

## 峨眉山13种野生兰科植物花粉形态特征

何利钦<sup>1</sup> 谷海燕<sup>1,2,3\*</sup>

(1. 四川省自然资源科学研究院, 成都 610015; 2. 野生植物四川省科技资源共享服务平台, 成都 610015; 3. 峨眉山生物多样性四川省野外科学观测研究站, 峨眉山 614203)

**摘要** 以峨眉山兰科(Orchidaceae)10属13种野生兰花的花粉为材料, 利用体式显微镜和扫描电镜观察比较花粉形态特征, 为兰科植物的孢粉学及分类研究提供试验依据。结果表明: 峨眉山13种野生兰科植物花粉形态呈现出丰富的多样性, 首次展示了槽舌兰属(*Holcoglossum*)、齿唇兰属(*Odontochilus*)、菱兰属(*Rhomboda*)3个属中物种的花粉形态特征。花粉团的性质(粒粉质、蜡质)、质地(颗粒状花粉团、可分离的花粉团、坚硬花粉团)、数量(2、4、8)、形态(似马蹄状、月牙形、倒卵形、球形、倒披针形、棒形等)及表面结构(光滑不平整、颗粒状、凹凸不平、条纹状、条片状等), 散粉单元(四合花粉、花粉小块、花粉团)及其外壁纹饰(穴状、细网状、纹孔状、粗网状、细孔状、光滑等)等特征在属间差别大, 而属内不同种花粉特征具有共同特性, 亦存在特异性, 虾脊兰属(*Calanthe*)4个物种在花粉团的表面结构和散粉单元的外壁纹饰方面具有明显差异。研究表明, 花粉形态特征是兰科植物亲缘关系较近的属间及属内物种鉴定的重要依据。峨眉山兰科植物分化强烈, 濒危及特有物种比例高, 应加大该区域兰科植物花粉特征的多样性研究。

**关键词** 野生兰科植物; 花粉团; 花粉小块; 四合花粉; 表面结构; 外壁纹饰; 峨眉山

中图分类号: S682.31 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2025.06.011

## Pollen Morphological Characteristics of 13 Wild Orchids in Mount Emei, China

HE Liqin<sup>1</sup> GU Haiyan<sup>1,2,3\*</sup>

(1. Sichuan Provincial Academy of Natural Resources Research, Chengdu 610015; 2. Wild Plant Sharing and Service Platform of Sichuan Province, Chengdu 610015; 3. Emeishan Biodiversity Observation and Research Station of Sichuan Province, Emeishan 614203)

**Abstract** In order to provide experimental basis for palynological and taxonomic studies of Orchidaceae, pollen morphological characteristics of 13 wild orchids from 10 genera in Mount Emei were investigated and compared by light microscopy and scanning electron microscopy. The results indicated the rich diversity of pollen morphology of wild orchids in Mount Emei, and the pollen morphology of species from three genera, *Holcoglossum*, *Odontochilus* and *Rhomboda* were demonstrated for the first time. The properties of pollinium (granular, waxy), texture (granular pollinium, separable pollinium, hard pollinium), number (2, 4, 8), morphology (e.g., horseshoe shaped, crescent-shaped, obovoid, spherical, oblanceolate, clavate, etc.), surface structure (smooth but uneven, granular, rough, stripy, laminated, etc.) of pollinia, as well as the pollen dispersal units (tetrahedral pollen, massulae, pollinium) and their exine ornamentation (foveolate, fine reticulate, pitted, coarse reticulate, fine punctate, smooth, etc.) varied greatly among genera, while the pollen morphological characteristics of different species within the same genus shared certain features, but there were also specificities. There were significant differences in surface structure of pollinia and exine ornamentation of pollen dispersal units among the four species of the genus *Calanthe*. The results showed that pollen morphological characteristics was an important basis for identifying closely related species within and between genera of Orchidaceae. There was strong differentiation of orchids in Mount Emei, with a high proportion of endangered

基金项目: 四川省自然科学基金项目(2024NSFSC0415)。

第一作者简介: 何利钦(1988—), 女, 副研究员, 主要从事资源植物保育研究。

\* 通信作者: E-mail: 49063450@qq.com。

收稿日期: 2025年5月12日。

and endemic species. Therefore, it is necessary to strengthen research on the diversity of pollen characteristics of wild orchids in this area.

**Key words** wild orchids; pollinium; massulae; tetrads; surface structure; exine ornamentation; Mount Emei

兰科(Orchidaceae)是有花植物中物种多样性最丰富的类群之一,有近30 000种,隶属约800属<sup>[1-2]</sup>。兰科植物起源古老,形态结构变异多样,进化速率极不同步,是研究植物多样性及其演化的重要类群<sup>[3]</sup>。兰科植物形态分类主要依靠花部特征,但一些分布较广的物种,其花特征常存在显著变异,而一些亲缘关系较近的属类花部结构又很相似,兰科植物分类需借助更加稳定的形态特征<sup>[4-5]</sup>。花粉是携带遗传信息的雄性生殖细胞,受外界环境影响极小,遗传稳定性很强,其形态结构体现了植物的进化特征,对探讨植物的起源和分类具有重要科学价值<sup>[6-7]</sup>。郎楷永等<sup>[4]</sup>通过扫描电镜,对兜被兰属(*Neottianthe*)花粉形态进行了深入分析,发现了4个新种,纠正了该属以往的定名混乱或错误。近年来,越来越多的科研人员开展了植物群落中花粉传粉机制研究,其中,Parra-Tabla等<sup>[8]</sup>、Razanajatovo等<sup>[9]</sup>及宗嘉欣等<sup>[10]</sup>通过识别传粉昆虫携带的花粉及柱头上的花粉来构建传粉网络。花粉种类鉴定是植物分类学及传粉生物学等相关研究的基础,但目前关于兰科花粉形态的研究较少,尤其是关于散粉单元外壁纹饰的研究极为匮乏<sup>[11]</sup>,这对花粉形态多样性研究提出了挑战。

国外关于兰科植物花粉的研究较早,涉及杓兰亚科(Cypripedioideae)<sup>[12]</sup>、树兰亚科(Epidendroideae)<sup>[13-15]</sup>、兰亚科(Orchidoideae)<sup>[16]</sup>中一些种类的花粉特征,以及兰亚科中蜂兰属(*Ophrys*)<sup>[17]</sup>、玉凤花属(*Habenaria*)<sup>[18]</sup>等属中物种的花粉形态特征。近年来,我国在兰科植物花粉特征方面取得一定的研究成果,石斛属(*Dendrobium*)<sup>[19-20]</sup>、兰属(*Cymbidium*)<sup>[21]</sup>、虾脊兰属(*Calanthe*)<sup>[22]</sup>等属中物种研究较多,白及属(*Bletilla*)<sup>[23]</sup>、手参属(*Gymnadenia*)<sup>[24]</sup>等属中少量种类有所涉及,而揭示区域性兰科植物的花粉特征研究甚少<sup>[25]</sup>。目前,未见关于齿唇兰属(*Odontochilus*)、菱兰属(*Rhomboda*)等属植物花粉形态特征的研究报道,槽舌兰属(*Holcoglossum*)中峨眉槽舌兰(*Holcoglossum omeiense*)的花粉团形态虽有文献<sup>[26]</sup>提及,但其花粉外壁纹饰等微观特征研究尚属空白。

峨眉山是四川省兰科植物分布最集中的区域,迄今共记录有兰科植物50属120余种<sup>[27-29]</sup>,其

中,中国特有种30种,濒危和极危物种17种<sup>[30]</sup>。该地区兰科植物区系成分复杂,物种分化强烈<sup>[27]</sup>,尚未见关于该区域花粉形态特征的研究报道。本研究选择峨眉山13种野生兰花开展花粉形态特征研究,包括4种中国特有种、1种极危物种(峨眉金线兰(*Anoetochilus emeiensis*))、2种濒危物种(峨眉槽舌兰和四川虾脊兰(*Calanthe whiteana*))<sup>[30]</sup>。本研究的开展将为兰科分类系统研究提供花粉形态特征依据,也可为完善兰科植物花粉形态特征图像库提供科研资料,有助于推动区域珍稀濒危兰科植物保育及花粉传递网络等方面的研究。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

