

疣花三角兰 (*Trias verrucosa*) 的生殖策略

刘仲健 ,陈利君 ,雷嗣鹏 ,饶文辉 ,李利强

(全国兰科植物种质资源保护中心 ,深圳 518114 ;深圳市兰科植物保护研究中心 ,深圳 518114)

摘要 :首次报道了中国兰科新记录属三角兰属 (*Trias*) ,并对该属及该属新种疣花三角兰 (*T. verrucosa* Z. J. Liu ,L. J. Chen et S. P. Lei)进行了描述与讨论。三角兰属含 19 种 ,分布于自印度的阿萨姆经缅甸向东南扩展至印度尼西亚与澳大利亚 ,向西南延伸至印度德干高原。它在云南西部的发现进一步表明了该地区与热带亚洲在植物地理学上的亲密关系。新种生于林下较阴蔽的石上 ,对其物候学与开花生物学特征的观察 ,发现该物种有大量世代重叠的克隆分株 ,未见结实的植株 ,克隆繁殖的发生与分株是否开花无关。花期自 4 月初至 5 月初 ,花在植株或花序上的开放毫无规律 ,而且单花的花期较短 ,仅有 4 ~ 5d ,未发现有结实的花。交配系统检测 ,人工自花传粉和异花传粉的花未见有结实。由于该植物的花期常处于雨季来临之前 ,此时干燥 ,风力大 ,低温和弱光的生态条件对于植物的开花、传粉、结实显然是不利的。缩短开花时间和不结实可避免植株的能量在不利环境的无效消耗 ,将有限的能量用于其较为有效的无性繁殖 ,增加了在不可预测环境中繁衍的机会 ,以保障繁殖的成功。它的 P/O (花粉/胚珠)值为 187.4 ± 22.4 ,显然是与它的花粉粘合成坚硬块状可在传粉中的高效利用有关 ,表明该物种仍然保留有性繁殖的特性。该种植物所采取强化无性繁殖 ,弱化有性繁殖生殖策略是对该地区较为恶劣生态条件的适应 ,可能正是由于这个原因 ,疣花三角兰能够在远离其同属近亲的地方生存下来。

关键词 :三角兰属 (*Trias*) ,疣花三角兰 (*Trias verrucosa*) ,新记录属 ,新种 ,物候学 ,开花生物学 ,生殖策略

文章编号 :1000-0933 (2007)11-4460-09 中图分类号 :S944 文献标识码 :A

The reproduction strategy of *Trias verrucosa* from China

LIU Zhong-Jian ,CHEN Li-Jun ,LEI Si-Peng ,RAO Wen-Hui ,LI Li-Qiang

The National Orchid Conservation Center ,Shenzhen 518114 ,China
The Orchid Conservation & Research Center of Shenzhen ,Shenzhen 518114 ,China
Acta Ecologica Sinica 2007 27 (11) 4460 ~ 4468.

Abstract :*Trias* , an orchid genus , is reported from China as a newly recorded genus for the first time. The genus and its new species , *T. verrucosa* Z. J. Liu ,L. J. Chen et S. P. Lei , are described and discussed. *Trias* consists of 19 species ranging from Assam of India via Myanmar to Indonesia and Australia in the southeast and to Decan of India in the southwest. Its occurrence in West Yunnan of China is a further indication of phytogeographical relations between this region and tropical Asia. This new species grows on shady rocks in forests. By observations of its biological characteristics such as phenology and blooming biology , lots of cloned ramets of generation overlap were found , but there were no fruited plants , clonal reproduction could repeat with no relations to whether the ramet blooms or not. The flowering season of this species is from early April to early May. The opening of flowers on plant or inflorescence was irregular and the florescence of single flower was rather short , only lasting 4 — 5d , and no fruited flowers were found. Based on the detection of mating system , no

基金项目 :全国野生动植物保护及自然保护区建设工程资助项目 ;广东省科技计划资助项目 (2004B26001070)

收稿日期 :2007-05-15 ;修订日期 :2007-10-09

作者简介 :刘仲健 (1958 ~) 男 ,广东台山市人 ,教授 ,主要从事兰科植物研究。 E-mail :conservation@ sinicaorchid. org

Foundation item :The project was financially supported by Program granted by National Program for Wild Life Conservation and Nature Reserve Construction and by Science & Technology Plan of Guangdong (No. 2004B26001070)

Received date 2007-05-15 ; **Accepted date** 2007-10-09

Biography LIU Zhong-Jian , Professor , mainly engaged in orchidaceae. E-mail :conservation@ sinicaorchid. org

flowers of artificial self-pollination and artificial cross-pollination have fruited. Since the flowering period is just before the rainy season of this region , the ecological conditions of dryness , strong wind , low temperature and weak light during that time are evidently unfavorable to plant blooming , pollinating and fruiting. Apparently the short duration and sterility of each flower would avoid the invalid energy waste in unfavorable circumstance and save the limited energy for more valid asexual reproduction , so that the opportunity of multiplication in uncertain environment would be increased to ensure the progenitive success. The P/O value of *T. verrucosa* is 187.4 ± 22.4 which is obviously related with the high valid usage of its conglutinated and hard tuberous pollinarium during pollination , indicating that this species could hold the characteristic of sexual reproduction. This is an adaptation of this plant to the rather atrocious ecological circumstance there by its reproduction strategy of strengthening asexual reproduction and weakening sexual reproduction and probably for this it enabled the plants to survive in this region , long-distanced from the places where its relatives dwell.

