王艾岚,郝秀东,欧阳绪红,等.16种兰科植物的花粉形态特征研究[J].山西农业大学学报(自然科学版),2025,45(6):31-42.
Wang A L, Hao X D, Ouyang X H,et al.Comparative analysis of pollen morphological characteristics in 16 selected Orchidaceae species[J].Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition), 2025,45(6):31-42.
doi: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.202505050

16种兰科植物的花粉形态特征研究

王艾岚[1,2],郝秀东[1,2,3*],欧阳绪红[1,2*],薛美玲[1,2],劳月英[1,2],秦琳娟[1,2],韦嘉胜[1,2],陆雅娴[1,2]

(1.南宁师范大学 北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室,广西 南宁 530001;
2.南宁师范大学 广西地表过程与智能模拟重点实验室,广西 南宁 530001;
3.中国科学院 南京地质古生物研究所 古生物学与油气地层应用全国重点实验室,江苏 南京 210008)

摘　要:[目的]探讨不同兰科植物花粉形态特征,为兰科的分类、鉴定及植物演化提供依据。[方法]利用扫描电子显微镜对16种兰科植物花粉形态进行观察分析并进行主成分分析和聚类分析。[结果]16种兰科植物花粉结构含单粒花粉、四合花粉和花粉块;花粉形状含菱形、四角形、椭球形、三棱锥形、梨形、五边形及其它不规则形状,四合体类型多偏菱形、四角形和椭球形;花粉外壁表面纹饰分别为疣状、蠕虫状、皱波状、微网状、穴状和网状6种类型;未见明显萌发孔;在坛花兰、火焰兰和线柱兰的花粉表面可见明显粘结物,多数种类表面未发现明显粘结物。[结论]不同种、属间花粉形态、大小及外壁纹饰特征差异较大,具丰富的多样性,结合花粉形态总体特征来看,兰科在植物演化水平中属于较进化的植物类群。

关键词:兰科; 花粉形态; 外壁纹饰; 扫描电子显微镜
中图分类号:Q944;Q949　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1671-8151(2025)06-0031-12

Comparative analysis of pollen morphological characteristics in 16 species of Orchids

Wang Ailan[1,2], Hao Xiudong[1,2,3*], Ouyang Xuhong[1,2*], Xue Meiling[1,2], Lao Yueying[1,2], Qin Linjuan[1,2], Wei Jiasheng[1,2], Lu Yaxian[1,2]

(*1.Key Laboratory of Environment Change and Resources Use in Beibu Gulf, Ministry of Education, Nanning Normal University, Nanning 530001, China; 2.Guangxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Intelligent Simulation, Nanning Normal University, Nanning 530001, China; 3.National Key Laboratory of Palaeobiology and Petroleum Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China*)

Abstract:[Objective]The purposes of this study was to investigate the pollen morphological characteristics of different orchids to provide a basis for the classification, identification, and plant evolution of the Orchidaceae.[Methods]The pollen morphology of 16 Orchidaceae species was observed and analyzed using scanning electron microscopy (SEM), followed by principal component analysis (PCA) and cluster analysis.[Results]The pollen structures of the 16 Orchidaceae species included monads, tetrads, and pollinia. Pollen shapes were rhomboidal, tetragonal, ellipsoidal, triangular pyramidal, pear-shaped, pentagonal, and other irregular shapes; tetrad types were mostly rhomboidal, tetragonal, and ellipsoidal. The exine surface ornamentation could be categorized into six types: wart-like, worm-like, wrinkled, micro-reticulated, foveolate, and reticulate. No distinct apertures were observed. Obvious adhesive substances were visible on the pollen surfaces of *Acanthephippium sylhetense*, *Renanthera coccinea*, and *Zeuxine strateumatica*, while no significant sticky substances were found on the surface of

收稿日期:2025-05-27　　**修回日期**:2025-07-04
基金项目:广西自然科学基金(2023GXNSFBA026263,2025GXNSFBAA069308);国家自然科学基金项目(42001076;42542053);中国科学院南京地质古生物研究所古生物学与油气地层应用全国重点实验室项目(223109)
作者简介:王艾岚(ORCID:0009-0003-9625-6958),硕士研究生,研究方向:第四纪孢粉学研究
*通信作者:郝秀东,博士,副研究员,E-mail:xiudonghao@126.com; 欧阳绪红,博士,副研究员,E-mail:oy_xh@163.com

most species. [Conclusion] There were significant differences in pollen morphology, size, and exine ornamentation among different species and genera, showing rich diversity. Considering the overall characteristics of pollen morphology, the Orchidaceae belongs to a relatively advanced plant group in terms of plant evolution.

Keywords: Orchidaceae, Pollen morphology, Exine sculpture, Scanning electron microscopy(SEM)

兰科(Orchidaceae)作为被子植物中的大科之一,含800余属30 000余种,广泛分布于除两极外的各陆地生态系统,分布范围从高山苔原到热带雨林,尤以热带雨林和亚热带山地为分布中心[1-3]。我国作为兰科植物多样性热点区域,已知198属1725种[4],主要集中于云南、广西、四川等西南地区及台湾省[5-6]。兰科植物作为被子植物早期进化的最大原始类群之一,其植物形态结构和生活习性变异多样,花部结构高度特化[7-8],具有极高的观赏、药用和科研价值。然而,受全球气候变化、生境破碎化及过度采挖等因素影响,兰科植物野生种群数量锐减,约90%的物种被列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES),是植物保护中的旗舰类群[9-11]。

花粉形态作为植物分类与系统发育研究的重要依据,具有显著的遗传保守性和种间特异性[12-14]。其大小、类型及外壁纹饰等特征在属、种水平上差异显著,尤其在兰科这类高度特化的类群中表现尤为突出[15-18]。已有研究表明兰科花粉形态特征在不同类群中具有显著变化[19-21],如杓兰亚科(Subfam. Cypripedioideae)的成熟花粉以粘状的单粒花粉形式存在,其表面纹饰多呈光滑状[22-23],鸟巢兰族(Trib. Neottieae)花粉类型含单粒或四合花粉,其表面纹饰多以粗网状形式存在[24],手参属(*Gymnadenia*)和兜被兰属(*Neottianthe*)花粉以花粉小块形式存在,成熟时则以花粉小块聚集为花粉块,其表面纹饰多样,多呈穿孔状、沟渠状以及网状[25-26]。

目前,兰科植物的研究主要集中在新物种记录、杂交育种及菌根研究等方面[27-29],其花粉形态的研究多集中于专科专属,而更多属种的花粉形态数据仍显不足,限制了其在分类学与保护生物学以及物种鉴定工作中的应用。近年来,扫描电子显微镜(SEM)技术因高分辨率、景深大等优势,被广泛用于样品超微结构观察研究。其可清晰呈现外壁纹饰细节(如网眼密度、刺状突起排列),甚至揭示花粉块黏附机制的微观特征[30-32]。例如,对杓兰属(*Cypripedium*)的研究表明,其花粉表面条纹状雕纹与传粉甲虫体表结构的匹配性可能为协同进化产物[33];虾脊兰属(*Calanthe*)花粉块的黏弹性特征则被证实与蜂类传粉效率直接相关[34]。这些发现凸显了花粉形态研究在阐释兰科适应性进化中的重要性。

