

黄牡丹研究现状与展望

李奎, 王雁*, 郑宝强, 郭欣

(国家林业局林木培育重点实验室, 林木遗传育种国家重点实验室, 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

摘要:系统总结了我国珍稀资源黄牡丹的研究现状, 概括分析了其染色体核型与系统分类地位、在栽培品种起源中的作用以及亲缘关系、生理特性与育种应用等多方面的研究成果。最后指出了当前研究仍然存在的主要问题, 并对未来发展方向提出几点建议。

关键词:黄牡丹; 分类地位; 亲缘关系; 育种; 研究现状

中图分类号: S685.11

文献标识码: A

Current Status and Prospect of *Paeonia lutea*

LI Kui, WANG Yan, ZHENG Bao-qiang, Guo Xin

(Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration; State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding; Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: The current status of *Paeonia lutea*, a rare plant resource, was reviewed and its karyotype, taxonomic status, the role in the origin of cultivated varieties, the phylogenetic relationship, physiological characteristics and breeding were analyzed. The problems existed in current study were estimated and the research priority for the future were suggested.

Key words: *Paeonia lutea*; taxonomic status; phylogenetic relationship; breeding; present situation

黄牡丹(*Paeonia lutea* Franch.) 属芍药科(Paeoniaceae) 芍药属(*Paeonia*) 牡丹组(Sect. Moutan) 植物^[1], 主要分布于云南中部至西北部的昆明、大理、丽江、中甸等地区^[2], 是芍药属分布最南的一个牡丹类群, 是中国特有的珍稀濒危物种。1987年, 中国第一批珍稀濒危植物名录将黄牡丹列为国家三级保护植物^[3], 1992年中国植物红皮书将黄牡丹列为渐危种^[4], 1996年中华人民共和国野生植物保护条例将其定为国家二级保护植物。黄牡丹种群数量不断下降, 生境破碎化, 天然更新缓慢, 自然条件下的种子萌发特性也不太清楚^[5]。目前对黄牡丹的认识和保护工作不足, 积极开展黄牡丹分类地位、细胞与分子生物学、种群与个体生态学、育种与园林应用等的全面研究, 弄清其与野生种和栽培品种的亲缘关系,

了解其濒危的原因等, 将对黄牡丹遗传多样性的研究与种质资源的保护及合理利用提供重要的理论依据。

1 黄牡丹核型与分类地位研究

Sax^[6]、Stebbins^[7]、Stern^[8]、王莲英^[2]、于兆英等^[9]都进行了关于芍药属牡丹组植物染色体方面的研究, 这对研究黄牡丹的分类和演化有重要的参考价值。Stern^[7]、杨涤清等^[10]、李思锋等^[11]分别对不同居群黄牡丹的核型进行了研究, 结果表明: 黄牡丹居群水平上的核型变异较大, 表现出核型的多样性, 其静止核为分散型, 分裂前期核属中间型。根据Stebbins^[12]的核型不对称型的分类标准, 黄牡丹核型均为“2A”型。李思锋等^[11]研究得出黄牡丹的染

收稿日期: 2013-07-30

基金项目: “十二五”农村领域国家科技计划课题(2011AA10020701)

作者简介: 李奎, 园林植物与观赏园艺博士, 助理研究员, 主要研究方向: 园林植物育种与应用。E-mail: likui20071@126.com

* 通讯作者: 研究员, 博士生导师。E-mail: wangyan@caf.ac.cn

色体和核型公式为: $K(2n) = 10 = 6m(2SAT) + 2sm + 2st(SAT)$ 。龚洵等^[13]对黄牡丹7个居群的染色体进行了研究,结果表明其核型各有差异,在第3和第5对染色体的短臂上有微型随体,第一对染色体的臂比值有一个变动范围,存在居群间差异。洪德元等^[14]认为,国产芍药属植物的第一对染色体的臂比值具有统计意义上的差异。肖调江等^[15]对昆明西山的黄牡丹居群的 Giemsa C-带进行了研究,龚洵等^[16]对云南的8个黄牡丹居群的 C-带进行比较,探讨其在居群水平上的变异及其染色体的结构变异与形态变异之间的关系,研究结果表明8个居群的 C-带式样各不相同,这种居群水平上的 C-带式样的多样性反映出了黄牡丹的遗传多样性,且 C-带式样的多样性与其形态多样性相关。染色体的研究为解决黄牡丹分类问题提供了一些核型方面的参考。

