

多叶斑叶兰繁育系统与传粉生物学研究

查兆兵¹, 唐静², 梁跃龙³, 丁浩¹, 罗火林¹, 杨柏云^{1*}

(1. 南昌大学生命科学学院, 江西省植物资源重点实验室, 南昌 330031; 2. 赣南师范学院生命与环境科学学院, 江西 赣州 341000; 3. 江西九连山国家级自然保护区管理局, 江西 赣州 341000)

摘要: 为探讨多叶斑叶兰(*Goodyera foliosa*)的繁育系统与传粉生物学特征, 对其开花物候、花粉活力与柱头可授性、人工授粉、花的挥发性成分以及昆虫传粉行为进行了研究。结果表明, 多叶斑叶兰的唇瓣黄色, 萼片白色或白色带红褐色; 单花花期为(9.4±0.8) d; 花粉在开花后第1天具备活力, 柱头在开花后第2天具备可授性, 花粉活力和柱头可授性都在开花后第5天达到峰值。去雄套袋和不去雄套袋都不能结实, 人工自花授粉、同株异花授粉和异株异花授粉的结实率分别为93.3%、95.0%和96.7%, 自然结实率为43.3%。花朵的主要挥发性成分为1-辛烯-3-醇、3-辛醇和N,N-二甲基甲酰胺。多叶斑叶兰传粉者为中华蜜蜂(*Apis cerana*)。多叶斑叶兰具有自交亲和能力, 但在自然界不具有主动自交现象, 必须依赖中华蜜蜂传粉, 花色及花香气味为吸引传粉者的主要因素。

关键词: 多叶斑叶兰; 繁育系统; 传粉生物学

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2016.03.012

Breeding System and Pollination Biology of *Goodyera foliosa* (Orchidaceae)

ZHA Zhao-bing¹, TANG Jing², LIANG Yue-long³, DING Hao¹, LUO Huo-lin¹, YANG Bo-yun^{1*}

(1. Key Laboratory of Plant Resources in Jiangxi Province, School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031, China; 2. School of Life and Environment Sciences, Gannan Normal University, Ganzhou 341000, Jiangxi, China; 3. Jiulianshan National Nature Reserve of Jiangxi, Ganzhou 341000, Jiangxi, China)

Abstract: In order to understand the breeding system and pollination mechanism of *Goodyera foliosa*, the floral phenology, pollen viability and stigma receptivity, artificial pollination, volatile components, insect pollination behavior were studied. *Goodyera foliosa* has yellow lip, white or white with brown sepal. The results showed that the mean anthesis of single flower was 9 days. The pollen was active at the first days after flowering (60%), stigma had receptivity at the second day after flowering, and all of them reached peak at the fifth day. The natural seed set rate was 43.3%, while emasculation by bagging or not emasculation by bagging could not fruit setting. The seed setting rate of illegitimate pollination, cross pollination within plant or plants was 93.3%, 95.0% and 96.7%, respectively. 1-Octen-3-ol, 3-octanol and N,N-dimethylformamide was major volatile components in flowers of *G. foliosa*. *Apis cerana* was the efficient pollinator of *G. foliosa*. Therefore, it was suggested that *G. foliosa* had self-compatible capability, but not automatic self-cross phenomenon, and it must dependent on pollinator *Apis cerana*, the flower color and floral scent are main factors for attracting pollinators.

Key words: *Goodyera foliosa*; Breeding system; Pollination biology

收稿日期: 2015-08-24 接受日期: 2015-11-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(31260485)资助

This work was supported by the National Nature Science Foundation of China (Grant No. 31260485).

作者简介: 查兆兵(1990~), 男, 硕士研究生, 主要从事兰科植物传粉生物学研究。E-mail: zbz260226@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: yangboyun@163.com

多叶斑叶兰(*Goodyera foliosa*)为兰科(Orchidaceae)斑叶兰属(*Goodyera*)植物,产福建、台湾、广东、广西、四川、云南西部至东南部、西藏东南部(墨脱)。生于海拔 300~1500 m 的林下或沟谷阴湿处^[1]。目前对斑叶兰属植物的研究大多集中在遗传多样性、生物量生殖分配、无菌萌发以及快繁技术等方面。王春香^[2]对斑叶兰(*G. schlechtendaliana*)的生态位和遗传多样性等进行了研究;肖宜安等^[3]认为斑叶兰自然种群生物量生殖分配表现出随分布群落演替阶段的提高而下降的趋势;肖波等^[4]报道黑暗或弱光照培养有利于大花斑叶兰种子萌发,而较强的光照对形成健壮的原球茎有利。有关繁育系统与传粉生物学的研究较少,仅见于光萼斑叶兰(*G. henryi*),其主要传粉昆虫为熊蜂(*Bombus diversus*)^[5]。

对兰科植物开展传粉生物学的研究成为当今兰科植物保护的重要内容,多叶斑叶兰的物种保护研究也至关重要。为野生环境下能够保持种群长期自我繁衍,其繁育系统和物种传粉者关系的信息是必需的,对于评价物种受胁程度和制订长期的保护、管理策略是非常必要的。本文从多叶斑叶兰的开花物候、花粉活力与柱头可授性、人工授粉、花的挥发性成分以及昆虫传粉行为进行研究,探讨其繁育系统与传粉生物学特征,为其保育和资源利用提供理论依据。

