*、*Aulotandra*、*Siphonochilus*、*Renealmia*) 分布在热带非洲^[1]。我国有 20 属、216 种, 主要分布于东南和西南各省区^[2]。

姜科植物的早期研究主要集中在分类学及生态学方面的初步观察。20 世纪以来, 许多科学家开始关注姜科的研究, 并取得了一系列的研究成果, 但是目前对姜科植物各个方面的研究还较少。本文以前人的研究资料为线索, 并结合笔者的工作和研究成

果, 总结了有关姜科植物的分类学、系统学、解剖学、花器官发生学和繁殖生物学等方面的研究进展, 以期能为该类群植物的系统研究提供一定的帮助。

1 研究现状

1.1 分类学研究

姜科的分类学一直是分类学家所关注的问题。Koenig^[3]、Roscoe^[4]、Horaninow^[5]、Petersen^[6]、Baker^[7]、Ridley^[8]和 Valetton^[9]等都曾从事过早期姜科的研究。而最具影响力的要属 Schumann^[10]和 Loesner^[11]的专著, 至今仍有许多学者采用他们的

系统.

早期姜科 的分类系统主要有 3 个, 分别是 Schumann 系统、Holttum 系统和 Burt 系统.

Schumann^[10] 将姜科分为 2 亚科, 3 族. 分别为姜亚科(*Zingiberoideae* K. Schum.) 和闭鞘姜亚科(*Costoideae* K. Schum.), 其中姜亚科又包括 3 族: 姜花族(*Hedychieae* Horan.)、舞花姜族(*Globbeae* Meisn.) 和姜族(*Zingibereae* Meisn.). 但该分类系统属的概念不够明确.

Holttum^[12] 同样分姜科为姜亚科(*Zingiberoideae* K. Schum.) 和闭鞘姜亚科(*Costoideae* K. Schum.), 但他认为姜属侧生退化雄蕊与唇瓣基部合生, 应将其从姜族中分出归入姜花族, 而将原来的姜族更名为山姜族(*Alpinieae* A. Rich.). 这样在 Holttum 系统中姜亚科就包括了舞花姜族(*Globbeae* Meisn.)、姜花族(*Hedychieae* Horan.)、和山姜族(*Alpinieae* A. Rich.). 但由于 Holttum 姜花族里包含了姜科的模式属姜属(*Zingiber*), 按照国际植物命名法规, 应更名为姜族(*Zingibereae* Meisn.). 因此, 其族的命名并不符合命名法规, 但他对姜科植物的形态特征等的描述却较前人更为精确.

Burt^[13] 系统是近年来较为广泛采用的姜科 的分类系统, 他也将姜科分为姜亚科(*Zingiberoideae* K. Schum.) 和闭鞘姜亚科(*Costoideae* K. Schum.). Burt 和 Olatunji^[14] 认为姜属(*Zingiber*) 的侧生退化雄蕊与唇瓣基部合生, 药隔附属体延伸成长喙状包裹住花柱等特征与姜花族不同, 应独立成为一族. 因此, Burt 将姜亚科分为 4 个族, 分别是山姜族(*Alpinieae* A. Rich.)、姜族(*Zingibereae* Meisn.)、姜花族(*Hedychieae* Horan.) 和舞花姜族(*Globbeae* Meisn.).

在早期的姜科分类系统中, 都将闭鞘姜科(*Costaceae* K. Schum.) 归为姜科的一个亚科. 但有很多显著的特征, 例如: 缺乏芳香; 叶呈螺旋状排列^[15]. 这些特征均与姜亚科各族不同. 因此, 现在认为闭鞘姜科(*Costaceae*) 应独立成为一科, 并作为姜科的姐妹群, 而不是作为姜科的一个亚科^[16~18].

尽管分类学运用了大量的形态学的特征来对姜科进行了分类, 但是有很多的特征对于每个族都不是独有的, 而对于所有的分类上的族又不是通用的.

Kress^[19] 等运用 ITS 和 *matK* 等分子系统学的手段对姜科 4 族 41 属 104 个种的植物进行了研究, 发现非洲的 *Siphonochilus* 和加里曼丹的 *Tamijia* 是基部的分支, 并建立了姜科新的分类系统. 这一分类系统将姜科分为 4 亚科和 6 族: Subfamily *Siphonochiloideae* W. J. Kress (Tribe *Siphonochileae* W. J. Kress)、Subfamily *Tamijioideae* W. J. Kress (Tribe *Tamijieae* W. J. Kress)、Subfamily *Alpinioideae* Link (Tribe *Alpinieae* A. Rich.)、Tribe *Riedelieae* W. J. Kress)、Subfamily *Zingiberoideae* Haask. (Tribe *Zingibereae* Meisn.)、Tribe *Globbeae* Meisn.).

