

兰科植物的生殖隔离

崔 静¹, 吴记贵², 黄伯高³, 蒋万杰², 范雅倩², 程 瑾¹

(1. 北京林业大学 生物科学与技术学院, 北京 100083; 2. 北京松山国家级自然保护区 管理处, 北京 102115; 3. 广西雅长兰科植物国家级自然保护区 管理处, 广西 百色 533209)

摘要: 生殖隔离是物种形成过程中最关键的步骤之一, 它保证了每个物种相对稳定的遗传系统, 是物种保持完整性和独立性的基础。兰科 Orchidaceae 作为有花植物中物种多样性最丰富的类群之一, 有关其生殖隔离主要机制的研究对探讨物种分化的条件具有重要的科学意义。兰科植物的生殖隔离机制包括合子前隔离和合子后隔离。还分析了不同传粉类型的兰科植物的生殖隔离机制, 其中性欺骗兰科植物主要是合子前隔离的行为隔离机制, 食源性欺骗兰科植物主要是合子前隔离的机械隔离以及合子后隔离机制。同时, 对兰花育种领域通过人工杂交等形式打破生殖隔离获得新品种的机理和成果开展了分析和展望, 并从兰科植物与真菌区域共生的机制及其在兰科植物生殖隔离中的作用的角度的角度展望了今后相关研究的重点研究方向。表 1 参 73

关键词: 植物学; 兰科植物; 合子前隔离; 合子后隔离; 地理隔离; 时间隔离; 机械隔离; 行为隔离; 综述

中图分类号: Q944.4; S682.31 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2016)04-0695-08

The mechanisms of reproductive isolation in orchids

CUI Jing¹, WU Jigui², HUANG Bogao³, JIANG Wanjie², FAN Yaqian², CHENG Jin¹

(1. College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Administrative Office, Beijing Songshan National Nature Reserve, Beijing 102115, China; 3. Administrative Office, Yachang Orchid National Nature Reserve, Baise 533209, Guangxi, China)

Abstract: Reproductive isolation, one of the key processes of speciation and which has ensured a relatively stable genetic system for each species, is fully studied with orchids having the highest biodiversity in flowering plants. Different reproductive isolation mechanisms including prezygotic isolation and postzygotic isolation are introduced and different pollination systems are analyzed. The main mechanism of reproductive isolation for the sexually deceptive orchid is ethological isolation, and for the food deceptive orchid is mechanical isolation and postzygotic isolation. New species can be obtained by artificial cross breeding which breaks the reproductive isolation. Moreover, the relationship between symbiotic germination and reproductive isolation mechanisms in orchids is worth studying in the future. [Ch, 1 tab. 73 ref.]

Key words: botany; Orchidaceae; prezygotic isolation; postzygotic isolation; geographical isolation; temporal isolation; mechanical isolation; ethological isolation; review

兰科 Orchidaceae 植物是被子植物的大科之一, 全世界约有 800 属 2.5 万种, 特别是热带和亚热带地区的兰科植物具有极高的生物多样性。中国约有兰科植物 194 属 1 388 种以及许多亚种、变种和变型^[1]。兰科植物绝大多数都生长在湿润、温暖、有散射光线而且排水良好的地方。根据生活型特点, 兰科植物可分为附生兰、地生兰和腐生兰 3 种类型。一般来说, 附生兰主要分布于热带地区, 而温带和亚热带地

收稿日期: 2015-06-19; 修回日期: 2015-11-03

基金项目: 北京市教育委员会科学研究与研究生培养共建项目(BLCXY201515); 国家自然科学基金资助项目(J1103516); 国家林业局野生植物保护管理项目(2013-LYSJWT-05)

作者简介: 崔静, 从事兰科植物的传粉生物学研究。E-mail: cuijing19900925@163.com。通信作者: 程瑾, 副教授, 博士, 从事兰科植物繁殖生态学相关研究。E-mail: chengjin9912@163.com

