

文章编号: 1674-7054(2017)03-0313-05

# 海南特有兰科植物华石斛的繁殖分配规律

戚山江 孟千万 宋希强 张哲 胡翔宇 于旭东

(海南大学 热带农林学院 海口 570228)

**摘要:** 华石斛为兰科石斛属多年生附生植物,在自然条件下结实率低,种子萌发条件苛刻。除了有性生殖,华石斛也可以克隆繁殖。笔者在海南省霸王岭设置5条样带,对样带内的华石斛进行种群监测,通过研究不同株龄华石斛个体的繁殖分配规律来为附生兰科植物的保育提供科学依据。结果表明,在华石斛整个生活史阶段,个体具备至少4根假鳞茎才能开始有性生殖,且对有性繁殖的投入逐年增大。华石斛的克隆生长则没有个体大小限制。根据繁殖器官生物量与植株总生物量的比例来看,随着华石斛个体株龄的增长,投入给繁殖活动的资源比例始终维持在27%左右,并且克隆繁殖始终占据2种繁殖方式的优势地位。

**关键词:** 华石斛; 年龄等级; 克隆生长; 繁殖分配

中图分类号: S 682.31

文献标志码: A

DOI: 10.15886/j.cnki.rdsxb.2017.03.010

植物的繁殖分配是植物生活史中重要的组成部分,而在繁殖活动中资源的分配方式和规律很大程度上反映了植物的生活史特征<sup>[1]</sup>。传统的繁殖分配研究是从土壤种子库和果实的大小开始的,即从繁殖输出结果来测量或预测繁殖分配方式和规律。此类研究忽略了植物种群本身的结构和生理机制对于生殖分配的调节作用,也忽略了生境环境对于其生活史的影响。克隆植物的生活史策略要比非克隆植物更复杂,繁殖分配规律更难了解<sup>[2]</sup>。假如只是单独计算其有性繁殖输出,而忽略克隆生长产生的新分株,就会错误估计其生活史策略。生存保障是植物无性繁殖进化的动力,通常兰科植物的繁殖以有性繁殖为主,克隆生长只起到辅助作用或者是一种保障<sup>[3]</sup>。长瓣杓兰(*Cypripedium lentiginosum*)将营养生长累积的资源投入到有性生殖中去的同时兼顾了无性生殖的进行,这种有效的生殖策略使种群得以维持稳定发展<sup>[4]</sup>。紫纹兜兰(*paphiopedilum purpuratum*)自身具有很强的无性繁殖和有性繁殖能力,不会因自身的生物学原因而濒临灭绝<sup>[5]</sup>。然而对野生无距虾脊兰(*Calanthe tsoongiana*)的研究发现无性生殖作为一种生殖补偿机制,完全是为了有性生殖,其克隆生长可以最大限度实现有性繁殖的成效,保持了其种群的繁衍能力<sup>[6]</sup>。疣花三角兰(*Trias verrucosa*)甚至通过缩短开花时间和不结实来避免植株的能量在不利环境的无效消耗,即可将有限的能量用于其较为有效的无性繁殖,增加了在不可预测环境中繁衍的机会<sup>[3]</sup>。然而,兰科植物研究者很少利用干物质质量的比值来探讨克隆生长和有性生殖之间的权重问题,周育真研究台湾独蒜兰在不同龄级植株上的生殖分配时发现台湾独蒜兰植株个体进行无性繁殖比有性繁殖容易,有性繁殖的条件相对苛刻而且需要更多的营养物质储备<sup>[7]</sup>。相比于地生兰,附生兰由于附着在树干或者树枝上等资源贫瘠的微环境中,使其生长缓慢,再加上操作上的不便,从而阻碍了对附生兰科植物繁殖分配的深入研究。华石斛(*Dendrobium sinense*)为兰科石斛属多年生附生植物,是海南特有种,自然分布于海拔千米以上的海南中西部山区<sup>[8]</sup>,也是一种传统的黎药<sup>[9]</sup>。华石斛同时存在2种繁殖方式:即有性生殖与克隆生长<sup>[10]</sup>。笔者通过野外种群的实地观察,结合生物量比较等方法分析2种繁殖方式间的关系,旨