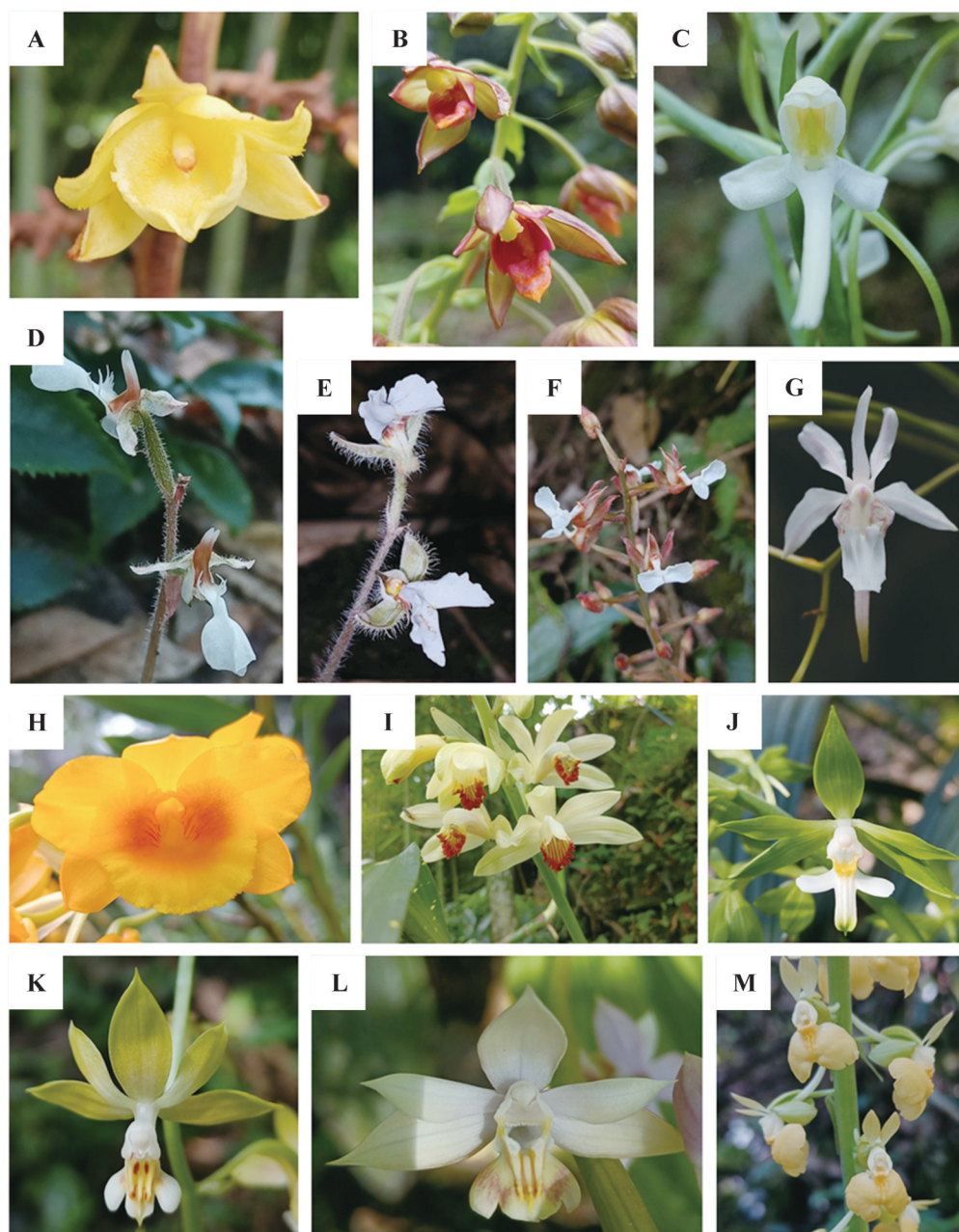
本研究涉及的13种兰花采自四川省峨眉山(29°31'~29°38'N, 103°15'~103°28'E)的野生居群,于花期依据《中国植物志》<sup>[31]</sup>确定种类,其中,疏花虾脊兰(*Calanthe henryi*)由于花特征变异较大,由中国科学院植物研究所金效华研究员完成物种鉴定(图1)。

13种兰花隶属3亚科10属(表1),于兰花开放第1~3天时,在尽可能不伤害野外植株的前提下采集花朵(用剪刀小心剪开子房末端与花茎的连接处),每个物种采集20朵。采摘的花朵放入保鲜袋中保存,次日在实验室取花粉作为材料备用。

### 1.2 方法

将采集的花朵拍照并编号后,带回实验室处理。用解剖针和镊子等工具小心取出药室中完整的花粉团或花粉块(由花粉团及其附属结构花粉团柄、黏盘柄和黏盘连接而形成),在体式显微镜(LEICA M205A,德国)下测量、拍照,记录花粉块整体形态特征,如花粉粒的聚合特征,花粉团的数目、大小、形态等,以及花粉团附属结构。

将取出的花粉团放入培养皿中自然风干,随后将干燥后的样品粘在导电胶带上,利用离子溅射装置喷金镀膜后,用扫描电镜(HITACHI SU3500,日本)拍照记录花粉形态特征。在整体特征扫描拍照后,选择具有代表性的局部视野测量



A. 毛萼山珊瑚; B. 大叶火烧兰; C. 舌唇兰; D. 峨眉金线兰; E. 西南齿唇兰; F. 艳丽菱兰; G. 峨眉槽舌兰; H. 叠鞘石斛; I. 黄花鹤顶兰; J. 疏花虾脊兰; K. 钩距虾脊兰; L. 翘距虾脊兰; M. 四川虾脊兰。

A. *Galeola lindleyana*; B. *Epipactis mairei*; C. *Platanthera japonica*; D. *Anoectochilus emeiensis*; E. *Odontochilus elwesii*; F. *Rhomboda mouleimensis*; G. *Holcoglossum omeiense*; H. *Dendrobium denneanum*; I. *Phaius flavus*; J. *Calanthe henryi*; K. *Calanthe graciliflora*; L. *Calanthe aristulifera*; M. *Calanthe whiteana*.

图 1 13 种兰花的花形态

Fig.1 Floral morphology of 13 orchids during the blooming stage

和拍照,分析花粉团的表面结构、散粉单元及外壁纹饰。特征描述参考韦仲新<sup>[32]</sup>的《种子植物花粉电镜图志》。

### 1.3 数据处理

利用软件 SMILE VIEW Standard 测定电镜图

片中花粉小块、四合花粉的极轴或纵轴( $P$ )长度,以及赤道轴或横轴最宽处( $E$ )的长度。借助 Excel 2016 软件对测量数据进行统计,计算平均值和标准差,得到它们的大小( $P \times E$ )。

表 1 花粉材料来源  
Table 1 The sources of pollen materials examined

编号 No.	种名 Species	属名 Genus	亚科 Subfamily	野外生境 Field habitat	采集日期 Collection date
1	毛萼山珊瑚 <i>Galeola lindleyana</i>	山珊瑚属 <i>Galeola</i>	香荚兰亚科 Vanilloideae	生于常绿阔叶林中竹林下,采集 海拔 1 493~1 510 m	2024-07-17
2	大叶火烧兰 <i>Epipactis mairei</i>	火烧兰属 <i>Epipactis</i>	树兰亚科 Epidendroideae	生于阔叶林中山坡灌丛中,采集 海拔 1 465~1 513 m	2024-05-20
3	舌唇兰 <i>Platanthera japonica</i>	舌唇兰属 <i>Platanthera</i>	兰亚科 Orchidoideae	生于常绿阔叶林中,采集海拔 913~1 011 m	2024-05-21
4	峨眉金线兰* <i>Anoectochilus emeiensis</i>	金线兰属 <i>Anoectochilus</i>	兰亚科 Orchidoideae	生于常绿阔叶林中竹林下,采集 海拔 1 184~1 211 m	2024-08-19
5	西南齿唇兰 <i>Odontochilus elwesii</i>	齿唇兰属 <i>Odontochilus</i>	兰亚科 Orchidoideae	生于常绿阔叶林中,采集海拔 789 m	2024-07-10
6	艳丽菱兰 <i>Rhomboda moulmeinensis</i>	菱兰属 <i>Rhomboda</i>	兰亚科 Orchidoideae	生于常绿阔叶林中,采集海拔 821~849 m	2024-08-20
7	峨眉槽舌兰* <i>Holcoglossum omeiense</i>	槽舌兰属 <i>Holcoglossum</i>	树兰亚科 Epidendroideae	附生于常绿阔叶林中乔木枝干 上,采集海拔 609~782 m	2023-09-21
8	叠鞘石斛 <i>Dendrobium denneanum</i>	石斛属 <i>Dendrobium</i>	树兰亚科 Epidendroideae	附生于常绿阔叶林中乔木枝干 上,采集海拔 767 m	2024-05-28
9	黄花鹤顶兰 <i>Phaius flavus</i>	鹤顶兰属 <i>Phaius</i>	树兰亚科 Epidendroideae	生于常绿阔叶林中,采集海拔 819~1 021 m	2024-05-06
10	疏花虾脊兰* <i>Calanthe henryi</i>	虾脊兰属 <i>Calanthe</i>	树兰亚科 Epidendroideae	生于常绿阔叶林中疏林下,采集 海拔 1 032~1 149 m	2024-04-06
11	钩距虾脊兰* <i>Calanthe graciliflora</i>	虾脊兰属 <i>Calanthe</i>	树兰亚科 Epidendroideae	生于常绿阔叶林中疏林下,采集 海拔 1 028~1 152 m	2024-04-16
12	翘距虾脊兰 <i>Calanthe aristulifera</i>	虾脊兰属 <i>Calanthe</i>	树兰亚科 Epidendroideae	生于常绿阔叶林中疏林下,采集 海拔 1 032~1 141 m	2024-04-20
13	四川虾脊兰 <i>Calanthe whiteana</i>	虾脊兰属 <i>Calanthe</i>	树兰亚科 Epidendroideae	生于常绿阔叶林中疏林下,采集 海拔 1 022~1 147 m	2024-04-20

注:\*. 中国特有种。

Note:\*. The species endemic to China.