本研究选取16种兰科植物,通过高分辨率的扫描电镜观察花粉形态的差异,并基于花粉特征进行聚类分析,旨在补充兰科花粉形态学基础数据和探讨花粉特征与系统进化的关联性,研究结果可为兰科植物分类修订、物种鉴定提供理论依据,同时为野生资源的科学保护与利用提供科学支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为16种兰科植物花粉,均从自然盛开的新鲜花朵上采集,材料分别取自广西大瑶山国家级自然保护区、广西大明山国家级自然保护区、广西弄岗国家级自然保护区、中国科学院西双版纳热带植物园和南宁师范大学。试验材料相关信息与花形态分别见表1,图1。

表1 16种兰科植物信息

Table 1 Materials of 16 orchids species

序号 No.	属名 Genus	种名 Species	花期 Bloom time	国内分布 Domestic distribution	标本来源 Origins	生境 Habitat
1	竹叶兰属 *Arundina*	竹叶兰 *Arundina graminifolia*	9—11月	湖南、广东、广西、四川、贵州等	中国科学院西双版纳热带植物园	生于海拔400～2800米的草坡、溪谷旁、灌丛下或林中
2	苞舌兰属 *Spathoglottis*	紫花苞舌兰 *Spathoglottis plicata*	7—10月	台湾	中国科学院西双版纳热带植物园	常见于山坡草丛中

续表

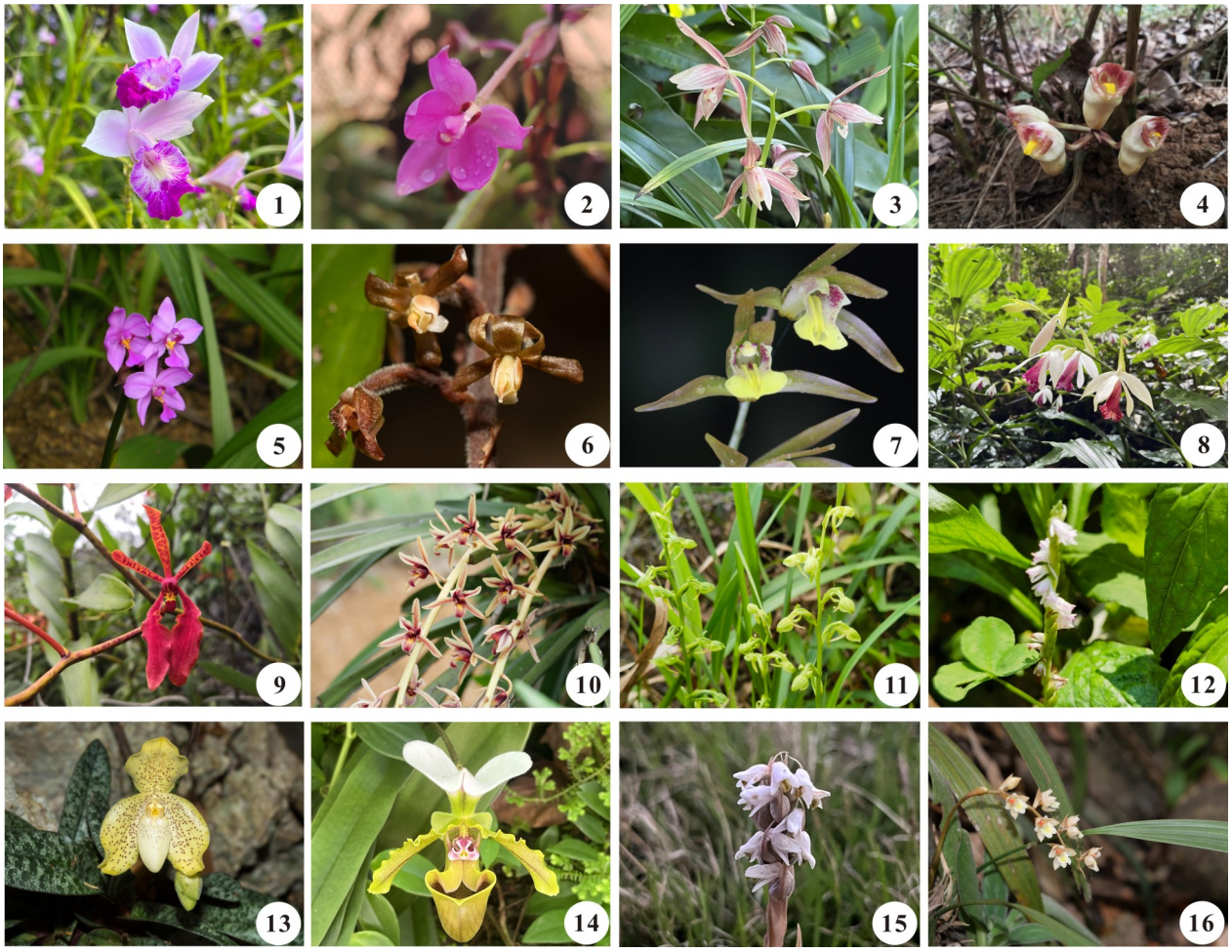
序号 No.	属名 Genus	种名 Species	花期 Bloom time	国内分布 Domestic distribution	标本来源 Origins	生境 Habitat
3	兰属 *Cymbidium*	寒兰 *Cymbidium kanran*	8－12月	广东、广西、四川、贵州和云南等	中国科学院西双版纳热带植物园	生于海拔400～2400米的林下、溪谷旁或稍荫蔽、湿润、多石的土壤上
4	坛花兰属 *Acanthephippium*	坛花兰 *Acanthephippium sylhetense*	4－7月	台湾和云南	广西弄岗国家级自然保护区	生于海拔540～800米的密林下或沟谷林下阴湿处
5	白及属 *Bletilla*	白及 *Bletilla striata*	4－5月	湖南、广东、广西、四川和贵州等	广西弄岗国家级自然保护区	生于海拔100～3200米的常绿阔叶林下、栋树林或针叶林下、路边草丛或岩石缝中
6	足宝兰属 *Salacistis*	红花足宝兰 *Salacistis rubicunda*	7－8月	广西、云南和台湾	广西弄岗国家级自然保护区	生于海拔300～1500米的林下阴湿处
7	带唇兰属 *Tainia*	带唇兰 *Tainia dunnii*	3－4月	福建、广东、广西、四川和贵州等	广西大瑶山国家级自然保护区	生于海拔580～1900米的常绿阔叶林下或山间溪边
8	鹤顶兰属 *Phaius*	中越鹤顶兰 *Phaius tonkinensis*	10月	广西和云南	广西弄岗国家级自然保护区	生于岩溶石山谷及林下阴湿处
9	火焰兰属 *Renanthera*	火焰兰 *Renanthera coccinea*	4－6月	海南和广西	广西弄岗国家级自然保护区	常攀援于沟边林缘、疏林中树干上和岩石上
10	兰属 *Cymbidium*	纹瓣兰 *Cymbidium aloifolium*	4－5月	广东、广西、贵州和云南	广西弄岗国家级自然保护区	生于海拔100～1100米的疏林中或灌木丛中树上或溪谷旁岩壁上
11	舌唇兰属 *Platanthera*	大明山舌唇兰 *Platanthera damingshanica*	5月	浙江、福建、湖南、广东和广西	广西大明山国家级自然保护区	生于山坡密林下或沟谷阴湿处
12	绶草属 *Spiranthes*	绶草 *Spiranthes sinensi*	7－8月	全国各省区均有分布	广西大明山国家级自然保护区	生于海拔200～3400米的山坡林下、灌丛下、草地或河滩沼泽草甸中
13	兜兰属 *Paphiopedilum*	同色兜兰 *Paphiopedilum concolor*	6－8月	广西、贵州和云南	广西弄岗国家级自然保护区	生于海拔300～1400米的石灰岩地区多腐殖质土壤上或岩壁缝隙或积土处
14	兜兰属 *Paphiopedilum*	白旗兜兰 *Paphiopedilum spicerianum*	10月至翌年1月	云南	中国科学院西双版纳热带植物园	生于海拔920米的河谷边较为荫湿的石崖覆土上
15	线柱兰属 *Zeuxine*	线柱兰 *Zeuxine strateumatica*	春天至夏天	海南、广东、广西、四川和云南等	南宁师范大学	生于海拔1000米以下的沟边或河边的潮湿草地
16	石仙桃属 *Pholidota*	单叶石仙桃 *Pholidota leveilleana*	5月	广西和贵州	广西弄岗国家级自然保护区	生于海拔500～900米的疏林下或稍荫蔽的岩石上