收稿日期: 2017-04-10

修回日期: 2017-05-05

基金项目: 国家农业公益性行业科研专项(201303117); 海南省科技成果示范推广项目(SQ2014CGSF0022, CGSF2011003); 2017年海南省重点研发计划项目(ZDYF2017042)

作者简介: 戚山江(1990-),男,海南大学热带农林学院2014级硕士研究生, E-mail: 546476041@qq.com

通信作者: 于旭东(1973-),男,博士,硕士生导师,研究方向: 植物资源与利用, E-mail: doeast@163.com

在研究 2 种繁殖方式在华石斛生活史中出现的时期、繁殖表现、繁殖分配比例和繁殖方式在生态学功能上的差异。

## 1 材料与方 法

1.1 研究区域自然概况 研究样地位于海南霸王岭国家级自然保护区东五地区 植被类型为热带山地常绿林和热带山顶矮林<sup>[8]</sup> 附生植物丰富,海拔范围在 1 150 ~ 1 350 m。7 月份气温最高 达 35 ~ 36 °C, 1 月份最低 达 1.33 °C, 年平均气温为 17 ~ 18 °C。各月份平均相对湿度达 90% 以上, 年平均湿度为 91% ~ 98%。

1.2 测定方法 2011 年 9 月在海南省国家森林自然保护区霸王岭东五地区设置 5 条 5 m × 50 m 的样带,记录样带的地理位置和海拔高度。华石斛每丛为 1 个个体,借助 3 m 人字梯的帮助对样带内附生有华石斛的宿主树上的每丛华石斛进行挂牌标记。从 2011 - 2016 年开始每年的 9 月份统计每株华石斛的假鳞茎数量、有叶假鳞茎数量、最长假鳞茎长度和开花数量,并在当年 10 月底统计华石斛的结实数。研究期间样带内华石斛新生、死亡(掉落、枯亡)个体情况也记录在内。并从 2015 年开始到 2016 年选取 5 个样带内的部分华石斛个体详细测量其每根假鳞茎的长度,用于计算其 1 年间由于克隆繁殖而增加的长度。

1.3 龄级指数及其等级划分 参照武华周<sup>[10]</sup>的方法并加以改进,根据华石斛生长规律和繁殖特性建立龄级大小指标。其中 龄级指数(size index) = 假鳞茎数量 + 最长假鳞茎长度 / 10。为了方便计算,笔者按龄级指数把华石斛个体分为 8 个等级(表 1)。

表 1 华石斛个体的年龄等级划分

Tab. 1 Different age class of *Dendrobium sinense* individuals

年龄等级 Age class	1	2	3	4	5	6	7	8
龄级指数 Size index	0 ~ 5	5 ~ 10	10 ~ 15	15 ~ 20	20 ~ 25	25 ~ 30	30 ~ 35	> 35

1.4 取样方法及生物量测定 参照郑伟的方法<sup>[11]</sup>,通过营养繁殖器官(新生分株)和有性生殖器官(花、果)干物质的质量对比,来确定华石斛个体 1 年间所同化的资源用于无性与有性生殖的比例,以及在不同株龄的华石斛个体间的差异。为了避免大量取样给野生华石斛带来的损害,笔者从样带外选取大小各异的 8 株华石斛,测量每株华石斛所有绿色假鳞茎的长度(分为无叶假鳞茎、有叶假鳞茎、新生假鳞茎),然后分开称量每部分假鳞茎的鲜质量,并在 85 °C 条件下烘 72 h,然后用 1/10 000 电子天平测量干质量。在盛花期和果实成熟期随机选取 5 花和 5 果,相同条件下烘干称质量。借助线性回归方程计算出华石斛各器官形态数据与其生物量的关系,并通过以下公式比较华石斛的繁殖比例和繁殖分配:

