

心启兰属 (*Chenorchis*) —— 兰科一新属 及其蚂蚁传粉的生态策略

刘仲健^{1,3,4}, 陈利君^{1,4}, 刘可为², 李利强^{1,4}, 麻学勇^{1,4}, 饶文辉^{1,4}

(1. 全国兰科植物种质资源保护中心, 深圳 518114; 2. 中国科学技术大学生命科学学院, 合肥 230027;

3. 华南农业大学林学院, 广州 510642; 4. 深圳市兰科植物保护研究中心, 深圳 518114)

摘要:在云南的高黎贡山的亚热带区域发现了具热带兰科种类特征的兰科新属心启兰属 (*Chenorchis*) (属模式种心启兰 *C. singchii*)。该属种具有附生、单轴生长, 花粉团坚硬, 粘盘柄存在等兰科较为进化的特征无疑是热带万代兰族 (Trib. Vandaeae) 的成员, 与鸟舌兰属 (*Ascocentrum*) 和槽舌兰属 (*Holcoglossum*) 有亲缘关系。区别点在于新属的唇瓣不具附属物; 侧裂片生于中裂片两侧而非距口两侧; 柱头腔大; 蕊喙甚大, 明显宽于蕊柱, 向下伸展; 花粉团具明显的柄, 附着于一个共同的粘盘柄近顶端内弯处。系统学分析结果显示其祖先可能来自热带, 因环境改变演化为新属种, 体现了被子植物分化的主要动力可能是开拓了更多的生态学机遇; 进一步的繁殖生态学特别是传粉机制和繁育系统的检测表明, 该物种发展出多个促进自交或近交的机制, 如选择有切胸蚁 (*Temnothorax* sp.) 栖息的生境, 利用蚂蚁近距离传粉; 花朵同时开放增加同株异花授粉发生机率; 种子有效的就近散播和生长, 产生局域拥挤效应以增加近亲繁殖的可能, 这些适应性改变成为它们在亚热带生存下来的必要条件, 特殊的生活史 (繁殖) 策略展示了它作为迁移种通过迅速增长抢占生境, 自动地将遗传基因传递给后代以保持对当地的适应性, 花序进化出大量花并同时开放便于同株异花传粉是成功开拓生境的一种对策, 其意义的延伸可能为植物的性的产生是进化上应对生境波动的权衡提供一个证据。

关键词:心启兰属; 新属; 心启兰; 新种; 兰科; 繁育系统; 进化; 生态策略

文章编号: 1000-0933(2008)06-2433-12 中图分类号: Q143, Q145, Q16, Q948 文献标识码: A

Chenorchis: a new orchid genus and its eco-strategy of ant pollination

LIU Zhong-Jian^{1,3,4}, CHEN Li-Jun^{1,4}, LIU Ke-Wei², LI Li-Qiang^{1,4}, MA Xue-Yong^{1,4}, RAO Wen-Hui^{1,4}

1 The National Orchid Conservation Center, Shenzhen 518114, China

2 School of Life Sciences, University of Science & Technology of China, Hefei 230027, China

3 College of forestry, South China Agric. Univ., Guangzhou 510642, China

4 The Orchid Conservation & Research Center of Shenzhen, Shenzhen 518114, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(6): 2433 ~ 2444.

Abstract: *Chenorchis*, a new orchid genus, based on *C. singchii*, with tropical orchid features, was found in subtropical regions of Gaoligong Mountain in Yunnan Province, China. This taxon undoubtedly belongs to Trib. Vandaeae with its comparatively advanced characteristics: epiphytic, monopodial, and with very hard pollinia, and long stipe; it is akin to

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; 深圳市科技计划资助项目 (No. 2006-464)

收稿日期: 2008-05-17; **修订日期:** 2008-05-21

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

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuzj@sinicaorchid.org

致谢: 中国科学院昆明植物研究所李锡文先生鉴定非兰科植物标本; 陈旭辉、刘卫荣协同参加野外观察, 特此致谢

Foundation item: The project was financially supported by the National Program for Wild Life Conservation and Nature Reserve Construction, China; and by the Science & Technology Plan of Shenzhen, China (No. 2006-464)

Received date: 2008-05-17; **Accepted date:** 2008-05-21

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

Ascocentrum and *Holcoglossum*, from which it differs by its lip lacking appendage, with side-lobes arising from both sides of the mid-lobe rather than the entrance to the spur; stigmatic cave large; rostellum very large, conspicuously broader than column, spreading downward; pollinia each with a distinct caudicle attached to the incurved subterminal portion of a common stipe. Phylogenetic analysis shows that it may be of tropical origin regions and evolve a new genus for changed environmental, indicating that the main motivation of Angiosperms differentiation is to bring forth more ecological opportunities; a further examination of reproductive ecology, especially pollination mechanism and breeding system, proved that this species has formed many mechanism to promote selfing and inbreeding. For instance, symbiosis with ants, (*Temnothorax* sp.), utilization of ants for short-distant pollination, flowers opening simultaneously to increase the frequency of geitonogamy, efficient dispersal and growth of seeds, crowded community to improve the possibility of inbreeding. All the above adaptive changes turn into necessary conditions for their survival in subtropical regions. And the reproductive strategy of this unique life history shows that this immigrant species autonomously passes the genes on to future generations to remain their adaptability, by quickly occupying the habitat. The success in habitat expansion strategy, of which inflorescence produces a lot of flowers to facilitate geitonogamy, and its significance may extend to provide an evidence that the occurrence of plant's sex results from the trade-offs of the fluctuation of habitat in evolution.

Key Words: *Chenorchis*; new genus; *C. singchii*; new species; Orchidaceae; breeding system; evolution; eco-strategy

高黎贡山是古热带植物区系与泛北极植物区系成分过渡的地带,在漫长的生物演化过程中,充当地球上生命演化的重要舞台和南北生物迁移扩散过渡的走廊,热带、温带、寒带的植物汇集共生的现象较为普遍,生物多样性异常丰富繁杂^[1]。该地区曾经是动植物的避难所,植物特有化程度较高^[1,2]。特殊的地理环境孕育了特有的物种和它的繁殖策略,尤其是自花授粉策略,因此,一直是植物系统进化和生态研究的热点地区。自花授粉引起的近交衰退被认为是植物繁育系统进化的一个选择压力^[3~9]。远交被认为是形成繁育系统中传粉多样性的主要动力,但矛盾的是:自交乃是大多数被子植物采用的繁殖策略^[10,11]。究竟什么力量驱使它们有这样的选择?然而,大多数的交配进化模式的研究都集中在近交衰退的作用上或在决定自交平衡水平的居群结构上^[12]。其实,自交有许多的益处,如拓展新的生境^[13,14],避免不可靠的传粉者^[3,15,16],在植物居群中保持对本地的适应性^[17]和自动地将遗传基因传递给后代^[18]等,因此,有花植物发展了许多促进自交的机制,如花药自转自花授粉^[19]和同株异花授粉,但它们一直是繁育系统研究中被忽视的一个方面^[20,21],而且对其生态学仍然知之甚少^[19,22]。如果一种植物的种群仅依靠动物媒介在个体间传送花粉,那么在没有传粉者或传粉者数量很少的时期或年度内时,那些能够自花授粉而先前没有杂交的个体将会存在选择优势^[15],但为什么植物在有动物传粉媒介时仍然选择自花授粉,甚至自花授粉的选择优势只有动物媒介存在时才能发生?高等植物自交被归结于生态因素,首要的因素是传粉者在季节和年度间的变化。这可能忽视了植物本身对新生境的主动应变的潜在能力以及主动利用昆虫的行为更好的服务于自身繁衍的策略,这要求人们必须从生态的角度和植物系统演化方面去研究自交机制的进化意义。

