

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.04.022

张自斌,杨媚,赵秀海,等. 腐生植物无叶美冠兰食源性欺骗传粉研究[J]. 广西植物,2014,34(4):541—547

Zhang ZB, Yang M, Zhao XH, et al. Deceptive pollination of a saprophytic Orchid, *Eulophia zollingeri*[J]. Guihaia, 2014, 34(4):541—547

腐生植物无叶美冠兰食源性欺骗传粉研究

张自斌^{1,2,3}, 杨媚^{2,3}, 赵秀海¹, 倪世栋², 杨飞鹏², 陈巧巧², 黄伯高^{2,3*}

(1. 北京林业大学, 北京 100083; 2. 广西雅长兰科植物国家级自然保护区管理局, 广西 百色 533209; 3. 广西雅长兰科植物研究中心, 广西 百色 533209)

摘 要: 无叶美冠兰是一种典型的腐生兰科植物,为揭示该物种的自然传粉机制,拓展对兰科植物生殖特性的认识,在广西雅长兰科植物国家级自然保护区对其开展了传粉生态学观测研究。结果表明:无叶美冠兰花朵具备高度自交亲和能力,但不存在自动自花授粉机制,必须依赖外部传粉媒介把花粉送到柱头,实现有效传粉;绿彩带蜂是无叶美冠兰唯一有效传粉昆虫;传粉昆虫与花朵在与传粉功能相关的关键性状在形态上良好拟合;绿彩带蜂的访花活动主要发生在3个阶段:8.6%发生在9:00~11:30,80.2%发生在11:30~14:00,11.2%发生在14:00~15:30;花朵在中午强烈的阳光直射下挥发出香甜的气味。无叶美冠兰花朵主要通过挥发极具诱惑力的香甜气味和唇瓣上黄色的蜜道来诱导绿彩带蜂进入花朵中觅食,传粉昆虫与花朵在与传粉功能相关的关键性状在形态上良好拟合促成有效传粉,绿彩带蜂在整个传粉过程没有获得报酬,是食源性欺骗传粉机制。

关键词: 绿彩带蜂; 无叶美冠兰; 腐生兰; 花部特征; 食源性欺骗机制

中图分类号: Q945, Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2014)04-0541-07

Deceptive pollination of a saprophytic Orchid, *Eulophia zollingeri*

ZHANG Zi-Bin^{1,2,3}, YANG Mei^{2,3}, ZHAO Xiu-Hai¹, NI Shi-Dong²,
YANG Fei-Peng², CHEN Qiao-Qiao², HUANG Bo-Gao^{2,3*}

(1. Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Administrative Bureau of Yachang Orchid National Nature Reserve, Baise 533209, China; 3. Yachang Orchid Research Center, Baise 533209, China)

Abstract: *Eulophia zollingeri* is one typical saprophytic species in Orchidaceae. Pollination biology of saprophytic orchid has been poorly studied. In order to reveal the significant pollination mechanism of *E. zollingeri*, broaden our knowledge on reproductive biology of saprophytic orchid, the floral biology and visitation of this plant were studied in Yachang Orchid National Nature Reserve, the west of Guangxi Province, China. *E. zollingeri* flowers were self-compatible but pollinators were required to achieve effective pollination; *Nomia viridicinctula* Cockerell was the only effective pollinator; Foraging in the flowers mainly occurs in three periods: 8.6% in 9:00—11:30 AM, 80.2% in 11:30 AM—14:00 PM, 11.2% in 14:00—15:30 PM; The flowers volatilize sweet floral fragrance under strong sunshine in the midday. We considered *E. zollingeri* attracts pollinators into flowers for foraging by the dizzy floral fragrance and bright yellow color in labellum, then the matchable sizes of flowers and the pollinators in functional morphology provides dynamic support for effective pollination. The pollinators received no reward in the whole pollination procedure,

收稿日期: 2014-02-21 修回日期: 2014-06-03

基金项目: 国家林业局业务委托项目(2013-LYSJWT-05); 广西林业科技计划资助项目(桂林科字[2014]13号)。

作者简介: 张自斌(1978-), 男, 广西荔浦人, 在读博士, 工程师, 主要从事植物多样性及兰科植物保育研究, E-mail: candou154@126.com。

*通讯作者: 黄伯高, 硕士, 工程师, 主要从事保护区管理及兰科植物保育研究, Email: hbg6428@126.com。

it was food-deceptive pollination mechanism.