黄牡丹分类问题至今没有得到很好的解决,作为芍药属中形态变异较大的类群之一,黄牡丹的叶形和花变异较大,花色有白色、黄绿色、黄色和金黄色等,花形态各异,叶的裂片有披针形、狭披针形、线状披针形等。1886年 Franchet^[17]根据法国传教士 Delavay 在云南丽江采集的标本首次发表了紫牡丹 (*P. delavayi* Franch.) 和黄牡丹 (*P. lutea* Franch.) 2个新种。其后国内外关于黄牡丹系统分类的研究陆续开展,根据形态学性状进行分类和新种描述的观点陆续出现,并不断被否定和修正。在过去的100多年里,Finet等^[18]将 *P. lutea* 作为 *P. delavayi* 的一个变种 *P. delavayi* var. *lutea*; Komarov^[19]根据 Potanin 在四川雅江采集的标本发表了 *P. potanini*, 并指出此种与 *P. delavayi* 和 *P. lutea* 相似。Stern^[20]依据 Forrest 采自云南德钦白茫雪山的黄色花标本发表了 *P. trollioides*。后来 Stern^[21]将黄牡丹划分为 *P. delavayi*、*P. lutea* 和 *P. potanini* 3种。Stern等^[22]根据 Ludlow、Sherriff 和 Taylor 在西藏东南部雅鲁藏布江河谷种子培育植株命名为 *P. lutea* var. *ludlowii* (根据其形态特征应为 *P. ludlowii* (Stern et Taylog) D. Y. Hong, 即大花黄牡丹^[1])。

1958年国内方文培^[23]开展了牡丹组植物的分类研究,他将云南以及周边分布的牡丹野生种分为 *P. lutea*、*P. delavayi*、*P. potanini*、*P. polanini* f. *alba*、*P. potanini* var. *trollioides* 以及根据云南丽江文笔山标本命名的新种 *P. yunnanensis*。潘开玉^[24]记录为 *P. delavayi* 以及3个变异。吴征镒^[25]记载为2种 *P. delavayi*、*P. lutea* 和1个变种 *P. delavayi* var. *an-*

gustiloba。洪涛等^[26]的研究则包括了3种 *P. delavayi*、*P. lutea*、*P. potanini*, 一变种 *P. potanini* var. *trollioides* 和一变型 *P. potanini* f. *alba*。王莲英^[2]将其划分为 *P. delavayi* 和 *P. lutea*。Hong等^[27]认为,这个种群的叶形和花色变异是连续的,只是一种数量性状的变化,主张作一个分类群处理,即 *P. delavayi* complex。李嘉珏^[28]将 *P. lutea* 作为一个独立的种。近几年来,随着分子生物学的发展和在植物方面应用的深入,一些研究者通过形态学、分子生物学等^[29-30]的方法试图再次探讨黄牡丹的系统分类问题,但终也不能形成统一的结论。

目前,国内外研究比较认同的观点包括:一是将所有的群体统一为黄牡丹 (*P. lutea*) 或滇牡丹 (*P. delavayi*), 另一种是将其划分为黄牡丹 (*P. lutea*) 和紫牡丹 (*P. delavayi*) 2种,但所描述的群体都是来自共同的分布区域。