1.2 种子解剖学

姜科的种子解剖学研究开始于 19 世纪, 研究资料表明, 姜科植物的种子主要是由假种皮、种皮、外胚乳、胚乳、胚和珠孔区以及合点区组成. 姜科种子的种皮可分为外种皮、中种皮和内种皮; 中种皮可以分为下皮层、半透明细胞层及色素层; 内种皮存在 2 种类型, 即薄壁细胞型和石细胞型; 而珠孔区又具有珠孔领和孔盖的分化, 在某些种类中其珠孔区基部有一种较为特殊的结构, 呈柄状或种阜状; 合点区种皮也可分为外种皮、中种皮和内种皮, 中种皮中分布有种脊维管束, 内种皮出现缺口并且缺口间分布有合点区色素细胞.

早在 1896 年, Humphrey^[20] 就观察了广义姜科 3 属(*Alpinia*、*Alpinia* 和 *Costus*) 代表植物的珠孔领和孔盖, 在姜科植物的种子解剖学的研究领域进行了开拓性的工作. 其后 Mauritzon^[21] 对姜科象牙参属(*Roscoea*)、*Brachychilus* 属及 *Burbridgea* 属, Berger^[22] 对 *Elettaria* 属的珠孔领和孔盖进行了研究. Grotjen 和 Bouman^[23] 观察了闭鞘姜科的植物 *Costus cuspidatus* 的珠孔领和孔盖, 并列表比较了姜目 8 科种子珠孔领和孔盖差异和变化, 并指出了珠孔领和孔盖是姜目多数科种子特征性的结构.

对姜科植物种子解剖学的系统研究主要见于吴七根、廖景平等人, 他们对姜科 4 族中总共有 14 属 60 多种的种子进行深入地研究. 廖景平和吴七根^[24] 在对姜花族的黄花大苞姜(*Caulokanthera coenobialis* (Hance) K. Larsen) 的种子的研究中发现其种子没有假种皮, 珠孔区仅有孔盖而没有珠孔领的分化, 这是姜科植物没有珠孔领类型的首次报道. 在

已研究过的姜科植物中除舞花姜(*Globba racemosa*)的外种皮不是单层表皮细胞而是3~5(6)层细胞的复表皮外^[25],其它3族均由一层壁增厚的表皮细胞构成。且舞花姜的外种皮具表皮毛,而这一特征亦见于姜花族的黄花大苞姜。姜花族、舞花姜族和姜族均为薄壁细胞型,山姜族则为石细胞型,迄今尚未发现例外情况^[26, 27]。在已研究过姜花族植物中,除象牙参(*Roscoea purpurea*)其珠孔区基部为种阜状结构外^[28],其余各种均为柄状结构。而姜属(*Zingiber*)^[29]和舞花姜属(*Globba*)的种子的基部则为种阜状结构。唐源江^[30]等在对距药姜(*Cautleya gracilis*)种子的研究中发现,距药姜是继黄花大苞姜之后,发现的又一不具有假种皮的姜科植物,其珠孔区的结构分化亦不完善。黄花大苞姜和距药姜都是姜花族植物,且两者的种皮都为简单类型。因此推断,姜花族很可能是姜科中一个较为原始的类群。研究还发现,合点在种子纵切面中的位置在不同属或同属不同种存在差异,可能具有一定的分类意义^[31]。

1.3 花器官发生学研究

姜科植物的花在其结构和发育上都较为复杂^[10, 32]。目前,国内外对姜科植物的花器官发生学的研究还较少^[33, 34],已有报道主要集中在姜花族中,Kirchoff^[35]对姜花属的2个种*Hedychium gardnerianum*和*Hedychium coronarium*进行了研究,发现其花器官的发生是以前萼片在等边三角形的顶点上的连续形成起点的。紧接着在萼片的内部,顶点的这3个区域的中心位置出现凹陷,并产生1个花杯,这便是以后雌蕊形成的位置。随着共同原基分化,花瓣和内轮雄蕊群开始形成。共同原基分化之后,远轴面的内轮雄蕊融合形成唇瓣,近轴面的内轮雄蕊则形成可育雄蕊。就这一点上的发育来说,*H. coronarium*花的发育比*H. gardnerianum*稍微提前。然而,前者雄蕊的花粉囊的出现是紧随着共同原基的分化而产生的,而后的花粉囊的形成要稍微迟一点。外轮雄蕊的形成是发生在内轮雄蕊形成的三角形顶点上的。远轴面的外轮雄蕊一形成就发育不全,反之,近轴面的外轮雄蕊形成两花瓣状的退化雄蕊,这2个退化雄蕊在成熟花的唇瓣两侧可以找到。以上的结果表明花器官发生的相对时间是变化的,甚至是在一段很短的发育时期内。Kirchoff^[36]还发现姜花属的另一个种*Scap hochlamys kunstleri*

