

足茎毛兰的欺骗性传粉研究

上官法智¹ 程 瑾^{2,3} 熊源新¹ 罗毅波^{2*}

¹ (贵州大学生命科学学院, 贵阳 550025)

² (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, 北京 100093)

³ (中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 一些兰科植物常常利用多种多样的欺骗性传粉机制吸引传粉者, 唇瓣上的附属物就是其中之一。黄色被认为对昆虫具有吸引作用。在广西雅长兰科植物自治区级保护区内秋季开花的足茎毛兰(*Eria coronaria*)唇瓣上具有鲜明的黄色斑块, 这种花部信号很可能与吸引昆虫有关系。为验证这一假设, 我们在广西雅长保护区内对足茎毛兰的传粉过程进行了观察。研究发现, 足茎毛兰的唯一传粉者是中华蜜蜂(*Apis cerana cerana*)。与足茎毛兰同在秋季开花的植物主要有光叶海桐(*Pittosporum glabratum*)。光叶海桐的花中有丰富的花蜜和花粉, 吸引大量中华蜜蜂访问。足茎毛兰虽然不为中华蜜蜂提供任何报酬, 但其唇瓣上的黄色斑块的颜色和形态大小与光叶海桐的黄色花相似。根据中华蜜蜂在足茎毛兰和光叶海桐花上的活动情况, 我们认为足茎毛兰唇瓣上鲜明的黄色斑块对中华蜜蜂有吸引作用。中华蜜蜂访花时, 通常降落在唇瓣的黄色斑块上, 调整身体姿势后进入花内, 在退出的过程中将花粉块带出或将所携带的花粉块授到柱头上, 而药帽留在原来的位置。足茎毛兰的花部构造, 特别是药帽的形状与中华蜜蜂的形态以及在花上的行为十分吻合, 因此中华蜜蜂的传粉效率较高。人工授粉实验表明足茎毛兰需要依赖传粉者才能完成传粉过程。足茎毛兰在研究样地的自然结实率为20.72%, 接近于食源欺骗性传粉兰科植物的平均结实率(20.7%)。

关键词: 黄色斑块, 唇瓣, 欺骗性传粉机制, 中华蜜蜂, 药帽, 同期开花植物

Deceptive pollination of an autumn flowering orchid *Eria coronaria* (Orchidaceae)

Fazhi Shangguan¹, Jin Cheng^{2,3}, Yuanxin Xiong¹, Yibo Luo^{2*}

¹ College of Life Science, Guizhou University, Guiyang 550025

² State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

³ Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Appendages on orchid floral labellum that lack floral rewards for pollinators are considered attractive signals to potential pollinators. *Eria coronaria*, which has an unusual autumn flowering season in some locations, has a bright yellow spot on its labellum. This spot has been hypothesized to function as a visual attractant to potential pollinators because its color may be attractive to insects. We tested this hypothesis using field observations between October and November of 2006 in the Yachang Nature Reserve, Guangxi, southwestern China. Honeybee (*Apis cerana cerana*) was the only pollinator of this orchid. Generally, honeybees landed directly on the yellow spot on labellum, and then adjusted their position and entered the flower. When honeybees retreated from flowers, the pollinaria were adhered on their thorax, or the pollinaria carried by honeybee were stuck on the stigma. The anther cap, however, did not separate from the column when the pollinaria were carried away from the flower. This orchid did not provide any rewards to honeybees. The flowers of a co-blooming plant, *Pittosporum glabratum*, with abundant nectars and pollens, attracted numerous honeybee visitations during this period. The flower color and size of *P. glabratum* were

收稿日期: 2008-04-23; 接受日期: 2008-05-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(30770379)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: luoyb@ibcas.ac.cn

similar to that of the spot on the labellum of *E. coronaria*. Based on the behaviors of honeybees on the flowers of both *P. glabratum* and *E. coronaria*, we speculated that the bright yellow spot on labellum of this orchid functions as an attractant to honeybees. Hand-pollination experiments showed that *E. coronaria* was self-compatible, but that reproductive success depended on pollinators. Under natural conditions, the rate of fruit set of *E. coronaria* was 20.72%, which is very close to the average fruit set of other food deceptive orchids (20.7%).