Key Words : *Trias* ; *Trias verrucosa* ; new recorded genus ; new species ; phenology ; blooming biology ; reproduction strategy

中国有兰科植物约 1300 种 , 隶属于 177 个属 , 其中石豆兰亚族 (Subtrib. Bulbophyllinae Schltr.) 有 3 属约 108 种^[1]。该亚族植物为附生草本 , 具匍匐根状茎和假鳞茎。每个假鳞茎顶端具 1 枚叶 , 叶常肉质 , 唇瓣着生于蕊柱足末端 , 多为“跷跷板”唇 (即 “see-saw lip”)。由于石豆兰亚族大多数物种的植物体细小 , 附生于树干或悬崖峭壁的石头上 , 给该亚族新物种的发现和生物学观察带来诸多不便。目前 , 虽然国内外有关石豆兰属植物的传粉生物学已有一些报道^[2,3] , 但三角兰属 (*Trias*) 植物繁殖生物学研究如开花物候、交配系统、传粉生物学、繁殖方式及其关系 , 特别是对该类植物在异质环境下的繁殖生态学的研究未见报道^[4]。为此 , 本文结合石豆兰亚族三角兰属这一中国新分布属的研究 , 试图通过对该属的新种疣花三角兰 (*T. verrusoca*) 繁育系统的研究 , 以探讨这个在远离同属近亲的地方生存下来的物种的物候特征和花部形态、开花式样及与性表达有关的繁育特征对生态环境的适应对策。

1 三角兰属的中国新记录

2006 年 4 月 , 在云南省的泸水县的高黎贡山进行兰花资源考察时 , 发现林下较为阴蔽的石头上生长着一种与石豆兰属 (*Bulbophyllum*) 植物的体态相近 , 具有许多克隆分株 , 未见有结实或往年结实残存物植株的兰科植物的多个居群 , 它的假鳞茎具一叶或已落叶 , 假鳞茎相互靠接成链珠状 , 从具叶或不具叶的假鳞茎基部开出肉质的花 , 花被片外表面具紫红色斑点 , 内表面密被紫红色斑点和乳头状疣点 , 萼片形态相似且呈三角形伸展 , 花瓣粗短 , 花药的药帽向前延长成一角状物 , 这些特征显然与石豆兰属的特征有一定的距离 , 而与三角兰属特征较为吻合。

三角兰属是由 J. Lindley 于 1830 建立的兰科属。它与石豆兰属接近 , 被许多植物学家作为一个组归并入石豆兰属。但在 1976 年^[5] , 尔后在 1986 年^[6]和 1992 年^[7] , G. Seidenfaden 重新承认该属的独立地位 , 并在其下列入了 10 个种。他将该属的特征概括为 : 在花药的顶端具 1 个角状或 Y 形的延长体 ; 三枚萼片在大小与形状上十分相似。至今 , 已知的种类共有 19 个种 , 但未见产于中国的记载^[7]。

三角兰属是热带分布的 , 主要产于自印度阿萨姆 (Assam) 经缅甸向东南扩展至印度尼西亚和澳大利亚 , 向西南到达印度德干 (Deccan) 高原^[5~7]。新发现的三角兰属的植物活体产自云南西部高黎贡山中段 , 它们与同属近亲不仅有地理隔离 , 而且花的特征与该属所有的已知种有明显的区别 , 是该属一个新的分类群^[1]。新种虽然产于远离其同属近亲地区 , 但该地区也发现有多种东南亚分布的附生兰 , 如金唇兰 (*Chrysoglossum ornatum* Bl.)、禾叶贝母兰 (*Coelogyne viscosa* Rehb. f.)、尖刀唇石斛 (*Dendrobium heterocarpum* Lindl.) 和兜唇石斛 (*D. aphyllum* (Roxb.) C. E. Fischer) 等^[8]。这表明高黎贡山中段和中段以南地区是许多热带附生兰的家乡 , 而三角兰属在该地区的发现在属的水平上为这种分布式样增添了新的例证。

三角兰属 *Trias* Lind.

Gen. et Sp. Orch. 60. 1830 ; Seidenf. in Bot. Tidsskr. 71 : 1. 1976 ; in Opera Bot. 89 : 161. 1986 ; et in

Opera Bot. 114 :259. 1992.

附生植物。根状茎匍匐生根。假鳞茎在根状茎上紧靠或离生。顶生 1 枚叶。叶椭圆形。花葶从假鳞茎基部抽出,基部被鞘,具 1~3 朵花;花质地厚,萼片呈三角形伸展,中萼片宽卵状椭圆形、近圆形或长等腰三角形,侧萼片与中萼片相似,基部贴生在蕊柱足上,具明显萼囊;花瓣线形或椭圆形,比萼片小,唇瓣肉质,中部以上稍向外下弯,基部与蕊柱足末端连接而形成活动关节,唇盘具疣突或无,有时具凹槽和褶片,蕊柱短,具翅,基部延伸为足,花药 2 室,花粉团 4 个,成 2 对。药帽前端具伸长体,伸长体角状或宽线形,先端圆钝或具分叉。

属的模式 (Typus generis) : *Trias oblonga* Lind.

