

白及的花部特征与繁育系统

王彩霞*, 田 敏, 李全健, 刘 芬

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江富阳 311400)

摘 要: 通过野外观察、授粉特性分析、杂交指数估算及人工控制授粉试验等方法对白及野生居群的花部特征和繁育系统进行了研究。结果表明: 在自然条件下, 白及 4—5 月开花, 群体花期约 44 d, 群体盛花期约 12 d, 集中在 4 月 29 日—5 月 10 日, 单株花期 11 ~ 27 d, 单花花期 6 ~ 8 d。总状花序上具两性花 3 ~ 11 朵。在花朵开放的整个过程中, 花药始终高于柱头且两者之间存在隔离。花粉成熟时由粘性物质聚结成团, 无法散落至柱头。开花后 3 d 内花粉活力和柱头可授性均较高。白及杂交指数为 4。无论去雄与否, 套袋后的花均不结实, 说明其不能进行自然的自花授粉和无融合生殖。白及人工自花授粉、同株异花授粉和异株授粉的结实率分别为 93.33%、90.00%和 93.33%, 自然条件下的结实率为 5.26%。花粉成熟时由粘性物质聚结成团和缺乏有效的传粉媒介可能是白及自然条件下结实率低的主要原因。

关键词: 白及; 花部特征; 花粉活力; 柱头可授性; 杂交指数; 繁育系统

中图分类号: S 68

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 06-1159-08

Floral Syndrome and Breeding System of *Bletilla striata*

WANG Cai-xia*, TIAN Min, LI Quan-jian, and LIU Fen

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang, Zhejiang 311400, China)

Abstract: Field investigation, out-crossing index estimation, pollination characteristics analysis and artificial pollination experiments were conducted on the floral syndrome and breeding system of *Bletilla striata*. The main results were as follows: Under natural conditions, the flowering stage of populations was approximately 44 days from April to May, and the majority of plants kept blooming in 29th April to 10th May. The flowering stage for individual plant was approximately 11 – 27 days and the life span of a single flower was about 6 – 8 days. The flowers of *B. striata* were bisexual, with 3 to 11 in a raceme. The anther always exceeded stigma during the whole flowering process. Mature pollen grains were grouped by viscous substances and couldn't disseminate to the stigma. The pollen viability and the stigma receptivity were both high within 3 days after blossoming. The out-crossing index was 4. Bagged flowers had no fruit setting regardless of emasculation or not, which indicated that there were no spontaneous autogamy and apomixis for *B. striata*. Fruit sets of manual self-pollination, goitonogamy and cross-pollination were 93.33%, 90.00% and 93.33% respectively, while fruit set under open pollination condition was only 5.26%. It was concluded that mature pollen grains grouped by viscous substances and lack of efficient pollinator may be the major factor leading to low fruit set for *B. striata* in nature.

收稿日期: 2012-02-20; 修回日期: 2012-04-28

基金项目: 中央级公益性科研院所专项资金项目 (RISF6157, RISF6925); 浙江省科技重大攻关项目 (2010C02004-2)

* E-mail: wangcaixia1121@yahoo.com.cn

Key words: *Bletilla striata*; floral syndrome; pollen viability; stigma receptivity; out-crossing index; breeding system

白及 [*Bletilla striata* (Thunb. ex A. Murray) Rchb. f.] 为兰科 (Orchidaceae) 白及属 (*Bletilla* Rchb. f.) 多年生宿根草本植物。生长于海拔 100 ~ 3 200 m 的常绿阔叶林、栎树林或针叶林下、路边草丛或岩石缝中, 产于中国甘肃东南部、陕西南部、江苏、安徽、浙江、江西、福建、湖北、湖南、广东、广西、四川、贵州, 以及朝鲜半岛和日本 (陈心启 等, 1999), 具有较高的观赏和药用价值 (陈心启和吉占和, 1997; 陆峻波 等, 2011; 王晓敏 等, 2011)。由于生境的严重破坏及人为过度采挖, 目前野生种群个体数量锐减, 物种生存受到威胁 (周涛 等, 2010)。