区别以地生兰为主^[2]。兰科植物具有独特的传粉机制,约 1/3 的兰科植物具有欺骗性传粉系统,即兰花不为传粉者提供花蜜、花粉等回报,而是通过花部结构和花气味等模拟有报酬的花、雌性昆虫、产卵地等,从而诱骗昆虫为其传粉^[3]。欺骗性传粉主要包括食源性欺骗(generalized food deception)和性欺骗(sexual deception)^[4-5],食源性欺骗机制是指兰科植物利用昆虫的觅食行为,通过欺骗性视觉信号(如假花粉等)或者模拟花蜜以及花粉结构欺骗昆虫,或者通过模拟同期开花的食源植物诱导昆虫进行觅食访问其花朵,实现有效的传粉^[6];性欺骗机制是指兰科植物利用昆虫的交配行为,通过具有和雌性昆虫相似的形状或是释放相应的性信息素吸引雄性昆虫访问其花朵,实现有效的传粉^[7]。生物多样性形成和演化的重要基础是物种形成,这也是进化生物学的核心问题之一,涉及突变、选择、居群遗传分化、生态适应、地理隔离直至生殖隔离的形成过程^[8-9]。其中,生殖隔离是指由于各种机制,亲缘关系相近的类群之间在自然条件下不受精,即使能受精也不能产生后代或不能产生可育性后代的隔离机制^[10]。生殖隔离被认为是物种形成过程中最关键步骤之一,也是物种得以保持完整性和独立性的基础^[11],物种界限的保持是各种隔离方式综合作用的结果,在物种形成中起着十分重要的作用^[12]。生殖隔离包括合子前隔离和合子后隔离 2 种形式^[13]。其中合子前隔离是指不同个体间不能交配,或者交配后不能形成合子,包括地理隔离、时间隔离、花部隔离等;合子后隔离是指交配形成的合子不能发育到成体,或成体的生殖力缺失或低下,包括杂种不活、杂种不育和杂种衰败等。合子前隔离主要受生态和生殖因素的影响;合子后隔离高度依赖于遗传因素,受亲本间的相配程度的影响^[14]。兰科是有花植物中物种多样性最丰富的类群之一,在其进化过程中,群体间进化出现了阻止遗传交换的生殖隔离机制,并可能伴随着物种形成或者基因流传播的物理障碍,其中合子前隔离机制,限制了花粉在物种个体间的转移;合子后隔离机制保证了同种花粉在受精过程中的优势^[15-16]。兰科植物的多样性是多种隔离机制共同作用的结果^[17],其中合子前隔离方式对兰科植物物种多样性起到了深远的影响^[18-19]。生殖隔离作为阻断物种间基因交流的手段,避免物种间杂交,保持了物种间彼此间隔,使得每个物种形成一个相对稳定的遗传系统^[20]。兰科植物作为被子植物中最进化的类群之一,有关其生殖隔离主要机制及其在兰科植物多样性形成中作用的研究具有重要的科学意义。本文对已发现的兰科植物生殖隔离方式进行了系统的介绍,并综合分析生殖隔离在兰科系统进化和物种形成中的作用机制。

1 兰科植物的合子前隔离

1.1 地理隔离(geographical isolation)

兰科植物在长时间的进化历程中形成了不同的生活型,有地生、腐生和附生,它对自身所处生态系统的变化非常敏感,只要环境稍加改变就可能无法生存,因此,兰科植物对不同生境地的选择使得其分布在不同地方^[21]。不同地域的分布保障了兰科植物间有效的地理隔离。红门兰属 *Orchis* 植物 *O. anthropophora*, *O. purpurea* 和 *O. militaris* 的花期均为 5-6 月,但 *O. anthropophora* 和 *O. purpurea* 主要分布在大西洋地中海(Atlantic-Mediterranean)一带,而 *O. militaris* 主要部分在欧洲大陆一带,因此通过主要分布区不同起到地理隔离作用^[22]。除此之外,这 3 种兰花偏好的生态环境也稍有不同,*O. anthropophora* 和 *O. purpurea* 偏好温暖一些的地方,而 *O. militaris* 喜欢在潮湿或季节性湿润的地方生长,通过适宜生长环境的不同起到一定的隔离作用。但是仍然存在着 3 种兰科植物具有重叠分布的区域(如比利时东部),在失去地理隔离方式的情况下,*O. purpurea* 和 *O. militaris* 可以形成杂交群落,*O. anthropophora* 和另外 2 种间也有较少的杂交发生^[23]。BOWER 等^[24]在对 *Chiloglottis* 属的研究中发现,与 *C. valida* 相比,*C. trapeziformis* 通常分布在低海拔且较干燥的地区。然而,这 2 种兰花在中海拔的过渡区域有少量量的重叠分布,该区域内存在罕见的 *C. valida* 和 *C. trapeziformis* 杂交种,而在其他区域地理隔离起到很好的生殖隔离作用^[24-25]。

由此可见,兰科植物物种间地理上的障碍,在生殖隔离方面起到了一定的作用,但当地理隔离不存在时,物种间的生殖隔离就需要其他隔离方式的保障。

1.2 时间隔离(temporal isolation)

时间隔离是一种重要的合子前隔离机制,是指植物通过不同的开花期阻碍物种间花粉的转移。如在希腊的克里特岛的眉兰属 *Ophrys* 植物 *Op. iricolor* 和 *Op. mesaritica* 花期不重叠,通过巧妙的开花时间隔

离阻止了彼此间基因的交流^[26-27]。此外, 物种开花高峰期的差异也可能影响植物的传粉受精^[28]。SEDEEK 等^[29]在对 4 种眉兰属植物 *Op. exaltata*, *Op. garganica*, *Op. incubacea* 和 *Op. sphegodes* 的研究中发现, 开花高峰期的差异起到了时间隔离的作用。

1.3 花部隔离 (floral isolation)

花部隔离是兰科植物合子前隔离主要方式, 由行为隔离和机械隔离引起^[28]。其中行为隔离指植物通过花颜色、气味等特征吸引特化传粉者; 机械隔离指植物通过不同花结构来减少或者避免种间授粉^[30]。

