

杓兰属植物的开花和结实动态

郑桂灵¹, 李 鹏^{1,*}, 台永东², 安德军², 寇 勇², 罗毅波³

(1. 西南科技大学生命科学与工程学院, 绵阳 621010; 2. 四川省黄龙国家级风景名胜区管理局, 四川黄龙 624000;
3. 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093)

摘要: 作为被子植物中最进化的类群, 兰科植物的开花和结实动态对制定其保护策略具有重要意义。利用 2003—2007 年的数据, 对分布于四川黄龙寺自然保护区的 5 种杓兰的种群开花和结实动态进行了分析。结果表明所研究的所有杓兰种类均是自交亲和物种, 但在自然条件下都必须依赖传粉媒介才能成功结实。尽管不同种类的杓兰植物具有不同的开花时间, 但统计分析表明杓兰属植物的开花早晚与其结实率之间相关性并不显著, 这可能因为不同的杓兰具有不同的传粉系统而导致的。而杓兰属植物的花期长短与结实率之间却呈显著的负相关, 这可能是与杓兰属植物具有典型的欺骗性传粉系统相关的。另外, 除绿花杓兰外, 其他 4 种杓兰 2003 年的结实率明显高于 2004—2007 年间的结实率。而 2003 年一个突出的事件即是发生了 SARS 导致游客人数显著减少, 暗示了人为活动对杓兰属植物成功结实具有比较大的影响。

关键词: 开花时间; 花期长短; 黄龙; 杓兰; 保护

Flowering and fruit set dynamics in *Cypripedium*

ZHENG Guiling¹, LI Peng^{1,*}, TAI Yongdong², AN Dejun², KOU Yong², LUO Yibo³

1 School of Life Sciences and Engineering, Southwest University of Science and Technology, Mianyang 621010, Sichuan, China

2 Huanglong Administration of National Scenic Spot, Huanglong 624000, Sichuan, China

3 State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100093, China

Abstract: The dynamics of flowering and fruit set of five *Cypripedium* species was evaluated during 2003—2007 in Huanglong Nature Reserve, Sichuan. Examination of the breeding system suggests that flowers of *Cypripedium* are self-compatible but need pollen vectors for successful reproduction. No significant relations were detected between flowering time and fruit set in five *Cypripedium* species, which may be caused by that different *Cypripedium* species having different pollination systems. However, fruit sets depend negatively on the flowering duration in population level, which is relative to the learning ability of its pollinators in *Cypripedium* with typical deceptive pollination systems. In addition, fruit sets in 2004—2007 were significantly higher than those in 2003 in all *Cypripedium* species except *C. henryi*, thus pointing to the possibility that human disturbance had an effect on the level of fruit set because there were few visitors in 2003 due to SARS.

Key Words: Flowering time; flowering duration; Huanglong; *Cypripedium*; conservation

全世界所有野生兰科植物均被列入《野生动植物濒危物种国际贸易公约》的保护范围, 占该公约中应保护植物的 90% 以上, 是植物保护中的“旗舰”类群^[1]。作为被子植物中最进化的类群, 绝大多数兰科植物异花授粉。兰科植物的结构也与昆虫传粉高度适应, 并与传粉昆虫构成了相互作用、相互依赖的密切关系^[2]。因此, 作为高等植物生活史中的最重要组成部分, 开花和结实在兰科植物中就显得尤其重要。保证足够的开花

基金项目: 国家自然科学基金青年基金资助项目(30900183); 国防重点学科实验室重点培育资助项目(07XJGZB17); 西南科技大学博士基金资助项目(08zx7106)

收稿日期: 2009-04-30; 修订日期: 2009-07-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: pengleap@yahoo.com.cn