## 2 结果与分析

13 种兰花的花粉均聚合为花粉团,依据花粉团性质分为粒粉质和蜡质 2 类(表 2, 图 2~5),粒粉质花粉为松散的联合体,由花粉小块或四合花粉堆积而成;而蜡质花粉质地相对坚硬,常为蜡质或骨质的团块。香荚兰亚科(Vanilloideae)中的毛萼山珊瑚(*Galeola lindleyana*)、树兰亚科中的大叶火烧兰(*Epipactis mairei*)及兰亚科的峨眉金线兰、西南齿唇兰(*Odontochilus elwesii*)、艳丽菱兰(*Rhomboda moulmeinensis*)和舌唇兰(*Platanthera japonica*)共 6 个物种的花粉为粒粉质,其中,毛萼山珊瑚和大叶火烧兰的花粉团质地为颗粒状花粉团(表 2, 图 3),散粉单元为四合花粉;另外 4 种植物的花粉团质地为可分离的花粉团(表 2, 图 4),它们的散

粉单元为花粉小块。树兰亚科中其他 7 个物种的花粉为蜡质,花粉团质地为坚硬花粉团(表 2, 图 5),散粉单元为花粉团,其中,叠鞘石斛(*Dendrobium denneanum*)花粉团无附属结构,为裸花粉团,其他 6 种花粉团均有附属结构。

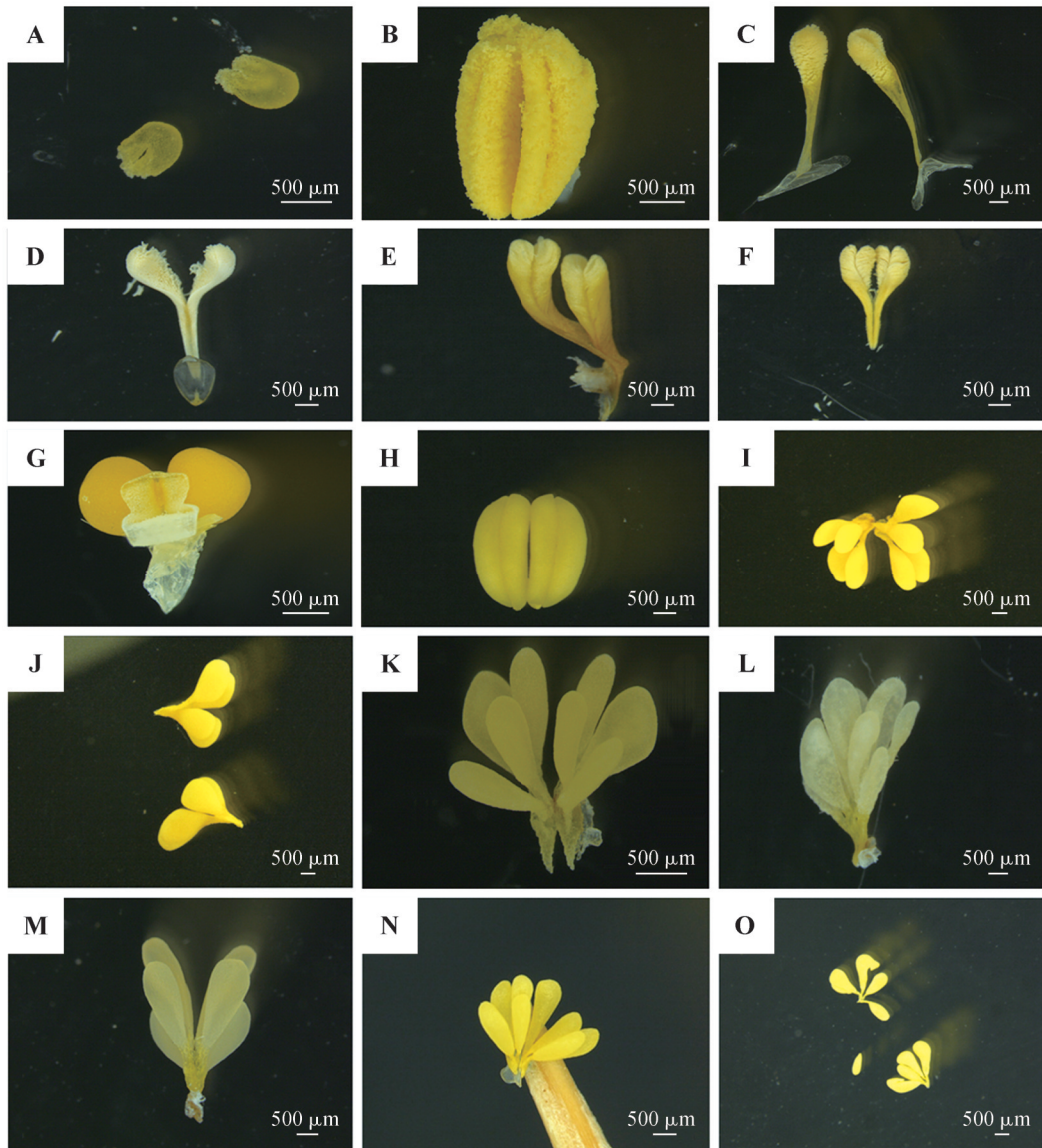
### 2.1 体式显微镜下花粉块/花粉团形态特征

#### 2.1.1 粒粉质花粉团

毛萼山珊瑚、大叶火烧兰的花粉团为黄色,无附属结构,为裸花粉团,由众多四合花粉松散堆积而成,轻微外力即可使其分散,而组成四合花粉的 4 粒花粉则很难被分开(图 2A~2B)。毛萼山珊瑚 2 个药室的 2 个花粉团彼此分离,花粉团具裂隙,形似马蹄,极轴长( $0.88 \pm 0.16$ ) mm,是所有材料中最短的(表 2, 图 2A)。大叶火烧兰 2 个药室的 4 个花粉团轻轻依靠在一起,整体呈长椭圆形,花粉团