全属有 20 种,分布于缅甸、印度、中国、老挝、泰国、印度尼西亚、澳大利亚。

中国为新记录属,仅产 1 种。

疣花三角兰 新种 图 1

Trias verrucosa Z. J. Liu, L. J. Chen et S. P. Lei, sp. nov. fig. 1

模式标本 (Type) : China (中国), Yunnan (云南), Lushui County (泸水县), on rock in broad-leaved forest (生于阔叶林下岩石上), alt. (海拔) 1900m, 12 April 2007, Z. J. Liu (刘仲健) 3408 (holotype, NOCC).

Species nova *Triati disciflorae* (Rolfe) Rolfe similis, a qua bene differt corolla intra densus verruca; petalis ellipticus, multo majoribus 1.2~1.4 cm longis 0.9~1.1 cm latis.

Lithophytes. Rhizome creeping, 2~3 mm thick, densely rooting. Pseudobulbs close, ovoid, 2.5~5 cm long, 1.8~2.5 cm thick, with a single leaf apically. Leaf elliptic or narrowly elliptic, coriaceous, 15~19 cm long, 2.8~6 cm wide, apex obtuse; petiole 3~8 cm long. Scapes 1~2, arising at the base of the pseudobulb, 3~4 cm long, base with a broad-ovate sheath; inflorescence with 1~3 flowers; floral bracts 6~8 mm long, basal half cup-shaped; pedicel and ovary 3~3.5 cm long, pale green-yellow spotted with purple-red; flowers 3~3.3 cm across, fully opening, more or less with putrid smell of rotting fruit, pale green-yellow spotted with purple-red, adaxially with dark purple-red spots and densely verrucose-warts; sepals elliptic-ovate, 2~2.3 cm long, 1.1~1.3 cm wide, apex acute; lateral sepals adnate to the column-foot, forming a conspicuous mentum; petals subelliptic, 1.2~1.4 cm long, 0.9~1.1 cm wide, apex acute; lip fleshy, ovate, 1~1.2 cm long, 0.6~0.7 cm wide, recurved, apex obtuse, unlobed, channelled basally, with 2 longitudinal ridges beside the channel, adaxially densely verrucose except the channel; column 4~5 mm long; foot 8~10 mm long, with its free part ca. 2 mm long, teeth very short, triangular; operculum rounded, apex narrowed and narrowly long apicula, apicula 2.5 mm long; Pollinia 4, two pairs, without viscid disk. Fl. April-May.

石上附生植物。根状茎匍匐,粗 2~3 mm,具密集的根。假鳞茎密生,卵形,长 2.5~5 cm,粗 1.8~2.5 cm,顶端生 1 叶。叶椭圆形或狭椭圆形,革质,长 15~19 cm,宽 2.8~6 cm,先端钝,叶柄长 3~8 cm。花葶 1~2 个,发自假鳞茎基部,长 3~4 cm,基部具 1 枚宽卵形的鞘;花序具 1~3 花;花苞片长 6~8 mm,下半部杯状;花梗和子房长 3~3.5 cm,浅绿黄色,有紫红色斑点;花直径 3~3.3 cm,完全开放,多少有腐烂水果味,浅绿黄色,有紫红色斑点,内表面具深紫红色斑点和密被乳头状疣点;萼片椭圆状卵形,长 2~2.3 cm,宽 1.1~1.3 cm,先端急尖,侧萼片基部贴生于蕊柱足上,形成明显的萼囊;花瓣近椭圆形,长 1.2~1.4 cm,宽 0.9~1.1 cm,先端急尖,唇瓣肉质,卵形,长 1~1.2 cm,宽 0.6~0.7 cm,下弯,先端钝,不裂,基部有纵凹槽,槽两侧有 2 条纵脊突,上面除凹槽外密生乳突,蕊柱长 4~5 mm,蕊柱足长 8~10 mm,离生部分长约 2 mm。蕊柱齿非常短,三角形,蕊柱翅在蕊柱中部以下向前扩展成前端钝的三角形;药帽半球形,前端具 1 个长达 2.5 mm 的喙状突起。花粉团 4 个成 2 对,无粘盘。花期 4~5 月份。

