

兜兰属植物种类及地理分布

张佳瑞^{1,2}, 房 林¹, 曾晶珏¹, 李 琳¹, 吴坤林¹, 曾宋君^{1,3*}

1. 中国科学院华南植物园华南农业植物分子分析和遗传改良重点实验室, 广东广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 中国科学院华南植物园广东省应用植物学重点实验室, 广东广州 510650

摘 要: 兜兰花形独特、花色丰富、花期长, 具有极高观赏价值, 是兰科植物最具观赏价值的类群之一。由于野生资源盗挖严重和其生存环境的破坏, 野生资源不断减少, 兜兰现成为世界上最濒危的物种之一。本研究通过文献检索法对兜兰属植物在世界和中国的地理分布及生境进行分析, 特别关注近年来发表的新种, 能为野生兜兰种质资源的保护和利用提供参考。目前全世界约有 109 种兜兰属植物, 26 个变种, 中国自 2009 年《中国植物志》英文版后, 在原有 27 种兜兰属植物的基础上, 又发现了 7 个新种, 该时期全世界发现的新种有 30 个。兜兰属植物大多分布在热带和亚热带过渡地区, 起源于中国西南部和东南亚, 随后向东南亚群岛扩散, 印度尼西亚(苏拉威西、爪哇等)和中国(云南、广西等)是兜兰属植物的分布中心区。影响兜兰属分布的因素主要有气候、地形地貌、土壤、共生微生物、传粉昆虫等。

关键词: 兜兰; 地理分布; 新种类; 保护

中图分类号: S682.31 文献标志码: A

Species and Geographical Distribution of *Paphiopedilum*

ZHANG Jiarui^{1,2}, FANG Lin¹, ZENG Jingjue¹, LI Lin¹, WU Kunlin¹, ZENG Songjun^{1,3*}

1. Key Laboratory of South China Agricultural Plant Molecular Analysis and Gene Improvement, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, Guangdong 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, Guangdong 510650, China

Abstract: *Paphiopedilum* is one of the most valuable orchid groups with its unique shape, rich flower colors and long flowering period. The shape of the lip of *Paphiopedilum* is peculiar, and it is specialized as a pouch or helmet, it looks like a lady's slippers, so it is also known as the slipper orchid. However, due to the low seed germination rate of *Paphiopedilum*, low propagation rate of traditional division propagation, immature tissue culture propagation technology, and relatively difficult to cultivate, it is difficult to meet the market demand through artificial breeding. Resulting in the serious exploitation of wild resources and the destruction of its living environment, wild resources continue to decrease, *Paphiopedilum* is now one of the most endangered species in the world. In this paper, the geographical distribution and habitat of *Paphiopedilum* in the world and China were analyzed by means of literature retrieval, with special attention to the new species published in recent years, which can provide reference for the conservation and utilization of wild *Paphiopedilum* germplasm resources. Understanding the geographical distribution characteristics of *Paphiopedilum* is of great significance for *in situ* and *ex situ* conservation of *Paphiopedilum* germplasm resources. At present, there are about 109 species and 26 varieties of *Paphiopedilum* in the world. Since the English edition of the Flora of China in 2009, 7 new species of *Paphiopedilum* have been discovered in China, on the basis of the original 27 species of *Paphiopedilum*, and 30 new species have been discovered in the world during this period. *Paphiopedilum* mostly distributed in tropical and subtropical transition areas, originated in southwest China and Southeast Asia, and then spread to Southeast Asian islands, Indonesia (Sulawesi, Java etc.) and China (Yunnan, Guangxi etc.) are the distribution centers of

收稿日期 2023-11-01; 修回日期 2023-12-11

基金项目 广州市科技计划项目 (No. 2023E04J0004); 广州市 2023 年农业科研项目 (No. 23105373); 林芝市科技计划项目 (No. 2023-QYCX-02)。

作者简介 张佳瑞 (1999—), 女, 硕士, 研究方向: 观赏园艺。*通信作者 (Corresponding author): 曾宋君 (ZENG Songjun), E-mail: zengsongjun@scib.ac.cn。

Paphiopedilum. The main factors affecting the distribution of *Paphiopedilum* are climate, topography, soil, symbiotic microorganisms, pollinators and so on. The distribution pattern of *Paphiopedilum* is influenced by both large scale (climate factor) and small scale (small habitat, such as landform, soil, etc.). *Paphiopedilum* may gradually spread and migrate to areas within its temperature tolerance range. In the past 50 years, the high latitude area has warmed more, and the suitable area for the growth of *Paphiopedilum* has expanded, resulting in its distribution range spreading or migrating to high latitudes and high altitudes. The seasonal temperature changes may cause the distribution of *Paphiopedilum* plants (*Paph.* subgenus *Brachypetalum*) to shift to higher or lower latitudes. The phenology, morphology and genes of *Paphiopedilum* plants may also undergo certain changes, and the number of species that do not adapt to environmental changes will gradually decrease until extinction, and new species will continue to emerge. The distribution of *Paphiopedilum* is also affected by topography, soil physical and chemical properties, soil microorganisms and other factors. Microorganisms in soil, especially fungi, can promote the germination of *Paphiopedilum* seeds. If fungi that are mutually beneficial to *Paphiopedilum* are lacking in the new habitat, the seeds of *Paphiopedilum* may not germinate smoothly, and the population of *Paphiopedilum* may be restricted to a specific area. The distribution of *Paphiopedilum* is also closely related to pollinators, and the species, quantity and distribution of pollinators affect the distribution pattern of the corresponding *Paphiopedilum*. Pollinating insects of *Paphiopedilum* are abundant, mainly belonging to the family of Syrphidae, and insects of Apidae, Halictidae, Colletidae and Megachilidae can also be used as pollinators for *Paphiopedilum*. There is usually more than one effective pollinator of each *Paphiopedilum* species. The study on the geographical distribution pattern of *Paphiopedilum* would provide reliable evidence for the species evolution between genera and within genera. The more primitive *Paphiopedilum* was mostly terrestrial, while the more evolved *Paphiopedilum* evolve into semi-epiphytic or epiphytic orchids due to environmental adaptation and competitive pressure, growing on cliffs or between rocks.

Keywords: *Paphiopedilum*; geographical distribution; new species; conservation

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.08.006

兜兰 (*Paphiopedilum*) 是兰科植物最具观赏价值的类群之一。主要分布在亚洲热带地区至太平洋岛屿^[1]。其唇瓣造型奇特，特化为囊状或盔状，外形酷似女士的拖鞋，故又名拖鞋兰。兜兰的属名“*Paphiopedilum*”中的“*Paphio*”在希腊文中是指爱神 Venus，而“*pedilum*”是拖鞋的意思^[2]。兜兰属植物花色丰富，有自然界少见的鲜黄色的杏黄兜兰 (*P. armeniacum*)，也有自然界少见的黄绿色花并带香味的麻栗坡兜兰 (*P. malipoense*)，除了花色、花型外，兜兰花瓣上的条纹、斑点也极为丰富，如皇后兜兰 (*P. sanderianum*) 的花瓣株高只有几十厘米，花瓣长度可达 1 m，报春兜兰 (*P. primulinum*，又称黄花兜兰) 一花序上有 7~8 朵花，连续开花，每朵可持续 1 个月左右，整个花序的花期超过半年。自从兜兰属植物在自然界中被发现以来，一直是国际花卉市场上的明星花卉，拥有众多的爱好者。但由于目前兜兰种子萌发率低、传统的分株繁殖速度慢、组培繁殖技术还不成熟、栽培难度较大等原因，难以通过人工繁育来满足市场需要，导致野生兜兰被大量盗挖，加之由于人类活动加剧使兜兰的生存环境遭到破坏，目前兜兰属植物所有野生种均被列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》

(CITES) 附录 I 而被禁止交易^[3]。但近年来全球加强了对珍稀植物的保护，加大了对野生种质资源的调查，有不少兜兰新种被发现，了解兜兰属植物地理分布特点，对兜兰种质资源的就地和迁地保护、产业化生产均具有重要意义。

1 兜兰属概况

兜兰属属于兰科 2 雄蕊亚科，同亚科的还有杓兰属 (*Cypripedium*)、美洲兜兰属 (*Phragmipedium*) 2 个属，其中兜兰属与杓兰属亲缘关系更近，可能是杓兰属向热带地区的一个进化支^[1-4]。根据 The World Checklist of Selected Plant Families (WCSP) (2023 年 10 月) 最新数据统计，目前全世界约有 109 种兜兰属植物，26 个变种 (表 1)^[5]。而中国自 2009 年《中国植物志》英文版后，在原有 27 种兜兰属植物的基础上，又发现了 7 个新种，该时期全世界发现的新种有 30 个。