兰科植物被认为是被子植物中高度适应虫媒传粉而具有非常特殊的花部结构的类群, 如雄蕊与雌蕊融合成蕊柱、花粉聚成花粉块以及花瓣特化为各种形状的唇瓣等 (Nilsson, 1992; Schiestl & Schlüter, 2009)。目前有关白及生殖生物学的研究相对较少。Sugiura (1995) 对日本神户地区白及的传粉进行观察发现, 经常造访白及花的 26 种昆虫中 7 种具刺昆虫为有效造访者, 雄性蜜蜂 *Tetralonia nipponensis* Perez 是最有效的造访者。Chung 和 Chung (2005) 对韩国全罗南道海南郡内陆白及种群和海滨种群的自然结实率进行比较发现, 前者 (13.3%) 高于后者 (1.6%), 推测其原因是内陆有传粉昆虫意大利蜜蜂, 而海滨没有传粉昆虫。近年来, 国内针对白及进行了大量研究, 但多集中在药理 (Qian et al., 2003)、有效成分 (Wang et al., 2006)、种子非共生萌发 (张燕 等, 2009) 以及组织培养 (袁宁 等, 2009) 等方面。据此, 作者通过对浙江省天目山国家级自然保护区内的野生白及居群进行定点观察, 并运用授粉特性分析、杂交指数估算、人工控制授粉试验等方法对其花部特征和繁育系统进行了研究, 旨在为该物种的资源保护和利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点和材料

野外观测在浙江省天目山国家级自然保护区 (30°18'30" ~ 30°24'55"N, 119°23'47" ~ 119°28'27"E) 内进行。该保护区地处中国东南沿海丘陵区的北缘, 属温暖湿润的季风气候, 为中亚热带向北亚热带过渡地带, 年平均气温 8.8 ~ 14.8 °C, 年降水量 1 390 ~ 1 870 mm, 无霜期 209 ~ 235 d (丁炳扬 等, 2009)。观测的野生白及居群分布于海拔 411 m 的阔叶混交林与针叶林相邻边缘的林下及岩石缝中, 主要伴生植物有三角枫、黄连木、青榨槭、四照花、藜芦、小花鸢尾、络石、侧柏、丝茅等。2010 年 4—5 月进行人工控制授粉试验。2011 年 4—5 月进行开花动态观察、花粉萌发和柱头可授性检测, 以及杂交指数的估算。

1.2 研究方法

1.2.1 开花物候和开花进程的观察

对居群内 211 株白及 (其中开花植株为 49 株) 进行开花物候观察。观察并记录居群内第 1 朵花至最后 1 朵花开放期间居群水平、单株水平、单花水平的开花进程。在自然条件下对即将开放的 30 朵花蕾挂牌, 连续数天定位观察并记录花朵个体水平的开放进程, 直至花瓣脱落。

1.2.2 花部综合特征的观察

随机选取当天开放的花 30 朵, 用游标卡尺测量苞片、萼片、花瓣、唇瓣、蕊柱、子房的大小, 并在解剖镜 (Olympus SZ61) 下观察花部微形态结构。取新鲜花朵的花粉块, 2.5%戊二醛和 1%锇

酸双固定, $0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液冲洗, 乙醇梯度脱水, 乙酸异戊酯置换, CO_2 临界点干燥, 粘样并喷金后置于扫描电镜 (Philips XL30 ESEM) 下观察花粉粒的形态特征。

1.2.3 花粉活力和柱头可授性的检测

采用离体萌发法 (Hee et al., 2007) 检测不同开花时期花粉的活力。取开花前 1 d 至开花后 9 d 的花朵, 将花粉块接种在改良 Knops 培养基 ($100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_3\text{BO}_3$, $300 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$, $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{KNO}_3$, 5% 蔗糖, 0.7% 琼脂) 上 28°C 培养 2 d。用解剖针将培养后的花粉块移至载玻片并散开, 1% 醋酸洋红染色, 光学显微镜 (Olympus CX41) 下观察花粉萌发情况。每份样品随机观察 5 个视野, 以花粉管长度大于花粉粒直径视为花粉萌发 (孙春青 等, 2009), 重复 3 次。萌发率 (%) = 萌发的花粉粒数/花粉粒总数 $\times 100$ 。