1 材料和新属种的描述

1.1 研究地点的概况

研究地点位于云南省保山市腾冲县五合乡的高黎贡山南段(24°53'N, 98°43'E)的海拔 1600~2000m 的亚热带山地季风气候区。据气象观察,海拔 1655m 的年平均气温为 14.9℃,最冷月(1 月份)平均气温为 0.9℃,最热月(8 月份)平均气温为 24.3℃,降雨量为 1478mm,平均日照时数为 5.72h,每年 4 月~10 月份为汛期,11 月~翌年 3 月份为非汛期。

研究区内的植被为亚热带常绿阔叶林,林木高度 3~5(20)m,郁闭度为 0.5~0.6,为山地疏林(图 1-A, B)。主要植物种类有麻栎(*Quercus acutissima* Carr.)、香叶树(*Lindera communis* Hemsl.)、母猪果(*Helicia nilagirica* Bedd.)、毛杨梅(*Myrica esculenta* Buch.-Ham. ex D. Don)、蜡叶杜鹃(*Rhododendron lukiangense*

Franch.)、显脉虎皮楠(*Daphniphyllum paxianum* Rosenth)、红木荷(*Schima wallichii* (DC.) Korthals)、卵叶杜鹃(*R. callimorphum* Balf. f. et W. W. Smith)、岗铃(*Eurya groffii* Merr.)、半齿铁仔(*Myrsine semiserrata* Wall.)、短尾鹅耳枥(*Carpinus londoniana* H. Winkl.)、滇南木姜子(*Litsea martabanica* (Kurz) Hook. f.)、短刺栲(*Castanopsis echinocarpa* A. DC.)、密花素馨(*Jasminum coarctatum* Roxb.)、怒江铃(*E. tsaii* H. T. Chang)、匍匐堇菜(*Viola pilosa* Bl.)、裂唇鸢尾兰(*Oberonia pyrulifera* Lindl.)、鹅白毛兰(*Eria stricta* Lindl.)、西藏虎头兰(*Cymbidium tracyanum* L. Castle)、光亮瘤蕨(*Phymatodes cuspidatum* (D. Don) J. Sm.)等。

1.2 新属种的建立

2007年2月在该地区的海拔1650m的麻栎树干上发现一种植株类似槽舌兰属(*Holcoglossum*)^[23]的、正开着紫红色花的兰科植物。随后对该区域观察发现,该植物生于海拔1650~1900m的麻栎、香叶树和红木荷的树干或枝条上,多与裂唇鸢尾兰混生。该植物随这些树种分散分布,间隔距离很大,居群间距离较远。但该植物在这些树种的枝条上密集生长,数量较多,居群内植株大小不一,有许多实生苗。

该植物曾被以为是万代兰族(Trib. Vandae)的滇西槽舌兰(*Holcoglossum rupestre*)^[23]或半圆柱叶鸟舌兰(*Ascocentrum semiteretifolium*)^[24],但经详细检查后,发现该植物与槽舌兰属植物不同:它的花小,不完全开放,花粉块的两个花粉团具短柄,着生于粘盘柄近顶端处;而槽舌兰属植物的花大,花粉团无柄,直接着生于粘盘柄的顶端;两者差别明显。该植物与鸟舌兰属中具半圆柱叶的种类也有相似性,但3裂的唇瓣无任何附属物,且侧裂片甚大,生于中裂片两侧;蕊喙向下、硕大等特征可明显区分于鸟舌兰属。显然,该植物更接近鸟舌兰属,特别是具半圆柱状叶的种类。

万代兰族内近缘属间性状交叉严重,一直是兰科植物系统学研究中最为混乱的类群之一^[24,25],不同的学者的观点差别很大^[26]。为此,J. J. Smith针对主要分布在亚洲的万代兰族提出利用花粉块的结构及其数目进行分类的方法^[27],被后来的许多学者所接受^[24,25,28~31]。根据花粉块的结构,新植物应归入万代兰族中的 *Aerides-Vanda* alliance。

Christenson 的分支分析^[29]认为,*Aerides-Vanda* alliance 分为两支,万代兰属(*Vanda*)与鸟舌兰属成为一支,而槽舌兰属、凤蝶兰属(*Papilionanthe*)、指甲兰属(*Aerides*)、钻喙兰属(*Rhynchostylis*)、举喙兰属(*Seidenfadenia*)成为另外一支。鸟舌兰属是一个在营养体变异很大的属,已出现两种演化趋势:叶子为半圆柱形和叶子扁平的两类,但鸟舌兰属植物花部特征比较一致,尤其蕊喙2裂上举在 *Aerides-Vanda* alliance 中只为鸟舌兰属和举喙兰属所特有。在 Christenson 的分析结果^[29]中,槽舌兰属与举喙兰属成为平行演化的两支,举喙兰属球形的距可能是万代兰族最特化的距之一,而二裂上举的蕊喙也是非常特化。但是举喙兰属、槽舌兰属和鸟舌兰属部分种在营养体上非常相似:叶半圆柱形且近轴面具槽,茎很短。而且它们的分布区经常交错在一起,例如尖叶鸟舌兰(*A. pumilum*)与槽舌兰(*H. quasipinifolium*)这两个种都为中国台湾特有种,营养体和生境都非常相似,外观上很难予以区分。但这3个属植物的花部结构上的特征明显,尤其在蕊喙、花粉块、粘盘柄以及唇瓣形态和它的附属物等性状上更是如此。被发现的植物的营养体形态除了与鸟舌兰属和槽舌兰属以及举喙兰属的一些种相似外,花部特征无一相同,不可能属于这3个属的成员,生境的异质性而营养体具有相似性显示它们可能是来自于热带的同一祖先或是它们曾经处于相似的生境。在花部特征方面有很大的特殊性:三裂唇瓣的侧裂片位于中裂片两侧,而非距口两侧;唇瓣上与距内均无附属物;近方形的蕊喙明显宽于蕊柱,且向下伸展;花粉团具明显的柄,连接于粘盘柄的顶端下方而非顶端。因此,有必要建立新的属的分类等级以体现它在分类系统中的独立性与位置。

心启兰属

Chenorchis Z. J. Liu, K. W. Liu et L. J. Chen, gen. nov.

