

# 中国姜科花卉

高江云 夏永梅 黄加元 李庆军 编著

科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书是在中国科学院西双版纳热带植物园长期以来对姜科分类、系统进化、传粉生物学、生态学、植物化学和开发利用等方面的大量研究成果的基础上编纂而成的。全书以 170 余幅彩色照片为主,介绍了国产 20 属的有代表性的 95 种(变种)姜科植物,并向读者介绍了姜科植物的相关知识,内容具有较高的系统性和学术价值。

本书适用于植物学、园林园艺学以及相关专业的科研和教学工作者使用,也适用于广大的野生花卉爱好者阅读。

### 图书在版编目(CIP)数据

---

中国姜科花卉/高江云等编著.—北京:科学出版社,2006

ISBN 7-03-016634-5

I. 中… II. 高… III. 姜科-花卉-观赏园艺-中国 IV. S682.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 149700 号

---

责任编辑:霍春雁 / 责任校对:鲁 素

责任印制:钱玉芬 / 封面设计:王 浩

**科 学 出 版 社 出 版**

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

**中 国 科 学 院 印 刷 厂 印 刷**

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2006 年 5 月 第 一 版 开本: B5(720×1000)

2006 年 5 月 第 一 次 印 刷 印张: 9 3/4

印数: 1—1 500 字数: 184 000

**定 价: 120.00 元**

(如有印装质量问题,我社负责调换(科印))

# 序

一提到姜,几乎家喻户晓,老幼皆知,因为它是常用的调味品和常用的药物。然而一般人尚不知道,姜的家族,在科学上称为“科”;有 50 个部落,在科学上称为“属”;有 1500 多个成员,在科学上称为“种”,至于形态各异的“品种”更是无数。姜的家族多是喜温怕冷、喜湿怕干和喜阴怕阳,它们主要聚居在地球上的热带、亚热带森林中。姜的家族中,多数具有重要的经济价值,尤其作为药物和香料,或具较高的观赏价值,是植物界中的“名门旺族”之一,与人类息息相关。

东南亚地区和我国热带、亚热带地区是姜的家族聚居的重要中心,仅我国就有 22 个属 200 多种。地处滇南的西双版纳,是东南亚热带的北缘,分布有热带、亚热带的多种森林类型,具有姜的家族生存与繁衍的良好生态环境,已知的有 17 个属,101 种。建立在滇南热带雨林中的中国科学院西双版纳热带植物园,从 20 世纪 60 年代以来就把分布于热带、亚热带的这一重要分类群作为重要的研究对象,在分类、系统进化、生态学、植物化学、传粉生物学和开发利用等方面进行了长期的研究,也在园中的残存热带雨林中建立了一个面积达 10 亩的野生姜园,对原产我国热带和邻近东南亚国家的 120 余种野生姜科植物进行了迁地保护,若加上栽培的种类,则该园已有姜科植物 200 多种(品种)。

《中国姜科花卉》一书的作者都是该园从事姜科植物研究的中青年科研人员,承担了有关姜科植物的国家、省部级科研课题,取得了丰硕的研究成果,尤其在国际权威杂志 Nature 上发表并命名了山姜植物避免自交的花柱卷曲性 Flexistylis 的新机制,国内外同行知名专家给予了高度评价。《中国姜科花卉》一书的编写,较充分地利用了该园在姜科植物科学研究的丰富积累,也博采群书,图文并茂;该书以国产 20 属有代表性的近 100 种姜科植物为例,系统而通俗地介绍了姜科植物的相关知识,以及姜的家族与人类的互动关系,让人耳目一新,值得一读。



中国科学院西双版纳热带植物园

2005 年 3 月

# 前 言

姜科有着 50 余属、1500 多种,是物种多样性最为丰富的热带植物大科之一。我国虽不是姜科植物的分布中心和种类多样化中心,但仍有 22 属、200 余种。我国是认识和利用姜科植物最早的国家之一,很多姜科植物产品我们都非常熟悉,它们和我们的日常生活息息相关,是常用的中药材、香料、调味品等等。姜科植物种类繁多,不同的种类从植株外形到花、果、叶都呈现出丰富的多样性,这使得不同的种类具有不同的观赏应用价值,但由于种种原因,对姜科植物观赏性状的系统研究和观赏新品种的培育工作开展得较少,所以人们对姜科植物作为观赏花卉知之甚少。

中国科学院西双版纳热带植物园从 20 世纪 60 年代就开始对姜科植物进行引种驯化和收集保存工作,先后建有多个姜科植物的种质资源圃。长期以来,在姜科的分属、系统进化、传粉生物学、生态学、植物化学、开发利用等方面进行了大量的研究,有着丰厚的积累。《中国姜科花卉》一书正是在这些积累的基础上编纂而成的,全书以 170 余幅彩图为主,介绍了国产 20 属的姜科植物 95 种(变种),并穿插文字向读者介绍了姜科植物的相关知识,力求在语言和形式上生动活泼,内容则具有较高的系统性和学术价值。期望通过本书的出版,能使更多读者了解和喜爱姜科植物,加入到姜科植物的研究、保护和开发利用中来。

陈进研究员最早提议编写本书,并始终给予支持,特此致谢;感谢许再富研究员对初稿的仔细审阅,提出大量宝贵建议,并欣然作序;感谢同事任盘宇先生、华南师范大学王英强教授提供部分照片;感谢英国爱丁堡皇家植物园的姜科植物分类学家 Mark Newman 教授对书中大部分种类的名称和图片进行了鉴定和确认;感谢朱华博士对“姜科植物的系统演化与地理分布”内容的审阅;感谢本园学术委员会的各位专家对初稿的审阅,提出宝贵建议,并支持出版;感谢余余平先生在本书出版过程中所作的大量工作。同时感谢英国爱丁堡皇家植物园图书馆提供查阅部分早期文献的便利。

本书是云南省自然科学基金资助项目“国产姜科植物观赏性状评价及优秀观赏种类筛选(2001C0024Q)”的成果之一。部分出版经费由中国科学院西双版纳热带植物园创新经费资助,特此致谢!书中照片除特别注明拍摄者的以外,皆为本书作者所拍摄,其中的部分照片拍摄于西双版纳热带植物园野生姜园。

时间仓促,水平有限,不妥之处,敬请读者批评指正。

编著者

中国科学院西双版纳热带植物园

2005 年 6 月

# 目 录

序

前言

一、认识姜科植物 .....	1
二、姜科植物的形态特征与生物学特性 .....	8
(一) 外部形态特征和生态习性 .....	8
(二) 繁殖生物学特性 .....	14
三、姜科植物的系统演化与地理分布 .....	29
(一) 姜科植物的系统学研究 .....	29
(二) 姜科植物的地理分布 .....	30
四、姜科植物的观赏特性和应用 .....	32
五、中国野生姜科花卉 .....	40
(一) 姜属 <i>Zingiber</i> Boehm . .....	40
(二) 山姜属 <i>Alpinia</i> Roxburgh .....	56
(三) 直唇姜属 <i>Pommereschea</i> Wittmack .....	68
(四) 喙花姜属 <i>Rhynchanthus</i> J . D . Hooker .....	69
(五) 豆蔻属 <i>Amomum</i> Roxburgh .....	70
(六) 拟豆蔻属 <i>Paramomum</i> S . Q . Tong .....	85
(七) 茴香砂仁属 <i>Etilingera</i> Giseke .....	86
(八) 舞花姜属 <i>Globba</i> Linnaeus .....	88
(九) 姜黄属 <i>Curcuma</i> Linnaeus .....	92
(十) 象牙参属 <i>Roscoea</i> Smith .....	100
(十一) 距药姜属 <i>Cautleya</i> J . D . Hooker .....	102
(十二) 拟姜黄属 <i>Curcumorpha</i> A . S . Rao & D . M . Verma .....	104
(十三) 凹唇姜属 <i>Boesenbergia</i> Kuntze .....	105
(十四) 土田七属 <i>Stahlianthus</i> Kuntze .....	107
(十五) 山奈属 <i>Kaempferia</i> Linnaeus .....	108
(十六) 苞叶姜属 <i>Pyrigophyllum</i> (Gagnepain) T . L . Wu & Z . Y . Chen ..	111
(十七) 姜花属 <i>Hedychium</i> J . Kō nig .....	112
(十八) 长果姜属 <i>Siliquamomum</i> Baillon .....	122
(十九) 大苞姜属 <i>Caulokaempferia</i> K . Larsen .....	123



