

利用传粉综合征预测：长瓣兜兰模拟繁殖地 欺骗雌性食蚜蝇传粉

^{2,5}史军 ^{2,5}程瑾 ³罗敦 ⁴上官法智 ^{1,2}罗毅波*

¹(全国兰科植物种质资源保护中心 深圳 518114)

²(系统与进化植物学国家重点实验室, 中国科学院植物研究所 北京 100093)

³(广西雅长兰科植物自然保护区 广西乐业 533209)

⁴(贵州大学生命科学学院 贵阳 500251)

⁵(中国科学院研究生院 北京 100049)

Pollination syndromes predict brood-site deceptive pollination by female hoverflies in *Paphiopedilum dianthum* (Orchidaceae)

^{2,5}SHI Jun ^{2,5}CHENG Jin ³LUO Dun ⁴SHANGGUAN Fa-Zhi ^{1,2}LUO Yi-Bo*

¹(The National Orchid Conservation Center, Shenzhen 518114, China)

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

³(Yachang Orchids Nature Reserve, Leye, Guangxi 533209, China)

⁴(Biology College of Guizhou University, Guiyang 500251, China)

⁵(Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract In order to explore the relationship between the pollinator and pollination syndromes, and to evaluate the possibility of predicting likely pollinators based on pollination syndromes, the pollination biology of *Paphiopedilum dianthum* was examined. This species shares a close phylogenetic relationship, similar habit, and a recognizable syndrome of floral features (including helmet-shaped labellum, big dorsal sepal, and black warts or hairs on petals) with other brood-site deceptive *Paphiopedilum* species. According to the pollination syndrome concept, *P. dianthum* would be pollinated by hoverflies and attract pollinators with brood-site deception. Results were consistent with this prediction. *Paphiopedilum dianthum* was mainly pollinated by female hoverflies (*Episyrphus balteatus*), and these flies were indeed lured by the false brood-site on the orchid flower. It is suggested that the pollination syndrome may be correlated with pollination selective pressure, but not simply with pollinator species, and that accurate prediction requires consideration of all factors influencing floral characters, including habit and evolutionary history.

Key words pollination syndrome, *Paphiopedilum*, selection pressure, pollinator, phylogeny, habit, conservation.

摘要 在花部进化受传粉者主导这一经典理论影响下, 传粉综合征一直被认为是被子植物对应于某些特定传粉者的标志, 因此, 可以利用传粉综合征来预测传粉者。近年来, 这种对应和预测受到多因素影响, 以及花部进化理论和传粉者泛化理论的冲击。在本研究中, 我们选择长瓣兜兰 *Paphiopedilum dianthum* 作为实验材料, 来探讨传粉综合征与传粉者的关系以及利用前者预测后者的有效范围。长瓣兜

2007-02-12 收稿, 2007-06-08 收修改稿。

基金项目: 中国科学院创新工程基金(KZCX2-YW-415)(Supported by the Key Innovation Plan of the Chinese Academy of Sciences, Grant No. KZCX2-YW-415)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: luoyb@ibcas.ac.cn; Tel.: 86-10-62836514)。

兰具有的一系列特征,同其他依靠假繁殖地欺骗食蚜蝇传粉的兜兰种类相似,包括倒盔状唇瓣,较大的中萼片以及花瓣上的黑色突起和睫状毛,而且长瓣兜兰同这些种类有很近的亲缘关系和相似的生境。根据传粉综合征概念,长瓣兜兰应该是由食蚜蝇传粉,通过模拟繁殖地来欺骗传粉者。为了检验这些预测,我们对长瓣兜兰进行了传粉生物学研究。长瓣兜兰是自交可亲和的物种,不存在自动自交授粉现象,必须依靠昆虫传粉才能结实。结果表明,雌性黑带食蚜蝇*Episyrphus balteatus*是长瓣兜兰的主要传粉者,并且这种兜兰是通过模拟繁殖地来欺骗食蚜蝇传粉的。根据本实验结果,我们认为传粉综合征只是对应于不同的传粉选择压力而不是简单对应于传粉者种类,而使用传粉综合征预测时还需要考虑生境和演化历史等因素对花部形态的影响,这样才可能得到有效的结果。