采用联苯胺—过氧化氢法 (Dafni, 1992) 检测不同开花时期柱头的可授性。取开花前 1 d 至开花后 9 d 的花朵, 在凹面载玻片中加入体积比为 1% 联苯胺: 3% 过氧化氢: 水 = 4: 11: 22 的反应液, 将柱头浸入其中, 观察柱头周围是否呈现蓝色并产生大量气泡。

1.2.4 杂交指数 (Out-crossing index, OCI) 的估算

按照 Dafni (1992) 的标准, 通过花序直径、性器官空间位置与成熟情况等评判繁育系统类型。OCI = 0 为闭花受精; OCI = 1 为专性自交; OCI = 2 为兼性自交; OCI = 3 为自交亲和, 有时需要传粉者; OCI = 4 为异交为主, 部分自交亲和, 且需要传粉者。

1.2.5 人工控制授粉试验

随机选取花朵分 6 个处理进行人工控制授粉试验 (表 2)。自然对照采用 76 朵花, 其余每处理 30 朵花。套袋用自制 $6 \text{ cm} \times 8 \text{ cm}$ 硫酸纸袋将单花套住。人工授粉后可剪除萼片和花瓣, 套硫酸纸袋或改用锡箔纸包覆柱头 (蕊柱顶端)。开花后 1 周将纸袋或锡箔纸拆除。1 个月后统计结实情况, 结实率 (%) = 果实数/花数 $\times 100$ 。

2 结果与分析

2.1 开花物候和开花进程

2.1.1 开花物候

2011 年, 观测点的白及野生居群花期为 4 月中旬至 5 月下旬。4 月 15 日该居群的第 1 朵花开放, 5 月 28 日居群内所有花朵完全凋谢, 群体花期约 44 d。4 月 29 日达到盛花期, 5 月 10 日盛花期结束, 群体盛花期 12 d 左右。5 月 2 日单日开花最多 (95 朵), 占总开花数 (184 朵) 的 51.63%。开花个体数在整个花期内近似于正态型分布。在个体水平上, 白及单株花期持续 11 ~ 27 d, 与单株的花数成正比。单花花期持续 6 ~ 8 d, 平均 7.13 d。

2.1.2 开花进程

白及花序于 11—12 月开始形成, 翌年 3 月底至 4 月初突出叶片包围。此时, 单花间距小, 花序被浅绿色的苞片所包裹, 呈闭合状态, 花序轴浅绿色 (图 1, A)。随着个体生长, 花序轴伸长, 呈现紫色。同时, 单花间距增大, 花朵逐渐长大并长于苞片, 苞片渐显浅紫或紫色。在此过程中, 由于花朵生长所施加的压力, 苞片先端开始翘起, 随后与花朵分离, 最终在花朵开放前脱落 (图 1, B、C)。花序自下而上依次开放。单花开放过程中, 由于唇瓣生长所施加的压力, 萼片和花瓣逐渐张开。中萼片上扬, 左右两侧花瓣水平伸展, 位于唇瓣左右两侧的萼片也展开 (图 1, C、D)。从萼片和花瓣开始打开到伸展成最大冠幅需要 1 ~ 2 d。花序亦自下而上逐渐枯萎。花朵枯萎时, 唇瓣先端开始变成褐色, 萼片和花瓣由伸展状态转为下垂, 色泽逐渐黯淡直至完全枯萎, 失去吸引传粉者的能

