植物学通报 2002，19（1）：87～91
Chinese Bulletin of Botany

独花兰野生种群研究——开花与营养体状态的关系①

熊治廷 吴 剑 李 奕
（武汉大学环境科学系 武汉 430072）
葛 颂
（中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093）
赵子恩
（中国科学院武汉植物研究所 武汉 430074）
桂先群 程增林 黄遵义
（安徽省天堂寨自然保护区 金寨 237343）

摘要 对安徽省天堂寨自然保护区独花兰野生种群的花果期节律和营养体状态研究表明，开花植株占观察样本的37.5%，个体是否开花与假鳞茎数目、地下茎总体积和叶面积呈极显著相关关系。绝大多数开花个体具有3个假鳞茎且其总体积通常达8 cm^3，叶面积达33 cm^2。个体较大的植株开花持续期较长。花葶在花果期具有不同的生长时相：开花期中止生长，幼果期呈逻辑斯谛型生长。面对日益增长的人类采掘风险，独花兰开花与大型植株的关联可能是其生活史中影响种群生存的脆弱点之一。

关键词 独花兰，开花，营养体状态，发育节律

Relationship between Flowering and Vegetative Status of *Changnienia amoena* Chien：A Field Population Study

XIONG Zhi-Ting WU Jian LI Yi
（*Department of Environmental Science*, *Wuhan University*, Wuhan 430072）
GE Song
（*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany*, *Institute of Botany*, *The Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093）
ZHAO Zi-En
（*Wuhan Institute of Botany*, *The Chinese Academy of Sciences*, Wuhan 430074）
GUI Xian-Qun CHENG Zeng-Lin HUANG Zun-Yi
（*Tiantangzhai Nature Reserve of Anhui*, Jinzhai 237343）

Abstract The vegetative status and the flowering and fruiting developmental rhythm of *Changnienia amoena* were investigated in Tiantangzhai population of Anhui province during the flowering and fruiting period. It did not flower until the plant has developed three pseudo-bulbs with a total volume of more than 8 cm^3 per shoot, and the leaves had a total area of more than 33 cm^2. Larger plants displayed a longer flowering duration. Scapes showed different growth phases during the flowering and fruiting period: discontinuing growth during flowering, and showing a logistic type of growth during young fruit development. The close correlation of flowering with large plants might be a vul-

① 国家自然科学基金重大项目（39893360-2-07）和国家"973"项目（G2000046805）资助。
作者简介：熊治廷，男，武汉大学环境科学系教授，博士生导师。1983年获武汉大学理学硕士，1993年获中国科学院植物研究所理学博士学位。主持和参加多项国家攻关、国家自然科学基金项目。在国内外核心期刊发表论文60余篇，出版著作1部。获多项成果奖、论文奖和荣誉奖。现从事环境生物学研究。
收稿日期：2001-01-08 接受日期：2001-03-12 责任编辑：刘 晖

nerable point in the life cycle of *Changnienia amoena* while facing increasing exploitation by human beings, which could threaten the survival of the species.

Key words *Changnienia amoena*, Flowering, Vegetative status, Developmental rhythm

独花兰(*Changnienia amoena* Chien)为多年生草本植物。植株仅一叶一花,具假鳞茎状地下茎。它是中国特有单型属种,产亚热带地区的江苏、浙江、安徽、江西、湖北、湖南和四川(傅立国,1992)。由于其植株具有药用价值,自然结实率低(王年鹤等,1994)及其生境受到各种人为活动的胁迫(如林木过度采伐),该物种的自然分布区近年来日渐缩小,已沦为稀有种,被列为国家二级保护植物(傅立国,1992)。

