

苹果属植物变叶海棠遗传多样性 形成机理研究进展

张元元¹, 周志钦^{1,2*}

(¹西南大学园艺园林学院, 重庆 400716; ²中国农业科学院柑桔研究所, 重庆 400712)

摘要: 过去 20 余年国内外学者对苹果属植物的起源、分类、区系地理、种内和种间遗传变异等开展了广泛的研究。然而, 有关苹果属植物遗传多样性形成机理迄今未见任何直接报道。作者从变叶海棠的遗传多样性及其起源, 物种的居群分化及其近缘种的形成几方面重点介绍过去 15 a 西南大学在研究变叶海棠的遗传多样性和居群分化等方面所取得的进展。我们的研究工作为进一步探索苹果属植物遗传多样性形成机理奠定了基础, 并为变叶海棠珍贵基因资源的保护和利用提供了理论依据。

关键词: 苹果属; 变叶海棠; 遗传多样性; 起源; 分化

中图分类号: S661.1 文献标识码: A 文章编号: 1009-9980(2008)06-896-05

Advances in research on the origin and differentiation of the genetic diversity in *Malus* using *Malus toringoides*

ZHANG Yuan-yuan¹, ZHOU Zhi-qin^{1,2*}

(¹College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400716, China; ²Citrus Research Institute, CAAS, Chongqing 400712 China)

Abstract: Apple is one of the most important fruit crop in the world, and an extensive studies on the genetic diversity of *Malus* including origin, taxonomy, flora characteristics, intra- and interspecific variations have been carried out in the past more than 20 years. However, there still lacks of direct report about the formation mechanism of the genetic diversity in the genus *Malus*. The advances made at the Southwest University on the study of the genetic diversity and population differentiation in *M. toringoides* are summarized in the past 15 years. Our work has laid a solid foundation for future study of the origin and differentiation of the genetic diversity in the genus *Malus*, and provided a theoretical guide for the conservation and utilization of the resistance gene resources of *M. toringoides* Hughes.

Key words: *Malus* Miller; *M. toringoides*; Genetic diversity; Origin; Differentiation

生物多样性是人类赖以生存的物质基础, 也是现代生物学研究的热点。物种的遗传多样性不但是维持其繁殖活力、抗病虫害能力和适应环境变化的基础, 也是人类利用改良、创造新的栽培作物和家养动物品种的源泉, 是生物多样性研究的核心领域之一^[1-3]。中国是世界苹果属植物 (*Malus* Miller) 最大起源中心, 拥有世界苹果属植物超过 2/3 的种类^[4-5]。过去 20 a, 苹果属植物的遗传多样性一直是国内外学者研究的重要科学问题。苹果属植物变叶海棠 (*M. toringoides* Hughes) 具有无融合生殖特性, 没有花粉。作苹果砧木利用, 具有抗逆性强、半矮化、

丰产和提高果实品质等优良园艺性状, 是极重要的砧木资源^[6-7]。变叶海棠的形态特征、种质特性、分布的生态环境等均呈现出极为复杂的多样性, 是苹果属植物中极珍贵的具有多种高抗性的种类, 是极重要的苹果抗性基因资源^[7-8]。由于变叶海棠复杂的种质特性、丰富的遗传多样性和作砧木的潜在经济价值, 过去 10 a 西南大学苹果种质资源研究组对变叶海棠的起源与分类^[9-10]、形态学^[11-12]、区系地理学^[8]、细胞学^[13]、以及种内遗传变异和居群的分化等问题^[14-15]开展了一系列的研究, 系统地分析了变叶海棠遗传多样性的起源和分化机理。我们综述了有关