Key words: yellow spot, labellum, attractive signal, *Apis cerana cerana*, anther cap, co-blooming plants

兰科植物大约有21,500种,是被子植物第二大类(Renner, 2006)。相对于其他被子植物类群,兰科的分化很可能是在一段较短的时间内完成的(Crane *et al.*, 1995; van der Cingel, 1995; Jersáková *et al.*, 2006)。据统计,有近1/3的兰科植物通过欺骗传粉者的方式完成传粉过程(van der Pijl & Dodson, 1969; Nilsson, 1992; Tremblay *et al.*, 2005)。兰科植物的快速进化和高度分化被认为与其欺骗性传粉机制有关系(Cozzolino & Widmer, 2005)。因此对于兰科植物的欺骗性传粉机制的研究一直是探讨兰科植物进化的关键内容之一(Cozzolino & Widmer, 2005; Jersáková *et al.*, 2006)。

欺骗性传粉的兰科植物不为传粉者提供食物回报,而是利用各种花部特征吸引传粉者(van der Pijl & Dodson, 1969; Dafni, 1984; Nilsson, 1992; Jersáková *et al.*, 2006)。如性欺骗兰科植物常常从花的形态、气味、甚至是触感等方面模拟传粉昆虫的雌性个体,并释放出与雌性个体相同的气味(Schiestl *et al.*, 1999, 2004; Schiestl, 2005)来吸引雄性传粉者;食源性欺骗兰科植物则是通过花展示或花部特征,如花颜色、花形状、花序形状、距、假花粉等模拟食源植物吸引觅食的传粉者(Ackerman, 1986; Jersáková *et al.*, 2006)。近些年,关于花部诱物与传粉者的觅食动力研究被认为对探讨植物与动物的协同进化具有重要意义(黄双全和郭友好, 2000)。

许多毛兰属(*Eria*)植物唇瓣上具有类似花粉或花药、易脱落的簇毛状附属物(Dressler, 1993; Davies & Tuener, 2004),一些种类唇瓣上的胼胝体分泌类似油脂状的黏性物质,能够吸引蜂类传粉(van der Pijl & Dodson, 1969; van der Cingel, 2001)。一些兰科植物种类唇瓣上的斑纹也被认为对传粉昆虫有吸引作用。如Dafni和Ivri (1981)曾报道*Orchis israelitica*唇瓣上具有紫色斑点,类似同期开花植物

*Bellevalia flexuosa*的花药,以此吸引传粉者。Davies等(2006)研究发现*Cymbidium lowianum*唇瓣上具有紫色V字型斑块,不仅能够吸引传粉者拜访,并能引导传粉者着落并进入花内。

足茎毛兰(*Eria coronaria*)花瓣和萼片为白色,唇瓣中央具有明显鲜亮的黄色圆形斑块(陈心启等, 1999),黄色被认为是在传粉过程中对许多昆虫具有吸引作用的颜色之一(van der Pijl & Dodson, 1969; Proctor *et al.*, 1996)。在广西雅长兰科植物自治区级保护区内,足茎毛兰的开花期在11月份前后,此时该地区气温较低,同期开花的植物种类较少,昆虫活动也较少,因此我们推测足茎毛兰很可能是利用黄色斑块来吸引传粉者。本研究的目的就是希望通过以下三方面的研究来验证我们的推测是否成立:(1)足茎毛兰传粉是否依赖传粉者,它的传粉者是谁?(2)足茎毛兰是否与已报道的毛兰属其他植物一样不为传粉者提供任何报酬?(3)足茎毛兰唇瓣上的黄色斑块是否对传粉昆虫有吸引作用?传粉昆虫访花时是否直接降落在唇瓣上的黄色斑块上?

1 材料和方法

1.1 研究材料

足茎毛兰是一种多年生草本附生植物,其总状花序具数朵花,生于海拔1,300–2,000 m的林中层树干和岩石上。在尼泊尔、不丹、锡金、印度和泰国均有分布,我国主要分布于海南、广西、云南南部至西北部 and 西藏东南部(Seidenfaden, 1982; 陈心启等, 1999)。

1.2 研究地概况

野外观测和实验地点位于广西雅长兰科植物自治区级保护区内的风岩洞保护小区(24°37'–25°00' N, 106°08'–106°23'E),海拔1,000–1,050 m。当地年平均降雨量1,058 mm,年平均气温16.3℃,

最高气温38℃, 最低气温-3℃。土壤主要为山地黄壤, 局部有少量棕色石灰土分布。当地植被为亚热带常绿阔叶林, 主要树种为滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoides*)和圆果化香(*Platycarya longipes*)。同期开花的植物主要有兔耳兰(*Cymbidium lancifolium*)、莎叶兰(*C. cyperifolium*)、野棉花(*Anemone vitifolia*)和光叶海桐(*Pittosporum glabratum*)等。