现代物种的灭绝一方面与人为胁迫有关,另一方面也取决于与其本身生物学特性相关的脆弱性(熊治廷,2000)。据王年鹤等(1994)的研究,致使独花兰稀少濒危的主要原因之一是其花器构造特殊和传粉昆虫缺乏而不能正常传粉受精与结实。物种本身的脆弱性可能存在于其生活史的任何一个阶段。其中,花的发育和开花对物种生存的意义不亚于传粉受精与结实。对于多年生植物,其生殖生长常常是以若干年的营养生长为基础的。植株营养生长状况对花的发育和开花具有直接影响(潘瑞炽和董愚得,1995)。因此,环境条件可以通过影响营养体而影响有性生殖,进而影响物种的生存。

迄今,对独花兰生活史中生殖生长与营养生长关系的研究近于空白。本文的目的在于通过对野生种群的实地研究,阐明独花兰开花与其营养体(生长)状态的关系。研究结果对揭示与营养体脆弱性有关的种群衰退具有重要意义。

1 材料和方法

本项研究选择安徽省天堂寨自然保护区内独花兰野生种群进行连续(2000 年 3 月 25 日至 5 月 14 日)定株观测和群体统计。标本鉴定按《中国高等植物图鉴》(1994)。共选定 4 个样地,每样地各随机选择 10 株进行定株观测。样地海拔 910 ~ 980 m。每隔一日量取各植株的叶长、叶宽、花葶高、唇瓣长、唇瓣宽、果实长、果实直径,记录叶色、花色、叶片凋萎日期、始花日期、谢花日期。观测期结束时(5 月 13 日),小心拨开地下茎处少量泥土,计数假鳞茎数目并用游标卡尺量取假鳞茎长度和直径。测量完毕,以泥土原样覆盖。

独花兰叶片形似椭圆,假鳞茎则近似椭圆旋转体。故叶面积和假鳞茎体积分别以下式计算:$S = \pi ab$ 和 $V = 4/3\pi a^2 b$(a、b 分别表示椭圆的长、短轴半径)。

用列联系数 C(Singel,1956)对开花(是、否)与叶面积、叶色、假鳞茎数目和假鳞茎体积间的相关性进行非参数统计分析,并以 χ^2 法进行显著性检验。为此,将叶片分为小叶($S \leqslant 33\ cm^2$)和大叶 ($S > 33\ cm^2$)。同样,将单株假鳞茎总体积分为小($V \leqslant 8\ cm^3$)和大($V > 8\ cm^3$)两种状态。当植株有三个假鳞茎时,最上一个的体积(V_1)最大,第二个(V_2)次之,第三个则呈萎缩坏死状。故以下式估算第三个假鳞茎的体积:$V_3 = 2V_2 - V_1$(设三者的大小由上至下呈线性递减趋势)。此外,用 Pearson 相关系数度量并检验开花持续期及若干形态性状间的相关性。

2 实验结果

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t21-008

2.1 形态特征观察

叶片大小自 3 月 25 日观测时起未见继续增加。此时统计叶片大小(平均值 ± 标准差)为：长 7.9 ± 2.3 cm(范围 2.8 ~ 12.9 cm)，宽 5.1 ± 1.9 cm (范围 1.4 ~ 9.2 cm)，面积 34.7 ± 20.7 cm^2(范围 3.4 ~ 93.2 cm^2)，叶片上表面有绿或紫二色。枯萎前约 10 d 开始，紫色渐变红色，绿色则变红或变黄。

5 月 13 日观测，地下茎顶端通常长一苗，具假鳞茎 1 个、2 个或 3 个，分别占观察样本的 17.5%，40.0%和 32.5%。假鳞茎大小：自上而下第一个，长 2.3 ± 0.5 cm(范围 0.8 ~ 2.9 cm)，直径 1.2 ± 0.2 cm (范围 0.8 ~ 1.9 cm)；第二个长 2.2 ± 0.4 cm(范围 1.8 ~ 2.9 cm)，直径 1.1 ± 0.1 cm(范围 0.7 ~ 1.3 cm)；第三个无例外地呈萎缩坏死状。地下茎总体积 7.3 ± 3.7 cm^3(范围 0.3 ~ 13.2 cm^3)。另外，观察到两例由 3 个或 5 个(各 1 例)假鳞茎串连成 U 字形排列的地下茎。U 字形的两臂各有 1 个或 2 个假鳞茎，两臂顶端各长出一苗，底部由第三个或第五个假鳞茎(呈萎缩坏死状)连接。此种情形占观察样本的 10%。