Key words: *Nomia viridicinctula*; *Eulophia zollingeri*; saprophytic orchid; floral syndrome; food-deceptive pollination mechanism

腐生植物又称菌根营养植物(mycoheterotrophic plants),依赖共生菌提供代谢而间接腐生,通常具有较短的地面生命周期(Zhang *et al.*, 2000),因为腐生植物必须依赖其它生物获取营养物质,其传粉易受到资源限制,在生殖方面更趋向于近交(Takahashi *et al.*, 1993)。欺骗性传粉是被子植物一种重要的传粉机制,全球已知的至少有 32 个科的被子植物通过该机制实现有效传粉(Renner, 2006)。其中大多是兰科植物,约有 1/3 的兰科植物(约 10 000 种)通过欺骗性传粉来实现有效繁殖(Ackerman, 1986)。欺骗性传粉机制主要有食源性欺骗(food frauds or deception)、模拟性欺骗(sexual deception)、模拟回报性植物花朵(floral mimicry)3 种。此外,还有少量为孵卵地模拟(brood-site mimicry)、住巢模拟(shelter imitation)、假对抗模拟(pseudoantagonism)和聚集地模拟(rendezvous attraction)等(Schiestl, 2005)。

中国有丰富的腐生植物资源,是腐生兰在全球范围内分布最为集中的区域(陈心启, 郎楷永, 1986)。无叶美冠兰(*Eulophia zollingeri*)是兰科(Orchidaceae)美冠兰属(*Eulophia*)一种典型腐生植物,兼具腐生植物和兰科植物特性。探索植物传粉机制是探索生物多样性起源和维持的一条重要途径(龚燕兵等, 2007),目前针对腐生兰科植物开展的传粉生态学研究较少(Zhou *et al.*, 2012)。为揭示无叶美冠兰自然传粉机制,拓展对腐生兰科植物生殖特性的认识,我们在广西雅长兰科植物国家级自然保护区对其开展传粉生态学观测研究。(1)无叶美冠兰传粉是否依赖昆虫?若是,传粉昆虫是什么;(2)无叶美冠兰是否为传粉昆虫提供报酬;(3)花朵对传粉昆虫的吸引机制。

1 材料与方法

1.1 研究材料

无叶美冠兰广布于斯里兰卡、印度、马来西亚、印度尼西亚、新几内亚岛、澳大利亚北部以及日本琉球群岛;在中国分布于江西南部、福建、台湾、广东、广西和云南中部,生长于疏林、竹林或者草坡上(陈

心启等, 1999),海拔 400~1 200 m,是美冠兰属一种典型的腐生兰科植物。

1.2 研究地点

广西雅长兰科植物国家级自然保护区位于中国西南地区滇、黔、桂 3 省交界处,地理坐标 106°11'31"~106°27'4" E 和 24°44'16"~24°53'58" N(和太平等, 2007),有超过 140 余种兰科植物分布于此,其中不乏珍稀濒危物种,如贵州地宝兰(*Geodorum eulophioides*)、铁皮石斛(*Dendrobium officinale*)和硬叶兜兰(*Paphiopedilum micranthum*)等,有“全球兰科植物热点”的美誉(Cribb *et al.*, 2003)。该地区年平均降水 1 058 mm(黄承标等, 2008),降水和温度都呈明显的季节性(Corlett *et al.*, 1998),为典型的亚热带季风气候。在我国植被区划中,保护区既处于南亚热带与中亚热带的分界线上,又处于亚热带东部湿润亚区与西部半湿润、半干燥亚区的分界线上,既是各种植物区系成分交叉分布区域,又是各种分布区类型植物交汇分布点,植物区系成份十分复杂,植被类型极其多样(吴兴亮等, 2007)。

广西雅长兰科植物国家级自然保护区内的无叶美冠兰主要分布于海拔 800~1 100 m 的密林和林缘,呈集群分布或单株零星分布,保持良好野生状态。外业观测地点在汤锅坪,海拔 1 010 m,属于林缘空地,无叶美冠兰在该处呈集群分布,伴生物种为红腺悬钩子(*Rubus sumatranus*),白茅(*Imperata cylindrica*)等。自然结实率统计地点除了传粉观测点汤锅坪(林缘空地分布)外,还选择了黄猿洞和风岩洞 2 个地点,此 2 处目标物种为林下分布。

1.3 开花物候及花朵形态观察

观察时间在 2013 年 5 月 25 日至 6 月 13 日整个花期内,统计无叶美冠兰的花期和单花花期。无叶美冠兰的花期统计方法是从被观测居群的第一朵花开放至最后一朵花凋谢的总天数;由于资源限制,随机选取并标记 20 个花苞,在整个花期内每天观测记录花开和花谢情况,从单一花朵打开至凋谢的天数来统计单花花期。花朵打开的标准为花朵完全打开,传粉昆虫可进入传粉通道;花朵凋谢的标准为花褪色、蔫枯等对昆虫失去吸引或者昆虫不能进入传粉通道(Li *et al.*, 2006)。随机选取并标记