$$\text{繁殖比例} = Y1 / Y2;$$

$$\text{繁殖分配} = (Y1 + Y2) / Z = (Y1 + Y2) / (Y1 + Y2 + Y3 + Y4);$$

式中,Z: 总生物量; Y1: 有性繁殖器官生物量; Y2: 营养繁殖器官生物量; Y3: 有叶分株生物量; Y4: 无叶分株生物量; M: 年均开花数量; N: 年均结果数量; X2: 新生分株长度年增长量; X3: 有叶分株长度总和; X4: 无叶分株长度总和。

1.5 数据分析 采用 spss21.0 和 Excel 2013 进行数据分析和图表制作。

## 2 结果与分析

2.1 各器官形态数据与生物量的线性关系 运用回归线性方程,计算各器官的形态指标与其生物量的关系,新生分株单位长度积累的生物量最多,无叶分株最少(图 1)。其中无叶分株和有叶分株各 8 组数据,而新生分株数量有限,只有 3 组数据。

$$Y1 = 0.053 * M + 0.184 * N;$$

$$Y2 = 0.0027 * X2 - 0.1071 \quad (R^2 = 0.994);$$

$$Y3 = 0.0014 * X3 + 0.1468 \quad (R^2 = 0.965);$$

$$Y4 = 0.0012 * X4 + 0.0217 \quad (R^2 = 0.965);$$

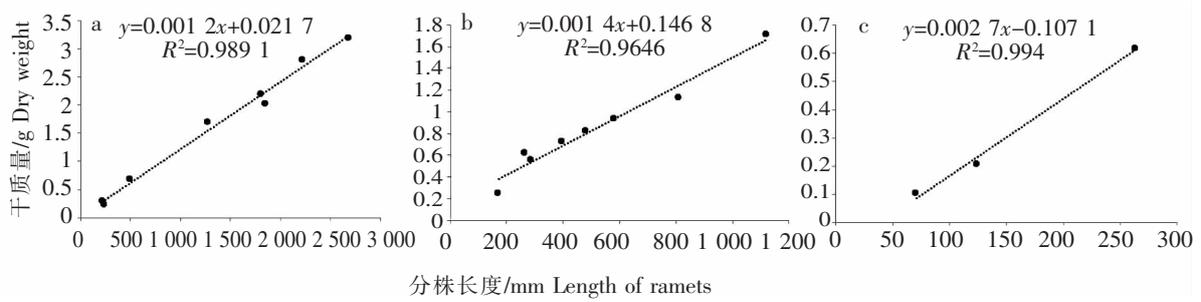


图 1 华石斛分株长度与生物量的线性关系  
a. 无叶分株; b. 有叶分株; c. 新生分株

Fig.1 Linear correlation between the length of ramets and biomass  
a. No leaf ramets; b. leafy ramets; c. New ramets

2.2 有性生殖的干物质积累 分析华石斛东 5 种群在 2011 - 2015 年连续 5 年里统计得到的开花结实数据, 得到每个年龄等级的华石斛植株的开花和结果数量。华石斛需要达到一定阈值(4 根假鳞茎) 才能开始有性繁殖, 随着华石斛株龄的增长, 其开花和结实数量随之增加(图 2), 但总体来看, 华石斛的有性生殖能力不高。

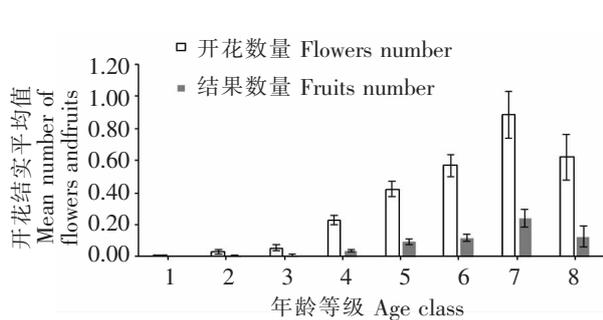


图 2 华石斛不同龄级个体间开花结实数量均值±标准误  
Fig.2 Number of flowering and pods varied with different age-class individuals of *D. sinense* Data are Means±SE