在保护区风岩洞保护小区内共有9个大小不同的足茎毛兰自然斑块, 分布于土坡和岩壁上。我们从其中5个自然斑块中各随机选取1个1 m×1 m的样地进行研究, 分别记为a、b、c、d、e。

实验时间为2006年10月28日-11月30日。

1.3 开花物候观察

统计所选5个样地内足茎毛兰每个克隆基株的分株数、花序数和花朵总数, 并对所有植株进行开花物候观察, 每隔一天检查和统计样地内每朵花的开放和枯萎情况, 统计样地内有花粉移出和接受的花朵数目。花开放的判定标准为花瓣张开, 昆虫能够进入花内; 花谢的标准为花瓣向内闭合, 昆虫不能进花, 或者花被虫咬、染病而不能实现传粉过程。

观察花内有无花蜜或者油脂类物质等兰科植物通常具有的报酬(Ackerman, 1986; Nilsson, 1992), 以及在实现雄性功能和雌性功能后花形态的变化。对小区内同期开花植物也进行花形态和传粉观察, 并拍照记录, 以便分析与足茎毛兰传粉的关系。

1.4 花形态观察和测量

我们前期观察发现足茎毛兰唇瓣的两个侧裂片向上举起, 与合蕊柱形成一个供传粉者进出的通道。这种花形态与Dressler(1993)所描述的毛兰属 *Hymenaria* 组的花相似。但它们的药帽形状和位置明显不同: *Hymenaria* 组植物花的药帽较合蕊柱小, 粘盘位置低于药帽和蕊喙, 传粉者在退出的过程中能够直接接触粘盘带走花粉块(Dressler, 1993); 而足茎毛兰的药帽较合蕊柱大, 并且向下略延伸稍稍挡住花的入口, 粘盘位置高于蕊喙和药帽。我们推测这种结构可能与其传粉机制有关。因此我们从4个自然斑块中的12个花序里随机选择12朵花, 用游标卡尺(精度0.01 cm)测量花的入/出口深(唇瓣的侧裂片至唇瓣基部的水平距离)、入/出口宽(唇瓣两侧裂片间的水平距离)、入/出口高(药帽底部到唇瓣中裂片的垂直距离), 以分析传粉者在进出花时是怎样携带上花粉块的。此外, 还测量了蕊柱长、

柱头高(柱头到唇瓣中裂片的垂直距离), 以分析传粉者怎样将花粉块授到花的柱头上。

为探讨唇瓣斑点与吸引昆虫之间的关系, 我们从5个自然斑块中的30个花序里随机选择30朵花, 用游标卡尺(精度: 0.01 cm)测量唇瓣上斑点的长和宽。

1.5 传粉观察

从2006年10月28日-11月30日, 于每日的8:30-17:00观察, 累计观察120 h。记录访花昆虫在足茎毛兰花上及周围的行为和活动时间, 并进行拍照(Nikon D70, 105 mm镜头)和录像(Sony, 43E)。行为记录包括昆虫访花之前的行为、访花时停落方式与唇瓣上黄色斑块的关系、访花过程, 以及在每朵花上的停留时间。用一个透明有盖塑料盒随机捕捉在花上活动的10只昆虫, 用乙酸乙酯杀死后, 立刻测量体长、胸高和胸宽, 然后制成标本用于鉴定昆虫种类以及其所携带的花粉种类。昆虫鉴定工作由中国农业大学的徐环李教授完成, 昆虫标本保存在中国科学院植物研究所标本馆。

1.6 繁育系统实验和自然结实

在花开放之前, 我们从风岩洞保护小区内没有标记样地的3个自然斑块里随机选取即将开放的72朵花, 平均分为6组, 每组12朵, 用硫酸纸套袋。待花全部开放后, 作以下处理: (1)不作任何处理; (2)自交, 花粉来源花自身; (3)同株异花授粉, 花粉取自同一花序上的另一朵花; (4)同克隆基株授粉, 花粉取自同一克隆基株不同分株花序上的花; (5)异株异花授粉, 花粉取自另一克隆的另一植株(最近相距50 m远); (6)去雄处理。各种处理完成后再次使用硫酸纸套袋。结实率的统计在所有套袋花全部凋谢两周后, 以子房膨大作为繁殖成功的标准。

2 结果

2.1 开花物候

保护小区内足茎毛兰的花期从10月28日持续到11月21日, 其间11月7日-11月9日达到花开放高峰(图1)。单花平均花期为 10.23 ± 3.51 d ($n = 245$)。

