

# 兰科植物传粉生物学研究概述

赵运林

(湘潭师范学院, 湘潭411201)

## A SURVEY ON THE STUDY OF POLLINATION BIOLOGY OF ORCHIDACEOUS PLANTS

Zhao Yun-lin

(Xiangtan Teacher's College, Xiangtan 411201)

兰科植物是被子植物中一个十分进化的类群。其花的结构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。兰科植物的传粉媒介众多, 主要有蜂类、蛾类、蝶类、蝇类和鸟类如蜂鸟等等。传粉的方式也十分奇特和专化。

对兰科植物与传粉昆虫相互关系的研究, 最早的工作见于达尔文所著的《兰花的传粉》一书中 (Darwin 1862, 1890) [4]。在这本书中, 他对兰科植物适应于异花传粉的技巧作了较系统的介绍。他认为自然选择作用使花的构造适合异花受精。在达尔文有关昆虫与花的几本著作发表后, 昆虫传粉问题在当时的生物学界引起了广泛的兴趣, 并对其后数十年的研究起了很大的促进作用。

从达尔文时代到现在, 其间对昆虫传粉及昆虫与兰花相互作用方面的知识有了很大的进展和积累, 在不同的阶段又有所侧重。这是一个联系多学科的研究领域, 受着基础学科发展的影响, 有些从直观便可积累资料, 有些需用先进的技术进行试验分析。60年代以后, 兰科植物传粉生物学和生态学研究发展很快, 形成了生态学和进化论研究中的一个重点, 这可见于Baker和Hurd (1968) [12]、Kevan和Baker [16] 的综评中。

在我国很少见到兰科植物传粉生物学方面的研究报道。我国兰科植物有150多属、1000余种, 而且有不少的特有属和较多的特有种。因此, 对兰科植物传粉生物学和生态学的研究有着广阔的前景。

## 兰科植物花的结构特点与昆虫传粉的适应

### (一) 花被

兰科植物的花被一般具有三片花萼和三片花瓣。花被具有保护的功能。同时, 兰花的花被色彩鲜艳或有香气, 因而也具有引诱昆虫的功能。

唇瓣是花被的重要组成部分。在来源上它是由一片花瓣和两个花瓣状雄蕊复合而成。它不仅分泌花蜜，而且常常形成各种各样的贮器以保藏蜜汁，或者唇瓣本身变成了诱饵让昆虫咬嚼。唇瓣总是位于蕊喙的前面，其前部常形成降落台，在沼地火烧兰(*Epipactis palustris*)中，其降落台柔韧而有弹性，以迫使昆虫在退出时擦着蕊喙；在杓兰属(*Cypripedium*)、兜兰属(*Paphiopedilum*)、月兰属(*Selenipedium*)和窝兰属(*Phragmopedilum*)等属中，唇瓣两边靠近蕊柱的地方有两个小孔或空隙，这两个小孔对于花的传粉是必不可少的。当昆虫进入花后出来时，须通过这两个特定通道之一，这样花粉块就被带走了；在翅柱兰属(*Pterostylis*)和二型裂缘兰(*Caladenia dimorpha*)等种类中，唇瓣是敏感的，当触碰它时，他就使花闭合起来而只留一个通道让昆虫得以逃逸；在绶草属(*Spiranthes*)中，当花完全成熟时，蕊柱离开唇瓣，从而留出空隙，使附着于野蜂吻上的花粉团得以带入花内；在火烧旋柱兰(*Mormodes ignea*)中，唇瓣位于蕊柱的顶端，昆虫在这里降落并能触及它的敏感点，引起花粉团从药室里抛出。唇瓣常具深槽，或者有引导脊，或者紧压着蕊柱。如在马车兰属(*Stanhopea*)、蝶兰属(*Phalanopsis*)和斑叶兰属(*Goodyera*)等属中，唇瓣具有向上翻起来的基生裂片，具有侧面引导标作用；在盔兰属(*Coryanthes*)中，唇瓣的末梢部分变为一个大杓，唇瓣基部具两个附属体直接立于杓上，并且分泌很多流质滴入杓中。此流质透明而微甜，但非花蜜，也不作为引诱昆虫之用，只有利于蜜蜂传粉。杓中的流质能湿润蜜蜂的翅膀，使它们不得不爬过由杓的末端形成的管，此管被蕊柱末端紧紧地拱盖着，当昆虫由杓中经过这一通道出来时，它的背部首先擦着柱头，而后擦着花粉块的粘盘，这样就把花粉块运走了；金字塔穗红门兰(*Orchis pyramidalis*)的唇瓣具脊，从基部伸至中部并向外伸展，很象媒鸟的嘴，此脊具有引导昆虫进入蜜腺距里采蜜的作用；香果兰(*Vanilla aromatica*)的唇瓣具有一个坚硬而能转动的刷子，它由一个迭一个的许多梳状物组成。这一结构使得昆虫容易爬进花里去，但当昆虫从花中退出来时，迫使它向蕊柱靠近，从而把花粉团运走；石豆兰属(*Bolbophyllum*)某些种类的唇瓣有一条很狭的、薄的白带与蕊柱基部相连接，这条白带有高度的弹力，且可曲折，当其花经微风吹动时，唇瓣总是奇妙地来回摇摆。因石豆兰属的花小、颜色暗淡、不显著，这对吸引昆虫是很重要的；在眉兰属(*Ophrys*)的几个种中，唇瓣基部两个粘盘的下面有两个发亮的小突起，它们引诱膜翅目或食花的鞘翅目昆虫咬嚼，随之带走花粉；有些兰科植物的唇瓣上具有鸡冠状突起，当昆虫咬它们时，就会触及粘盘，从而把花粉块搬走。如长舌花蜂类(*Euglossa*)的野蜂咬嚼龙须兰属(*Catasetum*)、盔兰属、爪唇兰属(*Gongora*)和马车兰属的唇瓣时即是如此。此外，在细瓣兰属(*Masdevallia*)中，萼片始终彼此接合起来，独留着两个小窗开放着，适合于微小而具吻的昆虫传粉。

