

兜兰属植物杂交育种研究进展

曾宋君^{1,2}, 田瑞雪^{1,2}, 陈之林¹, 吴坤林¹, 段俊^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 兜兰属(*Paphiopedilum*)的杂交育种已有 150 多年的历史, 目前已有 20262 个杂交种在英国皇家园艺协会(RHS)登录。对兜兰属植物的种质资源、杂种登录, 杂交方法、杂交亲本的选择、属间杂交、不同兜兰种类在花色遗传育种中的作用、杂交育种存在的问题等进行了综述, 并结合我国兜兰属植物育种现状, 提出了我国兜兰属植物育种的方向。

关键词: 兰科; 兜兰属; 杂交育种; 研究进展

中图分类号: S682.310.036

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2010)02-0459-10

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2010.04.023

Research Progress on Cross Breeding of *Paphiopedilum*

ZENG Song-jun^{1,2}, TIAN Rui-xue^{1,2}, CHEN Zhi-lin¹, WU Kun-ling¹, DUAN Jun^{1*}

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Hybridization of *Paphiopedilum* has been performed for more than 150 years and 20262 hybrids had been registered in RHS until 1 July, 2009. The research progress and prospect of cross breeding of *Paphiopedilum* were reviewed, such as germplasm resources, hybrid registering, the method of cross breeding, the choice of hybridization parents, hybridization between *Paphiopedilum* and other genera, color heredity and the problem of cross breeding. The advice of breeding direction was also proposed according to the current situation of *Paphiopedilum* breeding in China.

Key words: Orchidaceae; *Paphiopedilum*; Cross breeding; Research progress

兜兰(*Paphiopedilum*), 又叫拖鞋兰、仙履兰等, 由于其独特的花型、绚丽的花色、持久的花期而具有极高的观赏价值, 早已成为国际花卉市场上十分流行的高档花卉, 拥有大量爱好者。但由于人们对兜兰野生资源的毁灭性采挖, 兜兰现已成为世界上濒危的物种之一, 所有野生种类均被列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES)附录 I 而被禁止交易^[1-2]。通过兰花爱好者的努力, 已有 26727 个兜兰杂交种在英国皇家园艺学会(RHS)正式注册登录^[3], 兜兰杂交种能在国际市场上自由交易, 且生长势强、花色多、观赏价值高, 已在世界各地推广。近年来, 由于对兜兰野生种质资源的保护更加

严格, 兜兰杂交种已越来越受到兰花爱好者的青睐, 兜兰的杂交育种也成为新一轮的花卉育种热点。本文对兜兰属植物杂交育种的研究进展进行综述, 以期对兜兰的杂交育种提供理论指导和应用参考。

1 兜兰种质资源

兜兰主要分布于亚洲热带地区至太平洋岛屿, 全世界约有 79 种^[4], 邱园的 Checklist of Orchidaceae^[5]中兜兰有 77 种, 其中把朴氏兜兰(*P. potentianum*)定名为 *P. callosum* var. *potentianum*; 文山兜兰(*P. wenshanense*)归并入 *P. bellatulum*, 根茎

收稿日期: 2009-08-11 接受日期: 2009-11-23

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2008BAC39B05); 广东省科技计划项目(2009B020201009)资助

作者简介: 曾宋君(1965.1~), 男, 副研究员, 主要从事园林植物遗传育种和生物技术等方面的研究, email: zengsongjun@scbg.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author, email: duanj@scbg.ac.cn

兜兰 *P. arceanum* 作为天然杂交种 *P. Arceanum*; *P. rhizomatosum* 独立, 没有归并入 *P. arceanum*, Cribb 作了同样的归并^[6]。在英国皇家园艺协会(RHS)兰花杂种登录数据库中, 已接受文山兜兰 (*P. wenshanense*) 作为亲本进行杂交种登录^[3]。我国兜兰属植物丰富, 《中国植物志》记录有 18 种^[7], 其中杏黄兜兰 (*P. armeniacum*) 和 白花兜兰 (*P. emersonii*) 为我国特有种。近年来, 有报道白旗兜兰 (*P. spicerianum*)^[8] 和 海伦兜兰 (*P. helenae*)^[9] 在中国有分布。值得注意的是, 刘仲健等在《中国兜兰属植物》中把他近年来发表的产于中国的兜兰新种进行了归并^[10-18], 报道了 27 种兜兰原生种分布于中国^[4]。

2 兜兰杂交育种研究概况

2.1 杂种登录情况和阶段育种目标

兜兰的杂交育种已有 150 多年的历史, 兜兰属的第 1 个人工杂交种 *P. Harrisianum* 是以原产于中国的紫毛兜兰 (*P. villosum*) 为父本, 与原产于马来西亚的髯毛兜兰 (*P. barbatum*) 杂交于 1854 年育成, 1869 年由伦敦 Veitch 苗圃在 RHS 正式注册登录^[19-20]; 1876 年伦敦 Veitch 苗圃又利用 *P. Harrisianum* 为母本和波瓣兜兰 (*P. insigne*) 杂交获得了具有上述 3 种血统的复合杂交种 (complex hybrids) *P. Oenanthem*^[20]。紫毛兜兰和波瓣兜兰是早期著名的两个杂交亲本, Veitch 苗圃利用波瓣兜兰为母本和紫毛兜兰杂交于 1877 年又育成了杂交种 *P. Nitens*。*P. Nitens* 在随后的兜兰杂交育种中起到重要的作用^[20], 以它为亲本已有 181 个杂交组

合在 RHS 上登录。兜兰的杂交育种呈现飞跃式发展, 1870~1880 年只有 14 个兜兰杂交种在 RHS 登录, 至 1890 年已有 45 个, 1900 年增加到 414 个, 20 世纪后兜兰杂交种的数量迅速增加, 至今 (2009 年 7 月 1 日统计) RHS 上登录的兜兰属杂交种达到 20262 个, 占整个兰科 (Orchidaceae) 植物杂交种 (11 万多个) 的 1/5 左右, 在数量上仅次于卡特兰 (*Cattleya*, 32913 个)、蝴蝶兰 (*Phalaenopsis*, 26727 个)^[3]。而根据国际兰花品种登录规则, 同一集体杂交种 (grex) 名下还包括着正反交, 在同一组合后代中还可以选育出多个品种, 因此, 兜兰属植物的杂交种应该远远超过在 RHS 登录的数量。

