

## ◆濒危植物与生物多样性保护◆

## 中国兰科兜兰属植物生理生态和保护遗传学研究进展\*

韦 霄\*\*, 朱舒靖, 杨一山

(广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西桂林 541006)

**摘要:**我国兜兰属 *Paphiopedilum* 种质资源十分丰富, 已知拥有 34 种原产种, 其中云南和广西等省区是其主要分布区域。兜兰属植物因花型奇特、观赏价值高而广受青睐, 但其长期以来面临过度采挖、栖息地破坏、种群退化等多重威胁, 导致部分物种野生种群数量急剧下降, 遗传多样性受到不同程度削弱。除带叶兜兰 *Paphiopedilum hirsutissimum* 和硬叶兜兰 *P. micranthum* 被列为国家二级重点保护植物外, 其他兜兰属植物均被列为国家一级重点保护野生植物。在此背景下, 兜兰属植物的生理生态特性、保护遗传学及系统发育研究日益受到关注。本文综述了十余年来相关领域的研究进展, 系统梳理了当前取得的成果与存在的问题, 提出了未来研究方向与建议, 以期对兜兰属植物保护策略的制定和后续研究提供科学参考。

**关键词:** 兰科; 兜兰属; 光合特性; 叶片解剖结构; 遗传多样性; 系统发育

中图分类号: Q945.79, Q37 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2025)02-0218-08

DOI: 10.13656/j.cnki.gxkx.20250624.002

兜兰属 *Paphiopedilum* 植物隶属于兰科 Orchidaceae 中的地生、半附生或附生草本植物, 其花形态高度特化, 唇瓣演化形成囊袋状结构, 是该属植物的重要系统分类依据之一<sup>[1]</sup>。兜兰主要起源于中国南部及东南亚地区, 后分散于东南亚各群岛<sup>[2]</sup>。兜兰属植物有原产种 109 种、变种 26 种, 主要分布在热带和亚热带地区, 其中我国已知原产种 34 种, 云南(30种)、广西(15种)和贵州(8种)等西南地区是其主要分布地<sup>[3]</sup>, 部分物种跨省区分布, 各省区物种统计存在交叉重叠。

兜兰属植物因花型奇特、花色独特艳丽、花期长

(3-8周)<sup>[4-5]</sup>, 具有极高的观赏价值, 被作为高档花卉流通于市场, 受到全国各地花卉爱好者的喜爱。但因保护意识的缺乏, 兜兰属植物在很长一段时间内遭到过度采挖, 且其栖息地也遭到人为破坏, 其生长和繁衍已受到严重影响。同时, 因其繁殖的速度远低于被采挖和死亡的速度, 且物种自身恢复能力弱, 导致兜兰属植物野生种群数量急剧下降。因此, 兜兰属植物不少种类在《中国物种红色名录》和世界自然保护联盟(IUCN)的濒危物种红色名录中已被列为极危(CR)物种。此外, 兜兰属植物中的很多种类还被列入《中国极小种群植物物种名录》, 其所有种类被列入

收稿日期: 2024-08-16

修回日期: 2024-10-03

\* 广西自然科学基金项目(2023GXNSFAA026253), 国家自然科学基金项目(32160096)和河池市科技计划项目(河科 AC231113)资助。

【第一作者简介】

韦 霄(1967—), 男, 博士, 研究员, 主要从事濒危植物保育生物学研究, E-mail: weixiao@gxib.cn。

【\*\*通信作者】

【引用本文】

韦霄, 朱舒靖, 杨一山. 中国兰科兜兰属植物生理生态和保护遗传学研究进展[J]. 广西科学, 2025, 32(2): 218-225.

WEI X, ZHU S J, YANG Y S. Research Progress in Ecophysiology and Conservation Genetics of *Paphiopedilum* (Orchidaceae) in China [J]. Guangxi Sciences, 2025, 32(2): 218-225.

《濒危野生动植物物种国际贸易公约》(CITES)附录 I 而被禁止贸易<sup>[6]</sup>。2021年9月7日,国家林业和草原局、农业农村部发布新版《国家重点保护野生植物名录》,除带叶兜兰 *Paphiopedilum hirsutissimum* 和硬叶兜兰 *P. micranthum* 被列为国家二级重点保护野生植物外,其他兜兰属植物均被列为国家一级重点保护野生植物。

自被发现以来,兜兰属植物一直受到学者的广泛关注。目前,关于兜兰属植物的研究主要集中在引种与栽培<sup>[7-8]</sup>、遗传多样性<sup>[9-10]</sup>、叶绿体基因组<sup>[11-12]</sup>、系统发育<sup>[13-14]</sup>和种质资源保护<sup>[10,15]</sup>等方面,其中研究较多的是生理生态学和保护遗传学。尽管近年来国内外学者在兜兰属植物的生理生态学特性、遗传多样性评估与系统发育研究方面取得了丰富成果,但是整体上仍存在以下不足与亟待解决的问题:(1)在生理生态学方面,已有研究多集中于光照调控与形态适应,缺乏对光合机制背后的分子调控通路及其生态适应性的系统解析;(2)在保护遗传学方面,部分濒危物种遗传多样性信息仍缺乏系统调查,且现有研究多基于有限的分子标记技术,缺乏高通量全基因组层面的遗传结构评估;(3)在系统发育关系方面,部分物种系统分类界定尚存争议,对其进化历史及生物地理扩散过程尚未形成统一认识。基于此,本文综合梳理十余年来兜兰属植物在生理生态学和保护遗传学领域的主要研究进展,系统分析其已有成果与存在的问题,并在此基础上提出未来研究的重点方向与建议,以期对兜兰属植物的科学保护与资源合理利用提供系统性参考。