2 兜兰属地理分布

2.1 世界地理分布

兜兰属主要分布在热带及亚热带林下，从亚洲热带至太平洋岛屿均有分布^[1]，兜兰属大部分

表 1 世界兜兰种类与分布
Tab. 1 Species and distribution of *Paphiopedilum* in the world

序号 No.	种类 Species	中文名 Chinese name	分布国家 Distribution country
1	<i>Paphiopedilum acmodontum</i>	尖齿兜兰	菲律宾
2	<i>P. adductum</i>	棉岛兜兰	菲律宾
3	<i>P. agusii</i>	阿戈斯兜兰	印度尼西亚
4	<i>P. anitanum</i>	安塔兜兰	印度尼西亚
5	<i>P. appletonianum</i>	卷萼兜兰	中国、柬埔寨、老挝、泰国、越南
6	<i>P. areeanum</i>	根茎兜兰	中国、缅甸
7	<i>P. argus</i>	斑瓣兜兰	菲律宾
8	<i>P. armeniacum</i>	杏黄兜兰	中国
9	<i>P. ayubianum</i>	亚雨巴兜兰	印度尼西亚
10	<i>P. barbatum</i>	髯毛兜兰	印度尼西亚、马来西亚、缅甸、泰国、新加坡
11	<i>P. barbigerum</i>	小叶兜兰	中国、越南、泰国、老挝、柬埔寨
	<i>P. barbigerum</i> var. <i>sulivongii</i>	小叶兜兰变种	老挝
12	<i>P. bellatulum</i>	巨瓣兜兰	中国、缅甸、泰国、越南、老挝、柬埔寨
13	<i>P. braemii</i>	布拉姆兜兰	印度尼西亚
14	<i>P. bullenianum</i>	布铃兜兰	印度尼西亚、马来西亚、文莱、缅甸、泰国、新加坡
	<i>P. bullenianum</i> var. <i>celebesense</i>	印尼兜兰	印度尼西亚
15	<i>P. bungebelangi</i>	美花兜兰	印度尼西亚
16	<i>P. callosum</i>	胼胝兜兰	柬埔寨、老挝、马来西亚、缅甸、泰国、越南、新加坡
	<i>P. callosum</i> var. <i>potentianum</i>	胼胝兜兰变种	泰国
	<i>P. callosum</i> var. <i>sublaeve</i>	胼胝兜兰变种	泰国
	<i>P. callosum</i> var. <i>warnerianum</i>	胼胝兜兰变种	越南
17	<i>P. canhii</i>	耿氏兜兰	中国、越南
18	<i>P. charlesworthii</i>	红旗兜兰	中国、印度、缅甸、泰国
19	<i>P. ciliolare</i>	缘毛兜兰	菲律宾
20	<i>P. coccineum</i>	砖色兜兰	越南
21	<i>P. concolor</i>	同色兜兰	中国、柬埔寨、老挝、缅甸、泰国、越南
	<i>P. concolor</i> var. <i>longipetalum</i>	同色兜兰变种	缅甸、泰国
22	<i>P. cornuatum</i>	角凸兜兰	中国
23	<i>P. dayanum</i>	沙巴兜兰	文莱、印度尼西亚、马来西亚
24	<i>P. delenatii</i>	德氏兜兰	中国、越南
25	<i>P. dianthum</i>	长瓣兜兰	中国、越南、老挝、柬埔寨
26	<i>P. dodyanum</i>	多迪兜兰	印度尼西亚
27	<i>P. druryi</i>	南印兜兰	印度
28	<i>P. emersonii</i>	白花兜兰	中国、越南
29	<i>P. exul</i>	边远兜兰	泰国
30	<i>P. fairrieianum</i>	费氏兜兰	不丹、印度
31	<i>P. fowliei</i>	佛氏兜兰	菲律宾
32	<i>P. gigantifolium</i>	巨叶兜兰	印度尼西亚
33	<i>P. glanduliferum</i>	疣点兜兰	印度尼西亚
34	<i>P. glaucophyllum</i>	苍叶兜兰	印度尼西亚
35	<i>P. godefroyae</i>	古德兜兰	泰国
	<i>P. godefroyae</i> var. <i>ang-thong</i>	古德兜兰变种	泰国
36	<i>P. gratrixianum</i>	格力兜兰	中国、老挝、越南、柬埔寨
	<i>P. gratrixianum</i> var. <i>christensonianum</i>	格力兜兰变种	柬埔寨、越南
	<i>P. gratrixianum</i> var. <i>daoense</i>	格力兜兰变种	中国、越南

续表 1 世界兜兰种类与分布
Tab. 1 Species and distribution of *Paphiopedilum* in the world (continued)

序号 No.	种类 Species	中文名 Chinese name	分布国家 Distribution country
	<i>P. gratrixianum</i> var. <i>guangdongense</i>	格力兜兰变种	中国
37	<i>P. hangianum</i>	汉氏兜兰（绿叶兜兰）	中国、越南
38	<i>P. haynaldianum</i>	黑氏兜兰	菲律宾
39	<i>P. helenae</i>	巧花兜兰（海伦兜兰）	中国、越南
40	<i>P. hennisianum</i>	恒氏兜兰	菲律宾
41	<i>P. henryanum</i>	亨利兜兰	中国、越南
42	<i>P. herrmannii</i>	郝曼兜兰	越南
43	<i>P. hirsutissimum</i>	带叶兜兰	中国、印度、老挝、缅甸、泰国、越南、不丹
44	<i>P. hookerae</i>	虎克兜兰	文莱、印度尼西亚、马来西亚
	<i>P. hookerae</i> var. <i>volonteanum</i>	卧氏兜兰	马来西亚、文莱、印度尼西亚
45	<i>P. inamorii</i>	稻盛兜兰	马来西亚
46	<i>P. insigne</i>	波瓣兜兰	中国、孟加拉国、印度
47	<i>P. intaniae</i>	苏岛兜兰	印度尼西亚
48	<i>P. jackii</i>	杰克兜兰	中国、越南
49	<i>P. javanicum</i>	爪哇兜兰	印度尼西亚、马来西亚、文莱
50	<i>P. kolopakingii</i>	柯氏兜兰	印度尼西亚
51	<i>P. lawrenceanum</i>	劳氏兜兰	马来西亚
52	<i>P. leucochilum</i>	白唇兜兰	泰国
53	<i>P. liemianum</i>	李氏兜兰	印度尼西亚
54	<i>P. lowii</i>	楼氏兜兰	印度尼西亚、马来西亚、缅甸、泰国、新加坡
	<i>P. lowii</i> var. <i>lynniae</i>	林氏兜兰	马来西亚、文莱、印度尼西亚
55	<i>P. lunatum</i>	月牙兜兰	印度尼西亚
56	<i>P. malipoense</i>	麻栗坡兜兰	中国、越南、老挝、柬埔寨
	<i>P. malipoense</i> var. <i>angustatum</i>	窄瓣兜兰	中国
57	<i>P. mastersianum</i>	马氏兜兰	印度尼西亚
	<i>P. mastersianum</i> var. <i>mohrianum</i>	摩氏兜兰	印度尼西亚
58	<i>P. micranthum</i>	硬叶兜兰	中国、越南
59	<i>P. moquetteanum</i>	魔葵兜兰	印度尼西亚
60	<i>P. myanmaricum</i>	缅甸兜兰	缅甸
61	<i>P. nataschae</i>	那塔兜兰	印度尼西亚
62	<i>P. niveum</i>	雪白兜兰	马来西亚、缅甸、泰国、新加坡、印度尼西亚
63	<i>P. notatisepalum</i>	紫斑兜兰	中国
64	<i>P. ooii</i>	皱瓣兜兰	马来西亚
65	<i>P. papilio-laoticus</i>	蝶目兜兰	老挝
66	<i>P. papuanum</i>	巴布亚兜兰	印度尼西亚、巴布亚新几内亚
67	<i>P. parishii</i>	飘带兜兰	中国、缅甸、泰国、老挝、印度
68	<i>P. parnatanum</i>	帕氏兜兰	菲律宾
69	<i>P. philippinense</i>	菲律宾兜兰	菲律宾、马来西亚、文莱、印度尼西亚
	<i>P. philippinense</i> var. <i>roebbelenii</i>	菲律宾兜兰变种	菲律宾
70	<i>P. platyphyllum</i>	阔叶兜兰	马来西亚
71	<i>P. primulinum</i>	报春兜兰（黄花兜兰）	印度尼西亚
	<i>P. primulinum</i> var. <i>purpurascens</i>	报春兜兰变种	印度尼西亚
72	<i>P. purpuratum</i>	紫纹兜兰	中国、越南
73	<i>P. qingyongii</i>	清涌兜兰	中国
74	<i>P. randsii</i>	然氏兜兰	菲律宾