收稿日期: 2008-07-21 接受日期: 2008-08-29

基金项目: 中国农业科学院杰出人才基金资助

作者简介: 张元元, 女, 在读硕士生。Tel: 13594033942, E-mail: zhangyuan882@163.com

* 通讯作者。Author for correspondence. Tel: 023-68250229, E-mail: zqzhoubj@yahoo.com

研究工作。

1 变叶海棠的遗传多样性

变叶海棠在苹果属植物属花楸苹果组 (Sect. *Sorbomalus* Zabel) 的陇东海棠系 (Ser. *kansuenses* Rehd.)。该系除变叶海棠外, 还包括陇东海棠 (*M. kansuensis* Schneid.)、花叶海棠 (*M. transitoria* Schneid.) 和小金海棠 (*M. xiaojinensis* Cheng et Jiang) 等种类^[4]。变叶海棠主要分布在四川西部的马尔康、黑水、茂县、汶川、理县、金川、小金、丹巴、康定、雅江、道孚、阿坝、红原、若尔盖、南坪等 10 多个县及甘肃南部的迭部、桃河、卓尼、武山等地, 在西藏东部的昌都、八宿、波密、米林、拉萨等地也有分布^[7-8]。已经报道的区系地理学、形态学、细胞学、同工酶和 DNA 分子标记等方面研究表明, 变叶海棠具有极为复杂的遗传多样性。变叶海棠属横断山脉地区植物区系, 该区系垂直分布明显, 是世界高山植物最丰富的区域, 欧亚高山属种几乎应有尽有, 而变叶海棠则分布在该区的北缘地带 (阿坝、若尔盖等地) 是该植物区系的特有种之一^[7]。在变叶海棠的主要分布区内, 有陇东海棠和花叶海棠或其中之一的零星分布, 它们在四川西部和甘肃南部汇集, 表现为地理亲缘; 其分布区的分异表现为地理替代 (含垂直替代), 称为替代种, 该地区植物区系成分新老兼备^[8]。变叶海棠分布的面积较广, 海拔高差大 (1 500~3 700 m), 微生境极其复杂多样。它不但具有喜光耐旱的特点, 在阳坡、凸坡、悬崖峭壁、瘠薄坚硬的石谷子地、道路两旁和农耕地边都能正常生长, 这与花叶海棠近似; 而且还具有喜湿耐阴的特点, 在深山峡谷, 甚至在根系长期经受洪水侵袭的溪边、河岸也能正常生长, 这与陇东海棠近似^[8]。

变叶海棠的叶片形状变异很大, 有的不规则深裂, 与花叶海棠近似, 有的较浅, 与陇东海棠近似, 还有的介于二者之间^[8]。石胜友^[16]在居群水平对变叶海棠形态特征的统计分析表明, 叶部性状变异系数值在 9.67%~34.64%, 花部性状的变异系数值在 4.76%~5.46%, 而果实性状的变异系数值在 6.80%~8.73%。不仅如此, 在不同的地理分布区, 变叶海棠的形态学特征有明显变异^[8]。例如在阿坝县柯河区政府周围有花叶海棠分布的变叶海棠居群内, 其形态变异介于变叶海棠与花叶海棠之间; 而在阿坝的雅尔珠林场有陇东海棠和花叶海棠分布的变叶海棠居群内, 其形态变异介于陇东海棠到花叶海棠之间^[8]。我们的研究发现, 变叶海棠居群的一些共同特征, 在

种间交汇处变叶海棠的形态特征呈连续变异, 它与近缘种间的分类界线十分模糊。但在居群水平, 变叶海棠作为苹果属植物分类学基本单位, 有自己稳定的外部形态特征, 种的划分是正确合理的^[12]。因此, 变叶海棠的上述形态特征变异属于典型的种内复杂的遗传变异。

在细胞学水平变叶海棠也表现出明显的变异。在现有关于变叶海棠单株的染色体数目, 俞宏等^[17]报道变叶海棠有 3x 和 4x 2 种倍性, 陈瑞阳等^[18]报道变叶海棠有 2x 和 4x 2 种倍性。而梁国鲁^[13]等研究发现, 变叶海棠有 2x、3x 和 4x 3 种倍性, 其中取自四川阿坝的三倍体变叶海棠中, 还发现了有 3x、4x 的混倍体这一兼性无融合性生殖现象。徐炳声等^[19]认为从居群水平上进行染色体记数, 是研究种内细胞变异的一种更深入细致的方法。为此, 石胜友^[16]对四川省阿坝州农科所后山的变叶海棠居群的 30 个单株 (至少 20 个细胞/单株) 进行了详细的观察和计数分析。结果表明, 变叶海棠的 30 个单株样全是多倍体, 其中 23 个单株为 3 倍体, 占 76.67%, 6 个单株为 4 倍体, 占 20%, 1 个单株为 3 倍体和 4 倍体混倍体, 占 3.33%, 进一步在居群水平证实了梁国鲁等^[13]的报道。

