

中国一级保护野生兰科植物杂交育种进展

黄小艳^{1,2}, 夏池^{1,2}, 黄玮婷², 方中明²

(¹贵州大学林学院, 贵阳 550025; ²贵州大学农学院/贵州省粮油作物分子育种重点实验室/
贵州省高等学校功能农业重点实验室, 贵阳 550025)

摘要: 中国一级保护野生兰科植物共33种, 隶属于兜兰属、杓兰属、兰属、石斛属、蝴蝶兰属和虾脊兰属, 具有重要的观赏和药用价值。本研究对这些种类的杂种登录情况、亲本选择、授粉及播种时期选择、属间杂交进展、杂交育种存在的问题等进行综述, 并结合育种现状提出了未来育种方向。研究表明, 以中国一级保护野生兰科植物为亲本已有3611个杂种在英国皇家园艺学会上登录, 杂种数最多的前10名均为兜兰属植物, 包括巨瓣兜兰、波瓣兜兰、白旗兜兰等, 其次为美花兰, 而红花兜兰、广东兜兰、紫斑兜兰和暖地杓兰未见杂种登录。绿叶兜兰、曲茎石斛、霍山石斛、文山红柱兰等为极具潜力的优秀种质资源, 但以其为亲本的杂种较少。建议未来开展杂交育种工作时, 应当充分利用上述野生种质资源、加强属间杂交, 并利用分子标记辅助育种加速新品种培育, 以提高野生兰科种质资源的利用水平。本研究可为中国一级保护野生兰科植物的杂交育种工作提供参考, 为兰科植物种质资源创新和兰花产业持续发展提供支撑。

关键词: 中国一级保护野生植物; 兰科植物; 兜兰; 杂交育种; 远缘杂交

Progress in Hybrid Breeding of Wild Orchids Listed in the National First-class Plant Protection Catalog

HUANG Xiaoyan^{1,2}, XIA Chi^{1,2}, HUANG Weiting², FANG Zhongming²

(¹College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025; ²College of Agricultural Sciences, Guizhou University/Key Laboratory of Molecular Breeding for Grain and Oil Crops in Guizhou Province/Key Laboratory of Functional Agriculture of Guizhou Provincial Higher Education Institutions, Guiyang 550025)

Abstract: There are 33 wild orchids listed in the national first-class plant protection catalog of China, belonging to several genera including *Paphiopedilum* Pfitzer, *Cypripedium* L., *Cymbidium* Sw., *Dendrobium* Sw., *Phalaenopsis* Blume, and *Calanthe* R. Br.. These species have important ornamental and medicinal value. The registration status of hybrids, their parents selection, pollination and sowing time selection, intergeneric hybridization progress and problems in hybrid breeding of these species have been reviewed. Based on the current breeding situation future breeding directions are proposed. To date, 3611 hybrids with the national first-class wild orchids as parents have been registered in Royal Horticultural Society. The top ten species of hybrids are *Paph.* spp., including *Paph. bellatulum* (Rcnb. F.) Stein., *Paph. insigne* (Lindl.) Pftz. and *Paph. spicerianum* (H. G. Reichenbach) Pfitzer., followed by *Cymb. Insigne* Rolfe. However, no hybrid has been registered with *Paph. erythroanthum* Z. J. Liu, X. Y. Liao & S. R. Lan, *Paph. guangdongense* Z. J. Liu & L. J. Chen, *Paph. notatisepalum* Z. J. Liu, M. Wang & S. R. Lan, and *Cypr. subtropicum* S. C. Chen & K. Y. Lang as

收稿日期: 2023-08-09 修回日期: 2023-10-02 网络出版日期: 2023-10-31

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230809001>

第一作者研究方向为兰科植物组织培养与育种, E-mail: 1654672458@qq.com

通信作者: 黄玮婷, 研究方向为兰科植物生物技术和种质创新, E-mail: 406789670@qq.com

方中明, 研究方向为植物分子遗传与生物育种, E-mail: zmfang@gzu.edu.cn

基金项目: 贵州省科技支撑计划项目(黔科合支撑[2023]一般014); 贵州省粮油作物分子育种重点实验室项目(黔科合中引地[2023]008); 贵州省高等学校功能农业重点实验室项目(黔教技[2023]007)

Foundation projects: Guizhou Provincial Science and Technology Support Plan Project (Qiankehezhiheng[2023]General 014); Key Laboratory of Molecular Breeding for Grain and Oil Crops in Guizhou Province (Qiankehezhihongyindi[2023]008); Key Laboratory of Functional Agriculture of Guizhou Provincial Higher Education Institutions (Qianjiaoji[2023]007)

parents. There are few hybrids with *Paph. hangianum* Perner & O. Gruss, *Dend. flexicaule* Z. H. Tsi, *Dend. huoshanense* C. Z. Tang et S. J. Cheng, *Cymb. wenshanense* Y. S. Wu et F. Y. Liu as parents, although these species are all excellent with potential breeding value. To improve the utilization of wild orchid germplasm resources in future breeding, we propose to make full use of these wild germplasm resources in intergeneric hybridization, in combination with molecular marker assisted selection technology. This article can provide reference for the hybrid breeding of the national first-class wild orchids, and provide support for the innovation of orchid germplasm resources and the sustainable development of the orchid industry.

Key words: the national first-class protected wild plants; orchid; *Paphiopedilum*; hybrid breeding; distant hybridization

兰科(Orchidaceae)是被子植物中最大的科之一,已知种数仅次于菊科。目前全世界共有野生兰科植物742属,31095种^[1],主要集中在热带和亚热带地区,而在沙漠和极寒地区仅有个别种分布。被子植物系统发育研究组(APG, angiosperm phylogeny group)建立的被子植物分类系统的第四版(APG IV)分类系统(<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb>)将兰科分为拟兰亚科(Apostasioideae)、香荚兰亚科(Vanilloideae)、杓兰亚科(Cypripedioideae)、兰亚科(红门兰亚科)(Orchidoideae)、树兰亚科(Epidendroideae)5个亚科^[2],其中拟兰亚科最原始,树兰亚科最进化且数量有绝对优势,占兰科植物总数将近80%。中国独特的自然地理环境孕育了丰富的野生植物资源,国内兰科包括198属1687种兰科植物(含13个天然杂种)^[3],分属兰科全部5个亚科,主要集中在云南、四川、台湾、广西、贵州等地^[4]。

兰科植物极具观赏和药用价值,但由于人类过度挖采和环境恶化,野生资源遭到严重破坏。目前全世界所有野生兰科植物均被列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》^[5]而被禁止交易。1999年8月《国家重点保护野生植物名录(第一批)》^[6]由国务院正式批准公布,并由国家林业局和农业部发布,成为我国野生植物保护管理工作的一个里程碑。2021年9月,《国家重点保护野生植物名录(第二批)》^[7](以下简称《名录》)正式向社会发布,共列入国家重点保护野生植物455种和40类,包括一级保护野生植物54种和4类,二级保护野生植物401种和36类,兰科植物被列入《名录》。这不仅有利于拯救濒危野生兰科植物,维护生物多样性和生态平衡,还为地方政府制订相关政策提供法律依据^[8]。《名录》将杓兰亚科兜兰属(*Paphiopedilum* Pfitzer)除硬叶兜兰(*Paph. micranthum* T. Tang et F. T. Wang)和带叶兜兰

(*Paph. hirsutissimum* (Lindl. ex Hook.) Stein)外的所有种,以及杓兰属(*Cypripedium* L.)的暖地杓兰(*Cypr. subtropicum* S. C. Chen & K. Y. Lang),树兰亚科兰属(*Cymbidium* Sw.)的美花兰(*Cymb. insigne* Rolfe)、文山红柱兰(*Cymb. wenshanense* Y. S. Wu et F. Y. Liu),石斛属(*Dendrobium* Sw.)的曲茎石斛(*Dend. flexicaule* Z. H. Tsi)、霍山石斛(*Dend. huoshanense* C. Z. Tang et S. J. Cheng),蝴蝶兰属(*Phalaenopsis* Blume)的象鼻兰(*Phal. zhejiangensis* (Z. H. Tsi) Schuit.),虾脊兰属(*Calanthe* R. Br.)的大黄花虾脊兰(*Cala. sieboldii* Decne.)列为中国一级保护野生兰科植物,共33种(图1)。其中,杏黄兜兰(*Paph. armeniacum* S. C. Chen et F. Y. Liu)、白花兜兰(*Paph. emersonii* Koop. & P. J. Cribb)、小叶兜兰(*Paph. barbigerum* T. Tang et F. T. Wang)、文山兜兰(*Paph. wenshanense* Z. J. Liu & J. Yong Zhang)、绿叶兜兰(*Paph. hangianum* Perner & O. Gruss)、长瓣兜兰(*Paph. dianthum* T. Tang et F. T. Wang)、红花兜兰(*Paph. erythroanthum* Z. J. Liu, X. Y. Liao & S. R. Lan)^[9]、广东兜兰(*Paph. guangdongense* Z. J. Liu & L. J. Chen)^[10]、霍山石斛、曲茎石斛、大黄花虾脊兰、象鼻兰、暖地杓兰等13个原生种为我国特有。

截至2023年9月15日,中国一级保护野生兰科植物已有3611个杂种在英国皇家园艺学会(RHS, royal horticultural society)正式注册登录,但中国育种者登录的杂种仅202个^[11]。本研究以《名录》中所列的中国一级保护野生兰科植物为研究对象,对其为亲本的杂交育种进展进行综述,包括杂种登录情况、阶段育种特征、亲本选择、授粉及播种时期、属间远缘杂交等方面,并提出杂交育种存在问题及解决方法、加速育种进展的建议,以期为我国野生兰科植物的杂交育种提供理论指导和参考依据。