## (二) 合蕊柱和蕊喙

在兰科植物中，雌雄蕊结合形成合蕊柱，使得雌、雄蕊在空间上隔离。在合蕊柱上，除极少数属种如杓兰族(*Cypripedaceae*)种类和火烧兰属(*Epipactis*)的一些种类外，其余均具蕊喙。这是兰科植物特有的结构，它由一柱头退化而来。蕊喙具有一层厚的粘性物质，它们一般具有迅速变干或凝固的特殊物质。蕊喙的作用是把花粉团固着于传粉昆虫的躯体上，因此其职能仍然是使柱头获得花粉团，只不过是间接地借助于花粉块附着于昆虫躯体上而已。

兰花的柱头也具有粘性物质，其性质与蕊喙上的大致相同。在大多数兰科植物中，粘性物质被一层不同性质的薄膜所复盖。粘性物质的性质在不同的兰科植物中存在着很大的差异。如在对叶兰属 (*Listera*) 中，粘性物质几乎立刻凝固；在沼兰属 (*Malaxis*) 和武夷兰属 (*Angraecum*) 中，它保持着液体状态达数天之久。

在兰科植物中，当花粉块被昆虫搬走时，蕊喙的一部分也被昆虫搬走。凡是蕊喙外面的一部分与花粉块柄一起被搬走的兰科植物中，蕊喙上都有明显的、常常是错杂的分裂纹，它使得被搬走的那些部分容易和蕊喙的其它部分分离。有些兰科植物如对叶兰属和鸟巢兰属 (*Neottia*)，其蕊喙是很敏感的，一旦被触及，那怕是一根人发之微，也会在它的两端破裂，立即排出粘性物质；秋花绥草 (*Spriantes autumnalis*) 的蕊喙具长、薄而平的突出体，而且异常的敏感，一经刺激，它就立刻沿其全长裂开，流出乳状粘性物质。实验证明这一动作不会自然发生，而是要通过昆虫的触碰之后才发生；龙须兰属如囊瓣龙须兰 (*Catasetum saccatum*) 的蕊喙，其形状很特别，它具有加厚的上端，此上端向下弯曲，并延长而成一对渐尖而又敏感的触角，每个触角就象蝮蛇的毒牙一样是中空的，悬在昆虫所降落的唇瓣上方。这对触角的基部与大粘盘附着于蕊喙柄上。若这对触角被触碰，这种刺激即传导给围绕在花粉块粘盘周围，借以使粘盘和邻近表面连接起来的膜立刻破裂，这种破裂一发生，粘盘马上分离。这样，不但使花粉块连同药室由它们着生处拉开，而且使整个花粉块也向前方投射越过触角的末端，有时可前投1米多远。