2 黄牡丹在牡丹起源中的地位与亲缘关系研究

自 Vavilov^[31]提出栽培作物起源的理论以来,栽培植物的起源一直是广大农学家、园艺学家和生物学家关心的问题。中国是芍药属牡丹组的分布、起源和演化中心,是第一资源大国^[32]。关于栽培牡丹的起源,李嘉珏^[33]提出“多地、多种、多次”起源的观点,但其理论主要是建立在形态学比较及有限的细胞学证据的基础上,推测多于直接的证据;而黄牡丹是我国西南地区的特有种,是分布最南的牡丹类群,在栽培牡丹的起源、演化和地理分布研究上有着重要的学术价值^[34]。赵宣等^[29]以牡丹的8个野生种为材料,利用包括核基因和叶绿体基因的 DNA 序列以及形态性状的多套数据,探讨牡丹的种间关系,得到具有高支持率的牡丹组物种间的系统发育关系,但种内的居群差异还待更进一步的研究。

关于中国栽培牡丹的起源,喻衡等^[35]根据使用的繁殖方法不同将中国牡丹品种的形成初步分为引种、分株选择繁育、嫁接选择繁育、实生苗选择繁育、人工杂交阶段4个时期。李嘉珏^[33]将牡丹不同种群起源归纳为3条途径:一是由野生种驯化改良与演化而来;二是由外地品种驯化改良或杂交选育而来;三是以上2种途径的综合;并且认为大部分种群采取了第3条途径,形成了多元起源的历史背景,未提及黄牡丹是否参与了西南牡丹品种群的起源,但黄牡丹先后被法国和美国育种家用于与牡

丹的杂交,一些黄色花系新杂交品种辗转经日本传至中国。

裴颜龙^[36]认为栽培牡丹起源复杂,涉及到牡丹组全部野生类群,现有的栽培品种几乎包括了所有野生类群的特征,黄牡丹的黄色系列也在其中,所有的野生种都参与了栽培牡丹的起源。成仿云^[37]则认为黄牡丹和大花黄牡丹等的种质至今未渗入栽培品种中。上述观点在黄牡丹和大花黄牡丹是否参与我国栽培牡丹起源上观点不一致,李嘉珏^[33]也不支持野生种全部参与起源的观点。四川牡丹(*P. decomposita*)和卵叶牡丹(*P. qiui*)对中国牡丹栽培品种形成的影响还不清楚,并认为肉质花盘亚组没有直接影响。黄牡丹是否参与了栽培牡丹的起源,在未弄清牡丹野生种间关系以及它们与栽培牡丹的联系之前,仅根据野生种与栽培品种间形态的相似性或单一的比对来推断栽培牡丹的起源是不足为证的,孟丽等^[38]根据部分野生种与栽培牡丹的 RAPD 标记结果也认为黄牡丹与栽培品种的亲缘关系最远。关于我国栽培牡丹的起源方式,至今没有很好的直接证据。

开展野生牡丹种间亲缘关系研究,弄清黄牡丹与栽培牡丹之间的联系,具有重要的学术和实践价值。国内继方文培^[23]开始芍药属植物的分类学研究以来,我国学者对野生牡丹的形态性状和新类群描述、细胞学、孢粉学、种群生态学、传粉生物学和保护生物学、分子生物学等方面开展了系统全面的工作^[39],有关黄牡丹野生群体间亲缘关系的研究得以重视。

于玲等^[40]用 SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳技术对采自不同地区的 6 个野生牡丹种的蛋白谱带进行了相似性定量研究,结果表明黄牡丹与狭叶牡丹(*P. pataninii*)有较近亲缘关系。邹喻苹等^[41]使用 RAPD 分子标记对牡丹组开展了系统学研究,对 7 牡丹野生种、15 个居群的 59 个供试样品采用 UPGMA 聚类法构建树状图,结果表明各个野生种来自不同居群的所有个体都能各自聚为一支,与洪德元等^[1]新分类系统中对牡丹组各种的分类处理一致。赵宣等^[29]对牡丹组 8 个野生种的 15 个野生居群的 GPAT 基因片段进行了 PCR-RFLP 分析,并对其中 9 个样本进行了测序,建立了牡丹组种间亲缘关系网络树,结果表明牡丹组种间关系与根据形态学证据提出的观点基本吻合。杨淑达等^[42]应用 ISSR 标记对黄牡丹的遗传多样性进行了研究,结果表明黄牡