从登录的单种年杂交数来看, 19 世纪末和 20 世纪初费氏兜兰 (*P. fairricanum*)、巨瓣兜兰 (*P. bellatulum*) 和 若氏兜兰 (*P. rothschildianum*) 在 RHS 上登录的杂交种较多, 以后减少, 19 世纪 70 年代后又迅速增加, 在 1991~2000 年达到高峰, 以后仍维持在较高水平 (图 1)。1924 年发表的德氏兜兰 (*P. delenatii*) 表现出相同的趋势, 1965 年发表的苏氏兜兰及之后的杏黄兜兰、亨利兜兰 (*P. henryanum*)、硬叶兜兰 (*P. micranthum*) 等均在 1991~2000 年达到高峰, 21 世纪仍维持在较高水平 (图 2)。

兜兰杂交育种的重点在不同时期发生变化, 19 世纪至 20 世纪初大多选育花色艳丽、花瓣和萼片大而圆整的标准型杂交种; 随后具有斑点的褐红色摩帝型兜兰成为育种的热点。尽管花瓣长的多花型杂种也曾是兜兰育种的热点, 但由于此类杂种从播种至开花需要的时间长, 登录的杂交种数量并不

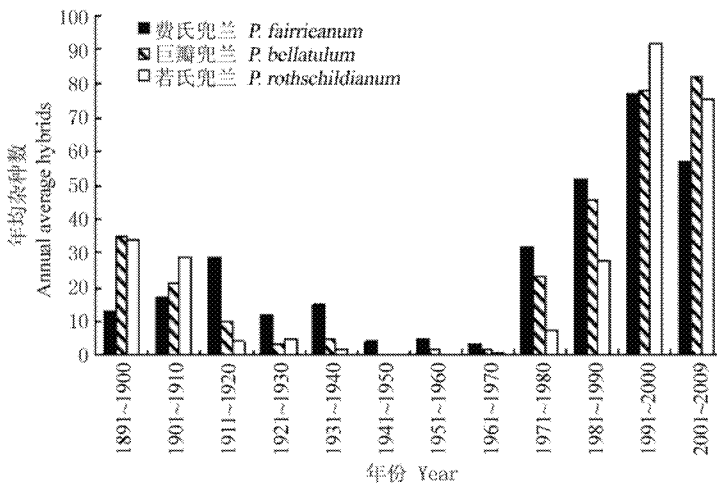


图 1 利用费氏兜兰、巨瓣兜兰、若氏兜兰为亲本在 RHS 上登录的杂种数

Fig. 1 Number of hybrids registered in RHS with *P. fairricanum*, *P. bellatulum*, *P. rothschildianum* as parents

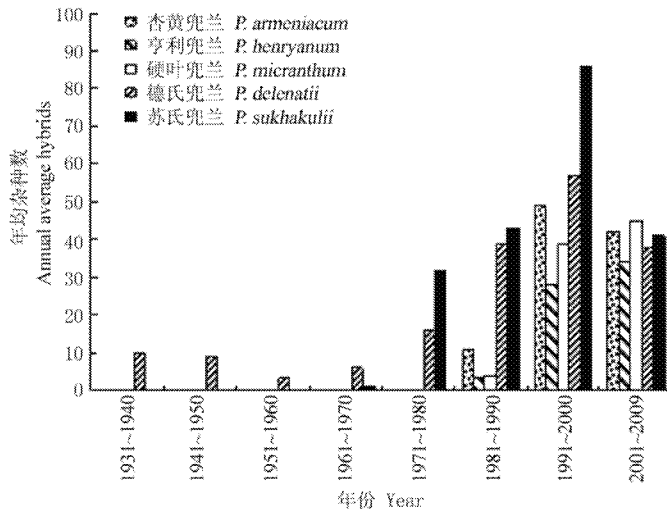


图 2 利用杏黄兜兰、亨利兜兰、硬叶兜兰、德氏兜兰、苏氏兜兰为亲本在 RHS 上登录的杂种数

Fig. 2 Number of hybrids registered in RHS with *P. armeniacum*, *P. henryanum*, *P. micranthum*, *P. delenatii*, *P. sukhakulii* as parents

多。另外,利用绿花型兜兰变种(albinistic forms,又称白变种)往往能育出绿色花的杂交后代或显性地遗传另一亲本的花色,常被育种工作者采用^[6,19-20]。

2.2 杂交方法

进行兜兰杂交育种时,最佳授粉时间一般为花开后 1 星期,刚开花时,由于花朵未发育成熟,柱头光滑难以粘住花粉块或粘住大量的花粉;而花朵快凋谢时,大部分花粉已失去活力,柱头活性也较差,授粉后产生种子数量少^[21]。

当两种亲本花期不遇时,可将花粉保存在低温、阴暗、干燥的地方,4℃冰箱中用密封消毒的塑料管保存效果较好,兜兰花粉一般可保存数月甚至 1 年,但在保存时要特别注意防潮和微生物污染,否则花粉会萌发或被微生物污染而失去活力^[21]。

兜兰果实在授粉后的成熟期不同,但大部分兜兰种子在授粉后 4 月能萌发,5~6 月达到萌发高峰。种子成熟后萌发率下降的原因可能是由于种子在成熟的过程中种皮的透水性变差并可能产生了一些抑制种子萌发的物质。早期兜兰的播种一般是将种子播于母株的土壤中,母株土壤中的共生真菌有利于种子的萌发;在基于培养基的人工无菌播种技术发明后,大大地提高了兜兰种子的萌发率^[20]。无菌播种时,如果果实开裂,种子的消毒要比未开裂的种子难得多,所以兜兰不同品种要选择合适的播种期。有关播种方法和培养基可参阅“兜兰的无菌播种和组织培养研究进展”^[22]。

2.3 杂交亲本的选择

不同兜兰在观赏价值、生长习性、发表时间、杂

交亲和性等方面有差异,他们在 RHS 上登录的杂交数存在巨大差异(表 1),最多的为费氏兜兰,已达 318 个;其次为巨瓣兜兰,有 309 个。而苏岛兜兰 *P. intanicae*、皱瓣兜兰 *P. ooi*、根茎兜兰 (*P. rhizomatousum* 或 *P. areeanum*)、苏吉兜兰 *P. sugiyamanum*、帕氏兜兰 *P. parnatatum*、朴氏兜兰 *P. potentianum*、所罗门兜兰 (*P. wentworthianum*) 等还未见杂交组合登录^[3],前 6 种都是 20 世纪 90 年代后期发表的新种。中国有分布的 27 种兜兰原生种,除根茎兜兰外,在 RHS 上均有杂交组合登录,其中最多的是巨瓣兜兰,最少的是天伦兜兰 (*P. tranlienicum*) (4 个)、长瓣兜兰 (*P. dianthum*) (7 个),长瓣兜兰杂交后代较少可能与它被欧美园艺学家引种栽培较晚有关。另外,被认为是麻栗坡兜兰变种 (*P. malipoense* var. *jackii*) 的杰克兜兰 (*P. jackii*)、以及巨瓣兜兰和同色兜兰 (*P. concolor*) 天然杂交种的文山兜兰 (*P. con-bellatulum*)^[4,6,20],尽管在分类上还存在异议,但它们作为杂交亲本,在 RHS 上分别有 8 个和 34 个杂交组合登录^[3]。以下介绍应用较多和具有特色的杂交亲本。