表 2 13 种兰花的花粉形态特征  
Table 2 Pollen morphological characteristics of 13 orchids

种名 Species	花粉团特征 Morphological characteristics of pollinia					散粉单元特征 Morphological characteristics of pollen dispersal units						
	类型 Types	质地 Texture	数量 Number	形态 Shapes	颜色 Color	大小 Size/mm	表面结构 Surface structure	附属结构 Accessory structures	类型 Types	形态 Shapes	大小 Size/ $\mu\text{m}$	外壁纹饰 Exine ornamentation
毛萼山珊瑚 <i>Galeola lindleyana</i>	粒粉质 Powdery	颗粒状花粉团 Granular pollinium	2	似马蹄状 Horseshoe-shaped	黄色 Yellow	$(0.88\pm 0.16)\times(0.61\pm 0.09)$	颗粒状 Granulate		四合花粉 Tetrads	不规则团状 Irregular mass	$(32.3\pm 2.2)\times(26.8\pm 3.7)$	浅穴状 Foveolate
大叶火烧兰 <i>Epipactis mairei</i>	粒粉质 Powdery	颗粒状花粉团 Granular pollinium	4	月牙形 Crescent-shaped	黄色 Yellow	$(3.50\pm 0.11)\times(0.56\pm 0.15)$	颗粒状 Granulate		四合花粉 Tetrads	不规则团状 Irregular mass	$(37.5\pm 1.4)\times(32.5\pm 3.1)$	粗网状 Coarse reticulate
舌唇兰 <i>Platanthera japonica</i>	粒粉质 Powdery	可分离花粉团 Sectile pollinium	2	倒卵形 Obovoid	黄色 Yellow	$(2.55\pm 0.52)\times(1.09\pm 0.11)$	颗粒状 Granulate	花粉团柄、黏盘 Caudicle, viscidium	花粉小块 Massulae	棒状、三角形状 Clavate, triangular-shaped	$(26.7\pm 3.8)\times(73.4\pm 18.9)$	纹孔状 Pitted
峨眉金线兰 <i>Anoectochilus emeiensis</i>	粒粉质 Powdery	可分离花粉团 Sectile pollinium	2	倒卵状披针形 Obovoid-lanceolate	浅黄色 Light yellow	$(1.66\pm 0.33)\times(0.82\pm 0.12)$	条纹状 Stripy	花粉团柄、黏盘 Caudicle, viscidium	花粉小块 Massulae	棒状 Clavate	$(291.2\pm 31.6)\times(72.8\pm 19.4)$	粗网状 Coarse reticulate
西南齿唇兰 <i>Odontochilus ethesii</i>	粒粉质 Powdery	可分离花粉团 Sectile pollinium	4	棒状 Clavate	黄色 Yellow	$(3.39\pm 0.40)\times(0.53\pm 0.06)$	条片状 Streaky	花粉团柄、黏盘 Caudicle, viscidium	花粉小块 Massulae	月牙形 Crescent-shaped	$(497.2\pm 21.3)\times(79.2\pm 7.5)$	细网状、粗网状 Fine reticulate, coarse reticulate
艳丽菱兰 <i>Rhomboda mouliemehensis</i>	粒粉质 Powdery	可分离花粉团 Sectile pollinium	4	倒披针形 Oblanceolate	黄色 Yellow	$(1.34\pm 0.04)\times(0.40\pm 0.06)$	条纹状 Stripy	花粉团柄 Caudicle	花粉小块 Massulae	棒状 Clavate	$(426.3\pm 36.1)\times(48.4\pm 13.2)$	细网状 Fine reticulate
峨眉槽舌兰 <i>Hologlossum omeiense</i>	蜡质 Waxy	花粉团 Hard pollinium	2	近球形 Globular	黄色 Yellow	$(1.55\pm 0.03)\times(1.15\pm 0.05)$	颗粒状 Granulate	黏盘柄、黏盘 Stipe, viscidium	花粉团 Pollinium	穴状 Foveolate		穴状 Foveolate
叠鞘石斛 <i>Dendrobium deaneanum</i>	蜡质 Waxy	花粉团 Hard pollinium	4	月牙形 Crescent-shaped	黄色 Yellow	$(3.24\pm 0.06)\times(0.57\pm 0.03)$	光滑平整、颗粒状 Psilate, granulate		花粉团 Pollinium			近光滑 Smooth
黄花鹤顶兰 <i>Phaius flavus</i>	蜡质 Waxy	花粉团 Hard pollinium	8	卵球形 Ovoid	黄色 Yellow	$(1.78\pm 0.28)\times(0.82\pm 0.06)$	光滑不平整 Smooth but uneven	花粉团柄、黏盘 Caudicle, viscidium	花粉团 Pollinium			纹孔状 Pitted
疏花野春兰 <i>Calanthe henryi</i>	蜡质 Waxy	花粉团 Hard pollinium	8	近卵球形 Subovoid	黄色 Yellow	$(1.04\pm 0.12)\times(0.37\pm 0.06)$	光滑不平整 Smooth but uneven	花粉团柄、黏盘 Caudicle, viscidium	花粉团 Pollinium			光滑 Psilate
钩距野春兰 <i>Calanthe graciliflora</i>	蜡质 Waxy	花粉团 Hard pollinium	8	棒状 Clavate	浅黄色 Light yellow	$(1.86\pm 0.38)\times(0.45\pm 0.11)$	凹凸不平有脊线 Uneven with ridges	花粉团柄、黏盘 Caudicle, viscidium	花粉团 Pollinium			细网状 Fine reticulate
翅距野春兰 <i>Calanthe aristulifera</i>	蜡质 Waxy	花粉团 Hard pollinium	8	棒状 Clavate	浅黄色 Light yellow	$(1.69\pm 0.40)\times(0.71\pm 0.13)$	平整不光滑 Flat but not smooth	花粉团柄、黏盘 Caudicle, viscidium	花粉团 Pollinium			细孔状 Fine punctate
四川野春兰 <i>Calanthe whiteana</i>	蜡质 Waxy	花粉团 Hard pollinium	8	近卵球形、近棒状 Subovoid, subclavate	黄色 Yellow	$(1.17\pm 0.17)\times(0.50\pm 0.07)$	平整不光滑 Flat but not smooth	花粉团柄、黏盘 Caudicle, viscidium	花粉团 Pollinium			细网状 Fine reticulate



A. 毛萼山珊瑚; B. 大叶火烧兰; C. 舌唇兰; D. 峨眉金线兰; E. 西南齿唇兰; F. 艳丽菱兰; G. 峨眉槽舌兰; H. 叠鞘石斛; I~J. 黄花鹤顶兰; K. 疏花虾脊兰; L. 钩距虾脊兰; M. 翘距虾脊兰; N~O. 四川虾脊兰。

A. *Galeola lindleyana*; B. *Epipactis mairei*; C. *Platanthera japonica*; D. *Anoetochilus emeiensis*; E. *Odontochilus elwesii*; F. *Rhomboda moulmeiensis*; G. *Holcoglossum omeiense*; H. *Dendrobium denneanum*; I~J. *Phaius flavus*; K. *Calanthe henryi*; L. *Calanthe graciliflora*; M. *Calanthe aristulifera*; N~O. *Calanthe whiteana*.

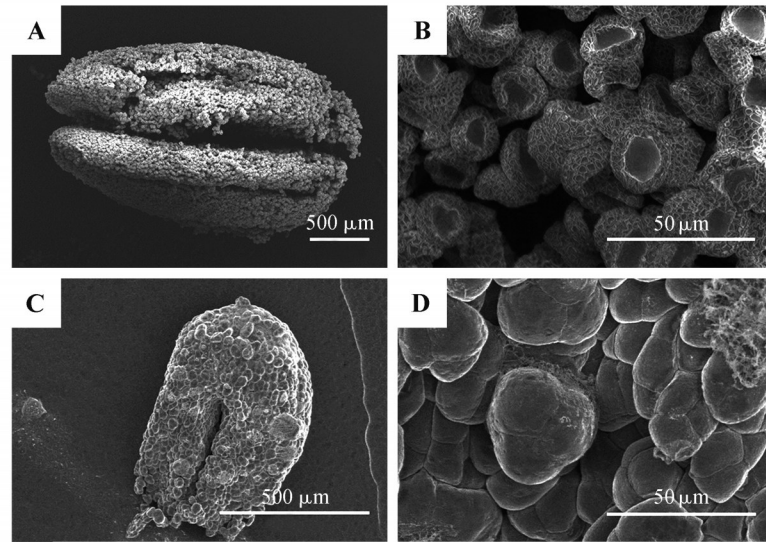
图2 13种兰花的花粉块/花粉团形态特征

Fig.2 Morphological characteristics of massulae/pollinia of 13 orchids

为月牙形(图2B)。

除峨眉金线兰花粉团为浅黄色外,舌唇兰、西南齿唇兰和艳丽菱兰的花粉块均为黄色。它们的花粉团由花粉小块堆积而成,花粉小块成熟时从花粉团上脱落(图2C~2F)。舌唇兰2个花粉团彼此分离,花粉团呈倒卵形,有明显的花粉团柄和黏盘(图2C)。峨眉金线兰、西南齿唇兰和艳丽菱兰的2个药室花粉团连接在一起。峨眉

金线兰的花粉团呈倒卵状披针形,上端浅2裂,具明显的花粉团柄和黏盘(图2D)。西南齿唇兰的花粉团呈棒状,每个药室中的花粉团纵裂为2;2个药室的花粉团长度显著不对称,一个直立而短,另一个弯曲且长;具短小的花粉团柄和黏盘(图2E)。艳丽菱兰的花粉团呈倒披针形,每个药室中的花粉团纵裂为2;花粉团柄明显,无黏盘(图2F)。