力 (图 1, E、F)。已授粉的花比未授粉花提前枯萎。

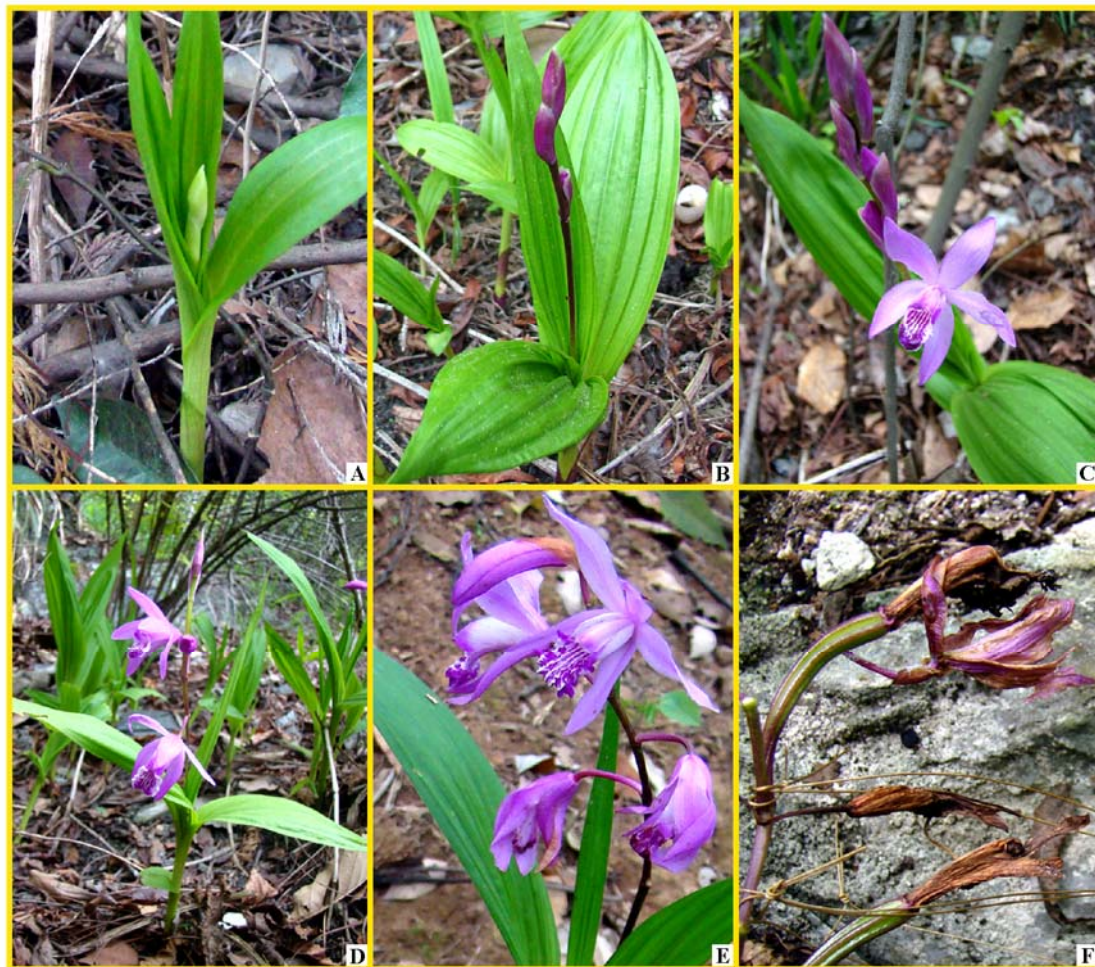


图 1 白及的开花动态

A: 花序抽出; B: 花序伸长; C、D: 花序自下而上依次开放; E: 花序自下而上逐渐枯萎; F: 已授粉和未授粉花朵完全凋谢。

Fig. 1 Flowering dynamics of *Bletilla striata*

A: Inflorescence sprouted from leaves; B: Protruding inflorescence; C, D: Flowering in turn from bottom to top;

E: Flowers began to wither in turn from bottom to top; F: Pollinated and unpollinated flowers withered.