此新种与产泰国和越南南部的盘花三角兰 (*Trias disciflora*) 有亲缘关系,区别点在于本新种的花被片密被

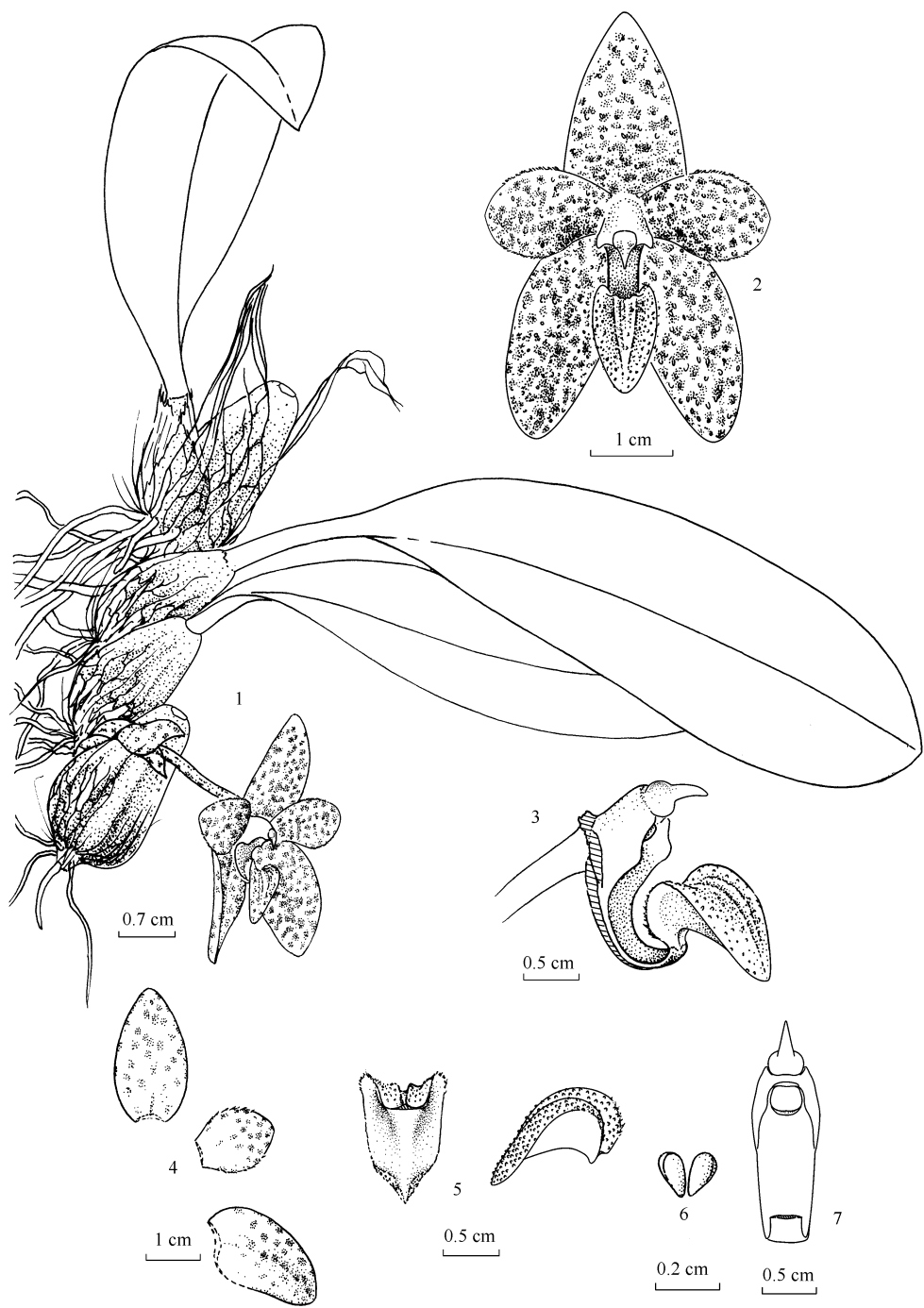


图1 疣花三角兰 1. 带花植株 2. 花 3. 蕊柱与唇瓣,侧面观 4. 中萼片、花瓣、侧萼片,背面观 5. 唇瓣,背面观和侧面观 6. 花粉块 7. 蕊柱,正面观

Fig.1 *Trias verrucosa* Z. J. Liu L. J. Chen et S. P. Lei 1. Flowering plant ;2. Flower ;3. Column and lip , side view ;4. Dorsal sepal , petal and lateral sepal , back view ;5. Lip , back view and side view ;6. Pollinarium ;7. Column , front view.

乳头状疣点和大得多的花瓣。花瓣椭圆形,长 1.2 ~ 1.4 cm,宽 0.9 ~ 1.1 cm。

生境 :生于常绿阔叶林下的岩石上 ;海拔 1900m。

分布 :产于云南西南部,只见于模式标本产地(泸水县)。

2 观察地位置和气候

观察地点在新种的模式标本产地进行。该地气候类型为亚热带山地季风气候,年平均气温为 15.1℃,最

冷月平均 9.1℃,最热月平均 19.6℃,极端高温 31.8℃,极端低温 0.6℃,年无霜期 282d,年降雨量 1213mm。旱季 11~翌年 5 月份,雨季 6~10 月份,年日照时数 2045h,高温季节 7~8 月份,低温季节 12~翌年 2 月份。主要气象灾害有干旱、连阴雨、低温、大风等^[9,10]。

3 方法

3.1 物候特征观察

参考刘仲健的杏黄兜兰 (*Paphiopedilum armeniacum*) 生长状况和无性繁殖特性的调查方法^[11],2006 年 4 月至 2007 年 5 月对疣花三角兰的不同居群的植株生长发育的各个时期进行详细的观察记录。

3.2 开花生物学特征观测

3.2.1 花部形态特征的观测

于盛花期随机选取正在开放的花 10 朵,在解剖镜下观察其花部形态特征,并直接测量花萼、花瓣、唇瓣、雌蕊、雄蕊等各部分的大小。

3.2.2 开花式样的观察

在开花前,随机选取大小及长势基本一致的植株 10 株,标记大小基本一致的花序,连续观察、记录各植株上每一花序的开放顺序、开花持续时间,各花序上花的开放顺序、每天的开花数、花序开放时间以及单花每天的开放、持续时间和花药(雄蕊)和柱头(雌蕊)变化时间。