12 朵花朵, 观察记录花朵授粉后的变化情况。观察花朵形态, 重点观察唇瓣、花瓣的颜色; 检查花朵是否存在蜜或脂类作为传粉报酬的物质, 是否挥发花朵气味等。以被监测居群最中心植株为圆心, 15 m 为半径作样圆, 对样圆内无叶美冠兰的同花期植物种类进行调查、统计和观察。

1.4 花朵和传粉昆虫在与传粉功能相关的关键性状在形态上的拟合

随机选取 10 朵开放并未被访问的完整花朵(花粉块未被带走, 柱头未授粉), 用游标卡尺(精度 0.01 cm)测量传粉通道宽度(LR)、唇瓣左右侧裂片间的距离(图 1:A)、传粉通道高度(GL)、唇瓣与合蕊柱头部间的距离(图 1:A)、传粉通道深度(DC)、合蕊柱头部在唇瓣上的投影到唇瓣末端间的距离(图 1:B)。在观测末期捕捉 2 只传粉昆虫用于物种鉴定, 观察花粉团粘柄在传粉昆虫身体上的粘附部位, 并测量胸高(TH)、头宽(HW)和体长(BL)等与传粉功能相关的关键性状的形态尺寸。

1.5 传粉过程观测

在盛花期开展传粉过程观测, 观察日期为 2013 年 5 月 31 日至 6 月 6 日, 连续观察 7 d, 每天观测时间为 9:30~17:30, 总计 56 h。主要观测内容为传粉昆虫上花前、降落、进入传粉通道、退出传粉通道和离开花朵几个关键过程。观测者在距离被观测植株 1.5 m 处保持安静, 待传粉昆虫进入传粉通道后, 悄然移近, 用数码摄影机(JVC GZ-VX755BAC)和数码相机(Canon 60D)进行拍摄, 记录传粉昆虫整个访花活动过程。在观测期内, 选择 3 d 统计传粉昆虫的访花次数, 访花时间也一同被记录。

1.6 繁育系统实验及结实统计

随机选取并标记 60 个花苞进行套网袋(DPP 50 目 $\times$ 1.27, 确保 0.2 mm $\times$ 0.2 mm 大小的昆虫不能进入)处理。花苞分成 3 组进行如下处理:(1) 花开后 2 d, 取下网袋, 实施人工自花授粉, 完成后套上网袋, 花朵凋谢后检查和统计结实;(2) 花开后 2 d, 取下网袋, 实施人工同克隆异花授粉, 完成后套上网袋, 花朵凋谢后检查和统计结实;(3) 一直套着网袋, 作为花朵自动自花授粉检测, 花朵凋谢后检查和统计结实。根据保护区内无叶美冠兰野生居群的分布情况, 可分为林缘空地分布种群和林下分布种群 2 种类型, 选择在汤锅坪、风岩洞和黄猿洞 3 个地点, 分别对无叶美冠兰自然居群开展开花和自然结实统计。

2 结果与分析

2.1 开花物候及花朵功能形态

无叶美冠兰全株红褐色, 无毛, 总状花序, 根据植株大小, 花序长度 13~35 cm 不等, 花朵数量 6~49(图 1:C)。花序底端的花朵先行开放, 然后沿着花序轴向上次第开放, 直到最顶端。无叶美冠兰的被观测植株群体花期 23 d, 单花花期(7 ± 2)d($n=20$)。花朵授粉能有效终止单花花期: 花朵授粉 24 h 后单花花期终止, 其标志为柱头明显膨大, 传粉通道收窄; 花朵授粉后还能改变子房与花序轴之间的夹角: 在花朵未授粉前, 夹角约为 130° (图 2:A); 授粉 48 h 后, 夹角开始减小, 约为 120° (图 2:B); (6 ± 1.5)d 后, 子房与花序轴大致呈垂直状态(图 2:C); (11 ± 1.5)d 后子房下垂, 与花序轴间的夹角为小于 10° (图 2:D)。在观测点 15 m 半径的样圆内, 无叶美冠兰的同花期植物仅有红腺悬钩子(*R. sumatranus*), 尽管红腺悬钩子花朵与无叶美冠兰花朵颜色相近, 但在整个观测过程中没有发现传粉昆虫对其有访花行为。

无叶美冠兰花朵为左右对称型, 红褐色, 上萼片先端向上翘起, 左右萼片稍微向两侧伸展。萼片长椭圆形, 先端渐尖, 萼片中部具一线状加厚(图 1:D)。花瓣卵圆形, 先端急尖。合蕊柱浅黄绿色, 具药帽, 花粉团与柱头之间具隔, 存在明显间距, 花粉团黄色(图 1:E)。唇瓣 3 浅裂, 中裂片先端中部有大面积的黄色蜜导, 蜜导边缘环绕浅红褐色, 末端深红褐色(图 1:B); 侧裂片向上拢起, 与中裂片形成一个 $3/5$ 闭合的空间, 跟合蕊柱一起形成一个底部黄色, 两侧深红褐色, 上部黄绿色的传粉通道(图 1:A)。开放的花朵在中午强烈阳光直射下能挥发出香甜的气味; 花朵无蜜或脂类物质分泌。