(Baker) Holttum 其萼片的发生是连续的,但在小花序上的头两朵花是不一致的。这种不一致可能是控制萼片发生的限制因素所造成。在其共同原基分化时,其中心位置形成了一个杯状结构,雌蕊的发生就是在这个杯状结构的边缘区域,且与共同原基的分化几乎是同一时间。*Scap hochlamys kunstleri* (Baker) Holttum 雌蕊的发生在时间上显示出发育差时性,这种差时性的存在比姜科的其它种要产生的早。

此外,Kirchoff^[37]还以Hofmeister规则来解释苞片与萼片的发生。Hofmeister规则是:叶原基的形成总是尽可能地远离枝条的顶端。而这一规则也适用于花原基的形成。姜花的花序是由蝎尾状聚伞形小花序组成,其原基首先于总苞片的腋中产生一个侧生的先出叶和一个顶生花。随着花序原基的发育在先出叶的腋中又产生出新的小花序的原基。在姜花属中萼片的产生是遵循Hofmeister规则的,即在花序原基形成的这个区域上,每一个萼片的形成都满足两个条件:尽可能远离其它的原基;其自身仍属于较大的花原基的一部分。第二个条件表明花原基的形状对于新形成的器官的位置有着重要的影响。这可能是由于姜花属植物的花在部分开花期内是包裹在苞片的腋中的。Kirchoff还观察到姜花属植物的花序在蝎尾状聚伞形小花序形成时是紧紧地包裹在鞘状苞片中的。他认为这些鞘状苞片的存在很有可能影响到了花顶端的形状,进而影响到了花器官的形成。

1.4 细胞学研究

染色体数目可以体现自然进化的进程和方向,为植物进化和系统发育提供有价值的信息。姜科是热带和亚热带的特有植物^[2],根据已报道的文献初步统计^[38~42],国外已进行染色体计数的种类约为20属150种,国内已进行染色体计数的种类约为13属98种;占世界姜科植物50%以上的属和90%的种仍未做细胞学的研究。根据现有资料多倍体广泛存在于姜科的各属中,山姜族内各属的种全为四倍体种(4x),其中茴香砂仁属(*Achasma*)的染色体基数为12(x=12)、山姜属(*Alpinia*)的染色体基数为12(x=12)^[43, 44]、喙花姜属(*Rhynchanthus*)的染色体基数为11(x=11)^[45]、大豆蔻属(*Hornstedtia*)的染色体基数亦为12(x=12)^[46]。目前,姜科的染色体计

数及核型分析方面还有大量的工作有待完成, 以便为姜科植物的研究提供更多更新的细胞学资料。

1.5 花粉形态学

姜科植物由于花粉壁的结构比较特殊, 对醋酸酐硫酸混合液的作用无抵抗力, 不能用常规的醋酸酐法进行制片, 在地层中也很难保存下来, 除了一些专著, 如 Erdtman^[47]、Nair^[48]等有少数记载外, 关于该科花粉形态的研究资料还比较少。Rao^[49]等结合了光学显微镜和扫描电镜对小豆蔻(*Elettaria cardamomum* Maton)和豆蔻属(*Amomum*)的4种3变种的花粉进行了比较研究。Saad^[50]和 Sugaya^[51]也对姜科花粉壁的成层现象及超显微结构作了一些的报道, 但所研究的种类都不多。

我国姜科植物花粉形态的研究也较少, 黄增泉^[52]在《台湾花粉志》中对5属、7种的花粉形态作过描述; 梁元徽^[53]对我国姜科4族、17属、85种、3变种植物的花粉进行了系统性观察, 确定了姜科植物的花粉为无萌发孔型(Type Nonaperturate), 并根据花粉粒的形状、大小及萌发孔的类型和外壁表面纹饰的不同, 又区分为4亚型2组。包括: 光滑亚型(Subtype Psilate), 姜花属(*Hedychium*)、山奈属(*Kaempferia*)、姜黄属(*Curcuma*)、凹唇姜属(*Bosenbergia*)、土田七属(*Stahlianthus*)、黄花大苞姜(*Caulokaempferia coenobialis*)以及茴香砂仁属(*Achasma*)、大豆蔻属(*Hornstedtia*)、喙花姜属(*Rhynchanthus*)、及豆蔻属(*Amomum*)中的部分种类属此类型; 具刺亚型(Subtype Spinate); 脑皱状-负网状(或拟负网状)亚型(Subtype Cerebelloid-areolate), 仅姜属姜组的花粉属此型; 具条纹亚型(Subtype Striate), 姜属囊荷组的花粉及4种未定种的姜属花粉属此亚型。根据花粉粒大小和刺的长短, 具刺亚型又分为2组: 短刺组(Group Short-spinate), 舞花姜属(*Globba*)的花粉属此组; 长刺组(Group Long-spinate), 山姜属(*Alpinia*)、豆蔻属(*Amomum*)、偏穗姜属(*Plagiostachys*)、象牙参属(*Roscoeia*)、距药姜属(*Cautleya*)、拟豆蔻属(*Paramomum*)以及大苞姜(*Caulokaempferia yunnanensis*)、大叶拟姜黄(*Curcumorpha longiflora*)的花粉均属此组。