在同工酶和 DNA 分子水平, 李晓林等^[20]用聚丙烯酰胺凝胶电泳法测定了 5 个变叶海棠多样性类型的过氧化物酶同工酶, 其 POX 酶带有 4~7 条, P₄、P₅ 2 条活性强而稳定, 结果表明变叶海棠种下各类型酶谱表型分化明显, 呈现出多样性。而在 DNA 分子水平, 邓洪平等^[11]、石胜友等^[21]用 AFLP 分子标记等对变叶海棠种内遗传多样性进行了深入研究。邓洪平等^[11]用 19 对 AFLP 引物组合对 6 个变叶海棠居群进行了研究, 获得了 1935 条谱带, 6 个居群的共有谱带为 335 条, 占总带数的 17.32%; 多态性带 1 600 条, 占总带数的 84.68%。这些结果揭示了变叶海棠居群之间具有丰富的遗传多样性。石胜友等^[21]用 8 对引物对变叶海棠 30 个不同的变异类型进行了 AFLP 分析, 共扩增出 656 条带, 其中多态性带为 568 条, 平均每对引物扩增出 71 条多态性带, 多态性带百分率 86.59%, 各变异类型多态性比例介于 0.358 2~0.629 6。

2 变叶海棠遗传多样性的起源

2.1 变叶海棠的起源

变叶海棠的分类最早可以追溯到 1904 年由 Wilson 在我国四川西部地区采集到的标本, Rehder

于 1915 年根据标本描述为花叶海棠的变种,英国植物学家 Hughes 于 1920 年把它独立为种,即 *Malus toringoides* (Rehd.) Hughes 并一直采用至今^[4]。较早的同工酶分析显示变叶海棠中约有 1/4 的株系与陇东海棠一样缺失 F 区带,这在苹果属的其它种中是少见的^[22]。从遗传学的角度看,这一结果可以解释为陇东海棠是变叶海棠形成的亲本种之一。成明昊等^[6]等通过变叶海棠×陇东海棠的人工杂交以及对 F₁ 代的形态鉴定和细胞遗传学分析认为,四川阿坝州变叶海棠的变异类型是变叶海棠与陇东海棠的自然杂交种。而李晓林等^[20]根据过氧化物酶同工酶和酯酶同工酶的分析结果认为,变叶海棠是花叶海棠与山荆子系中某个种的杂交后代,而不是原生种。张云贵等^[23]应用形象化散点图比较了变叶海棠不同类型的叶片和花器官的变异,分析了变叶海棠的起源和进化。结果表明,变叶海棠不同的变异类型可能是变叶海棠和陇东海棠或花叶海棠之间的天然杂交产生。此后,邓洪平等^[11]研究了 3 个变叶海棠居群(共 110 个单株样本),利用花、叶、果的 7 个形态指标,采用 Anderson 设计的“杂种指数”和“形象化散点图”法,第 1 次在居群的水平上用形态学证据研究了变叶海棠的起源,认为变叶海棠是一个杂交和渗入杂交群体。同时,邓洪平^[24]的 AFLP 指纹图谱分析表明,变叶海棠多样性类型与陇东海棠的共有带为 23.10%~52.16%,各带的分布特点、遗传距离、基因频率和遗传相似性等,其变异的走向都趋向陇东海棠,而变叶海棠与花叶海棠的关系还有待于从分子水平上得到验证。近年来,石胜友等^[16]利用 AFLP 标记对变叶海棠、陇东海棠、花叶海棠的亲缘关系进行了进一步分析。他们的 AFLP 数据表明变叶海棠是花叶海棠和陇东海棠的杂交种,该结果与形态学、细胞学和同工酶的结果一致^[9]。最近我们对变叶海棠 3 个自然居群的 69 个单株及其杂种起源假定亲本 10 个单株样本的细胞核核糖体 DNA (nrDNA) 的内转录间隔区 (ITS) 序列进行了分析^[10],以窄叶海棠 (*M. angustifolia* Michx.)、草原海棠 (*M. ioensis* Britt.) 和台湾林檎 (*M. doumeri* Chev.) 为外类群,对 ITS 序列进行的加性变异和系统发育分析,第 1 次为变叶海棠的杂交起源提供了直接的 DNA 分子证据。