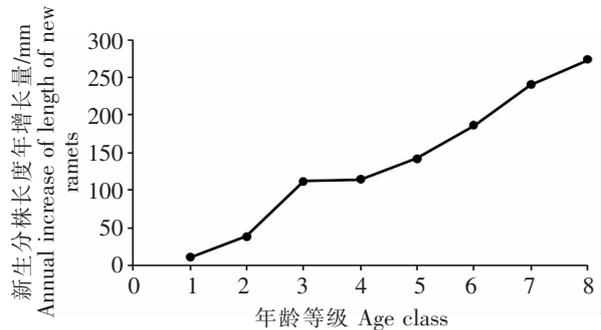


图 3 不同年龄等级下的华石斛个体新生分株长度年变化量  
Fig.3 Annual variation of length of newborn ramets under different age-class of *Dendrobium sinense* individuals

2.3 克隆生长的干物质积累 通过比较霸王岭东五地区 5 条样带内随机选择的 96 株华石斛, 在 2015 - 2016 年 1 年内其新生分株(假鳞茎) 长度的变化量, 发现新生假鳞茎长度的年增长量随着华石斛株龄的增长而增加(图 3)。

2.4 华石斛个体总干物质量 华石斛的植株分为 4 部分: 无叶假鳞茎、有叶假鳞茎、新生假鳞茎、有性器官(花、果)。总生物量( $W$ ) = 无叶分株生物量( $Y_4$ ) + 有叶分株生物量( $Y_3$ ) + 营养繁殖器官生物量( $Y_2$ ) + 有性繁殖器官生物量( $Y_1$ )。根据 2011 - 2015 年间样带内标记华石斛个体的生长数据, 按上述公式计算得到不同株龄的华石斛个体的总生物量呈上升趋势(图 4)。

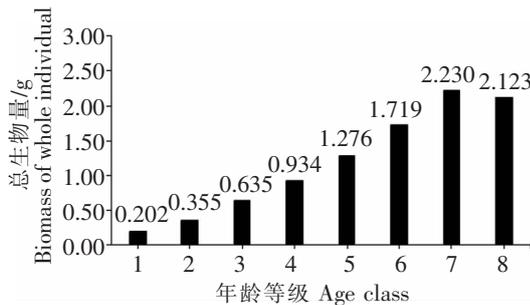


图 4 不同年龄等级下的华石斛个体生物量  
Fig.4 Biomass of whole individual under different age-class of *Dendrobium sinense* individuals

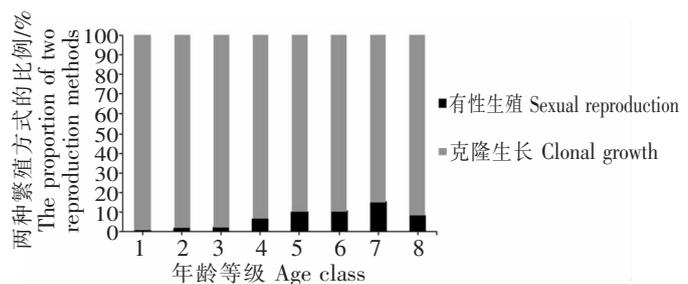


图 5 不同年龄等级下的华石斛个体 2 种繁殖方式的比较  
Fig.5 Comparison between two reproductive methods under different age-class of *Dendrobium sinense* individuals

2.4 华石斛的繁殖分配与2种繁殖方式的比例 2种繁殖方式中,有性生殖需要达到个体大小的一定阈值才能进行,而克隆生长伴随华石斛个体整个生命周期,且克隆生长为有性生殖提供物质能量准备和更多的繁殖位点。比较各龄级的华石斛个体有性繁殖器官(花+果)和营养繁殖器官(新生分株)的生物量,克隆繁殖始终占据2种繁殖方式的优势地位(图5)。以繁殖器官的生物量占个体总生物量的比值作为华石斛的繁殖分配,发现华石斛的繁殖分配保持着相对稳定的状态(0.27),并没有因年龄的增长而变化(图6)。