2.2 传粉过程

在整个外业传粉观测中, 被观测到的无叶美冠兰花朵访问者共计 9 种(表 1), 其中仅绿彩带蜂 *Nomia viridicinctula* Cockerell 进入传粉通道并在退出时能成功带走花粉团, 或携带花粉团来访花(图 1:F,G)。

绿彩带蜂仅在晴朗的天气条件下访花, 每天的访花活动主要发生在 9:00~15:30, 根据访花频度高低可分为 3 个阶段(表 2): 8.6% 的访花活动发生在 9:00~11:30; 80.2% 的访花活动发生在 11:30~14:00; 11.2% 的访花活动发生在 14:00~15:30。访

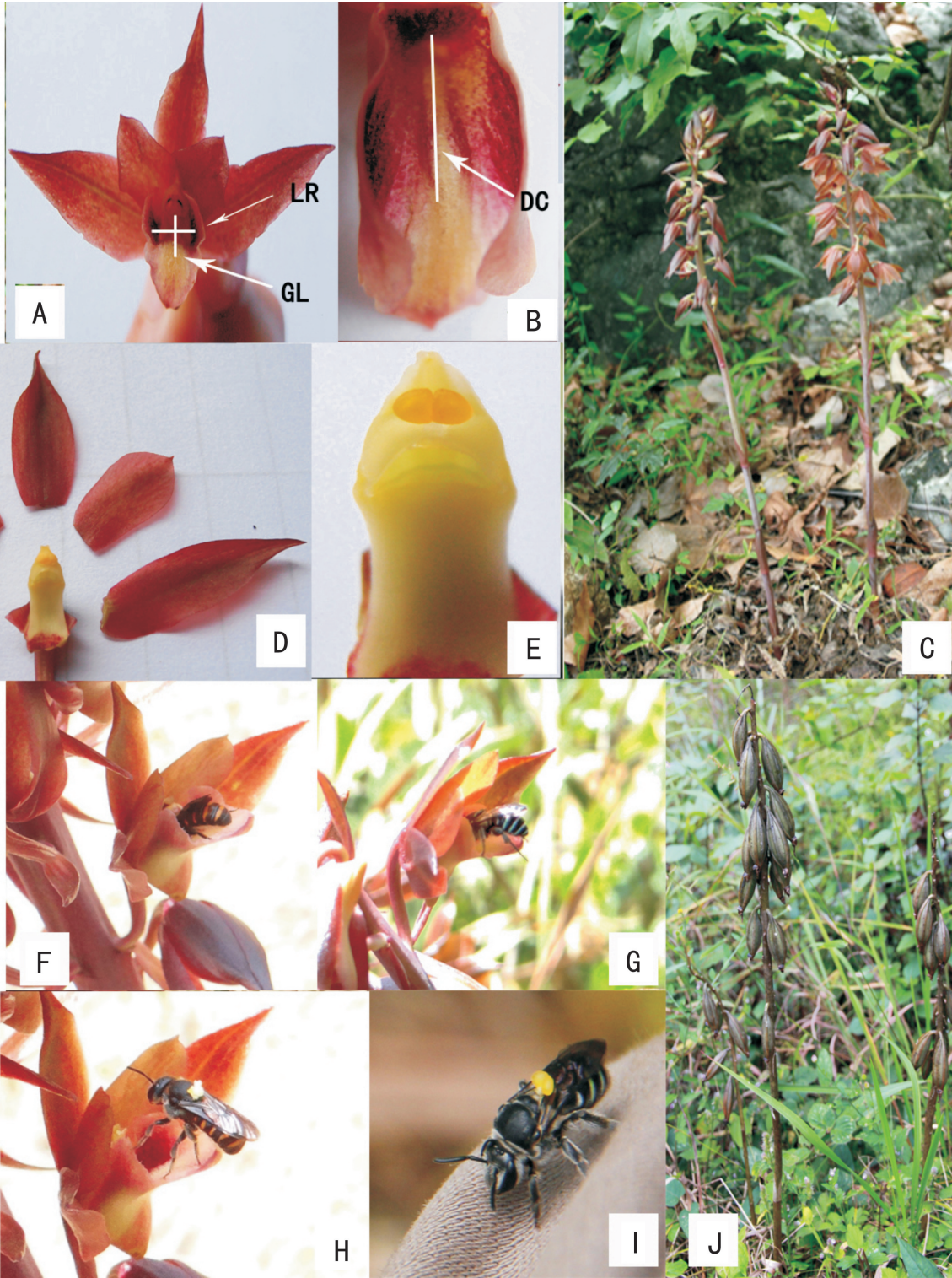


图 1 A,B. 花朵特征: LR. 传粉通道宽, GL. 传粉通道高, DC. 传粉通道深; C. 开花植株; D,E. 花萼, 花瓣与合蕊柱; F,G. 绿彩带蜂访花; H,I. 带花粉团的绿彩带蜂; J. 果实。