在兰科植物中，有些属如绥草属雌雄蕊异熟。一般情况下是雄蕊先熟，雌蕊后熟，花刚开放时最适于花粉块运走。较老的花往往被另一植株上较幼嫩的花粉所授粉，与这一特点相适应的是较老的花的柱头远比较幼的花的柱头更粘。此外，也有些兰科植物，同一植株上的，花粉对雌蕊是完全不育的，甚至有时对柱头还有毒害。

### (三) 花粉块及其运动

兰科植物的另一特点是绝大多数种类具花粉块。它是由花粉借有弹性的丝联成。有些种类在花粉块基部有花粉块柄，着生于蕊喙的粘性组织上，当与传粉昆虫接触时，花粉块便借粘盘附着于昆虫上而被带走。昆虫接触另一花朵时，花粉块以适合的位置与雌蕊的柱头相遇而完成传粉。花粉块常附着于蕊喙的背面，在其外面有层薄膜包被，此膜须经触碰后才能破裂，花粉团才能释放出来。在兰科植物花粉的性状方面存在着很大的差异，大多数兰科植物的花粉块为3—4个联合在一起。

许多兰科植物的花粉块，当它们从花药中被搬走并在空气中暴露一定时间后，便经受一种俯降运动，这样才能得到击中柱头表面的适当位置。这是由于保持着膜质状态的蕊喙外表面的一部分（有时是极为微细的部分）的收缩所致。其收缩点或是紧靠在花粉块柄附着于粘盘的附着点的表面，或是位于蕊喙柄与粘盘联合处，而粘盘与蕊喙柄两者都是蕊喙的外表面部分。这种膜对于触碰同样是敏感的，以致沿着某一缝线破裂。

手参 (*Gymnadenia conopsea*) 的长带状的粘盘很适合于说明俯降运动的机制。手参具有裸露的、狭窄的、舌片状的粘盘，它和花粉块柄一样长。图1: A B示手参俯降前后花粉块的位置。图1: C示高度放大的粘盘的上面观（上图），和一个不收缩的粘盘的纵切面和附着在它上面的、直立的花粉块柄基部（下图）。在粘盘宽的一端有一个新月形深穴，穴缘有由一些纵长细胞所形成的浅脊，花粉块柄的末端附着于穴和脊的陡面上。在粘盘暴露

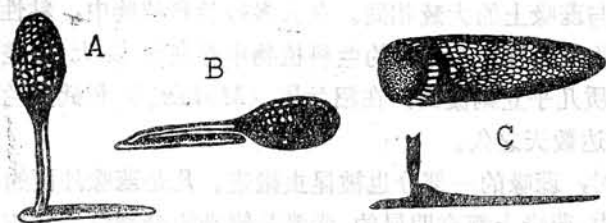


图1 手参 (*Cymnadenia Conopsea*) 的花粉块和粘盘

A. 俯降前的花粉块; B. 俯降后的花粉块, 但它还未紧紧贴在粘盘上; C. 粘盘: 上图示高度放大的粘盘的上面观, 它是处于不收缩的状态下, 它的花粉块柄已被去掉; 下图示一个不收缩的粘盘的纵切面和附着在它上面的、直立的花粉块柄基部。

花粉块被运走后, 须经过一种奇妙的俯降运动, 经过这种运动后, 使得附着于昆虫头部的花粉块得到一个便于击中另一朵花柱头面的适当位置。类似的情况在黑紫兰属 (*Nigritella*) 玉凤花属 (*Habenaria*)、眉兰族 (*Ophreae*) 和万带兰族 (*Vandaeae*) 的许多属种中也能发现。龙须兰属中的雄株, 其花粉块具有一个大型的粘盘, 但这粘盘并非处在可以触及和粘着寻访这些兰花的昆虫的位置上, 而是向内转。但是当这类兰花某些特定的点被昆虫触及时, 其花粉块可以象箭一样向前射出。这些射出的花粉块具有一个钝的、极粘的尖端。类似的例子也见于火焰旋柱兰等种类中。