1.3.1 行为隔离 (ethological isolation) 作为被子植物中最进化的类群, 绝大多数的兰科植物花的结构与昆虫传粉高度适应, 具有高度特化的传粉系统, 在统计的 456 种兰花里约 67% 仅有唯一的传粉者^[31]。而同域分布的兰科植物最常见的生殖隔离机制就是依靠传粉者特化而形成隔离^[32]。兰科植物的多样性也更多被认为是适应多样化的特化传粉者的结果^[7,33]。特化传粉系统对同域物种形成和种间隔离都起到了深远的影响^[17]。JOHNSON^[34]将这种机制归纳为传粉者驱使生殖隔离假说 (pollinator-driven speciation), 认为传粉者的偏好可以导致植物间的生殖隔离, 植物的多样性的形成过程则是一个适应有效传粉者的过程。具有性欺骗传粉系统的兰科植物中表现出典型的行为隔离^[35-36]。依靠性欺骗进行传粉的不同兰科植物主要通过花气味和花形态的差异来吸引不同种类的雄性昆虫, 进而实现种间的生殖隔离^[37]。这在分布于欧洲的多种眉兰属植物和分布于澳大利亚的 *Chiloglottis* 属植物中得到证实。在眉兰属植物中主要通过行为隔离来实现有效的种间隔离^[29]。如 *Ophrys sphegodes*, *Op. exaltata* 和 *Op. garganica* 具有相同的分布区且花期重叠, 但分别吸引 3 种不同昆虫的雄性个体为它们授粉, 保证了彼此间不发生交叉授粉的现象^[37]。虽然, 人工授粉实验表明 *Chiloglottis valida sensu stricto*, *C. affinity valida* 和 *C. affinity jeanesii* 种间杂交可孕, 但在自然条件下, *Chiloglottis* 属植物种间杂交非常稀有^[36-37]。大量的野外实验证明这归因于 *Chiloglottis* 属兰科植物的传粉者高度特化, 每种植物平均仅有 1.1 种传粉者, 即几乎每种兰科植物有其唯一的传粉者^[38]。

1.3.2 机械隔离 (mechanical isolation) 花朵结构和昆虫的访花行为是机械隔离的基础^[30]。兰科植物具有精巧的花部构造。首先, 它的花瓣中有 1 枚特化成唇瓣, 在吸引传粉者中起到重要作用。其次, 兰科植物花的雄蕊与雌蕊合生成合蕊柱。雄蕊通常在合蕊柱上端或后上方, 柱头在合蕊柱前方, 花药和柱头之间为蕊喙隔开; 花粉通常黏合成团状, 大多具花粉块柄。在大多数兰科植物传粉过程中, 传粉者首先飞向唇瓣, 接着会触碰到蕊喙, 导致粘盘与蕊喙分离, 并直接粘附于传粉昆虫的身体之上, 昆虫在退出花朵时, 可以拖出整个花粉团, 并将其携带在昆虫身体上^[17, 39-40]。兰科植物凭借花粉块、合蕊柱和唇瓣等独特的花部结构与昆虫传粉高度适应保障了机械隔离。机械隔离有 2 种形式, ①花适应不同群体的不同身体大小和形状的传粉者; ②共享传粉者的物种之间, 通过花粉在身体携带部位的差异实现生殖隔离^[30]。

1.3.2.1 传粉体型不同 不同的花结构可以吸引不同的传粉者。这在杓兰属兰科植物中有很好的体现, 尽管杓兰属物种两两之间可能不存在严格的合子后隔离机制, 但是在自然条件下很少发现杂交种^[30]。分布于中国黄龙自然保护区的多种杓兰属传粉者都与其花形态相适应: 如花较大的黄花杓兰 *Cypripedium flavum*, 西藏杓兰 *Cy. tibeticum* 和褐花杓兰 *Cy. smithii* 之间花期重叠, 且不存在合子后隔离, 三者都由熊蜂 *Bombus lepidus* 传粉, 然而唇瓣较小的黄花杓兰的传粉者是熊蜂工蜂, 唇瓣较大的西藏杓兰和褐花杓兰的传粉者是由熊蜂蜂王, 工蜂的体型相比蜂王的小很多, 传粉者之间明显的体型大小差异有效地防止了黄花杓兰与其他 2 种兰科植物的种间杂交^[41]。

1.3.2.2 携粉位置不同 不同的兰科植物具有的精巧的花部构造具有很高的多样性, 另外昆虫访花行为也具有极高的多样性, 于是当同一种传粉者访问不同的兰花时, 花部构造和不同的传粉者访花方式的差异性导致兰花的花粉块携带于昆虫身体的不同部位, 通过机械隔离保证同种间的授粉, 防止杂交^[42]。在南非德拉肯斯堡山脉、西开普省和纳马夸兰有大量的 *Pterygodium* 属和 *Corycium* 属植物同域分布, 传粉者在收集这些花朵分泌油的过程中为其传粉。在以 *Rediviva peringueyi* (准蜜蜂科 Melittidae) 为传粉者的兰科植物的传粉过程中, 油脂的附着位置与花的形态 (如花瓣与萼片的形态) 将影响传粉昆虫的访花行为, 使得花粉携带在不同位置, 从而实现机械隔离来保障种间隔离 (表 1)^[42-44]。