授粉会明显地缩短单花的花期。柱头接受花粉后, 花瓣会很快向内闭合, 环抱并挡住唇瓣入口(图2A)。花瓣闭合时间最短仅需要1 d (1朵), 最长需要6 d (2朵), 多数需要2 d (31朵)至4 d (18朵), 平均 2.80 ± 1.20 d ($n = 52$)。

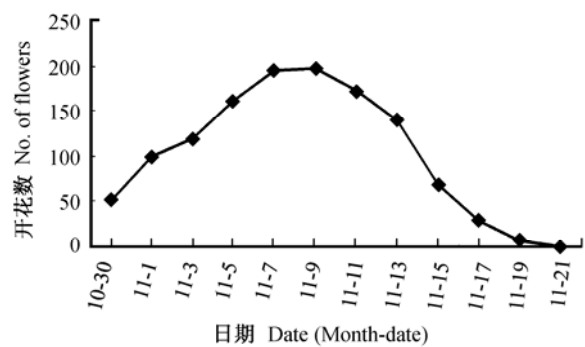


图1 2006年足茎毛兰开花动态
Fig. 1 Dynamics of flowering of *Eria coronaria* in 2006

观察的5个样地内，平均具有的克隆分株数达到227株/m²，花序数29.8个/m²，花序具有1–4朵花，每花序平均花朵数为1.7朵($n = 149$)，花朵密度平均50.2朵/m²。每样地的克隆分株数、花序数和花朵总数见表1。

2.2 昆虫访花行为

在花期内我们观察到3种有访花行为的昆虫，中华蜜蜂 (*Apis cerana cerana*)、黑带食蚜蝇 (*Episyrphus balteata*)、天蛾一种(*Sphingoidea* sp.)。其中，我们只观察到中华蜜蜂能够为足茎毛兰传粉(图2C, D)。在小区内总共观察到37次中华蜜蜂的访问，其中30次发生了传粉行为。

中华蜜蜂通常降落于足茎毛兰花的唇瓣上，这时药帽半圆型的面(图3A)正对着中华蜜蜂，所以中华蜜蜂能够很容易地进入花内。当中华蜜蜂退出的时候，花的出口高度小于中华蜜蜂的胸高，因而药帽半圆型的面会挡住中华蜜蜂的后胸背板(图3B)，此时中华蜜蜂只能用力将药帽向上顶起才能成功退出花外。药帽顶端与合蕊柱有一细丝相连，当药帽被向上顶起时，花粉块会掉落粘附在中华蜜蜂的中胸上(图3C)，而药帽会重新恢复原位而不脱离合蕊柱。当携带有花粉块的中华蜜蜂再访问下一朵足