除非花粉块以始终不变的位置附着于寻访花朵的昆虫体上, 并在俯降运动后, 它始终处于同样正确的瞄准方向, 否则这类运动均完全归于无效, 这样就很需要昆虫始终如一地寻访同一物种的花朵。

#### (四) 花序

兰科植物的花序, 一般说来地生兰是直立的。而附生兰则是倾斜或下垂的。因为只有这样才能把花序置于一个最显目的位置。其中有些种类, 如兔耳兰 (*Cymbidium lancifolium*)、冬凤兰 (*C. dayanum*) 等, 其花序可以随环境而有所变化<sup>[2]</sup>。有趣的是, 凡是直立花序的花, 子房总是扭转180°; 而下垂花序的花, 子房不扭转; 处于两者之间的倾斜花序, 其子房则作不同程度的扭转。结果总是把唇瓣置于下方, 这无疑是适应于昆虫传粉。

#### (五) 花色和花蜜的分泌

兰科植物的花香和花色能引诱昆虫是显而易见的。对兰科植物来说, 常有“热带兰有色而无香, 中国兰有香而无色”之说。有香者常无色, 有色者常无香, 实际上色与香都是兰花引诱昆虫传粉的手段。

花的颜色、形状和气味均是植物在生殖阶段对传粉昆虫所散播的引诱因素。兰科植物许多种类的花能发出引诱昆虫的气味, 使昆虫产生定向反应来找到所需的食物或喜爱的生境以起到传粉的作用。兰花的气味作为传粉昆虫的食源信号是显而易见的, 它们之中有的即为昆虫中的性信息素而与性活动有关, 如下面将要提到的泥蜂、地蜂等针尾类昆虫为不分泌花蜜的眉兰传授的现象。兰花香气中含有多种化合物。应用气相层析法对兰科25属150种〔主要是由长舌花蜂属 (*Euglossa*) 传粉的种类〕的分析表明, 大约有50种化合物存在于这些香气中。大多数种类含有7—10种化合物。在这50种化合物中, 有10种左右对长舌花蜂属昆虫有吸引力<sup>[8]</sup>。

于空气中大约半分钟后, 脊便收缩并下落成平坦状, 当下落时脊拖着花粉块柄一起, 于是花粉块柄便平行地平卧于粘盘延长的渐尖部分之上。假若把粘盘置于水中, 脊便升起, 而花粉块柄又竖立起来, 而当粘盘再暴露于空气中时, 脊再次下落, 但每次其力量有所减弱。当花粉块柄每次下落与升起时, 整个花粉块也随之俯降和竖立。红门兰属 (*Orchis*) 很多种, 花

许多兰科植物分泌花蜜，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。如蒂沙兰属 (*Disa*) 只有后萼片分泌花蜜；二囊兰属 (*Disperis*) 两个侧萼片与唇瓣都分泌花蜜；绿萼阔蕊兰 (*Peristylus viridis*) 唇瓣分三处分泌花蜜；黄花石斛 (*Dendrobium chrysanthum*) 的蜜腺位于蕊柱的基部；香果兰属 (*Vanilla*) 的花梗基部产生丰富的花蜜；斑叶兰属的蕊柱能分泌花蜜；红门兰属大多数种类，花蜜的分泌不是在其蜜腺距中，而是在蜜腺距壁内、外层之间，昆虫以其吻穿入内壁吸取花蜜。与之相适应的是粘盘上的粘性物质需要经过较长时间 (1—2分钟) 才得以凝固，这是一个相互适应的例子；硕花头蕊兰 (*Cephalanthera grandiflora*)，其唇瓣也不含花蜜，但在其内表面朝向蕊柱处具橙黄色的肋条和乳头；杓兰族唇瓣不具蜜腺，但唇瓣内表面被毛，毛的末端分泌一小滴稍有粘性的液质，具有引诱昆虫的作用；兰属 (*Cymbidium*) 不少种类在苞片基部外侧或萼片基部外侧常可看到分泌的蜜滴，尝尝香甜可口。也有少数种类在蕊柱基部分泌蜜汁的，俗称兰膏<sup>[2]</sup>。值得注意的是，这些种类的花序上扭转的花朵，其唇瓣的位置正好靠近一朵花苞片基部的蜜滴，可能与引诱昆虫传粉有密切关系。