作为具有性欺骗特化传粉系统的眉兰属植物通常被作为由行为隔离导致生殖隔离的典型例子。但在某些情况下眉兰属 *Ophrys* 植物也可以共享一种传粉者, 此时传粉者可以将花粉携带在身体的不同部位,

通过机械隔离实现生殖隔离。如分布于意大利的 *Ophrys iricolor* 和 *Op. incubacea* 生长在一起, 并且都由 *Andrena morio* (地花蜂科 Andrenidae) 的雄性昆虫传粉。在传粉过程中, 昆虫将 *Op. iricolor* 的花粉块携带在头部, 而将 *Op. incubacea* 的花粉块携带在腹部, 有效地避免了传粉过程中的种间交叉授粉^[45]。此外, 花粉块柄的运动也是兰科植物与昆虫传粉高度适应性的重要体现, 当昆虫将花粉块携带在身体上后, 很多兰科植物的花粉块柄会通过弯曲运动来保证花粉在授粉过程中准确的朝向柱头^[46-47]。PAUW^[43]曾发现 *Rediviva peringueyi* (准蜜蜂科 Melittidae) 从 *Pterygodium alatum* 花朵中退出时, 花粉块柄发生弯曲运动以适应花柱头的方向。类似的现象还在其他很多兰科植物传粉过程中有过报道, 如 *Dactylorhiza sambucina*^[48], *Orchis spitzelii*, *O. morio*^[49], *O. mascula*^[50], *Anacamptis pyramidalis*^[47]。兰科植物通过花粉块在传粉者不同身体部位的携带和花粉块柄的运动, 保证了传粉的精确性, 从而实现生殖隔离。

总之, 在给传粉者提供报酬的非欺骗性传粉和无回报的欺骗性传粉这 2 种兰科植物传粉系统中, 花部隔离介导的生殖隔离都起到了重要作用^[32,37,43-44]。花部隔离是兰科植物合子前隔离最重要的形式之一。

2 兰科植物的合子后隔离

在兰科植物中, 合子前隔离起着主要作用, 它保证了物种的稳定和兰花的多样性, 但是仍有一定程度的杂交授粉出现在同域分布兰科植物之间^[51]。系统发育和生态学上的一系列证据表明, 合子后隔离在保持兰科植物生殖隔离中也起着重要的作用^[33,52]。由物种间亲缘关系导致的合子后隔离表现在异源花粉会影响结实率, 甚至影响后代的存活率^[53]。澳大利亚兰科植物的 *Chiloglottis trapeziformis* 和 *Ch. valida* 由同一传粉者传粉, 这 2 种兰科植物可以杂交产生 F₁ 代, 但传粉后隔离作用使得 F₁ 代表现出低结实率^[54]。COZZOLINO 等^[55-56]对倒距兰属 *Anacamptis*, 红门兰属 *Orchis* 和 *Neotinea* 等属的 17 种兰科植物研究中发现, 它们有较低的传粉者特异性, 在自然界中存在着杂交, 但是存在高的胚胎死亡率、杂种不活和杂种不育: 在 17 种兰科植物的 113 组人工杂交中, 有 41 组在胚胎期死亡, 占 36.3%, 有 45 组属于杂交不活, 在 7 组两两杂交实验的 F₁ 代与亲本的回交实验中, 只有 2 组表现出低的结实率, 其他 5 组都不可育。分布在热带伯迪亚哥的 *Epidendrum denticulatum* 和 *E. fulgens* 是食源性欺骗传粉的兰科植物, 吸引多种蝴蝶传粉, 两者存在杂交, 但表现出低的结实率及可育性^[57-58]。意大利亚平宁山脉的食源性欺骗兰科植物 *Orchis mascula* 和 *O. pauciflora* 由熊蜂共同传粉, 种间杂交也表现出低的结实率、杂种不活等合子后隔离现象^[59]。同时, 具有相同传粉者的兰科植物间通常有着不同的染色体组型, 这些不同的染色体组型起着合子后隔离的作用。如 *Serapias apulica* 和 *S. politisi*, *S. vomeracea* 和 *S. parviflora*, *Anacamptis laxiflora* 和 *A. palustris*, *Dactylorhiza romana* 和 *D. saccifera* 等 4 对两两之间共享同一种传粉者, 但是彼此染色体组型不相同, 而不同染色体组型物种间的杂交将减弱 F₁ 代的繁殖力甚至导致不育^[60]。另外, 眉兰属植物 *Ophrys iricolor* 和 *Op. incubacea* 之间染色体不对称, 杂交产生的 F₁ 代结实率极低^[61-62]。

总之, 对于非特异性传粉者的兰科植物来说, 合子后隔离可以有效地防止其物种间的杂交成功, 在保障物种间的生殖隔离中起到了重要的作用。

综上所述, 在兰科植物的生殖隔离中合子前隔离是主要的, 其中地理隔离和时间隔离分别为不同地域和不同花期兰科植物的生殖隔离提供了保障。而在同域分布同花期兰科植物之间, 花部隔离有效保障了物种间的生殖隔离。兰科植物可以通过行为隔离和机械隔离实现生殖隔离, 利用不同花颜色和花气味