续表 1 世界兜兰种类与分布
Tab. 1 Species and distribution of *Paphiopedilum* in the world (continued)

序号 No.	种类 Species	中文名 Chinese name	分布国家 Distribution country
75	<i>P. richardianum</i>	理查德兜兰	印度尼西亚
76	<i>P. robinsonianum</i>	罗宾森兜兰	印度尼西亚
77	<i>P. rohmanii</i>	拉曼兜兰	印度尼西亚
78	<i>P. rothschildianum</i>	若氏兜兰 (国王兜兰)	马来西亚
79	<i>P. rungsuriyanum</i>	郎鲁安兜兰	老挝
80	<i>P. sanderianum</i>	长须兜兰 (皇后兜兰)	印度尼西亚、马来西亚
81	<i>P. sangii</i>	桑氏兜兰	印度尼西亚
82	<i>P. schoseri</i>	休氏兜兰	印度尼西亚
83	<i>P. spicerianum</i>	白旗兜兰	中国、印度、缅甸、不丹
84	<i>P. stenolomum</i>	狭边兜兰	中国
85	<i>P. stonei</i>	斯通兜兰	文莱、印度尼西亚、马来西亚
86	<i>P. sugiyamanum</i>	苏吉兜兰	马来西亚
87	<i>P. sukhakulii</i>	苏氏兜兰	缅甸、泰国
88	<i>P. supardii</i>	曲蕊兜兰	印度尼西亚
89	<i>P. superbiens</i>	华丽兜兰	印度尼西亚
90	<i>P. thaianum</i>	泰国兜兰	泰国
91	<i>P. tigrinum</i>	虎斑兜兰	中国、缅甸
92	<i>P. tonsum</i>	洁净兜兰	印度尼西亚
93	<i>P. tranlienianum</i>	天伦兜兰	中国、越南
94	<i>P. trungkienii</i>	忠坚兜兰	越南
95	<i>P. urbanianum</i>	民岛兜兰	菲律宾
96	<i>P. vejvarutianum</i>	维珍瓦特兜兰	泰国、越南
97	<i>P. venustum</i>	秀丽兜兰	中国、孟加拉国、不丹、印度、尼泊尔
98	<i>P. victoria-mariae</i>	玛丽兜兰	印度尼西亚
99	<i>P. victoria-regina</i>	多花兜兰	印度尼西亚
100	<i>P. vietnamense</i>	越南兜兰	越南
101	<i>P. villosum</i>	紫毛兜兰	中国、印度、老挝、缅甸、泰国、马来西亚、文莱、印度尼西亚、越南、柬埔寨
	<i>P. villosum</i> var. <i>annamense</i>	安南兜兰 (白边兜兰)	中国、老挝、越南
	<i>P. villosum</i> var. <i>boxallii</i>	包氏兜兰	中国、缅甸、越南
	<i>P. villosum</i> var. <i>densissimum</i>	密毛兜兰	中国
	<i>P. villosum</i> var. <i>laichaunum</i>	紫毛兜兰变种	越南
	<i>P. villosum</i> var. <i>villosum</i>	紫毛兜兰原变种	中国、印度、越南、柬埔寨、老挝
102	<i>P. viniferum</i>	葡色兜兰	缅甸
103	<i>P. violascens</i>	青紫兜兰	印度尼西亚、巴布亚新几内亚、所罗门群岛
	<i>P. violascens</i> var. <i>bougainvilleanum</i>	青紫兜兰变种	所罗门群岛
	<i>P. violascens</i> var. <i>saskianum</i>	青紫兜兰变种	所罗门群岛
	<i>P. violascens</i> var. <i>violascens</i>	青紫兜兰变种	巴布亚新几内亚
104	<i>P. wardii</i>	彩云兜兰	中国、缅甸
105	<i>P. wenshanense</i>	文山兜兰	中国
106	<i>P. wentworthianum</i>	所罗门兜兰	巴布亚新几内亚、所罗门群岛
107	<i>P. wilhelminae</i>	威氏兜兰	印度尼西亚、巴布亚新几内亚
108	<i>P. xichouense</i>	西畴兜兰	中国
109	<i>P. zulhermanianum</i>	苏荷曼兜兰	印度尼西亚

物种分布在海拔 1000~1500 m 的山林中, 斑叶种喜温, 绿叶种喜凉, 绝大多数为地生兰, 极少数为附生兰或石生兰^[2], 石生兜兰喜石灰岩生境, 是适应能力强、更新替代快的类群, 若地理隔离, 很有可能进一步产生生殖隔离, 分化成不同亚种、物种或更高阶元的分类群^[6]。

世界上有兜兰分布的国家共 17 个, 包括印度尼西亚 (42 种)、中国 (34 种)、越南 (25 种)、泰国 (19 种)、缅甸 (18 种)、马来西亚 (17 种)、老挝 (13 种)、菲律宾 (11 种)、柬埔寨 (9 种)、印度 (9 种)、文莱 (7 种)、新加坡 (5 种)、不丹 (4 种)、巴布亚新几内亚 (4 种)、孟加拉国 (2 种)、所罗门群岛 (2 种) 和尼泊尔 (1 种), 其中印度尼西亚和中国兜兰属植物种类最为丰富, 超过 30 种 (表 2)。

印度尼西亚是世界上兜兰属植物分布最多的国家, 共有兜兰 42 种 (表 2), 主要分布在印度尼西亚的西南部和中部, 苏门答腊、苏拉威西和爪哇是印尼兜兰属植物分布最多的区域。印度尼西亚近 20 年发现的新种约有 10 个: 阿戈斯兜兰 (*P. agusii*)^[7]、安塔兜兰 (*P. anitanum*)^[8]、亚雨巴兜兰 (*P. ayubianum*)^[9]、美花兜兰 (*P. bu-ngebelangi*)^[10]、多迪兜兰 (*P. dodyanum*)^[11]、月牙兜兰 (*P. lunatum*)^[10]、那塔兜兰 (*P. nataschae*)^[12]、罗宾森兜兰 (*P. robinsonianum*)^[13]、拉曼兜兰 (*P. rohmanii*)^[14]、苏荷曼兜兰 (*P. zulhermanianum*)^[15]。阿戈斯兜兰和安塔兜兰是 METUSALA 等^[7]2017 年发表的 2 个新种, 前者发现于爪哇中部, 2018 年 CAVESTRO 等^[16]还发现阿戈斯兜兰的绿白变型——*P. agusii* forma *alboviride*; 后者发现于苏拉威西中部^[8]。亚雨巴兜兰和美花兜兰均分布在苏拉威西 Aceh 省中部地区, 前者生长在海拔 1300~1600 m 林下的落叶层中, 在 Aceh 省内形成几个小种群, 后者仅生长在海拔 1550~1650 m 的林下石灰岩斜坡上的落叶层中, 分布范围小^[9-10]。多迪兜兰分布在 Aceh 省 Gayo 地区, 具体分布位置未见报道^[11]。月牙兜兰也分布在 Aceh 省, 生长在海拔 1300~1600 m 林下^[10]。那塔兜兰、罗宾森兜兰、拉曼兜兰和苏荷曼兜兰也分布在苏拉威西^[12-15]。

越南的兜兰属植物集中分布在越南北部, 有 25 种 (表 2), 近 20 年发现的新种有 3 种: 耿氏兜兰 (*P. canhii*)^[17]、砖色兜兰 (*P. coccineum*)^[18]、忠坚兜兰 (*P. trungkienii*)^[19]。耿氏兜兰是 2010 年

在越南西北部发现的新种, 且为地方特有种, 生于海拔 1500 m 左右的石灰岩峭壁上^[17], 但 VERYANOV 等^[20]4 年后在老挝 Phou Phachao 山背阴面的悬崖岩壁也发现此种兜兰, 而 Checklist 中未记载老挝分布有耿氏兜兰。砖色兜兰分布在越南中部, 生长在海拔 600~1000 m 的石灰岩缝中^[18]。忠坚兜兰分布在越南北部 Thai Nguyen 省, 生长在海拔 500~600 m 常绿阔叶林林下的石灰岩上^[19]。随后, 耿氏兜兰和砖色兜兰在中国发现也有分布。

泰国有兜兰 19 种 (表 2), 在《中国植物志》英文版收录外, 发现有 2 个新种泰国兜兰 (*P. thaianum*) 和维珍瓦特兜兰 (*P. vejvarutianum*), 前者生长在泰国海拔 350~450 m 的石灰岩峭壁或林下腐殖质中^[21]; 后者生长在泰国海拔 500~750 m 林下^[22]。

马来西亚的兜兰属植物主要分布在沙巴和砂拉越, 有兜兰 17 种 (表 2), 近 20 年新种有 2 种: 稻盛兜兰 (*P. inamorii*)、阔叶兜兰 (*P. platyphyllum*), 前者发现于沙巴州海拔 1600 m 左右的林下^[23], 后者发现于砂拉越海拔 800 m 的 Bukit Kana 山顶附近^[24]。