Fig.1 A,B. Floral traits; LR. Entrance width; GL. Entrance height; DC. Entrance depth; C. Wild plants; D,E. Sepal, petal and gynostemium; F,G. *Nomia viridicinctula* visiting flower; H,I. *Nomia viridicinctula* with pollinarium; J. Fruits.

花活动较少的 2 个阶段的访花次数占整体的 19.8%, 该 2 个阶段中绿彩带蜂的行为大致相同: 在

无叶美冠兰开花植株附近的草地上休息, 或安静的短距离飞行, 偶尔飞到花序上, 随机降落于花萼、花

表 1 无叶美冠兰花朵的访问者

Table 1 Floral visitors of <i>Eulophia zollingeri</i>			
目 Order	科 Family	种 Species	
鞘翅目 Coleoptera	拟叩甲科 Languriidae	1 种	1species
双翅目 Diptera	食蚜蝇科 Syrphidae	1 种	1species
直翅目 Orthoptera	剑角蝗科 Acrididae	1 种	1species
	斑腿蝗科 Catantopidae	1 种	1species
半翅目 Hemiptera	蝽科 Pentatomidae	1 种	1species
膜翅目 Hymenoptera	蜜蜂科 Apidae	3 种	3species
	隧蜂科 Halictidae	绿彩带蜂	
<i>Eulophia zollingeri</i>			

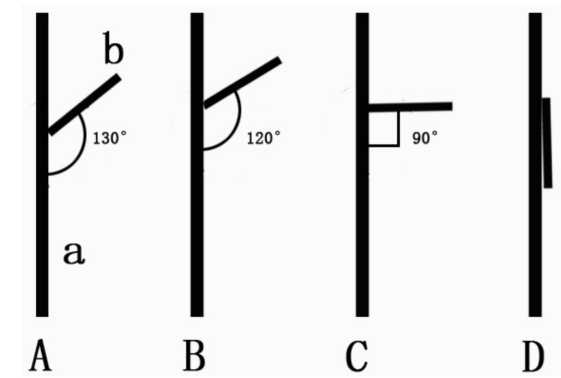


图 2 无叶美冠兰花朵授粉后子房与花序轴夹角变化
A. 授粉前 (a. 花序轴; b. 子房); B. 授粉后 48 h; C. 授粉后 6 d;
D. 授粉后 11 d
Fig. 2 Included angle between ovary and rachis changes after flower fertilization A. Before fertilization (a-rachis; b-ovary); B. Fertilization 48 h later; C. Fertilization 6 days later; D. Fertilization 11 days later.

表 2 传粉昆虫各访花阶段的活动

阶段 Stages		访花 Floral visitations			访花后去向 Behaviour after visitation
		次数 Times	百分比 (%) Percentage	降落点 Landing spots	
9:00~11:30	草地上休息或短距离飞行; 安静 Rest on the grass or short distance flight; quiet	10	8.6	随机降落, 爬行至唇瓣 Descent randomly, then crawling to labellums	飞离花序 Fly away from inflorescence
11:30~14:00	群体围绕花序快速飞舞; 发出明显嗡嗡声 Fly around inflorescence rapidly, with significant buzzing	93	80.2	直接准确降落于唇瓣 Descent in labellums directly	经爬行或短距离飞行接着访问下一目标花朵 Crawling or short distance fly to another flower
14:00~15:30	草地上休息或短距离飞行; 安静 Rest on the grass or short distance flight; quiet	13	11.2	随机降落, 爬行至唇瓣 Descent randomly, then crawling to labellums	飞离花序 Fly away from inflorescence

和力,但不存在自动自花授粉机制,必须依赖外部传粉媒介将花粉送到柱头实现有效传粉。

野外自然结实统计结果(表 5)表明,无叶美冠兰自然结实率随生境不同而不同。林缘空地居群的自然结实率最高为 32%(图 1:J),最低为 17.9%,平均为 26.4%;林下居群自然结实率为 0。