1.6 繁殖生物学

繁殖是进化的核心, 也是研究任何生物进化问

题的关键^[54]。因此, 植物的繁育系统越来越受到许多生物学家的关注。然而, 对于姜科植物繁殖系统的研究却相对较少, 多为生态学方面的观察和研究^[32, 55~57]。20世纪90年代后, 许多生物学家也开始关注姜科植物繁育系统的研究, 而这些研究也揭示了姜科植物中的一些独特的传粉和繁育机制。

Ippolito 和 Armstrong^[58]观察到生长于澳大利亚昆士兰州的一种大豆蔻属植物 *Hornstedtia scottiana*, 其花序自基部的根茎抽出, 并不利于鸟类为其传粉; 但是其花蜜中富含蔗糖且花冠呈深红色等特征又表现出典型的鸟媒花的特征, 作者观察到共3种蜜雀(*Meliphagidae*)为其传粉。每天黎明花即开放, 蜜雀拜访的高峰在早晨9:00~10:00之间。中午过后, 已被授粉的花其花冠管便会快速伸长并在2~4 h后凋谢, 而未被授粉的花其花冠管则缓慢地伸长, 并将花粉推至柱头所在的位置从而完成自花传粉。作者认为 *Hornstedtia scottiana* 表现出的这一特性是一种独特的延迟自交的机制(delayed selfing mechanism), 并且 *Hornstedtia scottiana* 是自交亲和的但在结果率和种子质量上都表现出显著的近交抑制。

Kato^[59]在马来西亚的沙捞越一带, 对龙脑香混交林林下层植物与其传粉者相互关系进行了研究, 其中包括了姜科的6属9种植物。其中 *Etilingera brevilabris* 和 *Hornstedtia tomentosa* 是由长喙的捕蛛鸟为其传粉的; *Amomum polycarpum* 和 *Bosenbergia* 属的3个种是由小型的蜂类(*Halictidae*)为其传粉的; 而 *Amomum gyrolophos*、*Plagiostachys corydocalyx* 和 *Globba brachyanthera* 则是由无垫蜂为其传粉的。

Saikai^[60]等对加里曼丹龙脑香混交林中的11属29个种的姜科植物的花部形态特征进行了调查, 其中4属8个种是由捕蛛鸟为其传粉, 有7属11个种是由中等大小无垫蜂为其传粉, 其余4属10个种是由体形较小的隧蜂为其传粉。捕蛛鸟传粉的花均具较长的花冠管; 无垫蜂传粉的花则具有比其它种较宽的唇瓣, 可作为传粉者登陆的平台; 隧蜂传粉的花其雌蕊和雄蕊都较其它种小。Saikai等将这些传粉功能群分为3类, 即捕蛛鸟传粉功能群(Spider-hunter-pollinated guild)、无垫蜂传粉功能群(Amegilla-pollinated guild)和隧蜂传粉功能群

(Halictid-pollinated guild), 并与在新热带地区姜目中发现的蜂鸟传粉功能群和 euglossine bee 传粉功能群进行了比较. 经过标准判别式分析, 结果显示了花部形态特征与传粉功能群之间存在着显著的相关性, 并且植物和传粉者之间的相互关系对花部形态的进化有着重要的影响. Sakai^[61] 还在 Sarawak 对 11 属 45 种的姜科植物的生殖物候进行了观测研究, 发现同种个体开花时间存在显著的同步性, 开花时间重叠的种则具有共同的传粉者. 一些蜂类传粉的姜科植物还成为靠花蜜和花粉来维持生存的 traplining bees 的重要取食对象. 崔晓龙^[62, 63] 等对草果 (*Amomum tsao-ko* Crevost et Lemaire) 遗传体系的繁育系统和减数系统进行了初步研究, 首次发现了花和植株的二型性, 并提出了相应的遗传模式.