Type: *Chenorchis singchii* Z. J. Liu, K. W. Liu et L. J. Chen

Etymology: The new genus and species, *Chenorchis* and *C. singchii*, are named in honor of the famous

Chinese orchidologist, Professor Chen Sing Chi (or Chen Xi Qi), who was former director of the State key Laboratory of Systematic and evolutionary Botany, and curator of the Herbarium (PE), Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. He specialises in the Orchidaceae, and is the author of numerous scientific papers and books on Chinese orchids. *Chenorchis*: Chen (surname) + orchis (orchid); *singchii*: singchi (given name).

Diagnosis: Genus novum insigne, *Ascocentro* et *Holcoglossum* proximum, a quibus bene differt lobis lateralibus labelii ex ambabus lateribus lobi intermedi (non oris calcaris) orientibus, labello et calcaris non appendiculato, rostello maximo columna conspicue latiore deorsum expanso, pollinis caudiculis distinctis parti subterminali (non terminali) stipitis communis affixis praeditis.

Description: Epiphytic plants. Leaves many. Inflorescence pendulous, racemose, many-flowered; rachis thick, somewhat clavate; flowers small; dorsal sepal similar to petals; lateral sepals carinate toward abaxial apex; lip 3-lobed, spurred, not appendiculate nor callose; side-lobes from both lower sides of the mid-lobe rather than on both sides of the entrance to spur, nearly as long as the mid-lobe; spur cylindrical, pendulous, subparallel to ovary; column short, footless; rostellum large, subsquare, conspicuously broader than column; pollinia 2, waxy, each with a distinct caudicle attached to the subterminal portion of a common stipe; stipe sublinear; viscidium subelliptic, slightly broader than stipe.

此新属特征显著,与鸟舌兰属(*Ascocentrum*)和槽舌兰属(*Holcoglossum*)有亲缘关系。区别点在于:新属唇瓣侧裂片生于中裂片下部两侧而非距口两侧;唇瓣与距均无附属物;蕊喙近方形,很大,明显宽于蕊柱,且向下伸展;花粉团具明显的花粉团柄,着生于一个共同的粘盘柄顶端下方而非顶端。

心启兰 新种 图 1,图 2

Chenorchis singchii Z. J. Liu, K. W. Liu et L. J. Chen, sp. nov. Fig. 1, Fig. 2.

Type: China, Yunnan, Baoshan city (保山市), Tengchong (腾冲), Wuhe (五合; 24°53'N, 98°43'E), on tree trunk or branch in broad-leaved forest, alt. 1650m, 16 February 2008, Z. J. Liu 3862 (holotype, NOCC).

Species nova aequalis genus nova.

Stem erect or ascending, 2–2.5 cm long, 3–4.5 mm in diameter, embraced by persistent leaf sheaths, unbranched. Leaves 2–6, fleshy, distichous, green, subterete, adaxially longitudinal-channelled, 2–18 cm long, 2.5–3.5 mm in diameter, apex acute, base articulated and then sheathing. Inflorescences arising from basal portion of the stem, often 1–2, arching or pendulous, 3–4.5 cm long, racemose, with 2–10 flowers; rachis clavate, 2–3 mm thick; bracts membranous, ovate, 2.5–3 mm long, apex obtuse; pedicel and ovary 6–8 mm long. Flowers small, not fully opening, purple-red; dorsal sepals suboblong, 3–3.5 mm long, 1.5–1.7 mm wide, apex rounded; lateral sepals ovate-elliptic, 3.3–4 mm long, 1.5–1.7 mm wide, apex obtuse; petals ovate-elliptic, 2.5–2.9 mm long, 1.2–1.6 mm wide, apex obtuse; labellum 3-lobed; lateral lobes ovate-elliptic, yellowish, 1.7–2 mm long, 0.9–1.1 mm wide, apex bluntly rounded; mid-lobe orbicular, concave, 2–2.5 mm in diameter, emarginate at apex; spur cylindrical, unornamented inside, pale yellow tinged purple-red in apical half, parallel to ovary, slightly curved toward the end, 2–2.3 mm long; column thick and short, 0.9–1 mm long, anther cap yellowish with a purple-red spot at apex. Pollinia 2, waxy, subglobose; caudicle short; stipe ca. 1.3 mm long; viscidium subelliptic. Fl. Feb.-Mar.

茎直立或斜立,长 2~2.5 cm,粗 3~4.5 mm,包藏于宿存的叶鞘之中,不分枝。叶 2~6 枚,肉质,二列,绿色,近圆柱形,近轴面具 1 条纵槽,长 2~18 cm,粗 2.5~3.5 mm,先端锐尖,基部具关节和扩大为鞘。花序从茎下部发出,1~2 个,外弯或下垂,长 3~4.5 cm,总状,具 2~10 朵花;花序轴棒状,粗 2~3 mm;苞片膜质,卵形,长 2.5~3 mm,先端钝;花梗和子房长 6~8 mm;花小,不甚张开,紫红色;中萼片近矩圆形,长 3~3.5 mm,



图1 心启兰:A. 生境;B. 一个居群;C. 带花植株;D. 花;E. &F. 蚂蚁访花后将花粉块带走;G. 蚂蚁清洁时留在唇瓣中裂片上的花粉块

Fig. 1 *Chenorchis singchü* Z. J. Liu, K. W. Liu et L. J. Chen: A. Habitat; B. A population; C. Flowering plant; D. Flower; E. &F. Pollinarium being taken away by a visiting ant; G. A pollinarium being left on the mid-lobe of the lip after ant cleaning itself

宽1.5~1.7 mm,先端钝圆;侧萼片卵状椭圆形,长3.3~4 mm,宽1.5~1.7 mm,先端钝;花瓣卵状椭圆形,长2.5~2.9 mm,宽1.2~1.6 mm,先端钝;唇瓣3裂;侧裂片卵状椭圆形,浅黄色,长1.7~2 mm,宽0.9~1.1 mm,先端钝圆;中裂片圆形,凹陷,直径2~2.5 mm,先端微缺;距浅黄色,下部紫红色,圆筒状,长2~2.3 mm,几与子房平行伸展,近末端略向前弯曲;蕊柱粗短,长0.9~1 mm;药帽浅黄色,先端具1紫红色斑点;花粉团

