

## 滇牡丹分类处理的细胞学与分子生物学证据

孔 红<sup>1</sup>, 成仿云<sup>2</sup>

(1. 廊坊师范学院 生命科学学院, 河北 廊坊 065000; 2. 北京林业大学 园林学院, 北京100083)

**摘要:** 滇牡丹 *Paeonia delavayi* 是中国西南地区特有种, 其分类一直存在争议。回顾了滇牡丹的分类历史和分类处理, 综述了滇牡丹在细胞学及分子生物学的研究现状及进展, 着重介绍了滇牡丹的染色体核型、Giemsa C-带、同工酶生化标记、分子标记及基因序列测定等研究成果, 认为染色体核型、Giemsa C-带、同工酶生化标记、分子标记等结果支持将滇牡丹复合群归并为滇牡丹一个种的处理, 基因序列分析只涉及滇牡丹的 2 个居群, 认为二者亲缘关系很近。表 1 参 42

**关键词:** 植物学; 滇牡丹; 分类处理; 细胞学; 分子生物学; 综述

中图分类号: S718.3; Q949 文献标志码: A 文章编号: 1000-5692(2010)04-0601-05

## Cytological and molecular biological evidence for taxonomic revision of *Paeonia delavayi*

KONG Hong<sup>1</sup>, CHENG Fang-yun<sup>2</sup>

(1. College of Life Sciences, Langfang Normal University, Langfang 065000, Hebei, China; 2. School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** The taxonomy of *Paeonia delavayi*, an endemic species to Southwestern China, is controversial. The taxonomic history and revision of *P. delavayi* were reviewed and recent advances on cytology and molecular biology were reviewed. Then, a gene sequence analysis was carried out on two populations of *P. delavayi*, and karyotypes, Giemsa C-bandings, isozyme biochemical markers, and DNA molecular markers analysis supported the composite group of *P. delavayi* merging into one species. Results showed that the karyotypes, Giemsa C-bandings, isozyme biochemical markers, and DNA molecular markers could become taxonomic evidence of *P. delavayi*. Further research was suggested. [Ch, 1 tab. 42 ref.]

**Key words:** botany; *Paeonia delavayi*; taxonomic revision; cytology; molecular biology; review

滇牡丹 *Paeonia delavayi* 属于芍药科 Paeoniaceae 芍药属 *Paeonia* 牡丹组 (Sect. Moutan) 肉质花盘亚组 (Subsect. Delavayanae)<sup>[1]</sup>, 为中国西南地区特有种。主要分布于云南中部至西北部、四川西南部和西藏东南部, 是芍药属分布最南的一个牡丹类群, 在芍药属的起源、演化和地理分布研究上有重要的学术价值, 且滇牡丹拥有黄色花基因, 在杂交育种上具有重要应用价值<sup>[2]</sup>。有关滇牡丹的研究非常广泛, 而且滇牡丹的分类一直存在争议, 始终是研究的热点问题。笔者主要就近年来国内外开展的有关滇牡丹分类的细胞学及分子生物学方面的研究进行了总结, 目的是指出问题, 供今后研究参考。

### 1 分类简史和分类处理

滇牡丹叶裂片数目、叶裂片宽度、花色、苞片数量具丰富的多样性<sup>[2]</sup>, 这些性状是滇牡丹形态分类的主要依据。1886 年, Franchet 根据 Delavay 采自云南丽江的紫色花标本和洱源的黄色花标本发表了滇牡丹和黄牡丹 *P. lutea* Delavay ex Franch.<sup>[3]</sup>。1904 年, Finet 和 Gngnepain 将黄牡丹降为滇牡丹的