表 1 传粉者携粉位置的多样性

Table 1 Diversified pollen location of the pollinator

传粉者	兰科植物	携粉位置
<i>Rediviva peringueyi</i>	<i>Pterygodium catholicum</i>	中足基跗节末端(跗分节 1)
	<i>Pterygodium volucris</i>	腹部最后一节的侧面
	<i>Pterygodium alatum</i>	跗分节 5
	<i>Pterygodium cafferum</i>	跗分节 5(上方)
	<i>Corycium orobanchoides</i>	前足胫节末端侧面
<i>Rediviva neliana</i>	<i>Pterygodium cooperi</i>	前足
	<i>Corycium dracomontanum</i>	后足
<i>Rediviva lingimanus</i>	<i>Pterygodium penthenrianum</i>	前足
	<i>Pterygodium shelpei</i>	尾部
<i>Bombus</i> sp.	<i>Galearis diantha</i>	头部下方
	<i>Ponerorchis chusua</i>	喙

以及昆虫体型的差异性和行为的多样性来保障兰科植物之间有效的生殖隔离^[36-37,43,63]。此外,在共享同种传粉者的兰科植物中,如食源性欺骗兰科植物,合子后隔离和机械隔离在保持其生殖隔离中也起着重要的作用^[50-51,54]。大量的研究表明:以性欺骗和食源性欺骗为传粉机制的兰科植物具有不同的生殖隔离机制^[37,55,57]。性欺骗的兰科植物通常有特异的传粉者,通过行为隔离保证生殖隔离^[7,37,63]。然后,多种兰科植物共享同一种传粉者在食源性欺骗兰科植物中普遍存在,合子后隔离和机械隔离在保障其物种间的生殖隔离中起着主要作用^[50-51,54]。

3 讨论与展望

在兰科植物中,合子前隔离与合子后隔离共同作用保障了兰科植物之间的生殖隔离^[55,64]。如果合子前隔离较弱,那么合子后隔离就在物种形成中承担着关键的作用;反之,在合子后隔离的作用较弱时,合子前隔离就保障着物种形成^[65]。同时,兰科植物在生长过程中与菌根真菌之间形成复杂的相互关系,兰科植物-菌根之间的交互作用可能参与到生殖隔离,影响兰科植物物种间杂交种子的萌发和生长^[62,66-68]。WATERMAN 等^[42]对南非兰科植物与菌根的互利共生关系的研究中发现,在生命周期的早期,兰科植物的生长完全依赖于菌根真菌提供营养和能量,由于菌根的分布没有明显的特征,在不同地区都存在的相同的菌根,所以菌根对兰科植物生殖隔离的作用不大,但是不排除菌根影响兰科植物从而形成地理隔离进而导致兰科植物的生殖隔离的可能性^[69]。

尽管合子前隔离机制和合子后隔离机制在兰科植物物种之间形成了强大的屏障,但是在自然条件下,仍存在打破物种界限的情况。如分布中国四川省黄龙寺自然保护区的杓兰属兰科植物褐花杓兰 *Cypripedium smithii* 和西藏杓兰 *Cy. tibeticum*, 两者花期重叠且共享同一种传粉者,可以实现杂交亲和,因此认为之间不存在生殖隔离^[70];分布在巴西沿岸平原的食源性欺骗传粉 *Epidendrum* 属兰科植物 *E. fulgens* 和 *E. puniceoluteum* 花期重叠,由多种蝴蝶传粉,也表现出相对较弱的生殖隔离,两者杂交种在接受 *E. puniceoluteum* 的花粉后表现出高的可育性,可以在自然条件形成杂交群落^[71];分布在澳大利亚的 *Chiloglottis* 属兰科植物缺少机械隔离,传粉者都将花粉块携带在胸部,存在种间杂交^[36,72]。由于对兰科植物进行人工育种可以打破地理隔离和合子前隔离等生殖隔离的限制,实现杂交育种。人工杂交也是兰科植物育种的重要手段之一。五大盆栽兰花之一的大花蕙兰 *Cymbidium hybridum* 就是由原产于中国独占春 *Cymbidium eburneum* 作母本和碧玉兰 *Cymbidium lowianum* 作为父本在英国杂交成功的。独占春和碧玉兰在自然界存在一定的地理隔离(分布区域有差异)和时间隔离(花期不完全重叠)^[1,73];越南通过引进欧洲兰花原生种人工杂交选育出四倍体产物 *Cymbidium alexandri-westonbirt* (*C. eburneo-lowianum* ‘Concolor’ × *C. insigne-sanderi*)^[71]。中国拥有丰富的兰科植物资源,通过人工杂交不断选育优良新品种,可以提供更丰富的兰花观赏资源。

