

海棠品种分类研究进展

周婷¹, 沈星诚¹, 周道建¹, 范俊俊¹, 赵明明^{1,2}, 张往祥^{1,2,*}, 曹福亮^{1,*}

(¹南京林业大学林学院, 南方现代林业协同创新中心, 南京 210037; ²扬州小苹果园艺有限公司, 江苏扬州 225200)

摘要: 海棠集观花、观叶、观果于一身, 为北温带重要的观赏花木。对海棠品种分类研究进展进行了系统回顾, 包括品种溯源与器官演化、品种分类简史及研究现状, 同时指出存在的问题, 并予以建议, 以期海棠种质鉴定、良种选育、遗传多样性研究、亲缘关系探讨及产业化发展提供理论依据。

关键词: 海棠; 溯源; 演化; 分类

中图分类号: S 685.99

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2018) 02-0380-17

Advances in the Classification of Crabapple Cultivars

ZHOU Ting¹, SHEN Xingcheng¹, ZHOU Daojian¹, FAN Junjun¹, ZHAO Mingming^{1,2}, ZHANG Wangxiang^{1,2,*}, and CAO Fuliang^{1,*}

(¹College of Forestry, Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; ²Yangzhou Crabapple Horticulture Company Limited, Yangzhou, Jiangsu 225200, China)

Abstract: Crabapple combines charming flowers, colorful leaves and attractive fruits in one body. It is a kind of important ornamental plant in northern temperate regions. A systematic review on the progress of classification of crabapple cultivars was conducted. It included the traceability and organ evolution of cultivars, brief history and current situation of classification. Simultaneously, problems existed and corresponding advice were pointed out. The aim of this review was to provide comprehensive and valuable information for further research on the evaluation of germplasm, breeding, genetic diversity, genetic relationship and industrialization.

Keywords: crabapple; traceability; evolution; classification

海棠 (*Malus* spp.) 为蔷薇科 (Rosaceae) 苹果属 (*Malus*) 中果径较小 (≤ 5 cm) 的一类植物的总称 (Wyman, 1955), 观赏价值高, 文化底蕴深厚 (姜楠南和汤庚国, 2007), 环境适应性强, 应用范围广 (刘金福等, 2002; 刘志强和汤庚国, 2004a; 赵亮, 2006; 石磊等, 2009)。随着花卉产业的不断发展, 海棠在中国受到了越来越广泛的重视, 2013年苹果属 (*Malus* Mill.) 植物 (除水果类外) 被正式列入中华人民共和国植物新品种保护名录 (林业部分, 第5批)。

历经长期的自然选择和人工育种, 海棠种质呈现出复杂的多样性, 种下变种及品种日益增多 (Muzher et al., 2007; 张宁等, 2007; Ulukan, 2009)。据统计, 海棠在全世界约有 700 多个品种, 实际可在苗圃地找到的有 200 多个 (楚爱香和汤庚国, 2008a)。其中, 仅 60 多个品种亲本可溯源,

收稿日期: 2017-07-01; **修回日期:** 2017-09-11

基金项目: 江苏省科技计划项目 (BE2016388); 江苏省农业自主创新资金项目 [CX (14) 2029]

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: malus2011@163.com)

多数品种来源于选择育种或偶然发现, 遗传背景和亲缘关系尚不清楚 (Nazeri, 2008)。因此, 如何有效开展分类工作, 研究海棠的起源和发展历史, 掌握主要性状, 给以统一的正确名称, 并合理地予以归类分型, 从而构成完整体系成为当务之急 (陈俊愉, 2001; 陈恒新, 2007)。

1 海棠品种溯源与器官演化

1.1 栽培历史追溯

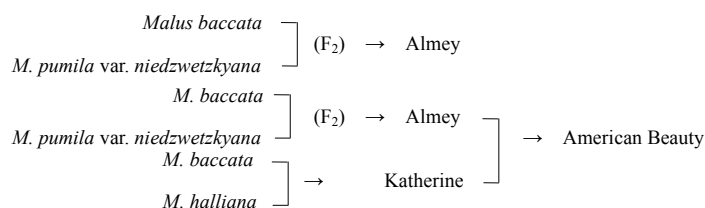
世界苹果属植物主要分布于北温带, 横跨欧亚大陆及北美洲, 纬向幅度宽达 30°(亚热带北纬 20°到寒温带北纬 50°), 且多数种分布于海拔 1 000 m 以上的地区 (Luby, 2003; 吴征镒 等, 2003; Brown, 2012)。中国作为苹果属植物的大基因中心 (李育农, 1989), 在 26 个省、市、自治区均有分布, 尤以西南部云、贵、川地区最为密集 (Juniper et al., 1999; 李育农, 2001; Xu et al., 2014), 其中横断山脉地区被称为世界苹果属植物的多样性中心或起源中心 (钱关泽, 2005)。