收稿日期: 2009-08-01; 修回日期: 2009-10-30

作者简介: 孔红, 教授, 从事植物学研究。E-mail: konghong64@163.com

变种 *P. delawayi* var. *lutea* Finet ex Gngnepain<sup>[4]</sup>。1913年, Rehder 和 Wilson 根据采自四川康定叶裂片狭窄的标本发表了狭叶牡丹 *P. delawayi* var. *angustiloba* Rehder et Wilson<sup>[5]</sup>, 而在1921年, Komarov 根据原地采集的标本发表了保氏牡丹 *P. potanini* Komarov<sup>[6]</sup>。1943年及1946年, Stern 分别将 Stapt 和 Stern 发表的金莲牡丹 *P. trollioides* Stapt ex Stern 以及 Bean 发表的银莲牡丹 *P. delawayi* var. *alba* Bean 处理为保氏牡丹的一个变种 *P. potanini* var. *trollioides* (Stapt ex Stern) Stern<sup>[7]</sup> 和一个变型 *P. potanini* f. *alba* (Bean) Stern<sup>[8]</sup>。这些类群构成了滇牡丹复合群, 以后关于滇牡丹复合群分类一直存在争议, 归纳起来有以下4种观点: ①认可3种1变种1变型<sup>[8-11]</sup>, 即滇牡丹 *P. delawayi* Franch., 黄牡丹 *P. lutea* Delavay ex Franch., 保氏牡丹 *P. potanini* Komarov, 金莲牡丹 *P. potanini* var. *trollioides* (Stapt ex Stern) Stern, 银莲牡丹 *P. potanini* f. *alba* (Bean) Stern; ②认可2种1变种<sup>[12]</sup>, 即滇牡丹 *P. delawayi* Franch., 黄牡丹 *P. lutea* Delavay ex Franch., 狭叶牡丹 *P. delawayi* var. *angustiloba* Rehder et Wilson; ③认可1种2变种<sup>[13-14]</sup>, 即滇牡丹 *P. delawayi* Franch., 黄牡丹 *P. delawayi* var. *lutea* Finet ex Gngnepain, 狭叶牡丹 *P. delawayi* var. *angustiloba* Rehder et Wilson; ④将滇牡丹复合群归并为1个种, 即滇牡丹 *P. delawayi* Franch., 理由是这一类群在居群内花色的变化从白色、纯黄色、黄色有紫红色斑块、橙色、红色至红紫色; 花瓣数目4~10枚, 花丝和花药颜色从黄色变至橙色、紫红色; 心皮数目2~5或3~6个, 颜色绿色至紫红色; 叶裂片数68~312片, 叶裂片宽度为0.40~2.86 cm; 苞片1~5片; 萼片2~5, 或4~6, 或7~9片, 绿色至紫红色; 花盘绿色、黄色、红色或紫红色。另外, 这个类群一致地兼有性生殖和无性繁殖, 根纺锤状加粗。没有个性状或性状的组合可以把它划分为不同种甚至种下类群<sup>[1,15]</sup>。这一观点得到一些研究者的赞同<sup>[2,16-26]</sup>, 并广泛开展了细胞学及分子生物学方面的研究。

## 2 细胞学证据

### 2.1 染色体核型

染色体是基因的载体, 是生物进化发育、遗传变异的物质基础。染色体核型是植物体细胞染色体所有可测定的表型特征的总称, 主要指染色体数目和形态特征<sup>[27]</sup>。

滇牡丹的染色体基数  $x = 5$ , 染色体数目  $2n = 2x = 10$ , 为二倍体, 属大型染色体<sup>[28-30]</sup>。关于滇牡丹的核型分析研究报道较多<sup>[28-31]</sup>, 核型的主要特征归纳于表1<sup>[2,32]</sup>。龚洵等<sup>[2]</sup>认为, 滇牡丹12个居群中出现了8种核型。核型的差异不仅表现在不同染色体类型数目上, 而且表现在随体的数目(0~6)和位置上, 以及次缢痕的数目(0~5)和位置上, 这种核型的多样性反映出了滇牡丹居群水平上的遗传多样性。这与牡丹组所有种的染色体核型没有明显差异的结论<sup>[33-34]</sup>不太一致。李懋学等<sup>[35]</sup>报道, 牡丹染色体的随体属于微型随体, 在牡丹同一种或同一品种中, 不同作者报道的随体数目不一致的现象常见。另外, Ag-Nor 数普遍多于常规染色可见到的随体数目, 表明常规染色所见的随体数目并不是一个稳定可靠的核型特征。滇牡丹的染色体随体很小<sup>[28-30]</sup>, 同样存在以上问题, 随体数目和位置差异很不可靠。因此, 仅凭随体的有无及数目进行种及种下类群的核型结构比较是很难的。