3.2.3 花粉和胚珠比(P/O 值)的测定

于花期在该植物的不同植株上,随机采集 10 朵已开放的花的花粉块,在解剖镜下量度其体积后,将花粉块分别压片,置光学显微镜下通过数码照相机与计算机显微拍照后计算每一个花粉粒体积,将花粉块体积除以花粉粒体积得出每花药的花粉数,以同样方法计算各花子房中的胚珠数,计算单花花粉/胚珠值。 $P/O \text{ 值} = \text{单花花粉数} / \text{单花胚珠数}$ 。

3.3 交配方式的检测

3.3.1 人工自花传粉与人工异花传粉试验

2006 年至 2007 年的花期内,在每个花季的 6 个居群标记 60 朵花进行人工自花传粉(30 花)和人工异花传粉(30 花),记录每花开放时间,分别从花开 0d(刚开放)、1d、2d、3d、4d、5d 时进行一个处理,每个处理 5 花,直至标记的花处理完毕:

(1)人工自花传粉 花开之前套袋,花开之后利用铅笔尖先将蕊喙碰破,粘上粘液将花粉块从药帽内粘出,然后送入原花的柱头腔内,套袋。记录花朵的变化和结果状况。

(2)人工异花传粉 花开之前套袋,花开之后利用铅笔尖先将蕊喙碰破,粘上粘液将花粉块从药帽内粘出,然后送入不同居群的花的柱头腔内,套袋。记录花朵的变化和结果状况。

3.3.2 自然传粉与套袋传粉以及去雄套袋的试验

设立可对照的自然传粉、套袋传粉和去雄套袋处理,每处理 6 个样方,每个样方具 5 花。自然传粉:不作任何处理,在自然条件下观察记录其传粉状况及结果状况。套袋传粉:将即将开放的花序套入透明的袋中并扎好,保证昆虫不能进入,观察记录其传粉状况及结果状况。去雄套袋:将即将开放的花序套入透明的袋中,扎好,待花开放后,将其花粉团移去,套袋,观察记录其结果状况。

3.4 传粉媒介观察

在盛花期随机标记 10 花,从其花开到凋谢连续进行传粉媒介观察,对传粉媒介访花行为进行拍照和录像。

3.5 数据分析

利用 SPSS11.5 软件对上述有关数据进行分析与处理。

4 结果与分析

4.1 物候观察

疣花三角兰物候观察结果见表 1。

表 1 疣花三角兰的物候特点 (2007 年)

Table 1 Phenological characteristics of <i>Trias verrucosa</i> (2007)								
无性新芽萌动 Clone rameting	展叶 Leafing	现蕾 Flower bud appearing	始花 First flower appearing	盛花 Full blooming	末花 Flowering termination	结果 Fruit appearing	落叶 Fallen leaf	生活周期 (a) Life cycle
25/2 25 Feb.	5/3 5 Mar.	26/3 26 Mar.	2/4 2 Apr.	28/4 28 Apr.	10/5 10 May	未见 Not found	11 ~ 5 月 Nov. ~ May	7a

对疣花三角兰的植株生长发育的各个时期的详细观察,其物候特征具有如下特点:(1)无性生殖期,植株具有旺盛的无性幼芽萌发能力,在 2 月下旬开始,幼芽从植株当年生、次年生或部分多年生的假鳞茎基部同时抽出。每个假鳞茎从萌芽到枯萎需时 7 年或以上,其间可萌发无性芽,无性芽经营养生长期后萌发无性芽,使植株成分枝链状生长。(2)完全营养生长期,从幼芽萌发到现蕾或假鳞茎成熟萌发幼芽,此阶段持续时间长,需时 1a,通常当年生长的叶片在当年或次年的旱季脱落。(3)营养与有性生殖生长并存期,从现蕾到盛花期,此阶段持续时间较短,约为 1 个月。花期后未发现有花授精结实,在群落中也未发现有实生苗和往年留存下来的果实残存物。从这 3 个阶段可以看出,在整个生活周期中,疣花三角兰的完全营养生长期较长,约占整个生活周期的 11/12。在这段时间内,其较快地完成从无性生殖向营养生长,营养生长向无性或性生殖生长的转化而进入营养与生殖生长并存期,因此,从物候特征看,疣花三角兰开花的植株的生殖生长约占其生活史的 1/12。老假鳞茎开花期间,植株中的无性芽正处于营养生长期。在居群中,花期 3 月下旬开始花蕾形成,4 月初始花,盛花期出现在 4 月中旬,5 月初花期结束。每个开花的假鳞茎可抽出 1~2 个花萼。从其发芽速率和假鳞茎干枯状况以及开花痕迹,通过空间推时间可以推算出假鳞茎落叶后停止营养生长仍可存活约 6a,其中一些假鳞茎从不开花直至其生命的终结。基株因老龄假鳞茎干枯腐烂而裂殖出与母株分离的独立分株。