关键词 传粉综合征; 兜兰; 选择压力; 传粉者; 系统发育; 生境; 保护

自Darwin (1862)开始研究兰科Orchidaceae植物与其传粉者关系以来,传粉生物学家就一直致力于观察虫媒植物的花形态及其传粉系统,并试图揭示二者之间的特殊关系(van der Pijl, 1961; Faegri & van der Pijl, 1971)。经典的传粉生物学理论认为传粉者框定了花的进化(Grant & Grant, 1965; Faegri & van der Pijl, 1971),也就是说表现在某种植物花上的一组特定性状(包括颜色、形状、气味等)是通过自然选择的作用,从而适应某些特定传粉者。例如,由蜂类传粉的花一般为黄色或蓝色,有香味,为传粉者提供花粉或花蜜;而由鸟类传粉的花一般为红色,无气味,只为传粉者提供花蜜作为报偿。这些不同的性状组合被称为传粉综合征(pollination syndrome)(Vogel, 1954; van der Pijl, 1961)。基于传粉综合征和传粉者间的密切关系,我们可以利用花的性状来预测传粉者的种类和行为(Faegri & van der Pijl, 1971)。最经典的例子是, Darwin (1862)精准地预测了一种马达加斯加兰科植物*Angraecum sesquipedale* Thou.是由一种长喙蛾类进行传粉的。深入研究传粉综合征,有助于我们理解花部形态和传粉者之间的相互关系,以及传粉者在植物系统演化过程中的作用(Grant, 1994; Fenster et al., 2004)。

在“花部进化受传粉者主导”这一经典理论影响下,早期传粉综合征理论大多是简单的性状堆叠和预测(van der Pijl, 1961; Faegri & van der Pijl, 1971)。随着研究的深入,人们逐步认识到花部特征的进化实际上还受到食草动物、基因连锁以及次生代谢途径等多种因素影响(Schemske & Bradshaw, 1999; Armbruster, 2002; Bradshaw & Schemske, 2003; Gomez & Zamora, 2006),这些因素都会导致花部形态偏离与传粉者的简单对应,使得利用传粉综合征跨类群、跨地域进行的预测产生偏差,甚至可能与事实相悖。例如根据综合征预测,萝藦科Asclepiadaceae植物*Microlooma sagittatum* R. Br.应当由小型昆虫传粉,而实际上它是由鸟类传粉的(Ollerton, 1998)。然而最近的一些工作却表明,当被预测物种具有相似的生境和地理分布区时,利用传粉综合征预测依然是有效的。在分别对同域分布同期开花的南非15种兰科植物和北美4种牵牛花*Ipomoea* sp.进行传粉生物学研究之后,作者都得到相同的结论,即用传粉综合征可以精确预测传粉者种类(Pauw, 2006; Wolfe & Sowell, 2006)。因此,传粉综合征与传粉者种类间究竟存在怎样的密切关系,我们是否可以用前者来预测后者有效,相似生境在这种预测中所起的作用仍然是值得深入探讨的问题。

兜兰属*Paphiopedilum* Pfitz.植物约有66个种,主要分布于中国西南部,南亚及东南亚,作为传粉者“陷阱”的囊状唇瓣和特殊的传粉通道是本属植物的重要特征(Dressler,

1993; Cribb, 1998)。根据唇瓣和中萼片的形态, 可以将兜兰的花分为杓兰类型和兜兰类型两大类。杓兰类型花(如硬叶兜兰 *Paphiopedilum micranthum* T. Tang & F. T. Wang)与大多数杓兰属 *Cypripedium* L. 植物的花相似, 它们的中萼片较小, 唇瓣一般为边缘向内卷曲的球形或近球形深囊, 这种类型的花主要是由蜂类传粉(Shi et al., unpublished)。而兜兰型花(如紫毛兜兰 *P. villosum* (Lindl.) Stein、飘带兜兰 *P. parishii* (Rchb. f.) Stein)的中萼片大而醒目, 唇瓣一般为边缘直立的倒盔状囊, 这种类型的花一般是由食蚜蝇传粉的(Atwood, 1985; Bänziger, 1994, 1996, 2002)。兜兰类型花中的花部形态特征也不尽相同, 它们吸引传粉者的模式也存在差异。那些退化雄蕊呈黄色且表面有突起的种类(如紫毛兜兰、小叶兜兰 *P. barbigerum* T. Tang & F. T. Wang)是通过模拟食源来欺骗传粉者(Bänziger, 1994, 1996; Shi et al., unpublished)。而那些具绿色退化雄蕊, 在花瓣或唇瓣上有黑色突起物或毛的种类(如 *P. rothschildianum* (Rchb. f.) Stein、*P. callosum* (Rchb. f.) Stein), 则是依靠模拟繁殖地吸引传粉者的(Atwood, 1985; Bänziger, 2002)。