---

(二十) 闭鞘姜属 <i>Costus</i> Linnaeus .....	124
六、姜科植物的栽培管理和繁殖 .....	127
(一) 姜科植物的栽培管理 .....	127
(二) 姜科植物的繁殖方法 .....	128
参考文献 .....	130
附录 世界姜科、闭鞘姜科植物属资料 .....	136
中文名索引 .....	140
拉丁学名索引 .....	143

## 一、认识姜科植物

兰陵美酒郁金香，玉碗盛来琥珀光。  
但使主人能醉客，不知何处是他乡。

我国唐代伟大诗人李白的这首《客中作》描写了他乡作客之乐，表达了对友人待客热情的感激。诗中的“郁金”为古人喜用的一种香草植物，用以浸酒，酒色金黄，香味醇浓。古人应用郁金的历史可追溯到公元前 600 年以前，《诗经》中一首描绘古人祭祀祖先的诗歌中写道：

“厘尔圭瓚，秬鬯一卣。告于文人。  
锡山土田，于周受命，自召祖命”。  
虎拜稽首：“天子万年”。  
虎拜稽首，对扬王休。  
作召公考，天子万寿。  
明明天子，令闻不已。  
矢其文德，恰此四国。

——节录《大雅·江汉》

诗中的“秬”为黑麦，“鬯”指的就是今天的姜科郁金一类的植物。古人用郁金的根状茎和黑麦酿制成酒，酒呈黄色而气味芬芳，称为“黄流”。如在《大雅·旱麓》中有这样的诗句：“瑟彼玉瓚，黄流在中。”意为“黄流”美酒装在祭神的玉壶中，可见古人很早就喜欢用郁金泡酒，并用来祭祀祖先。这可能是世界上最早记载的姜科植物了。古文中所指的郁金，为现今姜科姜黄属 (*Curcuma* L.) 的几种植物，包括郁金 (*C. aromatica*)、姜黄 (*C. longa*)、莪术 (*C. zedoaria*) 等 (图 1-1)。古人除用郁金制作“黄流”外，还常作为香草装点家居，唐代诗人沈佺期的《独不见》中的诗句“卢家少妇郁金香，海燕双栖玳瑁梁”就记载了将郁金作为香草使用的例子。古人还将郁金的根茎用作食物及织物的黄色染料，同时，其根茎具有行气解郁、凉血破瘀、健胃镇痛的功效，在《本草纲目》、《唐本草》、《本草拾遗》中皆有记载，作为一类重要的中药材一直使用至今，姜黄还是咖喱粉的主要原料。

姜科是一个分布于热带、亚热带地区的单子叶植物大科，很多种类具有重要



图 1-1 姜黄 *Curcuma longa* 的块茎

的经济价值，作为重要的中药材、调味品、蔬菜、食用香料、天然色素等应用广泛。我国人民对姜科植物的认识、利用有着很悠久的历史，除上述对郁金的记录外，不同时期不同朝代皆有对不同姜科植物的大量记载和描述。《楚辞》中写到：

采芳洲兮杜若，将以遗兮下女。

时不可兮再得，聊逍遥兮容与。

——节录《九歌·湘君》

诗中的“杜若”在《楚辞》中多次出现，据一些学者的考证和《本草图经》、《本草纲目》等古代医书的描述和解释，“杜若”应是现今姜科山姜属（*Alpinia* Roxb.）的高良姜（*A. officinarum*）一类的植物，如《本草图经》描述的：“杜若苗似山姜，花黄赤，子赤色，大如棘子，中似豆蔻，出峡山、岭南北，正是高良姜，其子乃红蔻也，骚人比之兰、芷”。高良姜植株具香味，其根茎有温胃散寒，消食止痛的功效，是一味重要的中药，同时一些产地居民还喜欢用其鲜嫩的根茎加在食物里调味和煮汤。（图 1-2）山姜属是姜科的一个大属，属内很多植物的名称我们并不陌生，这些植物的根茎或果实具有很高的药用价值，是我们常用的中药材，如南药之一的益智（*A. oxyphylla*），果实具有健脾胃、补心肾、安神等功用，其他我们熟悉的还有红豆蔻（*A. galanga*）、艳山姜（*A.*





图 1-2 市场上出售的用作调味料的红豆蔻 *Alpinia galanga* (左) 和凹唇姜 *Boesenbergia rotunda* (右下) 的块茎

zerumbet)、箭干风 (*A. stachyoides*) 等。在西双版纳地区, 当地少数民族还喜欢采集宽唇山姜 (*A. platytilus*) 的幼嫩花序作为时令蔬菜, 他们把硕大的花序在火上烤熟, 剥去外部的苞片, 蘸以特殊调配的佐料, 食之清香鲜嫩而又带有淡淡的姜科植物特有的麻辣味。山姜属植物的花着生于植株顶端, 许多种类其花瓣质地细腻, 晶莹剔透, 极为美丽, 唐代诗人杜牧就在其著名的七言绝句《赠别》中以二月初的豆蔻花来赞美妙龄少女的娇柔清丽, 诗云:

娉娉袅袅十三余, 豆蔻梢头二月初。  
春风十里扬州路, 卷上珠帘总不如。

诗中的“豆蔻”即为山姜属的红豆蔻, 其花洁白娇嫩、清香宜人(图 1-3)。用“豆蔻”来形容人生最美好的年华也一直沿用至今。

我们最熟悉的姜科植物莫过于日常食用的姜了(图 1-4)。早在 2000 多年前的《礼记》中就有了关于姜的文字记载, 《神农本草经》中有: “干姜, 味辛温。主治胸满咳逆上气, 温中、止血、出汗、逐风湿痹、肠澼下利、生者尤良。久服去臭气, 通神明, 生川谷”; 《本草纲目》中则不仅有对姜的药用价值的记载, 还有栽培方法的介绍; 民间更是有“朝含三片姜, 不用开药方”、“冬吃萝卜



图 1-3 红豆蔻 *Alpinia galanga* 的花 (任盘宇 摄)



图 1-4 市场上出售的生姜

夏吃姜”和“冬有生姜，不怕风霜”之说。可见我国有着极为悠久的人工栽培和食用姜的历史。姜 (*Zingiber officinale*) 又名生姜、干姜，为姜科姜属 (*Zingi-*

*ber* Boehm.) 植物, 属内还有一些植物在我国很早就作为蔬菜。如《楚辞》中这样写道: “掘荃蕙与射干兮, 耘藜藿与囊荷”, 又有“醢豚苦狗, 脍菹莼只”, 这里的“囊荷”和“菹莼”据考证皆为现今的姜属植物囊荷 (*Z. mioga*) 或阳荷 (*Z. striolatum*), 古人常采集其花苞和嫩芽作为蔬菜, 因其具有香味, 古人喜欢用于烹煮猪肉(豚)和狗肉(狗)。在云南、贵州等地, 至今仍把囊荷、阳荷的花苞和嫩芽作为时令蔬菜, 一些地区还有人工栽培。