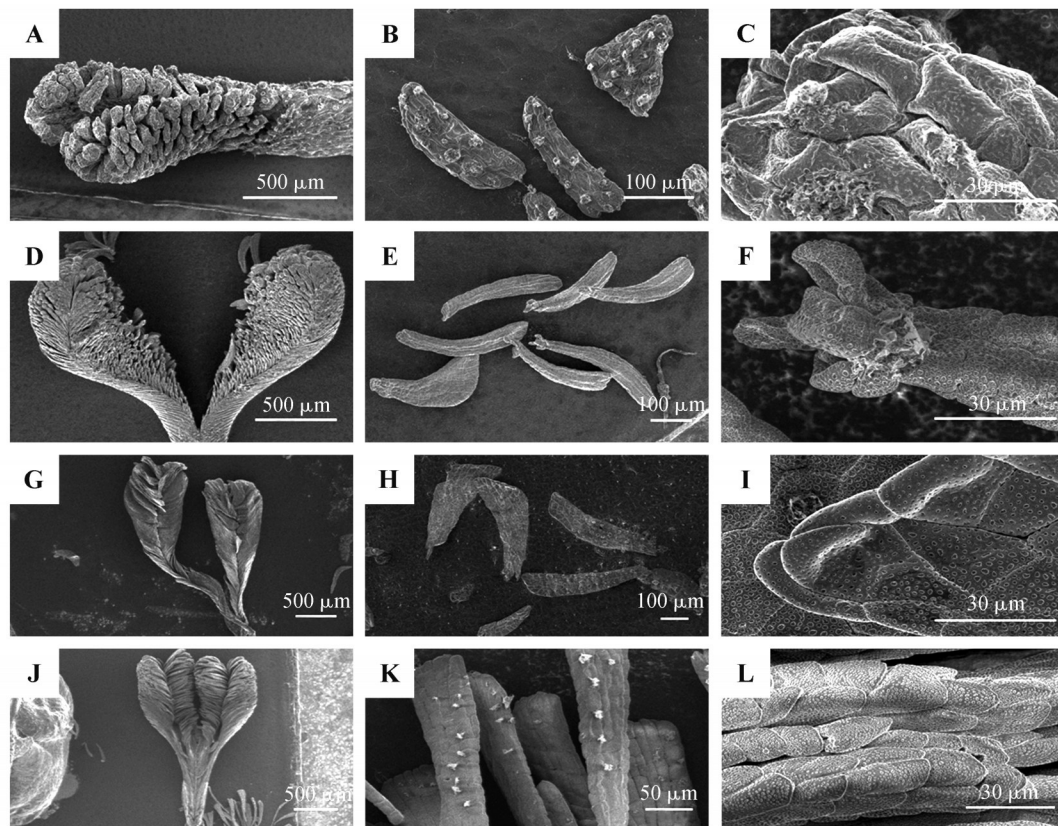


A~B. 大叶火烧兰; C~D. 毛萼山珊瑚。

A~B. *Epipactis mairei*; C~D. *Galeola lindleyana*.

图3 大叶火烧兰和毛萼山珊瑚的花粉团表面结构(A、C)、四合花粉形态及其外壁纹饰(B、D)

Fig.3 Surface structure of pollinia (A, C), shapes of tetrads and their exine ornamentation (B, D) of *Epipactis mairei* and *Galeola lindleyana*

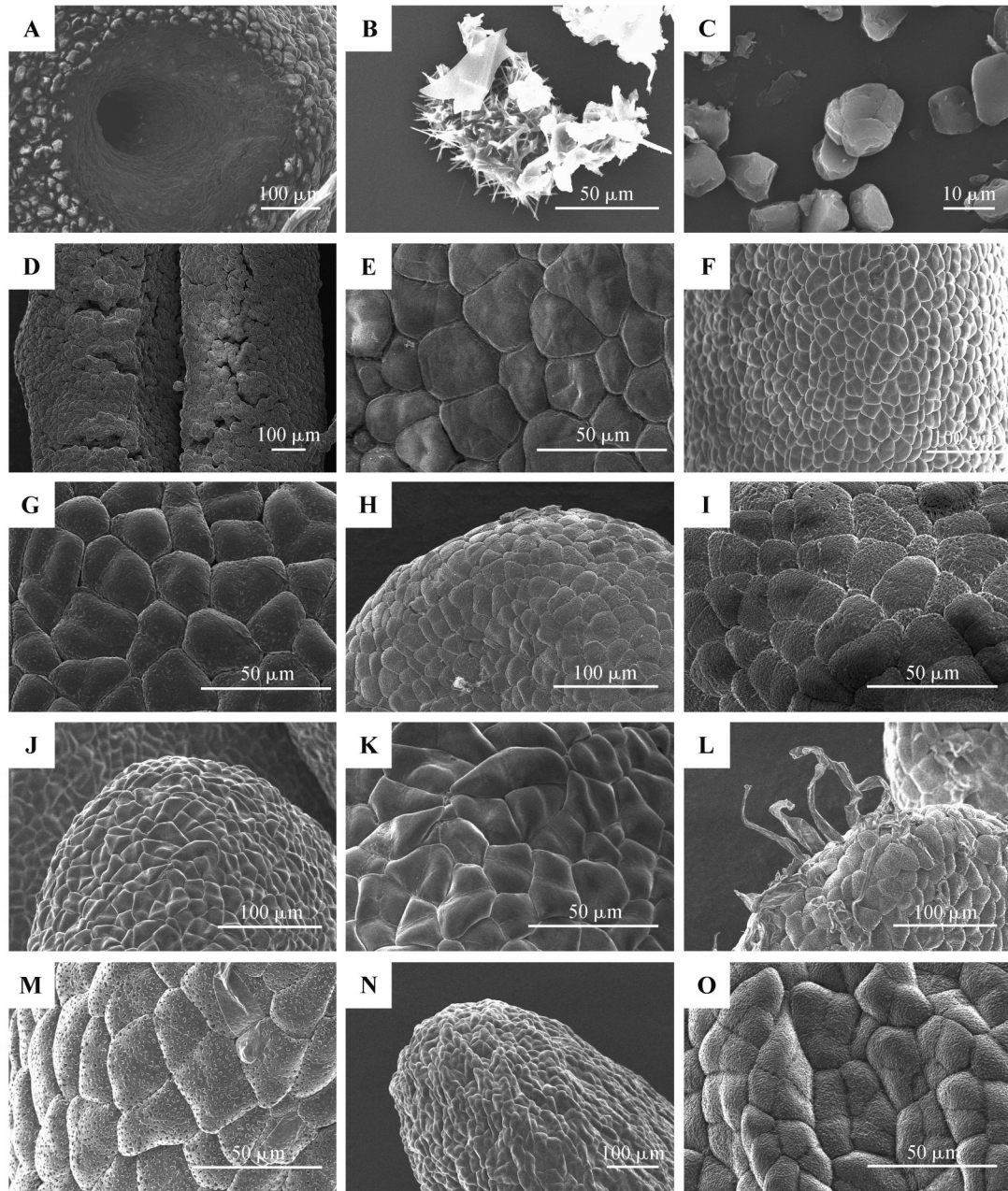


A~C. 舌唇兰; D~F. 峨眉金线兰; G~I. 西南齿唇兰; J~L. 艳丽菱兰。

A~C. *Platanthera japonica*; D~F. *Anoectochilus emeiensis*; G~I. *Odontochilus elwesii*; J~L. *Rhomboda moulmeinensis*.

图4 舌唇兰、峨眉金线兰、西南齿唇兰和艳丽菱兰的花粉团表面结构(A、D、G、J)、花粉小块(B、E、H、K)及其外壁纹饰(C、F、I、L)

Fig.4 Surface structure of pollinia (A, D, G, J), massulae (B, E, H, K) and their exine ornamentation (C, F, I, L) of *Platanthera japonica*, *Anoectochilus emeiensis*, *Odontochilus elwesii* and *Rhomboda moulmeinensis*



A~C. 峨眉槽舌兰; D~E. 叠鞘石斛; F~G. 黄花鹤顶兰; H~I. 四川虾脊兰; J~K. 疏花虾脊兰; L~M. 钩距虾脊兰; N~O. 翘距虾脊兰。  
A~C. *Holcoglossum omeiense*; D~E. *Dendrobium denneanum*; F~G. *Phaius flavus*; H~I. *Calanthe whiteana*; J~K. *Calanthe henryi*; L~M. *Calanthe graciliflora*; N~O. *Calanthe aristulifera*.