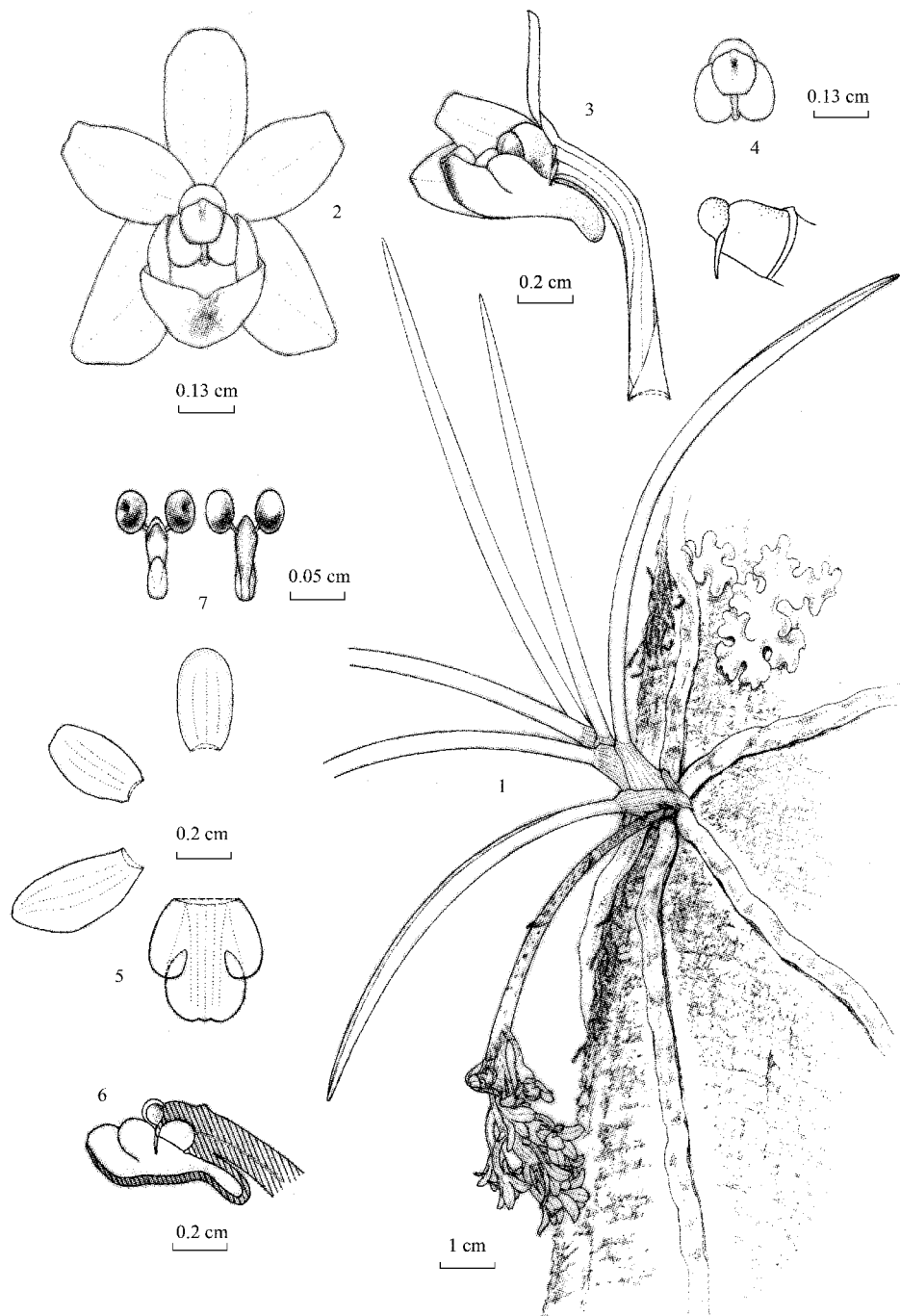


图2 心启兰:1. 带花植株;2. 花, 正面观;3. 花, 侧面观(切除1枚花瓣和1枚侧萼片);4. 蕊柱, 正面观和侧面观;5. 中萼片、花瓣、侧萼片、唇瓣;6. 蕊柱与唇瓣, 纵截面;7. 花粉块, 左: 背面观, 右: 正面观; 麻学勇根据 Z. J. Liu 3862 号模式标本绘

Fig. 2 *Chenorchis singchii* Z. J. Liu, K. W. Liu et L. J. Chen: 1. Flowering plant; 2. Flower, front view; 3. Flower, side view, with a petal and a lateral sepal removed; 4. Column, front view and side view; 5. Dorsal sepal, petal, lateral sepal and lip; 6. Column and lip, longitudinal section; 7. Pollinaria, left, back view; right, front view; Drawn by Mr. X. Y. Ma from Z. J. Liu 3862 (Type)

2, 蜡质, 近球形; 花粉团柄短; 粘盘柄长约 1.3 mm; 粘盘近椭圆形。花期 2~3 月。

新植物名称来源: 新属与新种的命名均为对中国著名的兰科专家陈心启教授表示敬意。陈心启教授为中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室前主任和植物标本馆前馆长。他专门致力于兰科植物的研究, 是为数众多的有关中国兰科的科学论文和专著的作者。属名用他的姓“陈(Chen)”与兰花(orchid)组合而成, 种加词用他的名“心启(singchi)”, 故有心启兰属 *Chenorchis* 与心启兰 *C. singchii*。

心启兰的根粗,叶针状、肉质,以及旱季部分叶片脱落等特征使它能在干旱和阳光充足的地方生长。这些条件恰恰是蚂蚁的适生环境。鉴于该新种与蚂蚁的特化传粉关系,为此,对其繁殖生态学特别是传粉机制和繁育系统进行了检测。

2 方法

2.1 开花物候和花部件位置关系观察

2.1.1 开花物候观察

在所研究心启兰自然居群中所有植株在 2007~2008 年间不同月份的开花物候情况进行观察,记录居群的始花期、盛花期、末花期。随机标记 20 个花未开放的花序,观察和记录其单花和单株的开花特性:从 7:00~19:00 每隔 2h 观察记录每一朵花的开放、闭合、凋谢时间,花药和花冠的形态变化,每天每花序开花数和花序上花的开放顺序等。测量花(芽)数/花序,花序数/株等数值。

2.1.2 花部件的相互位置关系的观察

采集正在开放的新鲜花朵,直接在放大镜下观察柱头、花药、唇瓣以及萼片、花瓣形态特征和相互间的位置关系,并拍摄照片。

2.2 传粉机制观察

从 2007 年到 2008 年,每年在 10 个居群中随机选择建立观察样方 20 个(每一居群 2 个,两年共 40 个),每样方约有 30 朵花。从花序的第一朵花即将开放时开始,每天从 7:00~19:00 对花朵的传粉状况进行全程观察。观察持续至样方内的花朵全部开放完毕时止。

2.2.1 访花昆虫种类及其访花行为的观察

记录每一样方内花朵每天的开放状况、传粉状况和结实状况,记录和统计每个花序上访花动物的种类、数量,访问次数、停留时间、同一访问者一次访问花的数目(同株)和株数。对每种昆虫的访花行为进行摄影、描述,并捕捉昆虫作凭证标本。

2.2.2 花蜜分泌量和气味的测定

从 7:00~19:00 间,每天检查样方内花的泌蜜量,每隔 2~3h 用 5~10 μ l 微吸管分别测量开花前套袋和不套袋的花的泌蜜量和直接嗅闻花朵是否发出气味。

2.2.3 果实种子量计算

随机抽样对人工和异花传粉各 10 个果实,在放大镜下计算其种子量。

2.3 繁育系统的检测

2.3.1 花的展示试验

每样方选择标记最大花序(以花朵数量计算)和最小花序各 2 对(每年 20 对,两年 40 对),观察访问昆虫对它们的访问顺序、次数、每花序的访问时间、同一花序每一昆虫同一次访问花朵数量,追踪它们的访花路径,以检验花序大小对昆虫的吸引力。