1 研究地概况

本研究在江西省赣州市龙南县九连山自然保护区内进行野外观察,地理位置为 114°27'~114°29' E, 24°31'~24°39' N,总体上属于中低山地貌。年均温为 16.4℃,年均降水量达 2155.6 mm,年均相对湿度为 87%。研究居群的伴生乔木有:薄叶润楠(*Machilus leptophylla*)、毛山矾(*Symplocos groffii*)、黄牛奶树(*Symplocos laurina*)、罗浮栲(*Castanopsis faberi*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、野含笑(*Michelia skinneriana*)、桂花(*Osmanthus fragrans*)、竹柏(*Podocarpus nagi*)、椴木石楠(*Photinia davidsoniae*)、扁刺锥(*C. platyacantha*)、碟斗青冈(*Cyclobalanopsis disciformis*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、赤杨叶(*Alniphyllum fortunei*)、南酸枣(*Choerospondias axillaris*)和黄檀(*Dalbergia hupeana*);灌木有:九节龙(*Ardisia pusilla*)、中华卫矛(*Euonymus nitidus*)、杜茎山(*Maesa japonica*)、金珠柳(*M. montana*)、细齿叶柃(*Eurya nitida*)、朱砂根(*Ardisia*

crenata)、狗骨柴(*Diplospora dubia*)、白花苦灯笼(*Tarenna mollissima*)、胡颓子(*Elaeagnus punge*)和蝴蝶戏珠花(*Viburnum plicatum*);草本植物有竹根七(*Disporopsis fuscopicta*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)、金毛狗(*Cibotium barometz*)、华南紫萁(*Osmunda vachellii*)和尾花细辛(*Asarum caudigerum*)。与多叶斑叶兰同期开花的植物有小果山龙眼(*Helicia cochinchinensis*)、多花山竹子(*Garcinia multiflora*)、柳叶毛蕊茶(*Camellia salicifolia*)、阔叶山麦冬(*Liriope platyphylla*)、金线草(*Antenoron filiforme*)、对叶楼梯草(*Elatostema sinense*)、冷水花(*Pilea notata*)、淡竹叶(*Lophatherum gracile*)、白肋翻唇兰(*Hetaeria cristata*)和疏花长柄山蚂蝗(*Podocarpium laxum*)。

2 材料和方法

2.1 开花物候及花朵形态观察

江西省九连山国家级自然保护区的多叶斑叶兰(*Goodyera foliosa*)花期 8~9 月,居群密集、长势良好且数量众多,适合进行繁育系统和传粉生物学的试验。从 2014 年 8 月 20 日到 9 月 16 日,对多叶斑叶兰的单花花期、单株花期和居群群体花期进行观察统计。随机选取并标记 40 个花苞和 40 株植株,在整个花期内每天观测记录花开和花谢情况,以单一花朵打开至凋谢的天数统计单花花期;植株上第一朵花打开至最后一朵花凋谢的天数统计单株花期;居群群体花期是被观测居群的第一朵花开放至最后一朵花凋谢的总天数。以花瓣张开,昆虫能够进入花内为花开放的判定标准;花凋谢的标准为花瓣向内闭合,昆虫不能进入,或者花被虫咬、染病而不能实现性功能^[6]。

2.2 花粉活力与柱头可授性检测

采用 0.5% TTC (氯化三苯基四氮唑)检测花粉活力,有生活力的花粉会变成红色,而丧失生活力或者败育的花粉不显红色^[7]。选择花期一致的花朵,每天检测花粉活力。具体方法是:将花粉撒在载玻片上,滴加 0.5% TTC 溶液,迅速盖上盖片,放入有湿滤纸的平皿中,置于 37℃ 黑暗下培养 24 h。统计盖片中央部位 5 个视野内红色花粉的比例。

用联苯胺-过氧化氢法测定柱头可授性^[8]。被测柱头周围反应液伴有大量气泡出现表示柱头具可授性。具体方法是:通过体积相当的气泡数量来衡

量柱头可授性的强弱, 气泡越多表示可授性越强, 每玻片取 5 个视野, 统计其总数。

2.3 人工授粉试验

在试验地内对花朵进行标记, 每组 60 朵, 开花前套尼龙袋, 阻止昆虫进入花内, 当花朵完全盛开后取下袋, 进行人工授粉后将袋复原。(1) 不作任何处理, 检验是否存在自花授粉; (2) 去雄, 检验是否存在无融合生殖; (3) 人工自花授粉, 将花粉块授予同朵花的柱头上; (4) 人工同株异花授粉, 将花粉块授予同株其他去雄花的柱头上; (5) 人工异株异花授粉, 将花粉块授予另一植株去雄花的柱头上。另外标记 60 朵花作为对照。花期结束后统计结实情况, 计算其结实率。

2.4 访花昆虫观察

2014 年 8 月 28 日至 9 月 6 日, 每日 8:00–18:00 进行传粉昆虫观察, 累计观察 100 h, 实时记录访花昆虫在多叶斑叶兰花上及周围的行为和活动时间, 并进行拍照和录像。行为记录包括访花前的行为、访花过程以及在每朵花上的停留时间。

2.5 花的挥发性成分检测

采用 Agilent 6890 GC 气象色谱-质谱联用仪采集花的挥发性成分。色谱条件: DB-35ms 毛细管柱 (30 m×0.25 μm×0.25 μm); 载气: 氦气; 模式: 不分流; 流量: 15 mL min⁻¹; 升温程序: 从 80℃ 开始, 保温 2 min, 以 5 °C min⁻¹ 升到 160℃, 保温 1 min, 再以 10 °C min⁻¹ 升到 280℃, 保温 2 min。质谱条件: 电离方式为 EI 源, 电离能量 70 eV; 离子源温度 230℃; 传输线温度 280℃; 全扫描模式, 扫描范围 50–550 amu。通过 GC-MS 分析和 NIST02.L 质谱经计算机谱库检索, 选择较高匹配度的检索结

果, 确认检测物成分, 对样品进行定性分析^[9]。(1) 分别采集多叶斑叶兰初花期、盛花期、末花期的花朵进行气味检测; (2) 分时段(7:00、10:00、12:00、14:00、17:00)采集盛花期的花朵进行气味检测。