巨瓣兜兰 其斑点在后代能清晰表现出来,其 4 个初代杂交后代的观赏价值较高:*P. Kevin Porter* (*P. bellatulum* × *P. micranthum*) 具有深粉红至红色的花朵;*P. Ma Bell* (*P. bellatulum* × *P. malipoense*) 花为紫褐色,花大;*P. Cam'cloud* (*P. bellatulum* × *P. emersonii*) 花为奶白色,有深粉红的晕;*P. Wossner Bellarmi* (*P. bellatulum* × *P. armeniacum*) 花色为奶黄色^[6,20]。

表 1 兜兰原生种在 RHS 上登录的杂交组合数(2009-7-1)

Table 1 The number of hybrids of *Paphiopedilum* species in RHS (1 July, 2009)

编号 No.	原生种 Species	杂种数 Number of hybrids			中国分布 Distribution in China	原种发表年份 Year published
		母本 Female	父本 Male	总数 Total		
1	费氏兜兰 <i>P. fairrieanum</i>	112	206	318	-	1892
2	巨瓣兜兰 <i>P. bellatulum</i>	165	144	309	+	1892
3	若氏兜兰 <i>P. rothschildianum</i>	102	169	271	-	1892
4	波瓣兜兰 <i>P. insigne</i>	122	130	252	+	1888
5	雪白兜兰 <i>P. niveum</i>	75	131	206	-	1892
6	苏氏兜兰 <i>P. sukhakulii</i>	106	96	202	-	1965
7	红旗兜兰 <i>P. charlesworthii</i>	94	90	184	+	1894
8	德氏兜兰 <i>P. delenatii</i>	62	115	177	+	1924
9	白旗兜兰 <i>P. spicerianum</i>	44	128	172	+	1888
10	胼胝兜兰 <i>P. callosum</i>	95	63	158	-	1892
11	报春兜兰 <i>P. primulinum</i>	60	91	151	-	1973
12	古德兜兰 <i>P. godefroyae</i>	65	84	149	-	1892
13	苍叶兜兰 <i>P. glaucophyllum</i>	80	58	138	-	1900
14	菲律宾兜兰 <i>P. philippinense</i>	48	78	126	-	1892
15	同色兜兰 <i>P. concolor</i>	62	61	123	+	1888
16	劳氏兜兰 <i>P. lawrenceanum</i>	56	64	120	-	1888
17	髯毛兜兰 <i>P. barbatum</i>	84	33	117	-	1888
18	带叶兜兰 <i>P. hirsutissimum</i>	46	67	113	+	1892
19	紫毛兜兰 <i>P. villosum</i>	22	88	110	+	1892
20	马氏兜兰 <i>P. mastersianum</i>	32	70	102	-	1892
21	秀丽兜兰 <i>P. venustum</i>	26	71	97	+	1888
22	斯通兜兰 <i>P. stonei</i>	42	53	95	+	1892
23	杏黄兜兰 <i>P. armeniacum</i>	31	63	94	+	1982
24	麻栗坡兜兰 <i>P. malipoense</i>	31	60	91	+	1984
25	长须兜兰 <i>P. sanderianum</i>	18	73	91	-	1892
26	硬叶兜兰 <i>P. micranthum</i>	23	66	89	+	1951
27	华丽兜兰 <i>P. superbiens</i>	19	69	88	-	1892
28	楼氏兜兰 <i>P. lowii</i>	40	37	77	-	1892
29	黑氏兜兰 <i>P. haynaldianum</i>	39	36	75	-	1892
30	疣点兜兰 <i>P. glanduliferum</i>	26	45	71	-	1892
31	缘毛兜兰 <i>P. ciliolare</i>	46	23	69	-	1892
32	南印兜兰 <i>P. druryi</i>	37	32	69	-	1892
33	亨利兜兰 <i>P. henryanum</i>	17	51	68	+	1987
34	斑瓣兜兰 <i>P. argus</i>	59	9	68	-	1892
35	彩云兜兰 <i>P. wardii</i>	27	37	64	+	1932
36	洁净兜兰 <i>P. tonsum</i>	18	44	62	-	1990
37	柯氏兜兰 <i>P. kolopakingii</i>	33	28	61	-	1984
38	白花兜兰 <i>P. emersonii</i>	12	45	57	+	1896
39	虎克兜兰 <i>P. hookeræ</i>	22	33	55	-	1892
40	尖齿兜兰 <i>P. acmodontum</i>	20	32	52	-	1976
41	飘带兜兰 <i>P. parishii</i>	24	26	50	+	1892
42	紫纹兜兰 <i>P. purpuratum</i>	18	32	50	+	1892
43	沙巴兜兰 <i>P. dayanum</i>	28	22	50	-	1892

续表(Continued)