李庆军^[64~66] 等对山姜属的繁育系统进行了系统性的研究, 发现山姜属植物具有植物性多态现象 (sexual polymorphism), 并将其命名为花柱卷曲性的机制 (flexistily), 它是目前已知的唯一一种同时具有互补型异型花和异型雌雄异熟特征的植物性多态性, 即它们在性功能上同时具有空间上 (异型花) 和时间上 (雌雄异熟) 的二型性的特征, 且这些特征都结合在一个单独的二型性 (上举和下垂) 机制上. 他们观察到山姜属植物都有两种表型的个体: 花柱上举型 (Anaflexistily) 和花柱下垂型 (Cataflexistily), 其差异表现在它们开花过程中行为的不同. 两种表型的花花期都是 12 h, 上午 6:00 左右开放. 花柱下垂型个体的花在刚开放时花药张开, 并有花粉散出, 但此时其柱头却向上反卷, 远离了昆虫的拜访通道, 不能接受昆虫所携带的花粉; 花柱上举型个体的花在开放时其花药并不开裂, 没有花粉散出. 而其柱头却向下弯曲, 位于昆虫的拜访通道上, 因而能够接受拜访昆虫携带的花粉. 两种表型的个体一直保持各自的状态, 大约从中午开始, 两种花型的柱头开始向相反的方向运动: 花柱上举型个体的柱头首先向上卷曲, 当它离开能够接触拜访昆虫的位置后, 其花药才张开, 并有花粉散出; 花柱下垂型个体的柱头则随之向下弯曲, 逐渐进入昆虫的拜访通道, 而此时其花药中花粉已经被上午频繁拜访的昆虫所带走, 不可能再为其自身的柱头授粉. 在同一居群内两种表型的个体的比例为 1:1, 且它们开花的行为是严格同步, 即花柱上举型的花在其同型的其它花的柱

头离开授粉通道之前是决不会张开花药散发花粉的. 山姜属植物正是通过这种独特的柱头反向运动和花粉散发上形成的时间差异, 以及其与授粉者拜访频率的巧妙结合, 组成了一个精巧的行为机制, 两种表型的花分别在上午和下午扮演了不同的性别角色, 使有效的传粉只能在两种表型间发生. 这样不但避免了自花授粉 (autogamy), 而且还避免了同株异花授粉 (geitonogamy) 和同型个体间的授粉, 从而避免了同一基因型内的自交^[67].

刘志秋等^[68] 在对澜沧舞花姜 (*Globba lancangensis*) 的研究中发现, 该种具有雄花及两性花同株的性表达特征, 在其花序上产生雄花及两性花, 每个花序每天仅开少量的花, 且有 50% 的时间仅开雄花或两性花, 在整个种群中形成了一定程度的暂时性的雄花两性花异株现象, 从而增加了异交的可能性. 人工自交与异交下结果率没有差异, 但自交结实率显著低于异交结实率, 这表明其有明显的自交不亲和现象. 澜沧舞花姜有可能通过雄花两性花同株与自交不亲和相结合的机制来共同促进异交.

对于已观察研究过的姜科植物, 其花的寿命都少于 1 d, 一般早晨或中午开放, 并在 24 h 内凋谢^[12, 61, 64~66, 69]. 但高江云^[70] 等在对大叶拟姜黄 (*Curcumorpha longiflora*) 的研究中却发现其花的寿命为 2 d, 并且第 1 天开放的花处于雄性阶段, 而第 2 天的开放花则处于雌性阶段. 大叶拟姜黄花的柱头是隐藏在其花粉囊中的, 当花完全开放的时候, 其花粉囊裂开并散出花粉, 但此时其柱头由于被两个相连的花粉囊包裹住, 因此不可能接受拜访昆虫带来的花粉, 这个时期大叶拟姜黄的花便处于了雄性阶段; 大约傍晚时分, 两个花粉囊开始向上反卷, 此时柱头显露出来, 并开始向下弯曲, 逐渐进入昆虫的拜访通道, 直到第 2 天的晚上花才凋谢, 而这一时期大叶拟姜黄的花则处于了雌性的阶段. 因此, 对于同一朵花而言, 其雄性和雌性没有重叠的阶段, 也就是说传粉只可能发生在不同的花上, 因而有效地避免了自花授粉. 同时, 在自然居群当中, 其个体具有隔日开花的特性, 这一特性配合其雄性先熟的机制, 有效地避免了同株异花授粉的发生, 从而使该物种在居群的水平上呈现出了功能性雌雄异株 (functional dioecy). 大叶拟姜黄通过 2 d 的花期实现了雄性先熟的机制, 这是雄性先熟机制在姜科植物中

的首次发现和报道.

2 展 望

多年来的研究表明姜科植物在其种类、外部形态以及内部解剖等方面具有高度的复杂性, 其传粉方式也显示出了丰富的多样性. 姜科作为姜目中最大的一个科, 其各个方面的研究与该目其它科的研究比起来还相对较少, 而且不断地有新种被发现, 迄今为止姜科的分类依然存在很多争议. 花柱卷曲性这一独特的植物传粉机制以及雄性先熟机制在姜科中发现, 更让我们认识到了姜科植物对于深入

认识和研究被子植物的性系统具有十分显著的意义. 姜科植物花部结构的复杂性和多样性也显示了其可作为揭示单子叶植物花部式样演化, 进而探讨单子叶植物系统进化的理想材料. 因此, 姜科植物的研究对于整个姜目、乃至整个被子植物的系统与进化的研究, 都具有十分重要的意义.