由表1可知, 滇牡丹核型由中部着丝点染色体(m), 近中部着丝点染色体(sm)和近端部着丝点染色体(st)等3种染色体类型组成。根据染色体类型的数目不同, 滇牡丹不同居群的核型可分为3种: ① $2n = 10 = 6m + 2sm + 2st$ , ② $2n = 10 = 7m + 1sm + 2st$ , ③ $2n = 10 = 5m + 2sm + 3st$ 。其中10个滇牡丹居群属于核型①, 为 Stebbins<sup>[36]</sup>核型分类的2A型<sup>[28-30]</sup>, 只有禄劝居群、丽江鲁甸居群染色体类型的数目略有不同, 表明滇牡丹复合群核型基本一致。

### 2.2 染色体带型

肖调江等<sup>[31]</sup>对滇牡丹复合群5个类群的 Giemsa C-带进行了全面研究, 龚洵等<sup>[32]</sup>对滇牡丹黄色花类型8个居群的 Giemsa C-带进行了研究, 结果表明所有染色体都在着丝点附近显示出了 Giemsa C-带, 长臂上没有显带, 只有短臂上的 Giemsa C-带的数量和位置表现了一定的差异。可见滇牡丹各居群关系非常密切, 可能由同一祖先演化而来, 短臂上 Giemsa C-带的差异说明了各居群分别对其生态环境形成了适应性而产生了遗传分化<sup>[2]</sup>。

### 3 分子生物学证据

于玲等<sup>[37]</sup>对滇牡丹复合群中的黄牡丹和狭叶牡丹叶片蛋白谱带进行了相似性定量分析, 结果表明两者之间蛋白谱带排序间距较小, 具有较近的亲缘关系。邹喻苹等<sup>[38]</sup>对滇牡丹复合群中的紫牡丹和黄牡丹进行了随机扩增多态性 DNA 标记 (RAPD, random amplified polymorphic DNA) 分析, 结果表明两者遗传距离很近, 亲缘关系紧密, 可看作同一种的 2 个居群。对滇牡丹进行分子标记最全面的报道是杨淑达等<sup>[18]</sup>应用简单重复序列区间扩增多态性 (ISSR, inter-simple sequence repeat) 标记对滇牡丹的遗传多样性开展的研究, 结果表明, 滇牡丹在分子水平上遗传多样性水平较高, 居群间表现出一定的遗传分化。非加权配对算术平均法 (UPGMA, unweighted pair-group method with arithmetic means) 聚类分析结果完全支持 Hong 等<sup>[11]</sup>对滇牡丹的分类处理。

近年来, 基因序列分析开始用于滇牡丹的研究中。Sang 等<sup>[39-41]</sup>, Ferguson 等<sup>[24]</sup>, Tank 等<sup>[26]</sup>, 赵宣等<sup>[22]</sup>分别对滇牡丹的 2 个居群 (滇牡丹复合群中的 *P. delawayi* 和 *P. lutea*) 进行了核糖体 DNA 的 ITS 序列、叶绿体 *matK* 基因、乙醇脱氢酶基因、*GPAT* 基因序列分析, 结果表明两者亲缘关系很近。但遗憾的是, 上述研究中只涉及了滇牡丹的 2 个居群, 代表性有限, 因此还需要加强滇牡丹不同居群基因序列的研究, 为滇牡丹复合群合并为滇牡丹一个种提供更全面的分子依据。

### 4 讨论

滇牡丹分类研究经历了 100 多年的发展, 从形态分类开始, 到逐渐开展的染色体核型、Giemsa C-带、分子标记及基因测序, 逐渐证明了滇牡丹复合群合并为滇牡丹一个种的合理性, 但滇牡丹基因测序所取材料代表性有限, 染色体银染带及原位杂交等研究尚属空白, 还有待进一步研究。将染色体核型、Giemsa C-带、银染带、染色体原位杂交、分子标记及基因测序等研究相结合, 可为滇牡丹复合群合并为滇牡丹 1 个种提供充分的科学依据。滇牡丹种内形态变异很大, 因此, 洪德元等<sup>[1,15]</sup>认为滇牡丹不宜划分任何种下类型。由于滇牡丹复合群中 *P. delawayi* 和 *P. lutea* 等不同居群在引种中表现出实生后代的遗传稳定性以及花色素组成上的显著差异等, 李嘉珏<sup>[42]</sup>对滇牡丹复合群的完全合并而没有任何种下类群的处理持有保留意见。Haw<sup>[25]</sup>赞同滇牡丹复合群归并为滇牡丹 1 个种, 并在种下设立了 2 个变种 5 个变型, 但这一种下等级的处理未见被采用。滇牡丹是否应建立种下类群, 还有待于进一步研究和探讨。