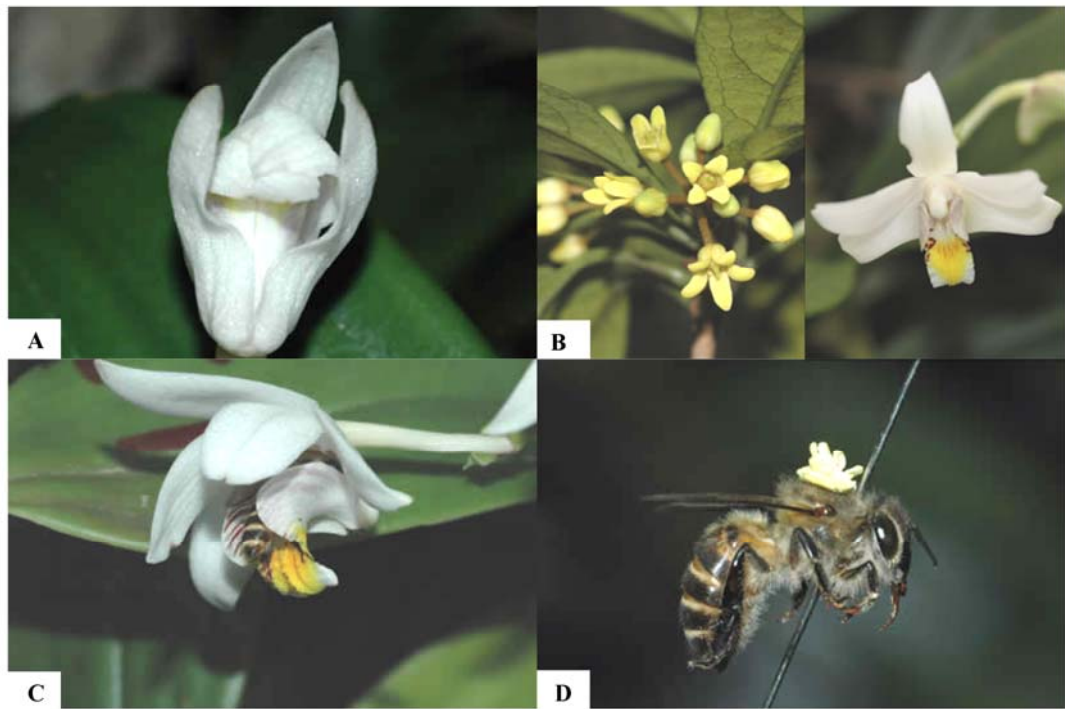


图2 足茎毛兰的传粉。(A) 示柱头接受花粉 2.80 ± 1.20 天后花瓣向内闭合，环抱在合蕊柱前面并挡住唇瓣入口；(B) 足茎毛兰唇瓣上的黄色斑块与光叶海桐花对比；(C) 中华蜜蜂进入足茎毛兰花中；(D) 携带着足茎毛兰花粉块的中华蜜蜂。
Fig. 2 The pollination of *Eria coronaria*. (A) The petals closed towards inside and covered the column and blocked the entrance of flower of *Eria coronaria* at 2.8 ± 1.2 days after the stigma received pollinia. (B) Showing the similar size and color of the yellow spot on the labellum of *Eria coronaria* and the flower of *Pittosporum glabratum* that co-bloomed with the orchid. (C) *Apis cerana cerana* entered into the flower of *Eria coronaria*. (D) The pollinia being carried on the thorax of *Apis cerana cerana*.

表1 5个样地内足茎毛兰植株数和花朵数
Table 1 Number of plants and flowers in five studied plots of *Eria coronaria*

样地 Plot	面积 Area (m ²)	基株数 No. of ramets	花序数 No. of inflo- rescences	花朵数 Flowers
a	1×1	163	10	23
b	1×1	236	26	42
c	1×1	263	46	68
d	1×1	158	28	53
e	1×1	314	39	65
总计 Total	5	1,134	149	251

表2 足茎毛兰花形态学特征
Table 2 Floral morphological features of *Eria coronaria*

	样本数 Sample size	平均数 Mean ± SD (cm)
蕊柱长 Length of column	12	1.09 ± 0.03
入口深 Length of entrance	12	1.33 ± 0.03
入口宽 Width of entrance	12	0.70 ± 0.02
入口高 Height of entrance	12	0.22 ± 0.01
柱头高 Height of stigma*	12	0.35 ± 0.01

* 唇瓣中裂片表面到柱头的距离 Distance from the surface of middle lobe of labellum to the stigma.

茎毛兰花时, 其背上的花粉团就会被粘在位于药帽下方富含黏液的柱头上, 完成授粉过程(图3D)。

根据我们的统计, 中华蜜蜂进入首次访问的花有22次, 其中21次能成功带出花粉, 成功率为95.45%($n = 22$)。

根据我们对中华蜜蜂访花方式的观测统计, 它们总共有11次是直接降落在唇瓣上的黄色斑块上, 占我们观察到的总访花次数的92%($n = 12$)。中华蜜蜂在花内的停留时间通常为3–8 s, 平均 5.56 ± 1.41 s ($n = 15$), 但其中有2次由于药帽的阻挡, 中华蜜蜂在花内停留时间分别达30 s和40 s。每天11:00–16:00 是中华蜜蜂访花的高峰期。天气对中华蜜蜂的活动有很大影响, 在大风或者雨天时它们很少出现。

黑带食蚜蝇是访问频率最高的昆虫, 在没有雨和大风的天气里都能观察到食蚜蝇对唇瓣黄色斑块短时间的碰触和停留, 但从未观察到它们进入花内。曾观察到一种天蛾两次用长喙插入花内试图吸食花蜜, 但身体没有进入花中, 也未带出花粉块。