4 参考文献

- [1] CHEN S C, CRIBB P J. Orchidaceae [M]// WU Z Y, RAVEN P H, HONG D Y. *Flora of China*. Beijing: Science Press, 2009.
- [2] CATLING P M. Auto-pollination in the Orchidaceae [M]// ARDITTI J. *Orchid Biology: Reviews and Perspectives* (VI) Portland: Timber Press, 1990.
- [3] van der PIJL L, DODSON C H. *Orchid Flowers, Their Pollination and Evolution* [M]. Coral Gables: University of Miami Press, 1969.
- [4] TREMBLAY R L, ACKERMAN J D, ZIMMERMAN J K, et al. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification [J]. *Biol J Linn Soc*, 2005, **84**(1): 1 - 54.
- [5] JERSÁKOVÁ J, JOHNSON S D, KINDLMANN P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids [J]. *Biol Rev*, 2006, **81**(2): 219 - 235.
- [6] NILSSON L A. Orchid pollination biology [J]. *Trends Ecol Evol*, 1992, **7**(7): 255 - 259.
- [7] SCHIESTL F P, JOHNSON S D. Pollinator-mediated evolution of floral signals [J]. *Trends Ecol Evol*, 2013, **28**(5): 307 - 315.
- [8] CHARLESWORTH B, CHARLESWORTH D. Reproductive isolation: natural selection at work [J]. *Curr Biol*, 2000, **10**

- (2): 68 – 70.
- [9] GAVRILETS S. Perspective models of speciation: what have we learned in 40 years? [J]. *Evolution*, 2003, **57**(10): 2197 – 2215.
- [10] STEBBINS G L. A brief summary of my idea on evolution [J]. *Am J Bot*, 1999, **86**(8): 1207 – 1208.
- [11] 李承森. 植物科学进展: 第1卷[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [12] COYNE J A, ORR H A. *Speciation* [M]. Sunderland: Sinauer Associates, 2004.
- [13] SNOW A A. Postpollination selection and male fitness in plants [J]. *Am Nat*, 1994, **144**(2): 69 – 83.
- [14] MOYLE L C, OLSON M S, TIFFIN P. Patterns of reproductive isolation in three angiosperm genera [J]. *Evolution*, 2004, **58**(6): 1195 – 1208.
- [15] 杨宇晨, 李建芳, 郭无暇, 等. 植物物种形成的模式与机制[J]. 生命科学, 2014, **26**(2): 138 – 143.
YANG Yuchen, LI Jianfang, GUO Wuxia, *et al.* The modes and mechanisms of plant speciation [J]. *Chin Bull Life Sci*, 2014, **26**(2): 138 – 143.
- [16] GRAVENDEEL B, SMITHSON A, SLIK F J W, *et al.* Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? [J]. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*, 2004, **359**(1450): 1523 – 1535.
- [17] WASER N M, CHITTKA L, PRICE M V, *et al.* Generalization in pollination systems, and why it matters [J]. *Ecology*, 1996, **77**(4), 1043 – 1060.
- [18] DARWIN C. *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, 1862.
- [19] COZZOLINO S, WIDMER A. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? [J]. *Trends Ecol Evol*, 2005, **20**(9): 487 – 494.
- [20] GRANT V. *The Evolutionary Process: A Critical Study of Evolutionary Theory* [M]. New York: Columbia University Press, 1991.
- [21] 陈心启. 中国兰花全书[M]. 北京: 中国林业出版社, 1998.
- [22] KRETZSCHMAR H, ECCARIUS W, DIETRICH H. *The Orchid Genera Anacamptis, Orchis, Neotinea* [M]. Bürgel: EchinoMedia Verlag, 2007.
- [23] JACQUEMYN H, BRYNS R, CAMMUE B P A, *et al.* Mycorrhizal associations and reproductive isolation in three closely related *Orchis* species [J]. *Ann Bot*, 2011, **107**(3): 347 – 356.
- [24] BOWER C C, BROWN G R. Pollinator specificity, cryptic species and geographical patterns in pollinator responses to sexually deceptive orchids in the genus *Chiloglottis*: the *Chiloglottis gunnii* complex [J]. *Aust J Bot*, 2009, **57**(1): 37 – 55.
- [25] PEAKALL R, JONES L, BOWER C C, *et al.* Bioclimatic assessment of the geographic and climatic limits to hybridisation in a sexually deceptive orchid system [J]. *Aust J Bot*, 2002, **50**(1): 21 – 30.
- [26] SCHLÜTER P M, RUAS P M, KOHL G, *et al.* Genetic patterns and pollination in *Ophrys iricolor* and *O. mesaritica* (Orchidaceae): sympatric evolution by pollinator shift [J]. *Bot J Linn Soc*, 2009, **159**(4): 583 – 598.
- [27] XU Shuqing, SCHLÜTER P M, SCHIESTL F P. Pollinator-driven speciation in sexually deceptive orchids [J]. *Int J Ecol*, 2012: 1289. doi: 10.1155/2012/285081.
- [28] WILLSON M F. *Plant Reproductive Ecology* [M]. New York: John Wiley and Sons, 1983.
- [29] SEDEEK K E M, SCOPECE G, STAEDLER Y M, *et al.* Genic rather than genome-wide differences between sexually deceptive *Ophrys* orchids with different pollinators [J]. *Mol Ecol*, 2014, **23**(24): 6192 – 6205.
- [30] GRANT V. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1994, **91**(1): 3 – 10.
- [31] TREMBLAY R L. Trends in the pollination ecology of the Orchidaceae-evolution and systematics [J]. *Can J Bot*, 1992, **70**(3): 642 – 650.
- [32] van der NIET T, PEAKALL R, JOHNSON S D. Pollinator-driven ecological speciation in plants: new evidence and future perspectives [J]. *Ann Bot*, 2014, **113**(2): 199 – 212.
- [33] COZZOLINO S, WIDMER A. The evolutionary basis of reproductive isolation in *Mediterranean* orchids [J]. *Taxon*, 2005, **54**(4): 977 – 985.
- [34] JOHNSON S D. The pollination niche and its role in the diversification and maintenance of the southern African flora