1.2　试验方法

花粉制样:选择盛花期中的兰科植株,在25 ℃下自然晾干。使用镊子将干燥的花粉均匀抖落到贴有导电胶的样品台上,用离子溅射仪对样品进行喷金镀膜[35]。

显微观察:运用扫描电子显微镜(Hitachi Flex SEM1000 Ⅱ)对喷金镀膜后的花粉样品进行扫描和观察:(1)选取典型的花粉粒或花粉块进行显微拍照;(2)测量花粉的极轴与赤道轴;(3)观察花粉是否具有萌发孔,花粉的形状以及表面纹饰特征等,拍照、观察并逐一记录花粉的形态特征。扫描电子显微镜观察在南宁师范大学北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室进行。

数据处理:花粉相关形态特征数据处理、主成



1:竹叶兰;2:紫花苞舌兰;3:寒兰;4:坛花兰;5:白及;6:红花足宝兰;7:带唇兰;8:中越鹤顶兰;9:火焰兰;10:纹瓣兰;11:大明山舌唇兰;12:绶草;13:同色兜兰;14:白旗兜兰;15:线柱兰;16:单叶石仙桃

1:*Arundina graminifolia*;2:*Spathoglottis plicata*;3:*Cymbidium kanran* ;4:*Acanthephippium sylhetense*;5:*Bletilla striata*;6:*Salacistis rubicunda*;7:*Tainia dunnii*;8:*Phaius tonkinensis*;9:*Renanthera coccinea*;10:*Cymbidium aloifolium*;11:*Platanthera damingshanica*;12:*Spiranthes sinensi*;13:*Paphiopedilum concolor*;14:*Paphiopedilum spicerianum*;15:*Zeuxine strateumatica*;16:*Pholidota leveilleana*

图1 16种兰科植物的花形态

Fig.1 Floral morphology of 16 orchid species

分分析及聚类分析使用Excel 2016和SPSS 26进行。

花粉形态描述主要参考《中国珍稀濒危植物孢粉图鉴》[16]、《中国热带亚热带被子植物花粉形态》[17]、《中国植物花粉形态》[18]等花粉鉴定书籍。

2 结果与分析

2.1 花粉形态特征

16种兰科植物花粉形态特征如表2、图2所示。

竹叶兰(*Arundina graminifolia*)花粉块呈四合体形式,花粉形状主要为菱形或椭球形,单粒花粉大小为9.0~17.0 μm,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为33.9 μm,短轴平均宽度为22.6 μm,P/E值为1.50。花粉外壁为穴状纹饰,穴眼较小,形状不规则,大小不均匀,分布较稀疏,花粉表面具有明显凹陷(图2:1A-1B)。

紫花苞舌兰(*Spathoglottis plicata*)花粉块呈四合体形式,花粉形状多为菱形或椭球形,边缘部分不规则,轮廓线不平整,单粒花粉大小为9.7~16.2 μm,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为35.4 μm,短轴平均宽度为24.7 μm,P/E值为1.43。花粉外壁呈穴网状结构。花粉粒间通过胶状粘结物连接成花粉团块,形成易附着于传粉者体表的结构(图2:2A-2B)。

寒兰(*Cymbidium kanran*)花粉块呈四合体形

式,花粉形状主要为菱形或四角形,单粒花粉形状不规则,大小为11.7～21.1 μm,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为40.8 μm,短轴平均宽度为29.4 μm,P/E值为1.39。花粉外壁纹饰为疣状或微弱颗粒状,整体纹饰较为模糊,无规则,网脊明显突出,轮廓线不平整,花粉粒连接处间隙较大,具有明显凹陷(图2:3A-3B)。

坛花兰(*Acanthephippium sylhetense*)花粉块呈四合体形式,花粉形状多为菱形或四角形,有时为其它不规则形状,单粒花粉形状不规则,大小为13.8～23.6 μm,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为51.3 μm,短轴平均宽度为30.0 μm,P/E值为1.71。花粉外壁为穴状纹饰,穴眼形状不规则,大小不均匀,花粉表面具有明显凹陷,伴有网脊间断(图2:4A-4B)。

白及(*Bletilla striata*)花粉块呈四合体形式,花粉形状多为椭圆形或四角形,单粒花粉大小为11.2～21.1 μm,多呈近球形或四角形,未见萌发孔。花粉长轴平均长度为39.5 μm,短轴平均宽度为30.7 μm,P/E值为1.29。花粉外壁呈蠕虫状纹饰,表面具脊状结构,整体来看,表面凹凸不平,有轻微的褶皱,花粉粒排列紧密但不粘连(图2:5A-5B)。

红花足宝兰(*Salacistis rubicunda*)花粉块呈三棱锥形或其它不规则形状,一端大,一端小,底面为近三角形,单粒花粉块形状不规则,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为44.9 μm,短轴平均宽度为32.6 μm,P/E值为1.38。花粉外壁呈网状纹饰,网眼的大小和形状均不规则(图2:6A-6B)。

带唇兰(*Tainia dunnii*)花粉块呈四合体形式,花粉形状多呈菱形或四角形,有时为其它不规则形状,边缘可能有轻微的波状或褶皱,单粒花粉大小为10.2～15.5 μm,形状不规则,未见萌发孔。花粉长轴平均长度为30.9 μm,短轴平均宽度为25.6 μm,P/E值为1.21。外壁呈微网状纹饰,表面具脊状结构,凹凸不平(图2:7A-7B)。

中越鹤顶兰(*Phaius tonkinensis*)花粉块呈四合体形式,花粉形状多呈现不规则形状或菱形,单粒花粉大小为15.2～30.0 μm,形状不规则,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为49.5 μm,短轴平均宽度约为34.8 μm,P/E值为1.42。花粉外壁呈穴状纹饰,表面具脊状结构(图2:8A-8B)。

火焰兰(*Renanthera coccinea*)花粉块呈四合体形式,花粉形状不规则,多呈现为菱形或四角形,单粒花粉形状不规则,大小为11.2～19.5 μm,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为59.3 μm,短轴平均宽度为36.4 μm,P/E值为1.63。花粉外壁为穴状纹饰,小穴稀疏排列,表面具有明显凹陷,网脊较粗,花粉块轮廓不平整(图2:9A-9B)。