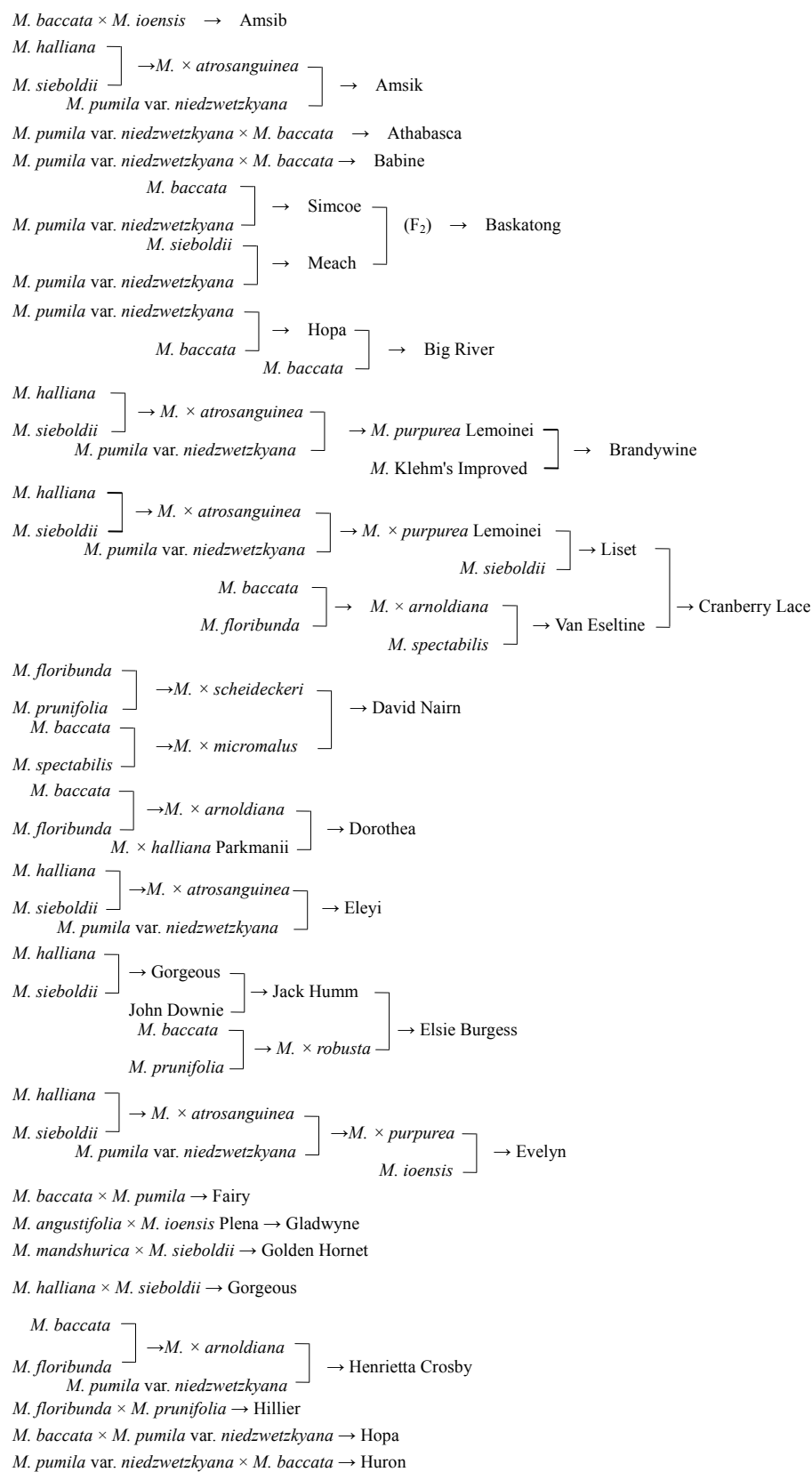
在中国, 从汉代开始, 海棠即应用于园林观赏。魏晋南北朝之后, 其观赏价值逐渐受到人们的重视。晋代有西府海棠 (*Malus micromalus*) 栽植于安徽西府而得名的记载。唐代, 海棠被广泛栽植于宫苑之中, 曾被誉为“花中神仙”。宋代, 海棠的栽植已达鼎盛时期, 被视为“花之最尊”, 并广为文人墨客题咏。《海棠记》和《海棠谱》两本典籍体现了宋朝海棠研究之大成。元代, 人们栽植海棠的热情依然不减, 由庭院一隅扩至路旁四野, 从皇亲贵族走入寻常百姓。明清时代, 海棠栽植已经遍及全国, 应用范围扩展到花园、道路、庭院、寺庙等。新中国成立以来, 随着园林绿化事业的蓬勃发展, 海棠在华北、华东等地区得到了大规模的栽培应用, 并形成了众多的海棠知名景点 (关传友, 2008; 李晓磊, 2008)。