- [J]. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*, 2010, **365**(1539): 499 – 516.
- [35] PEAKALL R, EBERT D, POLDY J, *et al.* Pollinator specificity, floral odour chemistry and the phylogeny of Australian sexually deceptive *Chiloglottis* orchids: implications for pollinator-driven speciation [J]. *New Phytol*, 2010, **188**(2): 437 – 450.
- [36] XU Shuqing, SCHLUTER P M, SCOPECE G, *et al.* Floral isolation is the main reproductive barrier among closely related sexually deceptive orchids [J]. *Evolution*, 2011, **65**(9): 2606 – 2620.
- [37] WHITEHEAD M R. *The Evolutionary Biology of Pollination: Studies in a Genus of Australian Sexually Deceptive Orchids* [D]. Canberra: Australian National University, 2012.
- [38] PEAKALL R, WHITEHEAD M R. Floral odour chemistry defines species boundaries and underpins strong reproductive isolation in sexually deceptive orchids [J]. *Ann Bot*, 2014, **113**(2): 341 – 355.
- [39] 程瑾, 刘世勇, 何荣, 等. 兔耳兰食源性欺骗传粉的研究[J]. 生物多样性, 2007, **15**(6): 608 – 617.
CHENG Jin, LIU Shiyong, HE Rong, *et al.* Food-deceptive pollination in *Cymbidium lancifolium* (Orchidaceae) in Cuangxi, China [J]. *Biodiv Sci*, 2007, **15**(6): 608 – 617.
- [40] 程瑾. 同域分布 2 种兰科植物的传粉生物学及其防止同株异花授粉机制[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2009.
CHENG Jin. *Pollination Biology of Two Sympatric Species (Orchidaceae) and Their Mechanisms Avoiding Geitonogamy* [D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences. Institute of Botany, 2009.
- [41] 李鹏. 四川黄龙杓兰属植物的传粉生物学[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2006.
LI Peng. *Pollination Biology of Cypripedium (Orchidaceae) in Huanglong, Sichuan* [D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences. Institute of Botany, 2006.
- [42] WATERMAN R J, BIDARTONDO M I, STOFBERG J, *et al.* The effects of above-and belowground mutualisms on orchid speciation and coexistence [J]. *Am Nat*, 2011, **177**(2): 54 – 68.
- [43] PAUW A. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae) [J]. *Am J Bot*, 2006, **93**(6): 917 – 926.
- [44] SUN Haiqin, HUANG Baoqiang, YU Xiaohong, *et al.* Reproductive isolation and pollination success of rewarding *Galearis diantha* and non-rewarding *Ponerorchis chusua* (Orchidaceae) [J]. *Ann Bot*, 2011, **107**(1): 39 – 47.
- [45] CORTIS P N, VEREECKEN N J, SCHIESTL F P, *et al.* Pollinator convergence and the nature of species' boundaries in sympatric *Sardinian ophrys* (Orchidaceae) [J]. *Ann Bot*, 2009, **104**(3): 497 – 506.
- [46] JOHNSON S D, EDWARDS T J. The structure and function of orchid pollinaria [J]. *Plant Syst Evol*, 2000, **222**(1/4): 243 – 269.
- [47] DARWIN C. *The Various Contrivances by Which Orchids are Fertilized by Insects* [M]. 2nd Ed. London: John Murray, 1877.
- [48] NILSSON L A. The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae) [J]. *Botaniska Notiser*, 1980, **133**(3): 367 – 385.
- [49] FRITZ A L. Deceit pollination of *Orchis spitzelii* (Orchidaceae) on the island of Gotland in the Baltic: a suboptimal system [J]. *Nordic J Bot*, 1990, **9**(6): 577 – 587.
- [50] JOHNSON S D, NILSSON L A. Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids [J]. *Ecology*, 1999, **80**(8): 2607 – 2619.
- [51] GILL D E. Fruiting failure, pollinator inefficiency, and speciation in orchids [M]//OTTE D, ENDLER J A. *Speciation and Its Consequences*. Philadelphia: Academy of Natural Sciences Publications, 1989: 458 – 481.
- [52] BATEMAN R M, HOLLINGSWORTH P M, PRESTON J, *et al.* Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (Orchidaceae) [J]. *Bot J Linn Soc*, 2003, **142**(1): 1 – 40.
- [53] CHARLESWORTH A D, CHARLESWORTH B. Inbreeding depression and its evolutionary consequences [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1987, **18**(4): 237 – 268.
- [54] PEAKALL R, BOWER C C, LOGAN A E, *et al.* Confirmation of the hybrid origin of *Chiloglottis* × *pescottiana* (Orchidaceae: Diurideae) (I) genetic and morphometric evidence [J]. *Aust J Bot*, 1997, **45**(5): 839 – 855.
- [55] COZZOLINO S, SCHIESTL F P, MÜLLER A, *et al.* Evidence for pollinator sharing in Mediterranean nectar-mimic orchids: absence of pre-mating barriers? [J]. *Proc R Soc B Biol Sci*, 2005, **272**(1569): 1271 – 1278.