2.2 花部综合特征

白及总状花序顶生, 具 3~11 朵花, 无分枝 (图 1, B~E)。花序轴长 9.7~27.2 cm, 或多或少呈“之”字形曲折 (图 1, D~F)。苞片长圆状披针形, 长约 18.94 mm, 浅紫或紫色 (图 1, A~C)。花大, 紫红色。中萼片与唇瓣对生, 2 枚花瓣位于中萼片两侧, 2 枚侧萼片位于唇瓣两侧。萼片和花瓣狭长圆形, 浅紫色, 先端急尖且颜色稍深。花瓣长 31.86 mm, 宽 7.05 mm, 较萼片宽大。中萼片 (长 30.11 mm, 宽 6.99 mm) 较侧萼片 (长 25.81 mm, 宽 6.41 mm) 宽大 (图 2, A)。唇瓣贴生于蕊柱基部, 倒卵状椭圆形, 长约 25.77 mm, 白色, 具紫色脉, 先端深紫色。唇瓣中部以上常明显 3 裂, 中裂片先端内凹, 边缘具波状齿, 侧裂片直立合抱, 部分包覆蕊柱。唇盘上从基部至中裂片近顶部具 5 条纵脊状褶片, 褶片在中裂片以上呈现波状 (图 2, B)。蕊柱与唇瓣对生, 细长, 约 20.95 mm, 具狭翅, 无蕊柱足, 稍弓曲, 顶端中部略凹, 两侧具波状齿或顶端均为波状齿。蕊柱顶端为

药床, 上着花药 1 枚 (图 2, C)。花药帽状, 内屈或近于悬垂 (图 2, D)。药帽透明, 具 4 个花粉



图 2 白及的花部特征

A: 开放的花朵 (a: 中萼片; b: 侧萼片; c: 花瓣; d: 唇瓣; e: 蕊柱); B: 唇瓣; C: 蕊柱; D: 花药 (f) 和柱头 (g);
E、F: 花药 (h: 药帽; i: 花粉团); G、H: 花粉团; I: 四合花粉和粘性物质; J: 花粉粒;
K: 两个花药和被压变形的柱头; L: 畸形柱头。

Fig. 2 Floral syndrome of *Bletilla striata*

A: Flowers in full bloom (a: Dorsal sepal; b: Lateral sepal; c: Petal; d: Labellum; e: Gynandrium); B: Labellum;
C: Gynandrium; D: Anther (f) and stigma (g); E, F: Anther (h: Anther cap; i: Massulae); G, H: Massulae;
I: Tetrads and stickum; J: Pollen grain; K: Two anthers and deformed stigma;
L: Malformed stigma.

团，每 2 个花粉团对生成 2 对（图 2，E、F）。花粉团镰刀状，粒粉质（图 2，G、H），由四合花粉松散地集合在一起，结构较均匀一致（图 2，I）。单个花粉粒近似椭圆形，在四合花粉内单个花粉粒之间相邻边缘具棱，表面不平整，无特征纹饰（图 2，J）。四合花粉之间及单个花粉粒之间具少量粘性物（图 2，I）。柱头位于花药之下，笑口状，略透明，成熟时表面具晶莹的粘性物质（图 2，D）。子房下位，长约 19.50 mm。

在整个居群中发现其中 1 朵花具有 2 个花药，两花药近似并排而生，柱头上部被花药挤压破裂（图 2，K）。此外，还发现 3 朵花柱头畸形（图 2，L）。

2.3 花粉活力与柱头可授性

以花粉离体萌发率代表花粉活力（表 1）。在即将开放的花蕾期，白及花粉已具有一定活力，开花前 1 天的花粉活力为 83.77%，开花当天高达 97.47%，开花第 2~3 天保持在 95%以上。随后逐渐下降，在单花花期结束时，花粉依然具有部分活力。

白及柱头在开花前 1 天已具可授性，开花当天至第 3 天具有强可授性。从开花第 4 天起，柱头可授性减弱，至开花第 7 天时，柱头颜色变黑，失去粘性，不再具有可授性。

2.4 杂交指数（OCI）的估算

根据 Dafni（1992）的标准，白及花序和花朵直径均大于 6 mm，记为 3；该物种属两性花，花粉成熟时由粘性物质聚结成团，无法散落至柱头，开花时花药高于柱头且存在隔离，两者无法接触，记为 1；花粉和柱头同步成熟，记为 0。据此，白及的杂交指数为 4，其繁育系统为异交为主，部分自交亲和，需要传粉者。