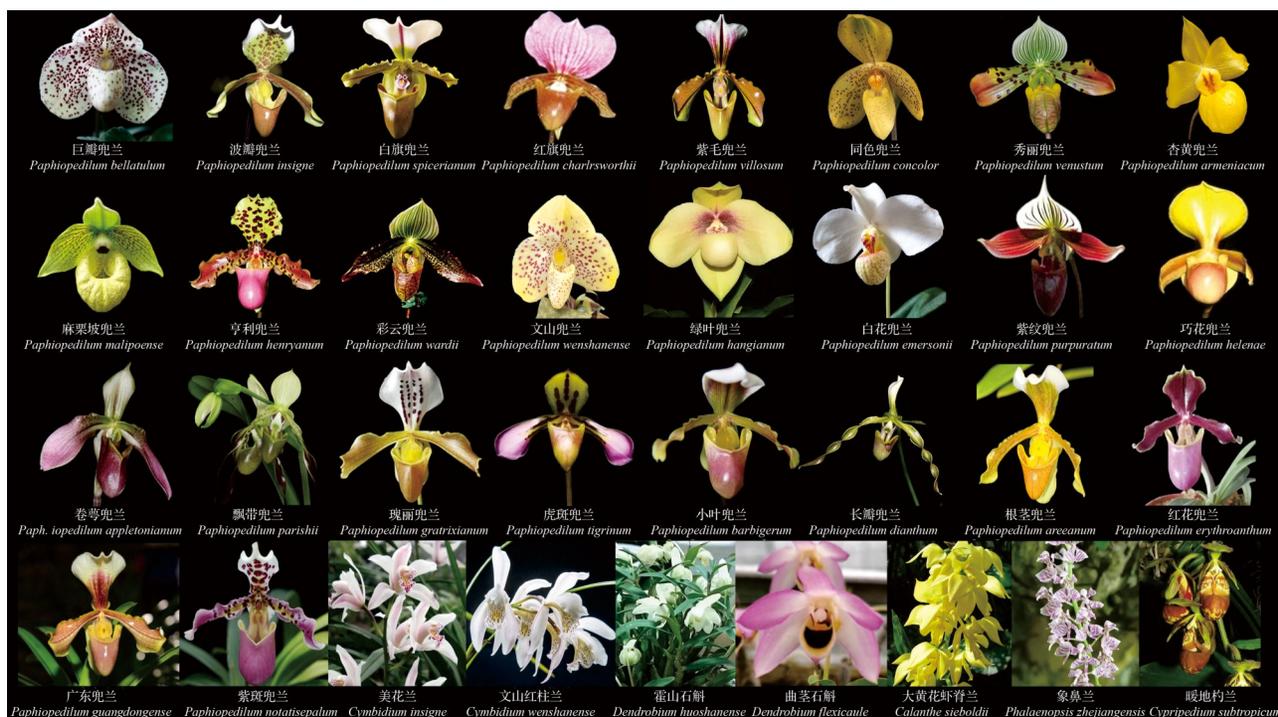


图 1 中国一级保护野生兰科植物

Fig. 1 The national first-class protected wild orchids

1 野生兰科植物杂交育种研究概况

1.1 杂种登录情况和阶段育种特征

兰科植物杂交育种始于19世纪50年代,1853年英国人德米尼(Donili)将分叉虾脊兰(*Cala furcata* Bateman ex Lindl.)和马氏虾脊兰(*Cala masnca*)进行人工杂交,杂种*Cala. Dominyi* Lindley成为第一个登录的兰科植物^[12-13]。1854年,英国皇家园艺学会创立了兰科植物杂种的国际登录制度,目前已登录的兰科植物杂种超过17万个,近年来平均每年登录的杂种数约3500个^[14]。同年,英国具有传奇色彩的詹姆斯·维奇父子公司经营的维奇(Veitch)苗圃以原产于中国的紫毛兜兰(*Paph. villosum* (Lindl.) Stein)为父本,与原产于马来西亚的髯毛兜兰(*Paph. barbatum* (Lindl.) Pfitzer)为母本杂交,育成兜兰属的第一个人工杂种*Paph. Harrisianum* Veitch,并于1869年在英国皇家园艺学会正式注册登录。因此,最早作为亲本在英国皇家园艺学会登录的中国一级保护野生兰科植物是紫毛兜兰。紫毛兜兰和波瓣兜兰(*Paph. Insigne* (Lindl.) Pfitz.)是早期著名的两个杂交亲本,利用波瓣兜兰为母本和紫毛兜兰杂交,于1877年育成了杂种*Paph. Nitens*。1884年登录的由波瓣兜兰与白旗兜兰(*Paph. spicerianum* (H. G. Reichenbach) Pfitzer)杂交育成的*Paph. Lceanum*,其花朵硕大美

观,由此杂种与白旗兜兰回交育成的*Paph. Bruno Veitch*花径达10 cm^[15]。

兰科代表属在英国皇家园艺学会上登录的杂种数中,杂种数最多的是有“洋兰之王”美誉的卡特兰属,有44581个杂种;其次为“洋兰皇后”蝴蝶兰属,有40140个杂种;兜兰属、兰属、石斛属紧随其后。大黄花虾脊兰所属的虾脊兰属,以及暖地杓兰所属的杓兰属的杂种则较少(表1)。

表 1 兰科代表属登录的杂种数(截至2023-09-15)

Table 1 Number of hybrids of representative genera of Orchidaceae until September 15th, 2023

| 排名 Ranking | 属 Genus | 母本 Seed parent | 父本 Pollen parent | 杂种数 Number of hybrids |
|---------------|------------|-------------------|---------------------|--------------------------|
| 1 | 卡特兰属 | 39829 | 39293 | 44581 |
| 2 | 蝴蝶兰属 | 39407 | 39610 | 40140 |
| 3 | 兜兰属 | 29283 | 29253 | 29297 |
| 4 | 兰属 | 17738 | 17678 | 17853 |
| 5 | 石斛属 | 16431 | 16426 | 16613 |
| - | 虾脊兰属 | 528 | 488 | 485 |
| - | 杓兰属 | 300 | 300 | 303 |

-: 该属的杂种数较少,未统计得到该属在兰科所有属中排名

-: The number of hybrids in this genus is relatively small, and the ranking of this genus among all genera in the Orchidaceae family has not been calculated

选取中国一级保护野生兰科植物中杂种数量多、贡献大的10个原生种,按10年为1个计量单位统计英国皇家园艺学会上登录的杂种数(图2),可知杂种数最多的10个种均为兜兰属植物,其他一级保护野生兰科植物登录的杂种数量较少,说明大部分一级保护野生兰科植物种类还未得到杂交育种工作的充分利用。总体上,兜兰杂交育种分为3个时期:1893-1913年为第1个时期,这一时期兜兰杂交育种高速发展,栽培技术的提高,加之植物学家对兜兰属分类系统等的研究不断深化,遗传学三大定律的创立奠定了杂交育种技术在植物生产中广泛应用的理论基础^[16],此时期兜兰的人工杂种增加迅速,巨瓣兜兰(*Paph. bellatulum* (Rcnb. F.) Stein)、紫毛兜兰等的发现也促进了兜兰杂交育种工作的

发展。这一时期波瓣兜兰、巨瓣兜兰、白旗兜兰、红旗兜兰(*Paph. charlesworthii* (Rolfe) Pfitzer)、紫毛兜兰、秀丽兜兰(*Paph. venustum* (Sims.) Pfitz.)和同色兜兰(*Paph. concolor* (Bateman) Pfitz.)在英国皇家园艺学会上登录较多。第2个时期为1914-1973年,正值第一次世界大战(1914-1918年)和第二次世界大战(1939-1945年)期间,加之后期战后恢复时间,这一时期兜兰杂交育种进程受到战争的严重影响,植物学家们也中断了相关研究,这一时期兜兰杂种登录数达到最低值,处于停滞状态。第3个时期,即1974-2023年,兜兰杂交育种迅速发展。此时,世界环境相对稳定,植物学家们恢复了对兜兰的研究,加之生命科学与生物技术的飞速发展,特别是组织培养技术在兰科植物上的应用,使得杂种

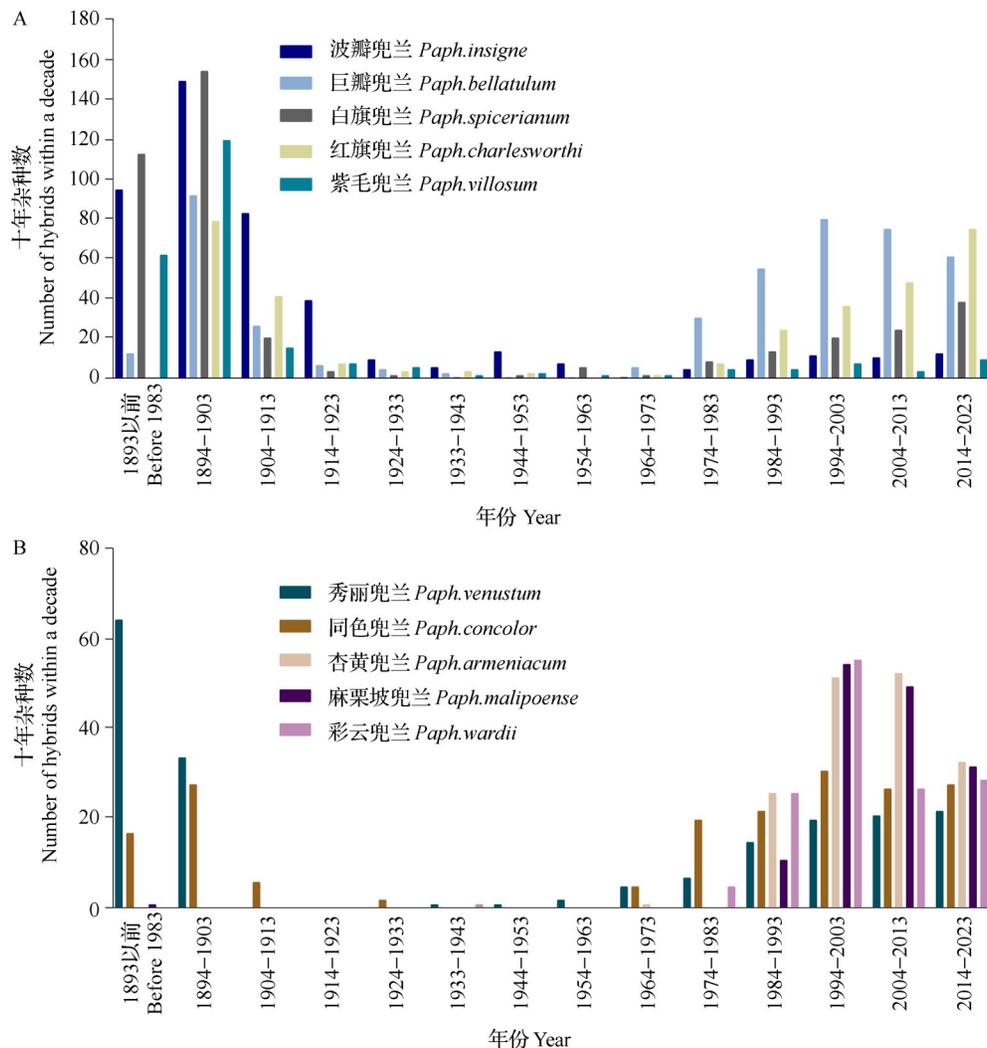


图2 利用中国一级保护野生兰科植物为亲本登录的十年杂种数(统计杂种数量多的10个亲本)

Fig.2 Number of hybrids registered within a decade with the national first-class protected wild orchids as parents (statistical analysis of 10 parents with a large number of hybrids)

登录数又逐渐增加。这一时期以杏黄兜兰为代表的
新种首次在中国西南部与越南北部被发现,为杂
交育种的开展提供了条件,以杏黄兜兰为亲本的杂
种不断增加,并在1994-2003年迅速增加,此后登录
杂种数维持在较高水平(图2),巨瓣兜兰、彩云兜兰
(*Paph. wardii* Summerh.)、麻栗坡兜兰(*Paph.*
malipoense S. C. Chen et Z. H. Tsi)表现出相同的趋
势,且野生兰科植物种质资源因濒临灭绝而受到中
国等众多国家的重视,兜兰的杂交育种一直维持在
较高水平。目前,基因工程技术和分子标记技术在
兰科植物品种培育中的应用,为加快兰科植物品种
培育提供了更快捷的方式。尽管兰科植物新品种
的选育方法有多种,但目前杂交育种仍是最重要的
育种方法。

1.2 杂交亲本

不同的兰科植物种类在观赏价值、生长习性、

分布范围、种群数量、杂交亲和性及发表时间等
方面存在差异,中国一级保护野生兰科植物作为亲本
在英国皇家园艺学会上登录的杂种数存在较大差
异(表2)。杂种数最多的前10个种均为兜兰属植
物,其次为美花兰。兜兰属植物中杂种数最多的亲
本为巨瓣兜兰,杂种数达471个;其次为波瓣兜兰
442个。根茎兜兰(*Paph. areeanum* O. Gruss=
Paph. rhizomatosum S. C. Chen & Z. J. Liu)、霍山石
斛、曲茎石斛、大黄花虾脊兰和象鼻兰在英国皇家
园艺学会上登录的杂种数不足10个,而红花兜兰、
广东兜兰、紫斑兜兰(*Paph. notatisepalum* Z. J. Liu,
M. Wang & S. R. Lan)^[17]和暖地杓兰未见在英国皇
家园艺学会上登录杂种。以下分属介绍常作为杂
交亲本的中国一级保护野生兰科植物,以及杂交后
代情况。