2.3.2 人工自花传粉与人工异花传粉试验

设立可对照的人工自花传粉和人工异花传粉的样方共 20 对 40 个(每年 10 对 20 个)。每个样方约具 10 朵花。人工自花传粉:花开之前套袋,花开之后授精之前利用铅笔尖将花粉块剥离后,将花粉块送入原花的柱头腔内,套袋。记录花朵的变化和结果状况。人工异花传粉:花开之前套袋,花开之后授精之前利用铅笔尖将花粉块剥离送入不同样方内的花的柱头腔内,套袋。记录花朵的变化和结果状况。

2.3.3 自然传粉与套袋花自然传粉的试验

设立可对照的自然传粉与套袋花自然传粉的样方共 20 对 40 个(每年 10 对 20 个)。每个样方约具 10 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。利用残存花序轴上蒴果,统计样方内的植株的 2006 年的结果率。套袋花自然传粉: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。

2.3.4 去雄自然和套袋无性生殖试验

设立可对照的样方 20 对 40 个(每年 10 对 20 个),每个样方约具 10 花。花开之前套袋,花开之后授精之前用铅笔尖将花粉块剥离,将样方对中的一个样方的花朵套袋,另一样方花朵仍处于天然状况,观察记录它们的传粉状况和结果状况。

2.3.5 同株异花传粉和异花传粉试验

设立可对照的样方 20 对 40 个(每年 10 对 20 个),每个样方约具 10 花,花开之前套袋,花开之后,将样方对中的一个样方的花序的花去雄;另一个样方的花序的花全部不去雄,在自然状态下观察它们的结果状况。

2.3.6 花粉流的检测

结合 2.3.5 的试验,去雄样方与不去雄样方设计成相互靠近的样方对,记录去雄花与不去雄花之间的距离,观察去雄花的结果状况,以检测花粉传播的范围。

3 结果与分析

观察及统计结果通过软件 SPSS, version:10.0 进行有关分析。

3.1 开花物候特征及花形态结构特征

心启兰的花序上花数为 (8.80 ± 2.78) 朵($n=20$),开花植株的花序数为 (1.39 ± 0.37) ($n=20$)。居群的始花期为 2 月下旬,盛花期为 3 月上旬,末花期为 3 月中旬。花序上的花通常在 1~2d 内开放完毕;不被授精花可持续开放 8~10d。花授粉后,花冠颜色变白、萎蔫并宿存于幼果上;不授粉花将会整朵花凋谢并从花序轴上落下。果实长纺锤形,长 13~18 mm,直径 3~5 mm。

心启兰花的蕊柱与水平线成 10~30°夹角,柱头腔口朝下,药床与水平线成 50~70°夹角,花粉团及粘盘柄后倾。唇瓣侧裂片向前伸出长于蕊柱,蕊喙硕大且向下伸展,中裂片凹陷部分位于蕊柱前下方,距口在柱头腔的后下方,柱头腔比距口宽(图 2-2,3,5)。

3.2 传粉机制及结果率

经过 2007 年至 2008 年两年共 20d(约 480h;每年 10d,每天约 12h)的观察,在 10 个居群的样方结果率为 30.88% $\pm$ 18.91% ($n=40$);到全部花开放完毕,所观察到触及柱头或花药的昆虫均为切胸蚁属的一个未被描述过的种(*Temnothorax* sp.,周善义等,正在发表的资料)。传粉蚂蚁建巢于心启兰居群所附生树种的枯枝上,每巢个体数量数 10 头,其活动范围仅限于 1 棵树。测量到花朵泌蜜每天约为 0.1 mm,含糖量为 3%~5%,但未闻到花朵发出任何气味。

心启兰的传粉者从花的前部进入唇瓣,沿着由蕊柱、侧裂片和唇盘形成的通道进入唇瓣基部的距口取食。当传粉者后退时,头部后背部分碰触蕊喙上的粘盘将花粉块从药帽内拖出。花粉块粘在蚂蚁头部后随即发生“俯降”,粘盘柄向前弯曲而将花粉团置于头部的前方的两触角之间位置上,然后到同一花序上的另一朵花上觅食,退出时身上花粉块被硕大的蕊喙刮下落入柱头腔内,完成同株异花传粉,离开时又将该花花粉块带走(图 1-E,F)。在观察中发现,有一些传粉者带着花粉块后退到唇瓣中裂片后,利用前腿将粘在头上花粉块推脱到盘状的中裂片上。当后来传粉者来觅食时,首先要清理出通道以便取食距内的蜜,位于唇瓣中裂片上阻碍它进入唇瓣基部取食的花粉块常会被推到柱头上,完成自花传粉。传粉蚂蚁的身长约 3 mm(不含触角),头部长宽约 1 mm;头部有很长颈部,觅食后伸长脖子昂起头退出时就很容易碰到蕊喙,带走花粉块;另一方面,柱头很大,位于距开口的前上方,距口很小,叉状的花粉块比距口宽而不会被推进距内,因此传粉者带着花粉块前进时,花粉团必然先接触具粘液的柱头而滞留在腔内。再者,由侧裂片构成的通道,极大的限制传粉者的活动范围。在传粉者进入距内取食时,由于通道的限制,它的躯体只能在通道内部前后活动,保证了粘在蚂蚁头部或散落在唇瓣中裂片上的花粉块被送到柱头腔内。此种切胸蚁的活动范围仅限于一棵树,传粉通常发生于同一花序或同株的另一个花序,仅见个别传粉者携着花粉块到居群内的邻近植株上觅食,因为多数传粉者在离开觅食花序时将粘在身上的花粉块清理干净(图 1-G)。心启兰花序通常向下弯向树干,使花序上的花贴近树皮,便于切胸蚁上来采蜜而实现传粉(图 1-C)。

除此之外,在 40 个样方中尚未观察到其他的传粉现象。

2006~2008 年的每年的自然结果率分别为 $31.18\% \pm 11.57\%$, $30.83\% \pm 18.14\%$ 和 $30.95\% \pm 19.65\%$ 。2006 年与 2007 年,2007 年与 2008 年的结果率均没有差异($t=0.07218$, $df=38$, $P=0.94284$; $t=0.02038$, $df=38$, $P=0.98385$)。蒴果纺锤形,长 13~18 mm,宽 3~5 mm,在放大镜下,种子呈长卵形,黄褐色,长 0.18~0.20 mm,宽约 0.067 mm。果实的平均种子数人工自花传粉为 (24537.27 ± 7285.28) 粒($n=11$),人工异花传粉为 (24520.09 ± 7121.90) 粒($n=11$)。两者没有差异($t=0.00533$, $df=20$, $P=0.9958$)。表明自花授粉可能不存在胚珠和种子贴现。