2.2 变叶海棠遗传多样性的起源

变叶海棠的杂种起源为其遗传多样性的产生提供了很大的遗传背景,但其种内丰富的遗传变异究竟是杂种后代分化形成还是有其它原因是仍待解决的问题。邓洪平等^[12]采用数值分类学的方法,测定了

3 个不同居群的 46 个变叶海棠多样性类型以及 1 个陇东海棠居群的 5 个个体(对照)的花、果实和叶片的 30 项形态指标。结果显示变叶海棠居群内分化出来的多样性类型是变叶海棠与陇东海棠长期自然渗入杂交的结果。同时,Cheng 等^[25]、邓洪平等^[11]研究了 3 个变叶海棠居群(共 110 个单株样本),利用每花序花朵数、每朵花花柱数、叶片刻距、叶片刻基距、叶片缺刻指数、叶片刻基指数和果形指数 7 个形态指标,采用 Anderson 的“杂种指数”和“形象化散点图”法,利用形态学数据在居群水平上进一步探明了变叶海棠以兼性无融合生殖方式与陇东海棠和花叶海棠产生渗入杂交变异,又以无融合生殖方式保持新产生的变异的遗传,经过数千万年的世代繁衍,形成现今极其复杂多样的渗入杂交群体。在上述研究的基础上,我们对取自四川省阿坝州苹果属植物野生种分布多样性中心的变叶海棠 3 个自然居群(90 个单株)及其杂交起源的假设亲本花叶海棠和陇东海棠各 5 个单株共 100 份样品的形态学性状、细胞核和叶绿体两个基因组的 DNA 序列变异在居群水平进行了系统分析,深入研究了变叶海棠的杂交起源及其遗传多样性的分化问题。这些研究通过表型和基因型初步阐明了变叶海棠遗传多样性的起源问题。

3 变叶海棠居群分化及其近缘种的形成

在现有的文献报道中,陇东海棠和花叶海棠被认为是变叶海棠杂种起源的亲本^[6,9-10],而小金海棠、多毛海棠和马尔康海棠则被认为是变叶海棠居群分化形成的近缘种类^[7,14-15,26]。其中,小金海棠是成明昊等^[27]发表的新种,马尔康海棠是成明昊等^[28]发表的新种,而多毛海棠是俄罗斯学者瓦西里钦科于 1959 年根据拉德根在我国澜沧江流域采集到的标本命名的种^[14]。研究变叶海棠居群分化及其与近缘种形成的关系,不但可以弄清变叶海棠居群变异的遗传基础,而且还可以为探索苹果属植物物种多样性形成机理提供直接信息。根据陈家宽等^[29]提出的观点,物种形成需要经历居群内变异、地方宗分化、地理宗分化、最后到种的分化等 4 个阶段。根据现有证据,居群水平的形态学统计分析支持变叶海棠的分化达到了地方宗的水平^[11-12],并得到细胞学分析和 AFLP 分子标记的支持^[23,25]。而有关变叶海棠地理宗的分化,成明昊等^[14-15]、石胜友等^[7]通过对变叶海棠及其