编号 No.	原生种 Species	杂种数 Number of hybrids			中国分布 Distribution in China	原种发表年份 Year published
		母本 Female	父本 Male	总数 Total		
44	边远兜兰 <i>P. exul</i>	24	26	50	-	1896
45	李氏兜兰 <i>P. liemianum</i>	24	23	47	-	1982
46	卷萼兜兰 <i>P. appletonianum</i>	24	22	46	+	1896
47	棉岛兜兰 <i>P. adductum</i>	8	38	46	-	1983
48	多花兜兰 <i>P. victoria-regina</i>	17	26	43	-	1976
49	格利兜兰 <i>P. gratixianum</i>	21	15	36	+	1905
50	青紫兜兰 <i>P. violascens</i>	6	30	36	-	1911
51	民岛兜兰 <i>P. urbanianum</i>	22	13	35	-	1981
52	文山兜兰 <i>P. wenshanense</i>	17	17	34	+	2000
53	汉氏兜兰 <i>P. hangianum</i>	6	23	29	+	1999
54	恒氏兜兰 <i>P. hennisianum</i>	14	15	29	-	1977
55	所罗门兜兰 <i>P. wentworthianum</i>	2	27	29	-	1968
56	布玲兜兰 <i>P. bullenianum</i>	18	9	27	-	1894
57	瓜哇兜兰 <i>P. javanicum</i>	14	12	26	-	1888
58	曲蕊兜兰 <i>P. supardii</i>	14	10	24	-	1985
59	越南兜兰 <i>P. vietnamense</i>	3	21	24	-	1999
60	小叶兜兰 <i>P. barbigerum</i>	13	10	23	+	1940
61	虎斑兜兰 <i>P. tigrinum</i>	4	19	23	+	1990
62	海伦兜兰 <i>P. helenae</i>	6	13	19	+	1996
63	玛丽兜兰 <i>P. victoria-mariae</i>	9	9	18	-	1896
64	然氏兜兰 <i>P. randsii</i>	4	7	11	-	1969
65	杰克兜兰 <i>P. jackii</i>	4	4	8	+	1995
66	休氏兜兰 <i>P. schoseri</i>	1	7	8	-	1988
67	长瓣兜兰 <i>P. dianthum</i>	7	0	7	+	1940
68	桑氏兜兰 <i>P. sangii</i>	1	5	6	-	1987
69	天伦兜兰 <i>P. tranlienianum</i>	2	2	4	+	1998
70	佛氏兜兰 <i>P. fowliei</i>	3	0	3	-	1981
71	巨叶兜兰 <i>P. gigantifolium</i>	1	1	2	-	1997
72	布干岛兜兰 <i>P. bougainvilleanum</i>	1	0	1	-	1971
73	巴布亚兜兰 <i>P. papuanum</i>	0	1	1	-	1946
74	根茎兜兰 <i>P. areeanum</i> = <i>P. rhizomatosum</i>	0	0	0	+	2002
75	苏岛兜兰 <i>P. intanicae</i>	0	0	0	-	2000
76	皱瓣兜兰 <i>P. ooi</i>	0	0	0	-	1999
77	帕氏兜兰 <i>P. parnatatum</i>	0	0	0	-	1999
	朴氏兜兰 <i>P. potentianum</i> = <i>P. callosum</i> var. <i>potentianum</i>	0	0	0	-	1998
78	苏吉兜兰 <i>P. sugiyamanum</i>	0	0	0	-	2001
79	威氏兜兰 <i>P. wilhelmiae</i>	0	0	0	-	1942
合计 Total		2478	3358	5836		

-: 无 No; +: 有 Have.

波瓣兜兰 是最常用的杂交亲本之一,其萼片宽大、卵形、边缘呈波浪状,侧瓣波浪状、有紫褐色斑点,唇瓣上有紫褐色斑点。其杂交后代的唇瓣上均有褐色斑点。波瓣兜兰于1860年获得了FCC/RHS大奖,是第一个获奖的原生种拖鞋兰,以它为父本与白旗兜兰(*P. spicerianum*)的杂交种 *P. Leeaanum* 也曾多次获奖。*P. Leeaanum* 同时也是重

要的杂交亲本,以它为亲本登录的杂交组合达181个,杂交后代的唇瓣及花瓣上也多具有褐色斑点,*P. Leeaanum* 的杂交后代 *P. Christopher* ‘Grand Duke Nicholas’ 以花大而著名,以它为杂交亲本登录的杂交种有107个^[3,6,20]。

紫毛兜兰 也是重要的杂交亲本,在杂种中能遗传其富有光泽的宽阔花瓣等特性。紫毛兜兰

变种(*P. villosum* var. *boxallii*)的杂交后代的中萼片上常有明显的斑点。紫毛兜兰与波瓣兜兰的杂交种 *P. Nitens* (*P. insigne* × *P. villosum*)花瓣上斑点和 *P. Leeanum* 的相似,但表现出更多的紫毛兜兰特性^[6-7,20]。

白旗兜兰 是令人喜爱的品种,它的中萼片几乎为纯白色,中央有 1 条红褐色条纹,但它的杂交后代名品较少,然而它与 *P. insigne* 杂交所得的 *P. Leeanum* 及与 *P. villosum* 杂交所得的 *P. Lathamianum* 非常著名^[6,20]。

亨利兜兰 1987 年发表,其杂交后代相对较少。其粉红色的唇瓣和中萼片上的圆斑点,看起来象复合杂交种,这两个特征常在杂交后代中表现且花瓣较圆^[23]。如 *P. Tykei* (*P. hirsutissimum* × *P. henryanum*)花型上象带叶兜兰(*P. hirsutissimum*),但唇瓣为粉红色,中萼片上有大斑点。*P. Diane Vickery* (与 *P. glaucophyllum* 杂交)因这两个特性而获得美国兰花协会(AOS)大奖。*P. Graham Robertson* (*P. henryanum* × *P. sukhakulii*)也是 1 个有吸引力的杂种,中萼片有亨利兜兰和 *P. sukhakulii* 两种的斑点,且唇瓣为粉红色^[23]。

杏黄兜兰 是我国的特有种,其花杏黄色,非常独特。1982 年发表时曾轰动世界,已较多地用作杂交亲本。其杂交种 *P. Michael Gibson* (*P. armeniacum* × *P. mastersianum*)花朵具有 *P. mastersianum* 的光泽,为黄绿色,观赏价值高;*P. Fumi's Dedlight* (*P. armeniacum* × *P. micranthum*)、*P. Armeni White* (*P. armeniacum* × *P. delencii*)也是有较高观赏价值的杂交种。它与若氏兜兰的杂交种 *P. Dollogoidi* 花金黄色,花瓣长可达 30 cm,观赏价值极高^[6,20]。

费氏兜兰 花型奇特,中萼片波状,具有很高的观赏价值。以费氏兜兰为亲本的杂交种成熟快、易开花,一般具有波状背萼片和 S 型花瓣,并为无限花序。*P. Vexillarium* (*P. fairrieanum* × *P. barbatum*)是兜兰属中育成的第 2 个杂交种,1870 年于 Veitch 苗圃开花。其它重要的杂交种有 *P. Jade Dragon* (与 *P. malipoense* 杂交),花绿色,花姿优美;利用费氏兜兰的白变种(*albinos*)与 *P. Yerba Buena* 杂交获得的杂交种 *P. Fair Yerba* 花绿色;*P. Faire-Maud* (*P. fairrieanum* × *P. Maudiae*)的花大多粉红色,少量为白色;采用白变种双亲本杂交的后代大多开粉红色花。*P. Iona* (*P. fairrieanum* × *P.*

bellatulum)也是著名的杂交种之一,多次获奖^[6,19-20]。

若氏兜兰 是珍稀的兜兰种类,在野外已很难找到,花茎长达 1.2 m,茎上有 5~6 朵花,花瓣长 30 cm,具有极高的观赏价值,在各种兰花展中获得大量奖项,是多花型杂交种的优秀亲本。其杂交后代花瓣上有若氏兜兰特有的条纹而极易识别。它与 *P. superbians* 的杂交种 *P. A.de Laresse* 观赏价值高,1895 年育成;其它还有 *P. Julius* (*P. lowii* × *P. rothschildianum*)茎上有 3 朵以上花;*P. Transvaal* (*P. rothschildianum* × *P. chamberlainianum*, *P. chamberlainianum* 现被认为是 *P. victoria-regina*), *P. Vanguard* (*P. rothschildianum* × *P. glaucophyllum*)和 *P. St. Swithin* (*P. rothschildianum* × *P. philippinense*)。多花型杂种多数较难开花,但 *P. Susan Booth* (*P. rothschildianum* × *P. glanduliferum*)例外。利用这些多花型杂种再交配的杂交后代性状鲜有惊人之处^[3,6,19-20]。

