

兰花的传粉与保护研究

李 鹏¹, 郑桂灵¹, 周 峰²

(1. 西南科技大学 生命科学与工程学院, 四川 绵阳 621000; 2. 南京晓庄学院 生命科学系, 南京 211171)

摘 要:兰科植物是被子植物中种类最多的大科之一,也是植物保护中的旗舰类群。兰科植物的多样性更多被认为是适应于多样化的特化传粉者的结果,但目前大多数措施仍只对兰科植物本身或其栖息地进行保护,而很少考虑其传粉系统。实际上,兰科植物既是资源限制物种,也是传粉者限制类群。兰科植物与其传粉昆虫之间是一种极不对称的关系,兰花对其传粉昆虫的依赖远远大于传粉昆虫对兰花的依赖。因此在对兰花本身采取保护措施的同时,要重视对兰花—传粉者这一传粉系统进行保护。

关键词:兰科植物; 繁育系统; 生活史; 保护

中图分类号:S 682.31 **文献标识码:**B **文章编号:**1001-0009(2009)05-0133-04

植物通常具有有性与无性两种繁殖方式,其中有性繁殖因为涉及到遗传重组和变异,对于生物的进化具有重要意义。而传粉是植物有性繁殖的必经阶段,从严格意义上讲,花粉由雄性结构传递到雌性结构上的方式,即传粉,在很大程度上限定了植物个体间的基因流和群体的交配方式,从而影响了后代的遗传组成和适合度,决定着行有性繁殖的物种两世代间本质的联系。传粉生物学即是研究与传粉有关的各种生物学特性及其规律的学科。从 18 世纪下半叶 Sprengel 对传粉生物学进

行系统的研究开始^[1,2],传粉生物学至今已有 200 多年的历史。期间虽然经历了两次缓慢发展时期,但随着学科的发展以及相关领域技术和思想的交叉渗透,传粉生物学正处在飞速发展和不断革新的时期^[3-4]。目前,传粉生物学除了对传粉过程和吸引昆虫机制的描述与研究之外,与传粉密切相关的繁育系统、花粉流、花展示及花粉限制等问题也纳入了传粉生物学的研究范畴。因此,传粉生物学的研究为理解植物进化的一些关键问题,如适应进化、生殖隔离、物种形成等,提供了重要的资料和证据^[5-7],也为解决保护生物学中的实际问题提供了依据^[7,8]。

兰科植物俗称“兰花”,是被子植物中种类最多的大科之一,全世界约有 700 属 20 000 ~ 35 000 种,广泛分布于全球热带、亚热带和温带地区^[9]。近数十年来,由于

第一作者简介:李鹏(1979-),男,博士,讲师,现主要从事植物生态学和繁殖生物学研究工作。E-mail: pengleep@yahoo.com.cn。
基金项目:国防重点学科实验室重点培育资助项目(07XJGZB17)。
收稿日期:2009-01-10

Study on the Shading Impact on Plant

SONG Xiao-lei¹, YANG Hong-yu¹, ZENG Li-qiong², DUAN Yu-yun²

(1.School of Life Sciences Yunnan Normal University, Kunming, Yunnan 650092, China; 2. School of Life Sciences and Technology, Kunming University, Kunming, Yunnan 650118, China; 3. Research Institute of Biotechnology and Germplasm Recourse, Yunnan Academy of Agriculture Science, Kunming, Yunnan 650223, China)

Abstract: In order to adapt to the shade environment, plants change their physiological and biochemical characteristics such as chlorophyll content, photosynthetic characteristics, transpiration characteristics, stomatal conductance, and photosynthesis-related enzymes, membrane lipid peroxides, membrane protective enzyme activity, endogenous hormone content, free proline content and anthocyanin content. These changes assured plants to make the most of light energy to carry out normal life activities under the shade environments. We introduced the progress in the shade impact on plants growing environments, plants growth and development, and plants physiological and biochemical characteristics.