近缘种的形态学比较、起源演化历史分析、地理分布调查和生态环境观察, 提出变叶海棠居群经历了居群内变异、地方宗的分化、地理宗的分化, 并达到物种分化的水平。因此, 成明昊等^[14-15]研究认为, 变叶海棠因与其杂种起源的亲本种回交而产生居群内变异和居群间的分化, 这种变异与分化因变叶海棠具有无融合生殖特性而得以保存, 经过千百年的演化, 变叶海棠居群分化经历了居群内变异、地方宗(变种)分化、地理宗(亚种)分化、最后形成如今的杂种复合体。然而, 尽管石胜友等^[7, 20]用 AFLP 分子标记分析变叶海棠居群水平遗传多样性的分化认为, 变叶海棠物种的分化程度达到了种的水平。但有关变叶海棠及其近缘种间居群遗传分化是否达到物种的水平, 我们目前仍然缺乏直接的遗传学证据。此外, 有关变叶海棠及其近缘种居群的遗传结构、居群间是否存在基因流等问题, 迄今仍待分析^[14-16]。而对这些问题的答案是判断变叶海棠遗传分化程度及其近缘种形成的根本依据, 也是苹果属植物遗传多样性研究的最核心问题。因此, 有关变叶海棠遗传分化及其近缘种形成的基础, 在现有的形态学、地理分布和生态环境观察以及 AFLP 标记分析基础上, 从分子居群遗传学的角度加以进一步证实是今后研究的重要方向。

参考文献 References:

- [1] CHEN Ling-zhi. Conservation and countermeasures of Biodiversity [C]//Biodiversity Biodiversity Committee of Chinese Academy. Sciences-principles and methodologies of biodiversity studies. Beijing: China Science and Technology press, 1994, 13-15.
陈灵芝. 生物多样性保护现状及对策[C]//中国科学院生物多样性委员会编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994, 13-15.
- [2] GE Song, HONG De-yuan. Genetic diversity and its detection method [C]//Biodiversity Committee of Chinese Academy. Sciences-principles and methodologies of biodiversity studies. Beijing: China Science and Technology Press, 1994, 123-140.
葛颂, 洪德元. 遗传多样性及其检测方法[C]//中国科学院生物多样性委员会编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994, 123-140.
- [3] MA Ke-ping, QIAN Ying-qian. Biodiversity conservation and its research progress[J]. Chin J Appl Environ Biol, 1998, 4(1): 95-99.
马克平, 钱迎倩. 生物多样性保护及其研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 1998, 4(1): 95-99.
- [4] LI Yu-nong. The study of the germplasm of genus *Malus* in the word [M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2001: 1-389.
李育农. 苹果属植物种质资源研究[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 1-389.
- [5] ZHOU Z Q. The apple genetic resources in China: the wild species and their distribution, informative characteristics and utilization[J].