3 结果和分析

3.1 开花物候及花朵形态

多叶斑叶兰的花期从 8 月底持续到 9 月底。多叶斑叶兰具总状花序, 花自下而上依次绽放, 居群花期长约 26 d, 单花花期为(9.4±0.8) d ($n=40$)。由于每植株只有 1 个花序, 所以花序花期即为植株花期, 平均为(14.6±1.6) d ($n=40$)。多叶斑叶兰花完全开放时, 唇瓣呈黄色, 萼片呈白色或白色带红褐色。

3.2 花粉活力及柱头可授性

对花粉进行活力检测(图 1: A), 结果表明, 花粉在花第 1 天开放就已具备活力, 达到 60%, 随着花的开放, 花粉活力逐渐增加, 开花后第 3 天达到了 90%, 开花后第 5 天达到最高, 随后花粉活力逐渐下降, 但一直维持在 60% 以上。

对柱头可授性进行检测(图 1: B), 结果表明, 柱头在花开放后第 2 天开始具备可授性, 但气泡较少, 说明柱头可授性低。随着花的开放, 气泡逐渐增多, 柱头的可授性逐渐增强, 开花后第 5 天达到最高, 随后逐渐下降。

3.3 繁育系统

从表 1 可见, 去雄套袋和不去雄套袋都不能结实; 人工自花授粉、同株异花授粉和异株异花授粉结实率都很高, 分别为 93.3%、95.0%、96.7%; 自然结实率为 43.3%。

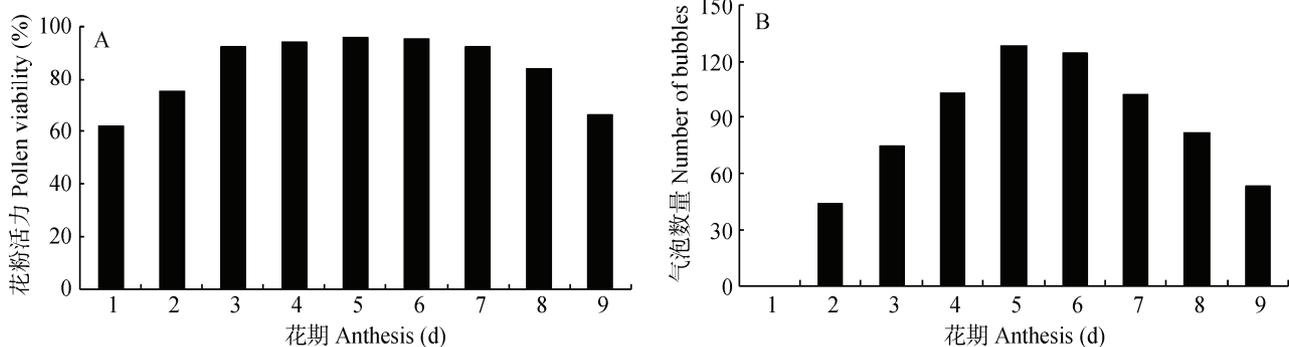


图 1 花粉活力和柱头可授性的变化

Fig. 1 Changes in pollen viability and stigma receptivity

表 1 不同授粉方式的结实率比较

Table 1 Setting rate in different pollination types

	花数 Number of flowers	结实数 Number of fruits	结实率 Setting rate (%)
去雄套袋 Emasculation by bagging	60	0	0
不去雄套袋 Without emasculation by bagging	60	0	0
自花授粉 Self-pollination	60	56	93.3
同株异花授粉 Cross-pollination from the sameplant	60	57	95.0
异株异花授粉 Cross-pollination from two plants	60	58	96.7
对照 Control	60	26	43.3

3.4 访花昆虫及其行为

多叶斑叶兰的 3 种主要访花昆虫分别为：膜翅目(Hymenoptera)蜜蜂科(Apidae)的中华蜜蜂(*Apis cerana*)和熊蜂(*Bombus diversus*)，鳞翅目(Lepidoptera)凤蝶科(Papilionidae)的小黑斑凤蝶(*Chilasa epicydes*)。熊蜂和小黑斑凤蝶虽常在多叶斑叶兰植株间活动，访花时只是在花萼和唇瓣外面漫游，偶尔会停留在花萼或唇瓣上，但持续时间很短，不超过 3 s，未见接触斑叶兰花粉及柱头的行为。

我们共观察到 16 次中华蜜蜂直接降落在多叶

斑叶兰的唇瓣上，占昆虫总访花次数的 80% ($n=20$)。中华蜜蜂在花上平均停留 12.8 s ($n=20$)，最长达 26 s。中华蜜蜂访花集中在每日上午 10 点至下午 3 点。天气对中华蜜蜂的活动有很大影响，在风大或阴雨天中华蜜蜂很少出现，晴天中华蜜蜂的出现率增大，更易捕捉到其对多叶斑叶兰的授粉行为。中华蜜蜂访花时只能将口器和头部伸入花内(图 2: A)，退出时，其头部会顶开药帽，花粉块暴露出来，当中华蜜蜂的口器跟着退出时碰到花粉块，花粉块就会黏在口器上被带出来(图 2: B)。中华蜜蜂带着花