对姜科植物深入和系统的研究还有大量的工作亟待完成, 各相关学科的飞速发展, 将为姜科植物的深入研究开拓新的思路, 而各种新技术和新方法的不断出现, 也将为姜科植物的系统研究提供更大的帮助.

参考文献:

[1] LARSEN K, LOCK J M, MAAS H, MAAS P J M. Zingiberaceae [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1998: 474.

[2] WU D L (吴德邻). Phytogeography of the Zingiberaceae [J]. *Journal of Tropical and Sub-tropical Botany* (热带亚热带植物学报), 1994, **2** (2): 1- 14 (in Chinese).

[3] KOENING J G, RETZIUS A J. Descriptiones monandrarum pro annis 1778 et 1779 [J]. *Obstetrical Botany*, 1783, 3: 45- 76.

[4] ROSCOE W. A new arrangement of the plants of the monandrian class usually called Scitamineae [J]. *Trans Linn Soc.*, 1807, 8: 330- 357.

[5] HORANINOW P F. Prodrum monographiae Scitaminearum [M]. St. Petersburg, 1862.

[6] PETERSEN O G. Die Naturlichen Pflanzenfamilien [M]. Ed 1. Leipzig: Verlag von Wihelem Engelmann, 1888, **2** (6): 10- 30.

[7] BAKER J G. Zingibereae [C]. *Fl Brit Ind.*, 1890, 6: 198- 257.

[8] RIDLEY H N. Zingiberaceae [J]. *J. Straits Setti Roy Asia Soc.*, 1900, 33: 87.

[9] VALETON Th. New notes on the Zingiberaceae of Java and Malaya [J]. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg.*, 1918, 27: 1- 166.

[10] SCHUMANN K. Zingiberaceae [J]. *Pflanzenreich.*, 1904, **20** (4): 46.

[11] LOESENER T. Zingiberaceae. Die Naturlichen Pflanzenfamilien [M]. Leipzig: Verlag von Wihelem Engelmann, 1930: 541- 640.

[12] HOLTUM R E. The Zingiberaceae of Malay Peninsula [J]. *Gard. Bull. Singap.*, 1950, 13: 1- 249.

[13] BURTT B L. General introduction to papers on Zingiberaceae [J]. *Not R B G Edinb.*, 1972, **31** (2): 155- 165.

[14] BURTT B L, OLATUNJI O A. The limits of the tribe Zingibereae [J]. *Not R B G Edinb.*, 1972, **31** (2): 167- 169.

[15] SPECHT K P, KRESS W J, STEVENSON D W, DESALLE R. A molecular phylogeny of Costaceae (Zingiberales) [J]. *Molecular Phylogeny and Evolution.*, 2001, 21: 333- 345.

[16] KRESS W J. The phylogeny and classification of the Zingiberales [J]. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 1990, 77: 698- 721.

[17] KRESS W J. Phylogeny of the Zingiberanae: morphology and molecules [M]. Royal Botanic Gardens, Kew, 1995: 443- 460.

[18] KRESS W J, LARSEN K. *Smithatris*, a new genus of Zingiberaceae from Southeast Asia [J]. *Systematic Botany.*, 2001, 26: 226- 230.

[19] KRESS W J, PRINCE L M, WILLIAMS K J. The phylogeny and a new classification of the gingers (Zingiberaceae): evidence from molecular data [J]. *Amer. J. Bot.*, 2002, **89** (11): 1 682- 1 696.

[20] HUMPHREY J E. The development of the seed in the Scitamineae [J]. *Annals of Botany*, 1896, 37: 1- 40.

[21] MAURITZON J. Samenbau und embryologie Einiger Scitamineen [J]. *Lunds Universitets Arsskrift.*, 1936, 31: 1- 31.

[22] BERGER F. Zur Samen-anatomie der Zingiberazeen - Gattungen *Elettaria*, *Amomum* and *Aframomum* [J]. *Scientia Pharmaceutica*, 1958, **26** (4): 224- 258.

[23] GROOTJEN C J, BOUMAN F. Development of the ovule and seed in *Costus cuspidatus*, with special reference to the formation of the operculum [J]. *Bot. J. Linn Soc.*, 1981, 83: 27- 39.

[24] LIAO J P (廖景平), WU Q G (吴七根). Seed anatomy of the genera *Caulokaempferia* and *Pyrgophyllum* in China and its systematic significance [J]. *Guthuaia* (广西植物), 1996, **16** (3): 209- 215 (in Chinese).