#### 参考文献:

- [1] HONG Deyuan, PAN Kaiyu, YU Hong. Taxonomy of the *Paeonia delawayi* complex (Paeoniaceae)[J]. *An Missouri Bot Gard*, 1998, **85** (4): 554 - 564.
- [2] 龚洵, 潘跃芝, 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.

表 1 12 个滇牡丹居群的核型

Table 1 Karyotype of 12 population of *Paeonia delawayi*

居群	核型	次溢痕数目	随体数目
云南丽江	$2n = 10 = 6m(2SAT) + 2sm(2SAT) + 2st(2SAT)^{[2]}$	2	6
云南昆明	$2n = 10 = 6m + 2sm(1SAT) + 2st(2SAT)^{[2]}$	0	3
云南中甸土官村	$2n = 10 = 6m + 2sm + 2st(2SAT)^{[2]}$	0	1
云南维西	$2n = 10 = 6m + 2sm + 2st^{[2]}$	0	0
云南禄劝	$2n = 10 = 7m + 1sm + 2st(2SAT)^{[2]}$	0	2
云南高明	$2n = 10 = 6m + 2sm + 2st^{[2]}$	0	0
云南大理	$2n = 10 = 6m(2SAT) + 2sm(2SAT) + 2st(2SAT)^{[2]}$	2	6
云南丽江鲁甸	$2n = 10 = 5m + 2sm + 3st(3SAT)^{[2]}$	1	3
云南中甸土官村	$2n = 10 = 6m + 2sm + 2st^{[2]}$	0	0
云南中甸尼西	$2n = 10 = 6m + 2sm(2SAT) + 2st(2SAT)^{[2]}$	0	2
云南中甸翁水	$2n = 10 = 6m + 2sm(2SAT) + 2st(2SAT)^{[2]}$	5	5
西藏察隅	$2n = 10 = 6m(2SAT) + 2sm + 2st(2SAT)^{[2]}$	0	4