老挝有兜兰 13 种 (表 2), 近 20 年新种有 2 种: 蝶目兜兰 (*P. papilio-laoticus*) 和郎鲁安兜兰 (*P. rungsuriyanum*), 前者的分布与老挝的石灰岩地区联系紧密, 老挝的石灰岩岩溶地区范围广, 未来有可能会发现更多兜兰新种, 蝶目兜兰种名 “*papilio*” 来源于拉丁语, 意为蝴蝶, 指蝶目兜兰巨大华丽的中萼片似蝴蝶翅膀, “*laoticus*” 则指老挝^[25]; 郎鲁安兜兰亦是石生种, 喜生于石灰岩上^[26-28]。

缅甸的兜兰属植物主要分布在缅甸北部, 有兜兰 18 种 (表 2), 近 20 年新种有 1 种: 缅甸兜兰 (*P. myanmaricum*), 分布在缅甸南部, 具体位置不详, 生于林下和石灰岩峭壁上^[29]。葡色兜兰 (*P. viniferum*) 发现于 2000 年, 生于缅甸潮湿热带雨林林下, 现为 *P. callosum* var. *callosum* 的异名^[30]。

除菲律宾有 11 种兜兰外, 柬埔寨、印度、文莱、新加坡、不丹、巴布亚新几内亚、孟加拉国、所罗门群岛、尼泊尔的兜兰属植物均少于 10 种 (表 2), 近年均无新种发现。

2.2 中国地理分布

中国是兜兰属植物的中心分布区之一^[31], 也是兜兰属生态多样性中心^[32], 中国现有兜兰属植物约 34 种, 兜兰属植物集中分布在中国西南部至

表 2 兜兰属植物在世界的分布
Tab. 2 Countries and species of *Paphiopedilum* in the world

国家 (种类数) Country (number)	种类名称 Species name
印度尼西亚 (42)	<i>Paphiopedilum agusii</i> , <i>P. anitanum</i> , <i>P. ayubianum</i> , <i>P. barbatum</i> , <i>P. braemii</i> , <i>P. bullenianum</i> , <i>P. bungebelangi</i> , <i>P. dayanum</i> , <i>P. dodyanum</i> , <i>P. gigantifolium</i> , <i>P. glanduliferum</i> , <i>P. glaucophyllum</i> , <i>P. hookerae</i> , <i>P. intaniae</i> , <i>P. javanicum</i> , <i>P. kolopakingii</i> , <i>P. liemianum</i> , <i>P. lowii</i> , <i>P. lunatum</i> , <i>P. mastersianum</i> , <i>P. moquetteanum</i> , <i>P. nataschae</i> , <i>P. niveum</i> , <i>P. papuanum</i> , <i>P. philippinense</i> , <i>P. primulinum</i> , <i>P. richardianum</i> , <i>P. robinsonianum</i> , <i>P. rohmanii</i> , <i>P. sanderianum</i> , <i>P. sangii</i> , <i>P. schoseri</i> , <i>P. stonei</i> , <i>P. supardii</i> , <i>P. superbiens</i> , <i>P. tonsum</i> , <i>P. victoria-mariae</i> , <i>P. victoria-regina</i> , <i>P. villosum</i> , <i>P. violascens</i> , <i>P. wilhelminae</i> , <i>P. zulhermanianum</i>
中国 (34)	<i>Paphiopedilum appletonianum</i> , <i>P. areeanum</i> , <i>P. armeniacum</i> , <i>P. barbigerum</i> , <i>P. bellatulum</i> , <i>P. canhii</i> , <i>P. charlesworthii</i> , <i>P. concolor</i> , <i>P. cornuatum</i> , <i>P. delenatii</i> , <i>P. dianthum</i> , <i>P. emersonii</i> , <i>P. gratrixianum</i> , <i>P. hangianum</i> , <i>P. helenae</i> , <i>P. henryanum</i> , <i>P. hirsutissimum</i> , <i>P. insigne</i> , <i>P. jackii</i> , <i>P. malipoense</i> , <i>P. micranthum</i> , <i>P. notatisepalum</i> , <i>P. parishii</i> , <i>P. purpuratum</i> , <i>P. qingyongii</i> , <i>P. spicerianum</i> , <i>P. stenolomum</i> , <i>P. tigrinum</i> , <i>P. tranlienianum</i> , <i>P. venustum</i> , <i>P. villosum</i> , <i>P. wardii</i> , <i>P. wenshanense</i> , <i>P. xichouense</i>
越南 (25)	<i>Paphiopedilum appletonianum</i> , <i>P. barbigerum</i> , <i>P. bellatulum</i> , <i>P. callosum</i> , <i>P. canhii</i> , <i>P. coccineum</i> , <i>P. concolor</i> , <i>P. delenatii</i> , <i>P. dianthum</i> , <i>P. emersonii</i> , <i>P. gratrixianum</i> , <i>P. hangianum</i> , <i>P. helenae</i> , <i>P. henryanum</i> , <i>P. herrmannii</i> , <i>P. hirsutissimum</i> , <i>P. jackii</i> , <i>P. malipoense</i> , <i>P. micranthum</i> , <i>P. purpuratum</i> , <i>P. tranlienianum</i> , <i>P. trungkienii</i> , <i>P. vejvarutianum</i> , <i>P. vietnamense</i> , <i>P. villosum</i>
泰国 (19)	<i>Paphiopedilum appletonianum</i> , <i>P. barbatum</i> , <i>P. barbigerum</i> , <i>P. bellatulum</i> , <i>P. bullenianum</i> , <i>P. callosum</i> , <i>P. charlesworthii</i> , <i>P. concolor</i> , <i>P. exul</i> , <i>P. godefroyae</i> , <i>P. hirsutissimum</i> , <i>P. leucochilum</i> , <i>P. lowii</i> , <i>P. niveum</i> , <i>P. parishii</i> , <i>P. sukhakulii</i> , <i>P. thaianum</i> , <i>P. vejvarutianum</i> , <i>P. villosum</i>
缅甸 (18)	<i>Paphiopedilum areeanum</i> , <i>P. barbatum</i> , <i>P. bellatulum</i> , <i>P. bullenianum</i> , <i>P. callosum</i> , <i>P. charlesworthii</i> , <i>P. concolor</i> , <i>P. hirsutissimum</i> , <i>P. lowii</i> , <i>P. myanmaricum</i> , <i>P. niveum</i> , <i>P. parishii</i> , <i>P. spicerianum</i> , <i>P. sukhakulii</i> , <i>P. tigrinum</i> , <i>P. villosum</i> , <i>P. viniferum</i> , <i>P. wardii</i>
马来西亚 (17)	<i>Paphiopedilum barbatum</i> , <i>P. bullenianum</i> , <i>P. callosum</i> , <i>P. dayanum</i> , <i>P. hookerae</i> , <i>P. inamorii</i> , <i>P. javanicum</i> , <i>P. lawrenceanum</i> , <i>P. lowii</i> , <i>P. niveum</i> , <i>P. ooi</i> , <i>P. philippinense</i> , <i>P. platyphyllum</i> , <i>P. rothschildianum</i> , <i>P. sanderianum</i> , <i>P. stonei</i> , <i>P. sugiyamanum</i> , <i>P. villosum</i>
老挝 (13)	<i>Paphiopedilum appletonianum</i> , <i>P. barbigerum</i> , <i>P. bellatulum</i> , <i>P. callosum</i> , <i>P. concolor</i> , <i>P. dianthum</i> , <i>P. gratrixianum</i> , <i>P. hirsutissimum</i> , <i>P. malipoense</i> , <i>P. papilio-laoticus</i> , <i>P. parishii</i> , <i>P. rungsuriyanum</i> , <i>P. villosum</i>
菲律宾 (11)	<i>Paphiopedilum acmodontum</i> , <i>P. adductum</i> , <i>P. argus</i> , <i>P. ciliolare</i> , <i>P. fowliei</i> , <i>P. haynaldianum</i> , <i>P. hennisianum</i> , <i>P. parnatatum</i> , <i>P. philippinense</i> , <i>P. randsii</i> , <i>P. urbanianum</i>
柬埔寨 (9)	<i>Paphiopedilum appletonianum</i> , <i>P. barbigerum</i> , <i>P. bellatulum</i> , <i>P. callosum</i> , <i>P. concolor</i> , <i>P. dianthum</i> , <i>P. gratrixianum</i> , <i>P. malipoense</i> , <i>P. villosum</i>
印度 (9)	<i>Paphiopedilum charlesworthii</i> , <i>P. druryi</i> , <i>P. fairrieianum</i> , <i>P. hirsutissimum</i> , <i>P. insigne</i> , <i>P. parishii</i> , <i>P. spicerianum</i> , <i>P. venustum</i> , <i>P. villosum</i>
文莱 (7)	<i>Paphiopedilum bullenianum</i> , <i>P. dayanum</i> , <i>P. hookerae</i> , <i>P. javanicum</i> , <i>P. philippinense</i> , <i>P. stonei</i> , <i>P. villosum</i>
新加坡 (5)	<i>Paphiopedilum barbatum</i> , <i>P. bullenianum</i> , <i>P. callosum</i> , <i>P. lowii</i> , <i>P. niveum</i>
不丹 (4)	<i>Paphiopedilum fairrieianum</i> , <i>P. hirsutissimum</i> , <i>P. spicerianum</i> , <i>P. venustum</i>
巴布亚新几内亚 (4)	<i>Paphiopedilum papuanum</i> , <i>P. violascens</i> , <i>P. wentworthianum</i> , <i>P. wilhelminae</i>
孟加拉国 (2)	<i>Paphiopedilum insigne</i> , <i>P. venustum</i>
所罗门群岛 (2)	<i>Paphiopedilum violascens</i> , <i>P. wentworthianum</i>
尼泊尔 (1)	<i>Paphiopedilum venustum</i>