Key words: Plant; Shade; Habitat; Growth and development; Physiological-Biochemical character; Mineral nutrition

生物资源的开发、环境的污染及生境的丧失和破碎化, 生物的生存面临严重的挑战。据专家估计, 在有花植物中约有 5%~10% 的物种处于受威胁或濒危之中, 而兰花的情况则更为严重^[10]。一方面是因为它对环境的要求比较苛刻, 多数兰花需要树木作为依附的寓主, 需要特定的真菌感染根部, 适度的遮荫与光照, 良好的通风与排水, 温暖而湿润的气候; 另一方面是许多兰花种类拥有诱人的花朵, 从而成为商业猎取的目标。正因如此, 兰科植物在受保护的濒危物种中占很大的比例。全世界所有野生兰科植物均被列入《野生动植物濒危物种国际贸易公约》的保护范围, 占该公约中应保护植物的 90% 以上, 是植物保护中的“旗舰”类群^[8]。我国政府对兰花保护也十分重视, 在 2001 年底正式启动的全国野生及自然保护区建设工程中, 兰科植物被作为 15 个野生动植物类群之一, 列入工程建设的重点。兰科植物拟将全部被列入《国家重点保护野生植物名录(第二批)》, 进而纳入《中华人民共和国野生植物保护条例》的保护范围。

作为被子植物中最进化的类群, 绝大多数兰科植物异花授粉。兰花的结构也与昆虫传粉高度适应, 并与传粉昆虫构成了相互作用、相互依赖的密切关系。兰科植物的传粉生物学在整个传粉生物学研究中占据着重要而又独特的地位。达尔文紧接《物种起源》之后成就的第二本巨著《兰科植物的受精》对兰科植物适应于异花传粉的技巧做了系统的介绍, 为自然选择理论和异花受精优势学说提供了强有力的证据, 有力地促进了传粉生物学的繁荣与发展。兰科植物的多样性也更多被认为是适应于多样化的特化传粉者的结果^[5, 6, 11-12]。但是, 目前对兰科植物所采取的保护措施大多数仍只对兰科植物本身或其栖息地进行保护, 而很少考虑其传粉系统。现在对兰科植物传粉生物学知识进行介绍的基础上, 就兰科植物的传粉生物学与其保护策略之间的关系做了探讨。

1 兰科植物的繁育系统

兰科植物的繁育系统多种多样, 其中无融合生殖和雌雄异株代表了两个极端。迄今为止, 无融合生殖仅在 *Cranichideae* 亚族中有过报道。因为无融合生殖的一个重要特征是花中某些与母本基本型相同的二倍体细胞能够形成胚囊, 这些胚囊无需受精可直接发育成胚, 而绝大多数兰科植物胚囊的形成则需要花粉对柱头的刺激, 所以这一繁育方式在兰科植物中是极为少见的。

雌雄异株是雌雄性别功能在个体水平上分离的一种性系统, 在雌雄异株种群中一些个体只产生雄花, 而另一些个体只产生雌花。在兰科植物中尚未发现真正的雌雄异株种类, 但这一繁殖方式可能正在进化之中。不仅如此, 兰科植物中存在性别二型的种类也很少。只

在龙须兰亚族 *Catasetinae* 的 *Catasetum* 和 *Cynoches* 2 个属, 和 *Mormodes* 及 *Satyrium* 2 个属少数种类中存在雌雄同株或雌全异株现象^[9]。

大多数兰科植物是自交亲和物种, 但却进化出一系列使雌雄器官隔离的机制来保证异交传粉^[9, 11]。特化传粉系统的存在使得很多兰科植物的受精后隔离机制相当脆弱, 导致许多兰科植物属间都可以人工杂交成功。许多不同种、不同属甚至不同科的兰科植物人工授粉可以杂交结实, 但在自然界中杂交后代却极少看到, 也证明了传粉者特化在保持兰花物种间界限所起的重要作用^[5, 9]。

2 兰科植物的传粉机制

2.1 兰科植物的基本传粉过程

在一般情况下, 当昆虫进入兰花中时首先触碰蕊喙, 粘盘因而脱离蕊喙并粘贴于昆虫的身体上, 当昆虫退出花朵时拖出整个花粉块。当花粉块暴露于空气中以后, 由于花粉团柄或粘盘柄的弯曲或其它形式的运动, 会自动调整方向。当昆虫进入下一朵花时, 花粉团正好接触到柱头(腔), 完成异花授粉。这是一般的传粉机制。实际上, 兰花的传粉机制多种多样, 也构成了兰花研究最有趣和最令人着迷的重要方面。