数量就成为兰科植物吸引传粉昆虫的重要机制^[3],而其结实率的影响因素也变得更加复杂多样。除受资源限制外,传粉者限制成为影响兰科植物成功结实的重要因子^[3],而传粉环境的变化也将促使兰科植物采取相应的繁殖策略。比如分布于云南西部的疣花三角兰开花时,当地的生态条件十分恶劣,与之相应的是,疣花三角兰(*Trias verrucosa*)放弃了有性生殖,而只进行克隆生殖^[4]。尽管国内外在利用种群数量动态分析,为制定植物濒危物种保护策略和措施提供依据方面已有许多报告^[5-7],但中国兰科植物种群的开花和结实动态却少有报道,利用种群数量动态分析以阐明兰科植物成功结实的影响因素以制定保护策略也少有先例^[8]。

杓兰属 *Cypripedium* L. 隶属于杓兰亚科 Cypripedioideae,是兰科植物中比较原始的类群,全世界约有 50 种,分布于东亚、北美、欧洲等温带地区和亚热带山地^[2,9]。中国是杓兰属植物的分布中心,有 30 多种^[9-10]。刘仲健等^[8]对中国特有物种长瓣杓兰(*Cypripedium lentiginosum*)的种群数量动态进行了预测,并探讨了与其生殖行为的相关性。但目前尚没有与杓兰属植物的成功繁殖直接相关的开花和结实动态方面的研究。位于横断山区的四川黄龙寺自然保护区拥有 10 种杓兰属植物,而且这一保护区还是一著名的风景区,游客人数众多。2003—2007 年,对分布于黄龙寺自然保护区的 5 种数量较多杓兰的种群开花和结实动态进行了统计和分析,探讨随着传粉环境的变化,不同杓兰的结实率影响因素以及种间的差异,特别是 2003 年由于 SARS 的爆发,游客人数骤减是否会对杓兰的成功结实产生影响,为更好的保护和有效利用这一珍贵的植物资源提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究地点位于四川省黄龙寺自然保护区内,该保护区地处四川省北部松潘县境内,地处青藏高原东部,是青藏高原向四川盆地陡跌的两大地貌单元的一部分。该保护区由黄龙沟、丹云峡、雪山梁、牟尼沟和红心岩共 5 个景区组成,本研究主要在杓兰属植物最多的黄龙沟和丹云峡内进行。黄龙沟长约 3.6 km,海拔在 3000—3800 m 之间,丹云峡长 18.5 km,海拔在 1000—2300 m 之间,主要植被类型有亚热带常绿与落叶阔叶混交林、针叶阔叶混交林、亚高山针叶林、高山灌丛草甸等。

1.2 研究材料

黄龙寺自然保护区内共有杓兰属植物 10 种,数量差别很多,有的上万株,有的仅仅几株。本研究对数量较多的 5 种杓兰的繁育系统进行了检测,即分布于黄龙沟的黄花杓兰 *Cypripedium flavum*、西藏杓兰 *C. tibeticum* 和无苞杓兰 *C. bardolphianum* 以及分布于丹云峡的离萼杓兰 *C. plectrochilum* 和绿花杓兰 *C. henryi*,并于 2003—2007 年对它们的开花物候和结实率进行了统计和分析。

1.3 繁育系统检测

为了检测杓兰属植物的繁育系统,在兰科植物花期设立如下几种处理进行人工授粉实验(各处理株数及花数见结果部分列表)。每年兰花结实季节,记录每种杓兰的各处理植株结实率。①自发的自花受精:开花前摘除唇瓣、不去雄,检测是否需要传粉者才能结实,即是否存在自花授粉现象。②异株异花传粉:去唇瓣、去雄,用间隔至少 5 m 以外的不同植株的花粉进行异花传粉,检测杂交是否亲和。③自花授粉:去唇瓣、去雄,将同一植株上的花粉授到柱头上,检测自交是否亲和。