说明: m 为中部着丝点染色体, sm 为近中部着丝点染色体, st 为近端部着丝点染色体, SAT 为随体。

- GONG Xun, PAN Yuezhi, YANG Zhiyun. The diversities and value of present situation of *Paeonia delavayi* [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2003, **23** (2): 218 – 223.
- [3] FRANCHET A. *Paeonia delavayi* et *Paeonia lutea* [J]. *Bull Soc Bot France*, 1886, **33**: 382 – 383.
- [4] FINET F C, GAGNEPAIN F. Contributions a La Flore de l'Asie Orientale [J]. *Bull Soc Bot France*, 1904, **51**: 524.
- [5] REHDER A, WILSON E H. *Paeonia delavayi* var. *angustiloba* [M]//SARGENT C S. *Plantae Wilsonianae*. Cambridge: The University Press, 1913: 318.
- [6] KOMAROV V L. *Paeonia potanini* [J]. *Noth Syst ex Herb Horti Bot Petropolitani*, 1921, **2** (2): 7.
- [7] STERN F C. *Paeonia potanini* var. *trollioides* [J]. *J Roy Hort Soc*, 1943, **68**: 125.
- [8] STERN F C. *A Study of the Genus Paeonia* [M]. London: The Royal Horticulture Society, 1946: 46 – 47.
- [9] 方文培. 中国芍药属的研究 [J]. *植物分类学报*, 1958, **7** (4): 297 – 323.
- FANG Wenpei. Notes on Chinese paeonies in China [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 1958, **7** (4): 297 – 323.
- [10] 龚洵. 野牡丹复合群的研究 [D]. 昆明: 中国科学院昆明植物研究所, 1990.
- GONG Xun. *A Study of Paeonia delavayi Complex* [D]. Kunming: Chinese Academy of Sciences Kunming Institute of Botany, 1990.
- [11] 李嘉珏. 中国牡丹与芍药 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1999: 54 – 55.
- [12] 吴征镒. 云南植物名录 [M]. 昆明: 云南人民出版社, 1984: 122 – 123.
- [13] 潘开玉. 中国植物志: 第 27 卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1979: 37 – 48.
- [14] 潘开玉. 芍药科分布格局及其形成的分析 [J]. *植物分类学报*, 1995, **33** (4): 340 – 349.
- PAN Kaiyu. The analysis of distribution pattern in the Paeoniaceae and its formation [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 1995, **33** (4): 340 – 349.
- [15] 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.
- HONG Deyuan, PAN Kaiyu. Taxonomical history and revision of *Paeonia* Sect. Moutan [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 1999, **37** (4): 351 – 368.
- [16] 李保印, 周秀梅, 蒋细旺, 等. 牡丹种及品种亲缘关系的分子生物学研究进展 [J]. *河南农业大学学报*, 2008, **42** (1): 121 – 126.
- LI Baoyin, ZHOU Xiumei, JIANG Xiwang, et al. Research advancement on the relationship between Chinese tree peony species and cultivars at the molecular level [J]. *J Henan Agric Univ*, 2008, **42** (1): 121 – 126.
- [17] 林启冰, 周志钦, 赵宣, 等. 基于 *Adh* 基因家族序列的牡丹组 (Sect. Moutan DC.) 种间关系 [J]. *园艺学报*, 2004, **31** (5): 627 – 632.
- LIN Qibin, ZHOU Zhiqin, ZHAO Xuan, et al. Interspecific relationships among the wild species of *Paeonia* Sect. Moutan DC. based on DNA sequences of *Adh* gene family [J]. *Acta Horti Sin*, 2004, **31** (5): 627 – 632.
- [18] 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.
- YANG Shuda, SHI Suhua, GONG Xun, et al. Genetic diversity of *Paeonia delavayi* as revealed by ISSRs [J]. *Biodiversity Sci*, 2005, **13** (2): 105 – 111.
- [19] ZHOU Zhiqin, PAN Kaiyu, HONG Deyuan. Phylogenetic analyses of *Paeonia* section Moutan based on morphological data [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 2003, **41** (5): 436 – 446.
- [20] 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.
- ZHOU Zhiqin, PAN Kaiyu, HONG Deyuan. Advances in studies on relationships among wild tree peony species and the origin of cultivated tree peonies [J]. *Acta Horti Sin*, 2003, **30** (6): 751 – 757.
- [21] ZHOU Zhiqin. Taxonomy, geographic distribution and ecological habits of tree peonies [J]. *Genet Resour Crop Evol*, 2006, **53** (1): 11 – 22.
- [22] 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.
- ZHAO Xuan, ZHOU Zhiqin, LIN Qibin, et al. Molecular evidence for the interspecific relationships in *Paeonia* section Moutan: PCR-RFLP and sequence analysis of glycerol-3-phosphate acyltransferase (GPAT) gene [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 2004, **42** (3): 236 – 244.
- [23] 赵宣, 周志钦, 林启冰, 等. 基于多基因序列和形态性状的牡丹组种间关系 [J]. *植物分类学报*, 2008, **46** (4): 563 – 572.