丹遗传多样性水平较高,居群间遗传分化较大。李奎等^[30]通过形态性状比较和 RAPD 分析认为黄牡丹居群间多样性水平较高,张艳丽等^[43]通过数量和质量性状调查及统计分析认为不同类群内个体间的性状稳定性差异较大。由于研究方法与取材居群的差异,不同学者研究结果不尽相同。总体而言,目前对野生牡丹种间及种内亲缘关系的认识还非常有限^[44]。

3 黄牡丹生理与育种研究

黄牡丹生态适应性强、遗传多样性水平高,分布于西南横断山脉地区,地形复杂、环境多样、气候差异明显,在半阴或半阳坡面侧向且遮荫较好的林缘水旁疏松肥沃土壤上生长的好,在干旱贫瘠土壤条件下生长势较弱。

黄牡丹的繁殖一般采用 2 种方式:一种是以根状茎和根出条进行无性繁殖;另一种是通过种子进行有性繁殖^[45]。由于人类对野生黄牡丹的过渡采挖和生境的破坏,自然条件下的繁殖已不能满足其种群的稳定。李奎等^[46]在黄牡丹的开花特性及繁育系统研究的野外调查中发现,黄牡丹种子在成熟时虫害较为严重,虫食率极高。龚询等^[43]从 1988 年至 1999 年对云南西山、卓干山、花甸坝、土官村、尼西等黄牡丹居群的有性繁殖进行了观察,结果表明,黄牡丹虽结实率高,但正常种子少,很少或者没有发现实生苗。黄牡丹种子在干燥气候条件下,亦很容易失水而失活^[47]。黄牡丹种子的自然含水量为 63.7%,在阴凉通风处经 7~8 d 后其含水量降到 14.1%,使萌发率几乎降到 0^[48]。以上研究表明:黄牡丹传统繁殖的 2 种方式均不能很好的保护其种质资源,因此,探求如何打破黄牡丹种子上胚轴休眠并进一步促进其萌发的研究,已成为保护野生牡丹种质资源工作中非常重要的内容。

各种牡丹种子萌发需要经历严格有序的生理后熟、生根和长芽阶段,某一阶段条件不能满足或不按上述顺序进行,即不能萌发成苗^[49]。前人应用不同材料对牡丹种子萌发及休眠特性进行了研究,发现 GA₃ 和低温均可以有效打破牡丹种子上胚轴休眠^[50-51],但不同的研究结果略有不同。在黄牡丹方面,龚询等^[52]对黄牡丹种子与环境的关系进行研究发现,在自然条件下其上胚轴休眠只能通过变化低温的作用解除。有学者在其他野生牡丹种子^[49]和栽培品种种子^[50]的研究中都发现,低温能有效打破

牡丹种子的上胚轴休眠。王志芳^[53]将采自云南梁王山的黄牡丹种子于4℃条件下冷藏处理5月后在10℃恒温沙子中层积,其萌发率和出苗率均达到55%以上。娄方芳等^[54]对昆明西山黄牡丹种子打破上胚轴休眠的有效方法进行了研究,利用在不同温度条件下不同的处理方法对种子生根和发芽进行比较,结果表明,200 mg·L⁻¹的GA₃能打破黄牡丹种子上胚轴休眠并且促进生根种子提前发芽,其研究还指出单纯的5℃低温条件不能打破黄牡丹种子的上胚轴休眠,15℃是生根和发芽都比较适合的温度条件。上述研究对低温打破黄牡丹上胚轴休眠的实验结果有所不同,但认为低温和GA₃处理对打破休眠的结论是一致的。