1.4 开花物候监测

开花物候测定分为两个水平,一是居群水平:2003—2007 年间,在杓兰的开花季节,记录每一种杓兰的第一朵花和最后一朵花开的时间。二是个体水平:在居群中分别随机选取 10 株植物未开放的花序进行标记,在开花季每天进行检查,记录开花和枯萎的日期。判断一朵花开放的标准是背向花瓣扬起,访问者可以进入,而判断一朵花枯萎根据其观察者来说不再具有视觉吸引力(如花被失色)或唇瓣被草食性动物破坏,失去其完成传粉过程的角色。如果恶劣天气影响当天的收集,那么将前后 2 d 的数据的中间值作为当天的数据。

1.5 自然结实率监测和分析

在每年杓兰属结实季节,对每种杓兰的自然结实率进行统计。利用 SPSS13.0 软件对每种杓兰年际间的

结实率变化和不同杓兰物种之间的结实率进行了比较分析。

1.6 游客数量对杓兰属植物结实率的影响

因 SARS 的影响,2003 年黄龙自然保护区游客数量极少,而 2004—2007 年间游客数量猛增。为探讨影响杓兰属植物结实率的人为因素,利用 SPSS13.0 软件对每种杓兰年际间的结实率变化和游客数量之间的相关性进行了分析。

2 结果与分析

2.1 杓兰属植物的繁育系统

对 5 种数量较多的杓兰的繁育系统检测(表 1)表明,所有杓兰摘除唇瓣后结实率都是零,而异交授粉和自交授粉都可结实,但不同的杓兰结实率不一。其中黄花杓兰和西藏杓兰自交授粉和异交授粉的结实率可高达 100%,其他杓兰异交授粉结实率在 60% 以上,自交授粉的结实率都在 50% 以上。

表 1 5 种杓兰属植物的繁育系统

Table 1 Breeding systems of five *Cypripedium* species

处理 Treatments		异交授粉 Cross-pollination	自交授粉 Self-pollination	摘除唇瓣 Labellum removed
离萼杓兰 <i>C. plectrochilum</i>	花数 Flowers	10	10	10
	结实率 Fruit set/%	90	80	0
绿花杓兰 <i>C. henryi</i>	花数 Flowers	10	10	10
	结实率 Fruit set/%	60	50	0
无苞杓兰 <i>C. bardolphianum</i>	花数 Flowers	23	18	10
	结实率 Fruit set/%	74	66.7	0
西藏杓兰 <i>C. tibeticum</i>	花数 Flowers	10	10	10
	结实率 Fruit set/%	100	100	0
黄花杓兰 <i>C. flavum</i>	花数 Flowers	10	10	10
	结实率 Fruit set/%	100	100	0

2.2 杓兰属植物的开花物候

个体水平上,离萼杓兰花期持续 6—16d,平均花期 10.9d($n=10$, s. d. =4.518d)。绿花杓兰花期持续 10—16d,平均花期 12.1d($n=10$, s. d. =2.688d)。西藏杓兰花期持续 19—30d,平均(22.944 ± 2.818)d($n=10$)。黄花杓兰花期持续 20—30d,平均(21.96 ± 2.736)d($n=10$)。无苞杓兰花期持续 22—25d,平均(23.923 ± 0.828)d($n=10$)。

从居群水平上看,杓兰属植物的花期变化较大。花期最长的是西藏杓兰和黄花杓兰,可达 43—47d;花期最短的是离萼杓兰,只有 23—25d。但每种杓兰的花期持续时间较为固定,前后不超过 5d,而且每年的首花日期和末花日期差别不大(表 2)。