在我国著名的四大南药槟榔、益智、砂仁、巴戟中, 益智和砂仁皆为姜科植物。砂仁 (*Amomum villosum*) 为姜科豆蔻属 (*Amomum* Roxb.) 植物, 豆蔻属是姜科的一个大属, 有近 200 种植物。砂仁果实具有化湿开胃, 温脾止泻, 理气安胎之功效。砂仁之名最早见于李中立 1612 年编著的《本草原始》, 其后各代医、药书皆有记载。我国是砂仁生产大国, 在南方各省有较长的栽培历史, 其中以广东阳春出产的砂仁品质最佳, 称阳春砂仁。豆蔻属植物草果 (*A. tsao-ko*) (图 1-5), 其果实即为我们日常所用的调味料草果, 白豆蔻 (*A. compactum*) 的果实也是常用的中药材。豆蔻属植物除多数种类的果实皆可药用和作调味品外, 一些种类的幼芽和嫩茎心还可作为蔬菜食用。如滇南一些地区的居民喜食野草果 (*A. koenigii*) 的嫩芽, 而西双版纳地区的傣族一直有栽培九翅砂仁 (*A. maximum*) 的习俗 (图 1-6), 把嫩茎心用来炒食或直接生食, 果实可生食或煮食, 花序也可炒食或烤食, 而用花和果实则可和大米一起煮制成色香味俱佳的米饭。



图 1-5 草果 *Amomum tsao-ko* 的果实是常用的调味品



图 1-6 九翅砂仁 *Amomum maximum* 的果实

姜科植物还是一类重要的观赏花卉，不同类群的姜科植物其观赏价值也不同，有观花的、观叶的、观果的和观赏植株的。在南方庭院中，常用艳山姜、红姜花 (*Hedychium coccineum*)、黄白姜花 (*H. chrysoleucum*)、花叶闭鞘姜 (*Costus amazonicus*)、郁金等作为林下、水边、花坛的布置；作为鲜切花的有红姜 (*Alpinia purpurata*)、瓷玫瑰 (*Etilingera elatior*)、美洲塔姜 (*Costus barbatus*)、姜黄属和姜属的一些种类以及著名的“泰国郁金香”——姜荷花 (*Curcuma alismatifolia*) 等；舞花姜属 (*Globba* L.) 的一些种类则被誉为“跳舞女郎”，是极好的盆栽花卉；作为室内观叶植物的有山奈属 (*Kaempferia* L.) 的一些种类；姜花属 (*Hedychium* J. Koenig) 的一些种类不仅花香浓郁，可提取香精，而且花型极为美丽，似只只彩蝶翩翩起舞，俗称“蝴蝶花”，如白姜花 (*H. coronarium*) 在广东等地区一直是当地居民喜爱的香型鲜切花，黄姜花 (*H. flavum*)、黄白姜花在西双版纳地区是极受傣族少女喜爱的头饰花卉，也在村寨和寺庙中广为栽培 (图 1-7)。

姜科植物大家族包括 50 余个属，有着 1500 多个成员，主要分布在东南亚地区及南太平洋岛屿上，生长在中国的姜科植物有 22 属 200 余种。我国是认识和利用姜科植物最早的国家之一，姜科植物和我们的日常生活息息相关，也必将有更多的人认识和喜爱姜科植物。



图 1-7 傣族少女喜爱把黄姜花或黄白姜花作为头饰花卉 (段其武 摄)

## 二、姜科植物的形态特征与生物学特性

### (一) 外部形态特征和生态习性

姜科植物的花部肉质，结构精巧，用常规标本采集法制作出的标本，花朵经水浸泡后已分不清结构，只有专门从事该科研究的分类学家，在采集的过程中，经过对花的特殊处理，如画下花部的结构，或者用固定液把花制作为浸泡标本，或用照像机拍下解剖的花，才能对花部的结构有清晰的了解。对活植物的观察记录也很重要，如叶排列与根茎走向的角度，柱头的卷曲运动方式，在压制好的干标本中是不易观察到的。在本部分的内容中，主要参考 Holttum (1950)、Larsen等 (1998)、吴德邻 (1981)、童绍全 (1999) 等分类家的研究，并结合我们的研究结果来介绍姜科植物的形态特征。

#### 1. 姜科植物形态特征

姜科植物都为多年生草本，植株通常具有香气。根状茎合轴分枝，通常肉质，匍匐状或块状，有的植株根的末端膨大呈块状，具有芳香味。地上茎短，通常不分枝，随叶鞘形成的直立假茎伸长。叶基生或茎生，通常二行排列，少数螺旋状排列，叶片较大，通常为披针形或椭圆形，有多数致密、平行的羽状脉自突出的中脉斜出，有叶柄或无，具有闭合或不闭合的叶鞘，叶鞘的顶端有明显的叶舌。花单生或组成穗状、总状或圆锥花序，生于具叶的茎上或单独由根状茎抽出，生于花葶上；花两性，通常二侧对称，单生于小苞片内，每个苞片（或称原生苞片）内有几朵具小苞片（或称次生苞片）的花组成的蝎尾状花序，在有的类群中，蝎尾状花序退化至仅有一朵花；花被片 6 枚，2 轮，外轮为萼片，通常合生成管状，顶端三齿裂，有时一侧开裂至基部，内轮花冠状，美丽而柔嫩，基部合生成管状，上部具 3 裂片，通常位于后方的一枚裂片较两侧的为大；退化雄蕊 2 或 4 枚，其中外轮的 2 枚称侧生退化雄蕊，呈花瓣状、齿状或不存在，内轮的 2 枚联合成一唇瓣，常十分显著而美丽，极稀无，发育雄蕊 1 枚，花丝具槽，花药 2 室，具药隔附属体或无；子房下位，3 室，中轴胎座，或 1 室，侧膜胎座，稀为基生胎座（中国不产）；胚珠通常多数，倒生或弯生；花柱 1 枚，丝状，通常经发育雄蕊花丝的槽中由花粉囊之间穿出，柱头漏斗状，具缘毛；子房顶部有 2 枚形状各式的蜜腺或无蜜腺而代之以陷入子房的隔膜腺。果为室背开裂或不规则开裂的蒴果，或肉质不开裂，呈浆果状；种子圆形或有棱角，有假种皮，胚

直，胚乳丰富，白色，坚硬或粉状。

### (1) 根状茎

通常生长在地下，有的种也生长在地表，它是一种营养繁殖器官。有的属如茴香砂仁属 (*Etilingera* Giseke) 的种类，其根状茎都埋于地下，而拟豆蔻属 (*Paramomum* S. Q. Tong)、豆蔻属的某些种类，根状茎则生于地表，并具有强壮的支柱根支撑。根状茎都是合轴的，所有分枝最终都联合到直立茎。在直立茎基部鳞状叶的叶腋内产生芽，这些芽形成新的根状茎，根状茎节上生有的鳞状叶片，称鳞片。姜科大部分属植物的根状茎不作为休眠器官，它们在所有的季节都能生长，只是生长的速度不一样。但是，如姜属、舞花姜属、山奈属、姜花属、姜黄属等属的植物，根状茎肉质，在生长不利的季节，地上部分枯萎并死去后，根状茎作为一种休眠器官保持在地下，来年又可以长出新的植株。具有休眠功能的根状茎，能适应有规律的季节性气候，这些种能侵入到远非湿润与温暖的地带，离开森林的庇护，进入更开阔的地带。