纹瓣兰(*Cymbidium aloifolium*)花粉块呈四合体形式,花粉形状多为椭球形或梨形,单粒花粉形状不规则,大小为11.8～16.2 μm,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为39.9 μm,短轴平均宽度为22.5 μm,P/E值为1.77。花粉外壁为疣状或模糊的颗粒状纹饰,疣状不规则,较杂乱,疣与疣之间还分布较多数量的深穴,整体纹饰较为模糊,无规则。花粉轮廓不平整,伴随着条带状脊线以及具有明显凹陷(图2:10A-10B)。

大明山舌唇兰(*Platanthera damingshanica*)花粉块多为三棱锥形,一端大,一端小,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为155.5 μm,短轴平均宽度为80.3 μm,P/E值为1.94。花粉外壁为邹波状纹饰,外壁较薄,常下陷,形成不规则的槽状褶皱(图2:11A-11B)。

绶草(*Spiranthes sinensi*)花粉块呈四合体形式,花粉形状主要为椭球型,单粒花粉大小为9.6～21.0 μm,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为42.7 μm,短轴平均宽度为29.0 μm,P/E值为1.47。花粉外壁为明显而清晰的网状纹饰,网眼较大,形状不规则,大小不均匀(图2:12A-12B)。

同色兜兰(*Paphiopedilum concolor*)花粉易散,不成块,呈散粒或单粒花粉。单粒花粉多为椭球形,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为23.1 μm,短轴平均宽度为15.4 μm,P/E值为1.50。花粉表面具有条带状的沟槽,扫描电镜下可以观察到花粉外壁为邹波状纹饰(图2:13A-13B)。

白旗兜兰(*Paphiopedilum spicerianum*)花粉易散,不成块,呈散粒或单粒花粉。单粒花粉多为椭球形,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为22.6 μm,短轴平均宽度为18.2 μm,P/E值为1.24。花粉表面纹饰模糊,扫描电镜下可以观察到花粉外壁具邹波状纹饰(图2:14A-14B)。

线柱兰(*Zeuxine strateumatica*)花粉块多为三棱锥形,由多个不规则单粒花粉组合而成,一端大,一端小,未见萌发孔。花粉块长轴平均长度为

169.7 μm,短轴平均宽度为120.6 μm,P/E值为1.41。扫描电镜下花粉表面为清晰的网状纹饰(图2:15A-15B)。

单叶石仙桃(*Pholidota leveilleana*)花粉块呈四合体形式,花粉形状主要为不规则多边形,未见萌发孔。单粒花粉大小为15.2~25.0 μm,花粉块长轴平均长度为50.6 μm,短轴平均宽度为33.2 μm,P/E值为1.52。扫描电镜下花粉外壁为微网状纹饰,网眼呈穴状,穴眼形状不规则,分布不均匀(图2:16A-16B)。

表2 16种兰科植物花粉形态特征

Table 2 Morphological characteristics of 16 orchid pollen

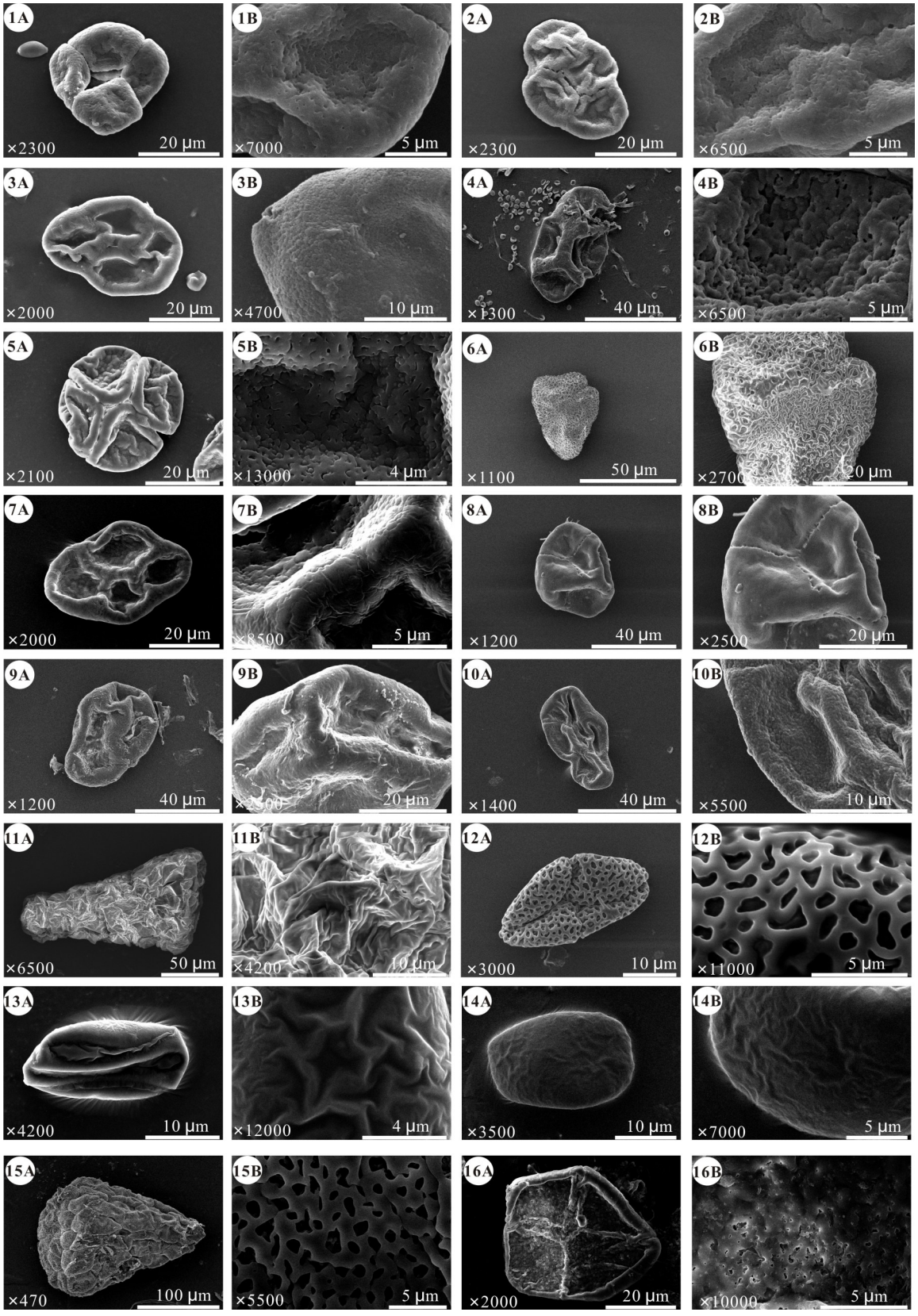
种名 Species	极轴/μm Polar axis	赤道轴/μm Equatorial axis	大小/μm PE	极赤比 P/E	大小等级 Size	花粉类型 Pollen type	表面纹饰 Excine ornamentation	形状 Shape
竹叶兰 *Arundina graminifolia*	33.9 (29.6~43.0)	22.6 (17.0~29.2)	766.14	1.50	中型	四合体	穴状	菱形或椭球形
紫花苞舌兰 *Spathoglottis plicata*	35.4 (30.6~40.3)	24.7 (20.3~28.4)	874.38	1.43	中型	四合体	穴状	菱形或椭球形
寒兰 *Cymbidium kanran*	40.8 (31.4~51.0)	29.4 (19.3~42.0)	1 199.52	1.39	中型	四合体	疣状	菱形、四角形
坛花兰 *Acanthephippium sylhetense*	51.3 (51.0~60.0)	30.0 (32.0~42.5)	1 539.00	1.71	大型	四合体	穴状	菱形、四角形
白及 *Bletilla striata*	39.5 (34.9~42.6)	30.7 (25.9~36.5)	1 212.65	1.29	中型	四合体	蠕虫状	椭球形或四角形
红花足宝兰 *Salacistis rubicunda*	44.9 (33.9~60.6)	32.6 (17.4~49.6)	1 463.74	1.38	中型	花粉块	网状	三棱锥形或其它不规则多边形
带唇兰 *Tainia dunnii*	30.9 (26.5~37.4)	25.6 (25.2~26.1)	791.04	1.21	中型	四合体	微网状	菱形、四角形
中越鹤顶兰 *Phaius tonkinensis*	49.5 (44.2~55.8)	34.8 (25.2~40.1)	1 722.60	1.42	中型	四合体	穴状	其它不规则形状或菱形
火焰兰 *Renanthera coccinea*	59.3 (41.1~59.3)	36.4 (32.3~38.1)	2 158.52	1.63	大型	四合体	穴状	菱形、四角形
纹瓣兰 *Cymbidium aloifolium*	39.9 (34.7~45.0)	22.5 (19.9~25.0)	897.75	1.77	中型	四合体	疣状	椭球形或梨形
大明山舌唇兰 *Platanthera damingshanica*	155.5 (139.0~184.0)	80.3 (52.0~132.0)	12 486.65	1.94	大型	花粉块	皱波状	三棱锥形
绶草 *Spiranthes sinensi*	42.7 (37.8~48.9)	29.0 (18.3~28.3)	1 238.30	1.47	中型	四合体	网状	椭球形
同色兜兰 *Paphiopedilum concolor*	23.1 (21.1~25.4)	15.4 (10.0~19.6)	355.74	1.50	小型	单粒花粉	皱波状	椭球形
白旗兜兰 *Paphiopedilum spicerianum*	22.6 (22.0~23.8)	18.2 (16.3~21.7)	411.32	1.24	小型	单粒花粉	皱波状	椭球形
线柱兰 *Zeuxine strateumatica*	169.7 (142.5~207.0)	120.6 (104.0~149.8)	20 465.82	1.41	大型	花粉块	网状	三棱锥形
单叶石仙桃 *Pholidota leveilleana*	50.6 (45.3~55.8)	33.2 (27.1~39.2)	1 679.92	1.52	大型	四合体	微网状	五边形