4.2 开花生物学特征
4.2.1 花部形态特征

疣花三角兰的花部形态见新种描述,其数量特征如表 2。

表 2 疣花三角兰花部数量特征的统计

Table 2 Floral quantity characteristics of <i>Trias verrucosa</i>						
项目 Item	花萼 Sepal	花瓣 Petal	唇瓣 Lip	花粉块 Pollinarium	子房 Ovary	柱头 Stigma
长 Length (mm)	21.5 ± 1.5	12.9 ± 1.0	1.1 ± 1.0	1.54 ± 0.14	4.3 ± 0.3	2.03 ± 0.07
宽 Width (mm)	11.8 ± 0.9	10 ± 1.0	7.1 ± 0.6	0.91 ± 0.05	2.7 ± 0.1	1.95 ± 0.07

从表 2 可以看出,疣花三角兰的柱头腔容积比花粉块体积大,它们长度和宽度均存在极显著差异($t = 9.297, df = 18, p = 2.7 \times 10^{-0.8}$; $t = 37.425, df = 18, p = 1.6 \times 10^{-18}$)。表明柱头腔具有足够空间,可以同时接受 4 个花粉团(整个花粉块)的置入,况且疣花三角兰花粉块的 4 个花粉团两两粘合成对,花粉块不具粘盘,若有动物传粉,一般情况下,仅有 1 对花粉团置入的可能性较大。

4.2.2 开花式样观察

疣花三角兰的开花式样表现为:(1)植株上的花序开放顺序没有规律,在整个开花期间,花序轴不伸长。(2)多花花序每日开一花,但开放顺序没有规律。(3)每朵花从花被片展开到完全开放需时 $6.5h \pm 0.5h$ ($n = 10$),之后维持完全开放状态 3d,然后开始闭合直至枯萎约需时 1.5d。单花平均花期 $4.5d \pm 0.5d$ ($n = 10$) (图 2)。若花被人工授粉后 12h 花被片闭合。

4.2.3 P/O 值的计数

疣花三角兰 P/O 值计算结果见表 3。

表 3 疣花三角兰的花粉数、胚珠数及 P/O 值
Table 3 Pollen-ovule ratios in *Trias verrucosa*

花粉数/花 Number of pollen/flower	胚珠数/子房 Number of ovule/ovary	花粉/胚珠 P/O value
938179 ± 210908	5006 ± 1126	187.4 ± 22.4

4.3 交配方式检测

4.3.1 人工自花与人工异花传粉试验结果见表 4。

表 4 不同日期人工自花与人工异花传粉的结果
Table 4 The results of manual self- or cross-pollination in differ date

人工自花传粉 Manual self-pollination				人工异花传粉 Manual cross-pollination		
花开时间 Flowering date	自花花数 Number of flower	结果数 Number of fruit	结果率 Rate of fruit set (%)	花数 Number of flower	结果数 Number of fruit	结果率 Rate of fruit set (%)
0	10	0	0	10	0	0
1	10	0	0	10	0	0
2	10	0	0	10	0	0
3	10	0	0	10	0	0
4	10	0	0	10	0	0
5	10	0	0	10	0	0
合计 Total	60	0	0	60	0	0

在不同日期和以不同传粉方式传粉的花朵 ,其子房和柱头两侧的蕊柱齿在 6h 后开始肿大 ,但 3d 后所有被传粉的花停止发育 ,随后干枯 ,人工自交和人工异交均没有结出果实。传粉后柱头和子房迅速变大 ,表明授精正在进行 ,证明了花粉与柱头同时具有活力 ,排除疣花三角兰存在雌雄异熟的可能。花朵干枯于授精期间 ,反映出该物种存在受精障碍。

4.3.2 自然与套袋以及去雄套袋处理的花结果率见表 5。

表 5 疣花三角兰的花自然与套袋和去雄的结果率
Table 5 Rate of fruit set in natural or bagged and removed anther in *Trias verrucosa*

样本号 Site No.	自然 Natural			套袋 Bagged			去雄 Removed anther		
	花数 Number of flower	结果数 Number of fruit	结果率 Rate of fruit set (%)	花数 Number of flower	结果数 Number of fruit	结果率 Rate of fruit set (%)	花数 Number of flower	结果数 Number of fruit	结果率 Rate of fruit set (%)
1	5	0	0	5	0	0	5	0	0
2	5	0	0	5	0	0	5	0	0
3	5	0	0	5	0	0	5	0	0
4	5	0	0	5	0	0	5	0	0
5	5	0	0	5	0	0	5	0	0
6	5	0	0	5	0	0	5	0	0
合计 Total	30	0	0	30	0	0	30	0	0

疣花三角兰的自然结果率为 0 ,套袋的花无论去雄与否 ,其结果率均为 0 ,表明疣花三角兰不会发生自动自花传粉 ,也不会产生无性种子。

由于兰科植物结实的花序轴和蒴果壳 ,在植株上可残留 3a 或以上 ,因此 ,交配方式检测的结果与物候观察时未发现有当年结实或往年结实的残存物 (可追溯到每个存活的假鳞茎)的结果相一致 ,进一步印证该物种在有性生殖方面失效。