## 1 生理生态学研究

### 1.1 光合生理特性与光合适应性机制

光是影响植物生长的主要环境因子,在植物生长发育和形态建成中扮演着重要角色<sup>[16]</sup>。兜兰属植物为典型阴生植物,其光饱和点集中在 420—590  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,表现出低光适应特征<sup>[17]</sup>。王燕君等<sup>[17]</sup>在紫纹兜兰 *P. purpuratum*、硬叶兜兰、亨利兜兰 *P. henryanum* 和带叶兜兰的光合特性研究中,发现不同品种兜兰的光化学启动速率和光化学效率存在显著差异,其中带叶兜兰和亨利兜兰的光化学启动速率较快,但其光化学启动效率仍不及紫纹兜兰和硬叶兜兰,这种差异表明不同品种兜兰在弱光适应过程中可能存在着多种生理调控策略。

在长期人工栽培条件下,张艳艳等<sup>[18]</sup>研究发现

杏黄兜兰 *P. armeniacum*、硬叶兜兰、麻栗坡兜兰 *P. malipoense* 的叶片面积会随生长期变化而调整,虽然叶绿素和类胡萝卜素含量提升,但是净光合速率逐渐下降,说明色素增加未必能同步提升光合能力,反映出栽培环境下的代谢适应平衡问题。孙菲菲等<sup>[19]</sup>研究发现长瓣兜兰 *P. dianthum*、硬叶兜兰和带叶兜兰在弱光条件下有机物积累更多,认为弱光条件对兜兰属植物的有机物积累有积极作用,而光强过大则会引发光抑制现象,导致光合作用受阻甚至引发植物死亡。这一研究强化了对兜兰属植物光抑制现象的认识,表明光强调控在栽培中的重要性。秦惠珍等<sup>[20]</sup>则提出白花兜兰 *P. emersonii* 的适宜栽培光强为 750  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,当光强达到 1 250  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,该物种的光合作用和有机物积累会受到显著抑制。此外,近年来还有学者对兜兰属植物在动态光照条件下的光系统调节能力进行了深入探讨,揭示其通过光系统 II 开放状态调节与能量分配效率调节来维持光合平衡<sup>[21]</sup>。而在叶片解剖层面,兜兰属植物叶内  $\text{CO}_2$  扩散限制也对其整体光合能力产生重要影响。除光强外,营养条件亦显著影响兜兰属植物光合与生长情况。周艳等<sup>[22]</sup>研究指出,在温室栽培中单层遮阴联合兰花营养液的管理可有效促进硬叶兜兰生长,表明合理光照与营养补充的协同调控对栽培优化具有重要意义。

可见,兜兰属植物在适应弱光生境的长期进化过程中,形成了低光饱和点、易受强光抑制以及品种间光合调节能力差异大等特性。在光照与营养条件的共同作用下,兜兰属植物光系统 II 调节、光合色素合成与有机物积累之间存在复杂响应。合理调控光照强度与营养供给,充分利用光合适应性机制,已成为优化兜兰属植物生长与栽培管理的重要手段。

### 1.2 水分与温度胁迫的生理适应性机制

兜兰属植物多生长于地面、岩石缝隙或覆盖有薄层腐殖质的岩石表面,部分种类也可附生于树干或枯木上。兜兰属植物的适宜生境通常具备良好的排水性与空气流通性,同时需保持适度荫蔽与一定湿度<sup>[23]</sup>。在该生境下,兜兰属植物既能获取必要的水分与养分,又可避免强光直射与水分过度蒸发。同时,此类生境条件亦对兜兰属植物的叶片结构与生理适应性提出了要求。

在喀斯特地区,由于水分供应周期性不足、土壤养分利用率较低等原因,兜兰属植物在进化过程中逐渐发育出一系列特有的生理适应特征,包括增大的表

皮细胞、加厚的叶肉组织与角质层、较小的气孔、单位面积较高的干物质量、较低的叶氮含量和光合氮利用效率。这些特征有助于降低水分蒸散, 优先保障叶片形态建成所需的结构性投入, 相对减少对光合作用的资源消耗<sup>[21]</sup>。张英杰等<sup>[24]</sup>对8种兜兰属植物的叶片结构及其与抗旱性的相关性进行研究, 结果发现这些植物的叶片厚度为509.6—1142  $\mu\text{m}$ , 具有巨大的上表皮细胞、较厚的上表皮和角质层, 气孔为下生型且叶脉呈龙骨状。这些结构特征有助于减少水分和养分流失, 增强其在干旱环境中的生存能力。Zhang等<sup>[25]</sup>从进化角度分析了气孔性状与叶脉密度之间的关系, 发现二者在兜兰属植物中存在正相关性, 支持了气孔与叶脉在长期干旱适应过程中协同演化的假说。