瓣或唇瓣上,爬行至唇瓣并进入传粉通道,访花结束后携带花粉团飞离花序。访花活动最集中阶段为 11:30~14:00,80.2%的访花活动发生于该阶段,开放的花朵在正午强烈阳光的直射下挥发出香甜的气味,8~15 只绿彩带蜂组成群体围绕花序快速飞舞,发出明显的嗡嗡声,期间不断有个体直接准确降落于唇瓣,进入传粉通道,退出后携带花粉团经爬行或短距离飞行接着访问下一目标花朵,高频度访花导致部分绿彩带蜂个体同时携带数个花粉团。进入传粉通道的绿彩带蜂停留 7~10 s,退出时通过持续扭动腹部向外挣扎,胸背部触碰到花粉囊,花药帽掉落,花粉团通过粘柄粘附于传粉昆虫胸背部偏后的位置(图 1:H,I)。

2.3 花朵和传粉昆虫间与传粉功能相关关键性状拟合

无叶美冠兰唇瓣与合蕊柱共同形成的传粉通道,和绿彩带蜂间与传粉功能相关关键性状尺寸测量结果(表 3)可见,绿彩带蜂胸高度(TH)与花朵传粉通道高度(GL)近乎一致,身体长度(BL)略小于传粉通道深度(DC),头宽度(HW)约为传粉通道宽度(LR)的 1/2,说明花朵传粉通道和传粉昆虫间与传粉功能相关关键性状拟合良好。

2.4 繁育系统

繁育系统实验结果(表 4)显示,无叶美冠兰人工自花授粉结实率为 100%,花朵自动自花授粉检测结实为 0,表明无叶美冠兰花朵具有高度自交亲

3 讨论与结论

3.1 无叶美冠兰的有效传粉昆虫

尽管美冠兰属植物中存在自动自花授粉机制(Catling,1990;Cingle,2001),但具该机制的物种非

表 3 无叶美冠兰传粉通道和传粉昆虫身体尺寸

Table 3 Sizes of floral pollination entrances and pollinators, bodies			
传粉通道尺寸 Entrances sizes (cm) (n=10)	GL	LR	DC
无叶美冠兰 <i>Eulophia zollingeri</i>	0.233	0.684	1.322
绿彩带蜂 <i>Nomia viridicinctula</i>	0.247	0.335	0.921
传粉昆虫 Pollinators, bodies si- zes (cm) (n=2)	TH	HW	BL

表 4 无叶美冠兰繁育系统实验及自然结实

Table 4 Breeding system and fruit set of <i>Eulophia zollingeri</i>			
传粉处理 Pollination treatment	花朵数量 No. of flowers	果实数量 No. of fruits	结实率 Fruit set (%)
人工自交授粉 Artificial self-pollination	20	20	100
人工异交授粉 Artificial cross-pollination	20	20	100
自动自花授粉 Autogamous self-pollination	20	0	0

表 5 无叶美冠兰生境与自然结实率

Table 5 Habitats and natural fruit set of <i>Eulophia zollingeri</i>											
生境 Habitats		监测点 Watching sites								平均结实率 Average fruits set (%)	
		汤锅坪 Tanguoping			风岩洞 Fengyan dong			黄獠洞 Huangjingdong			
		花 Flowers	果 Fruits	结实率 (%) Fruit set	花 Flowers	果 Fruits	结实率 (%) Fruit set	花 Flowers	果 Fruits		结实率 (%) Fruit set
林缘空地 Forest edge	232	62	26.7	28	5	17.9	28	9	32	26.4	
林下 In forest	—	—	—	126	0	0	28	0	0	0	

常稀少 (Johnson *et al.*, 2009), 异交才是该属物种主要有性繁殖机制 (Sun, 1997; Cingle, 2001; Peter *et al.*, 2006)。本研究表明, 无叶美冠兰花朵具备高度自交亲和能力, 但不存在自动自花授粉机制, 必须依赖外部传粉媒介将花粉送到柱头实现有效传粉。绿彩带蜂是无叶美冠兰在雅长林区内唯一有效传粉昆虫。花朵不具备模拟异性传粉昆虫的特征, 也不具备蜜或脂类作为报酬的物质, 说明传粉昆虫在整个传粉过程中没有获得任何报酬。在对样园进行调查的结果发现与无叶美冠兰具同花期植物仅红腺悬钩子 1 种, 尽管红腺悬钩子花朵颜色与无叶美冠兰花朵颜色非常接近, 但在整个观测过程中没有发现绿彩带蜂对红腺悬钩子花朵有访问行为。认为无叶美冠兰花朵是一种虫媒花, 依赖绿彩带蜂传粉实现有性生殖, 传粉昆虫在整个传粉过程中未获得报酬, 为食源性欺骗传粉机制。