表 2 5 种杓兰属植物 2004—2007 年间的开花时间

Table 2 Flowering time of five *Cypripedium* species in 2004—2007

物种 Species	分布地点 Distributed sites	2004		2005		2006		2007	
		首花	末花	首花	末花	首花	末花	首花	末花
		First flower	Last flower	First flower	Last flower	First flower	Last flower	First flower	Last flower
离萼杓兰 <i>C. plectrochilum</i>	丹云峡	4.28	5.20	4.28	5.22	5.1	5.25	5.1	5.25
绿花杓兰 <i>C. henryi</i>	丹云峡	5.11	6.12	5.12	6.10	5.11	6.11	5.12	6.12
无苞杓兰 <i>C. bardolphianum</i>	黄龙沟	5.20	6.27	5.22	6.26	5.21	6.28	5.20	6.28
西藏杓兰 <i>C. tibeticum</i>	黄龙沟	5.26	7.12	5.29	7.11	5.27	7.12	5.27	7.13
黄花杓兰 <i>C. flavum</i>	黄龙沟	5.28	7.14	5.27	7.12	5.30	7.13	5.29	7.13

2.3 杓兰属植物的结实动态与分析

杓兰属植物中结实率最高的是离萼杓兰,结实率可达 38.7%—45.9% (表 3),平均为 $(40.62 \pm 2.68)\%$;其次为绿花杓兰,结实率也可达 17%—22.2% (表 3),平均为 $(19.28 \pm 1.89)\%$;西藏杓兰与无苞杓兰的结实率比较接近(表 3),分别为 9.57%—26.1%,平均为 $(14.53 \pm 6.0)\%$ 和 8.47%—26%,平均为 $(14.17 \pm 6.13)\%$;而黄花杓兰的结实率最低,只有 7.1%—13.1% (表 3),平均为 $(9.43 \pm 1.98)\%$ 。统计分析表明植物种与种之间的结实率差别较大(One-way ANOVA 分析, $F = 32.572, P = 0$)。但从图 1 可以看出,除了 2003 年外,2004—2007 年间各种杓兰的结实率并没有明显变化(One-way ANOVA 分析, $F = 0.007, P = 0.999$)。然而,除绿花杓兰外,其他 4 种杓兰 2003 年的结实率明显高于 2004—2007 年间的结实率(One-way ANOVA 分析, $F = 0.401, P = 0.805$)。

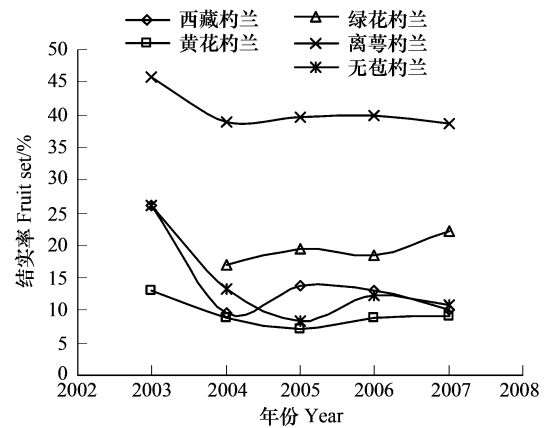


图 1 5 种杓兰属植物的结实率动态

Fig. 1 Fruit set dynamics of five *Cypripedium* species

表 3 5 种杓兰属植物 2003—2007 年间的结实率

Table 3 Fruit set ratio of five *Cypripedium* species in 2003—2007

物种 Species	2003		2004		2005		2006		2007	
	花数 Flowers	结实率% Fruit set	花数 Flowers	结实率% Fruit set	花数 Flowers	结实率% Fruit set	花数 Flowers	结实率% Fruit set	花数 Flowers	结实率% Fruit set
离萼杓兰 <i>C. plectrochilum</i>	1317	45.9	1369	38.9	1149	39.7	1280	39.9	1075	38.7
绿花杓兰 <i>C. henryi</i>	—	—	100	17	31	19.4	27	18.5	18	22.2
无苞杓兰 <i>C. bardolphianum</i>	393	26	554	13.2	484	8.47	510	12.4	595	10.8
西藏杓兰 <i>C. tibeticum</i>	92	26.1	564	9.57	710	13.8	600	13.0	588	10.2
黄花杓兰 <i>C. flavum</i>	1059	13.1	1991	8.99	2812	7.1	1800	8.78	2020	9.2