图5 7种蜡质花粉团的表面结构(A、D、F、H、J、L、N)和外壁纹饰(B、C、E、G、I、K、M、O)

Fig.5 Surface structure (A, D, F, H, J, L, N) and exine ornamentation (B, C, E, G, I, K, M, O) of seven species with waxy pollinia

### 2.1.2 蜡质花粉团

7种花粉团为蜡质的物种中,钩距虾脊兰(*Calanthe graciliflora*)和翘距虾脊兰(*Calanthe aristulifera*)的花粉团颜色为浅黄色,其他均为黄色(图2G~2O)。峨眉槽舌兰的2个花粉团依靠花粉

块末端明显的黏盘柄连接在一起;花粉团近球形,斜上方具裂隙(图2G),其赤道轴是所有材料中最长的,为 $(1.15\pm 0.05)$  mm。叠鞘石斛2个药室的4个花粉团轻轻靠拢,整体轮廓为长心形;花粉团呈月牙形,无附属结构,为裸花粉团(图2H)。

黄花鹤顶兰(*Phaius flavus*)和虾脊兰属 4 个物种的花粉块均具 8 个花粉团,花粉团依靠短小的花粉团柄和黏盘连接在一起。黄花鹤顶兰的 8 枚花粉团呈卵球形,近等大;花粉团柄长度不相等,4 长 4 短;黏盘不明显(图 2I~2J)。虾脊兰属 4 种植物的花粉团不等大,8 个花粉团的花粉团柄近相等。疏花虾脊兰的花粉团呈近卵球形,其中 2 个花粉团较大;其横轴是所有材料中最短的,仅(0.37±0.06) mm(图 2K)。钩距虾脊兰的花粉团呈棒状,中间有凹陷,3 个花粉团较大;花粉团上有线状附属物(图 2L)。翘距虾脊兰的花粉团呈棒状,2 个花粉团相对较小(图 2M)。四川虾脊兰的花粉团中相对较短的 4 个呈近卵球形,另 4 个花粉团呈近棒状,有些花粉团顶端有花粉小团溢出(图 2N~2O)。

## 2.2 扫描电镜下花粉团形态特征

### 2.2.1 粒粉质花粉团

大叶火烧兰和毛萼山珊瑚的花粉团表面呈颗粒状,凹凸不平,四合花粉间连接极为松散,空隙大,通过上层四合花粉可看到里层花粉(图 3A、3C)。它们的散粉单元为四合花粉,四合花粉的 4 个花粉粒紧紧黏结(图 3B、3D)。大叶火烧兰四合花粉间黏结物极少,形状和外壁纹饰清晰可见;四合花粉呈不规则团状,外壁密被不规则粗网状纹饰;花粉粒形态特异,中间凹,呈碗状,多数四合花粉近极面为 4 个花粉粒的“碗底”紧密黏结而成,远极面为凹面(图 3B)。毛萼山珊瑚的四合花粉间有较多黏结物,部分四合花粉外黏结物相对较少;四合花粉呈不规则团状,外壁散布浅穴状纹饰;花粉粒呈不规则团块状(图 3D)。

舌唇兰、艳丽菱兰、西南齿唇兰和峨眉金线兰的散粉单元为花粉小块,可轻易从花粉团上脱落。舌唇兰的花粉团表面呈颗粒状;花粉小块多为棒状,少数呈三角形,表面凹凸不平,不光滑;花粉粒排列呈不规则多边形,密被纹孔状纹饰,表面有若干突起物,这些突起物为黏性物质,起到黏连花粉小块的作用(图 4A~4C)。峨眉金线兰的花粉团表面呈条纹状;花粉小块为略弯曲的棒状,表面较平整;花粉粒呈略规则的四边形排列,密被粗网状纹饰,花粉粒弯曲重叠 2 或 3 层与其他花粉粒黏结形成花粉小块(图 4D~4F)。西南齿唇兰的花粉团表面呈条片状;花粉小块亦呈片状,由一层花粉粒紧密连接在一起而形成;多呈月牙形,表面凹凸不平;花粉粒呈不规则多边形排列;花粉小块边缘花

粉粒外壁纹饰为细网状,其他部位花粉粒外壁纹饰为粗网状;花粉小块极轴长(497.2±21.3) μm,是所有材料中最长的(表 2,图 4G~4I)。艳丽菱兰的花粉团表面呈条纹状;花粉小块棒状,表面平整;花粉粒呈较规则的方块状排列,外壁密被均匀的细网状纹饰,具黏性突起物(图 4J~4L)。

### 2.2.2 蜡质花粉团

7 种蜡质花粉团由成千上万个四合花粉黏合而成。这种坚硬花粉团常在一定外力作用下散出四合花粉,四合花粉呈不规则团状,附着很多黏结物。但峨眉槽舌兰的四合花粉黏结却极为紧密,外力作用下形成碎片而无法散出四合花粉,通过乙酸酞法可离析出四合花粉和花粉粒,而乙酸酞常常会破坏花粉粒表面形态结构<sup>[33]</sup>。峨眉槽舌兰花粉团表面呈颗粒状,凹凸不平(图 5A),其花粉团质地极为坚硬,采用乙酸酞法处理后可见大量黏结物(图 5B)。其四合花粉呈各式不规则团状,外壁散布穴状纹饰(图 5B~5C),大小为(16.03±0.81) μm×(8.76±0.42) μm,为所有材料中最小。峨眉槽舌兰的四合花粉间相互挤压,离析出的花粉粒呈不规则块状,表面散布大小不等、深浅不一的穴状纹饰(图 5C)。

叠鞘石斛花粉团正面(朝向花药帽侧)表面光滑平整,花粉粒呈不规则多边形排列,连接处有明显缝隙,花粉粒表面光滑无纹饰(图 5E);背面(朝向药室侧)表面极不平整,花粉粒堆积较疏松,由上层四合花粉空隙可明显看到下层花粉(图 5D)。黄花鹤顶兰的花粉团表面不平整;花粉粒排列呈不规则多边形,花粉粒之间堆积不甚紧密,有较多间隙;花粉粒表面不规则,疏被纹孔状纹饰(图 5F~5G)。

4 种虾脊兰属的花粉团表面粉粒间无间隙,排列呈不规则、形态各异的多边形。四川虾脊兰花粉团表面平整但不光滑,一些部位有诸多颗粒状凸起物;外壁密被不均匀的细网状纹饰(图 5H~5I)。疏花虾脊兰花粉团表面极不平整,凹凸不平;外壁表面极光滑,无任何纹饰(图 5J~5K)。钩距虾脊兰花粉团表面平整不光滑,花粉粒衔接处常有长 30~150 μm 的线状附着物;外壁密被均匀的细网状纹饰(图 5L~5M)。翘距虾脊兰花粉团表面凹凸不平,有不规则脊状结构;外壁密被细孔状纹饰(图 5N~5O)。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 兰科植物花粉形态的多样性与花粉传播机制密切相关

13种野生兰花的花粉形态特征得以首次展示,花粉块/花粉团的整体形态、花粉团表面结构、散粉单元及其外壁纹饰等特征呈现出多样性。花粉多样性是兰科植物为适应各种生存环境,进化出便于昆虫携带的花粉类型,进而提高传粉效率、完成有性繁殖的生存策略<sup>[34-35]</sup>。兰科植物进化出3种质地的花粉——颗粒状花粉、可分离的花粉团、花粉团,以及多样的花粉团附属结构——花粉团柄、黏盘柄、黏盘<sup>[34-35]</sup>,本研究中的13种兰花花粉涵盖了这3种质地。毛萼山珊瑚花粉质地为颗粒状,散粉单元为黏性四合花粉,所在的香荚兰亚科是兰科的次基部类群,该亚科的花粉团为松散的颗粒状花粉,呈糊状或粉状,花药成熟后的散粉单元为黏花粉粒或四合花粉<sup>[36]</sup>,以涂片状方式通过传粉者传播<sup>[37]</sup>。隶属兰亚科的4种兰花花粉团为可分离的花粉团,散粉单元为花粉小块,花粉小块聚合在黏性结构上,排列形式多样,这些正是兰亚科植物花粉的特征,这样在传粉者携带过程中花粉小块可轻易从黏性结构上脱落,为多个花朵传粉,提高了异花传粉的效率<sup>[38-39]</sup>。树兰亚科是兰科的核心类群,包含了3种质地的花粉,该亚科多样的花粉质地及花粉团附属结构,形成了多变的传粉机制<sup>[34]</sup>。具有颗粒状花粉的物种在树兰亚科中很少见,出现在该亚科的基部类群中,如火烧兰属等<sup>[40]</sup>,大叶火烧兰的花粉为颗粒状花粉,散粉单元为四合花粉,四合花粉间的黏结物为干燥的颗粒状花粉,与前人<sup>[40]</sup>研究结果一致。此类物种可通过蚂蚁、蜜蜂等昆虫的头、胸或背部携带松散的颗粒状花粉为其传粉<sup>[41-42]</sup>。兰科的基部类群分布在热带亚洲和大洋洲的拟兰亚科(Apostasioideae),具有与大叶火烧兰相同质地的花粉。树兰亚科中竹茎兰族(Tropidieae)等族中一些物种的花粉质地为可分离的花粉团<sup>[36]</sup>,本研究材料中没有此类兰花的花粉。树兰亚科中花粉质地为紧密或坚硬花粉团的物种最多,这种花粉团的出现使其成为兰科中物种最多、分布最广泛的亚科<sup>[43]</sup>。在兰科植物进化过程中,花粉团附属结构的形成与花粉传播策略密切相关。峨眉槽舌兰有非常坚硬的花粉团,且具有较长、弹性与黏性俱佳的黏盘柄,与之具有相似花粉团及附属结构的大根槽舌兰