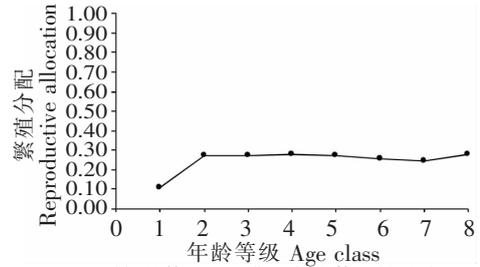


图6 不同年龄等级下的华石斛个体的繁殖分配  
Fig. 6 Reproductive allocation under different age-class of *Dendrobium sinense* individuals

### 3 讨论

大多数克隆植物能够同时进行克隆生长与有性繁殖,种子和克隆繁殖体都被认为是后代<sup>[12]</sup>,单独计算其有性繁殖输出(开花、结实)而忽视无性繁殖分蘖出的新分株,会影响对生活史策略的正确推测。本研究结果表明,假如单独考虑有性繁殖的话,华石斛的繁殖分配呈现上升的趋势,但如果把克隆繁殖考虑进去,则华石斛的繁殖分配处于稳定的状态。植物有性繁殖开始的时间和繁殖分配的特征与植物个体大小存在着密切的联系<sup>[13-14]</sup>。对于多年生植物来说,由于有性繁殖消耗的资源 and 能量更多,所以植物个体大小必须达到某一个阈值后才能开始开花和结实<sup>[15]</sup>,且对有性繁殖的投入随着植物大小的改变而变化<sup>[16]</sup>,克隆生长没有阈值一说。研究结果表明,在华石斛的克隆生长开始于其生活史的初期,早于有性生殖。克隆植物的克隆生长与有性繁殖间的平衡在不同物种间的变化很大,并且2种繁殖方式间可能存在着权衡关系<sup>[17]</sup>。这种关系除了受遗传基因控制以外<sup>[18]</sup>也与其环境密切相关,比如海拔高度<sup>[19]</sup>、水位<sup>[20]</sup>等。华石斛作为高山附生石斛的1种,与其他兰花一样种子内缺少提供营养的胚乳,致使其萌发的成功率不高。同时,华石斛的花期(10月份前后)正好赶上海南岛的台风频发期<sup>[10]</sup>,传粉者限制造成了华石斛极低的结实率<sup>[21]</sup>。华石斛的有性繁殖容易受到外界的干扰,因而进化出另一种繁殖方式:克隆繁殖。克隆繁殖的优势就是分株与母株相连,物质能量在间隔子之间相互传输保障了幼苗的存活率,同时可以延长华石斛个体的寿命和维持种群稳定。但是克隆生长的下代离母体太近,容易造成分株竞争及传染性病害<sup>[22]</sup>。因此,华石斛个体并没有放弃有性繁殖的机制,让其在2种繁殖方式中占有较少资源份额,等到环境条件适合时依靠有性繁殖开拓新的栖息地。

研究结果表明,年龄等级为8级的华石斛个体其生物量反而低于7级的个体,这有可能跟种群内的竞争有关,即克隆植物可能通过克隆整合作用缓解分株间竞争,并通过“密度制约机制”控制生长点的活动,有效调节分株密度<sup>[23]</sup>。Pitelka认为许多克隆植物种群通过控制生长点的活动来避免自疏,这种控制确保种群有较高的密度来有效利用空间又能减少分株间的互相作用。另外,年龄等级为7级的华石斛个体其开花结实率出现了一个峰值,这可能与基株的生长轴数量有关,已发现华石斛的克隆分枝强度随着年龄的增长而增大,生长轴数量的增加也自然增加了开花和结实的机会,繁殖与生长间的权衡关系也是下一步研究的方向。