### (2) 具叶茎

直立，顶端弱软而自然弯曲，通常高 1~5 米，少数属有极短的具叶茎，如山奈属，除了在闭鞘姜属 (*Costus* L.) 某些种具分枝茎外，其余所有植物的茎都不分枝。在山姜属及相关属具高大茎秆的植物中，茎秆产生许多呈两列排列的叶片，叶片多少呈水平散开。最低的叶片约在茎秆的 1/3 处，叶片宽而短，最大的叶片大多位于茎秆的中部以上。叶片基部具叶柄，叶柄与叶鞘连接，连接处产生明显片状的叶舌，叶舌有时在叶柄两侧呈耳状，或长或短。叶鞘长，相互间内部套合紧密生长在一起，仅基部为管状，边缘不合生，仅闭鞘姜属具边缘合生的叶鞘。茎秆基部没有叶片，仅被顶端具未发育叶片的叶鞘覆盖。顶端不产生花序的具叶茎称为假茎，它们只产生一系列的同中心叶鞘，内部的叶鞘长而大，不存在真正的茎。在山姜属等具顶生花序的植物中，中心具有真正的茎。而这种茎也完全由柔软的组织形成，起不到机械支撑的作用，支撑作用是由叶鞘提供的。基部的节间相当短，向上生长时逐节增长。偏穗姜属 (*Plagiostachys* Ridley) 植物的花序顶生，但茎比叶鞘短，花序就从叶鞘一侧穿出。在季节性开花的山姜属中，当具叶茎长到最高的时候，花序仍藏在距顶端有一定距离的叶鞘内，直到花的各部分都发育完全，很显然，它等待一个外界因子的刺激来完成它的最后生长阶段并进入花期，这个外界因子就是紧接旱季后的湿季。

与山姜等属相比，闭鞘姜属有四个特征：①叶片轮状排列；②叶鞘管状，边缘合生；③叶柄具关节，并在旱季落叶，叶舌环状并整个包住茎；④具叶茎通常有分枝。

在具矮小植株的属，如山萆属中，具叶茎的结构也与山姜等属一样，只是茎很短，叶片多少直立散开，而不是水平散开，叶柄更长。植株基部的最外层由无

叶片的叶鞘围住，内部是产生叶片的叶鞘，叶片多于2片，无论是叶片大小，还是叶柄长度，从下到上都有一个连续变化。

### (3) 叶片

质地通常较薄，有时肉质或稍粗硬，但从不会是厚肉质或革质。通常具毛，却不是密厚的毛，不同的属中叶片大小不一，大的可达到1米长，小的也不会少于几厘米。有的叶片全部或者部分染有紫红或其他颜色。叶片多少为椭圆形，稀为长宽一致或基部心形。除姜属外，都没有叶枕。在山萆类型中，大多数叶片左右不对称，即中脉两侧的叶片不等宽。在山姜类型中，叶片基部不对称也很明显。在同一枝具叶茎上，不同位置的叶片大小与形状都不一致，为了比较描述的方便，一般都用最大的叶片来进行描述。在姜花族、舞花姜族与姜族中，叶片排列呈两列，并与根状茎平行，而山姜族（除喙花姜属 *Rhynchanthus* J. D. Hooker 和直唇姜属 *Pommereschea* Wittm.）叶片排列与根状茎垂直。

### (4) 花序

顶生或生于具叶茎顶端，或从根茎单独形成无叶且较短的花葶，通常直立，有时向下弯曲或匍匐在地表。花序轴上产生螺旋状排列的苞片，每个苞片内产生一个短的蝎尾状聚伞花序，即在花序轴顶端先生一花，然后顶花下的一侧形成侧枝，继而侧枝的顶端又生一花，其下方再生一侧枝，如此依次开花，有时候这个短花序减少到只有一朵单花。在姜黄属中，蝎尾状聚伞花序的轴极短，以致整个花序都包在苞片中，开花时只见单朵花开放。

### (5) 苞片与小苞片

苞片这个术语用于花序外的主苞片，称为初生苞片（Schumann 1904; Holttum 1950）。在山姜类型中，苞片在花序主轴上螺旋生长，每个苞片内是蝎尾状聚伞花序。每一朵花的基部有一个小苞片，同时下一个侧枝也从这里生出，小苞片也称作次生苞片，有时，蝎尾状聚伞花序减少到只有一朵花。在那些花序生长在近地面，或者钻入地表的物种中，苞片都发育的很好，起到保护柔嫩花芽的作用。在正常的蝎尾状聚伞花序中，第一个小苞片与苞片成直角排列，第二个小苞片与第一个成直角排列，第三个与第二个成直角，依次排列下去。小苞片的形状存在较大差别，有管状、杯状与开裂到基部三种情况，它们之间的差别显得很重要，山姜族主要是管状，姜花族是开裂至基部（非管状）。小苞片管状是原始类型（Holttum, 1950），基于此点，山姜类型中具有管状与杯状小苞片的植物派生出山姜族的某些属，舞花姜族与姜花族的一些属似乎离原始类型较远，来自其他标准的判断也支持这种情况。山姜属及茴香砂仁属一些种的小苞片很大，将整个蝎尾状聚伞花序都包在里面，直到花发育后期快开放时才长出来。

### (6) 花

与其他植物相比，姜科植物的花部结构具明显不变的特征。由于这种保守



性，基于花部特征将科内的类群划分成自然类群是困难的。花部结构产生的形态变异幅度都较小，许多情况下都属于相关类群内的变异，正是由于这个原因，Schumann (1904) 关于属的检索表不尽如人意。

姜科植物的花属于原始的百合类花型，具有3个萼片，3个花瓣，3+3的雄蕊及1个由3个心皮组成的雌蕊。花萼总是联合形成管状，不显眼；花瓣也部分联合形成管状，大多数情况下，它们是花部外面显眼的部分，故看起来很像百合及兰花的花萼；雄蕊部分的变化很大，1个功能雄蕊位于内轮，外轮相邻的两枚雄蕊变为小或大的侧生退化雄蕊，侧生退化雄蕊的位置与状态是无可怀疑的，涉及其余3个雄蕊的情况却存在疑问或不同的观点。唇瓣的结构涉及到这3个雄蕊，它与可育雄蕊对生。关于唇瓣起源的理论，Holtum (1950) 做了全面的总结，主要有以下几种观点：

1) Robert Brown 认为唇瓣起源于1枚外轮雄蕊，2枚内轮雄蕊发育成为蜜腺，但随后相关姜科植物的花及维管组织发育的研究却并不支持这一观点。

2) Lestiboudois 和 Eichler 认为3枚内轮雄蕊中有2枚发育为唇瓣，1枚发育为可育雄蕊；3枚外轮雄蕊，2枚发育为花瓣状的侧生退化雄蕊，另一枚在2枚内轮雄蕊之间起始，但是对于唇瓣的形成并没有显著的贡献，而是起始不久后就停止了生长，最终在发育过程中消失。Rao 等 (1954) 也认为姜科植物远轴面的2枚内轮雄蕊发育为唇瓣，其远轴面的1枚外轮雄蕊却完全被抑制。Kirchoff (1997; 1998)、Kress (2002) 等都赞成这种解释。这也是目前普遍接受的观点(图2-1)。

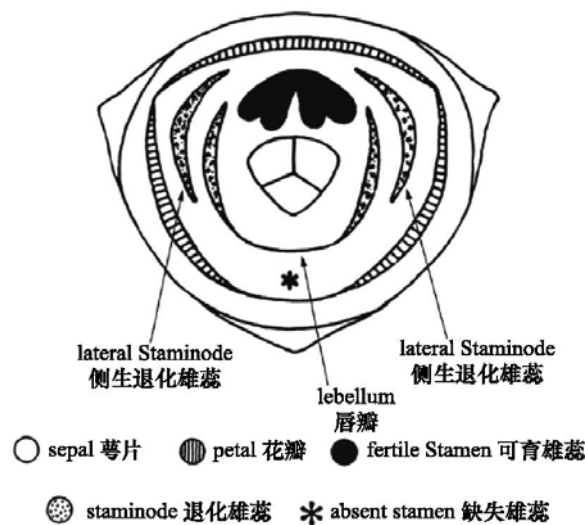


图2-1 姜科花图式 (Kress 2002)