2.5 人工控制授粉试验结果

未成功授粉的花朵，子房自顶端开始变成褐色，逐渐枯萎脱落。授粉成功的花朵，子房在授粉后约 1 周时开始膨大。1 个月后根据子房膨大情况统计各处理的结实情况。

从表 2 可以看出，无论去雄与否，套袋、不进行人工授粉的花朵均未结实，说明白及不存在自花授粉机制，也无法进行无融合生殖，必须依靠传粉媒介才能完成传粉受精过程。

表 1 白及的花粉活力与柱头可授性
Table 1 Pollen viability and stigma receptivity of *Bletilla striata*

| 开花天数/d Days of flowering | 花粉活力/% Pollen viability | 柱头可授性 Stigma receptivity |
|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|
| 0 | 83.77 ± 3.46 c | + |
| 1 | 97.47 ± 1.29 a | ++ |
| 2 | 96.83 ± 1.46 a | ++ |
| 3 | 95.87 ± 0.93 a | ++ |
| 4 | 88.33 ± 2.06 b | + |
| 5 | 71.72 ± 0.78 d | + |
| 6 | 52.40 ± 0.97 e | + |
| 7 | 24.17 ± 1.31 f | - |
| 8 | 17.43 ± 1.65 g | - |
| 9 | 0 h | - |

注：数据为平均值±标准差，不同小写字母表示 5%水平差异显著；++：具有强可授性；+：具有可授性；-：不具可授性。

Note: Data are mean ± SD, different lowercase letters mean significant difference at 5% level; ++ means high stigma receptivity; + means normal stigma receptivity; - means no stigma receptivity.

表 2 白及人工控制授粉结实情况
Table 2 Fruit sets of *Bletilla striata* under six different pollination treatments

| 处理方式 Treatment | 处理花数 Number of flowers | 结实数 Number of fruits | 结实率/% Fruit set |
|---|---------------------------|-------------------------|--------------------|
| 不去雄，不套袋，自然授粉 Unemasculation, unbagged, open pollination | 76 | 4 | 5.26 |
| 不去雄，套袋，自然自花授粉 Unemasculation, bagged, free self-pollination | 30 | 0 | 0 |
| 去雄，套袋，不授粉 Emasculation, bagged, no pollination | 30 | 0 | 0 |
| 人工自花授粉 Manual self-pollination | 30 | 28 | 93.33 |
| 人工同株异花授粉 Manual goitonogamy | 30 | 27 | 90.00 |
| 人工异株授粉 Manual cross-pollination | 30 | 28 | 93.33 |

此外, 人工进行的自花授粉、同株异花授粉和异株授粉均能结实, 结实率分别为 93.33%、90.00% 和 93.33%, 人工自交授粉与异交授粉结实率相当。自然状态下白及的结实率仅为 5.26%, 明显低于人工授粉的结实率, 说明白及野外群体存在一定的传粉限制。

3 讨论

大多数兰科植物依靠昆虫传粉 (Schiestl et al., 1999, 2003; Ayasse et al., 2011)。白及花朵为鲜艳的紫红色, 花冠较大, 呈总状花序, 高出叶片, 居群中很多花序同时开放, 中萼片平展, 吸引传粉者到访并为其提供着陆的平台。蕊柱与唇瓣中萼片对生, 唇瓣侧萼片直立合抱蕊柱, 花药和柱头依次位于蕊柱顶端, 花粉块具粘性, 柱头面朝下, 有利昆虫进入其内, 将花粉块粘附于身上及授于柱头表面。白及单花寿命 6~8 d, 花序寿命 11~27 d, 单花开放的不同步使花序具有较长的花期, 单株不同步开放使居群有更长的花期, 使其能在较长的时间内完成传粉受精。Huda 和 Wilcock (2011) 对包括白及在内的多种兰花观察发现, 授粉或花粉块被带走后花朵迅速凋亡。本研究也发现已授粉的花比未授粉花提前枯萎, 这种生殖策略可减少营养消耗保障果实和种子的发育, 同时间接促使传粉者访问未授粉的花以获得更高的授粉成功率。