南部省、市或自治区等：其中云南（30 种）、广西（15 种）、贵州（8 种）、广东（4 种，硬叶兜兰最近在阳春被发现）、海南（2 种）、重庆（2 种）、西藏（2 种），福建、香港、湖南和四川均只有 1 种（表 3）。其中云南（南部及西南部）、广西（西部）和贵州（西南部）三省（区）的兜兰物种最为丰富。

云南省是我国生物多样性的中心，也是兜兰

属植物的分布中心，在我国分布的 34 个种中，除分布于广西的白花兜兰（*P. emersonii*）和巧花兜兰（*P. helenae*，又称海伦兜兰）、分布于西藏的秀丽兜兰（*P. venustum*）和清涌兜兰（*P. qingyongii*）^[33]外，在云南均有分布。兜兰在云南主要分布于西部和东南部，横断山脉河谷至东南丘陵地带分布集中^[34]，其中文山壮族苗族自治州分布的种类最多，分布于云南的 30 种兜兰植物（表 3），有一

半以上在文山有分布。文山为典型喀斯特地貌(石灰岩溶地貌),兜兰属植物喜欢在这种石灰岩山坡林、灌草丛中或石壁之上生长^[35]。云南省近 20 年在《中国植物志》英文版发表后,新发现当时未记录的兜兰有 5 种,包括耿氏兜兰、角凸兜兰(*P. cornuatum*)、紫斑兜兰(*P. notatisepalum*)、狭边兜兰(*P. stenolomum*)、西畴兜兰(*P. xichouense*)。WCSP 中报道耿氏兜兰在中国云南到越南北部均有分布^[17]。角凸兜兰发现于云南中南部,普洱市无量山小景谷海拔约 1500 m 的地方^[36]。紫斑兜兰发现于云南麻栗坡石灰岩缝隙或峭壁上,它与亨利兜兰(*P. henryanum*)有些相似,但形态学和 DNA 证据都证明紫斑兜兰有别于其他兜兰属植物,可作为新种处理^[37]。狭边兜兰在云南具体分布地不详^[38]。西畴兜兰在云南东南部西畴县、麻栗坡县,广西北部(柳州以北)也有分布,生于海拔 1000~1300 m 的石灰岩地区^[39]。

广西壮族自治区是我国兜兰分布第二多的省份,有 15 种,主要分布在广西西北部、西部和西南部,其中白花兜兰和巧花兜兰是我国地区特有种,而我国唯一的国家级兰花自然保护区广西雅长兰科植物国家级自然保护区中有 3 种兜兰,包括带叶兜兰(*P. hirsutissimum*)、硬叶兜兰(*P. micranthum*)和长瓣兜兰(*P. dianthum*),其中带叶兜兰是世界上最大的野生兜兰居群,而广西木论国家级自然保护区有兜兰属植物小叶兜兰、硬叶兜兰、白花兜兰、麻栗坡兜兰和带叶兜兰 5 种(表 3)。广西的兜兰属植物如巧花兜兰、小叶兜兰、白花兜兰、带叶兜兰等多生长在腐殖质丰富的石缝间,为半附生兰^[40]。

贵州省的兜兰属植物主要分布在贵州南部及西南部,有长瓣兜兰、小叶兜兰、带叶兜兰等 8 种(表 3)。不同种类的兜兰在贵州分布面积不同,自然分布点不均匀,分布点保护率不高,兜兰属植物仍面临威胁,除人为因素外,自然因素也是兜兰濒危的重要原因,如干旱、生境退化、破碎化^[41]和生境高度依赖等。某些兜兰种类局限生长在无霜期长、喀斯特地貌明显、小生境复杂的地区,在通风透气、水热条件好的山脊和陡崖上容易生长,海拔高、水热条件差的贵州西北部和非喀斯特地貌的东南部低山丘陵基本无兜兰分布^[41-42]。施金竹等^[41]2019 年 7 月至 2020 年 11 月对贵州省兜兰属植物种类、分布等进行调查,在贵州盘州未发现文献中记载的杏黄兜兰和贵州兴义记载的

文山兜兰,在查询资料时也未发现贵州省有这 2 种兜兰的分布,杏黄兜兰主要分布在云南,沿怒江分布,南至施甸县,北至福贡县北部和维西县西南部),Checklist 中显示越南北部也有可能分布。施甸县位于云南西部的保山市,福贡县和维西县分别在云南西北部的怒江傈僳族自治州和迪庆藏族自治州,盘州市位于贵州西南部,盘州与杏黄兜兰在云南的分布地跨越了云南中部和东部,施金竹等^[41]的研究在贵州未发现杏黄兜兰可能是因为杏黄兜兰在贵州已野外灭绝,也有可能是文献记载有误。前文提到文山兜兰则生长在云南文山壮族苗族自治州,文献记载的兴义市位于贵州西南部,与广西和云南曲靖市交界,距离文山壮族苗族自治州亦有一定距离,施金竹等^[41]在野外也未找到文山兜兰可能同样是因为其在贵州野外灭绝,或是由于文山兜兰与巨瓣兜兰 2 个相近种难区分,邓朝义等^[43]将巨瓣兜兰误认为是文山兜兰,发表了文山兜兰新分布记录。故本文仍按贵州有 8 个种处理。

广东省的兜兰属植物主要分布在广东西南部,作者确定的有紫纹兜兰(*P. purpuratum*)、小叶兜兰和广东兜兰(*P. guangdongense*)及近年在阳春发现的硬叶兜兰 4 种,而某些文献报道中还有白花兜兰分布^[44-45],但多数文献提及白花兜兰仅分布于广西环江县和贵州荔波县^[46-47],笔者团队在广东省兰科植物的调查中未见有其分布,标本馆中也未找到分布于广东的白花兜兰标本。紫纹兜兰是一个广布种,在广东分布于其西南部、东部和南部,在阳春市、茂名市、深圳市、河源市、龙门县和阳西县等均有分布^[48],常生长在山体东南坡,群居生长,喜生长在腐殖质丰富、湿度大、通风排水良好的林下或石缝间。小叶兜兰是广东新纪录种,生长在阳春市海拔较低的石灰岩上^[49]。广东兜兰是 2010 年发表的新种^[50],与格力兜兰(*P. gratrixianum*)的亲缘关系较近,Plants of the World Online 将其定为格力兜兰的变种 *P. gratrixianum* var. *guangdongense*^[51]。

西藏的兜兰属植物有秀丽兜兰和清涌兜兰 2 种,主要分布于西藏的东南部至西南部。秀丽兜兰早在 1888 年就被发现,在尼泊尔东部至东北部,孟加拉国、不丹等国家也有分布,在中国主要分布于西藏的墨脱和定结^[52];清涌兜兰是 2010 年在墨脱海拔 1250 m 的地方发现并被发表的新种,它与秀丽兜兰相似,但二者花瓣形态不同,秀

丽兜兰花瓣平展，清涌兜兰花瓣向下弯曲^[33]。

中国其他省份分布的兜兰较少，通常只有 1~2 种，如海南有卷萼兜兰（*P. appletonianum*）和紫纹兜兰；重庆分别有麻栗坡兜兰和硬叶兜兰；福建、香港、湖南和四川均只有 1 种兜兰（表 3）。