#### (六) 性别分化

兰科植物的花常为两性花，但也有少数种类有性别的分化。据目前所知，分布于中、南美洲的龙须兰亚族 (*Catasetinae*) 的一些种类具有雌花、雄花和两性花，这种性别不同的花，构造也往往很不相同。此外，分布于亚洲的缘毛鸟足兰 (*Satyrium ciliatum*) 的花也有性别的分化<sup>[1]</sup>。这种性别的分化显然适应于异花传粉。

### 兰科植物中的拟交配行为和欺骗性传粉

有些兰科植物如眉兰属许多种类，它们的花能释放出类似于膜翅目雌性昆虫释放的性信息素，它能吸引雄性膜翅目昆虫进行传粉。又如眉兰 (*Ophrys speculum*) 唇瓣的色彩与泥蜂 (*Campsoscolia*) 相似并具有长红毛，对雄的泥蜂有吸引力，当泥蜂停歇在花上时，顺唇瓣长轴，头部在蕊喙之下，腹部末端与唇瓣顶端的长红毛接触，雄蜂这时特定的动作完全与交尾时相同，其间便在头部粘着花粉块。这种传粉机制称为拟交配 (Pseudocopulation)<sup>[3,10]</sup>。这类兰花并不产生花蜜，无香味，但是散发着挥发性的次生物质，其中的某些脂肪酸衍生物如辛醇、十四碳醇、十六碳醇、乙酸十四碳酯等恰为地蜂属 (*Andrena*) 成雌蜂头腺所含的成分，还含有地蜂性信息素杜松萜烯 (cadinene) 的一种异构体。所以，眉兰引诱地蜂的雄蜂进行拟交配以达到传粉和异花受精的目的，是适宜的视觉、触觉和嗅觉刺激对雄蜂作用的结果<sup>[3]</sup>。这是长期演化中形成的传粉适应性。兰科植物对膜翅目昆虫所引起的拟交配现象，除了发生于地中海沿岸的眉兰属种类外，还有澳大利亚的隐柱兰 (*Cryptostylis*) 和姬蜂 (*Lissopimpla*) 的关系<sup>[9]</sup>。

此外，一些不能产生花蜜的兰科植物，如斑花红门兰 (*Orchis maculata*)、无蜜红门兰 (*O. caspia*) 等红门兰属中许多种类具有“假蜜腺”花或“假蜜生产者”花。这类花具蜜腺距，但不产生花蜜，却能被昆虫传粉。一般认为昆虫是受到了蜜腺距存在的欺骗而去寻访花朵的，因此称其为欺骗性传粉 (Pollination by deceit)。这种传粉方式主要是依靠昆虫的视觉实现的，也是兰科植物传粉中不可缺少的一种方式<sup>[6]</sup>。类似的例子还见于 *Thelymitra*

*epipactoides*<sup>[18]</sup>等种类中。

## 兰科植物与传粉昆虫的关系及其在分类上的意义

兰科植物的传粉具有专一性，一定的兰科植物需要一定的昆虫传粉（表1）。它们各有特化的形态结构以适应昆虫的授粉活动，两者的配合在很多例子中极为巧妙。如在欧洲，杓

表1 各类动物在兰科植物传粉中所占的比例<sup>[8]</sup>

传粉动物	所占比例 (%)	传粉动物	所占比例 (%)
膜翅目:		其他传粉者:	
蚂蚁类	5	蛾类	8
低等蜂类	16	蝶类	3
工蜂类	11	鸟类	3
长舌花蜂类	10	蝇类	15
社会性蜂类	8	混合传粉类	8
混合蜂类	10	孤雌种类	3

兰 (*Cypripedium calceolus*) 似乎只由地花蜂属的小蜂传粉，而阔叶火烧兰 (*Epipactis latifolia*) 则由黄蜂传粉。眉兰属种类与传粉者的关系非常专一，例如，产塞浦路斯 (Cyprus) 的15余种眉兰属兰花各有相应的传粉昆虫<sup>[10]</sup>。眉兰属传粉方式类似于生殖隔离机制，因为它们有效地隔离了眉兰属种间的基因流动。因此，通过鉴别传粉者