注:极轴与赤道轴数据为平均值,括号内容为测量的最小值到最大值范围。

Note:Data for the polar and equatorial axes are presented as the mean, with the range (minimum to maximum) provided in parentheses.

2.2 聚类分析

为分析所选指标之间的相关性,先对花粉极轴、赤道轴、PE值、P/E值、大小等级、花粉类型、表面纹饰及花粉形状8个指标进行R型聚类分析,选



A:花粉粒或花粉块;B:放大后的外壁纹饰

A:Pollen grains or pollinia;B:Surface texturing is visible

图2　16种兰科植物花粉形态

Fig.2　Pollen morphology of 16 orchid species

取代表性强的指标进行下一步分析。通过R型聚类图(图3)可见,整体选取的指标较为分散,说明几个指标的选取较为合理。此外,为确保所选指标的有效性与相关性,对花粉极轴、赤道轴、PE值、P/E值、大小等级、花粉类型、表面纹饰和花粉形状8个指标继续进行主成分分析。

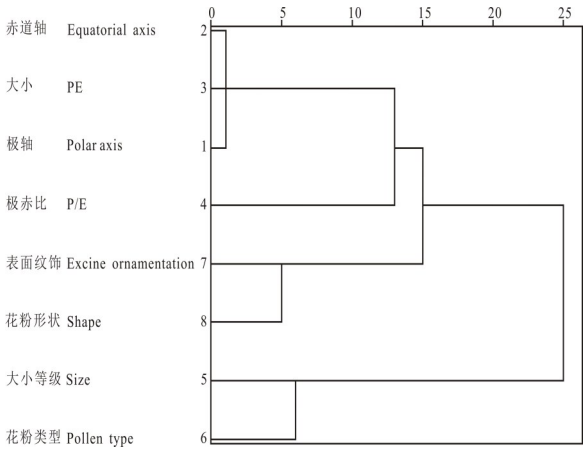


图3 兰科花粉R型聚类分析结果

Fig.3 R-type clustering analysis results of orchid pollen

由表3和表4结果可见,2个主成分可以包含兰科花粉形态的大部分信息,累计解释量为77.953%,且各主成分所含指标具有代表性,主成分分析结果为花粉形态特征的分类和进一步研究提供了重要的参考依据。其中,第一主成分主要反映了以花粉极轴、赤道轴及体积大小PE为主的尺寸特征,第二主成分主要反映以花粉表面纹饰、花粉形状为主的形态特征。综合R型聚类与主成分分析的结果,我们将其用于后续的Q型聚类分析。

以花粉极轴、赤道轴、PE值、P/E值、大小等级、花粉类型、表面纹饰和形状参数为指标,对16种兰科花粉采用平方欧氏距离进行Q型聚类分析。聚类分析结果(图4)表明:当遗传距离为5时,可以将16种兰科花粉划分为6类,第1类包含竹叶兰、紫花苞舌兰、寒兰、中越鹤顶兰、白及、带唇兰、坛花兰、火焰兰和纹瓣兰,此类花粉类型均为四合体,表面纹饰和形状特征也较为简单和相似,表面纹饰多呈穴状,少数为疣状,花粉形状重叠度较高,多为菱形、四角形或椭球形;第2类包含绶草和单叶石仙桃,此类花粉为四合体,偏网状纹饰;第3类仅有红花足宝兰,属于中等大小的花粉块类型,明显区别于其他花粉;第4类为同色兜兰和白旗兜兰,该类花粉同属于兜兰属,均属于小型单粒花粉,表面纹饰均为邹波状,花粉形状均为椭圆形;第5类仅有大明山舌唇兰,此花粉属于大型花粉块,P/E值较高,纹饰为邹波状,花粉块形状主要为三棱锥形;第6类仅有线柱兰,此花粉P/E值较高,呈网状纹饰,明显区别于其它大型花粉块。

表3 兰科花粉形态特征主成分分析结果

Table 3 Principal component analysis results of orchidaceous pollen morphological characteristics

主成分 Principal component	特征值 Latent	贡献率/% Contributor ration	累计贡献率/% Accumulative contributor ration
第一主成分 PC1	4.279	53.486	53.486
第二主成分 PC2	1.957	24.467	77.953

表4 兰科植物花粉形态特征主成分分析得分

Table 4 Score of principal component analysis of orchidaceous pollen morphological characteristics

性状 Character	主成分 Principal component	
	PC1	PC2
大小等级 Size	−0.841	0.296
花粉类型 Pollen type	−0.849	0.068
表面纹饰 Excine ornamentation	0.014	0.936
花粉形状 Shape	0.026	0.869
赤道轴 Equatorial axis	0.897	0.344
极轴 Polar axis	0.933	0.318
极赤比 P/E	0.510	−0.149
大小 PE	0.862	0.406

3 讨论与结论

兰科植物的花粉形态在不同属及同属不同物种间存在显著差异,体现了其形态具有丰富的多样性[36]。前人通过显微观察发现,兰科植物的花粉类型主要包括单粒花粉和复合花粉2大类。其中,复合花粉的形态多样且不规则,常见四合体、花粉小块及花粉块等形式,表面纹饰差异显著,且通常无