在自然环境中, 干旱胁迫常伴随着高温胁迫, 兜兰属植物对高温同样较为敏感。陈秀萍等<sup>[26]</sup>对2种兜兰(魔帝兜兰 *P. 'Maudiae'*、肉饼兜兰 *P. 'Pacific Shamrock'*)进行高温(30—38  $^{\circ}\text{C}$ )胁迫处理, 发现叶片受到高温胁迫后出现干枯、黄化现象, 一般先从老叶开始, 新叶会局部黄化溃烂; 经高温胁迫15 d后, 肉饼兜兰比魔帝兜兰黄化叶片多, 受害更严重。该研究还表明, 高温胁迫会损伤兜兰叶片中的叶绿体结构, 导致叶绿素含量下降, 进而抑制光合作用效率。

## 2 保护遗传学研究

遗传多样性是物种适应环境变化与维持长期生存的遗传基础。丰富的遗传变异不仅增强了物种对生态环境变化的适应能力, 也反映了其进化历程与未来演化潜力。对种群遗传多样性的研究, 不仅有助于揭示物种起源、扩散及演化路径, 还可为分析其稀有性形成机制及制定科学保护策略提供理论支撑。

遗传结构主要描述遗传变异在种群内部与种群间的分布格局, 可反映种群隔离程度、基因流动水平以及历史事件对种群形成的影响, 为探讨物种起源与进化历程提供了重要信息<sup>[27]</sup>。植物遗传结构的形成既受内部遗传因子如遗传漂变、基因流和突变的影响, 又受到外部环境因子如自然选择与生境变化的作用<sup>[28]</sup>。

近年来, 随着分子标记技术的发展与不断完善, 兜兰属植物的遗传多样性研究取得了重要进展。随机扩增多态性脱氧核糖核酸(Random Amplified Polymorphic DNA, RAPD)、相关序列扩增多态性(Sequence - Related Amplified Polymorphism,

SRAP)、简单重复序列(Simple Sequence Repeat, SSR)、间隔简单重复序列(Inter-Simple Sequence Repeat, ISSR)等分子标记技术相继应用于兜兰属多个物种或种群的遗传多样性评估中, 有效揭示了其复杂的遗传变异格局与群体遗传结构。

### 2.1 分子标记技术的应用

#### 2.1.1 RAPD分子标记技术

早期对兜兰属植物遗传多样性的研究多采用RAPD分子标记技术。Li等<sup>[29]</sup>采用RAPD分子标记技术对我国西南地区4个硬叶兜兰野生居群进行遗传多样性分析, 发现硬叶兜兰遗传多样性水平较低, 其原因很可能是生境碎片化所导致的遗传漂变加大以及种群之间的基因交流受限。

#### 2.1.2 SRAP分子标记技术

与RAPD分子标记技术相比, 基于特定序列特征的SRAP分子标记技术, 具有更高的多态性与稳定性, 因而在遗传多样性分析等方面的应用更为广泛和可靠。利用该技术, 研究学者对兜兰属植物的遗传多样性进行了跨地区和跨物种的比较分析。李宗艳等<sup>[27]</sup>利用SRAP分子标记技术对我国滇东南地区的7个硬叶兜兰野生居群进行遗传多样性分析, 结果发现滇东南地区的硬叶兜兰野生种群在物种水平上的遗传多样性较高, 多态性位点百分率达到了81.25%。该结果与Li等<sup>[29]</sup>的研究结果有所差异, 前者所使用的分子标记技术和采集对象不同, 可能是其原因之一。高丽霞等<sup>[30]</sup>采用SRAP分子标记技术对分布于广西木论国家级自然保护区内的带叶兜兰野生种群进行遗传多样性分析, 结果表明该地区的带叶兜兰个体间的遗传多样性水平较低, 可能与其分布特征、分布范围和自身变异特性有关。朱亚艳等<sup>[31]</sup>同样采用SRAP分子标记技术对分布于贵州望谟、荔波、兴义等地的长瓣兜兰、麻栗坡兜兰、巨瓣兜兰 *P. bellatulum*、小叶兜兰 *P. barbigerum*、带叶兜兰、白花兜兰、硬叶兜兰、同色兜兰 *P. concolor* 等8个兜兰野生居群进行遗传多样性分析, 发现8种兜兰植物拥有较高的遗传多样性水平, 多态性位点百分率达到80.26%。

上述研究仅限于在种群水平上探究兜兰属植物的遗传差异, 缺乏对个体间遗传差异的辨别。另外, RAPD和SRAP分子标记技术产生的主要是共显性标记, 难以区分纯合子和杂合子。

#### 2.1.3 SSR分子标记及其衍生技术

随着高分辨率共显性标记技术发展, SSR分子

标记及其衍生技术在兜兰属植物遗传多样性研究中发挥了重要作用。SSR 分子标记是一种基于真核生物基因组中普遍存在的简单重复序列开发的分子标记技术。由于 SSR 在重复次数上的高度可变性,该标记技术能够有效检测不同个体间微小的遗传差异,尤其适用于濒危植物有限遗传变异的研究与评估。同时,该技术可有效区分杂合子与纯合子,在遗传多样性评估中具有较高的分辨能力,可为种群遗传结构特征分析提供重要参考,是开展濒危植物遗传信息研究的重要技术手段。徐言等<sup>[32]</sup>采用 SSR 分子标记技术对我国广西、云南、贵州 3 个省区的 6 个带叶兜兰野生居群进行遗传多样性分析发现,6 个居群的遗传多样性水平高,多态性位点百分率为 88.33%,其中广西雅长兰科植物国家级自然保护区和贵州万峰湖居群的遗传多样性较高,6 个居群的遗传变异多集中于居群内(94%),而居群间仅有 6%;6 个居群无明显的类群划分,居群间均质化明显,居群内存在着种质渗入现象。Chen 等<sup>[33]</sup>利用 SSR 分子标记技术,发现广西雅长兰科植物国家级自然保护区内的带叶兜兰野生种群具有较高的遗传多样性。