与若氏兜兰近缘的多花长花瓣种类,如史氏兜兰(*P. stonei*),菲律宾兜兰(*P. philippinense*)和疣点兜兰(*P. glanduliferum*)已应用于杂交育种并获得了不少好的后代,如 *P. Honey* (*P. philippinense* × *P. primulinum*)较易种植和开花;*P. Yellow Tiger* (*P. praestans* × *P. stonei*),*P. praestans* 现被认为是 *P. glanduliferum*)有 3~4 朵花,萼片上有明显条纹和长的花瓣。飘带兜兰(*P. parishii*)较少用于杂交育种,长瓣兜兰更少,但其近缘种楼氏兜兰(*P. lowii*)和黑氏兜兰(*P. haynaldianum*)则较多采用。利用这些亲本交配的杂交种 *P. Berenice* (*P. lowii* × *P. philippinense*)和 *P. Bengal Lancers* (*P. haynaldianum* × *P. parishii*)很迷人且容易生长和开花^[3,6,19-20]。

长须兜兰(*P. sanderianum*) 花瓣有时可达 90 cm 以上,其杂交后代的花瓣也很长,观赏价值较高,如 *P. Prince Edward* (*P. rothschildianum* × *P. sanderianum*)的花瓣长 40 cm 以上、*P. Michael Koopowitz* (与 *P. philippinense* 杂交)、*P. Screaming Eagle* (与 *P. Berenice* 杂交)、*P. Jeri Lemacks* (与 *P. Oso Chief* 杂交)和 *P. Faan Kruger* (与 *P. Deena Nicol* 杂交)也具有长花瓣而显得华贵和壮丽^[6,20]。

红旗兜兰(*P. charlesworthii*) 其杂交后代一般具有光亮而宽阔的花瓣,其中 *P. Woodrose* (*P. charlesworthii* × *P. Normandy*)中萼片粉红色,非常耀眼。而 *P. Wawona Maiden* (*P. charlesworthii* × *P. Hellas*)中萼片白色与粉红相间,并呈瓷质,*P.*

Jessie (*P. charlesworthii* × *P. fairrieanum*) 和 *P. Duphne* (*P. exul* × *P. charlesworthii*) 也因观赏价值高而曾多次获奖^[3,6,19-20]。

苏氏兜兰(*P. sukhakulii*) 1964 年发现,其本身的色彩并不鲜艳,但易栽培,每年能多次开花,已广泛用作杂交亲本,已育成杂交种 202 个。它的外形和花瓣斑点常在后代中显现出来。受欢迎的杂交种有 *P. Macabre* (*P. sukhakulii* × *P. Voodoo Magic*)、*P. Iantha Stage* (*P. sukhakulii* × *P. rothschildianum*)、*P. Colorkulii* (*P. sukhakulii* × *P. concolor*)、*P. Supersuk* (*P. sukhakulii* × *P. William Mathews*)、*P. Makuli* (*P. sukhakulii* × *P. Maudiae*) 等,而利用 *P. Makuli* 为亲本又培育出了一些有吸引力的杂交后代,如 *P. Oriental Frieze* (*P. Makuli* × *P. Gowerianum*) 和 *P. Mystic Jewel* (*P. Makuli* × *P. Alma Gevaert*)^[6,19-20]。

德氏兜兰 花瓣粉红色,与其它颜色的兜兰杂交时能显性表现出粉红色或玫瑰红色。*P. Vanda M. Pearman* (与 *P. bellatulum* 杂交) 已多次获奖并已被广泛用作杂交亲本,其杂交后代 *P. Derlosi* (与 *P. rothschildianum* 杂交) 也多次获奖。另外,德氏兜兰的杂交种 *P. Joyce Hasegawa* (与 *P. emersonii* 杂交) 带玫瑰香味, *P. Lynleigh Koopowitz* (与 *P. malipoense* 杂交) 带有浓郁的桑葚气味。德氏兜兰的杂交后代最大的缺点是育性较差,再杂交难以成功,如 *P. Aladin* (*P. Atlantis* × *P. delenatii*) 花为红色,非常优秀,但它的育性差,再与其它种交配时很难获得种子^[6,19-20]。

马氏兜兰(*P. Mastersianum*) 较多用于杂交育种,许多杂交后代能遗传花瓣的光泽。如与摩帝(*P. Maudiae*)的杂交后代 *P. Nettie McNay* 与后者外形相同,具有与前者相同的光泽,花朵红色,花期长达 3 个月。与 *P. Viginia Moffett* 的杂交种 *P. Watercolor Artist* 也相当引人注目;与摩帝的杂交后代 *P. Mem. Robert Ward* 及 *P. Red Maude* 是著名的杂交亲本^[6,19-20]。

汉氏兜兰(*P. hangianum*) 是少数几个具有香味的兜兰种类之一,其植株短小、花朵巨大、花瓣黄色,现已成为最热门的杂交亲本之一。自 2000 年发表后,已有 29 个杂交种^[3,20]。

胼胝兜兰(*P. callosum*) 花径约 10 cm,花色彩鲜艳,花期长,具有极高的观赏价值,在欧洲是标准的切花。以它为亲本获得了许多观赏价值极

高的后代,其中摩帝即是由它和劳伦斯兜兰(*P. lawrenceanum*)杂交而来,多次获奖,不但观赏价值高,而且易开花。以摩帝为亲本已获得杂交后代 287 个,其中利用胼胝兜兰深红色或黑色无性系(*P. callosum* ‘Sparkling Burgundy’)和劳伦斯兜兰(*P. lawrenceanum*)杂交得到了深红色至黑色的后代‘Merlot’。黑色的摩帝及其杂交后代统称为 vinicolour,在国际市场上十分流行并多次获奖。摩帝白花种 *P. Maudiae* ‘The Queen’是由胼胝兜兰的白花系(*P. callosum* ‘Sanderæ’)和劳伦斯兜兰白花系(*P. lawrenceanum* ‘Hyeenum’)杂交而来,1900 年育成,其白色中萼片上有绿化条纹,花瓣和唇瓣均为绿色。摩帝另 1 个著名的绿色后代是 *P. Makuli*,由摩帝白变种 *P. Maudiae* ‘Mabnificum’和苏氏兜兰(*P. sukhakulii*)杂交而来。而胼胝兜兰和德氏兜兰的杂交种 *P. Madame Martinet* 呈艳丽的粉红色,观赏价值也很高^[6,19-20]。