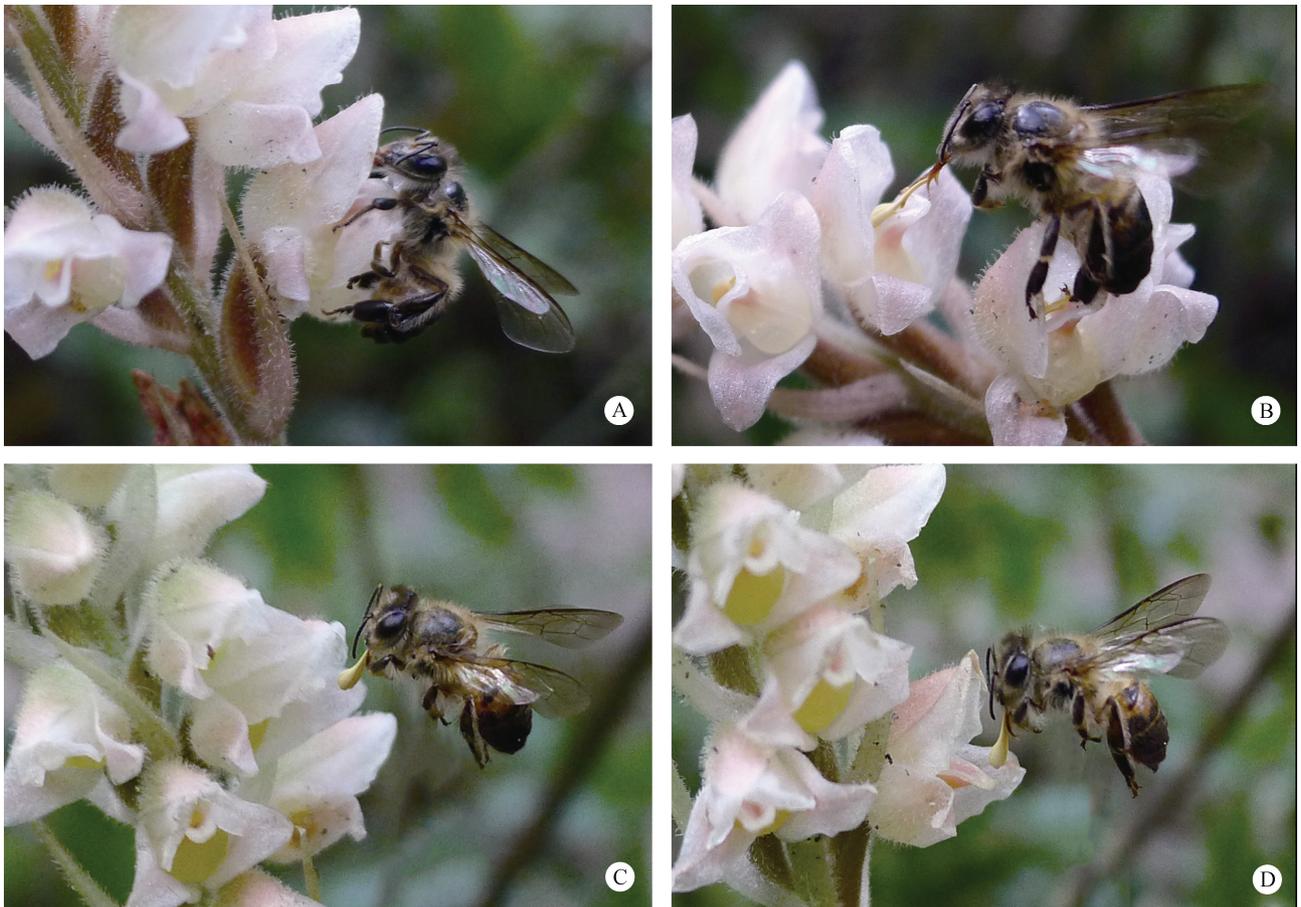


图 2 中华蜜蜂的传粉过程。A: 访花; B: 带出花粉块; C, D: 携带粉块访花。

Fig. 2 Pollination by *Apis cerana*. A: Visiting flower; B: Taking out pollinarium; C, D: Visiting another flower with pollinarium.

粉块访另一朵花时(图 2: C), 口器进入花内, 花粉块触碰到柱头, 花粉粒落在柱头上, 传粉就这样完成了(图 2: D)。

3.5 花挥发性成分的检测

对多叶斑叶兰不同花期的气味成分进行测定(图 3)。结果表明, 整个花期, 花的挥发性成分变化明显。初花期的挥发性成分主要为 1-辛烯-3-醇($C_8H_{16}O$)、3-辛醇($C_8H_{18}O$)(图 3: A), 含量分别为

42%、24%; 盛花期主要有 N,N-二甲基甲酰胺(C_3H_7NO)、1-辛烯-3-醇、3-辛醇(图 3: B), 含量分别为 12%、22%、40%; 末花期主要有 N,N-二甲基甲酰胺、3-辛醇(图 3: C), 含量分别为 21%、28%。1-辛烯-3-醇具有蘑菇(*Agaricus campestris*)、薰衣草(*Lavandula angustifolia*)、玫瑰(*Rosa rugosa*)和干草气味; 3-辛醇呈强烈油脂、果仁和草药气味, 稀释后呈蘑菇味和干酪气味; N,N-二甲基甲酰胺为无色透明或淡黄色液体, 有鱼腥味。