近年来,基于 SSR 分子标记的衍生技术在保护遗传学研究中也得到了充分发展。朱显亮等<sup>[34]</sup>利用表达序列标签-简单重复序列(Expressed Sequence Tag-Simple Sequence Repeat, EST-SSR)分子标记技术对广西 5 个同色兜兰和 7 个带叶兜兰野生居群进行遗传多样性分析发现,同色兜兰的遗传多样性高于带叶兜兰;分子方差分析结果表明,带叶兜兰的遗传变异主要来源于个体内(77.5%),同色兜兰个体间(45.9%)和个体内(40.5%)的遗传变异基本相当,种群间的遗传变异均占比较小,其中带叶兜兰为 7.4%,同色兜兰为 13.6%。尽管种群间遗传变异占比较低,但是由于群体内部基因组成相对一致,有限的群体间差异仍可能引发较高的遗传分化水平。这种现象可能受到长期地理隔离的影响。朱舒靖等<sup>[35]</sup>同样利用 EST-SSR 分子标记技术分析了广西 5 个海伦兜兰 *P. helenae* 野生居群的遗传多样性和遗传结构,研究结果表明海伦兜兰具有中等水平的遗传多样性,5 个居群的多态性百分率为 90%—100%,遗传变异基本来源于居群内(93%),仅有 7%的遗传变异来源于居群间。杨坤梅等<sup>[36]</sup>利用叶绿体简单重复序列-聚合酶链式反应(Chloroplast Simple Sequence Repeat-Polymerase Chain Reaction, cpSSR-PCR)对滇东南地区硬叶兜兰进行遗传多样性分析,结果发现

硬叶兜兰遗传变异同样集中于种群内,而种群间有着较高水平的基因交流。

#### 2.1.4 ISSR 分子标记技术

与 SSR 分子标记技术不同的是,ISSR 分子标记技术通常适用于缺乏已知基因组序列信息或尚未完成全基因组测序的物种。秦惠珍等<sup>[37]</sup>利用 ISSR 分子标记技术对 8 个白花兜兰野生居群进行遗传多样性分析,结果表明白花兜兰遗传多样性处于中等水平,8 个种群的多态性百分率为 78.33%,该物种的遗传变异主要来自种群内(87.53%)。黄家林等<sup>[38]</sup>采用 ISSR 和 SRAP 两种分子标记技术对硬叶兜兰的遗传多样性进行分析,结果发现硬叶兜兰在物种水平上具有较高的遗传多样性,其种群间存在一定程度的遗传分化,而且地理距离和海拔距离是导致分化的自然因素。

从分子标记技术的应用来看,兜兰属植物遗传多样性研究经历了由 RAPD 向 SRAP、SSR、EST-SSR 及 cpSSR 等高分辨率标记技术的发展过程(表 1)。这些技术在揭示种群遗传多样性、遗传结构及分化机制等方面发挥了重要作用。同时,当前研究主要集中于带叶兜兰、硬叶兜兰这两种国家二级重点保护野生植物,而有关其他兜兰属植物的遗传多样性研究相对薄弱。为全面了解兜兰属植物整体的遗传资源现状,未来研究有必要进一步拓宽物种覆盖面与地理分布范围,尤其应加强对濒危小种群及特有分布物种的遗传多样性调查与系统评估。这将有助于全面揭示兜兰属植物的遗传格局与进化潜力,并为其科学保护与精准管理提供坚实的遗传学支撑。另外,现有研究表明兜兰属植物的遗传多样性整体处于中等偏高水平,这可能与其在较长的进化历程中不断积累遗传变异有关。尽管近年来生境破碎化与环境干扰加剧,但是部分物种仍能维持相对稳定的种群规模与一定程度的基因流动,使种群整体遗传多样性尚未发生明显下降<sup>[39]</sup>。然而,随着种群规模持续缩小、地理隔离程度加深以及人为干扰的不断增强等原因,部分物种内部已出现较高水平的遗传分化,这在长期内可能削弱其遗传多样性的稳定性,对物种的持续适应与演化潜力构成潜在威胁<sup>[40]</sup>。为有效应对兜兰属植物面临的遗传多样性问题,一方面需要加强原地保护,扩大栖息地面积与连通性,维持适宜的种群规模与基因流动,以防止遗传多样性的持续丧失;另一方面可通过迁地保护、人工繁育及种质资源保存等措施,降低小种群遗传漂变与近交衰退风险。此外,未来还需借助高通

表 1 中国兜兰属植物遗传多样性研究的分子标记技术发展与应用

Table 1 Development and application of molecular marker technologies in the genetic diversity studies of *Paphiopedilum* species in China