表2 中国一级保护野生兰科植物原生种登录的杂种数(截至2023-09-15)

Table 2 Number of hybrids of the national first-class protected wild orchids until September 15th, 2023

| 序号 No. | 原生种 Species | 杂种数 Number of hybrids | | | 原种发表 年份 Year published | 中国分布地 Distribution in China | 国外分布地 Distribution abroad | 花期 Flowering |
|-----------|----------------|--------------------------|------------------------|-------------|---------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------|
| | | 母本 Seed parent | 父本 Pollen parent | 总数 Total | | | | |
| 1 | 巨瓣兜兰 | 262 | 209 | 471 | 1892 | 贵州、云南、广西 | 缅甸、泰国 | 4-6月 |
| 2 | 波瓣兜兰 | 207 | 235 | 442 | 1888 | 云南 | 印度、孟加拉国 | 10-12月 |
| 3 | 白旗兜兰 | 118 | 284 | 402 | 1888 | 云南 | 印度、缅甸 | 10-1月 |
| 4 | 红旗兜兰 | 171 | 169 | 340 | 1894 | 云南 | 缅甸等 | 9-11月 |
| 5 | 紫毛兜兰 | 27 | 226 | 253 | 1892 | 云南 | 缅甸、越南等 | 9-10月 |
| 6 | 同色兜兰 | 96 | 85 | 181 | 1888 | 广西、贵州、云南 | 缅甸、越南等 | 6-8月 |
| 7 | 秀丽兜兰 | 44 | 129 | 173 | 1888 | 西藏 | 尼泊尔、不丹等 | 1-3月 |
| 8 | 杏黄兜兰 | 51 | 106 | 157 | 1982 | 云南 | 无 | 2-4月 |
| 9 | 麻栗坡兜兰 | 56 | 90 | 146 | 1894 | 贵州、云南、广西 | 越南 | 12-3月 |
| 10 | 亨利兜兰 | 47 | 92 | 139 | 1987 | 云南、广西 | 越南 | 7-8月 |
| 11 | 彩云兜兰 | 42 | 54 | 96 | 1932 | 云南 | 缅甸 | 12-3月 |
| 12 | 文山兜兰 | 40 | 46 | 86 | 2000 | 云南 | 无 | 5月 |
| 13 | 绿叶兜兰 | 19 | 63 | 82 | 1999 | 云南 | 无 | 4-5月 |
| 14 | 白花兜兰 | 16 | 64 | 80 | 1896 | 广西、贵州 | 无 | 4-5月 |
| 15 | 紫纹兜兰 | 26 | 44 | 70 | 1892 | 广东、香港、云南等 | 越南 | 10-1月 |
| 16 | 巧花兜兰 | 29 | 41 | 70 | 1996 | 广西 | 越南 | 6-7月 |
| 17 | 卷萼兜兰 | 31 | 33 | 64 | 1896 | 广东、海南 | 越南、老挝、柬埔寨等 | 1-5月 |
| 18 | 飘带兜兰 | 29 | 35 | 64 | 1892 | 云南 | 缅甸、泰国 | 6-7月 |
| 19 | 瑰丽兜兰 | 31 | 21 | 52 | 1905 | 云南 | 老挝、越南 | 9-12月 |
| 20 | 虎斑兜兰 | 5 | 34 | 39 | 1990 | 云南 | 老挝、越南 | 6-8月 |

表2(续)

| 序号 No. | 原生种 Species | 杂种数 Number of hybrids | | | 原种发表 年份 Year published | 中国分布地 Distribution in China | 国外分布地 Distribution abroad | 花期 Flowering |
|-----------|----------------|--------------------------|------------------------|-------------|---------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------|
| | | 母本 Seed parent | 父本 Pollen parent | 总数 Total | | | | |
| 21 | 小叶兜兰 | 16 | 19 | 35 | 1940 | 广西、贵州 | 无 | 10-12月 |
| 22 | 长瓣兜兰 | 16 | 3 | 19 | 1940 | 贵州、云南、广西 | 无 | 7-9月 |
| 23 | 根茎兜兰 | 4 | 2 | 6 | 2002 | 云南 | 印度、缅甸等 | 10-11月 |
| 24 | 红花兜兰 | 0 | 0 | 0 | 2019 | 云南 | 无 | 7-9月 |
| 25 | 广东兜兰 | 0 | 0 | 0 | 2013 | 广东 | 无 | |
| 26 | 紫斑兜兰 | 0 | 0 | 0 | 2017 | 云南、广西、香港等 | 越南 | 9-11月 |
| 27 | 美花兰 | 64 | 70 | 134 | 1905 | 海南 | 越南、泰国 | 11-12月 |
| 28 | 文山红柱兰 | 2 | 8 | 10 | 1990 | 云南 | 越南 | 3月 |
| 29 | 霍山石斛 | 2 | 2 | 4 | 1984 | 河南、安徽 | 无 | 5月 |
| 30 | 曲茎石斛 | 3 | 1 | 4 | 1986 | 河南、湖北、湖南等 | 无 | 5月 |
| 31 | 大黄花虾脊兰 | 1 | 2 | 3 | 1855 | 台湾、湖南 | 无 | 2-3月 |
| 32 | 象鼻兰 | 0 | 1 | 1 | 2012 | 浙江 | 无 | 6-7月 |
| 33 | 暖地杓兰 | 0 | 0 | 0 | 1986 | 云南、西藏 | 无 | 7月 |

1.2.1 兜兰属 兜兰属是被列入中国一级保护野生兰科植物种类最多的属,至2023年9月15日,英国皇家植物园植物物种数据库(<https://powo.science.kew.org>)中记录了全世界兜兰属146个原生种^[2],中国分布28个种,包括表2所列的26个种,以及被列入中国二级重点保护野生兰科植物的硬叶兜兰和带叶兜兰。兜兰属植物因具有极高的观赏价值而受到众多兰花爱好者的追捧,成为兰科植物中继蝴蝶兰属之后最具发展潜力的一个属,兜兰的杂交育种也成为新一轮的花卉育种热点。2000年首次发现的文山兜兰被认为是巨瓣兜兰和同色兜兰的天然杂种^[18],在英国皇家园艺学会兰科植物杂种登录数据库中,已接受文山兜兰作为亲本进行杂种登录^[12]。中国特有的广东兜兰、红花兜兰以及在中国有分布的紫斑兜兰因近10年来才被发表,所以在2004年出版的《中国植物志》上未被记录。以下介绍应用较多和富有特色的杂交亲本。

巨瓣兜兰 属于斑点类兜兰,因萼片和花朵上有许多紫褐色的大斑点,又称大斑点兜兰,花瓣质感肥厚,花型大而圆整,其对光线的适应能力强,高湿度下生长佳。巨瓣兜兰是中国一级保护野生兰科植物中获国际奖项次数最多的原生种,共253次。产于中国贵州、广西、云南,分布于缅甸和泰国,1888年,缅甸的Reichenbach人工栽培第一株巨瓣

兜兰。以其为亲本的杂种数有471个,位列第一。杂交后代大多唇瓣呈口袋形,花瓣较厚,其斑点在后代能清晰地表现出来^[19],杂种观赏价值较高,获奖的杂种数共99个,排名第一。如*Paph. Ma Belle Orchid Zone*(巨瓣兜兰×麻栗坡兜兰)花为紫褐色,并继承了亲本花型大的特点,获得美国兰花协会(AOS, american orchid society)大奖共计19次;巨瓣兜兰和硬叶兜兰的杂交后代*Paph. Kevin Porter K. Porter*继承硬叶兜兰的粉红色花朵,获得美国兰花协会大奖共计14次。

波瓣兜兰 花色艳丽,萼片和花瓣均为黄绿色带斑点,花瓣狭长且边缘有明显的波状,因此常作为重要的杂交亲本^[20-21],其杂种数为442个,仅次于巨瓣兜兰。1821年,英国植物学家John Lindley在印度发现该种,并选作兜兰属的模式种,也是首个荣获英国皇家园艺协会(OSGB, orchid society of great britain)大奖(1860年)的兜兰原生种。目前兜兰消费市场的主力品系是由波瓣兜兰和紫毛兜兰原生种经过反复多代杂交,于1998年登录的杂种肉饼兜兰(*Paph. 'Pacific Shamrock'*),具有花型宽大、圆润、质地较厚、花色艳丽、斑纹奇特、斑点及橙黄花线条和耐寒性强等特点。2023年波瓣兜兰在英国皇家园艺学会上登录的杂种数比10年前(2013年)仅增加了26个,原因可能是波瓣兜兰发表时间

较早,与兜兰属大部分原生种均进行过杂交,说明波瓣兜兰和同属原生种杂交已达饱和状态。

白旗兜兰 中萼片为纯白色,中脉紫红色,如飘扬的三角小旗,因此而得名;合萼片、花瓣和唇瓣均为浅绿色;最明显的是花瓣狭长且边缘波状,中脉紫红色,产于中国、印度、缅甸,对环境的适应能力强^[22]。以其为亲本的杂种数位列第3。2016年审定的品种迎春兜兰(*Paph. 'SCBG Yingchun'*),花型优美,花萼较长且直立,叶姿挺立,长势旺盛,分蘖能力强,由中科院华南植物园曾宋君研究员以白旗兜兰为母本,安南紫毛兜兰(*Paph. villosum* var. *annamense* Rolfe)为父本杂交育成^[23]。

红旗兜兰 中萼片硕大开展如旗帜,粉红色,因此而得名,在中国分布于云南西部,国外分布于缅甸和泰国。红旗兜兰经常作为杂交亲本,杂交后代往往能遗传其粉红色而宽阔的中萼片,如*Paph. Woodrose Stewart Inc. (Paph. charlesworthii*×*Paph. Normandy)*^[24]。

紫毛兜兰 花黄绿色,花梗有紫色斑点和较密的长柔毛,中萼片具有明显的脉纹,中脉紫褐色,上侧为淡紫褐色。紫毛兜兰有3个变种,即安南紫毛兜兰、包氏紫毛兜兰(*Paph. villosum* var. *boxallii* (Rchb. f.) Pfitzer)、密毛紫毛兜兰(*Paph. villosum* var. *densissimum* (Z. J. Liu & S. C. Chen) Z. J. Liu & S. C. Chen)^[15]。紫毛兜兰杂交亲和性极高,兰花维知数据库(Orchidwiz)(<https://www.orchidwiz.com>)显示以其作为亲本的杂交后代多达18089个。后代能表现出紫毛兜兰富有光泽的宽阔花瓣等特性,如紫毛兜兰与波瓣兜兰的杂种*Paph. Nitens Veitch*^[17-18]。另外,紫毛兜兰常作为父本进行杂交育种,杂种数为226,而作母本的杂种数仅27个。

同色兜兰 叶片表面有深、浅绿色或绿色与乳白色相间的网格状;花萼较短,1~3朵花且多为相继开放;花被片均为淡黄色,花的各部具有紫色细斑点,又称小斑点兜兰,这一特征使其易与巨瓣兜兰、文山兜兰区别开来。兜兰新品种西之王子(*Paph. 'GXAAS Princes'*)是以同色兜兰为母本,肉饼兜兰可可奥利弗(*Paph. 'Cocoa Oliver'*)为父本,通过人工授粉杂交选育得到,花黄绿色,且种子萌发率高,易栽培^[25]。

秀丽兜兰 中萼片白色且具有明显的绿色粗脉纹,和彩云兜兰类似,但秀丽兜兰的花瓣有绿色脉、暗红色晕和黑色粗疣点,叶面呈现深浅绿色网格斑,叶背密布紫色斑点^[26]。对高温环境适应能力