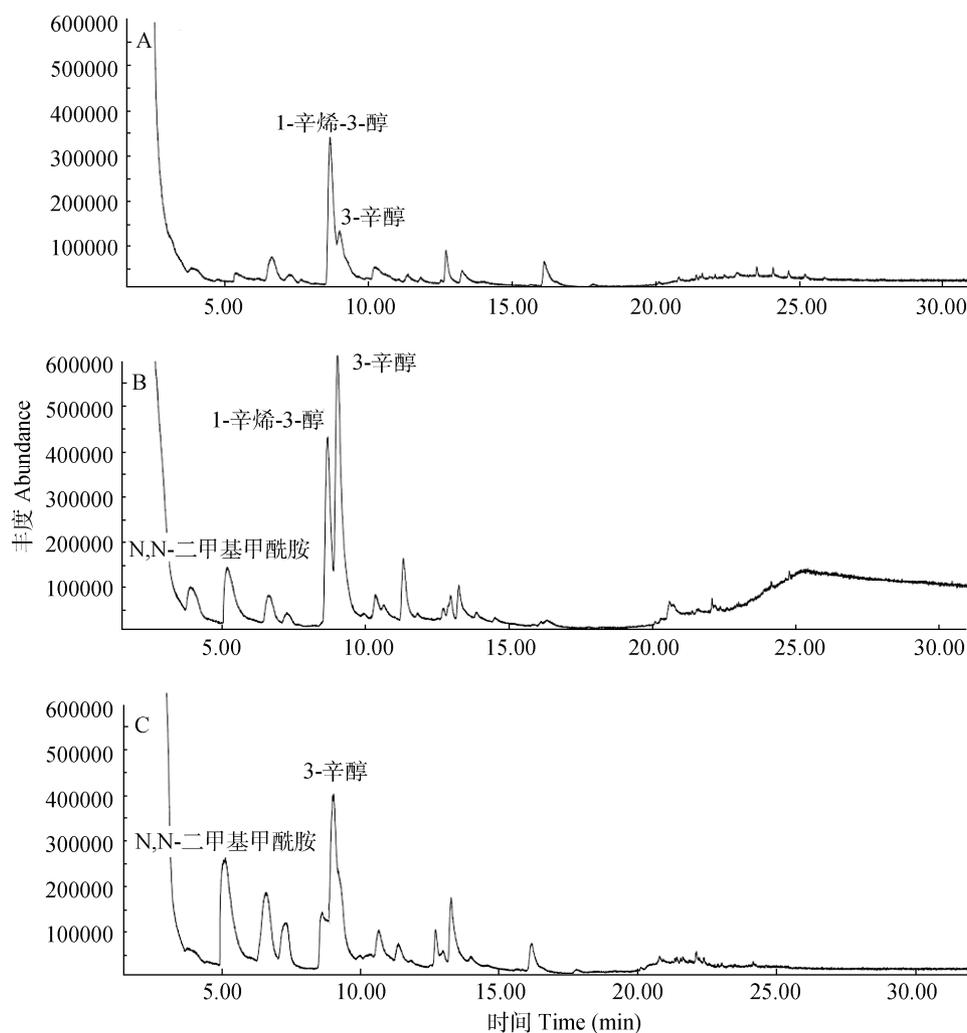


图 3 不同花期的花挥发性成分总离子流图。A: 初花期; B: 盛花期; C: 末花期。

Fig. 3 Total ion chromatogram of volatile components in flowers at different stages. A: Early blooming; B: Full-blossom; C: End flowering.

在同一天的 7:00、10:00、12:00、14:00 和 17:00 采集盛花期花朵进行气味检测(图 4)。结果表明, 花的挥发成分大致相同, 主要为 N,N-二甲基甲酰胺、1-辛烯-3-醇、3-辛醇。在这 5 个不同时间点, 其中 N,N-二甲基甲酰胺的含量分别为 12%、10%、10%、

9%、3%, 1-辛烯-3-醇的含量分别为 23%、14%、20%、16%、22%, 3-辛醇的含量分别为 45%、42%、55%、48%、46%。N,N-二甲基甲酰胺和 1-辛烯-3-醇在 7:00 时的含量最高, 3-辛醇在 12:00 时含量最高。