3.3 繁育系统

3.3.1 花的展示

切胸蚁对多花花序与少花花序的访问顺序均是随机的,没有特别偏好,平均为 (10.05 ± 1.86) 次($n=20$)与 (10.05 ± 1.86) 次($n=20$),两者没有明显差异($t=0$, $df=38$, $P=1$)。当它进入居群觅食时,离它巢穴近的花序首先被访问,进入下一个花序也是近距离者优先。但访问时间大、小花序为 $(20.6 \pm 3.4) \text{ min}$ ($n=20$)与 $(7.0 \pm 2.0) \text{ min}$ ($n=20$),两者差异明显($t=14.8949$, $df=38$, $P=1.9 \times 10^{-17}$)。主要是花序的花较多时切胸蚁对花逐一访问致使逗留时间较长,尤其是双花序的植株。

3.3.2 人工自花传粉与人工异花传粉

在人工自花传粉与人工异花传粉的试验中,当自花或异花的花粉团进入柱头腔后蕊喙继续增大;4~5d 后,花被片颜色变淡并萎蔫,但基部变绿而肥大,在果期宿存;增大的蕊喙将柱头腔完全覆盖,花朵完成授精、结实。其结果率:人工自花传粉为 100% ($n=20$),人工异花传粉为 $98.75\% \pm 5.45\%$ ($n=20$),两者无显著差异($t=1.000$, $df=38$, $P=0.32364$),表明心启兰具有自花和异花亲和力。

3.3.3 自然传粉与套袋花的自然传粉

自然传粉的花朵发育状况与 3.3.2 结果相同,结果率为 $30.88\% \pm 18.91\%$ ($n=40$);套袋花结果率为 0 ($n=40$),两者具显著差异,表明心启兰不会发生自动自花传粉。

3.3.4 自然和套袋无性生殖

在可对照的去雄试验的样方对中,自然结果率为 $30.88\% \pm 18.91\%$ ($n=40$),套袋花结果率为 0 ($n=40$),表明心启兰不能产生无性的种子。

3.3.5 同株异花传粉和异花传粉以及花粉被传送范围

去雄(花序上全部花)花的结果率为 $3.81\% \pm 11.53\%$ ($n=20$);不去雄花的结果率为 $30.95 \pm 19.65\%$ ($n=20$),两者具显著差异($t=5.19305$, $df=38$, $P=7.3 \times 10^{-6}$)。这表明居群的结果率主要来自于同株异花传粉,其贡献率为 27.14%,占结果率的 87.69%。去雄花的少量结果主要源于在相距 50 cm 范围内有不去雄花的植株,否则植株结果率为 0,表明心启兰不仅是同株异花授粉而且少数的异株授粉也只是近交。

4 讨论与结论

兰科是高黎贡山种子植物中最大科,起源于新、旧世界的热带和温带,温带兰有许多特有种,而热带附生兰的万代兰亚科却未见特有种。有研究认为该亚科的一些种,如圆柱叶鸟舌兰(*A. himalaicum*),因板块位移而来到了高黎贡山亚热带地域^[2];地质证据和植物地理区系成份印证了这地区与热带具亲缘关系^[32]。心启兰的性状表明与热带种属的鸟舌兰属和槽舌兰属有亲缘关系。鸟舌兰属产于东南亚至喜马拉雅地区,而槽舌兰属则主要产我国西南部,有少数种类可到达缅甸、印度东北部、泰国和越南。这两个属被普遍认为是万代兰亚族中进化的类型。心启兰属是它们的近亲,但传粉媒介完全不同,是由一种树棲蚂蚁切胸蚁传粉的。切胸蚁属产蒙古至千岛群岛,也见于日本和我国台湾,应是一个主要产于温带的属,与热带并无渊源^[33]。心启兰的传粉媒介是切胸蚁属中一个未被描述的新种,活动范围很狭窄,只限于筑巢的树上。而其所棲息的树木为麻栎、红木荷和香叶树,多生于阳光充足、较为干旱的环境中。而这种生境也正好是心启兰生长的地方。兰花与传粉蚂蚁形成了一种很特殊的依存关系。诚然,蚂蚁传粉在植物界并不多见,在兰科也只有少量的报道。

与热带兰有亲缘关系的心启兰却由一个主要分布于温带的蚂蚁属的成员传粉,其衍生的可能性是显而易见的。也就是说心启兰应是一种能适应特化的环境的新类群。其次,心启兰的花部构造也很特别,尤其是硕大的蕊喙。在授粉后还会继续增大,最终覆盖了整个柱头腔。这种结构与机制,在万代兰亚族,甚至整个兰科也从未见于报道。因此,可以认为心启兰属是一个十分进化的属^[34],与鸟舌兰属和槽舌兰属相比,不仅花部结构和传粉媒介有显著不同,而且生境也很独特。它很可能是高黎贡山形成后,适应于干旱环境的一个特化植物。它更接近于鸟舌兰属中具近圆柱状或半圆柱状叶片的种类,究竟与后者平行发展或是源于后者,尚有待于进一步的研究。从近缘属的性状和生境的选择结果来看,心启兰在高黎贡山的发现,显示被子植物分化的主要动力可能是开拓了更多的生态学机遇。

生境的改变,可能促使繁育系统的改变,这种改变往往伴随着形态结构的改变。对心启兰特化而又稳定的传粉系统观察结果表明,心启兰以蚂蚁自花和同株异花传粉系统为主,存在少量的近距离的异交。这是由于心启兰花的距、蕊喙、柱头和唇瓣的结构和传粉者的体态以及觅食行为巧妙的相互配合的结果。与其他兰科植物的传粉者相比,心启兰的传粉者在许多方面显得很特殊。几个近缘属的传粉者都以固定的部位和相同的方式传送花粉块^[35],而心启兰利用传粉者以同一的部位携带花粉块,但以两种不同方式将花粉块送入柱头腔,实行两种不同的传粉机制,这与其他兰科植物的专化传粉机制明显不同。

蚁科昆虫基本上都不是传粉者,极少数的也是衍生的^[36]。切胸蚁是心启兰唯一的传粉者和两种传粉机制并存以及传粉者的访问活动的特殊性,说明心启兰与切胸蚁的适应关系已相当专化。心启兰植物的花部结构在传粉过程起着重要的作用:花部质地比较坚硬,能够支持访问者;唇瓣侧裂片大且内弯,引导和限制传粉者的访问行为;唇瓣的中裂片浅盘状,一方面成为访问者移动的平台和接纳传粉者清理下来花粉块,另一方面又与侧裂片构成通向距的入口;唇瓣内无任何附属物,使过道畅通,便于蚂蚁将携带的或唇瓣上留下的花粉块推入柱头腔内;距口小且位于柱头的后下方,使柱头腔优先接受花粉块;硕大的蕊喙在蚂蚁退出时下压使之带走花粉块,在授粉后继续增大,覆盖并保护柱头腔等。切胸蚁对心启兰的传粉,主要是在同一花序上进行。显然,在这种传粉机制下,花序越大自花授粉成功的可能性就越高。这是因为更多花的花序缩短了切胸蚁的活动距离,或提高了它的访花效率,不便于切胸蚁清洁身上花粉块,而不是受到较大花序的吸引。一头切胸蚁基本上到一个花序上访问完所有开放花朵并反复多次后才离开,而大小花序受到访问次数没有不同,但访问时间就有明显差异。这种蚂蚁传粉行为的实验证据不完全支持传粉效率假说^[37]。同株异花授粉更不是为增加对传粉昆虫的吸引而不可避免的副产品,因蚂蚁不需太大的视觉吸引。