长瓣兜兰 *Paphiopedilum dianthum* T. Tang & F. T. Wang 具有典型的兜兰型花, 中萼片较大而醒目, 唇瓣为倒盔状, 与其他由食蚜蝇传粉的兜兰种类(如紫毛兜兰、小叶兜兰、*P. rothschildianum*、*P. callosum*等)相似(Atwood, 1985; Bänziger, 1994, 1996, 2002; Shi et al., unpublished)。同时, 该种的退化雄蕊为浅绿色, 花瓣基部有大量黑色突起, 有些突起表面还具有黑色睫状毛, 这些又与依靠模拟繁殖地欺骗传粉者的兜兰(如 *P. rothschildianum*、*P. callosum*)类似(Atwood, 1985; Bänziger, 2002)。同时长瓣兜兰多附生于林缘或疏林中的树干或岩壁上, 与其他兜兰类型花种类(如飘带兜兰、紫毛兜兰、*P. callosum*)的生境相似(Cribb, 1998; Chen et al., 1999)。基于长瓣兜兰的这些性状, 我们可以做出以下预测: 该种很可能由食蚜蝇传粉, 并且是通过模拟繁殖地来诱骗传粉者的。本研究的主要目的就是通过对观察来检验基于传粉综合征的预测是否有效; 如果预测得到证实, 则可进一步探讨利用传粉综合征推测传粉者的适用范围。

1 材料和方法

长瓣兜兰仅分布于我国西南的云南、广西、贵州三省。该种具有克隆生长的习性, 一个基株的克隆分株可以多达15个。长瓣兜兰的花期为7月至9月, 总状花序由叶间抽出, 每个花序具有2-4朵花。其中萼片为白色, 花瓣为淡绿色, 唇瓣为浅黄绿色并有浅栗色细纹; 在唇瓣内表面由底至基部以及花瓣基部都有长1 mm左右的紫色柔毛(图1: A; Cribb, 1998; Chen et al., 1999)。

野外观察和实验地点设在广西雅长自然保护区内的风岩洞保护小区。该保护区位于广西西北部, 东经106°08'-100°23', 北纬24°37'-25°00', 海拔400-1930 m, 年平均气温为16.3 °C, 年平均降雨量1058 mm。森林植被为亚热带常绿阔叶林, 主要树种为青冈 *Cyclobalanopsis glaucoides* Schott和圆果化香树 *Platycarya longipes* Wu, 林下草本以兰科植物为主(广西林业勘测设计院2004年调查结果)。与长瓣兜兰同期开花的有流苏贝母兰 *Coelogyne fimbriata* Lindl. 和兔耳兰 *Cymbidium lancifolium* Hook.。此外, 在同一区域开花的植物还有打破碗花花 *Anemone hupehensis* Lem.。



图1 长瓣兜兰的花及传粉者 **A.** 长瓣兜兰的花。ds, 中萼片; ML, 唇瓣入口直径; l, 唇瓣。 **B.** 长瓣兜兰的功能性形态, 唇瓣被纵切。a, 雄蕊; AL, 雄蕊到唇瓣底的距离; DP, 唇瓣深度; SL, 柱头到唇瓣底的距离; st, 柱头。 **C.** 携带花粉的黑带食蚜蝇。pl, 花粉。 **D.** 黑带食蚜蝇在长瓣兜兰上产卵。 **E.** 长瓣兜兰花上的食蚜蝇卵(e)。 **F.** 黑带食蚜蝇飞向并降落到退化雄蕊上。 **G.** 黑带食蚜蝇从出口逃脱。

Fig. 1. Flowers and pollinators of *Paphiopedilum dianthum*. **A.** Flower of *P. dianthum*. ds, dorsal sepal; ML, the entrance diameter of the labellum; l, labellum. **B.** Longitudinal section of flower of *P. dianthum*. a, anther; AL, the distance between the anther and the bottom of the labellum; DP, the labellum depth from the entrance to the bottom; SL, the distance between the anther and the bottom of the labellum; st, stigma. **C.** *Episyrphus balteatus* with pollinium on thorax. pl, pollen. **D.** *Episyrphus balteatus* laying eggs on the flower of *Paphiopedilum dianthum*. **E.** Hoverfly eggs (e) on the flower of *P. dianthum*. **F.** *Episyrphus balteatus* flying toward staminode. **G.** *Episyrphus balteatus* leaving flower of *P. dianthum*.