2.4 兜兰花色遗传育种

花色是观赏植物的重要性状,创造新花色是花卉育种的主要目标之一。对观赏植物的花色遗传研究已有不少报道^[24]。观赏植物的花色主要由类黄酮、类胡萝卜素、生物碱 3 类物质决定^[25],也克隆了一些相关的基因^[24],并利用基因工程技术进行了少数花卉的定向花色育种,如将 *CHS* 的 cDNA 反向连接于 CaMV 的 35S 启动子上,再连接双元载体 Bin 19 转化矮牵牛(*Petunia hybrida*),使花色由紫红色变为粉红色并夹有白色,有些花朵完全呈白色^[26]。但很少从兰科植物克隆花色基因,同时大部分兰科植物建立遗传转化体系难度大,基因工程研究进展缓慢^[27],特别是兜兰,组织培养的难度极大,还没有基因工程方面的研究报道。本节主要介绍杂交育种过程中兜兰花色的遗传表现,以便在兜兰杂交育种时,选择合适的亲本,获得所需要的花色品种。

兜兰的花色有白色、黄色、黄绿色、绿色、粉红色、红褐色,中萼片带斑点和条纹等,不同颜色的兜兰在花色遗传中起着不同的作用^[6,19-20,28]:

(1)能育成白色兜兰的初代亲本主要有雪白兜兰(*P. niveum*)、白花兜兰(*P. emersonii*)和古德兜兰(*P. godefroyae*)等,特别是雪白兜兰在白色花的兜兰杂交育种中起着重要的作用,以它为亲本,其后代往往是白色的。它与巨瓣兜兰的杂交组合 *P. Psyche* (*P. bellatulum* × *P. niveum*) 1893 年登录。

雪白兜兰与波瓣兜兰白色变种 (*P. insigne* ‘Sanderianum’) 杂交产生著名的杂交亲本 *P. Astarte*, *P. Astarte* 与 *P. Acteus* ‘Bianca’ 杂交, 于 1932 年育成了著名的杂交亲本 *P. F. C. Puddle*, 以它为杂交亲本登录的后代有 247 个, 其与古德兜兰杂交获得著名的杂交种 *P. Skip Bartlett* (*P. godefroyae* × *P. F. C. Puddle*), 而 *P. Skip Bartlett* 与 *P. Shillelagh* 交配获得的杂交种 *P. Shadowfax* 可能是目前世界上最纯的白色花朵兜兰之一, 它的另外两个杂交后代 *P. Puddleham* (与 *P. Golden Diana* 杂交)、*P. Sunsan Tucker* (与 *P. Shalimar* 杂交) 和其它种类杂交也获得了大量的白花型优秀后代。宽瓣亚属中的巨瓣兜兰、同色兜兰 (*P. concolor*)、文山兜兰等也与古德兜兰、雪白兜兰等交配获得的白花杂交种再作为亲本可用于白花兜兰的育种^[6,19-20,28]。

(2) 能育成黄色或黄绿色杂交兜兰的主要初代亲本有波瓣兜兰、同色兜兰、杏黄兜兰等。其中波瓣兜兰的白变种 (albinistic forms) 是最主要的黄色或黄绿色杂交种的初代杂交亲本, 它的杂交后代 *P. Annette*、*P. Van Ness*、*P. Yerba Buena* 在黄色或黄绿色的杂交兜兰育种中起到重要作用^[20,28]。

(3) 能育成红色或红褐色兜兰杂交种的主要亲本有髯毛兜兰、巨瓣兜兰、红旗兜兰、缘毛兜兰 (*P. ciliolare*)、紫纹兜兰 (*P. purpuratum*)、紫毛兜兰等。最早的红色杂交亲本 *P. Cardinal Mercier* (即 *P. Lathamianum*) 是由紫毛兜兰和白旗兜兰杂交而来; 由 *P. Cardinal Mercier* 杂交而来的著名杂交后代 *P. Atlantis* 和巨瓣兜兰杂交获得了矮花茎、宽花瓣带紫色斑点的红色后代 *P. Belisaire*。现代红色或红褐色杂交亲本中, *P. Orchilla* ‘Chilton’、*P. Startler* ‘Glance’、*P. Vallarrow* ‘Chilton’、*P. Winston Churchill* 最为著名, 其中 *P. Winston Churchill* 的杂交后代有 565 个^[3,20,28]。

(4) 能育成绿色杂交兜兰的主要初代亲本有胼胝兜兰、麻栗坡兜兰和劳伦斯兜兰等。但现代绿色杂交品种中多是由波瓣兜兰的白变种 *P. insigne* ‘Sanderiae’、*P. insigne* ‘Sanderianum’、*P. insigne* ‘Royalty’、*P. insigne* ‘Queen’ 杂交而来, 因植株不能合成花青素而为绿色。著名的绿色杂交亲本和杂交后代还有 *P. Tommie Hanes*、*P. Divisidero* ‘Val’、*P. Ywrbu Buena*、*P. Green Mystery*、*P. White Knight*、*P. Sweet Lemon*、*P. Tosa Aphrodite* 等^[20,28]。

(5) 能育成中萼片上有斑点的杂交兜兰的主要

初代亲本有波瓣兜兰、边远兜兰 (*P. exul*)、白旗兜兰、亨利兜兰、紫毛兜兰、巨瓣兜兰等。其中 *P. Hellas*、*P. Paeony*、*P. Thundwebay* ‘Flash’、*P. Olympic Forest* ‘Penn Valley’、*P. Pacific Ocean*、*P. Great Pacific*、*P. Winston Churchill* 是著名的具斑点的杂交亲本和杂交后代^[20,28]。

(6) 能育成粉红色杂交兜兰的主要初代亲本有德氏兜兰、费氏兜兰等。德氏兜兰和胼胝兜兰的杂交后代 *P. Madame Martinet* 呈艳丽的粉红色, 观赏价值极高^[20,28]。