抽葶开花植株占观察样本的 37.5%。花期花葶(除花蕾)高 5.2 ± 1.4 cm (范围 2.8 ~ 7.0 cm)。果期花葶高达 18 cm 以上。

单花一般一夜之间完全开放。花瓣淡红色，某些个体可为白色，缀有紫红色斑点。唇瓣中裂片长 1.2 ± 0.2 cm，宽 1.8 ± 0.2 cm。5 月 14 日观测幼果长 22.7 mm，直径 5.3 mm (两株平均值)。

2.2　开花与营养体特征的相关性

列联表分析及 χ^2 显著性检验(取 $P < 0.001$)结果表明，叶面积大小，假鳞茎数目及总体积与开花均有极显著关联(表 1)。开花植株绝大多数具有 3 个(两苗共一地下茎时为 5 个)假鳞茎，同时具有较大的地下茎总体积和叶面积。叶色与开花的关联程度较低，开花植株可为绿色叶或紫色叶。

Pearson 相关系数计算及其显著性检验结果表明，开花持续期与叶宽和叶面积有极显著相关($P < 0.001$)，与其他性状相关不显著或显著性较低(表 2)。表征植株大小的叶长、叶宽、叶面积、唇瓣中裂片长和宽彼此极显著正相关($P < 0.001$)，一方面反映独花兰的物种特征，另一方面表明其生长状态正常。假鳞茎体积与叶长、叶宽和叶面积高度正相关，但与其他性状相关不显著。花葶高度与其他性状无一显著相关。

表 1　安徽天堂寨独花兰种群开花(是、否)与若干主要营养体性状相关性的列联表分析

Table 1　Correlation between flowering and main vegetative characters of *Changnienia amoena* in Tiantangzhai population from Anhui based on contingency table analysis

营养体性状 Vegetative character	性状状态 Character state	列联表 Contingency table	χ^2	C	*P*
Leaf area	1(S≤33 cm^2) 2(S > 33 cm^2)	2 × 2	29.3333	0.6504	< 0.001
Leaf color	1(green) 2(dark red)	2 × 2	4.9524	0.3319	< 0.05
Pseudo-bulb volume	1(V≤8 cm^3) 2(V > 8 cm^3)	2 × 2	19.9563	0.5919	< 0.001
Pseudo-bulb number	1(1 pseudo-bulb) 2(2 pseudo-bulb) 3(3 pseudo-bulb)	2 × 3	40.0000	0.7071	< 0.001

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/cbb-t21-008

表 2 安徽天堂寨独花兰种群开花持续期及若干形态性状之间的 Pearson 相关系数

Table 2 Pearson's correlation coefficients between flowering duration and several morphological characters of *Changnienia amoena* in Tiantangzhai population from Anhui

Character	FD	LL	LW	LA	PV	SH	LAL	LAW
FD	1	0.711**	0.897***	0.841***	−0.261	0.299	0.667**	0.648**
LL		1	0.912***	0.943***	0.672***	0.137	0.861***	0.922***
LW			1	0.968***	0.682***	0.273	0.826***	0.839***
LA				1	0.620***	0.001	0.861***	0.909***
PV					1	0.432	−0.264	−0.286
SH						1	0.264	0.174
LAL							1	0.826***
LAW								1

FD：开花持续期；LL：叶长；LW：叶宽；LA：叶面积；PV：假鳞茎体积；SH：花葶高；LAL：唇瓣中裂片长；LAW：唇瓣中裂片宽. *** ：$P<0.001$，** ：$P<0.01$