时期 Period	应用技术 Molecular marker technology	特点 Characteristic	代表性物种 Representative species
Early stage	RAPD	Simple operation, low reproducibility	<i>P. micranthum</i> <sup>[29]</sup>
Development stage	SRAP	High polymorphism, good stability	<i>P. micranthum</i> <sup>[27,31]</sup> , <i>P. hirsutissimum</i> <sup>[30-31]</sup> , <i>P. dianthum</i> <sup>[31]</sup> , <i>P. malipoense</i> <sup>[31]</sup> , <i>P. bellatulum</i> <sup>[31]</sup> , <i>P. barbigerum</i> <sup>[31]</sup> , <i>P. emersonii</i> <sup>[31]</sup> , <i>P. concolor</i> <sup>[31]</sup>
Mature stage	SSR, EST-SSR	Co-dominant markers, high resolution, suitable for endangered species	<i>P. hirsutissimum</i> <sup>[32-34]</sup> , <i>P. concolor</i> <sup>[34]</sup> , <i>P. heleanae</i> <sup>[35]</sup>
Current stage	cpSSR, ISSR	Information-rich, wide applicability, suitable for phylogenetic and conservation studies	<i>P. micranthum</i> <sup>[36,38]</sup> , <i>P. emersonii</i> <sup>[37]</sup>

量组学技术,深入解析其遗传背景与适应性变异特征,为精准保护与种群恢复提供科学支撑。

## 2.2 种群亲缘关系与系统发育研究

兜兰属植物属濒危的植物类群,探索兜兰属植物之间的亲缘关系,明确物种系统发育与分类地位是保护物种的关键。若物种归属界定不清,可能导致濒危物种未能及时获得有效保护而逐渐濒临灭绝,同时也可能将保护资源误投向本无需优先保护的非濒危物种,造成资源浪费<sup>[41]</sup>。因此,做好野生种群分类鉴定是进行兜兰属植物种质资源保护工作的必要前提。

兜兰属植物是兰科植物中最原始的类群,与杓兰属 *Cypripedium*、美洲兜兰属 *Phragmipedium* 被认为来自共同的祖先<sup>[42]</sup>。但由于长期的人工栽培和引种驯化,兜兰属植物的系统分类一直存在较大的争议。兜兰属植物基于形态学可分为3个亚属,分别为宽瓣亚属 Subgen. *Brachypetalum*、小萼亚属 Subgen. *Parvoisepalum* 和兜兰亚属 Subgen. *Paphiopedilum*,其中兜兰亚属又进一步分为多花型亚组 Section *Coryopedilum*、长瓣兜兰组 Section *Pardalopetalum*、续花型亚组 Section *Cochlopetalum*、兜兰组 Section *Paphiopedilum* 和毛梗兜兰组 Section *Barbata*<sup>[43]</sup>。陈心启等<sup>[44]</sup>根据叶上表面是否有网格斑,将18个中国兜兰属植物划分为2个亚属:兜兰亚属和宽瓣亚属。在此基础上,Zhang等<sup>[45]</sup>基于形态学特征进一步深化了兜兰属植物的系统分类学研究。新的分类方案依据叶片是否具网格斑、花朵数目、唇瓣形状等形态差异,将21种中国兜兰属植物再次划分为兜兰亚属和宽瓣亚属。此外,该研究基于唇瓣、雄蕊柱、花瓣形状、花色等10个关键性状,分析了中国兜兰属植物的性状演化模式。该研究还表明,唇

瓣、雄蕊柱及花瓣形状等性状与系统发育高度一致,表现出显著的保守性,表明这些性状在进化过程中相对稳定;而花色性状与系统发育的关联性较弱,其演化过程中更容易受到环境因素的驱动,从而表现出明显的趋同演化现象。唇瓣的形状与传粉昆虫的选择密切相关,表明这些性状的变化可能与植物对不同传粉者的适应有关。然而由于植物形态特征的多样性和可塑性,以及分类依据的主观性,导致基于形态学的系统分类缺乏足够的分辨力,无法真实反应物种的遗传信息和进化历史。

为了更准确地反映兜兰属植物的系统发育关系,近年来许多学者开始使用基于脱氧核糖核酸(DNA)序列的分子系统发育方法,以揭示不同物种间的亲缘关系与演化分化模式。张梅等<sup>[46]</sup>选取了18个兜兰属植物和1个外类群植物为研究对象,在得到19个物种的核基因和叶绿体基因片段的基础上,建立了兜兰属植物的系统发育树;另外,研究发现利用核基因组和叶绿体基因组联合构建系统发育树时,能明显将兜兰属植物划分为兜兰亚属和宽瓣亚属,但仍有少部分宽瓣亚属物种又归属于兜兰亚属中。内部转录间隔区(ITS)序列分析技术也可为兜兰属植物的分子系统学分析提供参考。刘鑫等<sup>[47]</sup>采用PCR直接测序法,对23种兜兰属植物的转录间隔区进行测定,并基于贝叶斯法和最大简约法构建系统聚类树,结果表明23种兜兰属植物主要分为兜兰亚属、小萼亚属和宽瓣亚属3个亚属,其中兜兰亚属又分为以海伦兜兰、小叶兜兰等为代表的兜兰组和由飘带兜兰 *P. parishii*、长瓣兜兰组成的长瓣兜兰组。小萼亚属包括德氏兜兰 *P. delenatii*、杏黄兜兰、麻栗坡兜兰、硬叶兜兰、白花兜兰、汉氏兜兰 *P. hangianum*,此系统