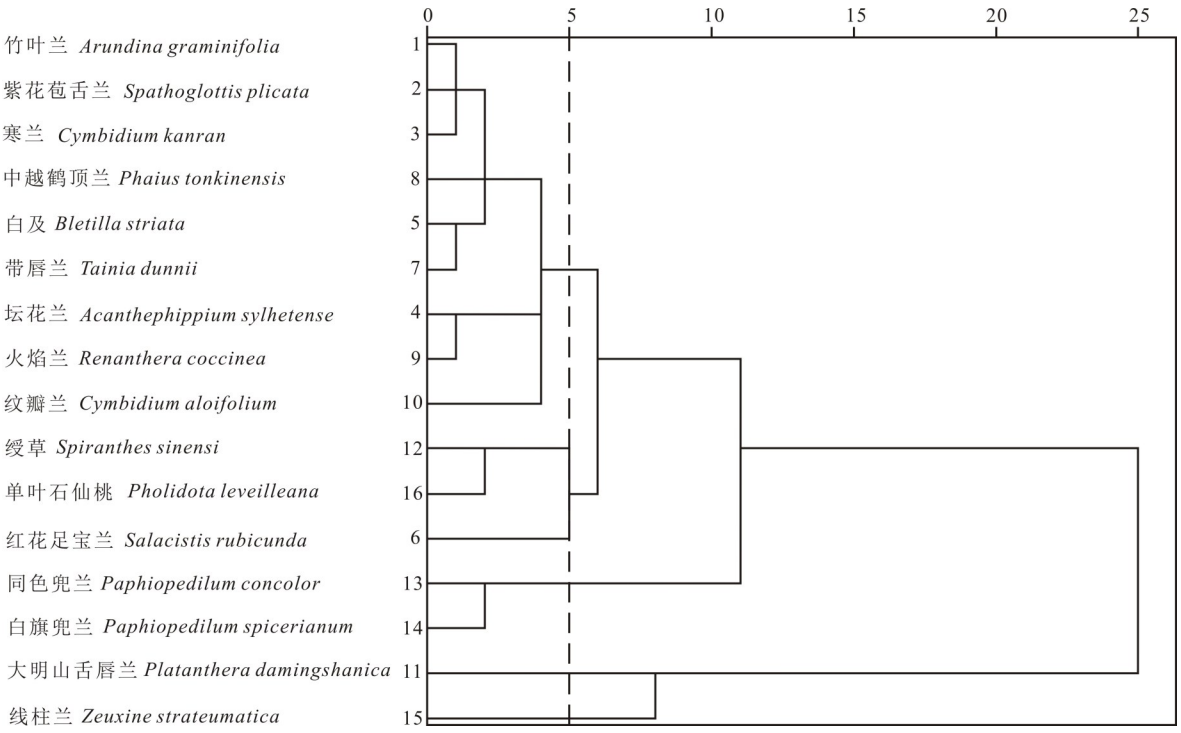


图4　兰科花粉Q型聚类分析结果

Fig.4　Q-type clustering analysis results of orchid pollen

明显萌发孔[18,24,37-40]。例如:席以珍等[25-26]对兜被兰属和手参属的研究表明,这2属的花粉由多个单粒花粉聚集形成花粉小块,形态多呈三棱锥体或不规则形状;孙崇波[36]则指出,兰科花粉多呈块状结构,部分品种的花粉表面可观察到四合体,其形态各异,且无明显萌发孔;而任玲和王伏雄[41]的研究发现,兜兰植物的花粉无明显萌发孔。在本研究中16种兰科植物材料除同色兜兰和白旗兜兰的花粉类型为单粒花粉,其余材料均为块状结构,花粉块形状、大小、表面结构、外壁纹饰等差异极显著,未见萌发孔。本研究的结果与前人的观察结果基本一致,表明兰科植物在整体上具有一定的共性特征。兰科花粉形状特殊且多样,包含菱形、椭球形、四角形、三棱锥形、梨形、五边形及其它不规则形状,其长轴平均长度约为22.6～169.7 μm,短轴平均长度为15.4～120.6 μm。本研究中极轴与赤道轴长超过100 μm的种类包含线柱兰和大明山舌唇兰,其中线柱兰最长,其长轴达207.0 μm,平均长度为169.7 μm,短轴达149.8 μm,平均为120.6 μm。16种兰科花粉的外壁具疣状、蠕虫状、皱波状、微网状、穴状和网状纹饰。根据纹饰特征可分为6类:(1)外壁具疣状纹饰,该类型包含寒兰和纹瓣兰2种;(2)外壁具蠕虫状纹饰,该类型仅白及1种;(3)外壁具皱波状纹饰,该类型包含大明山舌唇兰、白旗兜兰和同色兜兰3种;(4)外壁具微网状纹饰,该类型包含带唇兰和单叶石仙桃2种;(5)外壁具穴状,该类型包含竹叶兰、紫花苞舌兰、坛花兰、火焰兰和中越鹤顶兰5种;(6)外壁具网状,该类型包含红花足宝兰、绶草和线柱兰3种。在坛花兰、火焰兰和线柱兰中发现花粉表面具明显粘丝,徐是雄等[42]和Stenzel[43]指出该粘丝为胼胝质,可以将所有花粉粘结为一个整体,而无明显粘丝的其它兰科花粉,其内部的粘合方式则可能倾向于花粉的外壁桥结构[44]、外壁纤维物质[45]以及花粉内壁所形成的胞质通道[41,46]等。在功能上,不同连接方式均被认为是为了增加授粉几率和提高传粉效益演化而来的[47]。

花粉形态特征方面,Walker[48]和Punt[49]认为被子植物花粉形态特征的进化趋势为:原始类群的被子植物花粉体积相对较大,随着进化花粉体积则趋向减小;根据Erdtman[50]的研究,花粉的大小通常以极轴长度为标准,分为小型(<25 μm)、中型(25～50 μm)、大型(>50 μm)。从16种兰科植物的测定数据看,有5种属于大型花粉,2种属于小型花粉,9种属于中型花粉,反映其有11种植物花粉属于较进化的类群,5种属于原始类群。花粉

单位的演化关系为:单粒花粉→四合体→花粉小块→花粉块,从花粉的演化角度看,兜兰属属于较为原始的类型。其余14种具有四合体或花粉块特征的花粉类型,其进化程度相对较高。花粉表面纹饰特征也能反映植物进化的一般规律,普遍认为花粉表面纹饰的进化趋势由光滑到粗糙,具体趋势为光滑→孔穴或沟状→颗粒或疣状→棒状、刺状或鼓槌状→皱波状、条纹状或网状。16种兰科花粉表面纹饰可分为6类,具体为疣状、蠕虫状、皱波状、微网状、穴状和网状纹饰,说明兰科植物花粉正处于不断进化的过程,且均属于进化种群。其中网状及皱波状纹饰类型总体占比较大,表明兰科植物的进化程度处在高级阶段。Wodehouse[51]认为,花粉的进化程度与其调节功能呈正相关,而调节功能的增强依赖于花粉体积与表面积之比(V/S),即花粉极轴越长,V/S越小,调节功能越强,其进化水平越高。从16种兰科植物花粉的测定数据看,花粉P/E值总体偏大,说明其花粉的调节功能较为进化。