较强,分布在我国西藏东南部至南部,另外尼泊尔、锡金、印度东北部和孟加拉国也有分布。秀丽兜兰是第一个被人工栽培的兜兰属植物^[27],1820年被Wall和Sims正式发表^[28]。秀丽兜兰(母本)与苏氏兜兰(*Paph. sukhakulii* Schoser & Senghas)的杂种*Paph. Double Deception* J. Hanes遗传了其亲本独特的萼片粗脉纹,宽大的花型、艳丽的花色以及奇特的斑纹。该杂种在兰花维知数据库获奖共计29次,其中获得澳大利亚兰花协会(AOC, australia orchid council)大奖共计7次,美国兰花协会大奖共计15次。

杏黄兜兰 该种最先由张敖罗先生于1979年在云南省怒江东岸发现,1982年陈心启、刘芳媛教授发表定名为杏黄兜兰^[29]。其花苞呈青绿色,初开为绿黄色,全开时为杏黄色,后期金黄色,花大色雅,因其全花金黄色被称之为兜兰属的“金童”;叶片有深浅绿色相间的网格斑,背面有密集的紫色斑点。杏黄兜兰独特的纯色填补了兜兰色系中纯素黄色系的空白,因而具有较高观赏价值,在世界兰科植物展览上共获得世界级兰科植物大奖205次,仅次于巨瓣兜兰。如1983年在国际兰展上首次展出获得了金奖,1992年杏黄兜兰及其变种与杂种共获得美国兰花协会大奖71次,2013年在第一届上海国际兰展上获得总冠军。杏黄兜兰属于单花系列的优良亲本,其杂交后代能遗传亲本在颜色和花型上的优势,现已较多用作杂交亲本。杏黄兜兰与马氏兜兰(*Paph. mastersianum* (Rchb. f.) Stein)的杂种*Paph. 'Michael Gibson'*花朵具有马氏兜兰的光泽,颜色为黄绿色,观赏价值高;杏黄兜兰与若氏兜兰(*Paph. rothschildianum* (Rchb. f.) Stein)的杂种*Paph. Dollogoldi*花金黄色,花瓣长可达30 cm,观赏价值极高^[17-18]。

麻栗坡兜兰 原产于我国云南文山州麻栗坡,花朵较大,花色黄绿或淡绿色,花瓣上具紫色条斑,兜唇基部有一深褐色斑块,并具有淡淡的香味,花期长达3个月,非常适合园艺栽培和观赏。1984年和1987年分别在美国兰花协会和英国皇家园艺学会主办的国际兰展上获得金奖,从而获得了“玉拖鞋兰”的雅号,此后也多次参赛获奖,2018年在第四届上海国际兰展上获金奖。作为绿色花杂交育种的重要亲本,它的绿花变种浅斑兜兰(杰克兜兰)(*Paph. malipoense* var. *jacki* (S. C. Hu) Aver.)^[30],叶背面通常仅有较疏而色淡的紫色斑点,目前已被英国皇家园艺学会承认为独立种并有9个杂种登录。

麻栗坡兜兰杂种数获奖比例高达39.6%，在中国一级保护野生兰科植物中最高。以麻栗坡兜兰为母本与文山兜兰杂交，杂种 *Paph. Wellesyanum* ‘Mei Chen’ 继承了麻栗坡兜兰黄绿色的花瓣和萼片，且萼片上分布密集红色细斑点，同文山兜兰。

彩云兜兰 中萼片白色而有绿色粗脉纹，花瓣有密集的暗栗色斑点或有紫褐色晕，两者对比鲜明。该种主要分布于缅甸和我国云南西南部，目前唯一已知的国内彩云兜兰野生居群于2023年在云南高黎贡山国家级自然保护区福贡段被发现^[31]。彩云兜兰有较好的抗旱保水机制，在抗逆性新品种选育上具有非常高的利用价值。以彩云兜兰为母本和国王兜兰 (*Paph. rothschildianum* Pfitzer) 杂交，其杂种 *Paph. Garnet Crown Acme Orch.* 的观赏性强，继承了彩云兜兰的绿色脉纹的中萼片，以及暗褐斑的花瓣，也继承了国王兜兰的高花葶。 *Paph. Rory Jones Krull-Smith* 是彩云兜兰与髯毛兜兰、紫纹兜兰、硬皮兜兰 (*Paph. Callosum* (Rchb. f.) Stein)、彩云兜兰、苏氏兜兰等的复合杂种，继承了彩云兜兰独特的斑纹，以及苏氏兜兰宽大的花型，获得美国兰花协会奖共计25次。

紫纹兜兰 中萼片白色而有紫色粗脉纹，花瓣紫红色或浅栗色而有深色纵脉纹、绿白色晕和黑色疣点，唇瓣紫褐色；其适应性强，能耐短时间5℃左右的低温。紫纹兜兰是世界上第3个被正式记录的兜兰，在我国广东、广西、福建、海南、云南、香港以及越南有分布，其在华南地区是栽培最多的兜兰原生种，常用于杂交育种。紫纹兜兰是香港唯一的兜兰属原生物种，被誉为“香港小姐”，于1977年入选香港兰花专题邮票。生长在云南和广西西部的不同花期的紫纹兜兰曾被命名为夏花兜兰 (*Paph. aestivum* Z. J. Liu & J. Yong)，因两者的花形和叶形几乎没有差异，后又作为同种处理，仍称紫纹兜兰。夏花兜兰花期在6-8月，而紫纹兜兰花期在10月到次年1月，关于两者花期不同的原因，植物学家们猜测紫纹兜兰为了利于繁衍后代，有意避开多雨的季节，防止花被暴雨摧毁，或许是为了迎合授粉昆虫的生理周期而改变花期^[32]。于2011年12月5日在英国皇家园艺学会登录的农大乌纱兜兰 (*Paph. ‘SCAU Wusha’*) 是以卷萼兜兰 (*Paph. appletonianum* (Gower) Rolfe) 为母本，紫纹兜兰为父本杂交育成的新品种，属斑叶单花类，萼片完美地遗传了紫纹兜兰的黑栗色疣状斑点^[33]。

1.2.2 蝴蝶兰属 全世界蝴蝶兰属植物共94个原

生种^[2]，中国分布了20个原生种^[3]，由于其花色艳丽而被誉为“兰花皇后”^[34]。随着蝴蝶兰属杂交育种工作的开展，对其杂交后代性状遗传分离的研究也随之增多。蝴蝶兰属在花朵数和花色上，超亲优势明显，而且后代的遗传倾向于某一亲本，紫红色花亲本的花色遗传能力强^[35]。象鼻兰为蝴蝶兰属矮生植物，总状花序长5~8 cm，具花8~19朵，花淡紫色，萼片和花瓣均具白色与紫色相间的横纹，蕊喙窄长似象鼻而得名。该种为浙江省特有种，主要产于昌化及临安天目山一带，数量稀少，濒临灭绝^[36]，具耐寒特性，是改良蝴蝶兰属品种的优良种质资源。目前以象鼻兰为亲本的唯一一个杂种 *Phal. Mengdie* Z. Chen 是贵州省园艺研究所的陈之林研究员用象鼻兰为父本与五唇兰 (*Phal. pulcherrima* (Lindl.) J. J. Sm.) 进行杂交育成，于2022年6月在英国皇家园艺学会上登录，其继承了象鼻兰萼片和花瓣的紫色横纹，也继承了朵丽兰圆整的花瓣，观赏价值很高。

1.2.3 石斛属 石斛属是兰科最大的属之一，全世界石斛属植物共1627个原生种^[2]，中国分布了108个原生种^[3]，该属植物生境类型丰富。石斛属种间杂交亲和力差异较大，部分杂种不结实，如霍山石斛等表现出极不亲和性^[37]。霍山石斛整个植株淡黄绿色肉质且不分枝，花淡黄绿色，因每根茎都由许多米粒形状的小节组成，所以也称霍山米斛。其外形近似于细茎石斛 (*Dend. moniliforme* (L.) Sw.)，区别在于霍山石斛的茎较短，在基部上方肿胀，然后向上逐渐变细，唇瓣中裂片半圆状三角形。霍山石斛与霍山产铁皮石斛 (*Dend. officinale* Kimura et Migo) 为不同种，形态特征上的区别在于：霍山石斛植株较矮，不超过10 cm，其茎从基部向上逐渐变细，表皮为淡黄色；铁皮石斛植株比较高，不超过35 cm，茎表皮呈现铁绿色。霍山石斛富含多糖、氨基酸和石斛碱、石斛胺碱等多种活性物质，抗衰老、抗肿瘤、增强免疫力效果显著^[38]，药用价值相对较高，是中国兰科石斛属药用植物中最为珍稀名贵的品种，也是“中国国家地理标志保护产品”。霍山石斛质量优良、市场需求较大，但自然资源极为短缺，主产区为安徽省的霍山县、岳西县、金寨县、英山县等，大别山周边区域亦有分布^[39-40]，种群遗传多样性指数处于极低水平^[41]，这些特性使得霍山石斛进行种内杂交的有效性大大降低。曲茎石斛的茎稍回折状弯曲，花瓣均匀分布着淡紫色和黄绿色，是1986年在河南省伏牛山发现的新种，主要分布于河南、

湖北、四川等地。属道地药材,是名贵中药西枫斗的原材料之一,以茎入药,性寒,味甘,有滋阴助阳、补心生血、养肝肾的作用^[42]。曲茎石斛药材形态相近于细茎石斛,可通过DNA分子鉴定和红外光谱分析进行鉴别^[43]。霍山石斛和曲茎石斛作为亲本登录的杂种均为4个,原因可能是原生种分布范围狭窄,且因其药用价值而被无节制采挖,野生资源日趋枯竭,为极濒危种,所以很少作杂交亲本。

1.2.4 兰属 兰属是兰科植物中栽培范围最广、栽培历史最悠久的属,全世界兰属植物共105个原生种^[2],中国分布了58个原生种^[3],兰属植物在英国皇家园艺学会上登录的杂种数量排在第4位^[44]。美花兰和文山红柱兰均属于兰属植物。其中美花兰又为海南省特有物种,主要分布于定安、琼中等地^[45],具有较高的观赏价值,其萼片与花瓣为白色或略带淡粉红色,唇瓣白色,侧裂片上通常有紫红色斑点和条纹,为大花蕙兰杂交育种的主要原生种之一。在1905年美花兰被发现后的100多年时间里,目前作为亲本的杂种共134个;文山红柱兰对生境中湿度和水分的较高要求,主要分布在我国云南东南部,以及越南北部^[46],花为白色,其蕊柱顶端红色,加之在我国主要分布于云南文山州,故名文山红柱兰。1990年首次被发现,作为亲本的杂种较少,仅10个。*Cymb. White Iceberg*是由母本美花兰与父本文山红柱兰杂交得到,为2023年2月在英国皇家园艺学会上登录的新品种^[47]。

1.2.5 虾脊兰属 虾脊兰属的拉丁名*Calanthe*源自拉丁语单词Kalos和anthos,分别意为“美丽的”和“花”,说明该属植物花朵美丽,其中很多类群还具有淡雅的香味。全世界虾脊兰属植物共243种^[2],中国分布了59种^[3],云南、贵州、四川、台湾等为该属植物的分布中心。大黄花虾脊兰因花朵唇瓣外翻像虾尾,加之花型大、色纯黄而得名。其花开时花香淡雅,具有极高的观赏价值,是优良的育种亲本。研究发现,大黄花虾脊兰和钩距虾脊兰(*Cala. graciliflora* Hayata)种间合子形成后的生殖隔离较弱,大黄花虾脊兰和钩距虾脊兰可能是异大黄花虾脊兰(*Cala. sieboldopsis* B. Y. Yang & Bo Li)的天然杂交亲本,且大黄花虾脊兰的花粉块明显大于钩距虾脊兰的开口,在自然条件下其花粉块很难移入到钩距虾脊兰的合蕊柱上,导致两者自然杂交可能具有不对称性^[48]。大黄花虾脊兰的杂交育种起步较晚,于2008年才首次登录杂种。