在兰科植物的传粉过程中, 有 3 个特征对传粉成功是至关重要的。一是唇瓣的特化及扭转。绝大多数兰花有一个花瓣特化成唇瓣, 而且会有个 180° 的旋转, 使之成为吸引传粉昆虫并立足的平台。唇瓣的倒转可能是遗传上决定的, 通过花梗或雌雄群的旋转而成; 也可能由花的重力而成, 如花序较小, 唇瓣特大的杓兰。二是花粉块的形成及运动。大多数兰花的花粉不再是粉状或团状, 而是聚集成花粉块。这样昆虫在碰到雄蕊时, 将会把花粉块全部带走, 提高了传粉效率。而且, 当花粉块被昆虫带出以后, 由于柄的弯曲, 花粉块自动调整方向, 使得昆虫进入下一朵花时, 花粉块正好接触到粘性柱头上。大多数兰花正是依靠这种精妙的机制完成异花授粉。三是合蕊柱及蕊喙的形成。在兰科植物中, 雌雄蕊结合形成合蕊柱, 使得雌雄蕊在空间上分离, 促进了异交授粉的进行。在合蕊柱上, 除了少数种类如杓兰族及火烧兰属的一些物种外, 大多数兰花均具有蕊喙。蕊喙是兰科植物特有器官, 通常为舌状, 位于柱头上方, 是一层粘性物质, 在昆虫传粉时粘着于昆虫身上, 起着带走兰科植物花粉块的重要作用。

2.2 兰科植物吸引昆虫机制

除了自交授粉和由鸟类传粉的类群外, 绝大多数兰花都是由昆虫传粉的。蜂类传粉、蝇类传粉、蛾类传粉、蝶类传粉及甲虫类传粉在兰科植物中均有报道, 其中以蜂类传粉和蝇类传粉最为常见^[9]。

与其他被子植物一样, 多数兰花为传粉昆虫提供报

酬如花蜜、脂类、香味等。其中又以花蜜为主,但分泌花蜜的器官在不同属中呈现着构造上与位置上的巨大差别。如斑叶兰属的蕊柱分泌花蜜,兰属不少种类则在苞片基部外侧可看到分泌的蜜滴。

然而,兰科植物中约 1/3 的种类不为传粉者提供任何回报,它们是欺骗性传粉的^[12-13]。根据传粉者访花的目的不同,欺骗性兰花的传粉又可分为食源性欺骗传粉和性欺骗传粉。食源性欺骗又分为 2 种,一种是兰花通过形态或颜色模拟同域、同期开花、有回报植物的花来吸引昆虫传粉,即拟态(mimicry);另一种是兰花通过自身的花展示来吸引传粉者,利用传粉昆虫的天生觅食行为实现其传粉目的。

花拟态有 2 种基本类型,即贝氏拟态和缪勒式拟态。在贝氏拟态系统中,拟态植物不产生花蜜,而模型植物则分泌花蜜,拟态植物通过模拟模型植物而获得繁殖优势。在缪勒式拟态系统中,2 个或多个均产蜜的植物在花颜色或形态上彼此相似,形成看上去是一群的效果,从而均得到繁殖优势。在兰科植物中,到目前为止还没有发现缪勒拟态的例子,常见的是贝氏拟态,如红门兰属(*Orchis*)中的 *Orchis israelitica* 和无蜜红门兰(*Orchis caspia*)^[14]。

性欺骗传粉是指兰科植物花形态或气味模拟雌性昆虫,从而吸引雄性昆虫访问,在与兰花唇瓣进行拟交配(pseudocopulation)行为的过程中实现传粉。最著名的例子是分布于欧洲的眉兰属(*Ophrys*)。现有的研究显示,性欺骗传粉兰花的花香在吸引特殊传粉者起关键作用^[15],在性欺骗兰花类群的进化过程中起重要作用。

3 兰科植物的生活史对策与保护

植物的生活史与环境之间的关系很早以来就受到关注,1972 年 MacArthur 就提出了著名的 r-对策和 k-对策理论。r-对策物种具有短世代、高生育力、强散布能力等特征,因而将大多数资源应用于繁殖上;而 k-对策物种生育能力强、具有长世代、弱散布能力等特征,因而应用于繁殖上的资源很少。

兰科植物既是资源限制物种,也是传粉者限制类群,但具体的一种兰花则可能更依赖于环境资源或者它的传粉者。例如,从 20 世纪 30 年代开始,由于生境的破坏和片段化,英国的一种眉兰 *Ophrys sphegodes* 的分布区域急剧下降,许多种群只剩下几个植株。如果这一趋势继续发展下去,这一兰花在不远的将来就很可能灭绝^[16]。因此,从 1975 年开始,保护学家们对一些比较大的种群进行了长期研究。结果发现仅有不到 5% 的个体能够营养繁殖,这种兰花种群的持续依赖于种子萌发生长出的新个体。也就是说,这种眉兰的结实率主要是传粉者限制的。在缺少传粉的条件下,一个拥有 115 株开花植株的种群将在 3 年内减少到只剩 11 株。只有给予