(*Holcoglossum amesianum*)在缺少传粉者的极度严酷生境中,可通过转动黏盘柄越过蕊喙,把花粉团送入柱头穴,完成主动自花授粉,实现有性繁殖<sup>[44-45]</sup>。

#### 3.2 从花粉散粉单元演化关系分析兰科植物的进化水平

研究<sup>[25,43]</sup>表明,被子植物花粉散粉单元的演化关系为单粒→四合体→小块→花粉团,小块类型是粉质和蜡质花粉团之间的进化中间类型,且呈现独立的特化方向,而兰科植物花粉类型正是这一演化关系主干的一个缩影。从花粉演化角度分析,在粒粉质花粉团类群中,毛萼山珊瑚和大叶火烧兰为较原始的类群,花粉团由大量四合花粉松散堆积而成;峨眉金线兰、艳丽菱兰等散粉单元为花粉小块的兰科植物是向蜡质花粉团进化的中间类型;黄花鹤顶兰、叠鞘石斛、峨眉槽舌兰及虾脊兰属植物则是更高级演化类群。在蜡质花粉团类群中,叠鞘石斛较为特殊,花粉团正面观表面光滑平整,而背面观却可见松散结合的四合花粉,既与本研究其他蜡质花粉团存在差异,也不同于王艳萍等<sup>[19]</sup>、张敏等<sup>[20]</sup>所研究的其他石斛花粉团那样表面覆盖有黏性、坚硬的蜡质物质,难以分离。叠鞘石斛的四合花粉外有很多黏结物,推测应是散粉单位由四合体向花粉团进化的中间类型。我国石斛属有近80种,目前花粉特征研究涉及的物种不及30%,因此,石斛属花粉研究的取材范围仍需进一步扩大。

#### 3.3 花粉形态特征在兰科植物属间及属内的分类系统上具有重要意义

兰科中菱兰属、齿唇兰属、金线兰属3属亲缘关系较近,花结构相似,属之间分界模糊,自1858年齿唇兰属建立以来,就与金线兰属、菱兰属分合。刘严文<sup>[46]</sup>采用分子系统学结合花叶等形态学对它们的系统分类关系进行了研究,确认是3个相互独立的属,但目前未见花粉形态特征研究。峨眉山的菱兰属、齿唇兰属、金线兰属3属各分布1种植物,分别为艳丽菱兰、西南齿唇兰和峨眉金线兰。在花粉团整体特征水平上,峨眉金线兰具明显花粉团柄和黏盘,花粉团上端浅裂,不同于西南齿唇兰和艳丽菱兰的花粉团纵裂为2;西南齿唇兰花粉团柄和黏盘短小,而艳丽菱兰不具黏盘。在散粉单元花粉小块水平上,西南齿唇兰的花粉小块呈片状,峨眉金线兰花粉粒弯曲重叠2或3层

与其他花粉粒黏结形成花粉小块,艳丽菱兰的花粉小块中花粉粒排列规则,表面分布有黏性突起物。3种植物的花粉块形态特征差异明显,符合学者<sup>[46]</sup>认为它们是独立属的观点。花粉团及其附属结构的形态特征在兰科植物分类系统中具有重要价值,可作为属间分类的关键依据<sup>[47-48]</sup>。利用花粉的遗传稳定性对花粉块特征进行比较分析,通常可快速鉴定物种之间关系。对于一些形态学特征相似、存在分类争议的植物,可结合花叶形态特征、花粉形态特征与分子生物学手段,准确判定其分类学地位。

虾脊兰属4个物种在花粉团的表面结构和散粉单元的外壁纹饰等特征上具特异性:疏花虾脊兰的外壁纹饰近光滑,钩距虾脊兰是唯一花粉团外壁上生有线状附着物的物种,与四川虾脊兰的外壁纹饰均为细网状,但网眼相对更小且分布更均匀;翘距虾脊兰花粉团表面凹凸不平,形成不规则脊状结构,外壁纹饰为细孔状。花粉散粉单元的外壁纹饰在兰科植物种间差异显著,对于属内物种分类鉴定具有重要参考价值<sup>[47-48]</sup>。在峨眉山野外调查时发现,这4种虾脊兰属植物常出现在同一调查点位,尤其是翘距虾脊兰、四川虾脊兰和钩距虾脊兰的部分居群盛花期较为一致,研究它们的花粉形态特征可为后期鉴定昆虫携带的花粉种类提供基础科研资料。花粉外壁特征是物种进化程度的重要参考,Punt<sup>[49]</sup>、赵廖成等<sup>[50]</sup>研究表明,花粉外壁进化趋势为表面光滑→表面具小穴→表面颗粒状→表面棒状或疣状或刺状→表面网状或条纹状,虾脊兰属4个种类中,疏花虾脊兰较为原始,钩距虾脊兰和四川虾脊兰更为进化,翘距虾脊兰介于二者之间。

目前,兰科花粉形态特征相关研究较少,散粉单元的外壁纹饰等超微结构特征研究更为缺乏。对于兰科植物分类系统中争议较大的关键类群,开展花粉形态特征研究尤显重要,建议加大兰科花粉形态特征的多样性研究。

### 参 考 文 献

- [1] CHASE M W, CAMERON K M, FREUDENSTEIN J V. An updated classification of Orchidaceae [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2015, 177(2): 151-174.
- [2] ZHOU Z H, SHI R H, ZHANG Y, et al. Orchid conservation in China from 2000 to 2020: achievements and perspectives [J]. Plant Diversity, 2021, 43(5): 343-349.
- [3] PÉREZ-ESCOBAR O A, BOGARÍN D, PRZELOMSKA N A S, et al. The origin and speciation of orchids [J]. The New Phytologist, 2024, 242(2): 700-716.
- [4] 郎楷永, 席以珍, 胡玉熹. 中国兜被兰属植物的研究 [J]. 植物分类学报, 1997, 35(6): 533-549.  
LANG K Y, XI Y Z, HU Y S. The genus *Neottianthe* Schltr. (Orchidaceae) in China [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1997, 35(6): 533-549.
- [5] 刘巧霞. 中国广义金线兰属 (*Anoetochilus* s.l.) (兰科) 植物的系统分类研究 [D]. 上海: 华东师范大学, 2015.  
LIU Q X. Phylogenetic systematic study on *Anoetochilus* s.l. (Orchidaceae) in China [D]. Shanghai: East China Normal University, 2015.
- [6] MOSQUERA-MOSQUERA H R, VALENCIA-BARRERA R M, ACEDO C. Variation and evolutionary transformation of some characters of the pollinarium and pistil in Epidendroideae (Orchidaceae) [J]. Plant Systematics and Evolution, 2019, 305: 353-374.
- [7] JOHNSON S D, EDWARDS T J. The structure and function of orchid pollinaria [J]. Plant Systematics and Evolution, 2000, 222: 243-269.
- [8] PARRA-TABLA V, ALONSO C, ASHMAN T L, et al. Pollen transfer networks reveal alien species as main hetero-specific pollen donors with fitness consequences for natives [J]. Journal of Ecology, 2021, 109(2): 939-951.
- [9] RAZANAJATOVO M, SCHURR F M, MUHTHASSIM N, et al. Pollen load, pollen species diversity and conspecific pollen carried by pollinators across 24-hour cycles [J]. Basic and Applied Ecology, 2024, 78: 23-27.
- [10] 宗嘉欣, 苏枫, 程凯丽, 等. 同一植物群落中基于光学显微镜荧光和亮场成像的花粉形态鉴定: 以一个横断山脉高山草甸为例 [J]. 植物科学学报, 2024, 42(4): 415-422.  
ZONG J X, SU F, CHENG K L, et al. Pollen morphology identification within a plant community based on fluorescence and bright-field imaging with an optical microscope: a case study of an alpine meadow from the Hengduan Mountains [J]. Plant Science Journal, 2024, 42(4): 415-422.
- [11] 李璐. 兰科雄蕊发育多样性研究进展 [J]. 广西植物, 2023, 43(8): 1537-1552.  
LI L. Research progress on diversity of androecium development of Orchidaceae [J]. Guihaia, 2003, 43(8): 1537-1552.
- [12] BURNS-BALOGH P, HESSE M. Pollen morphology of the cypripedioid orchids [J]. Plant Systematics and Evolution, 1988, 158: 165-182.
- [13] HESSE M, BURNS-BALOGH P, WOLFF M. Pollen mor-