1.2.6 杓兰属 杓兰属具有十分独特的花朵和绚

丽的色彩,其唇瓣深囊状,具有较高的观赏价值^[49]。全世界杓兰属植物共63个原生种,主要分布地为北温带地区^[50]。我国是杓兰属植物的世界分布中心,共有38个种^[3],其中25个种为我国特有种,广泛分布于我国东北至西南的山地和台湾高山,尤以四川和云南为多^[51]。杓兰属和兜兰属同属于杓兰亚科,共同之处在于唇瓣囊状,明显不同于花瓣。属间区别要点为:杓兰属的叶茎生,极少为2叶铺地而生,花被在果期宿存;而兜兰属的叶基生,3至多枚,二列,花被在果期脱落。暖地杓兰花黄色,唇瓣上有紫色斑点,花瓣近长圆状卵形,高达1.5 m,花朵数达7朵。产于西藏东南部(墨脱)和云南靠近越南边境处,是在亚洲唯一分布在亚热带森林的杓兰属原生种。1986年首次在西藏发现该原生种,并发表于《植物分类学报》,但此后未见相关报道和野外记录,直到2009年植物工作者们在云南靠近越南边界处、海拔1550 m的山地季雨林中又发现了它的踪迹^[52],目前未见杂种。

1.3 授粉及播种时期选择

进行杂交育种时,不同属的兰科植物最佳授粉时间有所区别,如兜兰属在开花第15~20 d的花粉活力最大,授粉率较高^[53];蝴蝶兰属在开花第10~30 d内柱头活性较强,此时进行人工杂交能获得较高的成功率^[54];大部分石斛属植物在开花第1 d花粉活力最强,随着时间推移,活力下降^[55-56];兰属杂交授粉时,开花第15~25 d的花粉活力最高,具有较高的结实率^[57];虾脊兰属和杓兰属未见花粉活力的相关报道。当杂交亲本花期不遇时,花粉保存及其生活力保持是远缘杂交的物质保证^[58]。低温或超低温保存可延长花粉寿命,这是花期不遇的植物间进行杂交育种的有效途径。将花粉放在恒温0~5℃的冰箱保存,保存时间可长达数月^[59],而将花粉块采下并风干后,分品种密封在干燥器中,再将干燥器放在-21~-8℃的冰箱中,花粉块可保持一年以上^[60]。如蝴蝶兰属的花粉在室温保存4周后失去活力,在4℃的环境下能存活40周,在-20℃或更低温度下保存96周的花粉授粉后仍能产生种子^[61]。

兰科植物从授粉到蒴果成熟的最佳播种时间不同,一般为3个月,最长的种类要10个月^[62]。种子成熟度是影响播种是否成功的一个关键因素,太过幼嫩的种子萌发率低的原因在于其种胚未发育成熟,需要更多的时间进行器官形成或进行营养物质的合成,以利于从培养基中吸收营养物质而促进种子萌发^[26]。完全成熟的种子常常较难萌发,可能

是成熟的种子形成了不可渗透的种皮,阻碍了水分和营养物质的吸收^[63-64]。在兜兰属植物中,大部分兜兰在授粉4~6个月萌发率最高^[65],少数兜兰在授粉长达9个月后萌发率最高,如陈莹等^[66]报道白旗兜兰在授粉后270 d的种子萌发率最高,为17.72%;蝴蝶兰属一般在5~6个月以上即可采种,但尽可能的在接近成熟期采种比较好,进入第5个月后,要经常观察蝴蝶兰蒴果的状态,当蒴果先端开始出现黄色时采种便可取得最佳效果^[67],但该属的象鼻兰未见最佳播种时间报道;石斛属中铁皮石斛授粉后180 d的萌发率最高,为94.9%^[68],未见霍山石斛和曲茎石斛最佳播种时间的报道;兰属中的文山红柱兰和美花兰未见蒴果最佳播种时间相关报道。兰属不同种的最适宜萌发的胚龄也有所不同,如大花蕙兰胚龄180~270 d种子的萌发能力最强,胚龄低于150 d的种子没有萌发能力^[69],而同属的春兰授粉130 d左右的种子萌发时间最短、萌发数量最多^[70];大黄花虾脊兰在授粉后140 d的种子活性最佳^[71];杓兰属未见最佳播种时间报道。

1.4 属间杂交进展

远缘杂交是指不同种、属,甚至亲缘关系更远的物种之间的杂交,远缘杂交育种虽然能够打破自然界的物种界限,拓宽物种的遗传范围,创造新的遗传类型,但在长期的物种进化过程中,不同物种在形态学和遗传学等方面都存在差异性,物种间存在着生殖隔离,使得远缘杂交育种非常困难^[72]。和其他植物相比,兰科植物属内种间杂交容易成功。属间远缘杂交是许多兰科植物种类获得优良新品种的有效途径之一,但属间杂交受亲和性较差的影响,除蝴蝶兰属、卡特兰属外,大部分兰科植物属间杂交不易成功。表3和表4分别为中国一级保护野生兰科植物所在属的两属间、多属间杂交成功并在英国皇家园艺学会上的登录情况。中国一级保护野生兰科植物所属的兜兰属、杓兰属、兰属、石斛属、蝴蝶兰属、虾脊兰属均有属间杂种登录。石斛属、兜兰属的多属间杂种数量无法确定(表4),原因是习惯用母本或父本的属名命名杂交属,没有新的杂交属名。

表3 两属间杂交成功登录情况(截至2023-09-15)

Table 3 Login status of successful hybridization between two genera until September 15th, 2023

| 编号 No. | 属 Genus | 两属间杂种数 Number of hybrids between two genera | | | 杂交属数量 Number of hybrid genera | 杂交属(杂种数排名前5) Hybrid genera(top 5 number of hybrids) |
|-----------|------------|--|---------------------|-------------|--|--|
| | | 母本 Seed parent | 父本 Pollen parent | 总数 Total | | |
| | | 1 | 蝴蝶兰属 | 199 | | |
| 2 | 兰属 | 11 | 8 | 19 | 10 | 豹斑兰属、龙须兰属、双柄兰属、美冠兰属、拟美冠兰属 |
| 3 | 虾脊兰属 | 25 | 17 | 42 | 4 | 鹤顶兰属、鹤腹兰属、白及属、苞舌兰属 |
| 4 | 兜兰属 | 8 | 10 | 18 | 4 | 美洲兜兰属、杓兰属、蝴蝶兰属、卡特兰属 |
| 5 | 石斛属 | 1 | 1 | 2 | 2 | 石豆兰属、蝴蝶兰属 |
| 6 | 杓兰属 | 1 | 1 | 2 | 2 | 美洲兜兰属、兜兰属 |

表4 多属间杂交成功登录情况(截至2023-09-15)

Table 4 Login status of successful hybridization between multiple genera until September 15th, 2023

| 编号 No. | 属 Genus | 多属间杂种数 Number of hybrids between multiple genera | | | 杂交属数量 Number of hybrid genera | 杂交属(杂种数排名前5) Hybrid genera(top 5 number of hybrids) |
|-----------|------------|--|---------------------|-------------|-------------------------------------|--|
| | | 母本 Seed parent | 父本 Pollen parent | 总数 Total | | |
| | | 1 | 蝴蝶兰属 | 27 | | |
| 2 | 兰属 | 37 | 11 | 48 | 4 | 皇后蕙兰属、蕙皓兰属、妖瓢兰属、 <i>Bolbidium</i> |
| 3 | 虾脊兰属 | 2 | 5 | 7 | 2 | 鹤顶兰属、鹤腹顶兰属 |
| 4 | 杓兰属 | 1 | 1 | 2 | 1 | <i>Cyphragmipedium</i> |

Bolbidium 和 *Cyphragmipedium* 无对应中文属名

There is no corresponding Chinese genus name for *Bolbidium* and *Cyphragmipedium*

在所有兰科植物中,蝴蝶兰属间杂交亲和性最好,与蝴蝶兰属间杂交成功的近缘属有21个(表3),杂交成功的杂交属有25个(表4)。这些近缘属与蝴蝶兰属同属于树兰亚科万代兰族指甲兰亚族,如钻喙兰属(*Rhynchostylis* Blume)、万代兰属(*Vanda* Jones ex R. Br.)、槽舌兰属(*Holcoglossum* Schltr.)、指甲兰属(*Aerides* Lour.)、火焰兰属(*Renanthera* Lour.)、蜘蛛兰属(*Arachnis* Blume)、狭唇兰属(*Sarcochilus* R. Br.)等,但蝴蝶兰属也能与杓兰亚科的兜兰属成功杂交,不过仅有1个杂种。蝴蝶兰属间杂种最早于1931年1月1日在英国皇家园艺学会上正式注册登录,其杂种为*Paph. amabilis*×*Vanda suavis*,杂交属名为*Vandaenopsis*,登录种名为*Ferrierensis*。兰属与同为兰族的豹斑兰属(*Ansellia* Lindl.)、龙须兰属(*Catasetum* Rich. ex Kunth)、双柄兰属(*Bifrenaria* Lindl.)等10个属间成功杂交,杂种数共19个(表3)。建议未来开展兰属与同为兰亚族的合萼兰属(*Acriopsis* Blume)、紫舌兰属(*Porphyroglottis* Ridl.)、盒足兰属(*Thecopus*)、盒柱兰属(*Thecostele* Rchb. f.)植物进行杂交,因为兰科同一亚族的各属间常能相互杂交并产生可育的后代,不同亚族间杂交则难成功。相较而言,兰属的多属间杂交更易成功,开展更为广泛,多属间杂种数共48个(表4),其中与皇后蕙兰属(*Grammatocymbidium*)的杂种最多,为44个。皇后蕙兰属是兰属与斑被兰属(*Grammatophyllum* Blume)的杂交属,杂种数共38个。斑被兰属也称巨兰属,在19世纪被引入到欧洲温室栽培,该属的巨兰(*Gram. speciosa*)被列为世界上最大的兰花而闻名于世。当今流行的盆栽巨兰属植物主要是一些小型种类,如多花巨兰(*Gram. scriptum* (L.) Blume)和豹斑巨兰(*Gram. rumphianum* Miq.)等。斑被兰属与兰属植物同属于兰族兰亚族,故其杂交属皇后蕙兰属与兰属进行多属间杂交更容易成功。虾脊兰属与鹤顶兰属(*Phaius* Lour.)等4个属成功杂交,杂种数较多,共42个(表3)。兜兰属的属间杂交亲和性较差,仅可与美洲兜兰属(*Phragmipedium* Rolfe)、杓兰属、蝴蝶兰属、卡特兰属进行属间杂交,人工杂种分别有15、1、1、1个(表3),兜兰属可与美洲兜兰属杂交的亲本中有巨瓣兜兰和亨利兜兰(*Paph. henryanum* Braem)这两种中国一级保护野生兰科植物。兜兰属在系统分类上属于杓兰亚科,该亚科在兰科中相对原始,包含杓兰属、兜兰属、美洲兜兰属、墨西哥兜兰属(*Mexipedium*)和碗兰属(*Selenipedium*)5个属^[49],中国分布有杓兰属和兜兰