表 1 访花昆虫在长瓣兜兰上的活动情况

Table 1 The activity of different visitors to the flower of *Paphiopedilum dianthum*

种类 Species	靠近 Approaching	接触退化雄蕊 Touching staminode	进入唇瓣 Entering	带出花粉 Removing pollen
黑带食蚜蝇 <i>Episyrphus balteatus</i> (DeGeer) (female)	47	7	4	3
狭带贝食蚜蝇 <i>Betasyrphus serarius</i> (Wiedemann) (female)	1	1	1	1
果蝇 <i>Drosophila</i> spp. (Dorsophilidae)	>100	0	0	0

我们在2005年和2006年8-9月长瓣兜兰的盛花期, 对其传粉情况进行了观察。观察时间一般为每日的8:30-17:00, 累计观察时间为225 h。在观察中, 我们实时记录访花昆虫在兜兰花上及周围的行为和活动时间, 并进行拍照和录像。统计访花昆虫的活动频率参照 Nilsson (1979)的方法, 包括靠近(approaching)、接触退化雄蕊(touching staminode)、进入唇瓣(entering)、带出花粉(removing pollen)四项。为鉴定和测量需要, 我们用塑料杯捕捉了一些访花昆虫, 随即用乙酸乙酯杀死制成标本。昆虫标本保存在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, 鉴定工作由中国农业大学的徐环李教授完成。经过初期观察, 我们发现食蚜蝇是唯一可以带出花粉的昆虫。为了探讨长瓣兜兰是不是通过模拟繁殖地来吸引食蚜蝇, 我们仔细检查了每朵花上有无食蚜蝇虫卵, 并记录了食蚜蝇访问者的性别(由于雌性食蚜蝇两个复眼是分离的, 雄性食蚜蝇的复眼是愈合的(Irvin et al., 1999), 而食蚜蝇一般会在花上活动一段时间, 所以我们可以判断它们的性别)。

为了探讨兰花结构与昆虫大小的适应性, 我们用游标卡尺对捕获的15只食蚜蝇标本进行测量, 包括体长、体宽和胸高。我们还选取了23朵正在开花的长瓣兜兰进行测量, 主要指标包括唇瓣深度(DP)、唇瓣入口直径(ML)、柱头到唇瓣底高度(SL)以及雄蕊到唇瓣底高度(AL)(图1: A, B)。其中SL和AL是在将唇瓣纵切后测得的。

在针对繁育系统的研究中, 我们做了以下3组实验(每组12朵花): (1)自花授粉(self-pollination), 检测自交是否亲和; (2)异花授粉(cross-pollination), 花粉来源于相距5 m之外的植株, 检测杂交是否亲和; (3)自发自花受精(autogamy), 在花开放前套袋不授粉, 检测是否需要传粉者才能授粉。在授粉后一个月, 我们检查并统计人工授粉植株的结实率以及保护小区内长瓣兜兰的自然结实率。

2 观察结果

2.1 传粉者种类和行为

在2005-2006年共225 h的观察中, 只发现3种昆虫在长瓣兜兰花上停留过。除一种果蝇外, 其余两种都是食蚜蝇。频繁出现的果蝇只是在花上作短暂休息, 并不会携带花粉。两种食蚜蝇都能携带长瓣兜兰花粉, 并且所有的食蚜蝇访问者均为雌性。狭带贝食蚜蝇 *Betasyrphus serarius* (Wiedemann)仅有1次访问, 且带出花粉1次, 黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus* (DeGeer)在47次访问中带出花粉3次(图1: C)。