FD：Flowering duration；LL：Leaf length；LW：Leaf width；LA：Leaf area；PV：Pseudo- bulb volume；SH：Scape height；LAL：Labellum length；LAW：Labellum width

表 3 安徽天堂寨独花兰种群花果期各主要器官发育节律(2000 年)

Table 3 Developmental rhythm of main organs of *Changnienia amoena* in Tiantangzhai population from Anhui during the flowering and fruiting period (2000)

日期 Date		开花未座果(13 株) Flowering without fruit-set (13 plants)				开花且座果(2 株) Flowering with fruit-set (2 plants)			
		Leaf length (cm)	Scape height (cm)	Labellum length (cm)	Fruit dia./length (cm)	leaf Length (cm)	Scape height (cm)	Labellum length (cm)	Fruit dia./length (cm)
Mar.	25	9.9	4.2	–	–	8.5	5.6	–	–
	27	10.0	4.7	–	–	8.5	5.7	–	–
	29	10.0	4.9	–	–	8.5	5.8	–	–
	31	10.0	5.0	FI	–	8.5	5.9	–	–
Apr.	2	10.0	5.0	FI	–	8.5	6.0	FI	–
	4	10.0	5.1	FI	–	8.5	6.0	FI	–
	6	10.0	5.1	FI	–	8.5	6.0	1.1	–
	8	10.0	5.1	1.2	–	8.5	6.0	1.1	–
	20	10.0	5.1	1.2	–	8.5	6.0	1.1	–
	22	10.0	5.1	W	–	8.5	6.0	1.1	–
	24	10.0	5.0	W	–	8.5	6.3	W	0.32/1.51
	26	10.0	W	W	–	8.5	6.9	–	0.33/1.60
	28	10.0	W	W	–	8.5	7.6	–	0.36/1.67
	30	9.9	W	W	–	8.4	9.5	–	0.39/1.76
May	2	W	W	–	–	W	11.0	–	0.43/1.81
	4	W	W	–	–	W	13.0	–	0.45/1.89
	6	W	–	–	–	–	15.0	–	0.48/1.97
	8	W	–	–	–	–	16.2	–	0.48/2.10
	10	W	–	–	–	–	17.2	–	0.49/2.18
	12	–	–	–	–	–	18.1	–	0.52/2.25
	14	–	–	–	–	–	18.2	–	0.53/2.26

The data from Apr. 10 th to 18 th were omitted because they were not different from those of Apr. 8 th and 20 th. FI：Flowering initiation；W：wither.

2.3 花果期各主要器官发育节律的关系

花期从 3 月底至 4 月底历时约 1 月(表 3)。叶片和花葶分别在始花期前约 1 星期和始花期停止生长。叶片、花葶和花的生长时间序列为：叶片早于花葶早于花。若植株只开花不座果，则三者凋萎时间序列与其生长时间序列恰恰相反，即花早于花葶早于叶片。若座果，仍为花早于叶片，但花葶恢复生长。在所观测期间，花葶生长表现出三个时相。4 月 2 日前缓慢生长；4 月 2 日至 4 月 22 日中止生长；4 月 22 日至 5 月 14 日(座果后)呈逻