- ZHAO Xuan, ZHOU Zhiqin, LIN Qibin. *et al.* Phylogenetic analysis of *Paeonia* sect. Moutan (Paeoniaceae) based on multiple DNA fragments and morphological data [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 2008, **46** (4): 563 – 572.
- [24] FERGUSON D, SANG T. Speciation through homoploid hybridization between allotetraploids in peonies (*Paeonia*) [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2001, **98** (7): 3915 – 3919.
- [25] HAW S G. *Paeonia delawayi*, a variable species [J]. *New Plantsman*, 2001, **8** (4): 251 – 253.
- [26] TANK D C, SANG T. Phylogenetic utility of the glycerol-3- phosphate acyltransferase gene: evolution and implications in *Paeonia* (Paeoniaceae) [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2001, **19** (3): 421 – 429.
- [27] 侯小改, 段春燕, 刘素云, 等. 中国牡丹染色体研究进展 [J]. 中国农学通报, 2006, **22** (2): 307 – 309.  
HOU Xiaogai, DUAN Chunyan, LIU Suyun, *et al.* Advances on chromosome study of Chinese tree peony [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2006, **22** (2): 307 – 309.
- [28] 龚洵, 顾志建, 武全安. 黄牡丹 7 个居群的细胞学研究 [J]. 云南植物研究, 1991, **13** (4): 402 – 410.  
GONG Xun, GU Zhijian, WU Quanan. A cytological study of seven populations in *P. delawayi* var. *lutea* [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1991, **13** (4): 402 – 410.
- [29] 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.  
LI Sifeng, YU Zaoying, ZHOU Junyan. Karyotype analysis of *P. delawayi* var. *lutea* [J]. *J Wuhan Bot Res*, 1989, **7** (2): 107 – 111.
- [30] 杨涤清, 朱燮桴. 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.  
YANG Diqing, ZHU Xiefu. Karyotypic studies of *Paeonia obovata*, *P. delawayi* and *P. delawayi* var. *lutea* [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1989, **11** (2): 139 – 144.
- [31] 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.  
XIAO Tiaojiang, GONG Xun, XIA Lifang, *et al.* C banding patterns in *Paeonia delawayi* complex of genus *Paeonia* [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1997, **19** (4): 395 – 401.
- [32] 龚洵, 肖调江, 顾志建, 等. 黄牡丹 8 个居群的 Giemsa C-带比较研究 [J]. 云南植物研究, 1999, **21** (4): 477 – 482.  
GONG Xun, XIAO Tiaojiang, GU Zhijian, *et al.* Giemsa C-banding patterns in 8 populations of *Paeonia delawayi* var. *lutea* [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1999, **21** (4): 477 – 482.
- [33] 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.  
PEI Yanlong. *A Study of Paeonia suffruticosa Complex* [D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences. Institute of Botany, 1993: 1 – 80.
- [34] 洪德元, 张志宪, 朱相云. 芍药属的研究(1)国产几个野生种核型的报道 [J]. 植物分类学报, 1988, **26** (1): 33 – 43.  
HONG Deyuan, ZHANG Zhixian, ZHU Xiangyun. Studies on the genus *Paeonia* (1) Report of karyotypes of some wild species in China [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 1988, **26** (1): 33 – 43.
- [35] 李懋学, 张赞平. 作物染色体及其研究技术 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1996: 286 – 290.
- [36] STEBBINS G L. *Chromosomal Evolution in Higher Plant* [M]. London: Edward Arnold, 1971: 87 – 90.
- [37] 于玲, 何丽霞, 李嘉珏, 等. 牡丹野生种间蛋白质谱带的比较研究 [J]. 园艺学报, 1998, **25** (1): 99 – 101.  
YU Ling, HE Lixia, LI Jiajue, *et al.* Comparative studies on protein zones of wild tree peony species [J]. *Acta Horti Sin*, 1998, **25** (1): 99 – 101.
- [38] 邹喻苹, 蔡美林, 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.  
ZOU Yuping, CAI Meilin, WANG Ziping. Systematic studies on *Paeonia* section Moutan DC. based on RAPD analysis [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 1999, **37** (3): 220 – 227.
- [39] SANG T, CRAWFORD D J, STUESSY T F. Documentation of reticulate evolution in peonies (*Paeonia*) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA: implications for biogeography and concerted evolution [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 1995, **92** (15): 6813 – 6817.
- [40] SANG T, CRAWFORD D J, STUESSY T F. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae) [J]. *Am J Bot*, 1997, **84** (8): 1120 – 1136.
- [41] SANG T, DONOGHUE M J, ZHANG D. Evolution of alcohol dehydrogenase genes in peonies (*Paeonia*): phylogenetic relationships of putative nonhybrid species [J]. *Mol Biol Evol*, 1997, **14** (10): 994 – 1007.
- [42] 李嘉珏. 中国牡丹品种图志 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2005: 4 – 30.