2.4 杓兰属植物开花与结实的相关性

花期长短与结实率:由图 2 可以看出,花期最短的离萼杓兰结实率最高,而花期最长的西藏杓兰和黄花杓兰,其结实率却是最低的。统计分析亦表明,这 5 种杓兰属植物的花期长短与结实率之间存在显著的负相关(Pearson 相关系数(Pearson correlation) $PC = -0.896, P = 0.04$)。

开花早晚与结实率:由图 2 可以看出,尽管开花最早的离萼杓兰和绿花杓兰的结实率在 5 种杓兰中是最高的,开花最晚的黄花杓兰的结实率是最低的,但开花较早的无苞杓兰的结实率却小于开花较晚的西藏杓兰的结实率。统计分析表明,这 5 种杓兰属植物的开花早晚与其结实率之间不存在显著的相关性($PC = -0.871, P = 0.055$)。

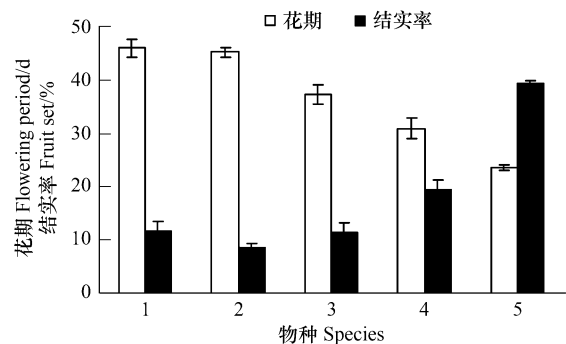


图 2 5 种杓兰属植物花期长短与结实率的相关性

Fig. 2 The relationship between flowering period and fruit set in five *Cypripedium* species

1: 西藏杓兰; 2: 黄花杓兰; 3: 无苞杓兰; 4: 绿花杓兰; 5: 离萼杓兰

2.5 游客数量与杓兰属植物结实率之间的相关性

据黄龙风景名胜区管理局统计,受 SARS 影响,2003 年游客人数仅有 754306 人,而 2004—2007 年分别达到 1367151 人,1391196 人,1501895 人及 1850000 人。利用 SPSS13.0 对 4 种杓兰的结实率与游客人数进行相关性分析,结果表明西藏杓兰结实率与游客人数之间呈显著的负相关($PC = -0.885$, $P = 0.046$);离萼杓兰结实率与游客人数之间也呈显著的负相关($PC = -0.902$, $P = 0.036$);无苞杓兰($PC = -0.852$, $P = 0.067$)和黄花杓兰($PC = -0.715$, $P = 0.175$)的结实率与游客人数之间也呈负相关关系,但并不显著。另外,将 2003 年杓兰属植物的结实率抛除在外,对包括绿花杓兰在内的 5 种杓兰的 2004—2007 年间的结实率与游客人数进行同样的分析,结果表明离萼杓兰($PC = -0.506$, $P = 0.494$)、无苞杓兰($PC = -0.078$, $P = 0.922$)和西藏杓兰($PC = -0.333$, $P = 0.667$)2004—2007 年间的结实率与游客人数之间呈现一种不显著的负相关关系,而绿花杓兰($PC = -0.897$, $P = 0.103$)和黄花杓兰($PC = 0.515$, $P = 0.487$)2004—2007 年间的结实率与游客人数之间则呈现一种不显著的正相关关系。

3 讨论与结论

繁育系统实验表明所研究的所有杓兰种类均是自交亲和物种,但在自然条件下都必须依赖传粉媒介才能成功结实(表 2),也就是说,杓兰属植物的结实率主要是受传粉者限制的。因此,影响传粉者数量多少及活动频率的因素即会影响到最终的结实率。