辑斯谛生长模式。座果后，幼果一直快速生长。这些结果清楚地表明开花对营养生长的依赖性。

3　讨论

迄今，野外独花兰营养生长是一年还是多年完成尚无直接观察报道。在个体发育中，营养生长通常显示出植株个体大小的增加，直至生殖生长阶段。幼年个体通常较小，性成熟个体则较大。本文结果表明，独花兰叶片大小（叶长、叶宽和叶面积）能够表征植株个体大小（表 2），从而可能反映植株所处的发育阶段。在所研究的种群样本中，不同植株的叶片大小变化很大。这种变化显然未受测量时间的影响，因为测量时叶片已停止生长（表 3）。这种变化也未受到环境因素的明显影响；因为一方面是随机取样，另一方面即使在环境条件相同的小范围内（如植株相距极近），也出现大小相差悬殊的植株。另外，叶片大小与地下茎体积（表 2）和假鳞茎数目（$\chi^2 = 28.223$，$P < 0.001$）高度正相关。植株显然必须经历多个生长季才能贮存较多营养物质于地下茎，并形成多个假鳞茎。因此，在一个生长季节中植株停止生长后，不同大小的植株应是种群中不同年龄的个体，未开花者仍处于营养生长阶段。

独花兰叶片大小至少在两方面与其开花特性有密切关系。一方面，只有叶片足够大（通常面积 > 33 cm^2），植株才可能开花（表 1）。其原因可能有二。一是叶片大者表示年龄较大，达到了有性生殖阶段；二是其光合作用产物较多，足以供应开花、座果及结实所需。另一方面，叶片越大，开花持续期越长（表 2）。这也可能与较大叶片能生产较多光合产物，支持较长开花持续期有关。这显然有利于增加传粉受精的机会。因此，较大的植株（既标志性成熟，又反映光合效率）有利于有性生殖。

地下茎是独花兰植物体另一重要营养器官。通常当每苗具有 3 个或两苗共有 5 个假鳞茎时，植株始开花。这种特性也可能有两方面的原因。一是足够多假鳞茎是植株达到有性生殖阶段的标志（见上述）；二是较多假鳞茎能储存较多营养物质，可供有性生殖之用。凡抽葶开花植株的地下茎最下一个假鳞茎在花谢后均呈萎缩坏死状，这很可能是由于所储存的营养物已为开花过程所用。因此，地下茎的发育对独花兰有性生殖具有重要作用。另外，两苗共有同一地下茎的发现有力地证明地下茎具有无性繁殖作用。

然而，独花兰地下茎在繁殖上的重要性可能恰恰与其在现代人类胁迫条件下生存的脆弱性有关。其地下茎是一种药材资源（傅立国，1992）。其体积越大和假鳞茎数越多，则越有采掘价值；而且因为个体较大，被采掘者发现的可能性也越大。因此，独花兰的采掘风险会随着地下茎的增大而增加。采掘风险的增加则相应地使成功繁殖的机会下降。如果有性生殖提早到个体较小和只有一个假鳞茎的阶段，成功完成其有性生殖的可能性将增加，因为在该阶段植株的采掘风险较低。由此可见，独花兰在长期进化过程中形成的开花与较大营养体的关联在现代人类胁迫条件下已变成影响其生存的脆弱点之一。

在开花座果期，花葶相继表现出中止生长和逻辑斯谛生长模式（表 3），可能有两方面的适应意义。第一，在开花期花葶中止生长有利于资源配置于花器生长和开花过程。这种现象同时也意味着在一定范围内花葶高度可能并不对其传粉受精作用有关键影响。第

（下转 86 页）

得发黑,如含氧化铁较多,就显出红色 如含铜元素较多,就会有绿色或蓝色 ;含钙多时,颜色发黄等。所以见到化石木,往往表明这里曾经有过火山活动。早白垩世之前,浙东普遍存在火山,遍布于新昌地区的火山岩、凝灰岩等便是最好的证据。

由于新昌化石木数量多,外形各种各样,石质和颜色差别也很大,在本地区又有悠久的观赏历史,深得人们喜爱。在未作科学研究之前,因其外形独特,竟被认为是‘ 金钱松,落叶松,水杉,云杉,红杉等 7 大品种 ”, 实际上,在早白垩世时,金钱松、落叶松、水杉、云杉、红杉等现代松柏类均未出现。但其数量和特点明显,引起人们重视,已被上海大世界吉尼斯总部于 2001 年 3 月审核通过,颁发了‘ 大世界吉尼斯之最 ’证书。作者对这些木化石作了科学研究,本文即起到了一种澄清事实和提高认识的作用。