笔者通过在繁殖器官的形态指标和干物质质量之间建立线性关系来计算繁殖分配,虽然降低了对野生华石斛的破坏,但也会存在误差。同时,考虑到华石斛的根扎到附生宿主内部而放弃对其根的测量,故在计算华石斛植株总干质量时存在一定偏差。此外,本实验涉及的数据只涉及到霸王岭东五地区,因此,数据可能不全面,但仍可以揭示华石斛繁殖分配的部分规律,为濒危附生兰科植物的保育提供科学依据。

### 参考文献:

- [1] Bostock S J, R A Bsenton. The reproductive strategies of five perennial Composite [J]. *Journal of Ecology*, 1979, 67: 91 - 107.
- [2] Gregory P Cheplick. Life history trade-offs in *Amphibromus Scabrialvis* (Poaceae): Allocation to clonal growth, storage, and cleistogamous reproduction [J]. *American Journal of Botany*, 1995, 82: 621 - 629.
- [3] 刘仲健, 陈利君, 雷嗣鹏, 等. 疣花三角兰 (*Trias verrucosa*) 的生殖策略 [J]. *生态学报*, 2007, 27(11): 4460 - 4468.

- [4] 刘仲健, 陈利君, 饶文辉, 等. 长瓣杓兰(*Cypripedium lentiginosum*) 种群数量动态与生殖行为的相关性[J]. 生态学报, 2008, 28(1): 0111-0121.
- [5] 刘仲健, 张建勇, 茹正忠, 等. 兰科紫纹兜兰的保育生物学研究[J]. 生物多样性, 2004, 12(5): 509-516.
- [6] 连静静. 无距虾脊兰生殖生物学研究[D]. 北京: 北京林业科学研究院, 2013.
- [7] 周育真. 台湾独蒜兰(*pleione formosana*) 传粉与生殖策略研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2013.
- [8] 宋希强. 海南石斛属野生植物种质资源及华石斛保育生物学研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2005.
- [9] 寸德志. 海南黎药兰科植物的资源调查与无菌播种[D]. 海口: 海南大学, 2014.
- [10] 武华周. 华石斛种群生态学研究[D]. 海口: 海南大学, 2013.
- [11] 郑伟. 放牧、施肥和光照对两种克隆植物繁殖分配的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2004.
- [12] Pan J J, Price J S. Fitness and evolution in clonal plant: the impact of clonal growth[J]. *Evolutionary Ecology* 2002, 15: 583-600.
- [13] 刘左军, 杜国祯, 陈家宽. 不同生境下黄帚囊吾个体大小依赖的繁殖分配[J]. 植物生态学报, 2000, 26(1): 44-50.
- [14] Hartnett D C. Size-dependent allocation to sexual and vegetative reproduction in four clonal composites[J]. *Oecologia*, 1999, 84: 254-259.
- [15] Kleunen M V, Ficher M, Schmid B. Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant[J]. *OIKOS* 2001, 94: 515-524.
- [16] Schmid B, Bazzaz F A. Size dependency of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants[J]. *Canadian Journal of botany*, 1995, 73: 1831-1837.
- [17] Cook R E. Growth and development in clonal plant population[M]. New Haven: Yale University Press, 1985: 259-296.
- [18] Bostock S J. Variation in reproductive allocation in *Tussilago farfara* [J]. *Oikos*, 1980, 34: 359-363.
- [19] 刘尊驰, 刘华峰, 赵丹, 等. 紫翅猪毛菜、钠猪毛菜不同个体大小繁殖分配差异及随海拔的变化[J]. 生态学报, 2015, (18): 5957-5965.
- [20] 李亚芳. 洞庭湖湿地克隆植物繁殖分配对水位的响应[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2015.
- [21] Nilsson L A. Orchid pollination biology[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1992, 7: 255-259.
- [22] 张玉芬, 张大勇. 克隆植物的无性与有性繁殖对策[J]. 植物生态学报, 2006, 30(1): 174-183.
- [23] 董鸣. 克隆植物生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2011.