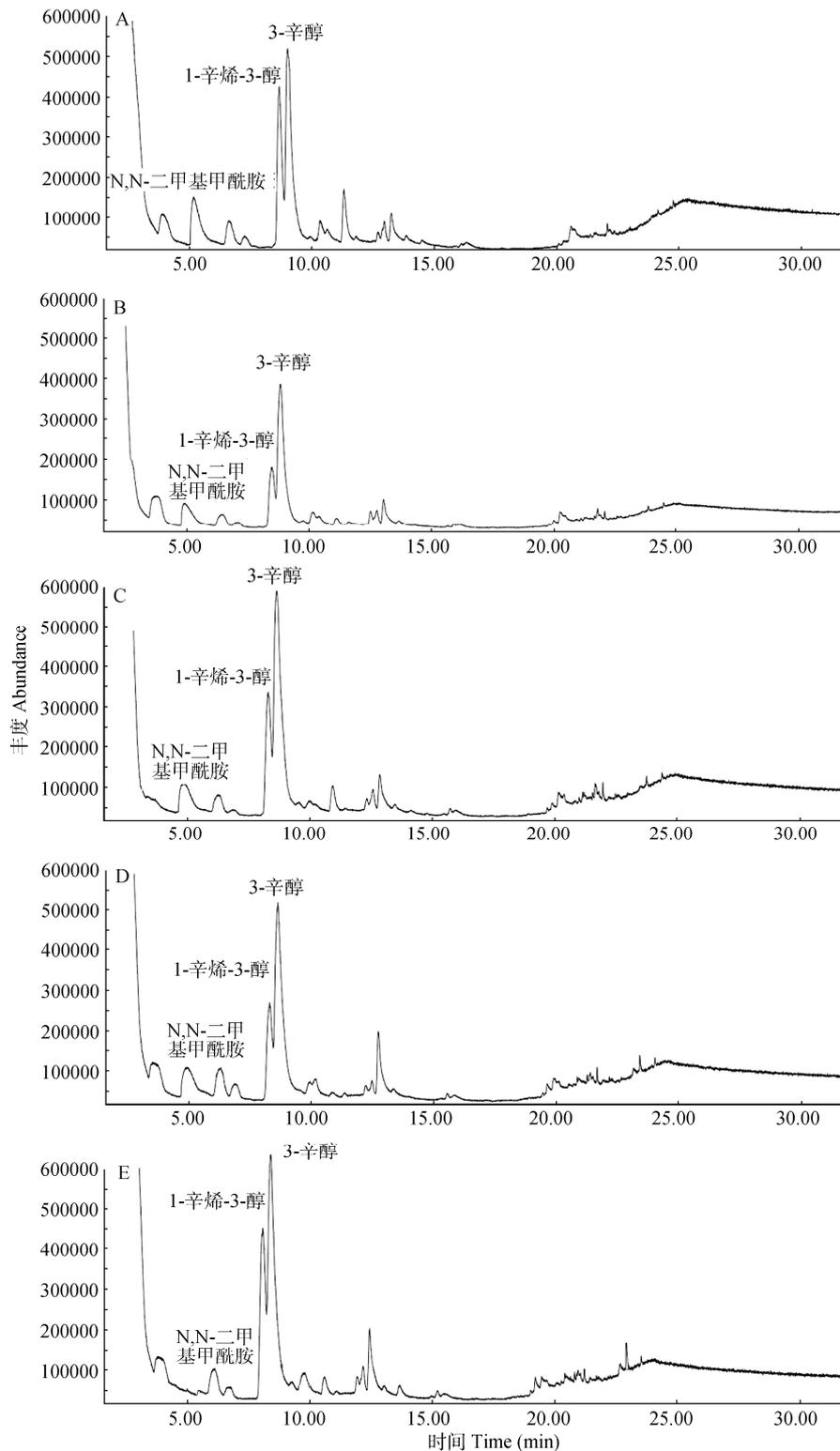


图 4 盛花期花的挥发性成分的总离子流图。A: 7:00; B: 10:00; C: 12:00; D: 14:00; E: 17:00。

Fig. 4 Total ion chromatogram of volatile components in flower at full-blossom. A: 7:00; B: 10:00; C: 12:00; D: 14:00; E: 17:00.

4 讨论

本研究表明, 多叶斑叶兰不存在无融合生殖,

具有高度自交和异交的能力, 但自然界中不存在自动自交现象; 必须依赖中华蜜蜂传粉, 花色及花香气味是吸引传粉者的主要因素。研究多叶斑叶兰的

繁育系统和传粉过程不仅能揭示其生存策略和生态适应机制,也为其物种保护和资源利用提供理论依据。

4.1 花朵挥发性成分

通过对多叶斑叶兰的挥发性成分测定和分析,我们发现,3-辛醇在开花的不同时期都具有较高含量,其中在盛花期达到最高;1-辛烯-3-醇在初花期含量高,N,N-二甲基甲酰胺在末花期含量高。在盛花期内,1-辛烯-3-醇和N,N-二甲基甲酰胺在7:00时含量最高,3-辛醇在12:00时含量最高。花朵在完全开放时更能吸引昆虫,中华蜜蜂在上午10点到下午3点时活动频繁,结合花朵开放的程度和中华蜜蜂的活动时间,我们推测,3-辛醇是吸引传粉者的最有效的挥发性成分。

4.2 吸引机制

有报道兰科植物中美花兰(*Cymbidium insigne*)在花的形状和大小上模拟同期开花的长柱杜鹃(*Rhododendron luyi*)的花来吸引传粉者^[12]。多叶斑叶兰同期开花植物有10种(图5),通过观察,在花颜色上只有多花山竹子(*Garcinia multiflora*)和多叶斑叶兰较为接近,但形状相似度很低;在花形状上只有白肋翻唇兰(*Hetaeria cristata*)相近,但白肋翻唇兰的花很小,和多叶斑叶兰的花相差明显。因而多叶斑叶兰不是通过模仿周围同期开花植物的花部特征来吸引传粉者的。

对于绝大多数食源性欺骗兰科植物,颜色是吸引传粉者的主导因子^[13],且黄色被证明是蜜蜂在觅食时最偏爱的颜色之一^[14]。多叶斑叶兰盛花期的唇瓣呈黄色,萼片呈白色或白色带红褐色,而黄色和