3) Schumann 综合了以上2个观点，认为姜科植物中唇瓣2裂的属（如姜

花属、山奈属), 其唇瓣源自 2 枚内轮雄蕊; 而唇瓣不分裂的属 (如豆蔻属、山姜属), 其唇瓣源自 1 枚外轮雄蕊。

4) Costerus 在对姜科的 *Burbridgea*、姜黄属、豆蔻属、大豆蔻属 (*Hornstedtia* Retzius)、姜花属、山萆属、山姜属 7 个属的维管束进行研究时发现, 唇瓣中间的维管束是 1 枚外轮雄蕊, 因此他认为唇瓣是由 2 枚内轮雄蕊和 1 枚外轮雄蕊发育而来。

此外, 唐源江等 (2002) 提出了姜科植物的花萼既代表了 3 枚萼片, 又包含了缺失的外轮雄蕊; 唇瓣代表了两枚缺失的内轮雄蕊; 而两枚腺体是隔膜变异结构的观点。

姜科植物功能雄蕊的结构很正常, 通常顶端具有药隔附属体, 药隔附属体的形状变化多样, 最普遍的形状是顶端扩展成片状。药隔附属体在有的类群中相当保守, 如豆蔻属; 而在有的类群中, 虽然物种间的关系很近, 有的种有药隔附属体, 有的种却没有, 如在凹唇姜属。所以, 药隔附属体并不是一个令人满意的属的特征, 尽管在有的属或亚属中很有用。

花粉囊基部的附生结构 (或称距) 也许比药隔附属体具有更重要的鉴定价值, 但这个特征在同一个属中也并不总是存在的, 如在姜黄属中, 有的种有距, 有的种无距。雄蕊的一个明显特征是花柱总是位于两个花粉囊之间, 这个特征在整个科中都是这样。

在山姜属与豆蔻属的一些物种中, 存在柱头卷曲性机制 (Cui 等, 1996; Li 等, 2001; 李庆军等, 2001), 具有这种机制的每个物种都有两种表现型: 柱头上举型与柱头下垂型, 当花朵在黎明开放时, 柱头下垂型花的柱头此时位于雄蕊上方, 花药裂开, 花粉开始散发, 处于供粉状态。与此同时, 柱头上举型花的柱头却位于雄蕊下方, 垂向唇瓣, 而花药不开裂, 处于被授粉状态。从中午开始, 柱头上举型花的柱头开始伸长并向上弯曲, 当它运动到不能被访花昆虫蹭到的位置以后, 其花药开始裂开, 花粉散出, 处于供粉状态。柱头下垂型花的柱头运动滞后于柱头上举型花约 1 小时, 并开始下垂进入能被授粉的位置, 而此时是柱头上举型花药开始开裂的时间。通过这种精巧的行为机制, 避免了同一基因型内的自交, 促进不同基因型间的杂交。

#### (7) 子房、果实与种子

子房下位, 三裂形成中轴胎座, 姜科大部分属都是这种类型, 或者单室形成侧膜胎座, 舞花姜属为这种类型, 而在有的属如山萆属中, 隔膜逐渐减少或者消失不见, 胚珠在基部局限成一小簇, 或者形成一个或大或小的柱状胎座, 有时候, 部分隔膜明显与子房基部融合在一起。

果实完全开裂的类型只存在于少数情况下, 这时三个果瓣从顶端裂开并完全散开, 如姜花属、姜属 (裂开的果实仍在苞片中)、象牙参属与舞花姜属。当闭

鞘姜属的果实开裂时，种子团挤裂果皮，而子房顶部没有开裂，因为顶部冠有坚硬的宿存花萼。在大豆蔻属，果实在基部不规则裂开，这时果实仍被宿存花苞片包住。在豆蔻属及其他属中，果实肉质而不开裂，豆蔻属一些果皮薄的种也不开裂，来自两个分子标记 ITS 与 matK 的系统学研究显示，果实的形态特征与属的系统发育有密切关系 (Xia 等, 2004)。姜科的许多种都没有果实结构特征的记载，仍需要进一步的调查研究。

种子具有假种皮，或多或少地包住种子，在闭鞘姜属中，只形成一个垫状物。在姜花属与舞花姜属中，假种皮是很深的撕裂状，而在山姜类群中，只呈浅撕裂状。在山姜类群中，种子被密集地包裹在果皮中，种子间的接触面呈棱角状，种子与果皮的接触面呈圆滑状。在姜花属与姜属中，种子椭圆形或卵形，几乎没有棱角，显然是因为果皮包裹不紧导致的，种子间的缝隙都被具棱角的假种皮填满。种子包含白色淀粉质的胚乳，胚乳包住胚芽。

## 2. 姜科植物的生态习性

热带森林气候最适于姜科植物生长，在森林中，姜科种类丰富，数量也集中，如华山姜 (*Alpinia oblongifolia*)、无毛砂仁 (*Amomum glabrum*) 等，在林中都是成片生长。有的种喜生于林窗空地，如长柄山姜 (*Alpinia kwangsiensis*)、云南草蔻 (*Alpinia blepharocalyx*)、九翅砂仁、紫红砂仁 (*Amomum purpureorubrum*) 等，也在林窗中成片生长。生长于热带森林中的姜科植物大多为常绿植物，不具肉质根状茎，冬季地上部分不会枯死。而具肉质根状茎的种类，却可以走出热带森林，扩展至温度更低的亚热带次生林中，如多毛姜 (*Zingiber densissimum*)、海南三七 (*Kaempferia rotunda*)、广西莪术 (*Curcuma kwangsiensis*) 等生于针阔混交林下。另一类具肉质茎的姜黄属植物，甚至能生长于完全没有遮荫的旷地中，并成片生长。这些具肉质根状茎的物种，在冬季地上部分全部枯死，只留下生于地表下的根状茎，在来年的春天或长出新苗，或长出幼嫩的花序。喙花姜 (*Rhynchanthus beesianus*)、唇凸姜花 (*Hedychium convexum*) 等也具有肉质根状茎，它们附生于树桩上、岩石上有腐殖土积集的地方。直唇姜 (*Pommereschea lackneri*) 只能生长在石灰岩山地石缝中有积土的地方，我们的多次引种表明，气温与土质是它生存必备的两个基本条件。姜科植物广泛分布于热带、亚热带地区，生境从森林到旷地，却没有生长于干旱地带的植物。

## 3. 姜科植物生物学特性

姜科植物的分布从热带到亚热带到温带地区，跨度很大，在这些气候带的交接处，物种发生了强烈的分化，这种情况体现在两个方面，存在广泛的杂交类群

以及染色体的多样性。在姜花属中,大多数物种几乎是自交不育,在自然状态下,杂交类群普遍存在,体现在形态特征上是花部特征的连续性,这给分类学工作带来了困难,不易确定物种界限。Mahanty (1970) 认为姜科植物的染色体数为 12 和 11 (也许是姜目的基数),其中,姜花族的染色体基数最复杂,  $n = 10, 11, 12, 13, 14, 17, 21$  和 25; 其次为舞花姜族,  $n = 8$  和 10。山姜族的染色体基数较稳定,  $n = 12$  和 11。姜属的染色体基数为 11, 且几乎全是二倍体,姜科植物中普遍存在三倍体、四倍体与五倍体 (Larsen 等, 1998), 而多倍体的演化也是物种形成的一条途径。在闭鞘姜 (*Costus speciosus*) 中,染色体数也有 13、18、27、36 和 72 五种形式。

#### 4. 姜科植物濒危物种

姜科植物在中国列有三个珍稀濒危物种,都分布于云南省,属于省级二级保护植物:茴香砂仁 (*Etilingera yunnanensis*) 分布于西双版纳的景洪与勐腊地区;长果姜 (*Siliquamomum tonkinense*) 分布于屏边、马关、河口、勐海地区,也分布于越南北部的东京地区;拟豆蔻 (*Paramomum petaloideum*) 分布于西双版纳的勐腊与勐海地区。由于这三个物种有限的个体数量与局限的分布区而被列为珍稀濒危植物,至于是什么原因导致了这些物种的濒危,目前还没有进一步的研究。