## Reproductive Allocation of *Dendrobium sinense* an Endemic Orchid Species to Hainan Island

QI Shanjiang, MENG Qiangwan, SONG Xiqian, ZHANG Zhe, HU Xiangyu, YU Xudong

(Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China)

**Abstract:** *Dendrobium sinense* is a perennial epiphytic orchid, which belongs to the genus of *Dendrobium* and the family of Orchidaceae. Under nature conditions, *D. sinense* has a low seed setting rate and the environmental requirements for seed germination is very stringent. Besides sexual propagation, asexual ways like clonal propagation is also found in *D. sinense*. In this study, five transects were set up in Bawang Ridge of Hainan Province to monitor the dynamic change of *D. sinense* population and study the reproductive allocation rules of *D. sinense* plants at different age, in order to supply scientific evidence for the conservation of epiphytic orchids. The results showed that during the whole life history of *D. sinense*, individuals with at least four pseudobulbs could have sexual reproduction, and the investment paid into sexual reproduction increased year by year. Whereas, the clonal propagation of *D. sinense* was not limited by individual size. According to the ratio of reproductive organ biomass to total biomass, the proportion of resources devoted to reproductive activities was maintained at about 27% through the whole life history. Clonal reproduction was found always being the dominant ones between the two reproduction methods.

**Keywords:** *Dendrobium sinense*; age class; clonal growth; reproduction allocation.

## 专家简介 | Brief |



朱国鹏，男，1971年6月生，湖北黄冈人，硕士，研究员。现任海南大学热带农林学院副院长，中国热带作物学会热带园艺专业委员会副主任，海南省园艺学会常务理事，海南省热带作物学会理事。海南省“515人才工程”第三层次入选人才。1993年毕业于华中农业大学园艺系，获农学硕士学位，2003年毕业于华南农业大学植物营养系，获农学硕士学位。多年来从事热带园艺作物栽培、植物营养学等教学与科研工作。目前主要以热带地区蔬菜、甘薯等为研究对象，在种质资源收集、评价与利用，新品种选育及高产栽培技术等方面开展研究工作。曾先后主持包括国家级、省部级等各类科研项目等十多项，以第一作者或通讯作者发表论文30多篇，申请专利2项，合作出版专著2部，曾获海南省科技进步二等奖2项，海南省科技成果转化二等奖1项，海南省教学成果二等奖1项。



于旭东，男，汉族，1973年4月生，博士，副教授，硕士生导师。分别于1998，2006年，本科、硕士毕业于华南热带农业大学，2009年获得海南大学理学博士学位。曾先后担任海南大学政治辅导员、党总支委员、综合办主任、党总支书记和管委会主任等职，现任海南大学热带农林学院副院长；兼任中国花卉协会蕨类植物分会第五届理事会常务理事、中国农业科学协会会员、《世界中西医结合》杂志社编委、中华中医药学会中青年科技创新专家委员会委员、海南省林木品种审定委员会经济林专业审定组专家委员，儋州市“百名专家连百村”活动专家组成员；入选2016、2017儋州“优秀人才”。主持参与国家、省部级课题9项，主持校级课题4项，获国家专利5项，发表学术论文30余篇。长期研究马槟榔、肾茶、巢蕨属植物、兰科植物等，其中“石斛属植物在海南栽培适应性及其保育研究”获海南省第四届高校优秀科研成果“一等奖”。组建农业综合体项目规划团队，为田园综合体、共享农庄、美丽乡村、一镇一业、一村一品建设做出积极贡献。推广胡新文教授研发的胡氏1号海南山柚1万多亩；研发推广的海南肾茶成为儋州知名品牌；倡导建设世界地瓜博览园、光村沙虫主题公园得到市委市政府高度重视；在植保无人机、太阳能抽水、红心橙推广、气体刺激割胶、电动割胶等新技术推广应用方面成效显著。