种类，即可确定被传粉的眉兰属种类(即生物学种)<sup>[10]</sup>。二叶玉凤花 (*Habenaria bifolia*) 与绿花玉凤花 (*H. chloranthera*) 相近，但两者传粉方式不同。有两种蛾即黄地老虎 (*Agrotis segetum*) 和 *Anaitis plagiata* 为它们的传粉者，但花粉块附着的位置不同。二叶玉凤花的花粉块附着于昆虫吻的基部，而绿花玉凤花的花粉附着于昆虫的眼上和面部边上。这两种玉凤花的花粉块就它们附着于蛾身体上的位置而论，即可把它们区别开来。有些植物学家把北极舌唇兰 (*Platanthera hyperborea*) 和膨花舌唇兰 (*P. dilatata*) 认为是黄花舌唇兰 (*P. flava*) 的两个变种，但这两种兰花在传粉上有显著的不同，膨花舌唇兰需要昆虫帮助传粉而不能自花传粉，而北极舌唇兰则当花朵还很幼小时，甚至还在花蕾时期，花粉团已从药室中落了出来，柱头就这样自花授粉了。

## 研究展望

本文主要从兰科植物的结构特点与昆虫传粉相适应等方面对兰科植物传粉生物学进行了论述。对兰科植物传粉生物学的深入研究应采用多学科的研究方法。主要应从以下几方面加以研究：(1) 昆虫与兰花关系的配合所包含的形态和机能的适应性及其演化途径；(2) 兰花的色素化学和昆虫的视觉反应；(3) 兰花花香的化学成分以及昆虫对它们的感受和行

## 参考文献

- [1] 陈心启, 1979, 植物分类学报, 17 (4): 54—59.
- [2] 吴应祥、陈心启, 1980, 植物分类学报, 18 (3): 292—305.
- [3] 钦俊德, 1987, 昆虫与植物的关系, 科学出版社, 北京, 188—204页.
- [4] 唐进、汪发纛等译 (C. Darwin著), 1965, 兰花的传粉, 科学出版社, 北京, 1—215页.
- [5] 萧楠、季道藩等译, (C. Darwin著), 1959, 植物界异花受精和自花受精的效果, 科学出版社, 北京, 118—242页.

- [6] Dafni, A., 1983, *Journal of Ecology*, 74:467—474.
- [7] Heinrich B. and P.H. Raven, 1972, *Science*, 176:592—602.
- [8] Dodson C.H. et al., 1969, *Science*, 145:1243—1249.
- [9] Coleman E., 1933, *Victorian Naturalist*, 50:41—44.
- [10] Paulus H.F. and C. Gack, 1990, *Pl. Syst. Evol.*, 169:177—207.
- [11] Baker, H.G. 1963, *Science*, 139:877—883.
- [12] Baker H.G. and P.D. Hurd, 1968, *Ann. Rev. Ent.*, 13:385—414.
- [13] Faegri K. and L. van der Pijl, 1979, *The Principles of Pollination Ecology*, 3rd ed., Pergamon Press, Oxford, 1—178.
- [14] Macior, L.W. 1971, *Taxon*, 20(1):18—28.
- [15] Macior, L.W., 1974, *Ann. Missouri Bot. Gar.*, 61:760—769.
- [16] Kevan P.G. and H.G. Baker, 1983, *Ann. Rev. Ent.*, 28:407—453.
- [17] Primack R.B. and J.A. Silander, 1975, *Nature*, 255:143—144.
- [18] Cropper S.C. and D.M. Calder, 1990, *Pl. Syst. Evol.*, 170:11—27.

(上接26页)

#### 参 考 文 献

- [1] 上海植物生理学会编, 1985. 《植物生理学实验手册》, 第213—216页, 上海科学技术出版社, 上海.
- [2] 沈明珠等, 1982, 园艺学报 9 (4): 41—48.
- [3] 陈振德, 1989, 中国蔬菜 (3): 3—10.
- [4] 陈振德等, 1990a, 营养学报, 12 (1): 117—120.
- [5] 陈振德等, 1990b, 植物学通报, 7 (1): 31—33.
- 陈景惠、彭寿, 1991, 上海农业学报, 7 (2): 57—61.
- [7] Cataldo, D.A., et al., 1975, *Commun. Soil Sci. & Plant Anal.*, 6 (1):71—80.
- [8] Craddock, V.M., 1983, *Nature*, 308(5944):638.
- [9] Fine, D.H., et al., 1982, N-nitrosocompounds. Occurrence and biological effects (IARC Sci. Publ. No. 41), Lyon, France, IARC:379.