心启兰在新生境中主动利用了蚁科昆虫,而且主要是用于自花传粉,使其在新生境中生存下来。善用环境资源服务于繁殖使其获得了相对竞争优势。传粉者可以通过机械或行为机制促进了种群间的生殖隔离,从而导致了被子植物的高度多样化。心启兰在这种生境中的存在和传粉昆虫的关系促使它与近亲物种的分化,印证了环境的频繁变化和恶劣的条件有利于产生新的物种。它通过适应于不同传粉和种子扩散媒介的形态学分化达到了生殖隔离而形成了新物种,在这过程中,通过采取不同的生长型和生活史而形成了新的繁殖策略。

从图 1-B 可以看出,心启兰多为成群分布,主要是由于自身散发的种子萌发而形成的。在野外调查中发现在成熟的心启兰旁边具有许多实生苗。这种实生苗经 2a 生长而出现性成熟,各个体间具亲缘关系。正因为该植物在开拓新生境时采取了自交繁殖策略以保持其适应性,生长、发育和繁殖成熟都很迅速,种子也往往集中分布在它们的母株周围。这不会引起同胞竞争,而且因营造同株异花传粉的有利条件,可以增加近亲间相互传粉的相关率。去雄试验结果表明了花粉输送范围均在 50 cm 以内,密集的个体使自交率或近交率上升,可以维持对新生境的占领。外来种在新环境中受到的选择压力一般不同于原产地,它将会在生长、维持和繁殖之间的资源分配上产生适应性调整^[38,39]。心启兰这一生活史中的适应性调整进一步强化了它们的入侵能力。其观察结果体现了生活史进化理论的有关生活史的适应性改变可能是它们成为入侵种的必要条件。

自交的适应进化选择优势在于:首先是生态学优势,当由于很低的种群密度或缺少传粉媒介等导致外来

花粉量不足时,即使近交衰退非常剧烈,自交也会受到选择以保障胚珠的受精,产生繁殖保障效应;其次是遗传学优势^[40],如果自交花粉比异交花粉更易获得使胚珠受精的机会,那么自交通过自动选择优势,可提高植物通过花粉途径向后代所贡献的基因数。同株异花授粉意味着花粉输出下降的雄性适合度代价,即花粉贴现,和通过干扰结实产生的雌性适合度代价,即近交衰退和胚珠贴现。观察结果显示,同步大量开花不会吸引更多的传粉者来访问,只是吸引传粉者在花序停留时间延长,以使植株的花获得更多的近亲交配机会。心启兰由于发生异交的机率不大,花粉和胚珠贴现并不严重,这个物种的自动选择优势(自交者比异交者多贡献了一份基因拷贝)总是存在的。因此,正因为它具有繁殖保障和自动选择优势才得以在改变的生境和地理隔离的状况下通过自交的适应进化而生存和繁衍。这也是为什么心启兰采取现在这种生态策略的一个原因。

有性繁殖是几乎所有真核生物都具有的、较为原始的性状,这可能有助于生物的繁殖和长期生存。遗传变异为有性系提供了进化潜能:当环境条件发生改变时,有性系能适应新的环境,而无性繁殖的生物却很难产生快速应变反应。但是无性繁殖的个体无需分出一半左右的能量用于生产雄性个体(或花粉),而且可把她的全部基因都传给自己的后代(有性繁殖的个体只能传递一半),所以在和有性繁殖个体的生存竞争中具有明显的种群统计学优势^[41]。因此,性是进化上的一个悖论:有性繁殖在进化上的缺点远比优点明显,但它却在生物界普遍存在,正如自交存在近交衰退却被多数植物所采用那样。那么,是什么因素使得有性繁殖在进化竞赛中取得了胜利呢?其实,从心启兰的地理分布和繁殖方式来看,性的进化还有另外一种解释,那就是对新生境入侵和对生境波动的生活史权衡后的产物:自交是异交与无性繁殖的一种中间的状态,兼具了两者的优点。在心启兰入侵新生境的初期采取近交,取得对生境适应的功能。它刺激了花序的进化,产生多花的花序和促使花同时开放^[36],通过近交满足对生境占领或到达新生境。而要促使同株异花授粉^[22,42]的发生,最好办法就是增加同一花序的花朵数量和每日开放的花数量,以及利用活动范围不大、能在同一个体上连续访问多花的传粉昆虫。蚂蚁是最好选择,因它身体细小,又没有翅膀,具有一定的领地范围,觅食时表现出“怀旧习性(*Ortstreue*)”:每日到同一植株或同朵花上觅食^[36],因而限制了花粉流的大范围扩散,尤其是具有“言传身教”能力的切胸蚁^[43]更是如此。因此,为有效地利用传粉者的觅食行为,植株由单花花序进化出多花花序,并促进花朵雌雄同步成熟。

避免自交曾经被用来解释几乎所有的植物繁殖性状。进化生物学家的一个中心议题是去弄清有花植物交配对策和性别多样性的起源与维持的选择力量,不仅仅是了解它们如何避免自交和避免雌雄功能干扰,还要了解它们如何促进自交和怎样协调雌雄功能的表达^[41]。事实上,植物如何促进自交、自交的多样性与自交在到达新生境中怎样作用于生存等适应意义可能被低估了^[3]。心启兰的生态策略给予的启示是,理解它们的作用不能和它们的背景割裂开来,至少在植物的有性生殖方面^[44,45]。

References:

- [1] Xiong Q H, Ai H T, eds. *Nature and Biodiversity in Gaoligong Mountains*. Beijing: Science Press, 2006. 1—10.
- [2] Li H, Bartholomew B. The diversity of Orchidaceae in Gaoligong Mountains, Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 1999, XI: 65—78.
- [3] Darwin C. *The Effects of Cross and Self fertilization in the Vegetable Kingdom*. London: Murray, 1876.
- [4] Charlesworth D, Charlesworth B. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, 18: 237—268.
- [5] Charlesworth D, Charlesworth B. Inbreeding depression with heterozygote advantage and its effect on selection for modifiers changing the outcrossing rate. *Evolution*, 1990, 44: 870—888.
- [6] Lande R, Schemske D W. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants I. Genetic models. *Evolution*, 1985, 39: 24—40.
- [7] Holsinger K E. Inbreeding depression doesn't matter: the genetic basis of mating system evolution. *Evolution*, 1988, 42: 1235—1244.
- [8] Holsinger K E. Inbreeding depression and the evolution of plant mating systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 1991, 6: 307—308.
- [9] Li Q J, Kress W J, Xu Z F, et al. Mating system and stigmatic behavior during flowering of *Alpinia kwangsiensis* (Zingiberaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2002, 232: 123—132.
- [10] Barrett S C H. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Rev. Genet*, 2002, 3: 274—284.
- [11] Lloyd D G, Schoen D J. Self- and Cross-fertilization in plants I. Functional dimensions. *Int. J. Plant Sci.*, 1992, 153: 358—369.
- [12] Kalisz S, Vogler D W, Fails B, et al. The mechanism of delayed selfing in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*,

1999, 86: 1239—1247.