在访问长瓣兜兰时,食蚜蝇可降落在花的任意部位,包括中萼片、花瓣、唇瓣外表面和退化雄蕊。在降落后,它们一般会来回爬动,选择合适的位置产卵(图1: D)。我们在14朵花上都找到了食蚜蝇的虫卵,一朵花上最多有7枚虫卵(表2; 图1: E)。只有当食蚜蝇降落在退化雄蕊上时(图1: F),它们才会滑落进入唇瓣。它们一般会在唇瓣中停留30 s到10 min,这期间它们试图由入口爬出或跳出。在这些努力失败后,它们会进入由唇瓣和合蕊柱构成的传粉通道,先挤过柱头,再由一侧雄蕊下的出口逃脱,这时花粉会粘在传粉者胸部的背面(图1: G)。从出口爬出后,食蚜蝇会很快飞离该区域。当它再度访问附近的兜兰并重复上述过程时,就会将上次携带的花粉粘在柱头上,授粉成功发生。

表2 食蚜蝇卵在长瓣兜兰花上的分布情况

Table 2 The distribution of eggs of hoverflies on the flowers of *Paphiopedilum dianthum*.

花编号 Flower number	位置 Position					
	花瓣尖端 Tip of the petals	花瓣中部 Middle of the petals	花瓣基部 Base of the petals	唇瓣外部 Outside of the labellum	唇瓣内部 Inner side of the labellum	退化雄蕊 Staminode
1	1					
2	2	2		2		1
3	1		1			
4		1				
5	1		1			
6	1	2				
7	1			1		
8		1				
9		1				
10	1		1			
11				1	1	
12			2			
13		1	1			
14			1			
总计 Total	8	8	7	4	1	1

2.2 功能性形态

在长瓣兜兰花上没有可以为食蚜蝇提供食物的结构。通过对比食蚜蝇和长瓣兜兰的功能性形态(表3),可以得出以下结论:(1)两种食蚜蝇的体长(9.8 ± 1.0 mm, $n=14$; 10 mm, $n=1$)远小于DP (20.4 ± 2.0 mm, $n=23$),所以食蚜蝇不能从唇瓣入口爬出。(2)虽然黑带食蚜蝇和狭带贝食蚜蝇的胸高(2.2 ± 0.2 mm, $n=14$; 2.5 mm, $n=1$)都小于长瓣兜兰的AL (3.7 ± 0.7 mm, $n=23$)和SL (3.5 ± 0.6 mm, $n=23$),但是在唇瓣内表面1 mm左右的紫色柔毛可以起到支撑食蚜蝇的作用,使得食蚜蝇可以接触柱头和雄蕊。这样食蚜蝇就可以顺利通过传粉通道并带出花粉,成为有效传粉者。

2.3 繁育系统

长瓣兜兰2005年的自然结实率为65% ($n=46$),2006年为51% ($n=137$)。人工自交授粉与异交授粉的结实率分别高达81% ($n=12$)和99% ($n=12$)。开放前套袋的植株都没有结实

($n=12$)。这些结果说明, 长瓣兜兰是自交可亲和的物种, 不存在自动自花授粉现象, 必须依靠昆虫传粉才能结实。

表 3 长瓣兜兰和食蚜蝇传粉的功能性形态数据*

Table 3 Size measurement of floral functional morphology of *Paphiopedilum dianthum* and body size of hoverflies*

花形态 Floral traits	大小 Size (mm)	黑带食蚜蝇 <i>Episyrphus balteatus</i>	狭带贝食蚜蝇 <i>Betasyrphus serarius</i>	食蚜蝇 Hoverflies
唇瓣深 DP	20.4±2.0	9.8±1.0	10.0	体长 Body length (mm)
唇瓣入口直径 ML	26.2±3.9	2.2±0.2	2.5	胸高 Thorax height (mm)
柱头到唇瓣底高度 SL	3.5±0.6			
雄蕊到唇瓣底高度 AL	3.7±0.7			

AL, the distance between the anther and the bottom of the labellum; DP, the labellum depth from the entrance to the bottom; ML, the entrance diameter of the labellum. SL, the distance between the stigma and bottom of the labellum.

* 通过测量23朵花, 得到花形态指标(包括唇瓣深度DP、唇瓣入口直径ML、柱头到唇瓣底高度SL、雄蕊到唇瓣底高度AL), 测量了14个黑带食蚜蝇、1个狭带贝食蚜蝇得到相应的数据。

* The results of floral traits size, including DP, ML, SL and AL, are obtained from 23 individuals; the results of *Episyrphus balteatus* are obtained from 14 individuals, that of *Betasyrphus serarius* is from one individual.