综合来看,兰科植物中一些原始类群具有较进化的花粉特征,而进化程度较高的类群也呈现出较原始的性状特征。兰科植物花粉大小等级和外壁纹饰虽然存在较为原始的早期类型,但主要以中等大小以及网状和偏网状型纹饰为主,在植物演化水平中属于较进化的植物类群。

本研究通过对16种兰科植物花粉的研究表明:花粉形态特征可作为兰科属间或属下划分的重要依据,在系统进化、分类、鉴定等方面也提供重要孢粉学依据。聚类分析结果显示,在当遗传距离为5时,16种兰科植物可分为6类,说明花粉特征在一定程度上能反映兰科属、种间的差异。兰科花粉在其属间或属下水平上具有一定差异,显示了兰科花粉形态特征丰富,对于系统发育关系具有重要作用。在利用花粉特征分析植物系统进化时,还可综合其它试验指标进一步研究。

参 考 文 献

[1]张哲,任明迅,向文倩,等. 东南亚兰科植物的物种多样性、生活习性及其传粉系统[J]. 广西植物,2021,41(10):1683-1703.
Zhang Z, Ren M X, Xiang W Q, et al. Species diversity, habits and pollination system of Orchidaceae in Southeast Asia[J]. Guihaia, 2021, 41(10): 1683-1703.

[2]Wraith J, Norman P, Pickering C. Orchid conservation and research: an analysis of gaps and priorities for globally Red Listed species[J]. Ambio, 2020, 49(10): 1601-1611.

[3]盖雪鸽,邢晓科,郭顺星. 兰科菌根的生态学研究进展[J]. 菌物学报,2014,33(4):753-767.
Gai X G, Xing X K, Guo S X. Ecological research of orchid mycorrhizae: a review [J]. Mycosystema, 2014, 33 (4): 753-767.

[4]中国科学院生物多样性委员会.《中国生物物种名录2025版》[DB/OL].(2025-05-22)[2025-05-23]. https://www.sp2000.org.cn.
The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences. Catalogue of Life China: 2025 Annual Checklist [DB/OL]. (2025-05-22)[2025-05-23]. https://www.sp2000.org.cn.

[5]张自斌. 广西雅长兰科植物国家级自然保护区兰科植物多样性及两种兰科植物传粉生态学研究[D]. 北京:北京林业大学,2014.
Zhang Z B. Diversity of orchidaceae plants and pollination ecology of two orchidaceae plants in Guangxi Yachang Orchidaceae national nature reserve [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2014.

[6]黄小艳,夏池,黄玮婷,等. 中国一级保护野生兰科植物杂交育种进展[J]. 植物遗传资源学报,2024,25(3):323-339.
Huang X Y, Xia C, Huang W T, et al. Progress in hybrid breeding of wild orchids listed in the national first-class plant protection catalog [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2024, 25(3): 323-339.

[7]孙悦,李标,郭顺星. 腐生型兰科植物研究进展[J]. 广西植物,2017,37(2):191-203.
Sun Y, Li B, Guo S X. Research progress of saprophytic orchids [J]. Guihaia, 2017, 37(2): 191-203.

[8]罗毅波,贾建生,王春玲. 中国兰科植物保育的现状和展望[J]. 生物多样性,2003,11(1):70-77.
Luo Y B, Jia J S, Wang C L. A general review of the conservation status of Chinese orchids [J]. Biodiversity Science, 2003, 11(1): 70-77.

[9]鲁兆莉,覃海宁,金效华,等.《国家重点保护野生植物名录》调整的必要性、原则和程序[J]. 生物多样性,2021,29(12):1577-1582.
Lu Z L, Qin H N, Jin X H, et al. On the necessity, principle, and process of updating the List of National Key Protected Wild Plants[J]. Biodiversity Science, 2021, 29(12): 1577-1582.

[10]Swarts N D, Dixon K W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction [J]. Annals of Botany, 2009, 104(3): 543-556.

[11]Wraith J, Pickering C. Quantifying anthropogenic threats to orchids using the IUCN Red List[J]. Ambio, 2018, 47(3): 307-317.

[12]刘燕,祁翔,林昌虎,等. 基于扫描电镜观察的云雾贡茶新变种的花粉形态特征[J]. 西南农业学报,2013,26(5):1787-1794.
Liu Y, Qi X, Lin C H, et al. SEM observation on pollen morphology of a new variant *Camellia sinensis* var. *niaowangensis*[J]. Southwest China Journal of Agricultural

Sciences,2013,26(5):1787-1794.

[13]Dressler R L. The orchids: natural history and classification [M]. Cambridge, Massachusetts: Harvard University press. 1981:332.

[14]Walker J W,Doyle J A. The bases of angiosperm phylogeny: palynology[J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1975,62(3):664.

[15]沃克,主编,中国科学院植物研究所,主译.《孢粉学译丛》:第一集[M]. 北京:科学出版社,1980:91.
Walker J W, ed, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, trans. Pollinology translation series: episode 1[M]. Beijing: Science Press, 1980:91.

[16]郝秀东,许清海,宛涛,等. 中国珍稀濒危植物孢粉图鉴[M],青岛:青岛出版社2024:810－838.
Hao X D, Xu Q H, Wan T, et al. Pollen flora of rare and endangered plants in China[M]. Qingdao: Qingdao Publishing House, 2024:810-838.

[17]中国科学院植物研究所,中国科学院华南植物研究所. 中国热带亚热带被子植物花粉形态[M]. 北京:科学出版社, 1982: 412-418.
Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Morphology Research Laboratory, South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, pollen morphology of tropical and subtropical angiosperms in China[M]. Beijing: Science Press, 1982:412-418.

[18]王伏雄,钱南芬,张玉龙,等. 中国植物花粉形态(第二版)[M],北京:科学出版社1995:305－308.
Wang F X, Qian N F, Zhang Y L, et al. Pollen morphology of Chinese plants (2nd ed.)[M]. Beijing: Science Press, 1995: 305-308.

[19]Zavada M S. A contribution to the study of pollen wall ultrastructure of orchid *Pollinia*[J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1990, 77(4):785.

[20]Passarelli L M, Rolleri C H. Pollen grains and massulae in pollinia of four South American palustrine species of *Habenaria* (Orchidaceae)[J]. Grana, 2010, 49(1):47-55.

[21]Ackerman J D, Williams N H. Pollen morphology of the chloraeinae (Orchidaceae: diurideae) and related subtribes[J]. American Journal of Botany, 1981, 68(10):1392-1402.

[22]闫晓娜,田敏,王彩霞. 扇脉杓兰花粉超微结构及花粉管生长的观察[J]. 西北植物学报,2014,34(12):2439-2445.
Yan X N, Tian M, Wang C X. Ultrastructure of pollen and observation on pollen tube growth in *Cypripedium japonicum* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(12): 2439-2445.

[23]陈丽飞,刘淑英,孙叶迎,等. 长白山区杓兰属植物的种子微形态特征[J]. 东北林业大学学报,2012,40(10):134-136.
Chen L F, Liu S Y, Sun Y Y, et al. Microstructure features of *Cypripedium* seeds in Changbai Mountains[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2012, 40(10):134-136.

[24]弓耀明. 内蒙古兰科植物的孢粉学研究[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版),1986,17(3):529-548.
Gong Y M. Study on the palynology of Orchidaceae of Nei Monggol [J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Intramongolicae, 1986, 17(3):529-548.