- [56] COZZOLINO S, SCOPECE G. Specificity in pollination and consequences for postmating reproductive isolation in deceptive Mediterranean orchids [J]. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*, 2008, **363**(1506): 3037 – 3046.
- [57] PINHEIRO F, COZZOLINO S. *Epidendrum* (Orchidaceae) as a model system for ecological and evolutionary studies in the Neotropics [J]. *Taxon*, 2013, **62**(1): 77 – 88.
- [58] PINHEIRO F, CARDOSO-GUSTAVSON P, SUZUKI R M, *et al.* Strong postzygotic isolation prevents introgression between two hybridizing Neotropical orchids, *Epidendrum denticulatum* and *E. fulgens* [J]. *Evol Ecol*, 2015, **29**(2): 1 – 20.
- [59] SCOPECE G, CROCE A, LEXER C, *et al.* Components of reproductive isolation between *Orchis mascula* and *Orchis pauciflora* [J]. *Evolution*, 2013, **67**(7): 2083 – 2093.
- [60] COZZOLINO S, D'EMERICO S, WIDMER A. Evidence for reproductive isolate selection in Mediterranean orchids: karyotype differences compensate for the lack of pollinator specificity [J]. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 2004, **271**(1548): 259 – 262.
- [61] SCOPECE G, MUSACCHIO A, WIDMER A, *et al.* Patterns of reproductive isolation in Mediterranean deceptive orchids [J]. *Evolution*, 2007, **61**(11): 2623 – 2642.
- [62] SCOPECE G, WIDMER A, COZZOLINO S. Evolution of postzygotic reproductive isolation in a guild of deceptive orchids [J]. *Am Nat*, 2008, **171**(3): 315 – 326.
- [63] 李庆良, 马晓开, 程瑾, 等. 花颜色和花气味的量化研究方法[J]. 生物多样性, 2012, **20**(3): 308 – 316.
LI Qingliang, MA Xiaokai, CHENG Jin, *et al.* Quantitative studies of floral color and floral scent [J]. *Biodiv Sci*, 2012, **20**(3): 308 – 316.
- [64] LOWRY D B, MODLISZEWSKI J L, WRIGHT M T, *et al.* The strength and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants [J]. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*, 2008, **363**(1506): 3009 – 3021.
- [65] PRICE T D, BOUVIER M M. The evolution of F₁ postzygotic incompatibilities in birds [J]. *Evolution*, 2002, **56**(10): 2083 – 2089.
- [66] DIXON K W, CRIBB P J, KELL S P, *et al.* *Orchid Conservation* [M]. Kota Kinabalu: Natural History Publications, 2003.
- [67] PHILLIPS R D, BARRETT M D, DIXON K W, *et al.* Do mycorrhizal symbioses cause rarity in orchids? [J]. *J Ecol*, 2011, **99**(3): 858 – 869.
- [68] BIDARTONDO M I, READ D J. Fungal specificity bottlenecks during orchid germination and development [J]. *Mol Ecol*, 2008, **17**(16): 3707 – 3716.
- [69] SMITH S E, READ D J. *Mycorrhizal Symbiosis* [M]. 3rd Ed. London: Academic Press, 2008.
- [70] 李鹏, 罗毅波. 中国特有兰科植物褐花杓兰的繁殖生物学特征及其与西藏杓兰的生殖隔离研究[J]. 生物多样性, 2009, **17**(4): 406 – 413.
LI Peng, LUO Yibo. Reproductive biology of an endemic orchid *Cypripedium smithii* in China and reproductive isolation between *C. smithii* and *C. tibeticum* [J]. *Biodiv Sci*, 2009, **17**(4): 406 – 413.
- [71] PINHEIRO F, de BARROS F, PALMA-SILVA C, *et al.* Hybridization and introgression across different ploidy levels in the Neotropical orchids *Epidendrum fulgens* and *E. puniceoluteum* (Orchidaceae) [J]. *Mol Ecol*, 2010, **19**(18): 3981 – 3994.
- [72] SCHIESTL F P. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids [J]. *Naturwissenschaften*, 2005, **92**(6): 255 – 264.
- [73] 王利明. 大花蕙兰杂交育种研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
WANG Liming. *Studies on Cross Breeding of Cymbidium Hybridum* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2007.