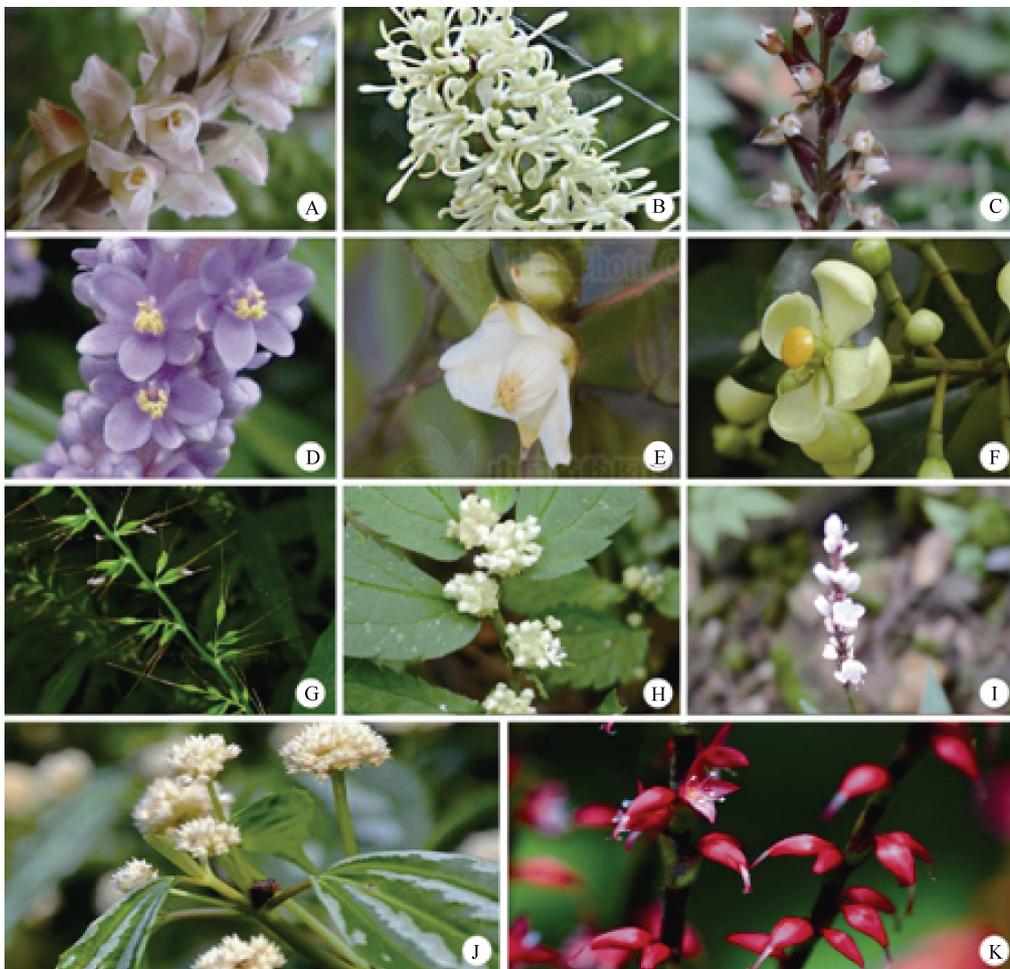


图5 多叶斑叶兰与其同期开花植物的花。A: 多叶斑叶兰; B: 小果山龙眼; C: 白肋翻唇兰; D: 阔叶山麦冬; E: 柳叶毛蕊茶; F: 多花山竹子; G: 淡竹叶; H: 对叶楼梯草; I: 疏花长柄山蚂蝗; J: 冷水花; K: 金线草。

Fig. 5 Flowers of *Goodyera foliosa* and co-blooming plants. A: *Goodyera foliosa*; B: *Helicia cochinchinensis*; C: *Hetaeria cristata*; D: *Liriope platyphylla*; E: *Camellia salicifolia*; F: *Garcinia multiflora*; G: *Lophatherum gracile*; H: *Elatostema sinense*; I: *Podocarpium laxum*; J: *Pilea notata*; K: *Antenoron filiforme*.

白色对中华蜜蜂都有较强吸引力^[15], 多叶斑叶兰能依靠花朵的颜色吸引昆虫访花。

泛化的食源性欺骗兰花的气味成分对昆虫也有明显的吸引作用。通过对杓兰属(*Cypripedium*)植物花气味成分进行分析, 找到了一些对传粉昆虫有吸引作用的活性成分^[6]。多叶斑叶兰花盛开时的挥发性成分主要有 1-辛烯-3-醇、3-辛醇和 N,N-二甲基甲酰胺, 这 3 种物质散发出的气味对中华蜜蜂是否有吸引力, 还需进一步验证。

因此, 我们推测, 多叶斑叶兰依靠花色和散发出的气味来吸引中华蜜蜂, 并促成有效传粉。

4.3 繁育系统

多叶斑叶兰人工自花授粉结实率高, 说明多叶斑叶兰是自交亲和性的植物, 不存在近交结实率衰退现象; 自然结实和开花前套袋处理具明显的差异, 说明多叶斑叶兰在自然状态下不可能通过自主自花传粉或无融合生殖达到有性生殖的目的; 自然对照与人工授粉之间也具有明显差异, 表明自然条件下, 没有足够的传粉者给所有开花的植株授粉。在人工授粉条件下, 其自花授粉、同株异花授粉、异株异花授粉结实率无统计学上的差异, 都达到了 90.0% 以上。多叶斑叶兰具有高度的被动自交和异交的能力,

多叶斑叶兰自然结实率较高, 达到 43.3%, 这可能有这几方面的原因: 单朵花的花期较长; 花粉活力和柱头可授性的持续时间较长; 花朵的开放时间与昆虫的活动期吻合; 花粉团粒粉质、松散, 一朵花的花粉可以分散于多朵花; 花朵通过花色和气味多种方式吸引昆虫。而我们认为花朵吸引昆虫的方式是造成高自然结实率的主要原因, 只有在花朵对昆虫有吸引力的前提下才会吸引其进入花朵从而完成传粉, 才会有高结实率的可能性。

4.4 传粉昆虫

在我们的观察中, 中华蜜蜂是多叶斑叶兰的有效传粉者。在已经报道的中华蜜蜂为兰科植物传粉者的文章中, 传粉者大多都是通过其胸部携带花粉出花, 如春兰^[16]、兔耳兰^[17]和足茎毛兰^[18]。而多叶斑叶兰是通过中华蜜蜂的口器携带花粉而进行传粉的, 这与以上植物的传粉方式不同。由于多叶斑叶兰的花朵完全开放后其内部空间狭小, 不能容纳中华蜜蜂的胸部进入, 这就造成了传粉者不能通过

胸部携带花粉; 传粉者的头部相对胸部要小, 中华蜜蜂的头部正好能进入多叶斑叶兰的花, 当其从花中退出时, 头部顶开花粉的药帽, 口器粘到花粉, 从而携带花粉出花。

由于人类的破坏, 导致物种的数量较少, 对植物的保护很有必要。除了对物种自身的保护外, 其传粉昆虫的保护也至关重要。中华蜜蜂是多叶斑叶兰的传粉者, 其数量的减少直接影响到多叶斑叶兰的数量。所以在保护植物的同时, 也应制定相应的传粉者的保护策略。