- Genetic Resources and Crop Evolution, 1999, 46(6): 599-609.
- [6] CHENG Ming-hao, LI Xiao-lin, WANG Mei, ZENG Wei-guang, WU Fu-shou, JIN Qiang. A study on the variant types of *Malus toringoides* Hughes[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1992, 19(3): 233-239.
成明昊, 李晓林, 王玫, 曾维光, 吴福寿, 金强. 变叶海棠变异类型的研究[J]. 园艺学报, 1992, 19(3): 233-239.
- [7] SHI Sheng-you, CHENG Ming-hao, LIANG Guo-lu. *Malus toringoides* Hughes—A promising stock for apple tress[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2004, 26(1): 51-54.
石胜友, 成明昊, 梁国鲁. 苹果优良砧木资源—变叶海棠[J]. 西南农业大学学报, 2004, 26(1): 51-54.
- [8] CHENG Ming-hao, ZHANG Yun-gui, LI Xiao-lin, JIN Qiang, XIE Xiao-li. Studies on the floristic geography of *Malus toringoides* [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 1999, 21(2): 130-136.
成明昊, 张云贵, 李晓林, 金强, 谢晓黎. 变叶海棠多样性的区系地理学研究[J]. 西南农业大学学报, 1999, 21(2): 130-136.
- [9] SHI Sheng-you, LIANG Guo-lu, CHENG Ming-hao, GUO Qi-gao, LI Xiao-lin, ZHOU Zhi-qin. AFLP analysis of the origin of *Malus toringoides* Hughes[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2005, 32(5): 802-806.
石胜友, 梁国鲁, 成明昊, 郭启高, 李晓林, 周志钦. 变叶海棠起源的 AFLP 分析[J]. 园艺学报, 2005, 32(5): 802-806.
- [10] FENG T T, ZHOU Z Q, TANG J M, CHENG M H, ZHOU S L. ITS sequence variation supports the hybrid origin of *Malus toringoides* Hughes[J]. Canadian Journal of Botany, 2007, 85(7): 659-666.
- [11] DENG Hong-ping, CHENG Ming-hao, ZHOU Zhi-qin, LI Xiao-lin. The formation and differentiation of the diversity of *Malus toringoides* Hughes[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2002, 29(2): 95-99.
邓洪平, 成明昊, 周志钦, 李晓林. 变叶海棠种群多样性的形成与分化研究[J]. 园艺学报, 2002, 29(2): 95-99.
- [12] DENG Hong-ping, CHENG Ming-hao, CHEN Ya-fei, HUANG Lin. A study on the relation between the variant types of *Malus toringoides* and *Malus kansuensis*[J]. Journal of southwest china normal university, 2002, 27(1): 78-82.
邓洪平, 成明昊, 陈亚飞, 黄琳. 变叶海棠变异类型的形态多样性分化与陇东海棠关系的研究[J]. 西南师范大学学报, 2002, 27(1): 78-82.
- [13] LIANG Guo-lu, LI Xiao-lin. Chromosome studies of Chinese species of *Malus* Mill[J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1993, 31(3): 236-251.
梁国鲁, 李晓林. 中国苹果属植物染色体研究[J]. 植物分类学报, 1993, 31(3): 236-251.
- [14] CHENG Ming-hao, ZHANG Yun-gui, ZHOU Zhi-qin, LI Xiao-lin. A study on population differentiation of *Malus toringoides* Hughes and origin of *M. Setok* vass[J]. Journal of Southwest Agricultural University, 2002, 24(6): 515-517.
成明昊, 张云贵, 周志钦, 李晓林. 变叶海棠居群分化与多毛海棠起源研究[J]. 西南农业大学学报, 2002, 24(6): 515-517.
- [15] CHENG Ming-hao, LIANG Guo-lu, SHI Sheng-you, ZHOU Zhi-qin, LI Xiao-lin. Studies on population differentiation of *Malus*