3 讨论

我们的观察结果与基于传粉综合征的预测一致, 长瓣兜兰的传粉者是食蚜蝇。功能性形态对比表明, 黑带食蚜蝇和狭带贝食蚜蝇都具有适合的体型大小, 可以带出长瓣兜兰花粉并将其授到柱头上, 都可以为长瓣兜兰有效传粉。虽然狭带贝食蚜蝇具有适合长瓣兜兰传粉的体型, 但该种的访问频率过低(仅1次), 在本实验观察区内属于潜在传粉者。黑带食蚜蝇的访问次数占有食蚜蝇访问次数的98%(43/44), 带出花粉的次数占食蚜蝇带出花粉总次数的75% (3/4), 所以我们认为这种频繁访问的黑带食蚜蝇是长瓣兜兰在本实验观察区内的主要传粉者。

在长瓣兜兰花上没有可以为食蚜蝇提供食物的结构, 它是依靠欺骗食蚜蝇传粉的。已报道具兜兰型花的种类都是由食蚜蝇传粉, 并且都不为传粉者提供报酬, 但是他们吸引传粉者的结构和方式却存在明显差异(Atwood, 1985; Bänziger, 1994, 1996, 2002; Shi et al., unpublished)。依靠模拟食源来欺骗传粉者的种类(如紫毛兜兰、小叶兜兰)具有黄色的退化雄蕊, 通过模拟蜜珠或花粉等食物来吸引食蚜蝇(Bänziger, 1996; Shi et al., unpublished)。而在依靠模拟繁殖地吸引传粉者的种类(如*P. rothschildianum*、*P. callosum*)中, 花瓣或唇瓣上的黑色突起物或毛通过模拟食蚜蝇幼虫的食物——蚜虫, 吸引雌性食蚜蝇来产卵, 从而达到传粉的目的(Atwood, 1985; Bänziger, 2002)。我们在观察中发现, 长瓣兜兰所有的食蚜蝇访问者均为雌性; 同时, 我们还观察到食蚜蝇在长瓣兜兰花上的产卵行为, 并在14朵花的不同部位找到食蚜蝇卵, 其中一朵花上的虫卵多达7枚。显然, 长瓣兜兰上的黑色突起可以起到模拟蚜虫吸引雌性食蚜蝇的作用。这些结果说明, 长瓣兜兰是依靠模拟繁殖地来吸引食蚜蝇传粉的, 与基于传粉综合征的预测相吻合。

通过调查统计北美地区的被子植物及其传粉者, Waser等(1996)提出多数植物的传粉系统是泛化的, 并据此认为不能利用传粉综合征来预测传粉者。但是, 应该注意到Waser等(1996)在泛化传粉的定义中过于强调传粉者的种类。事实上, 花形态并不是简单对应于

特定种类的传粉者(Fenster et al., 2004)。行为和形态相似但种类不同的传粉者对花部形态施加的选择压力可能是相同的,并导致相同的传粉综合征(Darwin, 1862; Wilson & Thomson, 1996; Fenster et al., 2004)。因此, Fenster等(2004)将传粉者根据形态和行为划分成不同的传粉功能组(pollination functional group),在重新对Waser等(1996)使用的数据进行分析之后,发现传粉综合征与特定的传粉功能组能很好地吻合。根据现有的报道,不同种类兜兰类型花的食蚜蝇传粉者的传粉行为几乎是相同的(Atwood, 1985; Bänziger, 1996, 2002)。因此,对于兜兰类型花来说,不同食蚜蝇传粉者实际上具有相似的选择压力。而兜兰类型花共同的特征正是对应于这种食蚜蝇传粉者相同的选择压力。这些都说明我们可以利用传粉综合征大致预测出与某种植物对应的施加相同选择压力的一组传粉者。