植物花粉萌发生物学特性是植物发育生物学领域研究的重要内容,花粉萌发条件、萌发能力的差异直接关系到植物有性繁殖能力及育种价值的评估。黄牡丹花粉的生殖生物学研究,可对牡丹品种改良与育种操作、种质库保存及花粉的贮藏提供相关参考资料。李宗艳等^[55]对大理花甸、中甸那帕海、嵩明梁王山等地4个不同黄牡丹居群花粉萌发的生物学性状进行了研究,结果表明:花粉萌发所需pH值出现2个水平分化,其研究还表明在干燥低温(2℃左右)条件下,黄牡丹花粉存活时间约为140d。刘开庆等^[56]对梁王山40m²样方内野生黄牡丹的开花特性进行了定量观测,推测其花期较长可能与所处环境和遗传背景有关,并认为黄牡丹是培育早花和晚花牡丹品种的重要遗传资源。何丽霞^[57]在细胞遗传学水平上对黄牡丹花粉母细胞的减数分裂过程进行了全面的观察,发现其减数分裂中存在染色体异常现象,导致出现部分或完全不育的配子。王雁等^[58]认为,在黄牡丹同一朵花的发育过程中,大小孢子发生与雌雄配子体发育存在着一定的时序性相关,而且它们与花蕾的形态特征也有着相对稳定的对应关系。

为了探求黄牡丹自然生境中的繁殖特性和种群特征,Li等^[59]对黄牡丹的繁育系统和传粉生物学进行了全面深入的研究,认为黄牡丹具有雄蕊后熟的特性,花粉量多,不存在无融合生殖现象,是以蜂类为主要媒介的异花授粉植物。这对以黄牡丹为亲本的杂交育种工作提供了很好的理论支持。

在品种选育中,中国唐朝甚至唐朝以前已经有牡丹栽培品种的形成^[60],但黄色系的品种鲜有记载。黄牡丹是黄色花系的牡丹野生种,西方国家中

黄色花牡丹品种几乎都有黄牡丹的基因^[61-62]。20世纪前后,法国园艺学家用黄牡丹与牡丹(*P. suffruticosa* Andrews)品种杂交,选育出了一批黄花系的牡丹品种,如*P.* × “L'Esperance”,美国人Saunders^[47]利用黄牡丹这一资源培育出*P.* × “Argosy”。我国园艺工作者应充分利用种质资源优势,培育出更多更具观赏价值的新品种。近年来,王莲英等^[63]以黄色花系的黄牡丹、大花黄牡丹为亲本培育出50余个新品种,其中约20个已经获得新品种权,黄牡丹的资源优势及价值得以充分体现,这一历史性的突破在我国黄色花系牡丹新品种培育中具有重要的指导意义和应用价值。

4 问题与展望

黄牡丹的分类问题至今没有得到解决,对其概念也很模糊,其拉丁文名称是*P. delavayi*还是*P. lutea*,与滇牡丹或紫牡丹如何作出合理的处理,至今没有统一的标准。金莲牡丹、银莲牡丹等是否存在,与黄牡丹是否为同物异名也没有得到考证。对黄牡丹染色体核型分析、形态学描述、分子生物学研究的结果各不相同,研究结果的差异可能与材料来源的居群和取材时间以及方法的不同有关。在今后的研究中,应在大量野外调查的基础上,尽可能选择同一来源居群植株,采用可信度较高的分子标记及测序方法,结合形态学和生态学等多学科交叉,以期及早在黄牡丹的分类问题上达成共识。