这类兰花更多的人工授粉,才能产生足够的种子和新的植株,这一物种才能存活下去^[16]。

与此对应的是,拖鞋兰之一的杓兰 *Cypripedium calceolus* 也遭到了生境破坏和过度采集的威胁。在英国,杓兰的种群下降已经超过 100 年,而且很多年英国只能在野外发现一株杓兰^[17]。杓兰是一种具有长世代的兰花,许多个体能存活 30 年以上,一些甚至可以生存 100 年。这主要是由于杓兰能够依靠假鳞茎进行营养繁殖,而且它们抵抗环境变化的能力也较强。尽管绝大多数杓兰物种的结实率也是传粉者限制的^[18-20],但植株的再生(recruitment)却不依赖传粉昆虫(主要是蜂类)。新生植株中来源于有性繁殖与营养繁殖的比例大概为 1 : 200^[17]。表明杓兰并不象上述的眉兰一样,在缺少传粉条件下,杓兰亦能存活很多年。因此,在中短期保护措施中,更应该防止其开花植株的过度采集和生境破坏,而不是立即采取措施增加其有性繁殖率。

4 兰科植物的传粉系统与保护

被子植物花部进化的一个经典论题是传粉者与被子植物花部结构之间必然存在特定的表征适应特征,即传粉者框定了花的进化^[1,3,6]。Grant 和 Grant^[21] 在其著名的研究中明确指出:“花与传粉者的关系是一种明显的锁与钥匙的关系”,适应传粉的要求是花部进化的根本动力之一。花部结构在传粉者作用下向特定方向进化,趋向于形成一个稳定不变的植物—传粉者间的专化传粉系统(specialized pollination system)。尽管如此,当前人们已经清楚地认识到丰富多彩的植物界其实是由各种各样的传粉系统组成,从最专化的传粉系统(如榕树—榕小蜂这种一对一的共生体系)到最复杂化的非专化传粉系统(如一种植物由百种以上的传粉者提供服务)以及介于二者之间的各种各样的类型都可以找到典型的代表植物类群^[22]。但是,作为被子植物中最进化的类群,大部分兰花的结构与昆虫传粉高度适应,兰科植物的多样性也更多被认为是适应于多样化的特化传粉者的结果^[5,6,9,12-13]。因此,特化传粉系统在兰科植物中的广泛存在,启示人们在对兰花进行保护时,不应仅仅保护兰花这一物种本身,而且应对其传粉系统的另一不可缺少部分——传粉者同时进行保护。否则,没有传粉者的存在,兰科植物无法完成正常的有性生殖,也就无法长久地生存下去。

另外,长期以来,兰科植物与传粉昆虫的关系一直被作为协同进化的经典,但实际上,兰花与昆虫之间是一种极不对称的关系。传粉昆虫访问兰花主要是为了获得报酬,主要包括油脂、花香、花粉和花蜜^[6,9],而兰花则依赖于传粉昆虫的运动来传递花粉块从而达到成功繁殖的目的^[9]。但是因为兰花结构的特殊性及其有性生殖在兰花中的普遍性,大多数兰花的成功繁殖都是传粉

者限制的,也就是说,大多数兰花离开传粉者是无法长久世代相传的。与此相反,尽管传粉昆虫可从约 2/3 的兰科植物当中获得报酬,但这些昆虫并不会完全以这些报酬为食。而且,有约 1/3 的兰科植物种类本身没有任何报酬,它们只是通过花色、花香等的吸引来欺骗昆虫前来传粉^[11]。也就是说,传粉昆虫对无报酬兰花不存在依赖性。

兰花与传粉昆虫关系的不对称性还表现在数目上。Nilsson 等 1987 年^[21]发现一种蛾 *Panogena lingens* 同时是 5 种有报酬兰花的传粉者,而这 5 种兰花都仅由这一种蛾为其传粉。也就是说这 5 种兰花都需要依赖于这种蛾才能成功繁殖,而这种蛾并不仅仅依赖于某一种兰花。明显地,兰花对其传粉昆虫的依赖远远大于传粉昆虫对兰花的依赖。因此,在对兰花进行保护的同时,更应该保护兰花正常生殖所依赖的传粉昆虫,也就是说,要对兰花—传粉者这一传粉系统进行全面保护。