发育分支支持率均大于 99%。文山兜兰 *P. wenshanense*、巨瓣兜兰、同色兜兰则属宽瓣亚属,其系统发育分支支持率均大于 97%。另外,研究结果还表明彩云兜兰 *P. wardii* 和紫纹兜兰并不属于这 3 个亚属,这两个物种自成一组。Chochai 等<sup>[48]</sup> 基于核糖体 ITS 序列与叶绿体 DNA 序列联合分析了兜兰属植物的系统发育关系,结果显示兜兰属植物的单系性得到了高度支持。另外,该研究同样将兜兰属划分为 3 个亚属,即小萼亚属、宽瓣亚属和兜兰亚属。Tsai 等<sup>[49]</sup> 也通过核糖体 ITS 序列和质体 DNA 证明了兜兰可分为 3 个亚属和亚属的单系性。同时,该研究对兜兰属植物的进化趋势和生物地理分布模式进行了深入解析,认为兜兰属植物最早起源于中国南部和东南亚大陆地区,并逐步向东南亚诸岛扩散,而且还通过最大似然树(ML 树)和贝叶斯进化分析推测了该属植物的演化历史。Cribb<sup>[43]</sup> 的研究同样支持将兜兰属分为兜兰亚属、宽瓣亚属、小萼亚属 3 个核心亚属,但不同的是,Cribb 将紫纹兜兰和彩云兜兰划分为毛梗兜兰组,并且认为毛梗兜兰组属于兜兰亚属。Górniak 等<sup>[50]</sup> 在对 22 种兜兰属植物的系统发育研究中,综合应用了低拷贝核基因 *Phyc*、叶绿体 DNA 序列及形态特征数据,系统评估了不同数据来源下的系统发育关系及其一致性。为解释核基因树中存在的 inconsistency,该研究通过假设祖先同倍体杂交并据此构建系统发育模型,证实了质体系统发育与形态分类基本一致。

综上,现有研究普遍支持兜兰属植物的单系性,并倾向将其划分为兜兰亚属、宽瓣亚属和小萼亚属 3 个主要类群。核基因 *Phyc*、ITS 序列、叶绿体 DNA 序列等多种分子标记与形态特征在亚属层面的划分上整体表现出较高的一致性,部分关键性状在系统发育分析中具有重要参考价值。对于彩云兜兰与紫纹兜兰等物种的分类归属问题,尚存在一定争议。此外,核基因和叶绿体 DNA 所构建的系统发育树在部分分支上存在差异,说明兜兰属植物在系统演化过程中可能伴随祖先同倍体杂交等复杂事件。未来需整合更多的分子数据、形态信息及生物地理证据,进一步明确兜兰属植物的系统发育关系与分类界限。

### 3 展望

作为兰科植物中具有极高观赏价值和研究价值的兜兰属植物,在分子标记、序列分析等技术的创新推动下,有关其育种技术、组织培养与物种多样性保

护等方面的研究已取得系统性突破。本文通过对兜兰属植物光合生理生态特性、遗传多样性及系统发育关系等研究进行综述,为后续研究提供了系统性参考。在此基础上,未来可从以下 3 个方面进一步深入研究。

(1) 尽管已有研究揭示了不同光照条件对兜兰属植物生长的影响,但是光合机制背后的分子生物学途径尚未清楚。未来研究可结合现代分子生物学技术,如基因组学、转录组学和代谢组学,深入解析兜兰属植物在适应弱光环境过程中的光合作用相关基因表达模式及其调控机制。

(2) 在适应性生理机制研究方面,未来可采用多组学技术,深入解析兜兰属植物抗旱与抗热的分子调控机制。同时,应加强各种群在不同生态类型中的适应性比较,结合野外监测与人工实验,系统揭示其多重胁迫下的适应性进化规律,为种质资源保护与利用提供理论依据。

(3) 在兜兰属植物保护遗传学方面,虽然现有研究已揭示了部分物种的遗传多样性和系统发育关系,但是仍需扩大研究范围,涵盖更多的兜兰属物种和种群,尤其是濒危和极小种群植物。为此,需通过多种分子标记技术的综合应用,更加准确地评估物种的遗传多样性与进化潜力。此外,随着高通量测序技术的发展,可以进一步探讨兜兰属植物的基因组进化历史,分析不同物种间的基因流动模式及适应性进化过程。未来的研究应结合多学科的方法和技术,从分子到生态、从个体到种群,系统地揭示兜兰属植物的生物学特性和进化规律,从而为该物种的保护和资源利用提供科学支持。

### 参考文献

- [1] 杨颖婕,黄家林,胡虹,等. 中国兜兰属植物种质资源保护和利用研究进展[J]. 西部林业科学,2021,50(5):108-112,119.
- [2] 张央,安明态,武建勇,等. 中国兜兰属宽瓣亚属植物生存现状及保护成效[J]. 中国环境科学,2022,42(7):3461-3472.
- [3] 张佳瑞,房林,曾晶珏,等. 兜兰属植物种类及地理分布[J]. 热带作物学报,2024,45(8):1572-1584.
- [4] 尹玉莹,房林,李琳,等. 兜兰属植物花期调控研究进展[J]. 热带作物学报,2022,43(4):769-778.
- [5] 何荆洲,卜朝阳,李俊玲,等. 兜兰属植物的引种与栽培[J]. 广东农业科学,2013,40(19):35-37,4.
- [6] WANG M N, LI S Z, CHEN L J, et al. Conservation and reintroduction of the rare and endangered orchid *Paphiopedilum armeniacum* [J]. Ecosystem Health