属两个属。亚洲的兜兰属与美洲的美洲兜兰属,均属于兜兰族,形态上也有相似,叶均为革质对折状。因此,在进行兜兰远缘杂交时,可先考虑与杓兰亚科的种进行杂交,特别是与有地理隔离而无生殖隔离的美洲兜兰属进行杂交,亲和性较好。石斛属间杂交亲和性较差,仅可与亲缘关系最近的石豆兰属(*Bulbophyllum* Thouars)^[73]以及蝴蝶兰属进行属间杂交,且都只有1个杂种(表3)。杓兰属仅可与美洲兜兰属、兜兰属进行属间杂交,且都只有1个杂种(表3)。除上文提到的巨瓣兜兰和亨利兜兰外,其他一级保护野生兰科植物未见与其他属的杂种在英国皇家园艺学会上登录。

2 杂交育种存在的主要问题和解决方法

2.1 部分兰科植物及后代杂交育性较差

育性差和许多因素有关,但兰科植物杂交不育主要与它的染色体倍性有关,奇数倍染色体的原生种一般不直接作为杂交亲本,如兜兰杂交后代大多数是三倍体和五倍体,用它作为杂交亲本一般不育^[40];蝴蝶兰种间染色体大小存在明显的数量差异,加之原生种四倍体占很大比例,原生种二倍体基因很难转入^[74],种间杂交后代大多不育;廖道龙等^[75]对55份石斛属资源的倍性进行了鉴定,其中四倍体40份、占72.73%,三倍体11份、占20.00%,二倍体4份、占7.27%,若使用三倍体石斛属植物作为杂交亲本则后代大多不育。因此进行杂交前可通过高倍显微镜或分子手段检测亲本的染色体情况,确定是否可直接用作杂交亲本^[58],当选择的优良杂交亲本被检测出是奇数倍染色体,可在组织培养过程中通过添加秋水仙素等方式进行染色体加倍。

2.2 多种基因连锁,导致难以筛选合适的杂交后代

基因连锁是指若干非等位基因位于同一染色体而发生连锁遗传的现象。所需目的基因和其他性状基因连锁,在有性生殖过程中重组时染色体的交换量很小,难以打破某些基因连锁。目前常用多次杂交的方法解决,但多次杂交导致育成一个新品种周期过长,有时还会使某些优良性状难以保持,给改良单一性状带来了极大的不便^[76]。因此,利用基因工程中的分子育种技术对兰科植物进行花色、花香、花形等方面育种目标进行基因转化是今后努力的方向。

2.3 中国一级保护野生兰科植物保育工作不足,大部分原生种登录的杂种数较少

中国一级保护野生兰科植物共33种,截至2023年9月15日,全世界共3611个杂种在英国皇家园艺学会上登录,其中中国育种者登录的杂种仅202个。大部分野生兰科植物种质资源的利用率极低,如兜兰属的红花兜兰、广东兜兰和紫斑兜兰未见在英国皇家园艺学会上登录,其他属的兰科植物种类除美花兰外,均罕见其杂种在英国皇家园艺学会上的登录。我国地域辽阔,兰科植物资源丰富,但国内只有少数单位收集的种质资源较完备,而绝大多数从事兰科植物育种的单位缺少紫斑兜兰、红花兜兰、广东兜兰、大黄花虾脊兰、暖地杓兰等中国一级保护野生兰科种质资源。保育工作的不足导致中国一级保护野生兰科植物的杂交培育工作相对落后,因此在国际上受认可的杂种较少^[39]。因此,提升我国兰科植物的保育工作迫在眉睫。一方面,对于极度濒危的兰科植物种类通过建立其种质资源库(圃)对其资源进行保护,以掌握更多的种质资源,确保可以选出培育新品种所需性状的亲本,同时,建立新品种研发基地,便于筛选各类优良单株。另一方面,对于种质资源收集不均衡这种情况,建议有条件的单位进行种质资源共享,加强合作交流。

2.4 兰科植物杂种后代种子萌发率低

兰科植物在自然状态下通过分株方式繁殖,繁殖系数较低不利于杂交选育和推广,且种子胚发育不完全,种皮致密,通透性差,在自然状态下需要与真菌共生获得营养才能萌发,兰科植物杂种种子的萌发是杂交育种的一个技术难点^[77]。其在组培条件下的无菌萌发成为主要解决方法,大部分兰科植物种类的萌发率和萌发时间受到果实成熟度、无菌萌发培养基和培养条件等影响,其中果实成熟度最为重要。如授粉90 d的同色兜兰种子未见萌发,而授粉210 d后种子萌发率最高,为22.79%^[78]。进一步提高种子的萌发率和萌发速率需要选择合适的兰科植物种类进行杂交,并选择萌发率较高时期的蒴果,探索最佳的培养条件。后期进行品种筛选时,保证足够的株数,保证优良株系的成功筛选^[79]。

3 加速我国兰科植物杂交育种进展的建议

3.1 充分利用中国一级保护野生兰科植物种质资源进行新品种培育

中国一级保护野生兰科植物中包含大量应用

潜力极高的种质资源,如花香育种极佳种质绿叶兜兰,名贵药材曲茎石斛、霍山石斛,以及观赏价值极高的美花兰、文山红柱兰等,在进行新品种培育时应重点考虑以上原生种作为杂交亲本。可利用中国一级保护野生兜兰属植物与国外原生种和流行的商业化品种类群进行杂交,如桑德(皇后)兜兰(*Paph. sanderianum* (Rchb. f.) Stein)、国王兜兰、海藻兜兰(*Paph. glaucophyllum* J. J. Sm.)和报春兜兰(*Paph. primulinum* M. W. Wood & P. T)等具有多花、续花型等特点的原生种,以及肉饼系列和魔帝系列兜兰等易于栽培、具有极高观赏价值的商业化品种类群。曲茎石斛、霍山石斛可以和原产国外的原生种如石斛属的细茎石斛杂交,该种因其耐寒性强,芳香而娇小,具有观赏价值,常用作杂交亲本。象鼻兰可以和同属*Phal. stuartiana* 'Tookie'杂交,因*Phal. stuartiana* 'Tookie'一次开花达650朵,其多花特性可遗传给后代;也可与巨大株型的象耳蝴蝶兰(*Phal. gigantea* J. J. Sm.)杂交,因其能将巨大株型这一性状遗传给后代,从而达到改良象鼻兰的迷你株型的育种目标。

3.2 加强珍稀濒危兰科植物的属间杂交进行新品种培育

属间远缘杂交是许多兰花种类获得独特新性状的有效途径之一,除蝴蝶兰属、卡特兰属外,兰科植物因属间亲和性较差,因此属间杂交较少。目前认为影响属间远缘杂交不亲和性的主要因素有花粉活力、杂交亲本的选择和授粉方式等。在开展属间杂交育种过程中,首先应确定属间杂交育种目标,选择花粉活力和活性较好的花粉,比如选择原生种作为杂交亲本,然后通过多种方法如正反杂交、扩大亲本杂交范围重复授粉等手段来克服属间杂交不亲和性。另外,混合花粉有利于改善授粉生理环境,提前或延迟授粉及重复授粉可改善母本柱头对花粉的识别选择性较差的情况。

3.3 利用生物技术手段加速新品种培育

分子标记辅助育种可作为亲本亲缘关系鉴别、杂种优势预测、杂种后代选择、品种纯度鉴定等各个育种环节的辅助手段。兰科植物常用的分子标记方法有ISSR、SSR和EST-SSR等。分子标记有助于育种过程中杂交亲本的选配,加快对特定基因型的鉴定与选择,缩短育种周期,提高育种效率。兰科植物最重要的育种目标是花朵,但从试管苗移栽到开花,短则1年,长则6年,育种周期比其他草本

花卉长。如果用与花的性状(花型、花色、花香等)紧密连锁的分子标记进行选择,就可以在试管苗,甚至中间繁殖体阶段如根状茎进行选择,从而大大缩短育种年限。如蝴蝶兰属的象鼻兰花色、花型独特,但无香味,这也是该属植物的共同育种难题,可利用其与具有香味的蝴蝶兰如贝丽娜蝴蝶兰(*Phal. Ellina Chen* (Reichenbach f.) Christenson)、华西蝴蝶兰(*Phal. wilsonii* Rolfe)等杂交,加之分子标记辅助选择,培育具有花香的新品种。兰科植物种子细小,由种胚和种皮构成,不含贮存组织胚乳,缺乏营养物质,在自然条件下很难萌发。因此,采用组织培养无菌播种的方法进行胚拯救是提高兰花杂交成功率的有效手段。同时,兰科植物繁殖系数低,繁殖周期长,建立兰科植物组织培养快速繁殖体系,对于加速杂交新品种的培育速度和市场化具有重要意义。另外,还可以结合原生质体融合技术培育特色新品种,该技术能克服某些优良亲本的不育性,为兰科植物育种开辟新途径。

综上,未来应当加强珍稀濒危兰科植物种质资源的收集,建立完整的育种体系,不断选育出性状优良、具有自主知识产权的新品种,提高野生种质资源的保护和利用水平,促进兰科植物产业的发展。

参考文献

- [1] Royal Botanic Gardens. Plants of the world online. (2023-03-01)[2023-09-15]. <https://powo.science.kew.org>
- [2] Chase M W, Cameron K M, Freudenstein J V, Pridgeon A M, Salazar G, Van D B C, Schuitman A. An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2015, 177(2): 151-174
- [3] The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences. 2023, Catalogue of Life China: 2023 Annual Checklist, Beijing, China. (2023-05-22) [2023-09-15]. <http://www.sp2000.org.cn/>
- [4] Chen S C, Liu Z J, Zhu G H, Lang K Y, Ji Z H, Luo Y B, Jin X H, Cribb P J, Wood J J, Gale S W, Ormerod P, Vermeulen J J, Wood H P, Clayton D, Bell A. Orchidaceae. *Flora of China*. (2009-05-02)[2023-09-15]. <http://www.iplant.cn/info/Orchidaceae? t=foc>
- [5] Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Appendices I, II and III (2009-05-02) [2023-09-15]. <https://cites.org/eng/app/appendices.php>
- [6] 国家林业和草原局. 国家林业局和农业部第四号令(1999)《国家重点保护野生植物名录(第一批)》. (1999-08-04) [2023-09-15]. https://www.gov.cn/gongbao/content/2000/content_60072.htm
- [7] 国家林业和草原局. 国家林业和草原局 农业农村部2021年第15号公告《国家重点保护野生植物名录》. (2021-09-08) [2023-09-15]. <http://www.forestry.gov.cn/c/www/lczc/10746.jhtml>
- [8] 鲁兆莉, 覃海宁, 金效华, 张志翔, 杨庆文, 洪德元, 李德铢, 李开凡, 袁良琛, 周志华.《国家重点保护野生植物名录》调整的必要性、原则和程序. *生物多样性*, 2021, 29(12): 1577-1582
- [9] Lu Z L, Qin H N, Jin X H, Zhang Z X, Yang Q W, Hong D Y, Li D Z, Li K F, Yuan L C, Zhou Z H. Necessity, principles and procedures for the adjustment of the list of national key protected wild plants. *Biodiversity*, 2021, 29(12): 1577-1582
- [10] Chen L J, Liu Z J, Yu L Y, Qiang L L. A new orchid *Paphiopedilum guangdongense* and its molecular evidence. *Journal of Systematics & Evolution*, 2010, 48(5): 6
- [11] Liao X Y, Zhang D Y, Lan S R, Liu Z J. *Paphiopedilum erythroanthum*, a new species of slipper orchid (Cypripedioideae, Orchidaceae) from China based on morphological and molecular data. *Phytotaxa*, 2019, 406(5): 271-278
- [12] Royal Horticultural Society. The international orchid register. (2023-05-01) [2023-09-15]. <https://apps.rhs.org.uk/horticulturaldatabase/orchidregister/parentageresults.asp>
- [13] Chen W H, Kao Y L, Tang C Y, Jean G T. Endopolyploidy in *Phalaenopsis* orchids and its application in polyploid breeding. *Orchid Biotechnology*. Singapore: World Scientific, 2015: 25-48
- [14] Yung L L, Edward C T Y. *Orchid propagation: From laboratories to greenhouses—methods and protocols*. First edition. New York: Humana Press, 2018: 317-330
- [15] 朱根发, 杨凤玺, 吕复兵, 李佐, 陈和明, 高洁, 肖文芳, 任锐, 魏永路, 金建鹏, 陆楚桥. 兰花育种及产业化技术研究进展. *广东农业科学*, 2020, 47(11): 218-225
- [16] Zhu G F, Yang F X, Lv F B, Li Z, Chen H M, Gao J, Xiao W F, Ren R, Wei Y L, Jin J P, Lu C Q. Advances in breeding and industrialization of orchids. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(11): 218-225
- [17] 朱俊. 兜兰杂交种谱系分析. 郑州: 河南农业大学, 2021