根据 Danfi (1992) 的标准进行杂交指数估算, 判断白及的繁育系统为异交为主, 部分自交亲和, 需要传粉者。白及花粉活力和柱头可授性在开花 3 d 内同步持续较强, 但在花朵开放的整个过程中花药始终高于柱头, 而且花粉由粘性物质聚结成团无法散落至柱头, 因此自然条件下的单花自交受到限制。人工控制授粉试验结果证实, 白及不能进行自然的自花授粉, 也不存在无融合生殖, 需要传粉者才能完成授粉受精。人工自交和异交结实率均在 90% 以上。Huda 和 Wilcock (2011) 对包括白及在内的多种兰花进行结实率统计获得了相似的结果, 但发现自交和异交的果实大小存在差异从而影响种子产量, 由此认为单凭结实率不足以判断其自交亲和性。本试验中获得的自交和异交果实大小无显著差异, 但在后续的种子萌发中发现, 自交结实种子的萌发率 (43.22%) 低于异交结实种子 (56.37%), 据此判断白及为部分自交亲和。白及的自然结实率仅为 5.26%, 远低于人工授粉的结实率, 说明白及野外群体存在一定的传粉限制。有效的传粉以大量的花粉、有效的传媒和处于可授期的柱头为前提 (黄双全和郭友好, 2000)。白及的花粉活力和柱头可授性均不存在问题。花粉成熟时由粘性物质聚结成团无法散粉, 以及缺乏有效的传粉媒介可能是白及自然结实率低的主要原因, 也是导致该物种濒危在生殖方面的主要原因之一。

环境因子如光照、温度、阴雨以及风等影响访花昆虫的活动, 进而影响植物的传粉和繁殖。本研究地区的白及花期正值浙江的多雨季节, 持续的阴雨限制了传粉昆虫的活动, 从而间接影响了其传粉成功。气候的变化及环境的破坏 (如蜜源缺失) 可能导致某地区访花昆虫减少或缺失。因此, 对于白及的保护而言, 不仅要对其野生资源进行保护, 同时, 还应保证其传粉昆虫的生境。

References

- Ayasse M, Stökl J, Francke W. 2011. Chemical ecology and pollinator-driven speciation in sexually deceptive orchids. *Phytochemistry*, 72 (13): 1667 - 1677.
- Chen Xin-qin, Ji Zhan-he. 1997. The orchids of China. Beijing: China Forestry Publishing House: 196. (in Chinese)
- 陈心启, 吉占和. 1997. 中国兰花全书. 北京: 中国林业出版社: 196.
- Chen Xin-qin, Ji Zhan-he, Lang Kai-yong, Zhu Guang-hua. 1999. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. Vol. 18. Beijing: Science Press: 50. (in Chinese)
- 陈心启, 吉占和, 郎楷永, 朱光华. 1999. 中国植物志. 18 卷. 北京: 科学出版社: 50.