- and Sustainability, 2021, 7(1):1903817.
- [7] 修敏, 张秀珊, 韦小莲, 等. 潮汕地区兜兰属植物引种栽培适应性研究[J]. 广东农业科学, 2021, 48(7):47-56.
- [8] 张玲玲, 房林, 李琳, 等. 兜兰育种技术研究进展[J]. 广西科学, 2023, 30(6):1052-1059.
- [9] 施金竹. 贵州北盘江流域野生兜兰属 (*Paphiopedilum*) 植物资源及遗传多样性[D]. 贵阳: 贵州大学, 2021.
- [10] 廖宏英, 范继征, 李秀玲, 等. 基于 iPBS 和 ISSR 分子标记的兜兰属同色组种质鉴定及遗传多样性分析[J]. 南方农业学报, 2023, 54(10):2844-2853.
- [11] SUN Y, ZOU P S, JIANG N N, et al. Comparative analysis of the complete chloroplast genomes of nine *Paphiopedilum* species [J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 12:772415.
- [12] ZHANG F P, ZHANG S B. Genome size and labellum epidermal cell size are evolutionarily correlated with floral longevity in *Paphiopedilum* species [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:793516.
- [13] VU H T, TRAN N, NGUYEN T D, et al. Complete chloroplast genome of *Paphiopedilum delenatii* and phylogenetic relationships among Orchidaceae [J]. *Plants*, 2020, 9(1):61.
- [14] 白瑞, 何聪芬, 董银卯, 等. 基于叶绿体 rRNA ITS 序列的兰科植物系统发育关系分析[J]. 北方园艺, 2008(1):203-206.
- [15] 沐建华. 文山州野生兜兰属植物资源与保护策略探讨[J]. 农学学报, 2011, 1(3):41-43.
- [16] 乔占国, 吴娇娇, 汪芳, 等. 不同光照强度对黑沙蒿生长发育的影响[J]. 北方园艺, 2024(15):75-80.
- [17] 王燕君, 闻真珍, 蔡继业, 等. 4 种兜兰光合特性研究[J]. 现代农业科技, 2011(20):200-202, 204.
- [18] 张艳艳, 方中明, 黄玮婷, 等. 3 种兜兰在华南地区引种时的叶片形态及光合特性变化研究[J]. 广东农业科学, 2014, 41(5):92-95, 9.
- [19] 孙菲菲, 杨一山, 秦惠珍, 等. 3 种兜兰属植物光合特性的比较研究[J]. 广西科学院学报, 2022, 38(2):155-162.
- [20] 秦惠珍, 邹蓉, 韦霄, 等. 光强对白花兜兰光合特性及干物质积累的影响[J]. 广西科学, 2023, 30(6):1171-1179.
- [21] YANG Z H, HUANG W, YANG Q Y, et al. Anatomical and diffusional determinants inside leaves explain the difference in photosynthetic capacity between *Cypripedium* and *Paphiopedilum*, Orchidaceae [J]. *Photosynthesis Research*, 2018, 136(3):315-328.
- [22] 周艳, 李朝蝉, 周洪英, 等. 光照和施肥对硬叶兜兰生长的影响[J]. 贵州农业科学, 2012, 40(3):176-177, 179.
- [23] 黄智聪, 舒江平, 严岳鸿, 等. 基于最大熵模型的中国兜兰属植物潜在分布模拟[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(1):17-26.
- [24] 张英杰, 刘学庆, 张京伟, 等. 8 种兜兰的叶片结构与抗旱性的关联研究[C]//中国园艺学会观赏园艺专业委员会. 中国观赏园艺研究进展 2017. 北京: 中国林业出版社, 2017:574-582.
- [25] ZHANG S B, GUAN Z J, SUN M, et al. Evolutionary association of stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, Orchidaceae [J]. *PLoS One*, 2012, 7(6):e40080.
- [26] 陈秀萍, 贺漫媚, 王伟, 等. 高温胁迫对 2 种兜兰叶片生理生化指标的影响[J]. 中国农学通报, 2020, 36(28):72-77.
- [27] 李宗艳, 李静, 曾万标, 等. 滇东南硬叶兜兰核心种质区群体遗传结构[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(3):407-413.
- [28] WU Q, DONG S, ZHAO Y X, et al. Genetic diversity, population genetic structure and gene flow in the rare and endangered wild plant *Cypripedium macranthos* revealed by genotyping-by-sequencing [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1):254.
- [29] LI A, LUO Y B, GE S. A preliminary study on conservation genetics of an endangered orchid (*Paphiopedilum micranthum*) from southwestern China [J]. *Biochemical Genetics*, 2002, 40(5/6):195-201.
- [30] 高丽霞, 覃国乐, 易桂萍. 带叶兜兰遗传多样性的 SRAP 分析[J]. 南方农业学报, 2014, 45(10):1734-1738.
- [31] 朱亚艳, 王港, 侯娜, 等. 贵州南部野生兜兰 SRAP 遗传多样性分析[J]. 西南林业大学学报, 2017, 37(1):10-14.
- [32] 徐言, 陈之光, 徐玉凤, 等. 基于 SSR 标记的西南地区野生带叶兜兰资源遗传多样性分析[J]. 热带作物学报, 2023, 44(11):2208-2218.
- [33] CHEN L, DONG H, WANG J W, et al. Microsatellites characteristics analysis and SSR marker development for *Paphiopedilum hirsutissimum* based on transcriptome sequencing [J]. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 2018, 16(4):394-396.
- [34] 朱显亮, 朱舒靖, 邹蓉, 等. 基于 SSR 的广西同色兜兰和带叶兜兰遗传多样性分析[J]. 广西科学, 2023, 30(6):1068-1078.
- [35] 朱舒靖, 邹蓉, 柴胜丰, 等. 基于 EST-SSR 分子标记的广西海伦兜兰遗传多样性研究[J]. 广西科学, 2023, 30(6):1060-1067.
- [36] 杨坤梅, 杨璧嘉, 刘维君, 等. 硬叶兜兰 cpSSR-PCR 反应体系优化及居群遗传多样性分析[C]//中国园艺学会, 中国农业科学院蔬菜花卉研究所. 中国园艺学会 2014 年学术年会论文摘要集. 北京: 中国园艺学会, 2014:190.
- [37] 秦惠珍, 盘波, 赵健, 等. 极小种群野生植物白花兜兰 ISSR 遗传多样性分析[J]. 广西科学, 2022, 29(6):1134-1140.
- [38] 黄家林, 李树云, 胡虹. 珍稀濒危植物硬叶兜兰的遗传多样性及遗传结构研究[J]. 植物分类与资源学报, 2014, 36(2):209-218.
- [39] 田力, 安明态, 施金竹. 贵州北盘江流域野生兜兰属植物遗传多样性分析[J]. 西部林业科学, 2023, 52(2):88-