2.3 足茎毛兰的花部形态与中华蜜蜂身体形态

足茎毛兰花中供传粉者进出的通道入口深和入口宽分别为 1.33 ± 0.03 cm和 0.70 ± 0.02 cm ($n =$

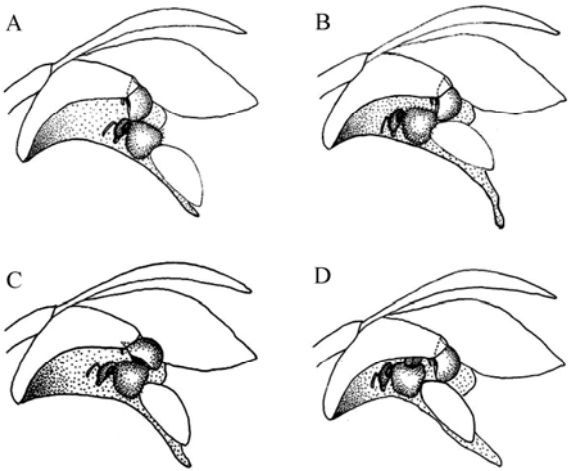


图3 中华蜜蜂传粉过程示意图。(A) 中华蜜蜂在进花时会由于药帽的半圆形面朝外, 阻力较小易进入花中; (B) 中华蜜蜂在退出花时背部盾片被药帽截形平面阻挡; (C) 中华蜜蜂被药帽截形平面阻挡后, 就会向上拱起药帽, 从而使花粉块向下运动粘附在中华蜜蜂的中胸部位; (D) 携带着花粉块的中华蜜蜂访问下一朵花时, 在进入花的过程中花粉块被授到柱头上。

Fig. 3 Pollination process of *Apis cerana cerana* in the flower of *Eria coronaria*. (A) The half-circular side of anther cap makes *Apis cerana cerana* enter easily into the flower of *Eria coronaria*. (B) *Apis cerana cerana* is blocked by the anther cap when it retreats from the flower of *E. coronaria*. (C) The anther cap is raised by the blocked honey bee, which makes the pollinaria move down and adhere on the thorax of honeybee by viscidium. (D) The pollinaria carried on the thorax of honey bee have been pollinated on the stigma when the bee enters another flower.

12, 表2), 较中华蜜蜂的平均体长和胸宽(分别为 1.09 ± 0.04 cm、 0.43 ± 0.02 cm, $n = 10$)(表2)要长和宽; 而通道入口高只有 0.22 ± 0.01 cm ($n = 12$, 表2), 要低于中华蜜蜂的胸高(0.37 ± 0.02 cm)。足茎毛兰花的蕊柱长和柱头高(从唇瓣上表面到柱头表面的距离)分别为 1.09 ± 0.03 cm和 0.35 ± 0.01 cm ($n = 12$, 表2), 与中华蜜蜂的体长和胸高相近。

2.4 同期开花植物

我们观察发现小区内在秋季与足茎毛兰同期开花植物很少, 其中光叶海桐在风岩洞小区内有大量分布。对光叶海桐花的观测和解剖发现它能够提供丰富的花蜜与花粉, 因而吸引大量的中华蜜蜂。光叶海桐花为黄色(图2B)。我们从10个植株上随机选择了30朵花, 用游标卡尺进行了测量(精度: 0.01 cm), 测得其平均直径为 0.65 ± 0.01 cm ($n = 30$)。我

们同时测量了足茎毛兰唇瓣上黄色斑点的长、宽平均值分别为 0.61 ± 0.01 cm和 0.58 ± 0.01 cm ($n = 30$), 接近光叶海桐花的直径。

2.5 繁育系统和自然结实情况

人工授粉实验结果显示自交、异交、同株异花授粉、同克隆基株授粉的结实率分别为91.7%、91.7%、100%、100%, 去雄处理和不作任何处理均没有结实。

5块样地中足茎毛兰的平均自然花粉移出率为46.94% ($n = 251$)。每个斑块的结实率分别为: 26.09% ($n = 23$)、30.85% ($n = 42$)、17.65% ($n = 68$)、18.87% ($n = 53$)、16.92% ($n = 65$), 平均自然结实率为20.72% ($n = 251$)。

3 讨论

在我们的观察地点, 中华蜜蜂是足茎毛兰唯一的传粉者。比较足茎毛兰的花部特征与中华蜜蜂的形态, 发现其花部构造, 特别是药帽的形状与中华蜜蜂的形态及其在花上行为十分吻合。足茎毛兰两个侧裂片与合蕊柱形成一个供传粉者进出的通道, 该通道的深和宽都大于中华蜜蜂的体长和胸宽, 但通道的高度要低于中华蜜蜂的胸高。由于药帽的圆面向外, 中华蜜蜂进入通道时没有受到太大的阻力, 因而传粉过程没有发生; 当中华蜜蜂退出花时, 会受到药帽的阻挡, 药帽被向上顶起, 花粉块就会暴露出来, 被中华蜜蜂带出。当中华蜜蜂携带花粉块进入下一朵花时, 由于它的胸高略高于花的柱头位置, 其胸上的花粉块易被柱头上的黏液粘住。因此, 足茎毛兰的整个传粉过程是由传粉者进入和退出通道两个过程分别完成的。根据统计, 中华蜜蜂的花粉移出率为95.45% ($n = 22$), 高于一些效率较高的传粉者, 如*Herminium monorchis*的最有效传粉者花粉移出率大约为70%(Tremblay *et al.*, 2005)。