- [25] WU Q G(吴七根), LIAO J P(廖景平). Anatomy and histochemistry of the seeds of *Globba racemosa* [J]. *Guihaia*(广西植物), 1995, **15** (2): 146– 153 (in Chinese).
- [26] LIAO J P(廖景平), WU Q G(吴七根). Anatomy and histochemistry of the seeds of *A momum maximum* [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*(热带亚热带植物学报), 1994, **2** (4): 58– 66 (in Chinese).
- [27] WU Q G(吴七根), LIAO J P(廖景平). Anatomy and histochemistry of seeds of *A momum villosum* [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*(热带亚热带植物学报), 1995, **3** (2): 52– 59 (in Chinese).
- [28] TANG Y J(唐源江), LIAO J P(廖景平). Anatomy and histochemistry of the seeds of *Roscoeia purpurea* [J]. *Buletin of Botanical Research*(植物研究), 2001, **21** (1): 53– 57 (in Chinese).
- [29] WU Q G(吴七根), LIAO J P(廖景平). Anatomy and histochemistry of the seeds of *Zingiber Boehm* [J]. *Acta Bot Boreal–Occident Sin*(西北植物学报), 1995, **15** (1): 32– 39 (in Chinese).
- [30] TANG Y J(唐源江), LIAO J P(廖景平), WU Q G(吴七根). Anatomy and histochemistry of the seeds of *Cautleya gracilis* [J]. *Acta Bot Boreal–Occident Sin*(西北植物学报), 2001, **21** (4): 711– 715 (in Chinese).
- [31] LIAO J P, WU Q G. A preliminary study of the seed anatomy of Zingiberaceae [J]. *Botanical Journal Linnean Society.*, 2000, 134: 287– 300.
- [32] ENDRESS P K. Diversity and evolutionary biology of tropical flower [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1994.
- [33] KIRCHOFF B K. Floral ontogeny and evolution in the ginger group of the Zingiberales [C]. Berlin: Cramer, 1988: 45– 46.
- [34] ENDRESS P K. Major evolutionary traits of monocot flowers [C]. Royal Botanic Gardens, Kew, 1995: 43– 79.
- [35] KIRCHOFF B K. Inflorescence and flower development in the Hedychieae (Zingiberaceae): *H edychium* [J]. *Can. J. Bot.*, 1997, 75: 581– 594.
- [36] KIRCHOFF B K. Inflorescence and flower development in the Hedychieae (Zingiberaceae): *Scap hochlamys kunstleri* (Baker) Holttum [J]. *Int. J. Plant Sci.*, 1998, **159** (2): 261– 274.
- [37] KIRCHOFF B K. Hofmeister's rule and primordium shape: constraints on organ position in *H edychium coronarium* (Zingiberaceae) [C]. Collingwood: CSIRO Publishing, 2000: 75– 83.
- [38] RAGHAVAN T S, VENKATSU BBAN K R. Cytological studies in the family Zingiberaceae with special reference to chromosome number and cytotaxonomy [J]. *Proc. Indian Acad Sci.*, 1943, 17: 118– 132.
- [39] CHAKRAVORTI A K. Multiplication of chromosome numbers in relation to speciation in Zingiberaceae [J]. *Science and Culture.*, 1948, 14: 137– 140.
- [40] SHARMA A K, BHATTACHARYYA N K. Cytology of several members of Zingiberaceae and a study of the inconstancy of their chromosome complement [J]. *Cellule.*, 1959, **59** (3): 229– 345.
- [41] RAM ACHANDRAN K. Chromosome numbers in Zingiberaceae [J]. *Cytologia.*, 1969, 34: 213– 221.
- [42] MAHAUTY H K. A cytological study of the Zingiberales with special reference to their taxonomy [J]. *Cytologia.*, 1970, 35: 13– 49.
- [43] CHEN ZH Y(陈忠毅), CHEN SH ZH(陈升振), HUANG SH F(黄少甫). Preliminary report of chromosome numbers on chinese Zingiberaceae [J]. *Guihaia*(广西植物), 1982, **2** (3): 153– 157 (in Chinese).
- [44] CHEN ZH Y(陈忠毅), CHEN SH ZH(陈升振), HUANG SH F(黄少甫). A report on chromosome numbers on chinese Zingiberaceae (III) [J]. *Acta Botanica Austro Sinica*(中国科学院华南植物所集刊), 1986, 3: 57– 61 (in Chinese).
- [45] CHEN ZH Y(陈忠毅), CHEN SH ZH(陈升振), HUANG X X(黄向旭), HUANG SH F(黄少甫). Report on the chromosome numbers on Chinese species of Zingiberaceae (IV) [J]. *Guihaia*(广西植物), 1987, **7** (1): 39– 44 (in Chinese).
- [46] CHEN ZH Y(陈忠毅), CHEN SH ZH(陈升振), HUANG SH F(黄少甫). Report on the chromosome numbers on chinese species of Zingiberaceae (II) [J]. *Guihaia*(广西植物), 1984, **4** (1): 13– 18 (in Chinese).
- [47] ERDTMAN G. Pollen morphology and plant taxonomy I: Angiosperms [M]. Stockholm and Waltham: Mass, 1952.
- [48] NAIR P K K. Pollen morphology of angiosperms – a historical and phylotenic study [M]. Scholar Publishing House, 1970.
- [49] RAO C K, NJAGUNAIA G R. LM and SEM morphology of pollen of *elettaria maton* and *A momum* Roxb. (Zingiberaceae) [C]. *Journal of Palynology.*, 1983, **19** (1&2): 229– 235.
- [50] SAAD S I. Sporoderm stratification: the "medina" a distinct third layer in the pollen wall [J]. *Pollen et Spores.*, 1963, 5: 2– 38.
- [51] SUGAYA A, IKUSE M. The fine structure of the pollen wall of some Zingiberaceae (1) [J]. *Jap. J. Palynology.*, 1970, 6.
- [52] HUANG T C. Pollen flora of Taiwan [M]. Taipei: Taiwan University Press, 1972.
- [53] LIANG Y H(梁元徽). Pollen morphology of the family Zingiberaceae in China – pollen types and their significance in the taxonomy [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*(植物分类学报), 1988, **26** (4): 265 (in Chinese).
- [54] 张久勇. 植物生活史进化与繁殖生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004: 97– 164.