表 3 兜兰属植物在中国的分布
Tab. 3 Provinces and species of *Paphiopedilum* in China

省份（种类数） Province (number)	种类名称 Species name
云南（30）	<i>Paphiopedilum appletonianum</i> , <i>P. areeanum</i> , <i>P. armeniacum</i> , <i>P. barbigerum</i> , <i>P. bellatulum</i> , <i>P. canhii</i> , <i>P. charlesworthii</i> , <i>P. concolor</i> , <i>P. cornuatum</i> , <i>P. delenatii</i> , <i>P. dianthum</i> , <i>P. gratrixianum</i> , <i>P. hangianum</i> , <i>P. henryanum</i> , <i>P. hirsutissimum</i> , <i>P. insigne</i> , <i>P. jackii</i> , <i>P. malipoense</i> , <i>P. micranthum</i> , <i>P. notatisepalum</i> , <i>P. parishii</i> , <i>P. purpuratum</i> , <i>P. spicerianum</i> , <i>P. stenolomum</i> , <i>P. tigrinum</i> , <i>P. tranlienianum</i> , <i>P. villosum</i> , <i>P. wardii</i> , <i>P. wenshanense</i> , <i>P. xichouense</i>
广西（15）	<i>Paphiopedilum appletonianum</i> , <i>P. barbigerum</i> , <i>P. bellatulum</i> , <i>P. concolor</i> , <i>P. delenatii</i> , <i>P. dianthum</i> , <i>P. emersonii</i> , <i>P. hangianum</i> , <i>P. helenae</i> , <i>P. henryanum</i> , <i>P. hirsutissimum</i> , <i>P. malipoense</i> , <i>P. micranthum</i> , <i>P. purpuratum</i> , <i>P. villosum</i>
贵州（8）	<i>Paphiopedilum barbigerum</i> , <i>P. bellatulum</i> , <i>P. concolor</i> , <i>P. dianthum</i> , <i>P. emersonii</i> , <i>P. hirsutissimum</i> , <i>P. malipoense</i> , <i>P. micranthum</i>
广东（4）	<i>Paphiopedilum barbigerum</i> , <i>P. purpuratum</i> , <i>P. gratrixianum</i> var. <i>guangdongense</i> , <i>P. micranthum</i>
重庆（2）	<i>Paphiopedilum malipoense</i> , <i>P. micranthum</i>
海南（2）	<i>Paphiopedilum appletonianum</i> , <i>P. purpuratum</i>
西藏（2）	<i>Paphiopedilum qingyongii</i> , <i>Paphiopedilum venustum</i>
四川（1）	<i>Paphiopedilum delenatii</i>
湖南（1）	<i>Paphiopedilum micranthum</i>
福建（1）	<i>Paphiopedilum purpuratum</i>
香港（1）	<i>Paphiopedilum purpuratum</i>

3 兜兰分布特点及影响因素

兜兰属植物大多分布在热带和亚热带过渡地区，起源于中国西南部和东南亚，随后向东南亚群岛扩散，印度尼西亚的苏拉威西和爪哇、中国云南、广西等地是兜兰属植物的分布中心区^[34]。影响兜兰属分布的因素主要有气候、地形地貌、土壤、共生微生物、传粉昆虫等。

3.1 地理大尺度和地理小尺度因素

地理大尺度（气候因子）和地理小尺度（小生境，如地形地貌、土壤等）共同影响兜兰属植物的分布格局。兜兰属（宽瓣亚属）的沿经度分布与昼夜温差、最暖季度平均气温、最冷季度平均气温、降水变异系数等气候因子相关，沿纬度分布与最冷季度平均气温、最湿季度降水量、年平均气温变化范围等气候因子相关^[34]，气候变化可能破坏植物的生境，导致物种群落的重新形成，也有可能 导致植物灭绝。全球变暖一定程度上影响植物的分布，促使植物向高海拔、高纬度地区迁移^[53]，降水量影响生物的生态环境，进而改变其分布格局^[54]。兜兰属植物可能逐步扩散、迁移到其代谢温度耐受范围内的区域。近 50 年内高纬度地区变暖更多，适宜兜兰属植物生长的区域扩

大，导致其分布范围向高纬度、高海拔的地方扩散或迁移；不同季度温度变化可能导致兜兰属（宽瓣亚属）植物的分布向高纬度或低纬度偏移。兜兰属植物的物候、形态、基因可能也会发生一定变化，不适应环境变化的物种数量逐渐减少，直至灭绝，新的物种也会不断产生。

3.2 地形地貌、土壤理化性质和土壤微生物因素

除了气候因子，兜兰属植物分布还会受到地形地貌、土壤理化性质、土壤微生物等因素的影响^[34]，有的兜兰属植物喜生长在石灰岩地区，有的兜兰喜生长在悬崖石缝，有的兜兰喜生长在腐殖质丰富、潮湿的林下；土壤中的微生物，特别是真菌，对兜兰属植物种子的萌发有促进作用，若新的生境中缺少与兜兰互惠互利的真菌，兜兰属植物种子可能难以顺利萌发，种群被限制在特定的区域。

3.3 传粉昆虫因素

兜兰属植物的分布也与传粉昆虫密切相关，传粉昆虫的种类、数量和分布等影响相应兜兰的分布格局。兜兰属植物的传粉昆虫种类较为丰富，主要为食蚜蝇科的昆虫，蜜蜂科（*Apidae*）、隧蜂科（*Halictidae*）、分舌蜂科（*Colletidae*）、切叶蜂

科 (Megachilidae) 的昆虫亦可为兜兰传粉^[55-56], 每种兜兰的有效传粉昆虫一般不止一种。兜兰采取欺骗性传粉策略, 如杏黄兜兰为食源性欺骗植物, 其本身不产花蜜, 但其花期与金丝桃科的栽秧花[俗名黄花香 (*Hypericum beanii*)]的花期相近, 二者花色、花香相似, 杏黄兜兰的花香远距离吸引传粉昆虫 (嗅觉吸引), 花色吸引传粉昆虫靠近, 退化雄蕊、唇瓣上的斑纹、紫褐色的花药吸引传粉昆虫 (长尾管蚜蝇 *Eristalis tenax*、莫芦蜂 *Ceratina morawitzi* 和领淡脉隧蜂 *Lasioglossum spinodorsum* 等昆虫) 进入唇瓣 (视觉吸引), 传粉昆虫通过兜兰精心设计的“逃生通道”时为兜兰授粉, 杏黄兜兰的传粉昆虫也会取食其伴生植物栽秧花的花粉^[55], 若杏黄兜兰的伴生植物栽秧花因气候、土壤、人为砍伐等原因数量减少, 杏黄兜兰的传粉也会受到极大的影响。若氏兜兰 (*P. rothschildianum*) 主要是产卵地欺骗 (或育雏地欺骗) 植物, 它花瓣上的斑点、疣突与蚜虫若虫、成虫相似, 而食蚜蝇的幼虫以蚜虫为食, 雌性食蚜蝇更倾向于将卵产在食物充足的地方, 利于后代的顺利成长, 因此若氏兜兰能顺利吸引传粉昆虫, 如雌性斑翅蚜蝇 (*Dideopsis aegrota*)^[57]; 飘带兜兰 (*P. parishii*)、胼胝兜兰 (*P. callosum*)、和缘毛兜兰 (*P. ciliolare*) 等也通过产卵地欺骗吸引传粉昆虫^[56]。有些兜兰可能采取多种欺骗手段, 如紫毛兜兰 (*P. villosum*) 食源性欺骗和产卵地欺骗兼而有之 (前者占主导地位), 其主要传粉昆虫是食蚜蝇科 (Syrphidae) 的雌虫^[57]。杏黄兜兰仅分布在中国, 若氏兜兰仅分布在马来西亚, 这 2 种兜兰分别侧重其中一种欺骗性策略, 紫毛兜兰在中国、印度、老挝、缅甸、泰国、马来西亚、文莱、印度尼西亚、越南、柬埔寨 10 个国家均有分布, 紫毛兜兰比前 2 种兜兰分布广, 说明采取多种欺骗策略的兜兰比依靠单一欺骗策略更有优势, 传粉效率更高, 能有更多后代和基因变异, 适应环境能力更强, 分布更广。

兜兰属植物地理分布格局的研究为兜兰属间、属内亚属间物种演化提供可靠证据。兜兰属中最为原始的种类是短瓣亚属的兜兰, 主要分布在中国云南和马来西亚半岛, 有麻栗坡兜兰、硬叶兜兰、杏黄兜兰、同色兜兰 (*P. concolor*)、巨瓣兜兰 (*P. bellatulum*) 等, 其中麻栗坡兜兰可能是最为原始的兜兰, 是杓兰属向兜兰属演化的中间过渡类型, 绝大多数短瓣亚属的兜兰分布在云

南自横断山脉河谷至东南低丘陵地带, 集中分布在云南、贵州、广西相连的石灰岩地区, 较为进化的兜兰亚属的植物则可适应酸性砂质土地区; 较为原始的兜兰多为地生兰, 较为进化的兜兰因适应环境和竞争压力, 多演化为半附生兰或附生兰, 生长在悬崖峭壁上或石缝间^[1]。