在野生种间、种与品种的亲缘关系上还存在着分歧,尤其在黄牡丹方面,不同的研究者有不同的观点,不同的研究方法得出的结论也不尽相同。如何获得准确的亲缘关系是野生牡丹亟待解决的问题。随着科学技术的不断发展及分子生物学技术在观赏植物亲缘关系问题上的广泛应用,同工酶标记和AFLP、ISSR等DNA分子标记都可用于检测野生黄牡丹居群内与居群间的遗传多样性及变异。开发SSR引物标记,研究种间、种与品种的亲缘关系,可以为亲缘关系的研究提供更为精确的证据;但不同的标记方法各有其特异性,加之技术本身和试验条件等的局限性、取材的差异性等,研究结果并不一致,仍然处于方法探索阶段^[39],袁涛等^[64]通过花粉形态探讨中国牡丹起源的方法有很好的参考价值。因此,利用分子标记方法使分子生物学性状与细胞学性状、表型性状相结合,研究黄牡丹种间及种内更接近于真正亲缘的系统关系,对种质资源的合理利

用以及品种改良都有极其重要的意义。

黄牡丹育种研究以探求打破种子上胚轴休眠、提高其发芽率为目标,利用分子标记技术^[65]探讨影响黄牡丹上胚轴萌发的物质是在子叶内、上胚轴或胚芽中以及黄牡丹花粉的生殖生物学研究,为种质库保存及花粉的贮藏提供有关资料^[66];同时加强杂交育种的研究,把分子标记用于辅助选择育种,为亲本的选择奠定基础。利用花粉管通道法转基因技术将黄牡丹与栽培品种杂交,把野生种特有的优良基因导入现有品种,筛选转基因植株。另外,还应重视从生态学的角度探讨黄牡丹生态位与群落数量变化,为生态位的恢复和拓展以及引种和人工管理提供理论基础。在组培快繁方面,黄牡丹离体培养的研究至今未获得重大突破,但此项研究的开展必为种质资源保存与高效利用提供技术基础。

总之,对濒危植物黄牡丹既要采取积极的保护对策,又要充分利用特有的资源优势,从而为可持续利用和创新育种提供保障,进而推动我国牡丹资源保护、核心种质构建、种质评价的快速发展。

参考文献:

[1] 洪德元,潘开玉.芍药属牡丹组的分类历史和分类处理[J].植物分类学报,1999,37(4):351-368

[2] 王莲英.中国牡丹品种图志[M].北京:中国林业出版社,1997:2-7

[3] 中国科学院中国植物志编委会.中国植物志,第27卷[M].北京:科学出版社,1979:37-59

[4] 冯国楣.黄牡丹.中国植物红皮书—稀有濒危植物(第1册)[M].北京:科学出版社,1992:530-531

[5] 李奎,王雁,郑宝强,等.滇牡丹自然种群数量动态[J].植物生态学报,2012,36(6):522-529

[6] Sax K. Chromosome inversions in *Paeonia suffruticosa* [J]. CYTOLOGIA,1937(1):108-114

[7] Stebbins G L, Ledyard G. Cytogenetic studies in *Paeonia* [J]. Genetics,1938,23:83-110

[8] Stern F C. Geographical distribution of the genus *Paeonia* [J]. Proc Linn Soc London Bot,1944,155(2):76-80

[9] 于兆英,李忍泽,周俊彦.珍稀植物—紫斑牡丹和矮牡丹核型分析[J].西北植物学报,1987,7(1):12-16

[10] 杨涤清,朱燮稔.草芍药,野牡丹和黄牡丹的核型研究[J].云南植物研究,1989,11(2):139-144

[11] 李思锋,于兆英,周俊彦.黄牡丹的核型分析[J].武汉植物学研究,1989,7(2):107-111

[12] Stebbins G L. Chromosomal evolution in higher plants [M]. London:Edward Arnold,1971:87-90

[13] 龚洵,顾志建,武全安.黄牡丹七个居群的细胞学研究[J].云南植物研究,1991,13(4):402-410

[14] 洪德元,张志宪,先相云.芍药属的研究—国产几个野生种核型

的报道[J].植物分类学报,1988,26(1):33-43

[15] 肖调江,龚洵,夏丽芳,等.滇牡丹复合群的 Giemsa C-带比较研究[J].云南植物研究,1997,19(4):395-401

[16] 龚洵,肖调江,顾志建,等.黄牡丹八个居群的 Giemsa C-带比较研究[J].云南植物研究,1999,21(4):477-482

[17] Franchet A. Plantae Yunnanensis *Paeonia* [J]. Bull Soc Bot France,1886,33:382-383