- [13] Baker H G. Self-compatibility and establishment after “long distance” dispersal. *Evolution*, 1955, 9: 347—349.
- [14] Stebbins G L. Self-fertilization and population variability in the higher plants. *American Naturalist*, 1957, 91: 337—354.
- [15] Lloyd D G. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *American Naturalist*, 1979, 113: 67—79.
- [16] Piper J G, Charlesworth B, Charlesworth D. A high rate of self-fertilization and increased seed fertility of homostyle primroses. *Nature*, 1984, 310: 50—51.
- [17] Antonovics J. Evolution in closely adjacent plant populations V. Evolution of self-fertility. *Heredity*, 1968, 23: 219—238.
- [18] Jain S K. The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1976, 7: 469—495.
- [19] Liu K W, Liu Z J, Huang L Q, *et al.* Self-fertilization strategy in an orchid. *Nature*, 2006, 441: 945—946.
- [20] de Jong T J, Klinkhamer P G L, Rademaker M C J. How geitonogamous selfing affects sex allocation in hermaphrodite plants. *Journal of Evolutionary Biology*, 1999, 12: 166—176.
- [21] de Jong T J. From pollen dynamics to adaptive dynamics. *Plant Species Biology*, 2000, 15: 31—41.
- [22] Snow A A, Spira T P, Simpson R, *et al.* The ecology of geitonogamous pollination. In: Lloyd D G, Barrett S C H. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-pollinated Plants*. New York: Chapman & Hall, 1996.
- [23] Tsi Z H, ed. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. Beijing: Science Press, 1999. 19: 1—485.
- [24] Seidenfaden G. *Orchid Genera in Thailand XIV*. Copenhagen, 1988.
- [25] Garay L A. On the Systematics of the Monopodial Orchids I. *Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ.*, 1972, 23(4): 149—212.
- [26] Bentham G. Notes on Orchidaceae. *J. Linn. Soc. Bot.*, 1881, 18: 281—360.
- [27] Smith J J. Artificial key to the orchid genera of the netherlands indies, together with those of new guinea, the *Malaya peninsula* and the Philippines. *Blumea*, 1934, 1(1): 194—215.
- [28] Dressler R L. *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Melbourne: Cambridge University Press, 1993.
- [29] Christenson E A. The taxonomy of *Aerides* and related genera. In *Proc. 12th World Orchid Conf.* Tokyo, 1987, 35—40.
- [30] Christenson E A. An infrageneric classification of *Holcoglossum* Schltr. (Orchidaceae: Sarcanthinae) with a key to the genera of the *Aerides-Vanda* Alliance. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, 1987, 44(2): 249—256.
- [31] Seidenfaden G. *Orchid Genera in Thailand XIV*. Fifty-nine vandoid genera. *Opera Botanica*, 1988, 95: 304—306.
- [32] Liu Z J, Chen L J, Lei S P, *et al.* Reproduction strategy of *Trias verrucosa* (Orchidaceae) from China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(11): 4460—4468.
- [33] Radchenko A. A review of the ant genera *Leptothorax* Mayr and *Temnothorax* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) of the Eastern Palaearctic. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 2004, 50(2): 109—137.
- [34] Ramirez S R, Gravendeel B, Singer R B, *et al.* Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature*, 2007, 448: 1042—1045.
- [35] Singer R B, Sazima M. The pollination mechanism in the ‘*Pelexia alliance*’ (Orchidaceae: Spiranthinae). *Bot. J. Linn. Soc.*, 1999, 131: 249—262.
- [36] Gomez J M. Effectiveness of ants as pollinators of *Lobularia maritima*: effects on main sequential fitness components of the host plant. *Oecologia*, 2000, 122: 90—97.
- [37] Kelly D, Sork V L. Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 427—447.
- [38] Willis A J, Memmott J, Forrester R I. Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species? *Ecology Letters*, 2000, 3: 275—283.
- [39] Thebaud C, Simberloff D. Are plants really larger in their introduced ranges? *American Naturalist*, 2001, 157: 231—236.
- [40] Holsinger K E. Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. *Evolutionary Biology*, 1996, 29: 107—149.
- [41] Zhang D Y, ed. *Ecology of Evolution and Reproduction on Plant Life History*. Beijing: Science Press, 2004. 1—421.
- [42] Vrieling K, Saumitou-Laprade P, Cuguen J, *et al.* Direct and indirect estimates of the selfing rate in small and large individuals of the bumblebee pollinated *Cynoglossum officinale* L (Boraginaceae). *Ecology Letters*, 1999, 2: 331—337.
- [43] Franks N R, Richardson T. Teaching in tandem-running ants. *Nature*, 2006, 439: 153.
- [44] Herlihy C R, Eckert C G. Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. *Nature*, 2002, 416: 320—323.
- [45] Qu R, Li X, Luo Y. *et al.* Wind-dragged corolla enhances self-pollination: A new mechanism of delayed self-pollination. *Annals of Botany*, 2007, 100(6): 1155—1164.

参考文献:

- [1] 熊清华, 艾怀特主编. 高黎贡山自然与生物多样性研究. 北京: 科学出版社, 2006. 1—10.
- [2] 李恒, Bartholomew B. 高黎贡山兰花的多样性. 云南植物研究, 1999, XI: 65—78.
- [23] 吉占和主编. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1999. 19: 1—485.
- [32] 刘仲健, 陈利君, 雷嗣鹏等. 疣花三角兰 (*Trias verrucosa*) 的生殖策略. 生态学报, 2007, 11: 4460—4468.
- [41] 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.



图1 心启兰:A. 生境;B. 一个居群;C. 带花植株;D. 花;E. &F. 蚂蚁访花后将花粉块带走;G. 蚂蚁清洁时留在唇瓣中裂片上的花粉块

Fig. 1 *Chenorchis singchii* Z. J. Liu, K. W. Liu et L. J. Chen: A. Habitat; B. A population; C. Flowering plant; D. Flower; E. &F. Pollinarium being taken away by a visiting ant; G. A pollinarium being left on the mid-lobe of the lip after ant cleaning itself

宽 1.5 ~ 1.7 mm,先端钝圆;侧萼片卵状椭圆形,长 3.3 ~ 4 mm,宽 1.5 ~ 1.7 mm,先端钝;花瓣卵状椭圆形,长 2.5 ~ 2.9 mm,宽 1.2 ~ 1.6 mm,先端钝;唇瓣 3 裂;侧裂片卵状椭圆形,浅黄色,长 1.7 ~ 2 mm,宽 0.9 ~ 1.1 mm,先端钝圆;中裂片圆形,凹陷,直径 2 ~ 2.5 mm,先端微缺;距浅黄色,下部紫红色,圆筒状,长 2 ~ 2.3 mm,几与子房平行伸展,近末端略向前弯曲;蕊柱粗短,长 0.9 ~ 1 mm;药帽浅黄色,先端具 1 紫红色斑点;花粉团