2.5 兜兰属间杂交

属间远缘杂交是许多兰花种类获得优良新品种的有效途径之一, 但兜兰属属间杂交亲和性差, 不象卡特兰属、万带兰属等能与许多属杂交形成大量的属间杂交种。兜兰属已登录的属间杂交种仅 48 个, 其中以兜兰为母本, 南美兜兰属 (*Phragmipedium*) 为父本的杂交种 4 个: *Phragmipedium Elisabeth Schroll* (*P. dayanum* × *Phra. Sedenii*), *Phragmipedium Fourman’s Freckles* (*P. bellatum* × *Phra. schlimii*), *Phragmipedium Hane’s Magic* (*P. stonei* × *Phra. Albopurpureum*), *Phragmipedium Malhoutri* (*P. Harrisianum* × *Phra. schlimii*)。以兜兰为父本, 南美兜兰属为母本的杂交种 4 个: *Phragmipedium Charming Daughter* (*Phra. Longifolium* × *P. henryanum*), *Phragmipedium Confusion* (*Phra. Grande* × *P. Memoria J. H. Walker*), *Phragmipedium Fourman’s Twilight* (*Phra. Schlimii* × *P. micranthum*)、*P. Royal Sapphire* (*Phra. Bel Royal* × *P. micranthum*, 采用兜兰为属名)。其它的兜兰属间杂交除 *Doritaenopsis Fred’s Goldmine* (*Doritaenopsis Fred’s Goldfinch* × *P. Taida Lawrance*) 外, 均采用兜兰的属名 *Paphiopedilum* 为杂交属属名, 难以全部检索到, 如兜兰和贞兰卡特属的杂交种 *Paphiopedilum (P. Montclair King × Sophrocattleya G. S. Ball)* 就采用了兜兰的属名为杂交属的属名。与南美兜兰属杂交的 8 个属间杂交种的亲本中有产于中国的巨瓣兜兰、亨利兜兰和硬叶兜兰^[3]。

兜兰属为兰科杓兰亚科, 此亚科均具有拖鞋状的唇瓣, 包括兜兰属、杓兰属 (*Cypripedium*)、美洲兜兰属 (*Phragmipedium*)、碗兰属 (*Selenipedium*)、墨西哥兜兰属 (*Mexipedium*) 5 属^[29-30], Cox 等^[13] 认为兜兰属与杓兰属、美洲兜兰属来自同一个祖先, 关系

极为密切。而陈心启等^[1]认为,兜兰属与美洲兜兰仅仅是处于平行发展的关系,而兜兰属是杓兰属向热带地区扩展的一个进化支。因此,在进行兜兰远缘杂交时,可先考虑与杓兰亚科的种类,特别是杓兰属的种类进行杂交。

3 兜兰杂交育种存在的主要问题和解决方法

(1)兜兰杂交后代的育性差。兜兰杂交后代的育性跟许多因素有关,迄今为止对德氏兜兰杂交后代育性差的原因仍不清楚。但兜兰种间杂交不育可能与它的染色体倍数有重要关系,大量研究表明兜兰杂种多是3倍体或5倍体,用它来杂交一般会不育,可利用组织培养技术对一些优良的奇倍数染色体的兜兰杂种先进行染色体加倍,然后再作为杂交亲本使用^[21]。

(2)兜兰杂交种子的萌发率低。兜兰的种子没有胚乳,自然条件下需要与真菌共生获得营养才能萌发。以前兜兰的杂交种子往往需要在含有共生真菌的兜兰原生地土壤或播种在兜兰母株的基质中才能萌发,但萌发率低。在兰花的无菌播种技术获得成功后,许多兰花种类(特别是附生兰)种子萌发率已得到大幅度提高,但大部分兜兰种类杂交后的萌发率仍较低、萌发时间也较长,不同杂交组合种子萌发的合适培养基和培养条件也有较大差异,有必要进一步研究以提高种子的萌发率和萌发速度。在品种筛选时,每一个杂交组合应保持在200株以上以便选择优良的株系^[21]。对一些优良的杂交种可以采用组织培养技术进行快速繁殖,但兜兰的无性克隆难度大^[22],还需进一步研究。

(3)一些不良性状的基因常与优良性状基因连锁,难以获得理想的杂交后代。不良性状基因与优良性状基因连锁,而在有性生殖过程中重组时染色体的交换量很小,是获得理想杂交后代的主要障碍之一^[27],特别是当不良性状的隐性基因在亲本中由于未纯合而未能表现,但在杂交后代中由于纯合表现出来,会严重影响植株的观赏价值。要解决这个问题,可通过多代杂交的办法进行解决^[19,27]。当然,利用基因工程育种的方法进行兜兰花色改良和其它兰科植物一样仍将是今后努力的方向。

4 加速我国兜兰属植物杂交育种的建议

根据我国气候特点、栽培水平和大众的观赏习

惯,选育出适合我国栽培、抗逆性强、观赏价值高、花期为春节的兜兰新品种是我们今后努力的方向。加速兜兰新品种培育的具体措施有:

(1)选择优良的亲本进行杂交。要培育一个优良的兜兰品种,亲本的选择是关键。在进行杂交前我们可以在英国皇家园艺学会网址(<http://www.rhs.org.uk>)上检索所选的两个亲本是否登录,对已登录的优良杂交种,为了节省时间,最好通过种质交换或购买获得。值得注意的是,观赏价值高的原生种中的白变种往往是杂交育种的重要亲本。

利用优良的兜兰杂交种为亲本进行新品种选育,能大大缩短新品种培育的时间。许多优良亲本是经过多代杂交获得的,利用它杂交能获得较好的杂交后代,因此,在引种国外优良原生种做杂交亲本时,更要注重引进国外优良的兜兰杂交品种做亲本。目前,我国大陆花卉市场上流行的杂交品种主要是肉饼系列和摩帝系列,它们大多具有很高的观赏价值,可以用它们的优良亲本进行杂交,快速培育出观赏价值高、具有市场潜力和自主知识产权的新品种。

(2)充分利用我国丰富的兜兰种质资源进行新品种的培育。中国兜兰资源比较丰富,特别是具有杏黄兜兰等花色独特的种类。在新品种培育时,可用这些兜兰资源做亲本。另外,对具有较高观赏价值的原生种,如杏黄兜兰等的优良单株用无菌播种或组织培养等方法进行规模化生产以满足市场需要。

(3)充分利用我国丰富的杓兰属资源进行远缘杂交。兜兰与杓兰属、美洲兜兰属来自同一个祖先,关系极为密切^[29]。兜兰属和南美兜兰属已有8个杂交种,但还未见它与杓兰属杂交种登录。我国是杓兰属的分布中心,全世界45种杓兰中我国有32种,可与兜兰杂交。对于胚败育、结实率低等问题,可采取胚挽救技术及早期胚培养技术等解决。麻栗坡兜兰形态上介于兜兰和杓兰之间,陈心启认为它可能是兜兰属中最原始的代表,从杓兰属向兜兰属演化的中间类型或过渡类型^[29]。麻栗坡兜兰与其它兜兰之间已有91个杂交种,但还未有与杓兰属植物杂交成功的报道,麻栗坡兜兰可作为与杓兰属杂交的首选杂交亲本。