[18] Finet F C, Gagnepain F. Contributions a La Flore de l'Asie Orientale [J]. Bull Soc Bot France,1904,51:524

[19] Komarov V L. Plantae novae chinenses [J]. Bot Mater Gerb Glavn Bot Sada RSFSR,1921,2:5-8

[20] Stern F C. Paeony species [J]. Journ Roy Hort Soc, 1931,56:71-77

[21] Stern F C. A Study of the genus *Paeonia* [M]. London: The Royal Horticulture Society, Vincmt Squar, S W I, 1946:46-47

[22] Stern F C, Taylor G. *Paeonia lutea* var. *ludlowii* [J]. Curtis Bot Mag,1953,169:209

[23] 方文培.中国芍药属植物的研究[J].植物分类学报,1958,7(4):297-323

[24] 潘开玉.芍药属,中国植物志第二十七卷[M].北京:科学出版社,1979

[25] 吴征镒.云南植物名录第一卷[M].昆明:云南人民出版社,1979

[26] 洪涛,张家勋,李嘉珏,等.李明瑞中国野生牡丹研究-芍药属牡丹组新分类群[J].植物研究,1992,12(3):223-234

[27] Hong D Y, Pan K Y, Yu H. Taxonomy of the *Paeonia delavayi* complex (Paeoniaceae) [J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1998,85:554-564

[28] 李嘉珏.中国牡丹分类研究的新进展[J].中国牡丹与芍药,1992,2:4-7

[29] 赵宣,周志钦,林启冰,等.芍药属牡丹组(*Paeonia* sect. *Moutan*)种间关系的分子证据:GPAT基因的PCR-RFLP和序列分析[J].植物分类学报,2004,42(3):236-244

[30] 李奎,王雁,郑宝强,等.滇牡丹系统分类的形态学与RAPD研究[M]//张启翔.中国观赏园艺研究进展[C].北京:中国林业出版社,2011:237-243

[31] Vavilov N I. Studies on the origin of the cultivated plants [J]. Trudy Byuro Prikl Bot, 1926,16:139-245