- Zhu J. Pedigree analysis of *Paphiopedilum* hybrids. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2021
- [16] Vasil I K. A history of plant biotechnology: From the Cell Theory of Schleiden and Schwann to biotech crops. *Plant Cell Reports*, 2008, 27(9): 1423
- [17] Wang M, Lan S R, Liu Z J. *Paphiopedilum notatisepalum*, a new species of slipper orchid (Cypripedioideae, Orchidaceae) from China based on morphological and DNA evidence. *Phytotaxa*, 2017, 302(2): 156
- [18] 刘仲健, 陈心启, 陈利君, 雷嗣鹏. 中国兜兰属植物. 北京: 科学出版社, 2009: 1-2, 13-209
Liu Z J, Chen X Q, Chen L J, Lei S P. The Genus *Paphiopedilum* in China. Beijing: Science Press, 2009: 1-2, 13-209
- [19] 何睿颖. 巨瓣兜兰. 中国花卉盆景, 2005, 22(7): 13
He R Y. *Paphiopedilum bellatulum*. *Chinese Flower Bonsai*, 2005, 22(7): 13
- [20] Phillip P. The Genus *Paphiopedilum*. 2nd ed. Borneo: National History Publications, 1998: 22-30, 414-425
- [21] Koopowitz H, Hasegawa N. A short history of *Paphiopedilum* breeding. *Orchid Digest*, 2000, 64(4): 180-207
- [22] 曾宋君, 陈之林, 吴坤林, 段俊. 国产兜兰属植物的引种和栽培. 中国野生植物资源, 2010, 29(2): 53-58
Zeng S J, Chen Z L, Wu K L, Duan J. Introduction and cultivation of Chinese *Paphiopedilum*. *China's Wild Plant Resources*, 2010, 29(2): 53-58
- [23] 陈文生, 曾宋君. 兜兰新品种培育和繁殖栽培技术. 花卉, 2017, 33(9): 21-24
Chen W S, Zeng S J. Breeding and propagation of new varieties in *Paphiopedilum*. *Flowers*, 2017, 33(9): 21-24
- [24] 曾宋君, 田瑞雪, 陈之林, 吴坤林, 段俊. 兜兰属植物杂交育种研究进展. 热带亚热带植物学报, 2010, 18(4): 459-468
Zeng S J, Tian R X, Chen Z L, Wu K L, Duan J. Advances in hybrid breeding of *Paphiopedilum*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2010, 18(4): 459-468
- [25] 李秀玲, 范继征, 周锦业, 崔学强, 闫海霞, 何荆洲, 刘开强. 兜兰属新品种‘西之王子’. 园艺学报, 2019, 46(S2): 2882-2883
Li X L, Fan J Z, Zhou J Y, Cui X Q, Yan H X, He J Z, Liu K Q. A new species of *Paphiopedilum* L. 'Prince of the west'. *Journal of Horticulture*, 2019, 46(S2): 2882-2883
- [26] 曾宋君, 陈之林, 李龙娜, 吴坤林, 段俊. 艳丽奇特的中国兜兰属植物. 广东园林, 2010, 32(2): 71-76
Zeng S J, Chen Z L, Li L N, Wu K L, Duan J. Showy exotic Chinese *paphiopedilum*. *Guangdong Landscape Architecture*, 2010, 32(2): 71-76
- [27] 罗毅波, 贾建生, 王春玲. 初论中国兜兰属植物的保护策略及其潜在资源优势. 生物多样性, 2003(6): 491-498
Luo Y B, Jia J S, Wang C L. Conservation strategy and potential advantages of the Chinese *Paphiopedilum*. *Biological Diversity*, 2003(6): 491-498
- [28] 马成亮. 山东长岛列岛植物区系及群落结构研究. 南京: 南京林业大学, 2008
- Ma C L. Studies on flora and community structure of Changdao Archipelago, Shandong province. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2008
- [29] 赵建娜. 几种兰科植物组织培养及菌根真菌的研究. 北京: 北京林业大学, 2009
- Zhao J N. Studies on tissue culture and mycorrhizal fungi of several orchids. Beijing: Beijing Forestry University, 2009
- [30] 范继征, 李秀玲, 何荆洲, 曾艳华, 王丰顺, 卜朝阳. 29个兜兰属物种的表型多样性及亲缘关系研究. 植物遗传资源学报, 2023, 24(3): 680-691
Fan J Z, Li X L, He J Z, Zeng Y H, Wang F S, Bu C Y. Phenotypic diversity and phylogenetic relationships of 29 *paphiopedilum* species. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(3): 680-691
- [31] 新华每日电讯. 云南发现彩云兜兰野生居群. 科学大观园, 2023, 662(6): 7
Xinhua Daily Telegraph. Discovery of Cloud iridescence *Paphiopedilum* wild population in Yunnan. *Science Park*, 2023, 662(6): 7
- [32] 刘仲健, 张建勇, 罗秋林. 中国云南兜兰属(兰科)一新种. 植物分类学报, 2001, 51(6): 568-570
Liu Z J, Zhang J Y, Luo Q L. A new species of *paphiopedilum* (Orchidaceae) from Yunnan, China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2001, 51(6): 568-570
- [33] 闻真珍, 王燕君, 林茵, 谭剑锋, 刘运权, 谭志勇, 胡洛钊, 刘伟. 兜兰新品种‘农大乌纱’. 园艺学报, 2014, 41(3): 609-611
Wen Z Z, Wang Y J, Lin Y, Tan J F, Liu Y Q, Tan Z Y, Hu L Z, Liu W. A new *Paphiopedilum* variety 'nong da Wu Sha'. *Journal of Horticulture*, 2014, 41(3): 609-611
- [34] 陈和明, 吕复兵, 肖文芳, 李佐, 蒋明殿. 蝴蝶兰与火焰兰远缘杂交育种初探. 中国农业大学学报, 2019, 24(8): 60-71
Chen H M, Lv F B, Xiao W F, Li Z, Jiang M D. Preliminary study on distant cross breeding of *Phalaenopsis* and *Renanthera coccinea*. *Journal of China Agricultural University*, 2019, 24(8): 60-71
- [35] 孔霞, 任羽, 孙玲燕, 张志群. 蝴蝶兰杂交后代观赏性状遗传分析. 分子植物育种, 2021, 19(21): 7168-7178
Kong X, Ren Y, Sun L Y, Zhang Z Q. Genetic analysis of ornamental traits in hybrid offspring of *Phalaenopsis*. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(21): 7168-7178
- [36] 安徽省林科院园林花卉研究所. 祁门发现极小种群保护物种象鼻兰. 安徽林业科技, 2017, 43(4): 29
Anhui Forestry Garden Flower Research Institute. A very small population of the protected species *Phalaenopsis zhejiangensis* was found in Qimen county. *Anhui Forestry Science and Technology*, 2017, 43(4): 29
- [37] 叶秀仙, 陈艺荃, 林榕燕, 樊荣辉, 林兵, 钟淮钦. 石斛兰杂交结实性研究. 福建农业科技, 2021, 52(3): 1-5
Ye X X, Chen Y Q, Lin R Y, Fan R H, Lin B, Zhong H Q. *Dendrobium* cross fertility study. *Fujian Agricultural Science*

- and Technology, 2021, 52(3): 1-5
- [38] 徐光涛, 李春生. 不同基质与栽培措施对霍山石斛生长的影响. 林业科技开发, 2012, 26(4): 112-115
Xu G T, Li C S. Effects of different substrates and cultural practices on the growth of *Dendrobium huoshanense*. Development of Forestry Science and Technology, 2012, 26(4): 112-115
- [39] 王雁, 李振坚, 彭红明. 石斛兰—资源·生产·应用. 北京: 中国林业出版社, 2007: 54-55
Wang Y, Li Z J, Peng H M. *Dendrobium*—resources, production and applications. Beijing: China Forestry Press, 2007: 54-55
- [40] 王秀松. 霍山石斛高海拔规范化有机种植技术. 现代农业科技, 2023, 52(9): 86-88
Wang X S. High altitude standardized organic planting technology of *Dendrobium huoshanense*. Modern Agricultural Science and Technology, 2023, 52(9): 86-88
- [41] 张潇潇. 霍山石斛的分子鉴定及其遗传多样性评价. 南京: 南京师范大学, 2012
Zhang X X. Molecular identification and genetic diversity evaluation of *Dendrobium huoshanense*. Nanjing: Nanjing Normal University, 2012
- [42] 冉懋雄. 石斛. 北京: 科学技术文献出版社, 2002: 165-166
Ran M X. *Dendrobium*. Beijing: Science and Technology Literature Press, 2002: 165-166
- [43] 孙廷, 杨玉珍, 胡述晓, 路遥, 张村, 胡如善. 曲茎石斛及其近缘种的鉴别与质量评价. 中国实验方剂学杂志, 2022, 28(20): 128-134
Sun T, Yang Y Z, Hu S X, Lu Y, Zhang C, Hu R S. Identification and quality evaluation of *Dendrobium flexicaule* and its related species. Chinese Journal of Experimental Formulae, 2022, 28(20): 128-134
- [44] 孙叶, 包建忠, 刘春贵, 李凤童, 马辉, 张甜, 陈秀兰. 中国兰人工育种研究进展及产业发展的思考. 江苏农业科学, 2016, 44(3): 1-4
Sun Y, Bao J Z, Liu C G, Li F T, Ma H, Zhang T, Chen X L. Advances in artificial breeding of *Cymbidium* and considerations on industrial development in China. Jiangsu Agricultural Sciences, 2016, 44(3): 1-4
- [45] 黄丽. 海南五指山美花兰根部内生真菌多样性及其促生长作用研究. 海口: 海南大学, 2011
Huang L. Diversity and growth-promoting effects of endophytic fungi in the roots of Wuzhi Mountain Orchid. Haikou: Hainan University, 2011
- [46] 陈心启, 吉占和. 中国兰花全书. 北京: 中国林业出版社, 1998: 95-96
Chen X Q, Ji Z H. The complete book of Chinese Orchids. Beijing: China Forestry Press, 1998: 95-96
- [47] 马晓波, 陈会员, 胡梅香. 兰属植物杂交育种进展. 花卉, 2017, 33(18): 15-16
Ma X B, Chen H Y, Hu M X. Advances in hybrid breeding of *Cymbidium*. Flowers, 2017, 33(18): 15-16
- [48] 李莉阳. 两种虾脊兰属植物的自然杂交研究. 南昌: 南昌大学, 2022
Li L Y. Study on natural hybridization of two species of *Calanthe*. Nanchang: Nanchang University, 2022
- [49] 薛凯, 李敏. 国家重点保护野生植物介绍—杓兰. 生命世界, 2022, 27(8): 92-95
Xue K, Li M. Introduction of the national key protected wild plants—*Cypripedium*. Life World, 2022, 27(8): 92-95
- [50] Cribb P, Sandison M S. A preliminary assessment of the conservation status of *Cypripedium* species in the wild. Botanical Journal of the Linnean Society, 1998, 30(2): 183-190
- [51] Jiang H, Chen M C, Lee Y I. In vitro germination and low-temperature seed storage of *Cypripedium lentiginosum* P. J. Cribb & S. C. Chen, a rare and endangered lady's slipper orchid. Scientia Horticulturae, 2017, 45(7): 471-479
- [52] 蒋宏. 杓兰: “女神之花”. 森林与人类, 2019, 39(11): 56-67
Jiang H. *Cypripedium calceolus*: “The flower of the goddess”. Forests and People, 2019, 39(11): 56-67
- [53] 宋一岚, 张英杰, 孙纪霞, 房义福, 张京伟, 郭文姣, 王镭, 刘述河, 张俊芳, 刘学庆. 兜兰花粉活力及柱头可授性探究. 分子植物育种, 2020, 18(2): 561-565
Song Y L, Zhang Y J, Sun J X, Fang Y F, Zhang J W, Guo W J, Wang L, Liu S H, Zhang J F, Liu X Q. Pollen viability and stigma receptivity in *Paphiopedilum*. Molecular Plant Breeding, 2020, 18(2): 561-565
- [54] 喻兰, 李杰. 蝴蝶兰花粉活力及柱头可授性研究. 中国农学通报, 2017, 33(11): 54-58
Yu L, Li J. Pollen viability and stigma receptivity of *Phalaenopsis*. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2017, 33(11): 54-58
- [55] 杨建伟, 李宗艳, 冯尧, 任书娴, 胡梦露, 叶松菩. 束花石斛的繁育生物学特性. 植物研究, 2023, 43(1): 150-160
Yang J W, Li Z Y, Feng Y, Ren S X, Hu M L, Ye S P. The reproductive biology of *Dendrobium chrysanthum*. Plant Studies, 2023, 43(1): 150-160
- [56] 李桂琳, 姜艳, 刘林, 李泽生, 郭彩留, 周侯光. 5种石斛花器官特性及人工授粉研究. 热带农业科技, 2019, 42(4): 32-37
Li G L, Jiang Y, Liu L, Li Z S, Guo C L, Zhou H G. Studies on flower organ characteristics and artificial pollination of 5 species of *Dendrobium*. Tropical Agricultural Technology, 2019, 42(4): 32-37
- [57] 杨小丹, 李枝林, 王京, 刘一鸣, 陈贵春, 刘丹, 王玉英. 花粉活力与柱头可授性对兰花杂交结实率的影响. 江苏农业科学, 2019, 47(10): 166-172
Yang X D, Li Z L, Wang J, Liu Y M, Chen G C, Liu D, Wang Y Y. Effects of pollen viability and stigma receptivity on hybrid pod-bearing rate of orchids. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(10): 166-172
- [58] 李枝林, 王玉英, 王卜琼, 余朝秀, 程利霞. 兰花远缘杂交育种技术研究. 中国野生植物资源, 2007, 115(4): 52-56