4 讨论

植物资源是全球生物多样性和生态系统的核心组成部分, 是人类赖以生存和发展的基础, 是维系人类社会和经济可持续发展的根本保障。近 30 年来, 随着经济发展及人口增长压力对自然生境的破坏, 植物濒危物种数量大幅度增加。据国际植物园保护组织最新统计, 全球近 30 万种高等植物中有 1/3 受威胁, 超过 10% 的物种处于濒危状态, 如果不采取有效的保护措施, 预计至本世纪末, 将有 2/3 的物种从地球上消失, 因此, 加强对珍稀濒危植物的保护是当代人类的一项重要任务^[58]。而要对珍稀濒危植物进行保护, 需先了解其种类和生存状态。

兜兰是世界上最濒危的物种之一, 被誉为珍稀濒危植物保护中的“旗舰”类群, 在我国除带叶兜兰和硬叶兜兰外, 其余种类均被列入国家一级重点保护野生植物。但世界上包括我国并未对兜兰属植物做全面深入的调查和长期监测, 应该定期组织研究学者对适宜兜兰属植物生长的地区做深入探索和考察, 记录发现的新物种的地理位置和原有兜兰种类所在生境和种群的变化, 为兜兰的保护和可持续利用提供基础。同时, 由于兜兰的野外种群普遍较少, 做迁地保护时, 尽量不要采集野生植株, 而是在原生地进行人工授粉获得种子带回实验进行无菌播种或共生萌发以获得大量种苗后再应用于迁地保护、自然回归或商业应用。

参考文献

- [1] 王英强. 中国兜兰属植物生态地理分布[J]. 广西植物, 2000(4): 289-294.
WANG Y Q. The geography of Chinese species of *Paphiopedilum*[J]. Guihaia, 2000(4): 289-294. (in Chinese)
- [2] 麦奮. 拖鞋兰 芭菲尔鞋兰属[M]. 台湾: 淑馨出版社, 1987.
MAI F. Slipper orchid, the genus of *Paphiopedilum*[M]. Taiwan: Shuxin Press, 1987. (in Chinese)

- [3] 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[J]. 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*[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2020, 41(10): 2080-2089. (in Chinese)
- [4] 陈心启, 吉占和. 麻栗坡兜兰: 兜兰属与杓兰属的一个中间类型, 兼论兜兰属的地理起源问题[J]. 植物分类学报, 1984, 22(2): 119.
CHEN X Q, JI Z H. On *Paphiopedilum malipoense* sp. nov.: an intermediate form between *Paphiopedilum* and *Cypripedium*, with a discussion on the origin of the genus[J]. Journal of Systematics and Evolution, 1984, 22(2): 119. (in Chinese)
- [5] Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. World Checklist of Selected Plant Families[EB/OL]. [2023-10-18]. <http://apps.kew.org/wcsp/home.do>.
- [6] 张梅, 祖奎玲, 童琪, 何选泽, 龙婷, 杨加文. 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, [2022-05-20]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220519.1526.002.html>.
ZHANG M, ZU K L, TONG Q, HE X Z, LONG T, YANG J W. The phylogenetic relationships of *Paphiopedilum* (Orchidaceae) based on DNA barcoding datas[J/OL]. Molecular Plant Breeding, [2022-05-20]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220519.1526.002.html>. (in Chinese)
- [7] METUSALA D. *Paphiopedilum agusii*: a new species from Central Java in Indonesia, une nouvelle espèce du centre de Java en Indonésie[J]. Edinburgh Journal of Botany, 2017, 74(2): 169-178.
- [8] CAVESTRO W. A new species of *Paphiopedilum* (Orchidaceae: Cypripedioideae) section Barbata (Kraenzlin) V. A. Albert & Borge Pett. from Sulawesi: *Paphiopedilum anitanum* Cavestro[J]. The Internet Orchid Species Photo Encyclopedia, Nomenclature Note, 2017, 6(1): 1
- [9] Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. *Paphiopedilum ayubianum* (O. Gruss & Roeth) Koop.[J]. Orchideen Journal, 2022, 29: 76.
- [10] METUSALA D. Two new species of *Paphiopedilum* (Orchidaceae: Cypripedioideae) section Barbata from Sumatra, Indonesia[J]. Edinburgh Journal of Botany, 2017, 74: 1-10.
- [11] CAVESTRO W. A new species of *Paphiopedilum* (Orchidaceae: Cypripedioideae) section Cochlopetalum Hallier f. ex Pfizer from Northern Sumatra (Aceh province): *Paphiopedilum dodyanum* Cavestro[J]. The Internet Orchid Species Photo Encyclopedia, Nomenclature Note, 2017, 5(3): 1-9.
- [12] BRAEM G. *Paphiopedilum nataschae* (Orchidaceae, Cypripedioideae), a new addition to the orchid flora of the Indonesian Archipelago[J]. Richardiana, 2015, 15: 276-281.
- [13] CAVESTRO W. A new species of *Paphiopedilum* from the island of Sulawesi (Indonesia): *Paphiopedilum robinsonianum* Cavestro[J]. Rhone-Alpes Orchidees, 2014(52): 10-15.
- [14] CAVESTRO W, GRUSS O. *Paphiopedilum rohmanii* Cavestro & O. Gruss: a new *Paphiopedilum* in the section Barbata (Kraenzlin) V. A. Albert & Borge Pett. from northern Sumatra, Indonesia[J]. Orchideen Journal, 2017, 5(3): 1-15.
- [15] CAVESTRO W. A new species of *Paphiopedilum* (Orchidaceae: Cypripedioideae) section Barbata (Kraenzlin) V. A. Albert & Borge Pett. from Western Sumatra: *Paphiopedilum zulhermanianum* Cavestro[J]. The Internet Orchid Species Photo Encyclopedia, Nomenclature Note, 2017, 5(4): 1-7.
- [16] CAVESTRO W, GRUSS O, BENK G. *Paphiopedilum agusii* forma *alboviride*, eine neue Farbform einer kürzlich beschriebenen neuen Art von Java[J]. Die Orchidee, 2018, 4(8): 56-60.
- [17] AVERYANOV L V, GRUSS O, CANH C X, PHAN T L, DANG B, HIEP N T. *Paphiopedilum canhii*-a new species from Northern Vietnam[J]. Orchids, 2010, 79: 288-290.
- [18] PERNER, HERRM R. *Paphiopedilum coccineum*[J]. Die Orchidee, 2000, 51(5): 622-624.
- [19] GRUSS O, AVERYANOV L V, KOOPOWITZ H, TUAN N H, CANH C X. *Paphiopedilum trungkienii*, a new species from Vietnam, formerly described as a variety of *Paphiopedilum concolor*[J]. Orchid Digest, 2020, 84: 26-31.
- [20] VERYANOV L V, SINH K N, NGUYEN T H, PHAM T V, LORPHENGSY S. *Paphiopedilum canhii* in Laos Phou Phachao Mountain-Mountain of *Paphiopedilum canhii*[J]. Orchid Digest, 2014(77): 96-111.
- [21] IAMWIRIYAKUL P. *Paphiopedilum thaianum*, a new species of *Paphiopedilum* from Thailand[J]. Orchid Digest, 2008, 71: 1.
- [22] GRUSS O, ROELLKE L. *Paphiopedilum vejvarutianum*, eine neue Art aus Thailand-schon seit langem unbeachtet in Kultur[J]. Die Orchidee, 2003, 54: 56-59.
- [23] CRIBB P J, LAMB A. *Paphiopedilum inamorii*[J]. Malaysian Orchid Journal, 2011, 8: 40.
- [24] YUKAWA T. *Paphiopedilum platyphyllum*[J]. Orchidee (Hamburg), 2011, 52: 84.
- [25] SCHUITMAN A. *Paphiopedilum papilio-laoticus* (Orchidaceae), a new species from Laos[J]. Orchideen Journal, 2018, 6(4): 3-5.
- [26] LEE Y I, CHUNG M C, SYDARA K, SOULIYA O, APHAY S L. Taxonomic placement of *Paphiopedilum rungsuriyanum* (Cypripedioideae; Orchidaceae) based on