[55] MULLER F. Kreuzung von Hedychium [J]. *Abh Naturwiss Ver Bremen.* , 1890, 11: 444.

[56] KNUTH P O, APPEL, LOEW E. Handbuch der Blütenbiologie [M]. Leipzig: Engelmann, 1904/ 1905.

[57] VOGEL S. Blütensekrete als akzessorischer Pollenkitt [M]. Vienna: Institut für Botanik, Universität Wien, 1984. 123.

[58] IPPOLITO A , ARMSTRONG J E. Floral biology of *Hornstedtia scottiana* (Zingiberaceae) in a lowland rain forest of Australia [J]. *Biotropica*, 1993, **25**(3): 281– 289.

[59] KATO M. Plant–pollinator interactions in the understorey of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak [J]. *Amer. J. Bot.* , 1996, 83: 732– 743 .

[60] SAKAIS, KATO M, INOUE T. Tree pollination guilds and variation in floral characteristics of Bornean gingers (Zingiberaceae and Costaceae) [J]. *Amer. J. Bot.* , 1999, 86: 646– 658.

[61] SAKAI S. Reproductive phenology of gingers in a lowland mixed dipterocarp forest in Borneo [J]. *J. Trop. Ecol.* , 2000, 16: 337– 354.

[62] CUI X L(崔晓龙), WEI R CH(魏蓉城), HUANG R F(黄瑞复). A preliminary study on the genetic system of *A momum tsao-ko* [J]. *Journal of Yunnan University*(云南大学学报), 1995, **17**(3): 290– 297 (in Chinese) .

[63] WU D L, *et al.* Proceeding of the 2nd Symposium on Family Zingiberaceae [R], 1996: 288– 296.

[64] LI Q J, XU Z F, KRESS W J, XIA Y M, ZHANG L, DENG X B, GAO J Y, BAI Z L. Flexible style that encourages outcrossing [J]. *Nature.* , 2001, 410: 432.

[65] LI Q J(李庆军), XU Z F(许再富), XIA Y M(夏永梅), ZHANG L(张玲), DENG X B(邓晓保), GAO J Y(高江云). Study on the flexistly pollination mechanism in *Alpinia* plants (Zingiberaceae) [J]. *Acta Bot. Sin.*(植物学报), 2001, **43** (4): 364– 369 (in Chinese) .

[66] LI Q J, KRESS W J, XU Z F, XIA Y M, ZHANG L, DENG X B, GAO J Y. Mating system and stigmatic behaviour during flowering of *Alpinia kwangsiensis* (Zingiberaceae) [J]. *Plant System Evo.* , 2002, 232: 123– 132.

[67] ZHANG L(张玲), LI Q J(李庆军). Flexistly and its evolutionary ecological significance [J]. *Acta Phytocologica Sin.*(植物生态学报), 2002, **26** (4): 385– 390 (in Chinese) .

[68] LIU ZH Q(刘志秋), CHEN J(陈进), BAI ZH L(白智林). Reproductive characteristics of *Globba lancangensis* and their evolutionary implications [J]. *Acta Phytocologica Sin.*(植物生态学报), 2004, **28** (1): 1– 8 (in Chinese) .

[69] ZHANG L, LI Q J, DENG X B, REN P Y, GAO J Y . Reproductive biology of *Alpinia blepharocalyx* (Zingiberaceae): another example of flexistly [J]. *Plant System Evo.* , 2003, 241: 67– 76.

[70] GAO J Y, ZHANG L, DENG X B, REN P Y, KONG J J, LI Q J. The floral biology of *Curcumorpha longiflora* (Zingiberaceae): a ginger with two-day flowers [J]. *Amer. J. Bot.* , 2004, **91**(2): 289– 293.