- 97.
- [40] LI Z Y, LI J, LI M Y. Effect of human disturbance on genetic structure of rare and endangered *Paphiopedilum micranthum* implied the habitat status [J]. Tropical Conservation Science, 2020, 13: 1-7.
- [41] 营婷, 宋园园, 徐静, 等. 兰科保护遗传学研究进展[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(8): 3297-3302.
- [42] GUO Y Y, HUANG L Q, LIU Z J, et al. Promise and challenge of DNA barcoding in Venus slipper (*Paphiopedilum*) [J]. PLoS One, 2016, 11(1): e0146880.
- [43] CRIBB P J. The genus *Paphiopedilum* [M]. 2nd ed. Kota Kinabalu: Natural History Publications, 1998: 22-30.
- [44] 陈心启, 刘方媛. 云南几种兜兰属植物[J]. 云南植物研究, 1982, 4(2): 163-167.
- [45] ZHANG F P, HUANG J L, ZHANG S B. Trait evolution in the slipper orchid *Paphiopedilum* (Orchidaceae) in China [J]. Plant Signaling & Behavior, 2016, 11(3): e1149668.
- [46] 张梅, 祖奎玲, 童琪, 等. 基于 DNA 条形码对兜兰属 (*Paphiopedilum*) 植物的亲缘关系分析[J/OL]. 分子植物育种, 2022: 1-19 (2022-05-20) [2024-08-16]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220519.1526.002.html>.
- [47] 刘鑫, 关萍, 彭昌琴, 等. 基于 nrDNA ITS 对 23 种兜兰属植物的分子系统学分析[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(9): 100-104.
- [48] CHOCHAI A, LEITCH I J, INGROUILLE M J, et al. Molecular phylogenetics of *Paphiopedilum* (Cypripedioideae; Orchidaceae) based on nuclear ribosomal ITS and plastid sequences [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2012, 170(2): 176-196.
- [49] TSAI C C, LIAO P C, KO Y Z, et al. Phylogeny and historical biogeography of *Paphiopedilum* Pfitzer (Orchidaceae) based on nuclear and plastid DNA [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 126.
- [50] GÓRNIAK M, SZLACHETKO D L, OLEDRZYŃSKA N, et al. Species phylogeny versus gene trees: a case study of an incongruent data matrix based on *Paphiopedilum* Pfitz. (Orchidaceae) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(21): 11393.

## Research Progress in Ecophysiology and Conservation Genetics of *Paphiopedilum* (Orchidaceae) in China

WEI Xiao \*\*, ZHU Shujing, YANG Yishan

(Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi, 541006, China)

**Abstract:** *Paphiopedilum* has rich germplasm resources in China, and 34 *Paphiopedilum* species are known to be native to China. The regions such as Yunnan and Guangxi are the main distribution areas of *Paphiopedilum* in China. *Paphiopedilum* species are widely valued for their distinctive floral morphology and high ornamental appeal. Nevertheless, prolonged exposure to multiple threats, including overexploitation, habitat destruction, and population degradation, has resulted in a drastic decline of wild populations of certain species and a corresponding reduction in genetic diversity at varying levels. It should be noted that *Paphiopedilum hirsutissimum* and *P. micranthum* are listed as national second-class key protected plants, while other *Paphiopedilum* species are classified under the category of national first-class key protected wild plants in China. Against this backdrop, increasing attention has been directed toward the research on the ecophysiology, conservation genetics, and phylogeny of *Paphiopedilum* species. This review summarizes the research progress achieved over the past decade, systematically synthesizes current findings and existing challenges, and proposes future research directions and recommendations, aiming to provide a scientific basis for the development of conservation strategies and further studies on *Paphiopedilum*.

**Key words:** Orchidaceae; *Paphiopedilum*; photosynthetic characteristics; leaf anatomical structure; genetic diversity; phylogeny

责任编辑:米慧芝,南旭