传统的传粉生物学理论认为,传粉综合征是在不同的植物类群中独立演化并与特定的传粉者相对应花部性状组合(Faegri & van der Pijl, 1971; Proctor et al., 1996)。这些理论过于强调传粉者对花部形态的选择作用,而忽视了影响花部形态的其他因素(Fenster et al., 2004)。这样简单机械地利用传粉综合征预测,就会使预测结果产生偏差,不能准确反映出传粉者的真实情况(Fenster et al., 2004),例如,根据综合征预测,萝藦科植物 *Microlooma sagittatum* 应当是由小型昆虫传粉的,而实际上它是由鸟类传粉的(Ollerton, 1998)。我们认为,在利用传粉综合征预测的时候还需要综合考虑下列因素:首先,提供传粉综合征的物种和被预测物种是地理分布区及生境相同的物种(Pauw, 2006; Wolfe & Sowell, 2006)。这是因为,诸如草食动物等生态因子都可能会直接影响到传粉综合征;只有当被预测物种处于相同生境,才有可能保证传粉综合征的差异来源于传粉者的选择压力(Gomez & Zamora, 2006)。最近的两个利用传粉综合征成功预测传粉者的案例都是基于相同地理分布区及生境的物种而作出有效预测(Pauw, 2006; Wolfe & Sowell, 2006)。我们认为,能准确预测长瓣兜兰的食蚜蝇传粉者,很重要的一个因素是它与其他兜兰类型花种类的生境相似(Cribb, 1998)。除生境外,我们在归纳和利用传粉综合征时,还需要考虑被预测物种的演化历史。因为不同植物类群的演化历史会使花部特征和传粉者之间的关系变得复杂化,多数情况下传粉者的选择压力不会使实际的花部性状组合成为概念化的传粉综合征(Fenster et al., 2004)。一方面,在演化过程中,有些种类可能会保留一些能够干扰传粉综合征的祖征(Schluter, 1996; Fenster & Dudash, 2001);另一方面,有些种类(如 *Cyclamen persicum*)由于未知原因失去原始传粉者,但仍具有对应于原始传粉者的花部性状(Schwartz-Tzachor et al., 2006),这些历史因素都会影响传粉综合征。此外,花部性状还可能受到非选择性历史因素的影响。例如黄蓉花属 *Dalechampia* L. 中,花苞片的颜色就是非选择性演化的产物,虽然位于不同进化分支上的种类的花苞片颜色存在巨大的差异,但这些花颜色不同的种类却可以有效吸引并利用一些相同的传粉者(Armbruster, 2002)。如果我们不考虑上述因素,使用的是高度抽象的传粉综合征,其预测准确性就会降低(Fenster et al., 2004)。之所以长瓣兜兰的传粉者种类和吸引传粉者的模式都与基于传粉综合征的预测相吻合,很可能是由于本研究中使用的传粉综合征来源于兜兰亚属种类(如飘带兜兰、*P. callosum*),这些种类都具有与长瓣兜兰相似的生境(Cribb, 1998),并且它们与长瓣兜兰都位于系统发育树的同一分支上且具有相似的演化历史(Cox et al., 1997)。综上所述,我们认为传粉综合征应对应于不同的传粉选择压力,而不只是简单对应于传粉

者种类; 而使用传粉综合征预测时还需要考虑生境和演化历史对花部形态的影响, 这样才可能得到有效的结果。

在系统发育关系上, 兜兰亚属 subgen. *Paphiopedilum* (即具有兜兰型花的种类) 是一个单系类群 (Cox et al., 1997), 并且该亚属植物集中分布于亚洲热带和亚热带地区并具有相似的生境 (Cribb, 1998)。基于相似的唇瓣和中萼片这些传粉综合征, 我们认为兜兰亚属的大多数种类很可能是由食蚜蝇传粉的。大多数食蚜蝇对环境的变化都比较敏感, 生境破坏、食物来源的减少以及农药的使用都会造成食蚜蝇数量的下降 (Sommaggio, 1999)。这种下降可能会影响兜兰的有性繁殖, 进而对其种群更新和维持产生负面影响。所以, 野生兜兰属植物不仅存在被滥采滥挖的直接威胁 (罗毅波等, 2003), 还存在传粉者缺失造成的间接威胁。深入了解食蚜蝇与兜兰和其他植物之间的关系, 保护食蚜蝇的生境, 对于我们更好地保护兜兰这一重要花卉资源具有重要意义。