4.4 传粉媒介观察

被观察的花的花粉团在花药内的位置未有任何的改变 ,未见有任何触及柱头或花药的动物访花 ,所有标

记观察的花朵全部干枯,表明该物种的花可能缺乏或不具有吸引传粉媒介的功能,环境也缺乏传粉媒介。

5 结论与讨论

从以上结果可以看到,疣花三角兰有性生殖失效而具有高效的无性繁殖。其花不存在结构性的有性生殖缺陷,花粉与柱头活力匹配,可能存在的受精障碍致使其自花与异花传粉均不能结实。该物种也不会产生无性种子。但它采用了放弃有性生殖、强化无性生殖使自身得以生存和繁衍的繁殖策略,通过自身对异质生境的适应,权衡资源投入,以单一投资方式避免了因两面投资均得不到回报致使种群灭绝的后果^[12]。这可能是生长于干旱、寒冷、大风、低光照和缺乏传粉昆虫环境下植物的一种进化^[13]。

疣花三角兰为了适应气候条件的节律性变化而形成的与此相应的植物发育节律,其物候反映出其在生理上和形态上对周围环境资源利用的一种适应。它作为多年生植物的生长和生殖起始及持续时间跟当地气候条件有关。它以季节性落叶来适应季节性干旱和以较大叶片适应低光照的生态条件。其根状茎非常短,致使假鳞茎密集成珠链状,假鳞茎靠在一起提高了其抗旱能力,有利于增加该植物在干旱、寒冷、贫瘠生境中的适合度。另一方面也反映出该物种有大量克隆分株但寻找新生境或逃离不良生境能力不强^[11]。然而,疣花三角兰在云南高黎贡山中段生长良好,十分适应于当地的气候环境。它的发现不仅为滇西兰科植物体系增添了重要的成员,而且为该地区与东南亚热带地区在植物地理学上的亲密联系提供了新的证据,也为地理物种形成学说增添了一个新例证^[12]。

疣花三角兰的花为两性。从花部性状看,花的结构不存在有性生殖的障碍,花粉块的大小与柱头腔的大小差异显著,后者比前者大,为花粉块被置入柱头的接受面提供了便利。从开花式样看,此种植物开花没有明显的规律,不论在同一花序上的花,抑或为不同花序上的花均如此。但单花开放式样相似,开放时间均较短。这些特征均是与其分布地特殊的环境条件相适应的。在分布地,该物种花期在4月初至5月初,亦即开花与结实是在雨季来临的前夕完成。此时该地区气候干旱、寒冷,缺少传粉昆虫,风力也较大,这种生态条件对生长于低光照条件下的兰科植物的开花、传粉、结实显然是不利的,因此,这种植物在开花生物学上所表现出的单花开放期短和无规律开放,甚至有一些假鳞茎从不开花,是意图逃避不利环境和避免或尽早终止徒劳无谓的资源消耗^[11,12]。

交配系统是生物有机体通过有性繁殖将基因从一代传递到下一代的式样,包括控制配子结合以形成合子的所有属性^[14]。在两性花植物中,P/O值可以用来反映其交配式样^[15]。兰科植物的交配方式有自交、异交及混合式等交配方式3种^[2]。这些交配方式除了受其自身的遗传物质控制外,还与其环境条件密切相关,如大根槽舌兰(*Holcoglossum amesianum*)是一种保留异花传粉的花部结构,但可进行自花传粉、自体受精的植物,在干旱和缺乏传粉昆虫条件下自主进行自花传粉^[11]。对疣花三角兰开花期传粉媒介观察和交配系统检测表明,在自然条件下,疣花三角兰不会产生有性或无性的种子,尽管其基株无性个体密集生长,可以裂殖成相互独立的个体,居群中存在同株异花传粉和异花传粉的便利,从其P/O值来看,其花粉凝结成坚硬团状,只有一个花粉块进入柱头腔即可以满足所有胚珠的授精^[16],表明疣花三角兰存在过安全、经济而有效的繁育系统。未发现有任何形式的交配方式^[15]和结实植株,这是由于疣花三角兰在不可预测的环境条件,其开花、传粉过程必须面临着不良的气候,为避免生境条件而导致繁殖失败的风险,在漫长的进化过程中,为了保障生命的延续,从而达到繁殖成功,这种植物进化出另一种保障繁衍的机制,就是通过自身的无性繁殖,其假鳞茎无论开花与否均可产生无性芽以增加群体数量^[17]。可能正是由于这种原因,疣花三角兰才能在远离其同属近亲的地方生存下来。所以,生存保障是植物无性繁殖进化的动力,疣花三角兰的生存方式就是一个例证。

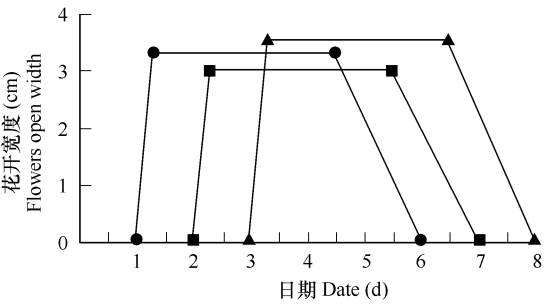


图2 疣花三角兰花序上花(♂花)的开放动态
Fig. 2 The flowering dynamics of 3-flower inflorescence in *Trias verrucosa*