- toringoides* Hughes and origin of *Malus Maekangensis* Cheng Zeng. et Jin[J]. Journal of Southwest Agricultural University, 2003, 25(1):1-3.
- 成明昊, 梁国鲁, 石胜友, 周志钦, 李晓林. 变叶海棠种群分化与马尔康海棠起源研究[J]. 西南农业大学学报, 2003, 25(1): 1-3.
- [16] SHI Sheng-you. Studies on the origin and differentiation of genetic diversity in *Malus toringoides*[D]. Chongqing: Southwest Agricultural University, 2005.
- 石胜友. 变叶海棠起源及其遗传多样性分化研究[D]. 重庆: 西南农业大学, 2005.
- [17] YU Hong, DONG Shao-zhen, QI Mo-ling. The study on the chromosome numbers of *Malus*[J]. Journal of Fruit Science, 1985, 2(1): 20-22.
- 俞宏, 董绍珍, 齐茉陵. 苹果属植物染色体观察研究[J]. 果树科学, 1985, 2(1): 20-22.
- [18] CHEN Rui-yang, SONG Wen-qin, LI Xiu-lan, PU Fu-shen, LIU Gan-zhong, LIN Sheng-hua. Reports on the chromosome numbers of *Malus* in China [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 1986, 4(4): 337-342.
- 陈瑞阳, 宋文芹, 李秀兰, 蒲富慎, 刘杆中, 林盛华. 中国苹果属植物染色体数目报告[J]. 武汉植物学研究, 1986, 4(4): 337-342.
- [19] XU Bing-sheng, ZHANG Zhi-yu, CHEN Jia-kuan, HONG De-yuan. Advances in chromosome studies and plant taxonomy[J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 1996, 14(2):177-187.
- 徐炳声, 张芝玉, 陈家宽, 洪德元. 染色体研究的进展与植物分类学(上)[J]. 武汉植物学研究, 1996, 14(2):177-187.
- [20] LI Xiao-lin, CHENG Ming-hao, JIN Qiang, LIU Yang-qing, XIE Xiao-li, OU Ping-gui. Isozyme analysis of *Malus* in ABA prefecture of Sichuan[J]. Journal of Southwest Agricultural University, 1995, 17(1): 12-17.
- 李晓林, 成明昊, 金强, 刘杨青, 谢晓黎, 欧平贵. 四川阿坝州苹果属植物两种同工酶分析[J]. 西南农业大学学报, 1995, 17(1): 12-17.
- [21] SHI Sheng-you, CHENG Ming-hao, LIANG Guo-lu, GUO Qi-gao, LI Xiao-lin, ZHOU Zhi-qin. Genetic diversity of *Malus toringoides* (Rehd.) Hughes based on AFLP[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2006, 33(25): 381-384.
- 石胜友, 成明昊, 梁国鲁, 郭启高, 李晓林, 周志钦. 变叶海棠遗传多样性的 AFLP 分析[J]. 园艺学报, 2006, 33(25): 381-384.
- [22] CHENG Jia-sheng, LIU Han-zhong, HAN Li-xing, DI Shu-yan. Preliminary studies on the relationship of species in the genus *Malus* Analysis of isoperoxidase[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1986, 13(1): 1-7.
- 程家胜, 刘捍中, 韩礼星, 邱淑艳. 关于苹果属果树亲缘关系的初步探索—过氧化物酶同工酶分析[J]. 园艺学报, 1986, 13(1): 1-7.
- [23] ZHANG Yun-gui, CHENG Ming-hao. Primarily studies on the variant types of *Malus toringoides* (Rehd.) Hughes.[J]. Southwest Horticulture, 1998, 3: 17-18.
- 张云贵, 成明昊, 变叶海棠变异类型的初步研究[J]. 西南园艺, 1998, 3: 17-18.
- [24] DENG Hong-ping. Studies on the origin of genetic diversity in *Malus toringoides*[D]. Chongqing: Southwest Agricultural University, 2002.
- 邓洪平. 变叶海棠遗传多样性起源研究[D]. 重庆: 西南农业大学, 2002.
- [25] CHENG M H, ZHOU Z Q, DENG H P. Variation and differentiation among and within populations of *Malus toringoides* Hughes revealed by morphological evidence[J]. Journal of Shandong Agriculture University, 2002, 33: 19-24.
- [26] SHI Sheng-you, CHENG Ming-hao, HU Yu-lin, GUO Qi-gao, LIANG Guo-lu, ZHOU Zhi-qin. Application of AFLP analysis in origin of *Malus xiaojinensis* Cheng et Jiang[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2008, 35(2): 281-284.
- 石胜友, 成明昊, 胡玉林, 郭启高, 梁国鲁, 周志钦. 用 AFLP 分析小金海棠的起源[J]. 园艺学报, 2008, 35(2): 281-284.
- [27] CHENG Ming-hao, JIANG Ning-gong. A new species of *Malus* [J]. Southwest Agricultural University, 1983, 4: 53-55.
- 成明昊, 江宁拱. 苹果属一新种[J]. 西南农学院学报, 1983, 4: 53-55.
- [28] CHENG Ming-hao, LIANG Guo-lu, LI Xiao-lin, WU Fu-shou, YUAN Bi-xian, ZENG Wei-guang, JIN Qiang, AI De-ren. A new species of *Malus*[J]. Southwest Agricultural University, 1992, 14(4): 317-319.
- 成明昊, 梁国鲁, 李晓林, 吴福寿, 袁必贤, 曾维光, 金强, 艾德仁. 苹果属一新种—马尔康海棠[J]. 西南农业大学学报, 1992, 14(4): 317-319.
- [29] CHEN Jia-kuan, WANG Hui-qin. The application of the concept and method of population to plant taxonomy[J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 1986, 4(4): 377-383.
- 陈家宽, 王徽勤. 居群概念和方法在植物分类学中的应用[J]. 武汉植物学研究, 1986, 4(4): 377-383.