- phology of the “primitive” epidendroid orchids[J]. Grana, 1989, 28: 261-278.
- [14] STENZEL H. Pollen morphology of the subtribe Pleurothallidinae Lindl. (Orchidaceae) [J]. Grana, 2000, 39: 108-125.
- [15] ACKERMAN J D, WILLIAMS N H. Pollen morphology of the tribe Neottieae and its impact on the classification of the Orchidaceae[J]. Grana, 1980, 19: 7-18.
- [16] 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.
- [17] AYBEKE M. Pollen and seed morphology of some *Ophrys* L. (Orchidaceae) taxa [J]. Journal of Plant Biology, 2007, 50(4): 387-395.
- [18] 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.
- [19] 王艳萍, 李璐, 杨晨璇, 等. 14种石斛属(兰科)植物的花粉团形态及分类学意义[J]. 植物研究, 2021, 41(1): 12-25.  
WANG Y P, LI L, YANG C X, *et al.* Pollinia morphology of 14 species in *Dendrobium* (Orchidaceae) and taxonomic significance [J]. Bulletin of Botanical Research, 2021, 41(1): 12-25.
- [20] 张敏, 陆敏, 张林凡, 等. 石斛属3组10种植物花粉块的形态观察[J]. 电子显微学报, 2020, 39(4): 399-404.  
ZHANG M, LU M, ZHANG L F, *et al.* Morphological observation of 10 species of pollinia in 3 groups of *Dendrobium* SW [J]. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 2020, 39(4): 399-404.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] 张雅琼, 黄莉, 尹元萍, 等. 白及属3个种花部特征和花粉形态的扫描电镜观察比较[J]. 西南农业学报, 2019, 32(12): 2942-2949.  
ZHANG Y Q, HUANG L, YIN Y P, *et al.* Observation and comparison of floral characteristics and morphological characteristics of pollens by scanning electron microscopic of three species of *Bletilla* [J]. Journal of Agricultural Sciences, 2019, 32(12): 2942-2949.
- [24] 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 S. Pollen morphology of *Gymnadenia* R. Br. (Orchidaceae) and its taxonomic significance [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2000, 38(2): 137-140.
- [25] 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): 529-558.  
GONG Y M. Study on the palynology of Orchidaceae of Nei Monggol [J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Intramongolicae, 1986, 17(3): 529-558.
- [26] 谷海燕, 杨楠, 谢孔平, 等. 极小种群峨眉槽舌兰的开花动态及繁育系统[J]. 植物生理学报, 2024, 60(7): 1201-1210.  
GU H Y, YANG N, XIE K P, *et al.* Flowering dynamics and breeding system of *Holcoglossum omeiense*, a wild plant with extremely small populations [J]. Plant Physiology Journal, 2024, 60(7): 1201-1210.
- [27] 郎楷永. 峨眉山兰科植物的地理分布和区系特点[J]. 植物分类学报, 1983, 21(3): 254-265.  
LANG K Y. The geographical distribution and floristic features of the orchid flora in the MT. EMEI in China [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1983, 21(3): 254-265.
- [28] 李振宇, 石雷. 峨眉山植物[M]. 北京: 北京科学技术出版社, 2007.  
LI Z Y, SHI L. Plants of Mount Emei [M]. Beijing: Beijing Science & Technology Press, 2007.
- [29] JIN X H, QIN H N, CHEN S C. A new species of *Holcoglossum* (Orchidaceae: Aseridinae) from China [J]. Kew Bulletin, 2004, 59(4): 633-635
- [30] 生态环境部, 中国科学院. 中国生物多样性红色名录: 高等植物卷(2020)[M]. 北京: 科学出版社, 2023.  
Ministry of Ecology and Environment, Chinese Academy of Sciences. China's Red List of Biodiversity: higher plants (2020) [M]. Beijing: Science Press, 2023.
- [31] 陈心启, 吉占和, 郎楷永, 等. 中国植物志: 第17~19卷[M]. 北京: 科学出版社, 1999.  
CHEN X Q, JI Z H, LANG K Y, *et al.* Flora of China: Vol. 17-19 [M]. Beijing: Science Press, 1999.
- [32] 韦仲新. 种子植物花粉电镜图志[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2003: 1-7.

- WEI Z X. Pollen flora of seed plants [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 2003: 1-7.
- [33] 陆敏, 李西林, 陆雄. 花粉块内花粉粒形态观察的扫描电镜样品制备方法 [J]. 植物研究, 2021, 41(5): 836-840.
- LU M, LI X L, LU X. SEM sample preparation of observation pollen grains morphology in pollinium [J]. Bulletin of Botanical Research, 2021, 41(5): 836-840.
- [34] HARDER L D, JOHNSON S D. Function and evolution of aggregated pollen in angiosperms [J]. International Journal of Plant Sciences, 2008, 169(1): 59-78.
- [35] MICHENEAU C, JOHNSON S D, FAY M F. Orchid pollination: from Darwin to the present day [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2009, 161(1): 1-19.
- [36] SINGER R B, GRAVENDEEL B, CROSS H, *et al.* The use of orchid pollinia or pollinaria for taxonomic identification [J]. Selbyana, 2008, 29(1): 6-19.
- [37] PANSARIN E R. Recent advances on evolution of pollination systems and reproductive biology of Vanilloideae (Orchidaceae) [J]. Lankesteriana, 2016, 16(2): 255-267.
- [38] PACINI E, HESSE M. Types of pollen dispersal units in orchids, and their consequences for germination and fertilization [J]. Annals of Botany, 2002, 89(6): 653-664.
- [39] FOX K, VITT P, ANDERSON K, *et al.* Pollination of a threatened orchid by an introduced hawk moth species in the tallgrass prairie of North America [J]. Biological Conservation, 2013, 167: 316-324.
- [40] 李明河. 兰科分子系统重建与生物地理学研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2015.
- LI M H. Molecular phylogenetic reconstruction and biogeography of Orchidaceae [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2015.
- [41] SUGIURA N, MIYAZAKI S, NAGAISHI S. A supplementary contribution of ants in the pollination of an orchid, *Epipactis thunbergii*, usually pollinated by hover flies [J]. Plant Systematics and Evolution, 2006, 258: 17-26.
- [42] PEDERSEN H Æ, SRIMUANG K O, BÄNZIGER H, *et al.* Pollination-system diversity in *Epipactis* (Orchidaceae): new insights from studies of *E. flava* in Thailand [J]. Plant Systematics and Evolution, 2018, 304: 895-909.
- [43] DRESSLER R L. Phylogeny and classification of the orchid family [M]. Portland: Dioscorides Press, 1993.
- [44] HIDAYAT T, YUKAWA T, ITO M. Evolutionary analysis of pollinaria morphology of subtribe Aeridinae (Orchidaceae) [J]. Reinwardtia, 2006, 12(3): 223-235.
- [45] LIU K W, LIU Z J, HUANG L Q, *et al.* Self-fertilization strategy in an orchid: an orchid that flowers in harsh conditions pollinates itself unassisted by any of the usual agents [J]. Nature, 2006, 441: 945-946.
- [46] 刘严文. 中国齿唇兰属 (*Odontochilus*) 及其近缘属植物的系统分类研究 [D]. 上海: 华东师范大学, 2018.
- LIU Y W. Systematic and taxonomic study on *odontochilus* and allies (Orchidaceae) in China [D]. Shanghai: East China Normal University, 2018.
- [47] DRESSLER R L. Features of pollinaria and orchid classification [J]. Lindleyana, 1986, 1(2): 125-130.
- [48] SINGER R B, KOEHLER S. Pollinarium morphology and floral rewards in Brazilian Maxillariinae (Orchidaceae) [J]. Annals of Botany, 2004, 93(1): 39-51.
- [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] 赵廖成, 张瑞, 钱庆炭, 等. 中国安息香属 22 种植物花粉形态及其分类学意义 [J]. 植物科学学报, 2024, 42(5): 559-571.
- ZHAO L C, ZHANG R, QIAN Q T, *et al.* Pollen morphology and its taxonomic significance in 22 species of *Styrax* (Styracaceae) from China [J]. Plant Science Journal, 2024, 42(5): 559-571.