[25]席以珍,郎楷永,胡玉熹. 手参属花粉形态及其分类学意义[J]. 植物分类学报,2000,38(2):137-140.
Xi Y Z, Lang K Y, Hu Y X. Pollen morphology of *Gymnadenia* R. Br. (Orchidaceae) and its taxonomic significance[J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2000, 38(2): 137-140.

[26]席以珍,郎楷永,胡玉熹. 中国兜被兰属植物的花粉形态及其分类意义[J]. 植物分类学报,1998,36(6):496-502.
Xi Y Z, Lang K Y, Hu Y X. Pollen morphology of *Neottianthe* Schltr. (Orchidaceae) and its taxonomic significance[J]. Journal of Systematics and Evolution, 1998, 36(6):496-502.

[27]王俊杰,程跃红,丁世雄,等. 四川兰科植物六个新记录种[J]. 植物科学学报,2021,39(3):223-228.
Wang J J, Cheng Y H, Ding S X, et al. Six new records of Orchidaceae in Sichuan Province[J]. Plant Science Journal, 2021, 39(3):223-228.

[28]吴沙沙,陈蕾,赵亚梅,等. 独蒜兰属种质资源及杂交育种研究进展[J]. 植物遗传资源学报,2020,21(4):785-793.
Wu S S, Chen L, Zhao Y M, et al. Review of the germplasm resources and crossbreeding of *Pleione*[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21(4):785-793.

[29]黎艺璇,房林,陈红,等. 兜兰属植物菌根真菌研究进展[J]. 热带作物学报,2023,44(11):2157-2166.
Li Y X, Fang L, Chen H, et al. Research advance in mycorrhiza of *Paphiopedilum*[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2023, 44(11):2157-2166.

[30]李润植,毛雪,张定宇. 中国木犀科(Oleaceae)植物花粉形态研究及其系统演化的探讨(Ⅱ)—木犀族(Oleeae)和茉莉属(*Jasminum*)的花粉形态研究[J]. 山西农业大学学报,1992, 12(1):13-17.
Li R Z, Mao X, Zhang D Y. Study on the pollen morphology of the chinese Oleaceaeand its systematic evolution (II)—study on the pollen morphology of Oleeae and *Jasminum*[J]. Journal of Shanxi Agricultural University, 1992, 12(1):13-17.

[31]张定宇,成亚君. 中国草绣球属和蛛网萼属花粉形态的研究[J]. 山西农业大学学报,1998,18(2):153-154.
Zhang D Y, Cheng Y J. Studies on pollen morphology of *Hydrangea* and cobweb *Calyx* in China[J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 1998, 18 (2):153-154.

[32]张雪娟,张欣,王小莉,等. 中国沙棘花形态结构的扫描电镜观察[J]. 山西农业大学学报(自然科学版),2019,39(3): 7-13.
Zhang X J, Zhang X, Wang X L, et al. Blossom anatomy of *Hippophae rhamnoides* subsp. sinensis rousi[J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 2019, 39(3):7-13.

[33]陈丽飞,赵和祥,顾德峰,等. 5种杓兰属植物花粉的微形态扫描电镜观察[J]. 江苏农业科学,2013,41(9):161-163.
Chen L F, Zhao H X, Gu D F, et al. Micromorphological

scanning electron microscopy observation of pollen of five species of *Cypripedium*[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2013,41(9):161-163.

[34]李洪池,吴天彧,弓莉,等. 西藏地区13种虾脊兰植物花部表型及花粉形态特征研究[J]. 植物研究,2021,41(4):547-556.
Li H C, Wu T Y, Gong L, et al. Floral phenotypes and pollen morphological characteristics of 13 species from *Calanthe* in Tibet[J]. Bulletin of Botanical Research, 2021, 41(4): 547-556.

[35]林秋金,王龙平,谢晓清,等. 10份柠檬种质花粉形态观察[J]. 热带作物学报,2022,43(5):971-977.
Lin Q J, Wang L P, Xie X Q, et al. Observation on pollen morphology of 10 lemon germplasms[J]. Chinese Journal of Tropical Crops,2022,43(5):971-977.

[36]孙崇波,向林,施季森,等. 兰科5属常见栽培品种花粉块形态的扫描电镜观察[J]. 园艺学报,2010,37(12):1969-1974.
Sun C B, Xiang L, Shi J S, et al. Scanning electron microscope observation on pollinium morphology of five most common cultivated orchid Genera (Orchidaceae)[J]. Acta Horticulturae Sinica,2010,37(12):1969-1974.

[37]Chesselet P, Linder H P. Pollen morphology of the Diseae (Orchidoideae; Orchidaceae)[J]. Grana, 1993, 32(2): 101-110.

[38]Purgina C, Grímsson F, Weber M, et al. Pollen dispersal units of selected Orchidoideae and their morphological, ultrastructural, and chemical features[J]. Review of Palaeobotany and Palynology,2024,331:105211.

[39]Blackman S J, Yeung E C. Comparative anatomy of pollinia and caudicles of an orchid (*Epidendrum*)[J]. Botanical Gazette, 1983,144(3):331-337.

[40]Newton G D, Williams N H. Pollen morphology of the Cypripedioideae and the Apostasioideae (Orchidaceae)[J]. Selbyana,1978,2(3):169-182.

[41]任玲,王伏雄. 兜兰胚胎学的研究[J]. 植物学报,1987,29(1):14-21,119-120.
Ren L, Wang F X. Embryological studies of *Paphiopedilum godefroyae* stein[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 1987,29(1):14-21,119-120.

[42]徐是雄,萧耀汉,杨志德. 高斑叶兰花粉块的形成过程[J]. 植物学报,1987,29(6):573-579,686-688.
Xu S X, Xiao Y H, Yang Z D. Studies on the ontogeny of the pollinium of *Goodyera procera*[J]. Journal of Integrative Plant Biology,1987,29(6):573-579,686-688.

[43]Stenzel H. Pollen morphology of the subtribe pleurothallidinae lindl.(Orchidaceae)[J]. Grana,2000,39(2-3):108-125.

[44]Arora S. Pollinia of two tropical orchids—A scanning electron microscope study[J]. Phytomorphology,1985,35:161-166.

[45]Cocucci A, Jensen W A. Orchid embryology: pollen tetrads of *Epidendrum scutella* in the anther and on the stigma[J]. Planta,1969,84(3):215-229.

[46]胡适宜,杨坚. 春兰花粉壁的结构及其与花粉粘合的关系[J]. 植物学报,1989,31(6):414-421,491-493.
Hu S Y, Yang J. The structure of pollen wall and its relation to pollen aggregation in *Cymbidium goeringii* (rchb. f.) rchb. F.[J]. Journal of Integrative Plant Biology,1989,31(6):414-421,491-493.

[47]Song Y P, Huang Z H, Huang S Q. Pollen aggregation by viscin threads in Rhododendron varies with pollinator[J]. New Phytologist,2019,221(2):1150-1159.

[48]Walker J W. Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms[J]. American Journal of Botany,1974, 61(8):891-902.

[49]Punt W. Pollen morphology of the Dichapetalaceae with special reference to evolutionary trends and mutual relationships of pollen types[J]. Review of Palaeobotany and Palynology,1975,19(1):1-97.

[50]Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms[M]. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952:539.

[51]Wodehouse R P. Pollen grains[M]. New York: McGraw-Hill Book Company,1935:323-340.

(编辑:吕俊俐)