参考文献

- [1] LANG K Y, CHEN X Q, LUO Y B. Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 17(1) [M]. Beijing: Science Press, 1999: 1421–143. 郎楷永, 陈心启, 罗毅波. 中国植物志, 第 17 卷第 1 分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1999: 142–143.
- [2] WANG C X. Studies on genetic diversity and niche of community dominant species of *Goodyera sehlehtendaliana* Rehb. f. [D]. Chengdu: Southwest University, 2008: 1–58. 王春香. 斑叶兰(*Goodyera sehlehtendaliana* Rehb. f.) 遗传多样性与群落优势种群生态位研究 [D]. 成都: 西南大学, 2008: 1–58.
- [3] XIAO Y A, LI X H, HU W H, et al. Study of the reproductive allocation on the biomass of *Goodyera schlehtendaliana* in the natural populations [J]. Guihaia, 2006, 26(1): 28–31. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2006.01.008. 肖宜安, 李晓红, 胡文海, 等. 斑叶兰自然种群生物量生殖分配研究 [J]. 广西植物, 2006, 26(1): 28–31. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2006.01.008.
- [4] XIAO B, HU K Z, YI S R, et al. Asymbiotic germination and rapid propagation of *Goodyera biflora* [J]. J Wuhan Bot Res, 2010, 28(5): 639–643. doi: 10.3724/SP.J.1142.2010.50639. 肖波, 胡开治, 易思荣, 等. 大花斑叶兰种子无菌萌发及快繁技术研究 [J]. 武汉植物学研究, 2010, 28(5): 639–643. doi: 10.3724/SP.J.1142.2010.50639.
- [5] SUGIURA N, YAMAGUCHI T. Pollination of *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana* (Orchidaceae) by the bumblebee *Bombus diversus diversus* [J]. Plant Spec Biol, 1997, 12(1): 9–14. doi: 10.1111/j.1442-1984.1997.tb00151.x.
- [6] LI P, LUO Y B, BERNHARDT P, et al. Deceptive pollination of the lady's slipper *Cypripedium tibeticum* (Orchidaceae) [J]. Plant Syst Evol, 2006, 262(1/2): 53–63. doi: 10.1007/s00606-006-0456-3
- [7] ZHAO J H, LI Q F, NARENTUYA, et al. Study on pollen viability and stigma receptivity of three species of *Allium* [J]. Prat Sci, 2010, 27(4):

- 93-96.
赵金花, 李青丰, 那仁图雅, 等. 3种野生葱属植物花粉活力和柱头可授性研究 [J]. 草业科学, 2010, 27(4): 93-96.
- [8] HONG Y, LIU Q, HAN L. Pollen vitality and stigma receptivity of *Paeonia lactiflora* Pall [J]. Guihaia, 2003, 23(1): 90-92. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2003.01.020.
红雨, 刘强, 韩岚. 芍药花粉活力和柱头可授性的研究 [J]. 广西植物, 2003, 23(1): 90-92. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2003.01.020.
- [9] LI Y F, LIU J S, LIU J L. Analysis of chemical compositions of herb of creeping rattlesnake plantain by GC-MS [J]. Inner Mongol J Trad Chin Med, 2009, 28(8): 40-41. doi: 10.3969/j.issn.1006-0979.2009.08.043.
李泳锋, 刘杰书, 刘金龙. 大花斑叶兰中化学成分的气相色谱-质谱联用分析 [J]. 内蒙古中医药, 2009, 28(8): 40-41. doi: 10.3969/j.issn.1006-0979.2009.08.043.
- [10] CHEN J K, YANG J. Plant Evolutionary Biology [M]. Wuhan: Wuhan University Press, 1994: 1-232.
陈家宽, 杨继. 植物进化生物学 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 1994: 1-232.
- [11] WANG X N, CHEN Y Z, WANG R, et al. Pollen viability and chapter receptivity of *Camellia oleifera* [J]. J CS Univ For Techn, 2012, 32(3): 17-22. doi: 10.3969/j.issn.1673-923X.2012.03.004.
王湘南, 陈永忠, 王瑞, 等. 油茶花粉活力及柱头可授性研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(3): 17-22. doi: 10.3969/j.issn.1673-923X.2012.03.004.
- [12] KJELLSSON G, RASMUSSEN F N, DUPUY D. Pollination of *Dendrobium infundibulum*, *Cymbidium insigne* (Orchidaceae) and *Rhododendron lyi* (Ericaceae) by *Bombus eximius* (Apidae) in Thailand: A possible case of floral mimicry [J]. J Trop Ecol, 1985, 1(4): 289-302. doi: 10.1017/S0266467400000389.
- [13] GALIZIA C G, KUNZE J, GUMBERT A, et al. Relationship of visual and olfactory signal parameters in a food-deceptive flower mimicry system [J]. Behav Ecol, 2005, 16(1): 159-168. doi: 10.1093/beheco/ arh147.
- [14] PROCTOR M, YEO P, LACK A. The Natural History of Pollination [M]. London: Harper Collins Publishers, 1996: 47-48.
- [15] 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. doi: 10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x.
- [16] YU X H, LUO Y B, DONG M. Pollination biology of *Cymbidium goeringii* (Orchidaceae) in China [J]. J Syst Evol, 2008, 46(2): 163-174. doi: 10.3724/SP.J.1002.2008.06203.
庾晓红, 罗毅波, 董鸣. 春兰(兰科)传粉生物学研究 [J]. 植物分类学报, 2008, 46(2): 163-174. doi: 10.3724/SP.J.1002.2008.06203.
- [17] CHENG J, LIU S Y, HE R, et al. Food-deceptive pollination in *Cymbidium lancifolium* (Orchidaceae) in Guangxi, China [J]. Biodiv Sci, 2007, 15(6): 608-617. doi: 10.1360/biodiv.070091.
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. doi: 10.1360/biodiv.070091.
- [18] SHANGGUAN F Z, CHEN J, XIONG Y X, et al. Deceptive pollination of an autumn flowering orchid *Eria coronaria* (Orchidaceae) [J]. Biodiv Sci, 2008, 16(5): 477-483. doi: 10.3724/SP.J.1003.2008.08096.
上官法智, 程瑾, 熊源新, 等. 足茎毛兰的欺骗性传粉研究 [J]. 生物多样性, 2008, 16(5): 477-483. doi: 10.3724/SP.J.1003.2008.08096.