致谢 感谢中国农业大学徐环李教授鉴定昆虫标本。感谢为我们野外考察提供帮助的刘世勇、邓振海、辛荣仕、谭宏生、韦新莲等雅长自然保护区工作人员。

参 考 文 献

- Armbruster W S. 2002. Can indirect selection and genetic context contribute to trait diversification? A transition-probability study of blossom-color evolution in two genera. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 468–486.
- Atwood J T. 1985. Pollination of *Paphiopedilum rothschildianum*: Brood-site imitation. *National Geographic Research* 1: 247–254.
- Bänziger H. 1994. Studies on the natural pollination of three species of wild lady-slipper orchids (*Paphiopedilum*) in Southeast Asia. In: Pridgeon A ed. *Proceedings of the 14th World Orchid Conference*. Edinburgh: HMSO. 201–202.
- Bänziger H. 1996. The mesmerizing wart: the pollination strategy of epiphytic lady slipper orchid *Paphiopedilum villosum* (Lindl.) Stein (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 121: 59–90.
- Bänziger H. 2002. Smart alecks and dumb flies: natural pollination of some wild lady slipper orchids (*Paphiopedilum* spp., Orchidaceae). In: Clark J, Elliott W M, Tingley G, Biro J eds. *Proceedings of the 16th World Orchid Conference*. Vancouver: Vancouver Orchid Society. 165–169, plates 45–57.
- Bradshaw H D, Schemske J D W. 2003. Allele substitution at a flower colour locus produces a pollinator shift in monkeyflowers. *Nature* 426: 176–178.
- Chen S-Q (陈心启), Tsi Z-H (吉占和), Luo Y-B (罗毅波). 1999. *Native Orchids of China in Colour* (中国野生兰科植物彩色图鉴). Beijing: Science Press.
- Cox A V, Pridgeon A M, Albert V A, Chase M W. 1997. Phylogenetics of the slipper orchids (Cypripedioideae, Orchidaceae): nuclear rDNA ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution* 208: 197–113.
- Cribb P. 1998. *The Genus Paphiopedilum*. 2nd ed. Kota Kinabalu and Kew: Natural History Publications (Borneo).
- Darwin C. 1862. *On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilized by Insects*. London: Murray.
- Dressler R L. 1993. *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Faegri K, van der Pijl L. 1971. *The Principles of Pollination Ecology*. 2nd ed. Oxford: Pergamon Press.
- Fenster C B, Armbruster W S, Wilson P, Dudash M R, Thomson J D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 375–403.
- Fenster C B, Dudash M R. 2001. Spatiotemporal variation in the role of hummingbirds as pollinators of *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *Ecology* 82: 844–851.
- Gomez J M, Zamora R. 2006. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination

- system. In: Waser N M, Ollerton J eds. *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. Chicago: University of Chicago Press.
- Grant V, Grant K A. 1965. *Flower Pollination in the Phlox Family*. New York: Columbia University Press.
- Grant V. 1994. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperm. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 3–10.
- Irvin N A, Wratten S D, Frampton C M, Bowie M H, Evans A M, Moar N T. 1999. The phenology and pollen feeding of three hover fly (Diptera: Syrphidae) species in Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 26: 105–115.
- Nilsson A L. 1979. Anthecological studies on the lady's slipper, *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). *Botaniska Notiser* 132: 329–347.
- Luo Y-B (罗毅波), Jia J-S (贾建生), Wang C-L (王春玲). 2003. Conservation strategy and potential advantages of the Chinese *Paphiopedilum*. *Biodiversity Science (生物多样性)* 11: 491–498.
- Ollerton J. 1998. Pollination: sunbird surprise for syndromes. *Nature* 394: 726–727.
- Pauw A. 2006. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). *American Journal of Botany* 93: 917–926.
- Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996. *The Natural History of Pollination*. London: Timber Press.
- Schemske D W, Bradshaw H D. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 11910–11915.
- Schluter D. 1996. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution* 50: 1766–1774.
- Schwartz-Tzachor R, Dafni A, Potts S G, Eisikowitch D. 2006. An ancient pollinator of a contemporary plant (*Cyclamen persicum*): When pollination syndromes break down. *Flora* 201: 370–373.
- Sommaggio D. 1999. Syrphidae: Can they be used as environmental bioindicators? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 343–356.
- Vogel S. 1954. Blütenbiologische Typen als Elemente der Sipplgliederung: dargestellt anhand der Flora Südafrikas. *Botanische Studien* 1: 285–547.
- van der Pijl L. 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44–59.
- Waser N M, Chittka L, Price M V, Williams N M, Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060.
- Wilson P, Thomson J D. 1996. How do flowers diverge? In: Lloyd D G, Barrett S C H eds. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. New York: Chapman & Hall. 88–111.
- Wolfe L M, Sowell D R. 2006. Do pollination syndromes partition the pollinator community? A test using four sympatric morning glory species. *International Journal of Plant Sciences* 167: 1169–1175.