致 谢 本项研究得到新昌风景旅游管理局的全面资助 ;在野外实地考察中,新昌县规划建筑设计院的俞仲辉,旅游管理局的吕士君,叶忠贤,新昌矿业管理局的王孝雄等同志都给予极大的支持和帮助,参加和协助野外测制地层剖面及采集标本 ;新昌县远胜机械配件厂蔡苏成厂长赠送部分化石标本,特在此一并致谢。

参 考 文 献

郑少林, 2000. 对近年来有关 Dadoxylon 及 Araucaioxylon 系统分类与命名问题的评述. 植物学通报,**17** (专辑):53 ~ 60
周金城,张海进,俞云文,1994. 浙江新昌早白垩世复合岩流中的岩浆混合作用. 岩石学报,**10**(3):236 ~ 248
周□,姜笑梅,1994. 中国裸子植物材的木材解剖学及超微结构. 北京:中国林业出版社,44
周志炎,曹正尧,1977. 中国东部白垩纪 8 种新的松柏类化石及其分类位置和演化关系. 古生物学报,**16**(2):165 ~ 184
周志炎,曹正尧,1979. 华南白垩纪几种松柏类化石及其地层意义。见:华南中,新生代红层——广东南雄“华南白垩纪——早第三纪红层现场会议"论文选集. 北京:科学出版社, 218 ~ 222
浙江省地质矿产局,1989. 浙江省区域地质志. 北京:地质出版社,527 ~ 532
斯行健,李星学编,1963. 中国植物化石,第二册,中国中生代植物. 北京:科学出版社,320 ~ 321
段淑英,2000. 中国东北辽宁省西部几种中生代化石木. 植物学报,**42** (2):207 ~ 213
段淑英,彭光照,1998. 四川自贡化石木研究. 植物学报,**40**(7):675 ~ 679
段淑英,1986. 北京硅化木林. 植物学报,**28**(3):331 ~ 335
段淑英,陈 晔,耿国仓,1977. 西藏拉萨早白垩世的植物化石. 植物学报,**19** (2):114 ~ 119
曹正尧,1989. 浙江下白垩统几种裸子植物化石及其表皮构造研究. 古生物学报,**28** (4):435 ~ 446
曹正尧,1991. 浙江东部馆头组一些坚叶杉新种. 古生物学报,**30**(5):593 ~ 600
Seward A C, 1904. Catologue of the Mesozoic plants in the British Museum. The Jurassic Flora II, British Museum Nat Hist, London
Shimakura M, 1936. Studies on fossil woods from Japan and adjacent lands. *Contr* 1, *Sci Rep Tohoku Imp Univ Sec Ser* (Geol), **18**: 276 ~ 288

(上接 91 页)

二,花葶高度有利于果实生长发育甚至种子传播。花谢后一个星期,叶片相继枯萎(表 3)。果实及种子生长发育所需的有机物可能有两个来源,一是花葶及果皮表层细胞叶绿体的光合产物,二是地下茎的贮存物。很显然,座果后花葶高度增加意味着植株光合作用面积增加和光合产物增加,从而为果实及种子生长发育提供更多有机物。

参 考 文 献

中国科学院植物研究所,1994. 中国高等植物图鉴. 北京:科学出版社,680
王年鹤,吕晔,程增林,1994. 独花兰的生物学特性观察和繁殖研究初报. 植物学通报,**11**(增刊):53 ~ 55
傅立国,1992. 中国植物红皮书——稀有濒危植物(第一册). 北京:科学出版社,490 ~ 491
熊治廷,2000. 环境生物学. 武汉:武汉大学出版社,459 ~ 478
潘瑞炽,董愚得,1995. 植物生理学. 北京:高等教育出版社,261
Siegel, S, 1956. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. New York: McGraw-Hill Book Company, 229