参考文献

- [1] Faegri K, van der Pijl L. The Principles of Pollination Ecology [M]. Oxford: Pergamon Press, 1979.
- [2] Proctor M, Yeo P, Lack A. The Natural History of Pollination [M]. Oregon: Timber Press, 1996.
- [3] 黄双全, 郭友好. 传粉生物学的研究进展 [J]. 科学通报, 2000(3): 225-237.
- [4] 杨春锋, 郭友好. 被子植物花部进化: 传粉选择作用的客观评价 [J]. 科学通报, 2005(23): 2575-2582.
- [5] Darwin C. On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilized by Insects, and on the Good Effects of Interbreeding [M]. London: John Murray, 1862.
- [6] van der Pijl L, Dodson C H. Orchid flowers: their pollination and evolution [M]. Florida: University of Miami Press, 1966.
- [7] 周世良, 洪德元. 传粉生物学的最新进展和发展趋势 [M]. 1 卷. 北京: 高等教育出版社, 1997: 48-57.
- [8] 罗毅波, 贾建生, 王春玲. 中国兰科植物保育的现状与展望. 生物多样性, 2003, 11(1): 70-77.
- [9] Dressler R L. Phylogeny and classification of the orchid family [M].

Cambridge: Cambridge University Press 1993.

- [10] 陈心启, 吉占和. 中国兰花全书 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1998.
- [11] Tremblay R L, Ackeman J D, Zimmerman J K, et al. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2005, 84: 1-54.
- [12] Cozzolino S, Widmer A. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception [J]. Trends in Ecology and Evolution, 2005, 20(9): 487-494.
- [13] Schiestl F P. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids [J]. Naturwissenschaften, 2005, 92: 255-264.
- [14] Dafni A. Pollination in Orchids and related genera: evolution from reward to deception [M]// Arditti J. [ed.], Orchid Biology: Reviews and Perspectives IV. London: Cornell University Press 1987.
- [15] Schiestl F P, Peakall R, Mant J G, et al. The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system [J]. Science, 2003, 302: 437-438.
- [16] Hutchings M J. population biology and conservation of *Ophrys sphegodes* Mill [M]// Pritchard H W, ed. Modern methods in orchid conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 1989: 101-116.
- [17] Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1998, 126: 27-38.
- [18] Nilsson L A. Anthecological studies of the lady's slipper, *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) [J]. Botany Notiser, 1979, 132: 329-347.
- [19] Li P, Luo Y B, Bernhardt P, et al. Deceptive pollination of the lady's slipper *Cypripedium tibeticum* (Orchidaceae) [J]. Plant Systematics and Evolution, 2006, 262: 53-63.
- [20] Li P, Luo Y B, Bernhardt P, et al. The pollination of *Cypripedium plectrochilum* (Orchidaceae) by *Lasioglossum* spp. (Halictidae): the roles of generalist attractants vs. restrictive floral architecture [J]. Plant Biology, 2008(10): 220-230.
- [21] Grant V, Grant K A. Flower Pollination in the Phlox Family [M]. New York: Columbia University Press, 1965.
- [22] Johnson S D, Steiner K E. Generalization versus specialization in plant pollination systems [J]. Trends in Ecology and Evolution, 2000, 15: 140-143.
- [23] Nilsson L A, Jonsson L, Ralison L, Randrianjohany E. Angraecoid orchids and hawkmoths in central Madagascar: specialized pollination systems and generalist foragers [J]. Biotropica, 1987, 19: 310-318.

Study on Pollination Biology and Conservation Strategy of Orchidaceae

LI Peng¹, ZHENG Gui-ling¹, ZHOU Feng²

(1. School of Life Sciences and Engineering, Southwest University of Science and Technology, Mianyang, Sichuan 621000, China; 2. Life Science Department, Nanjing Xiaozhuang College, Nanjing 211171, China)

Abstract: The Orchidaceae are among the most species-rich plant families and are renowned as the flagship family in plant conservation. The great taxonomic diversity of the Orchidaceae is often attributed to adaptive radiation for specific pollinators. However, there are many gaps in our knowledge of orchids, particularly in fully understanding the orchid-pollinator relationships. In fact, orchids were primarily pollination limited as well as resource constraints. The relationship between orchids and their pollinators was asymmetric, with the orchids depend more on pollinators than the reverse. Therefore, we should also not forget to preserve the orchid's pollination systems.

Key words: Orchidaceae; Breeding system; Life cycle; Conservation