有回报的兰科植物通常利用花蜜或者类似脂类物质吸引传粉者为它们传粉(van der Pijl & Dodson, 1969; Ackerman, 1986; Nilsson, 1992), 然而在足茎毛兰花内没有发现任何这类物质, 因而我们认为足茎毛兰是依靠欺骗的策略来完成传粉。对于绝大多数食源性欺骗兰科植物, 颜色是吸引传粉者的主导因子(Gumbert, 2000; Gigord *et al.*, 2002; Galizia *et al.*, 2005), 并且黄色被证明是蜜蜂最偏爱的颜色之一(van der Pijl & Dodson, 1969; Proctor *et*

al., 1996; Giurfa & Lehrer, 2001)。足茎毛兰花为白色, 没有明显的气味, 但唇瓣中央具大而鲜明的亮黄色斑块。根据我们对中华蜜蜂访花行为的统计, 它们直接飞落在唇瓣的黄色斑块上共11次, 占我们观察到的总访花次数的92% ($n = 12$)。因此, 我们认为足茎毛兰是以唇瓣上的黄色斑块作为引诱物来吸引中华蜜蜂的。黄色也被证明是食蚜蝇寻找食物时的主要线索之一(Wacht *et al.*, 1996; Dinkel & Lunau, 2001)。我们发现黑带食蚜蝇频繁访问足茎毛兰的花, 并在唇瓣的黄色斑块上作短时间的碰触和停留, 但未观测到食蚜蝇进入花内。原因还有待进一步研究。

在我们的研究小区, 光叶海桐与足茎毛兰具有重叠的花期和相同的生境, 并且光叶海桐花的颜色和直径与足茎毛兰唇瓣黄色斑块的颜色和直径比较接近。中华蜜蜂对2种植物都有访问。许多研究表明, 欺骗性兰科植物通过模拟同期开花有回报植物的花可以获得更高的访问率(Dafni & Ivri, 1981; Nilsson, 1983; Johnson, 1994; Lammi & Kuitunen, 1995; Johnson *et al.*, 2003)。即使前者只是在颜色和形状等方面与后者大体相似, 也能增加传粉者的访问率(Gumbert & Kunze, 2000; Gigord *et al.*, 2002; Anderson & Johnson, 2006; Johnson & Morita, 2006)。在我们的研究样地中, 足茎毛兰的花粉移出率达46.94%, 高于许多已报道的欺骗性传粉的兰科植物(Tremblay *et al.*, 2005), 很可能就是由于足茎毛兰的花与光叶海桐具有相似的花信号而造成的。在我们研究的地区足茎毛兰的花期是秋季, 此时同期开花的植物种类较少, 这也为足茎毛兰利用唇瓣上的黄色斑块成功地欺骗中华蜜蜂提供有利条件。

欺骗性传粉的兰科植物的平均结实率只有20.7%, 低于有回报兰科植物的平均结实率(37.1%)(Schiestl, 2005; Tremblay *et al.*, 2005), 其主要原因是缺乏回报和传粉者限制(Cozzolino & Widmer, 2005; Tremblay *et al.*, 2005)。在我们的实验样地, 足茎毛兰的自然结实率为20.72%, 与其他欺骗性传粉的兰科植物相近。人工授粉实验表明足茎毛兰需要依赖传粉者才能完成传粉过程, 自交亲和但不存在无融合生殖, 说明在自然条件下传粉者对足茎毛兰的成功繁殖起着至关重要的作用。根据我们的观察记录, 足茎毛兰花的花瓣在授粉后约2 d内会向内闭合, 环抱在合蕊柱前面并挡住唇瓣入口。花瓣的这种运动可以避免传粉者再次进入已被授粉的花