3.1 开花物候对传粉者及结实率的影响

开花植物的开花盛期是否与传粉者的活动时间相一致严重影响传粉者对开花植物的访问频率及效率^[3,11]。同样,兰科植物也不例外。一些温带兰科植物种类,在早春开花的个体比开花晚的个体授粉及结实比例高,例如 *Calypso bulbosa*^[12] 和 *Orchis morio*^[13]。但是,另一方面,有些兰科植物的开花高峰期与传粉者的活动高峰期是不一致的。例如 *Catasetum viridiflaccum* 的开花高峰期比传粉者活动高峰日晚 6 周,但早期开放的花的结实率却高于晚开放的花的结实率 3 倍^[14]。

尽管所研究的杓兰属植物不同种类开花时间存在着明显的早晚差异,但在“种”这一水平上,开花时间的早晚与结实率之间并没有显著的相关性。这可能是因为不同的杓兰物种具有不同的传粉系统。研究表明所研究的杓兰物种的传粉者都不相同,西藏杓兰是熊蜂蜂王^[15],黄花杓兰是熊蜂工蜂和丽蝇,无苞杓兰是果蝇,离萼杓兰和绿花杓兰是两种不同的隧蜂^[16-17]。作为不同类型的昆虫,其活动能力、传粉效率和多少是不同的,因此就无从比较具有不同传粉系统的杓兰种类的结实率与开花时间的关系。当然,对同一种杓兰而言,种群内植株的开花时间可能和其结实率之间存在着相关性。

然而,统计分析却表明杓兰属植物的花期长短与其结实率之间呈显著负相关关系(图 2)。作为典型的具欺骗性传粉系统的植物类群,这些杓兰属植物的结实率与其传粉昆虫的记忆能力肯定存在一定的相关性。花期越长,随着昆虫识别能力的提高,后开花的植株接受传粉昆虫访问的机率可能就越低。而集中在一起开花,传粉昆虫可能还不能识别这些无任何报酬的兰花,访问的可能性就越大;而花期越短,即是短时间内大量开花,对昆虫的吸引可能还存在着 mass flourishing 效应^[3],吸引的昆虫就越多。体现在最终的结实率上,即是结实率比花期长的同一属的无报酬植物高。

3.2 年际间变化对传粉者及结实率的影响

兰科植物结实率的年际间变化在不同的兰科植物种类中情形不同。一些兰科植物居群的结实年际间变化比较稳定,如 *Orchis mascula* 在 6a 里结实率在 4.8%—7.1% 之间^[18]。而同一属的 *O. morio* 的结实率 5a 变化于 4.3%—30.2% 之间^[13]。

对于杓兰属植物而言,从图 1 可以看出,除了 2003 年外,2004—2007 年间各种杓兰的开花时间和结实率并没有明显变化,这反映了当地的气候年际间变化并不强烈。然而,除绿花杓兰外,其他 4 种杓兰 2003 年的结实率明显高于 2004—2007 年间的结实率(图 1)。统计分析表明,不包含 2003 年数据的 5 种杓兰的年际间结实率与游客人数之间既有正相关,又有负相关,没有统一的规律。而包含 2003 年数据的杓兰属植物的年际

间结实率与游客人数之间均呈负相关。这说明 2003 年是一个特殊的年份,对杓兰属植物结实率的动态变化有着重要的影响。而 2003 年一个突出的事件即是发生了 SARS。由于 SARS 的影响,在 2003 年这些杓兰的开花季节,游客人数明显减少。2003 年全年游客人数仅有 70 多万人,而 2004—2007 年每年人数均超过了 130 万。随着游客人数减少,对传粉昆虫正常活动的影响也随之减少,也就不会对其结实有比较大的影响。虽然由于 2008 年汶川地震的影响,遗憾没有收集到 2008 年的结实率的情况,但 2003—2007 年的数据统计表明,人为活动对杓兰属植物成功结实具有比较大的影响。因此,为了更好的保护这些珍贵的杓兰属植物,在一定时间内限制游客数量,降低人为活动对杓兰属植物成功繁殖的影响是必要的。