- Chung M Y, Chung M G. 2005. Pollination biology and breeding systems in the terrestrial orchid *Bletilla striata*. *Plant Systematics and Evolution*, 252: 1 – 9.
- Dafni A. 1992. *Pollination ecology: A practical approach*. New York: Oxford University Press.
- Ding Bing-yang, Li Gen-you, Fu Cheng-xin, Yang Shu-zhen. 2009. *Flora of Tianmushan*. Vol. 1. Hangzhou: Zhejiang University Press. (in Chinese)
- 丁炳扬, 李根有, 傅承新, 杨淑贞. 2009. 天目山植物志. 1 卷. 杭州: 浙江大学出版社.
- Hee K H, Loh C S, Yeoh H H. 2007. Early in vitro flowering and seed production in culture in *Dendrobium* Chao Praya Smile (Orchidaceae). *Plant Cell Reports*, 26 (12): 2055 – 2062.
- Huang Shuang-quan, Guo You-hao. 2000. Progresses on pollination biology. *Chinese Science Bulletin*, 45 (3): 225 – 237. (in Chinese)
- 黄双全, 郭友好. 2000. 传粉生物学的研究进展. *科学通报*, 45 (3): 225 – 237.
- Huda M K, Wilcock C C. 2012. Rapid floral senescence following male function and breeding systems of some tropical orchids. *Plant Biology*, 14 (2): 278 – 284.
- Lu Jun-bo, Liu Ya-hui, Yang Yong-hong, Sun Le-le, Xia Xiang, Zhou Min, Huang Chun-qiu. 2011. The analysis of *Bletilla* Rchb. f. research development review from literatures in China. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 26 (2): 288 – 292. (in Chinese)
- 陆峻波, 刘亚辉, 杨永红, 孙乐乐, 夏翔, 周敏, 黄春球. 2011. 从文献分析看我国白芨研究进展. *云南农业大学学报*, 26 (2): 288 – 292.
- Qian J, Vossoughi D, Woitaschek D, Oppermann E, Bechstein W O, Li W Y, Feng G S, Vog T. 2003. Combined transarterial chemoembolization and arterial administration of *Bletilla striata* in treatment of liver tumor in rats. *World Journal of Gastroenterology*, 9 (12): 2676 – 2680.
- Nilsson L A. 1992. Orchid pollination biology. *Trends in Ecology Evolution*, 7 (8): 255 – 259.
- Schiestl F P, Ayasse M, Paulus H F, Lfstedt C, Hansson B S, Ibarra F, Francke W. 1999. Orchid pollination by sexual swindle. *Nature*, 399: 421 – 422.
- Schiestl F P, Peakall R, Mant J G, Ibarra F, Schulz C, Stephan F, Francke W. 2003. The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system. *Science*, 302: 437 – 438.
- Schiestl F P, Schlüter P M. 2009. Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids. *Annual Review of Entomology*, 54: 425 – 426.
- Sugiura N. 1995. The pollination ecology of *Bletilla striata* (Orchidaceae). *Ecological Research*, 10 (2): 171 – 177.
- Sun Chun-qing, Chen Fa-di, Fang Wei-min, Liu Zhao-lei, Hou Xi-lin, Teng Nian-jun. 2009. Investigation on the factors leading to infertility in the cross between *Dendranthema lavandulifolium* and *D. grandiflorum* ‘Jinling Huangyu’. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (9): 1333 – 1338. (in Chinese)
- 孙春青, 陈发棣, 房伟民, 刘兆磊, 侯喜林, 滕年军. 2009. 甘菊与栽培菊‘金陵黄玉’种间杂交失败的原因. *园艺学报*, 36 (9): 1333 – 1338.
- Wang C, Sun J, Luo Y, Xue W, Diao H, Dong L, Chen J, Zhang J. 2006. A polysaccharide isolated from the medicinal herb *Bletilla striata* induces endothelial cells proliferation and vascular endothelial growth factor expression *in vitro*. *Biotechnology Letters*, 28 (8): 539 – 543.
- Wang Xiao-min, Wu Ming-kai, Luo Xiao-qing. 2011. Present situation and prospect of *Bletilla striata*. *Guizhou Agricultural Sciences*, 39 (3): 42 – 45. (in Chinese)
- 王晓敏, 吴明开, 罗晓青. 2011. 珍稀药用兰科植物白芨的研究现状与展望. *贵州农业科学*, 39 (3): 42 – 45.
- Yuan Ning, He Jun-rong, He Rui, Li Ping, Ye Lan-xiang, Wang Hai-e, Zhuo Bi-ping. 2009. Tissue culture and rapid propagation of *Bletilla striata*. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 22 (3): 781 – 785. (in Chinese)
- 袁宁, 何俊蓉, 何锐, 李萍, 叶兰香, 王海娥, 卓碧萍. 2009. 白芨组培快繁育苗技术研究. *西南农业学报*, 22 (3): 781 – 785.
- Zhang Yan, Li Bin, Li Si-feng. 2009. Seed germination and seedling morphogenesis of *Bletilla striata* under the different culture medium. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 29 (8): 1584 – 1589. (in Chinese)
- 张燕, 黎斌, 李思锋. 2009. 不同培养基上白芨的种子萌发与幼苗形态发生. *西北植物学报*, 29 (8): 1584 – 1589.
- Zhou Tao, Jiang Wei-ke, Li Ling, Wei Sheng-hua. 2010. Wild resource investigation and market using evaluation of *Bletilla striata* in Guizhou. *Journal of Guiyang College of Traditional Chinese Medicine*, 32 (6): 28 – 30. (in Chinese)
- 周涛, 江维克, 李玲, 魏升华. 2010. 贵州野生白芨资源调查和市场利用评价. *贵阳中医学院学报*, 32 (6): 28 – 30.