- Li Z L, Wang Y Y, Wang B Q, Yu C X, Cheng L X. Studies on breeding techniques of distant hybridization of orchids. *Wild Plant Resources of China*, 2007, 115(4): 52-56
- [59] 杨文科. 促进白旗兜兰种子共生萌发有效真菌的分离与应用. 昆明: 云南大学, 2020
- Yang W K. Isolation and application of effective fungi for promoting seed symbiotic germination in *Paphiopedilum spicerianum*. Kunming: Yunnan University, 2020
- [60] 卢思聪, 张毓, 石雷, 赵世伟. 世界栽培兰花百科图鉴. 北京: 中国农业大学出版社, 2014: 62-66, 91-530
- Lu S C, Zhang Y, Shi L, Zhao S W. Encyclopedia of the world's cultivated orchids. Beijing: China Agricultural University Press, 2014: 62-66, 91-530
- [61] Yuan S C, Chin S W, Lee C Y, Chen F C. Phalaenopsis pollinia storage at sub-zero temperature and its pollen viability assessment. *Botanical Studies*, 2018, 59(1): 1
- [62] 曾宋君, 吴坤林, 张建霞, 段俊. 国兰繁育. 森林与人类, 2011, 31(1): 70-73
- Zeng S J, Wu K L, Zhang J X, Duan J. Orchid breeding. *Forests and People*, 2011, 31(1): 70-73
- [63] 陈田娟. 兰花组培快繁特性及光诱导芽再生的分子机理. 广州: 华南农业大学, 2020
- Chen T J. Tissue culture and rapid propagation of orchids and molecular mechanism of shoot regeneration induced by light. Guangzhou: South China Agricultural University, 2020
- [64] 吕秀立, 张冬梅. 春兰杂交种子非共生萌发和快速繁殖. 上海农业学报, 2011, 27(1): 41-45
- Lv X L, Zhang D M. Non-symbiotic germination and rapid propagation of *Cymbidium* hybrids. *Shanghai Journal of Agriculture*, 2011, 27(1): 41-45
- [65] 曾宋君, 郭贝怡, 孔鑫平, 房林, 李琳, 陈砚, 符稳群, 吴坤林. 兜兰离体快繁技术研究进展. 热带作物学报, 2020, 41(10): 2080-2089
- Zeng S J, Guo B Y, Kong X P, Fang L, Li L, Chen Y, Fu W Q, Wu K L. Advances in propagation *in vitro* of *Paphiopedilum*. *Journal of Tropical Crops*, 2020, 41(10): 2080-2089
- [66] 陈莹, 范旭丽, 高江云. 白旗兜兰种子非共生萌发与试管苗快速繁育. 植物分类与资源学报, 2015, 37(5): 611-615
- Chen Y, Fan X L, Gao J Y. Non-symbiotic seed germination and rapid propagation of *in vitro* plantlets in *Paphiopedilum spicerianum*. *Journal of Plant Taxonomy and Resources*, 2015, 37(5): 611-615
- [67] 汪建亚, 王冬云, 蔡衍, 蒋祥娥. 蝴蝶兰的杂交和无菌播种技术. 湖北林业科技, 2007, 36(4): 69-70
- Wang J Y, Wang D Y, Cai H, Jiang X E. Hybridization and aseptic seeding of *Phalaenopsis*. *Hubei Forestry Science and Technology*, 2007, 36(4): 69-70
- [68] 李景蕻, 张丽华, 张宇. 铁皮石斛不同授粉方式对蒴果发育及种子萌发的影响. 基因组学与应用生物学, 2018, 37(1): 413-417
- Li J H, Zhang L H, Zhang Y. Effects of different pollination methods on capsule development and seed germination of *Dendrobium officinale*. *Genomics and Applied Biology*, 2018, 37(1): 413-417
- [69] 姚丽娟, 陈义增, 徐晓薇, 林绍生, 陈中林, 曾爱平. 大花蕙兰无菌播种技术试验. 浙江林业科技, 2006, 35(2): 30-33
- Yao L J, Chen Y Z, Xu X W, Lin S S, Chen Z L, Zeng A P. Test of aseptic *Cymbidium* hybridum sowing technology. *Zhejiang Forestry Science and Technology*, 2006, 35(2): 30-33
- [70] 王晓英, 张林, 李承秀, 张兴, 王长宪, 王峰, 高红, 边晓惠, 孙健. 春兰授粉和种子无菌萌发研究. 农学学报, 2017, 7(1): 69-72
- Wang X Y, Zhang L, Li C X, Zhang X, Wang C X, Wang F, Gao H, Bian X H, Sun J. Studies on pollination and seed aseptic germination of *Cymbidium* sinense. *Journal of Agronomy*, 2017, 7(1): 69-72
- [71] 刘海平, 陈秀萍, 李珺, 吴沙沙, 何碧珠, 兰思仁, 翟俊文. 大黄花虾脊兰种子特性及无菌播种. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2020, 49(1): 29-34
- Liu H P, Chen X P, Li J, Wu S S, He B Z, Lan S R, Zhai J W. Seed characteristics and aseptic sowing of *Calanthe sieboldii*. *Journal of Fujian Agriculture Forestry University: Natural Science Edition*, 2020, 49(1): 29-34
- [72] 高小峰, 郑明燕, 源朝政, 李金玲, 王虹, 周晓静, 贾毛毛. 月季远缘杂交育种研究进展. 安徽农业科学, 2023, 51(4): 12-15
- Gao X F, Zheng M Y, Yuan C Z, Li J L, Wang H, Zhou X J, Jia M M. Advances in distant hybridization breeding of rose. *Anhui Agricultural Sciences*, 2023, 51(4): 12-15
- [73] 杨嘉鹏, 朱紫乐, 范雅娟, 朱菲, 陈粤珺, 牛志韬, 丁小余. 三种石豆兰属药用植物的叶绿体基因组比较分析及其在物种鉴定中的意义. 药学报, 2020, 55(11): 2736-2745
- Yang J P, Zhu Z L, Fan Y J, Zhu F, Chen Y J, Niu Z T, Ding X Y. Comparative analysis of chloroplast genomes of three species of *Bulbophyllum Thouars* and its significance in species identification. *Journal of Pharmacy*, 2020, 55(11): 2736-2745
- [74] 周建金, 曾瑞珍, 刘芳, 易懋升, 黎扬辉, 张志胜. 不同倍性蝴蝶兰杂交后代的染色体倍性研究. 园艺学报, 2009, 36(10): 1491-1497
- Zhou J J, Zeng R Z, Liu F, Yi M S, Li Y H, Zhang Z S. Studies on the ploidy of hybrids of *Phalaenopsis* with different ploidy. *Journal of Horticulture*, 2009, 36(10): 1491-1497
- [75] 廖道龙, 谢利, 曾瑞珍, 黎扬辉, 易懋升, 张志胜. 石斛属植物倍性与形态学性状的相关性研究. 西北植物学报, 2012, 32(10): 2023-2029
- Liao D L, Xie L, Zeng R Z, Li Y H, Yi M S, Zhang Z S. Studies on the relationship between ploidy and morphological traits in *Dendrobium*. *Journal of Northwest Botany*, 2012, 32(10): 2023-2029
- [76] 薛淮, 刘敏, 张纯花, 潘毅. 花卉分子育种研究进展. 生物工程进展, 2002, 22(2): 81-84
- Xue H, Liu M, Zhang C H, Pan Y. Advances in molecular

- breeding of flowers. *Advances in Bioengineering*, 2002, 22 (2): 81-84
- [77] 范成明, 李枝林, 何月秋. 兰花组织培养及分子生物学研究进展. *园艺学报*, 2003, 42(4): 487-491
Fan C M, Li Z L, He Y Q. Advances in tissue culture and molecular biology of orchids. *Journal of Horticulture*, 2003, 42 (4): 487-491
- [78] 李秀玲, 黄昌艳, 宋倩, 周锦业, 王晓国, 屈婷婷, 黄凤玲, 卜朝阳. 同色兜兰的非共生萌发与快速繁殖研究. *植物科学学报*, 2016, 34(1): 127-134
Li X L, Huang C Y, Song Q, Zhou J Y, Wang X G, Qu T T, Huang F L, Bu C Y. Studies on non-symbiotic germination and rapid propagation of *Paphiopedilum concolor*. *Journal of Plant Science*, 2016, 34(1): 127-134
- [79] Birk L A. *Paphiopedilum* Grower's Manual. 2nd edn. Santa Barbara: Pisang Press, 2004: 209-217