References:

- [1] Luo Y B, Jia J S, Wang C L. A general review of the conservation status of Chinese orchids. *Biodiversity Science*, 2003, 11 (1): 70-77.
- [2] Dressler R L. *Phylogeny and classification of the orchid family*. Cambridge: Cambridge University Press, 1993.
- [3] Tremblay R L, Ackerman J D, Zimmerman J K, Calvo R N. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2005, 84: 1-54.
- [4] Liu Z J, Chen L J, Lei S P, Rao W H, Li L Q. The reproduction strategy of *Trias verrucosa* from China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(11): 4460-4468.
- [5] Fitter A H, Fitter R S R. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 2002, 296:1689-1691.
- [6] Wells T C E, Rothery P, Cox R, Bamford S. Flowering dynamics of *Orchis morio* L. and *Herminium monorchis* (L.) R. Br. at two sites in eastern England. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1998, 126: 39-48.
- [7] Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1998, 126: 27-38.
- [8] Liu Z J, Chen L J, Rao W H, Li L Q, Zhang Y T. Correlation between numeric dynamics and reproductive behaviour in *Cypripedium lentiginosum*. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(1): 111-121.
- [9] Cribb P. *The genus Cypripedium*. Portland: Timber Press, 1997.
- [10] Chen S C. *Cypripedium* // Lang K Y, Chen S C, Luo Y B, Zhu G H eds. *Florae Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 17, Beijing: Science Press, 1999: 20-52.
- [11] Pauw A. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). *American Journal of Botany*, 2006, 93: 917-926.
- [12] Ackerman J D. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (Orchidaceae): a food deception scheme. *Madrono*, 1981, 28: 101-110.
- [13] Nilsson L A. Anthecology of *Orchis morio* (Orchidaceae) at its outpost in the north Nova. *Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*, 1984, 3: 167-179.
- [14] Zimmerman J K, Roubik D K, Ackerman J D. Asynchronous phenologies of a neotropical orchid and its euglossine bee pollinators. *Ecology*, 1989, 70: 1192-1195.
- [15] Li P, Luo Y B, Bernhardt P, Yang X Q, Kou Y. Deceptive pollination of the lady's slipper *Cypripedium tibeticum* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2006, 262: 53-63.
- [16] Li P, Luo Y B, Bernhardt P, Kou Y, Perner H. Pollination of *Cypripedium plectrochilum* (Orchidaceae) by *Lasioglossum* spp. (Halictidae): the roles of generalist attractants vs. restrictive floral architecture. *Plant Biology*, 2008, 10(2): 220-230.
- [17] Li P, Luo Y B, Deng Y X, Kou Y. Pollination of the lady's slipper *Cypripedium henryi* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2008, 156: 491-499.
- [18] Nilsson L A. Anthecology of *Orchis mascula* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany*, 1983, 3: 157-179.

参考文献:

- [1] 罗毅波, 贾建生, 王春玲. 中国兰科植物保育的现状和展望. *生物多样性*, 2003, 11 (1): 70-77.
- [4] 刘仲健, 陈利君, 雷嗣鹏, 饶文辉, 李利强. 疣花三角兰 (*Trias verrucosa*) 的生殖策略. *生态学报*, 2007, 27(11): 4460-4468.
- [8] 刘仲健, 陈利君, 饶文辉, 李利强, 张玉婷. 长瓣杓兰 (*Cypripedium lentiginosum*) 种群数量动态与生殖行为的相关性. *生态学报*, 2008, 28(1): 11-121.
- [10] 陈心启. 杓兰属. 见: 郎楷永, 陈心启, 罗毅波, 朱光华 编著. *中国植物志* (第 17 卷). 北京: 科学出版社, 1999: 20-52.