## (二) 繁殖生物学特性

长期以来,对姜科植物传粉生物学的研究相对较少,很多相关知识都来自于分类学、生态学等方面的初步观察和研究 (Endress, 1994; Larsen 等, 1998), 但最近几年来在传粉生物学方面的一系列研究工作 (Classen, 1987; Ippolito and Armstrong, 1993; Kato 等, 1993; Cui 等, 1996; Kato, 1996; Sakai 等, 1999; Sakai, 2000; Li 等, 2001; 李庆军等, 2001; Gao 等, 2004; Wang 等, 2005), 使我们对姜科植物有了更深入的认识。高江云等 (2005) 系统地回顾和总结了有关姜科植物繁育系统和传粉生物学方面的研究,认为姜科植物具有极其多样的传粉和繁育系统,是研究植物传粉和繁育系统进化的理想植物类群。

### 1. 姜科植物的花部特征和访花动物的多样性

植物的花部特征与传粉者行为、传粉机制和植物适合度有着紧密的关系,花部特征与传粉者的相互影响、相互作用被认为是被子植物花进化的重要推动力,即花部特征是由传粉者来塑造的 (Stebbins, 1974; 黄双全, 郭友好, 2000)。

姜科植物的花通常组成聚伞圆锥花序，顶生或从根茎抽出。花常两侧对称，也有一些属具有不对称的花，如姜花属、山奈属。花具有苞片或小苞片，有的苞片相对于花瓣而言巨大而艳丽，替代花瓣起着吸引传粉者的作用（图 2-2），如姜黄属，茴香砂仁属等；有些植物的苞片内含有液体，起到保护花蕾和幼果的作用（图 2-3）。在一些属中，花序半埋于地下，如 *Achasma* 属，小豆蔻属（*Elettariopsis* Baker），茴香砂仁属和 *Siphonochilus* 属（Holttum, 1950; Gordon-Gray 等, 1989）；在一些极端的例子中，花冠管和子房都埋于地面下，只有开花时花的延伸部分才露出于地面之上（Holttum, 1950）。



图 2-2 姜黄属植物其花序上部巨大而艳丽的不育苞片可替代花瓣起着吸引传粉者的作用，而可育花位于花序下部



图 2-3 多毛姜 (*Zingiber densissimum*) 苞片内含有黏液，起到保护花蕾和幼果的作用 (任盘宇 摄)

姜科植物的花有 6 枚花被片，外轮 3 个萼片合生形成管状，内轮花冠管常较细长。雄蕊 6 枚变异极大，一般认为只有 1 枚发育成可育雄蕊，其他 5 枚中的 2 枚变为形状不一的侧生退化雄蕊，2 枚融合发育为花瓣状的唇瓣，另外 1 枚消失 (Kress 等, 2002)；雄蕊和唇瓣合生在一起，在基部形成管状或杯状的花冠管。唇瓣的游离部分有的相对较大而延展，有利于传粉昆虫的“登陆” (Sakai 等, 1999；李庆军等, 2001)，如山姜属和舞花姜属；有的较小，如豆蔻属；此外，大豆蔻属的隔膜也参与到了花冠管的形成，其花冠管可长达 6~7cm，如 *Hornstedtia incana* (Smith, 1985)。

花药由 2 个花粉囊组成，一些属中有显著的药隔附属体。姜花属的植物在每一个花粉囊的侧面有一层具有分泌功能的毛，能分泌一种胶液来覆盖花粉，使花粉能粘到传粉的鳞翅类昆虫的翅膀上 (Vogel, 1984) (图 2-4)。和强壮的雄蕊相反，姜科植物中空的花柱纤细而柔弱，常发育于雄蕊花丝的夹槽中，从花药室之间穿出，因而柱头总是暴露在花药之上。子房为 3 室中轴胎座或 1 室侧膜胎座。子房顶部具 2 枚形状各式的上位腺体。

不同类群的姜科植物其传粉者也各不相同。Knuth 等 (1904) 观察到天蛾给花为白色且有浓香的姜花 (*Hedychium coronarium*) 传粉，而红姜花 (*H. coccineum*) 的传粉者为蝴蝶；山姜属的 *Aplinia speciosa* 是较大的蜂类 (*Euglossines*, *Centris*, *Bombus*) 传粉 (Müller, 1888)；毛瓣山姜 (*A. malaccensis*) 和 *A.*



图 2-4 姜花属植物的花粉为胶液覆盖，使花粉能黏到传粉的鳞翅目昆虫的翅膀上

*hookeriana* 的传粉者为木蜂 (Porsch, 1924; van der Pijl, 1954); 长柄山姜 (*A. kwangsiensis*) 的传粉者为大木蜂 (*Xylocopa magnifica*)、圆柄木蜂 (*X. tenuiscapa*) (李庆军等, 2001; Li 等, 2002) 和一种捕蛛鸟 (*Arachnothera* sp.) (Li 等, 未发表资料); 云南草蔻 (*A. blepharocalyx*) 的传粉者为两种木蜂和 *Apiscerana cerana* (Zhang 等, 2003)。草果 (*Amomum tsao-ko*) 的传粉者为熊蜂 (Cui 等, 1996)。Müller (1931) 根据舞花姜属植物的花部结构推测蝴蝶应该是其传粉者, 而在西双版纳, 澜沧舞花姜 (*Globba lancangensis*) 的主要传粉者是排蜂 (*Megapis dorstata*) 和黄绿彩带蜂 (*Nomia strigata*) (刘志秋等, 2004)。Maas (1977) 描述了 *Renealmia* 属中两种类型的植物, 一类具有管状的花、微红的苞片和丰富的花蜜, 为蜂鸟传粉; 另一类其花的唇瓣由一个管状物和水平方向扩展的翼组成, 通常苞片绿色, 蜜腺发育不完全, 为蜂类传粉。而大豆蔻属的植物则是蜜雀传粉 (Ippolito & Armstrong, 1993)。Schumann (1904) 认为蜂类也可能是其他一些具有基生花序的属的传粉者, 如茴香砂仁属、小豆蔻属和 *Geostachys* 属。Kato (1996) 在马来西亚的 Sarawak 发现 *Arachnothera longirostra* 和 *A. robusta* 这两种长喙的捕蛛鸟是具有长花冠管的 *Etilingera breviflavis* 和 *Hornstedtia tomentosa* 的传粉者, 它们的花序皆为基生的红色花序; 小型的蜂类 (*Halictidae*) 给豆蔻属的 *Amomum polycarpum* 和凹唇姜属

(*Boesenbergia* Kuntze) 的 3 个种传粉；而中等体形的两种无垫蜂 (*Amegilla*) 则是豆蔻属的 *Amomum gyrolophos*、偏穗姜属的 *Plagiostachys crocydocalyx* 和舞花姜属的 *Globba brachyanthera* 的传粉者。我们观察到一种太阳鸟访问喙花姜 (*Rhynchanthus beesianus*) (Li 等, 未发表资料), 其每个花序具 15~20 朵排列紧密的花, 花的花序上向同一侧开放, 花的小苞片鲜红色, 其花丝舟状, 基部形成一适合于鸟喙的槽, 两侧有两条深紫色的蜜导 (图 2-5)。