任何一个有机体都不可能在同一时间内把每一件事情做得更好。尽管疣花三角兰每年还有一些假鳞茎开花,没有完全放弃有性繁殖过程,但是由于有性繁殖投入能量较多,而且这种投入不能产生效果,势必在它的生命后期可能需要付出存活率的代价^[17]。它必须在可用于生长、维持和繁殖的有限能量的相互冲突的需求中进行有效的资源分配以寻找一个最佳的解决方案——选择加强无性繁殖、弱化甚至放弃有性繁殖。疣花三角兰的生殖策略可以提示的是,生态因子可能是影响该植物有性繁殖变异,促使这种生长于异质环境的植物在弱光^[18]、低温、季节性干旱^[19]条件下其繁殖方式由有性繁殖向无性繁殖转化形成了生态不育,为遗传不育的进化奠定基础^[20]。如果这些生态因子解除后,疣花三角兰是否恢复有性繁殖或采取另一种生殖策略仍需进一步研究。

References :

[1] Tsi Z H. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing : Science Press ,1999. 19 :1—485.

[2] Darwin C. The Various Contrivances by which Orchids are Fertilised by Insect 2nd edn. Murray , London ,1890.

[3] Tan K , Nishida R , Toong Y. Floral synomone of a wild orchid , *Bulbophyllum cheiri* , lures *Bactrocera* fruit flies for pollination. Journal of Chemical Ecology ,2002 ,28 (6) :1161—1172.

[4] Chen S C , Luo Y B. Advances in some plant groups in China I . A retrospect and prospect of orchidology in China. Acta Botanica Sinica , 2003 ,45 :2—20.

[5] Seidenfaden G. Contributions to the orchid flora of Thailand 7. Bot. Tidsskr. 1976 ,71 :19—28.

[6] Seidenfaden G. Orchid genera in Thailand 13. Opera Bot. 1986 ,89 :161—170.

[7] Seidenfaden G. The orchids of Indochina. Opera Bot. 1992 ,114 :259.

[8] Chen S C. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing : Science Press ,1999. 18 :1—463.

[9] Zhao D H ed. Map of Yunnan. Beijing : Map Press of China ,1999. 181—182.

[10] Agricultural net of Nujiang (<http://www.ynnw.gov.cn/Modules/Document/infoshow1.aspx?kid=5802>)

[11] Liu Z J , Liu K W , Chen L J *et al.* Conservation ecology of endangered species *Paphiopedilum armeniacum* (Orchidaceae). Acta Ecologica Sinica , 2006 26 (9) :2791—2800.

[12] Sun R Y , Li Q F , Niu C J , *et al.* Base Ecology. Beijing : Higher Education Press ,2003. 99—107.

[13] Liu K W , Liu Z J , Huang L Q , *et al.* Self-fertilization strategy in an orchid. Nature ,2006 ,441 :945—946.

[14] Barrett S C H , Eckert C G. Variation and evolution of mating systems in seed plants. In : Kawanos , ed. Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants. Oxford : Academic Press ,1990. 229—254.

[15] Cruden R W. Pollen-ovule ratios : a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution ,1977 ,31 :32—46.

[16] Jurgens A , Gottsberger T W G. Pollen grain numbers , ovule numbers and pollen-ovule ratios in *Caryophylloideae* : correlation with breeding system , pollination , life form , style number , and sexual system. Sex Plant Reprod ,2002 ,14 :279—289.

[17] Zhang D Y , ed. Ecology of Evolution and Reproduction on Plant Life History. Beijing : Science Press ,2004. 1—421.

[18] Jackson D I. Environmental and hormonal effects on development of early bunch stem necrosis. Am J Enol Vitie ,1991 ,42 :290—293.

[19] Tang Z H , Yang L , Liang S N , *et al.* Effects of different water conditions on life cycle forms and physiological metabolisms of *Catharanthus roseus*. Acta Ecologica Sinica ,2007 ,27 (7) :2742—2747.

[20] Klekowski E J J. Mutation , Developmental Selection and Plant Evolution. New York : Columbia University Press ,1988.

参考文献 :

[1] 吉占和. 中国植物志. 北京 : 科学出版社 ,1999. 19 :1~485.

[4] 陈心启 , 罗毅波. 中国几个植物类群的研究进展 I . 中国兰科植物研究的回顾与前瞻. 植物学报 ,2002 ,45 :2~20.

[8] 陈心启. 中国植物志. 北京 : 科学出版社 ,1999. 18 :1~463.

[9] 赵鼎汉主编. 云南省地图册. 北京 : 中国地图出版社 ,1999. 181~182.

[10] 怒江兴农网 (<http://www.ynnw.gov.cn/Modules/Document/infoshow1.aspx?kid=5802>)

[11] 刘仲健 , 刘可为 , 陈利君 , 等. 濒危物种杏黄兜兰的保育生态学. 生态学报 ,2006 26 (9) :2791~2800.

[12] 孙儒泳 , 李庆芬 , 牛翠娟 , 等. 基础生态学. 北京 : 高等教育出版社 ,2003. 99~107.

[17] 张大勇主编. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京 : 科学出版社 ,2004. 1~421.

[19] 唐中华 , 杨蕾 , 梁胜楠 , 等. 土壤不同水分条件对长春花 (*Catharanthus roseus*) 生活史型的影响. 生态学报 ,2007 ,27 (7) :2742~2747.