3.2 无叶美冠兰花朵的吸引机制

自然选择塑造花朵结构, 使之适合异花受精 (Darwin, 1862)。花朵和绿彩带蜂在与传粉功能相关关键性状尺寸拟合结果说明, 在能进/出传粉通道前提下, 传粉昆虫身体粘附花粉团部位的高度与传粉通道高度之间良好拟合是实现有效传粉的关键。花部构成包括花朵结构、颜色、气味和蜜汁产量等特征, 花部诱物及报酬与传粉昆虫的觅食动力是植物和昆虫协同进化的重要纽带, 传粉昆虫对花朵颜色产生视觉反应, 对花朵气味产生识别和行为反

应 (Jones *et al.*, 1983)。无叶美冠兰花朵为左右对称型, 在中午强烈阳光直射下能挥发出香甜花朵气味, 唇瓣具大面积明亮的黄色蜜导。左右对称型花朵是蜂类昆虫能区分并倾向于选择访问的类型, 蜜源象征的黄色是吸引传粉昆虫的重要特征 (Proctor *et al.*, 1996; 上官法智等, 2008), 芳香性花朵气味在吸引昆虫方面具有重要作用 (Zheng *et al.*, 2011), 部分膜翅目昆虫在降落目标花朵时利用花朵气味来准确定位 (Knudsen *et al.*, 1993; Dobson *et al.*, 1999)。绿彩带蜂在访花时能直接准确的降落于唇瓣, 或在花朵上能目标明确地爬向唇瓣, 是因为受到香甜的花朵气味以及唇瓣上蜜源象征的黄色蜜导所吸引和导向。在访花活动最集中的 11:30~14:00 期间, 花朵在太阳的直射下挥发出香甜的气味, 成群的绿彩带蜂围绕花序飞舞正是因为受到花朵气味的刺激和吸引。

总之, 无叶美冠兰花朵主要通过挥发极具诱惑力的香甜气味来吸引和刺激绿彩带蜂, 通过唇瓣上蜜源象征的黄色蜜导来诱导其进入花中觅食, 传粉昆虫身体与花朵之间与传粉功能相关关键性状的良好拟合得以实现有效传粉; 传粉昆虫在整个传粉过程中未获得报酬, 是食源性欺骗传粉机制。

3.3 繁育系统

花朵人工自花授粉结实率为 100%, 说明无叶美冠兰花朵具备高度自交亲和能力, 尽管自交具有很多益处 (Piper *et al.*, 1984), 也只是一种为避免传

粉媒介资源稀缺的保障性生殖机制, 异交才是美冠兰属植物的主要性繁育机制。彩带蜂属昆虫具有长距离的取食路线, 在同一天中对其取食路线上的同一植株进行有规律的重复拜访, 访花的高峰期发生在中午(张红玉, 2005), 这一特性有利于不同花朵之间的授粉。本研究结果也证实绿彩带蜂访花的高峰期发生在 11:30~14:00, 且访花结束后会反复访问同一居群的不同花朵(甚至同一花朵), 以至于部分绿彩带蜂个体同时携带多个花粉团, 增加有效传粉的概率。我们推测林缘空地居群植株的花朵在正午强烈阳光的直射下, 能挥发出香甜的气味, 吸引传粉昆虫前来觅食, 而林下阴暗潮湿, 不适合传粉昆虫的活动, 花朵也无法挥发出香甜的气味, 是造成不同生境自然结实率差异(林缘空地: 23.7%; 林下: 0)的重要原因。

参考文献:

- Ackerman JD. 1986. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids[M]. *Lindleyana*, **1**:108—113
- Catling PM. 1990. Auto-pollination in the Orchidaceae[M]. *Orchid biology*:121—158
- Chen XQ(陈心启), Lang KY(郎楷永). 1986. *Cephalanthera Calcarata*, a new saprophytic orchid from china(硕距头蕊兰—中国发现的一种新腐生兰)[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), **8**(3):271—274
- Chen XQ(陈心启), Ji ZH(吉占和), Lang KY(郎楷永), *et al.* 1999. Flora of China(中国植物志)(18)[M]. Beijing: Science Press(北京: 科学出版社):185—186
- Cheek M, Ndam N. 1996. Saprophytic flowering plants of Mount Cameroon[M]. *The Biodiversity of African Plants*:612—617
- Peter CI, Johnson SD. 2006. Anther cap retention prevents self-pollination by elaterid beetles in the South African orchid *Eulophia foliosa*[J]. *Ann Bot*, **97**:345—355
- Corlett RT, Lafrankie JJV. 1998. Potential impacts of climate change on tropical Asian forests through an influence on phenology[J]. *Climatic Change*, **39**:439—453
- Cribb PJ, Kell SP, *et al.* 2003. Orchid Conservation[M]. Kota Kinabalu, Sabah: Natural History Publications:1—24
- Darwin C. 1862. On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilized by Insects, and on the Good Effects of Intercrossing[M]. London: John Murray
- Dobson HEM, Danielson EM, van Wesep ID. 1999. Pollen odor chemicals as modulators of bumble bee foraging on *Rosa rugosa* (Rosaceae)[J]. *Plant Spec Biol*, **14**:153—166
- Gong YB(龚燕兵), Huang SQ(黄双全). 2007. On methodology of foraging behavior of pollinating insects(传粉昆虫行为的研究方法探讨)[J]. *Biodiver Sci*(生物多样性), **15**:576—583
- He TP(和太平), Peng DR(彭定人), Li DQ(黎德丘), *et al.* 2007. Study on the orchid diversity of Yachang Nature Reserve in Guangxi (广西雅长自然保护区兰科植物多样性研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), **4**:590—595
- Hiroshi Takahashi, Eiji Nishio, Hirokata Hayashi. 1993. Pollination biology of the saprophytic species *Petrosavia sakurafi* (Makino) van Steenis in Central Japan[J]. *J Plant Res*, **106**:213—217
- Huang CB(黄承标), Chen JL(陈俊连), Feng CL(冯昌林), *et al.* 2008. Characteristics of climate vertical distribution in Yachang Orchids Nature Reserve(雅长兰科植物自然保护区气候垂直分布特征)[J]. *J Northwest For Univ*(西北林学院学报), **23**:39—43
- Johnson TR, Stavart SL, Kauth P, *et al.* 2009. Confronting assumptions about spontaneous autogamy in populations of *Eulophia alta* (Orchidaceae) in south Florida: assessing the effect of pollination treatments on seed formation, seed germination and seedling development[J]. *Bot J Linn Soc*, **161**:78—88
- Jones CE, Little RJ. 1983. Handbook of Experimental Pollination Biology[M]. New York: Van Nostrand Reinhold
- Knudsen JT, Tollsten L, Bergstrom G. 1993. Floral scents—a checklist of volatile compounds isolated by headspace techniques[J]. *Phytochemistry*, **332**:253—280
- Li P, Luo YB, Bernhardt P, *et al.* 2006. Deceptive pollination of the lady's slipper *Cypripedium tibeticum* (Orchidaceae)[J]. *Pl Syst Evol*, **262**:53—63
- Piper JG, Charlesworth B, Charlesworth D. 1984. A high rate of self-fertilization and increased seed fertility of homostyle primroses[J]. *Nature*, **310**:50—51
- Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996. The Natural History of Pollination[M]. Harper Collins: the New Naturalist Library
- Renner SS. 2006. Rewardless flowers in the Angiosperms and the role of insect cognition in their evolution[M]//Plant-pollinator interaction: From Specialization to Generalization. Chicago: University of Chicago:123—144
- Schiestl FP. 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids[J]. *Naturwissenschaften*, **92**:255—264
- Shangguan FZ(上官法智), Cheng J(程瑾), Xiong YX(熊源新), *et al.* 2008. Deceptive pollination of an autumn flowering orchid *Eria coronaria* (Orchidaceae) (足茎毛兰的欺骗性传粉研究)[J]. *Biodiver Sci*(生物多样性), **16**:477—483
- Sun M. 1997. Genetic diversity in three colonizing orchid with contrasting mating systems[J]. *Am J Bot*, **84**:224—232
- Wu XL(吴兴亮), Pan Y(潘玉), Lian B(连宾), *et al.* 2007. The ecological distribution of the Macrofungi in Yachang of Guangxi, China(广西雅长兰花自然保护区大型真菌生态分布)[J]. *Guizhou Sci*(贵州科学), **25**:35—41
- Zhang DX, Richad MK, Saunders. 2000. Reproductive biology of a mycoheterotrophic species, *Burmannia wallichii* (Burmanniaceae)[J]. *Bot J Linnean Soc*, **132**:359—367
- Zhang HY(张红玉). 2005. Co-evolution of *Entomophilous* plants and pollination insects—the adaptation of features of *Entomophilous* flowers to insect pollination(虫媒植物与传粉昆虫的协同进化—虫媒花的性状对昆虫传粉的适应)[J]. *J Sichuan For Sci & Technol*(四川林业科技), **6**:22—27
- Zheng GL, Li P, Robert Pemberton, *et al.* 2011. Mixed bumblebee and blowfly pollination of *Cypripedium flavum* (Orchidaceae) in Sichuan, China[J]. *Ecol Res*, **26**:453—459
- Zhou X, Lin H, Fan XL, *et al.* 2012. Autonomous self-pollination and insect visitation in a saprophytic orchid, *Epipogium roseum* [J]. *AUS J Bot*, **60**:154—159