图 2-5 喙花姜 (*Rhynchanthus beesianus*) 的花具有适宜于鸟传粉的综合特征

Sakai 等 (1999) 系统地对 Borneo 的 11 属的 29 种姜科植物的花部形态特征和传粉者的相互关系进行了研究, 将其归纳为 3 个传粉功能群 (pollination guilds)。即捕蛛鸟传粉功能群 (spiderhunter-pollinated guild), 两种捕蛛鸟 *Arachnothera longirostra* 和 *A. robusta* 为主要传粉者, 4 个属中的 8 种植物属于这一功能群: *Amomum roseisquamosum*, *Etilingera* aff. *brevilabris*, *Et.* aff. *metriocheilos*, *Et. punicea*, *Hornstedtia reticulata*, *H. leonurus*, *H.* aff. *minor*, *Plagiostachys strobilifera*, 这些植物的花都具有较长的花冠管 (>31mm)、大花药 (6~16mm), 但花丝的游离部分却较短 (1.7~3.0mm), 花一般粉红或红色, 有时具黄色或白色的蜜导; 无垫蜂传粉功能群 (*Amegilla*-pollinated guild), 中等体型的两种无垫蜂 *Amegilla insularis* 和 *A. pendleburyi* 为主要传粉者, 7 个属的 11 种植物属于此功能群: *Costus speciosus*, *C. globosus*, *Alpinia glabra*, *Globba brachyanthera*, *Amomum calyptratum*, *A. gyrolophos*,



*A. oliganthum*, *Elettariopsis* sp., *Plagiostachys crocydocalyx*, *P.* sp., *Zingiber longipedunculatum*, 通常它们的花唇瓣较宽大, 可作为传粉者登陆的平台, 花一般为橘黄色或白色, 极少有红色; 隧蜂传粉功能群 (*Halictid*-pollinated guild), 体形较小的 4 种隧蜂 (3 种 *Nomia* sp. 和 *Thrinchostoma afaeciatum*) 为传粉者, 4 属 10 种姜科植物属于此功能群: *Boesenbergia gracilipes*, *B.* aff. *variegata*, *B. grandifolia*, *Elettaria longituba*, *Elettariopsis* aff. *kerbyi*, *Elettariopsis* sp., *Amomum coriaceum*, *A. durum*, *A. polycarpum*, *A. somniculosum*, 这些种类雌蕊和雄蕊都相对较小, 花冠管的入口处不紧闭, 花序不高于地面 30cm, 大部分种类的花为白色且唇瓣上有黄色和红色的斑点或条纹。Sakai 等的研究再次证明了花部特征和传粉功能群之间有显著的相关性, 同时植物和传粉者之间的相互关系在花形态的进化中起着重要作用。

闭鞘姜属植物的花和其他姜科植物不同之处在于其 5 枚退化雄蕊联合形成了一个宽大的唇瓣 (Costerus, 1916; Troll, 1928) (图 2-6)。花部的比例变化较大, 那些有狭窄、厚壁的花冠管, 唇瓣黄色、橘黄色或红色的种类, 为蜂鸟传粉 (*Costus* sect. *Ornithophilus*) (Stiles, 1978); 另一些种类的花冠管则短而宽, 唇瓣更扁平, 白至黄色, 且常有红色条纹, 是蜂类传粉 (*Costus* sect. *Costus*) (Maas, 1972, 1977)。 *Costus mallortieanus* 属于中间类型, 为蜂鸟和长舌蜂



图 2-6 闭鞘姜属植物具有显著宽大的唇瓣

(euglossine bee) 传粉; *Dimerocostus* 属也是长舌蜂传粉 (Vogel, 1966)。在东半球的热带地区, 闭鞘姜属主要由木蜂传粉 (van der Pijl, 1954)。对于 *Costus woodsonii* 和其他的一些种类, 其厚厚的苞片具有保护花蕾和幼果的作用, 苞片也能产生蜜液吸引蚂蚁来防止其他动物对花序的侵食 (Schemske, 1980)。在中美洲的巴拿马, 闭鞘姜属的 3 个种被发现同时具有自交亲和与近交衰退的特性, 然而其每天只开一朵花的特性及长舌蜂传粉暗示它们具有较高的异交可能性 (Schemske, 1983)。Schemske (1981) 还发现闭鞘姜属的 2 个种 *C. allenii* 和 *C. laevis* 具有相同的花部特征、并且分布在同一地区、花期同步、传粉者也相同, 但两个种之间的杂交却强烈的不亲和, 这说明了其适应的趋同性是由于分享相同传粉者而产生的。

## 2. 姜科植物的性表达方式的多样性

花作为被子植物的繁殖器官, 在形态结构上展示了高度的多样性, 雌雄两性的表达也多种多样 (Geber 等, 1999; 黄双全和郭友好, 2000; Barrett, 2002)。在有花植物中, 绝大多数是两性花植物 (hermaphroditism), 但雌雄两性器官表达的不同组合在植物中皆有发现, 包括雌雄同株 (monoecy)、雌雄异株 (dioecy)、雄花两性花同株 (andromonoecy)、雌花两性花同株 (gynomonoecy)、雄花两性花异株 (androdioecy)、雌花两性花异株 (gynodioecy)、三性花同株 (trimonoecy)、三性花异株 (trioecy) (黄双全, 郭友好, 2000)。而在两性花植物中, 雌雄两性器官通过多种形式的空间上的分离 (雌雄异位 herkogamy)、成熟时间的不同 (雌雄异熟 dichogamy) 以及生理上的机制 (自交不亲和 Self-incompatibility) 来达到雌、雄两性分离的现象也非常普遍 (Lloyd and Webb, 1986; Webb and Lloyd, 1986; Uyenoyama, 2000)。为什么植物进化出如此多样的性表达方式只是为了达到最基本的目的——交配成功? 两性分离的可能进化途径和选择压力是什么? 这些都是尚未有确切答案而进化生物学家十分感兴趣的问题 (Barrett, 2002)。在姜科植物中, 包含了多种性表达方式, 使其成为研究这些问题的理想植物类群。

姜科植物大多数种类为两性花植物。但早在 1904 年 Schumann 在对山奈属的 *Kaempferia natalensis* 的标本进行鉴定时, 认为这个种可能是雌雄异株植物, 但他没有能发现雄性花。Wood & Franks (1911) 把产于非洲及马达加斯加的一类姜科植物成立为一个新属 *Siphonochilus*, 并观察到雌花和两性花, 即雌花两性花异株。在山姜属的 *Dieramalpinia* 亚属中的两个组 *Myriocrater* 和 *Eubracteata* 的植物, 其蝎尾状聚伞花序下部的花为两性花, 其余的花则为功能上的雄性花, 在 *Myriocrater* 组中, 只有下部的第一朵花 (很少第二朵) 是两性花, 而在 *Eubracteata* 组中, 花序的下部或多或少都能结实 (Burt and Smith, 1972; Smith,

1977; 1989; 1990)。Sakai & Nagamasu (1998) 在对马来西亚婆罗洲的姜科植物的研究中发现豆蔻属的 *Amomum polycarpum* 是雄花两性花同株，其植株的大部分花序上都具有 2 种类型的花，一种类型的花其子房较大，并有可育的花药，子房能发育成果实，是两性花，而另一种类型的花子房较小，虽然也有退化的胚珠，但从不产生果实，只具有雄性功能。刘志秋等 (2004) 观察到澜沧舞花姜 (*Globba lancangensis*) 具有雄花及两性花同株的性表达特征，雄花及两性花的花粉在中午 12:00 以前活力很高，之后雄花的花粉活力急剧下降，而两性花的花粉到 16:00 仍有萌发能力；同时，澜沧舞花姜在花序上产生雄花及两性花，每个花序每天仅开少量的花，其中 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。

姜科的两性花植物中，在豆蔻属的栽培植物草果 (*Amomum tsao-ko*) (Cui 等, 1996) 和山姜属 (Li 等, 2001; 李庆军, 2001) 中都分别发现了一种独特的性多态现象 (sexual polymorphism), Li 等 (2001; 2002) 将其命名为花柱卷曲性 (flexistyly), 其种群具有两种表型的个体: 花柱下垂型 (cataflexistyly) (图 2-7A) 和花柱上举型 (anaflexistyly) (图 2-7B), 两种表型的花都是早晨 6 点左右开放, 傍晚凋谢。花柱下垂型的花在开放时花药随之裂开、散粉, 此时柱头却反卷于花药之上, 远离被昆虫授粉的位置, 花处于雄性阶段 (图 2-8A); 到了中午时柱头开始向下运动, 到达授粉的位置, 此时由于上午昆虫的频繁访问, 其花药已没有花粉了, 花处于雌性阶段 (图 2-8B)。花柱上举型却与之相反, 其花在开放时花药并不裂开, 柱头却位于被授粉的位置, 花处于雌性阶段