(4)着重进行多花长瓣型和大花型兜兰的育种。尽管目前多花长瓣型兜兰在我国花卉市场很少见,但其独特的观赏价值十分符合我国大众的审

美需求,可用若氏兜兰、长须兜兰等原生种及一些多花长瓣型的杂种兜兰为亲本,培育出新的多花长瓣型杂交品种以满足市场需要。另外,我国花卉的节日消费现象明显,特别是春节花卉消费占我国花卉消费的主导地位,利用彩云兜兰、春节时开花的摩帝等为亲本进行杂交,可望能培养出观赏价值高、适合我国栽培、花期为春节的兜兰新品种。

参考文献

- [1] 卢恩聪. 中国兰和洋兰 [M]. 北京: 金盾出版社, 1994: 85-89.
- [2] Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Appendices I, II and III (valid from 22 May 2009) [EB/OL]. [2009-07-01] <http://www.cites.org/eng/app/appendices.shtml>.
- [3] The International Orchid Register, 2009 [EB/OL]. [2009-07-01] <http://www.rhs.org.uk/plants/index.asp>.
- [4] Liu Z J(刘仲健), Chen S C(陈心启), Chen L J(陈利君), et al. The Genus *Paphiopedilum* in China [M]. Beijing: Science Press, 2009: 13-209.(in Chinese)
- [5] Checklist of Orchidaceae, 2009 [EB/OL]. [2009-07-01] <http://apps.kew.org/wcsp/qsearch.do>.
- [6] Cribb P. The Genus *Paphiopedilum* [M]. 2nd ed. Malaysia: National History Publications Borneo, 1998: 22-30, 414-425.
- [7] Ji Z H(吉占和). Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 19 [M]. Beijing: Science Press, 1999: 291-294.(in Chinese)
- [8] Ye D P(叶德平), Luo Y B(罗毅波). *Paphiopedilum spicerianum*, a new record of Orchidaceae from China [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2006, 44(4): 471-473.(in Chinese)
- [9] Huang Y F(黄云峰), Xue Y G(薛跃规). Conservation status of *Paphiopedilum helenae* Aver., a newly recorded orchid in China [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2007, 45(3): 333-336.(in Chinese)
- [10] Chen S C(陈心启), Liu Z J(刘仲健), Zhang J Y(张建勇). A new species and a new variety of *Paphiopedilum* (Orchidaceae) [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2001, 39(5): 455-458.(in Chinese)
- [11] Liu Z J(刘仲健), Chen S C(陈心启). *Paphiopedilum densissimum*, a new species of Orchidaceae from Yunnan, China [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2002, 40(3): 283-285.(in Chinese)
- [12] Liu Z J(刘仲健), Chen S C(陈心启). *Paphiopedilum angustatum*, a new orchid from Yunnan, China [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2000, 38(5): 464-466.(in Chinese)
- [13] Liu Z J(刘仲健), Chen S C(陈心启). *Paphiopedilum microchilum*, a new species of Orchidaceae from Yunnan, China [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2001, 39(2): 156-159.(in Chinese)
- [14] Liu Z J(刘仲健), Chen S C(陈心启). Additional notes on the subgenus *Brachypetalum* (S. 1.) of *Paphiopedilum* [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2002, 40(4): 364-370.(in Chinese)
- [15] Liu Z J(刘仲健), Chen S C(陈心启). *Paphiopedilum smaragdinum*, a new species of Orchidaceae from Yunnan, China [J]. J Wuhan Bot Res(武汉植物学研究), 2003, 21(6): 489-491.(in Chinese)
- [16] Liu Z J(刘仲健), Zhang J Y(张建勇). *Paphiopedilum singchii* sp. nov., all addition to the subgenus *Brachypetalum* of *Paphiopedilum* (Orchidaceae) [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2000, 38(5): 467-470.(in Chinese)
- [17] Liu Z J(刘仲健), Zhang J Y(张建勇). *Paphiopedilum multifolium*, a new species of Orchidaceae from Yunnan [J]. Acta Bot Yunnan(云南植物研究), 2002, 24(2): 191-192.(in Chinese)
- [18] Liu Z J(刘仲健), Zhang L Y(张建勇), Luo Q L(罗秋林). A new species of *Paphiopedilum* (Orchidaceae) from Yunnan, China [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 2001, 39(6): 568-570.(in Chinese)
- [19] Cash C. The Slipper Orchids [M]. London: Timber Press Inc. 1991: 153-214.
- [20] Birk L A. *Paphiopedilum* Grower's Manual [M]. 2nd ed. Santa Barbara: Pisang Press, C., 2004: 209-217.
- [21] Koopowitz H, Hasegawa N. A short history of *Paphiopedilum* breeding [J]. Orchid Digest, 2000, 64(4): 180-207.
- [22] Zeng S J(曾宋君), Chen Z L(陈之林), Wu K L(吴坤林), et al. A resume of germination and mericlone of *Paphiopedilum* [J]. Acta Hort Sin(园艺学报), 2007, 34(3): 793-796.(in Chinese)
- [23] Gruss O, Rohrl H. Breeding with recently described Vietnamense *Paphiopedilums* Part II: *Paphiopedilums henryanum* [J]. Orchid Digest, 2009, 73(4): 204-219.
- [24] Zhao Y P(赵云鹏), Chen F D(陈发棣), Guo W M(郭维明). Advances in genetic engineering of flower color of ornamental plants [J]. Chin Bull Bot(植物学通报), 2003, 20(1): 51-58.
- [25] Tanaka Y, Tsuda S, Kusumi T. Metabolic engineering to modify flower color [J]. Plant Cell Physiol, 1998, 11: 1119-1126.
- [26] van der Krol A R, Lenting R J, Veenstra J G, et al. An antisense chalcone synthase gene in transgenic plants inhibits flower pigmentation [J]. Nature, 1988, 333: 860-869.
- [27] Xue H(薛淮), Liu M(刘敏), Zhang C H(张纯花), et al. Progress in molecular breeding of ornamental plants [J]. Progr Biotechn(生物工程进展), 2002, 22(2): 81-84.(in Chinese)
- [28] Mai F(麦奋). The Genus *Paphiopedilum* [M]. Taipei: Shuqin Press, 1987: 50-52.(in Chinese)
- [29] Cox A V, Albert V A, Chase M W. Phylogenetics of the slipper orchids (Cypripedioideae: Orchidaceae): Nuclear rDNA ITS sequences [J]. Plant Syst Evol, 1997, 208: 197-223.
- [30] Albert V A, Chase M W. *Mexipedium*: A new genus of slipper orchid (Cypripedioideae: Orchidaceae) [J]. Lindleyana, 1992, 7(3): 172-176.
- [31] Chen X Q(陈心启), Ji Z H(吉占和). On *Paphiopedilum malipoense* sp. nov. An intermediate form between *Paphiopedilum* and *Cypripedium*, with a discussion on the origin of the genus [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 1984, 22(2): 199-224.(in Chinese)