[32] 王莲英,袁涛.中国牡丹与芍药[M].北京:金盾出版社,2006:1-20

[33] 李嘉珏.中国牡丹起源的研究[J].北京林业大学学报,1998,20(2):22-26

[34] 龚洵,潘跃芝,杨志云.滇牡丹多样性和现状评估[J].西北植物学报,2003,23(2):218-223

[35] 喻衡,杨念慈.中国牡丹品种的演化与形成[J].园艺学报,1962,1(2):175-186

[36] 裴颜龙.牡丹复合体的研究[D].北京:中国科学院植物研究所,1993:1-80

[37] 成仿云.紫斑牡丹有性生殖过程的研究[D].北京:北京林业大学,1996:1-82

[38] 孟丽,郑国生.部分野生与栽培牡丹种质资源亲缘关系的RAPD研究[J].林业科学,2004,40(5):110-114

- [39] 周志钦,潘开玉,洪德元. 牡丹组野生种间亲缘关系和栽培牡丹起源研究进展[J]. 园艺学报,2003,30(6):751-757
- [40] 于 玲,何丽霞,李嘉珏. 甘肃紫斑牡丹与中原牡丹类群染色体的比较研究[J]. 园艺学报,1997,24(1):79-83
- [41] 邹喻苹,蔡美琳,王子平. 芍药属牡丹组的系统学研究-基于 RAPD 分析[J]. 植物分类学报,1999,37(3):220-227
- [42] 杨淑达,施苏华,龚 洵,等. 滇牡丹遗传多样性的 ISSR 分析[J]. 生物多样性,2005,13(2):105-111
- [43] 张艳丽,李正红,马 宏,等. 滇牡丹花色类群性状变异分析[J]. 植物分类与资源学报,2011,33(2):183-190
- [44] 袁 涛,王莲英. 几个牡丹野生种的花粉形态及其演化、分类的探讨[J]. 北京林业大学学报,1999,21(1):17-21
- [45] 成仿云,李嘉珏. 中国野生牡丹自然繁殖特性研究[J]. 园艺学报,1997,24(2):180-184
- [46] 李 奎,王 雁,郑宝强,等. 滇牡丹开花特征及繁育系统的初步研究[J]. 东北林业大学学报,2013,41(1):63-67
- [47] 李嘉珏. 中国牡丹与芍药[M]. 北京:中国林业出版社,1999:1-28
- [48] 龚 洵,潘跃之,杨志云. 滇牡丹的多样性和现状评估[J]. 西北植物学报,2003,23(2):218-223
- [49] 郑相穆,周阮宝,谷丽萍,等. 凤丹种子的休眠和萌发特性[J]. 植物生理学通讯,1995,31(4):260-262
- [50] 李秀珍,李学强,马慧丽,等. 不同处理对牡丹和芍药种子发根及发芽的影响[J]. 种子,2004,23(3):59-60
- [51] Jing X M, Zheng G H. The characteristics in seed germination and dormancy of four wild species of tree peonies and their bearing on endangerment[J]. Acta Phytophysiological Sinica, 1999, 25 (3): 214-224
- [52] 龚 洵,武全安. 渐危植物黄牡丹受威胁因素初探[J]. 植物引种驯化集刊,1993(第8集):141-146
- [53] 王志芳. 黄牡丹种子萌发及其营养物质和内源激素的动态变化研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2007:1-37
- [54] 娄方芳,赵林森,李宗艳. 昆明西山野生黄牡丹种子休眠与萌发特性初步研究[J]. 西南林学院学报,2007,27(5):34-37
- [55] 李宗艳,万晓敏,唐 岱,等. 黄牡丹花粉萌发特性的研究[J]. 浙江林学院学报,2004,21(3):285-289
- [56] 刘开庆,丁开宇. 滇牡丹开花特性的观察[J]. 安徽农业科学,2008,36(14):5879-5880
- [57] 何丽霞,李 睿,李嘉珏,等. 黄牡丹花粉母细胞减数分裂过程的细胞遗传学观察[J]. 兰州大学学报,2007,40(6):78-82
- [58] 王 雁,李艳华,彭镇华. 黄牡丹的大小孢子发生及雌雄配子体发育[J]. 东北林业大学学报,2010,38(5):62-65
- [59] Li K, Zheng B Q, Wang Y, et al. Study on pollination biology of *Peonia delavayi* (Peoniaceae) [J]. Acta Horticulturae, 2013, 977:175-181
- [60] 李嘉珏. 中国牡丹品种图志(西北·西南·江南卷)[M]. 北京:中国林业出版社,2006:63-197
- [61] 袁 涛,赵弟轩,王莲英. 浅议我国牡丹当前发展中存在的问题及对策[J]. 中国园林,2003(1):75-77
- [62] 江泽慧. 中国牡丹—培育与鉴赏及文化渊源[M]. 北京:中国林业出版社,2000:4-42
- [63] 王莲英,袁 涛,王 福,等. 中国芍药科野生种迁地保护与新品种培育[M]. 北京:中国林业出版社,2013:1-65
- [64] 袁 涛,王莲英. 根据花粉形态探讨中国栽培牡丹的起源[J]. 北京林业大学学报,2002,24(1):5-11
- [65] 周兴文,张运兴,赵国栋. 牡丹组植物亲缘关系的研究进展[J]. 安徽农业科学,2007,35(2):391-393
- [66] 王钦丽,卢龙斗,吴小琴,等. 花粉的保存及其生活力测定[J]. 植物学通报,2002,19(3):365-373