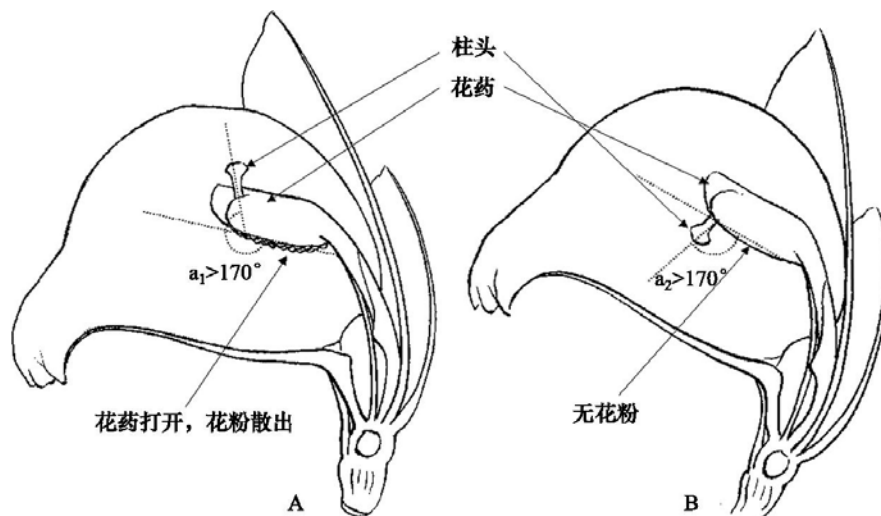


图 2-7 花柱下垂型 (cataflexistyly) 和花柱上举型 (anaflexistyly) 的花在不同性阶段花药状态和柱头位置示意图 (引自 Li 等, 2002)

A. 花柱下垂型花上午状态和花柱上举型花下午状态 B. 花柱上举型花上午状态和花柱下垂型花下午状态



图 2-8 姜科两性花的性多态现象

A. 花柱下垂型的花在上午扮演“雄性”角色，散发花粉 B. 花柱下垂型的花在下午扮演“雌性”角色，接受花粉 C. 花柱上举型的花在上午扮演“雌性”角色，接受花粉 D. 花柱上举型的花在下午扮演“雄性”角色，散发花粉

(图 2-8C), 中午时柱头开始向上运动, 最后反卷于花药之上, 随后花药才开裂、散粉, 花处于雄性阶段 (图 2-8D); 这两种表型的个体在自然种群中的比例为 1:1, 且开花也是同步的 (Li 等, 2001; 2002)。花柱卷曲性机制在功能上类似于异型雌雄异熟 (heterodichogamy) (Renner, 2001; Barrett, 2002), 但它却是通过主动的行为机制——柱头的运动来实现雌、雄结构的分开, 这使不同的表型在时间和空间上柱头和花药分别处于互惠的位置 (张玲, 李庆军, 2002)。

姜科植物多为自交亲和 (self-compatible) 的, 但姜花属也有种类报道为自交不亲和 (Holttum, 1950)。其中, 小毛姜花 (*Hedychium villosum* var. *tenuiflorum*) 为完全自交不亲和 (Gao 等, 未发表资料); 刘志秋等 (2004) 在对澜沧舞花姜的研究中发现, 其人工自交与异交下结果率没有差异, 但自交结籽率显著低于异交结籽率, 该作者认为澜沧舞花姜有明显的自交不亲和现象。

我们在对大叶拟姜黄 (*Curcumorpha longiflora*) 的研究中, 发现其为雄性先熟, 同时在自然种群中, 有一种特殊的开花机制配合其雄性先熟, 从而有效地促进了异交 (Gao 等, 2004)。与大多数单花仅开 1 天的姜科植物不同, 大叶拟姜黄的单花具有 2 天的花期, 第一天, 花在凌晨 5:00 左右完全开放, 花药也随之裂开、散粉, 此时柱头却包藏在 2 个花粉囊的底部, 并不暴露出来, 这一阶段持续约 15 小时, 为雄性阶段 (图 2-9); 到了当天傍晚 (18:00~19:00), 2 个花粉囊开始向上反卷, 暴露出柱头, 柱头慢慢向下弯垂, 在午夜时到达可被授粉的位置, 并分泌大量萌发液, 花朵进入雌性阶段 (图 2-10), 持续到第二天傍晚花朵凋谢。对于同一朵花而言, 其雄性和雌性没有重叠的阶段, 因此有效地防止了自花授粉 (autogamy) 的发生。更为奇妙的是, 野生条件下大多数个体每一植株上的花序隔一天才开一朵花, 使得该物种在居群水平上呈现出功能性雌雄异株 (functional dioecy), 几乎完全避免了同株异花授粉 (geitonogamy) 的发生 (Gao 等, 2004)。大叶拟姜黄通过 2 天花期实现雄性先熟, 是雄性先熟这一机制在姜科植物中的首次发现和报道, 虽然 Roxburgh (1820) 和 Porsch (1924) 都已分别观察和报道了红豆蔻 (*Alpinia galanga*) 和 *Alpinia hookeriana* 等多种山姜属植物中的雄性先熟型 (柱头下垂型) (Endress, 1994; Fegri & van der Pijl, 1979), 但他们没有注意到山姜属植物的另外一种表型——雌性先熟型 (柱头上举型), 这两种机制构成了独特的花柱卷曲性机制 (Li 等, 2001)。在和拟姜黄属 (*Curcumorpha* A. S. Rao & D. M. Verma) 相近的凹唇姜属中, 我们也观察到白斑凹唇姜 (*Boesenbergia albo-maculata*), 凹唇姜 (*B. rotunda*) 和 *B. albolutea* 同样具有雄性先熟现象。



图 2-9 大叶拟姜黄 (*Curcumorpha longiflora*) 第一天的花处于雄性阶段



图 2-10 大叶拟姜黄 (*Curcumorpha longiflora*) 第二天的花处于雌性阶段

### 3. 姜科植物传粉机制的多样性

由于姜科植物主要分布在东南亚地区及南太平洋岛屿上，这些地区大都相对闭塞和落后，因此，尽管姜科植物具有极其艳丽多彩、结构各异的花器官，然而，对姜科植物传粉生物学的专门研究还相对较少，但这些有限的研究却展示了姜科植物多样而独特的传粉机制。

Lynch (1882) 和 Troll (1929; 1951) 在象牙参属 (*Roscoea*)，Schumann (1904) 在姜黄属，以及 Holttum (1950) 在 *Camptandra* 属的研究中都发现这些植物的花药基部具有一个发达的附属体，花药和花冠的连接部位可自由转向，这样花药和这个附属体形成了一个类似杠杆的结构 (图 2-11)，当传粉者进入花冠时，身体推动附属体向内、向上翻转，使得另一端的花药和柱头联合体向下翻转，蹭到传粉昆虫的背部，由于花柱的长度超过花药，昆虫背部带来的花粉先被授到柱头上，然后花药中的花粉才被传递到了昆虫的背部。当昆虫从花冠中退出来时，附属体被推向外、向下，使花药-柱头联合体一端向上抬起，避免接触到已经获得自花花粉的昆虫，从而有效地促进了异花传粉。这一机制和唇形科鼠尾草属 (*Salvia*) 中的相似 (Claben-Bockhoff 等, 2003)。

Ippolito (1993) 对澳大利亚惟一的大豆蔻属植物 *Hornstedtia scottiana* 的研