- morphological, cytological and molecular analyses[J]. Botanical Studies, 2017, 58(1): 16.
- [27] AVERYANOV L V, GRUSS O, KOOPOWITZ H. A new section of the genus *Paphiopedilum* with an extraordinary species[J]. Kew Bulletin, 2000, 55(1): 249.
- [28] GRUSS O. *Paphiopedilum rungsuriyanum*[J]. Orchids, 2014, 78: 3.
- [29] KOOPOWITZ H, IAMWIRIYAKUL P, LAOHAPATCHARIN S. *Paphiopedilum myanmaricum*, a new species of slipper orchid (Cypripedioideae, Orchidaceae)[J]. Phytotaxa, 2017, 324: 97.
- [30] Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. *Paphiopedilum viniferum* Koop. & N. Haseg[J]. Orchid Digest, 2012, 76: 4.
- [31] 甘春雁, 韦妙琴, 沈丽娟, 杨蕾, 苏大宏. 浅析我国兜兰属植物的研究现状[J]. 安徽农学通报, 2019, 25(11): 52-53.
- GAN C Y, WEI M Q, SHEN L J, YANG L, SU D H. A brief discussion on the research status of the genus *Paphiopedilum* in China[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2019, 25(11): 52-53. (in Chinese)
- [32] 龙波, 龙春林. 兜兰属植物及其研究现状[J]. 自然杂志, 2006(6): 341-344.
- LONG B, LONG C L. Amazing *Paphiopedilum* and its research status[J]. Chinese Journal of Nature, 2006(6): 341-344. (in Chinese)
- [33] LIU Z J, CHEN L J. *Paphiopedilum qingyongii*[J]. Orchid Digest, 2012, 76: 4.
- [34] 张央, 安明态, 武建勇, 刘锋, 汪伟. 中国兜兰属宽瓣亚属植物地理分布格局及其主导气候因子[J]. 植物生态学报, 2022, 46(1): 40-50.
- ZHANG Y, AN M T, WU J Y, LIU F, WANG W. Geographical distribution pattern and dominant climatic factors of the *Paphiopedilum* Subgen. *Brachypetalum* in China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(1): 40-50. (in Chinese)
- [35] 沐建华. 文山州兜兰属植物多样性研究[J]. 文山学院学报, 2010, 23(3): 124-131.
- MU J H. The research of *Paphiopedilum* varieties in Wenshan Prefecture[J]. Journal of Wenshan University, 2010, 23(3): 124-131. (in Chinese)
- [36] LIU Z J, GRUSS O, CHEN L J. *Paphiopedilum cornuatum*[EB/OL]. Orchid Digest, [2023-10-17]. <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/record/kew-467860>.
- [37] WANG M, LAN S, LIU Z. *Paphiopedilum notatisepalum*, a new species of slipper orchid (Cypripedioideae, Orchidaceae) from China based on morphological and DNA evidence[J]. Phytotaxa, 2017, 302: 156-164.
- [38] LIU Z J, GRUSS O, CHEN L J. *Paphiopedilum stenolomum*[J]. Orchidee (Hamburg), 2011, 62: 190.
- [39] LIU Z J, CHEN S C. *Paphiopedilum xichouense*[J]. Journal Fairy lake Botanical Garden, 2006, 17: 2.
- [40] 谭卫宁. 广西木论国家级自然保护区兜兰属(兰科)植物资源现状与保护对策[J]. 广西林业科学, 2009, 38(3): 187-189, 196.
- TAN W N. Current situation and conservation strategy of *Paphiopedilum* (Orchidaceae) plant resources in Mulun National Nature Reserve of Guangxi[J]. Guangxi Forestry Science, 2009, 38(3): 187-189, 196. (in Chinese)
- [41] 施金竹, 陈慧, 安明态, 张央, 叶超, 武建勇. 贵州省野生兜兰属植物资源现状及保护成效分析[J]. 广西植物, 2022, 42(6): 1059-1066.
- SHI J Z, CHEN H, AN M T, ZHANG Y, YE C, WU J Y. Analyses on distribution characteristics and protection effect of wild *Paphiopedilum* in Guizhou province[J]. Guihaia, 2022, 42(6): 1059-1066. (in Chinese)
- [42] 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[J]. 生物多样性, 2003(6): 491-498.
- LUO Y B, JIA J S, WANG C L. Conservation strategy and potential advantages of Chinese *Paphiopedilum*[J]. Biodiversity Science, 2003(6): 491-498. (in Chinese)
- [43] 邓朝义, 程坤, 黄勇. 贵州兰科植物新分布记录(Ⅲ)[J]. 种子, 2013, 32(4): 58-59.
- DENG C Y, CHENG K, HUANG Y. New record of Orchidaceae in Guizhou province(Ⅲ)[J]. Seed, 2013, 32(4): 58-59. (in Chinese)
- [44] MATHEW B. The Genus *Paphiopedilum*[M]. Kota Kinabalu: Natural History Publications (Borneo) Sdn Bhd, 1998.
- [45] FOWLIE J A. China: awash in the bitter sea. II. *Paphiopedilum concolor* on rocky limestone summits of Southwestern Guangxi province[J]. Orchid Digest, 1989, 53(1): 20-25.
- [46] 唐凤鸾, 盘波, 赵健, 韦霄. 极小种群野生植物白花兜兰的分布现状及生境研究[J]. 广西科学, 2021, 28(5): 491-498.
- TANG F L, PAN B, ZHAO J, WEI X. Research on the distribution and habitat of plant species with extremely small populations, *Paphiopedilum emersonii*[J]. Guangxi Sciences, 2021, 28(5): 491-498. (in Chinese)
- [47] 里雨桐, 唐凤鸾, 孙菲菲, 赵健. 极小种群野生植物白花兜兰研究进展[J]. 中国野生植物资源, 2020, 39(11): 44-47.
- LI Y T, TANG F L, SUN F F, ZHAO J. Research progress on *Paphiopedilum emersonii* Listed in plant species with extremely small populations[J]. Chinese Wild Plant Resources, 2020, 39(11): 44-47. (in Chinese)
- [48] 潘发光, 叶钦良, 李玉峰, 钟智明, 陈红锋, 易绮斐. 珍稀濒危植物紫纹兜兰的种群结构和数量动态[J]. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(4): 375-384.
- PAN F G, YE Q L, LI Y F, ZHONG Z M, CHEN H F, YI Q

- F. Population structure and quantitative dynamics of rare and endangered plant *Paphiopedilum purpuratum*[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2020, 28(4): 375-384. (in Chinese)
- [49] 李宇惠, 郭宝沁, 邓斌, 王炳谋, 黄毅, 陈利君, 李玉玲. 广东省 2 种兰科植物新记录[J]. 亚热带植物科学, 2020, 49(5): 398-400.
- LI Y H, GUO B Q, DENG B, WANG B M, HUANG Y, CHEN L J, LI Y L. The newly recorded species of Orchidaceae from Guangdong province[J]. Subtropical Plant Science, 2020, 49(5): 398-400. (in Chinese)
- [50] CHEN L J, LIU Z J, LI Y Y, LI L Q. A new orchid *Paphiopedilum guangdongense* and its molecular evidence[J]. Journal of Systematics and Evolution, 2010, 48: 350-355.
- [51] LIU Z J, CHEN L J. *Paphiopedilum guangdongense* Plants of the World Online Kew Science[J]. Orchid Digest, 2012, 76: 4.
- [52] Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. *Paphiopedilum venustum* (Wall. ex Sims) Pfitzer[J]. Pringsheim, Jahrbcher fur wissenschaftliche Botanik, 1988, 19: 163.
- [53] ROOT T L, PRICE J T, HALL K R, SCHNEIDER S H, ROSENZWEIG C, POUNDS J A. Fingerprints of global warming on wild animals and plants[J]. Nature, 2003, 421(6918): 57-60.
- [54] 任国栋, 何燕, 于有志. 中国已知拟步甲的种类组成和分布概貌[J]. 华东昆虫学报, 1998(1): 15-23.
- REN G D, HE Y, YU Y Z. Faunistic component and distribution surveying of the known darklin beetles from China (Coleoptera: Tenebrionidae)[J]. Journal of Biosafety, 1998(1): 15-23. (in Chinese)
- [55] 刘可为, 刘仲健, 雷嗣鹏, 李利强, 陈利君, 张玉婷. 杏黄兜兰传粉生物学研究[J]. 深圳特区科技, 2005(00): 171-183.
- LIU K W, LIU Z J, LEI S P, LI L Q, CHEN L J, ZHANG Y T. Study on pollination biology in *Paphiopedilum armeniacum* (Orchidaceae)[J]. Shenzhen Science & Technology, 2005(00): 171-183. (in Chinese)
- [56] BÄNZIGER H. The mesmerizing wart: the pollination strategy of epiphytic lady slipper orchid *Paphiopedilum villosum* (Lindl.) Stein (Orchidaceae)[J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1996, 121(1): 59-90.
- [57] ATWOOD J T. Pollination of *Paphiopedilum rothschildianum* brood site deception[J]. National Geographic Research, 1985, 1(2): 247-254.
- [58] REN H. Conservation and Reintroduction of Rare and Endangered Plants in China[M]. Singapore: Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2021.