中, 减少花粉浪费, 提高了雄性适合度。这种机制提高了传粉的效率, 在一定程度上弥补了传粉者不足所带来的生殖损失。

参考文献

- Ackerman JD (1986) Mechanism and evolution of food-deceptive systems in orchids. *Lindleyana*, **1**, 108–113.
- Anderson B, Johnson SD (2006) The effects of floral mimics and models on each others' fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 969–974.
- Chen SC (陈心启), Tsi ZH (吉占和), Luo YB (罗毅波)(1999) *Native Orchids of China in Colour* (中国野生兰科植物彩色图鉴). Science Press, Beijing. (in Chinese and English)
- Cozzolino S, Widmer A (2005) Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 487–494.
- Crane PR, Friis EM, Pederson KR (1995) The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, **374**, 27–33.
- Dafni A, Ivri Y (1981) Floral mimicry between *Orchis israelitica* Bauman and Dafni (Orchidaceae) and *Bellevallia flexuosa* Boiss (Liliaceae). *Oecologia*, **49**, 229–232.
- Dafni A (1984) Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 259–278.
- Davies KL, Tuener MP (2004) Pseudopollen in *Eria* Lindl. Section *Mycaranthes* Rchb. f. (Orchidaceae). *Annals of Botany*, **94**, 707–715.
- Davies KL, Spiczynska M, Turner MP (2006) A rudimentary labellar speculum in *Cymbidium lowianum* (Rchb.f.) Rchb.f. and *Cymbidium devonianum* Paxton (Orchidaceae). *Annals of Botany*, **97**, 975–984.
- Dinkel T, Lunau K (2001) How drone flies (*Eristalis tenax* L., Syrphidae, Diptera) use floral guides to locate food sources. *Journal of Insect Physiology*, **47**, 1111–1118.
- Dressler R (1993) *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Galizia CG, Kunze J, Gumbert A, Borg-Karlson AK, Sachse S, Markl C, Menzel R (2005) Relationship of visual and olfactory signal parameters in a food-deceptive flower mimicry system. *Behavioral Ecology*, **16**, 159–168.
- Gigord LDB, Macnair MR, Stritesky M, Smithsonian A (2002) The potential for floral mimicry in rewardless orchids: an experimental study. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**, 1389–1395.
- Giurfia M, Lehrer M (2001) Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up recognition. In: *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behaviour and Floral Evolution* (eds Chittka L, Thomson JD), pp. 61–82. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gumbert A, Kunze J (2000) Colour similarity to rewarding model plants affects pollination in a food deceptive orchid, *Orchis boryi*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**, 419–433.
- Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好) (2000) New advances in pollination biology. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **45**, 225–237. (in Chinese with English abstract)
- Jersáková J, Johnson SD, Kindlmann P (2006) Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*, **81**, 219–235.
- Johnson SD (1994) Evidence for Batesian mimicry in a butterfly-pollinated orchid. *Biological Journal of the Linnean Society*, **53**, 91–104.
- Johnson SD, Peter CI, Nilsson LA, Agren J (2003) Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology*, **84**, 2919–2927.
- Johnson SD, Morita S (2006) Lying to Pinocchio: floral deception in an orchid pollinated by long-proboscid flies. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **152**, 271–278.
- Lammi A, Kuitunen M (1995) Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata*: an experimental test of the magnet species hypothesis. *Oecologia*, **101**, 500–503.
- Nilsson LA (1992) Orchid pollination biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**, 255–259.
- Proctor M, Yeo P, Lack A (1996) *The Natural History of Pollination*. The New Naturalist Library, Harper Collins.
- Renner SS (2006) Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In: *Plant–Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization* (eds Waser NM, Olerton J), pp. 123–144. University of Chicago Press, Chicago.
- Schiestl FP (2005) On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften*, **92**, 255–264.
- Schiestl FP, Ayasse M, Paulus HF, Löfstedt C, Hansson BS, Ibarra F, Francke W (1999) Orchid pollination by sexual swindle. *Nature*, **399**, 421–422.
- Schiestl FP, Peakall R, Mant J (2004) Chemical communication in the sexually deceptive orchid genus *Cryptostylis*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **144**, 199–205.
- Seidenfaden G (1982) Orchid genera in Thailand. X. *Trichostema* Bl. and *Eria* Lindl. *Opera Botanica*, **62**, 24–25, 67–72.
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN (2005) Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, **84**, 1–54.
- van der Pijl L, Dodson CH (1969) *Orchid Flowers, Their Pollination and Evolution*. University of Miami Press, Coral Gables.
- van der Cingel NA (1995) *An Atlas of Orchid Pollination. European Orchids*. Balkema Publishers, Rotterdam.
- van der Cingel NA (2001) *An Atlas of Orchid Pollination. America, Africa, Asia and Australia*. Balkema Publishers, Rotterdam.
- Wacht S, Lunau K, Hansen K (1996) Optical and chemical stimuli control pollen feeding in the hoverfly *Eristalis tenax* L. (Syrphidae; Diptera). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **80**, 50–53.

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 时意专)