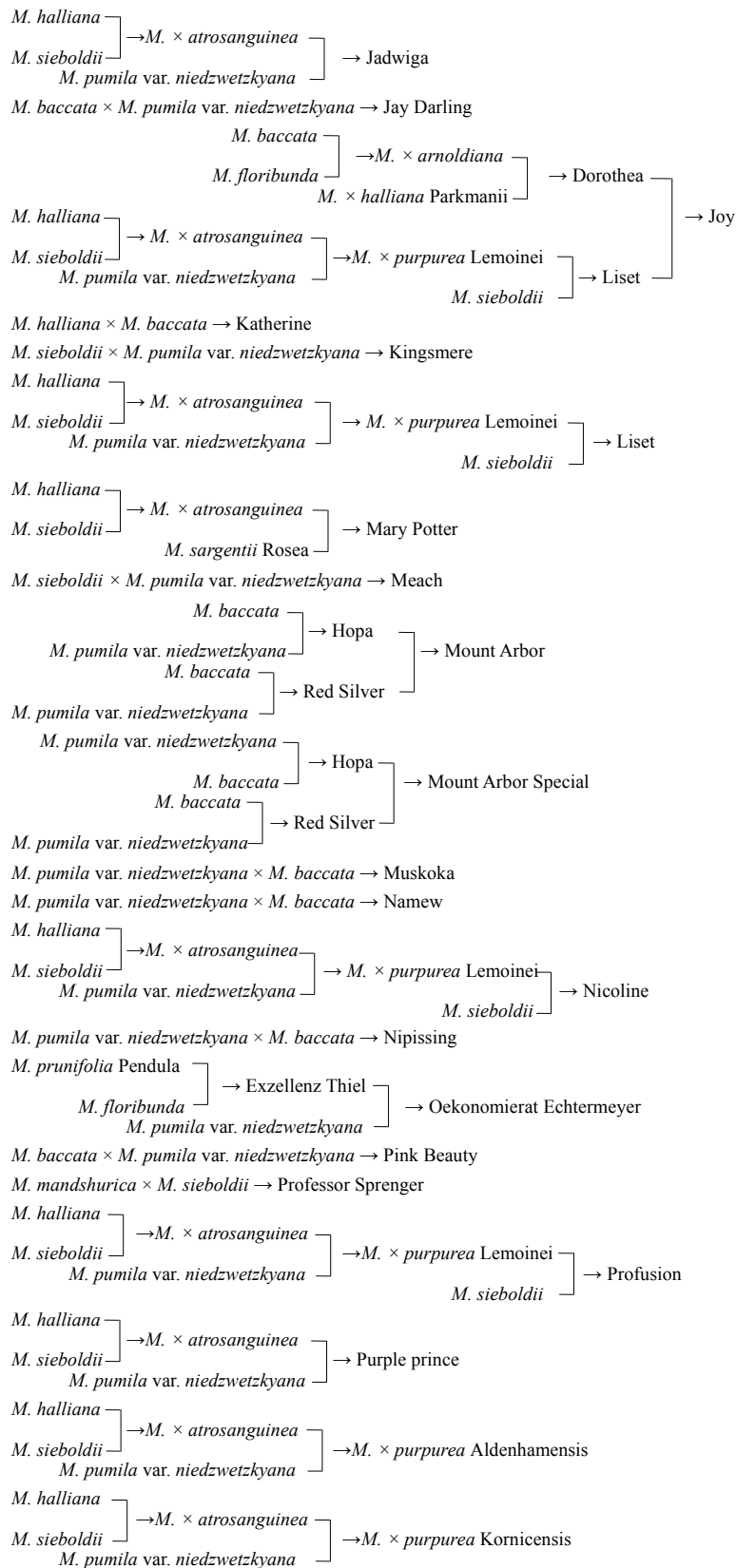
欧洲和美洲于 18 世纪引入中国的海棠, 并与当地的海棠品种进行杂交和选育, 现已培育出近千份观赏种质, 其中 400 ~ 600 份主要源于加拿大和美国 (Dirr, 2009), 且大部分具有中国海棠的遗传特性 (陈恒新 等, 2007), 不仅被广泛栽植于庭院、公园、路旁, 还被用于制作树篱、背景墙等 (den Boer, 1959; Gilman & Watson, 2014)。

1.2 品种亲本溯源

由于海棠品种多数来源于选择育种或偶然发现, 溯源研究起步较晚且基础薄弱, 迄今仅少数品种的遗传谱系部分或完全理清 (NÁTR, 1997)。参与杂交的亲本主要有红肉苹果 (*M. pumila* var. *niedzwetzkyana*)、山荆子 (*M. baccata*)、楸子 (*M. prunifolia*)、三叶海棠 (*M. sieboldii*)、八棱海棠 (*M. robusta*)、多花海棠 (*M. floribunda*)、垂丝海棠 (*M. halliana*)、草原海棠 (*M. ioensis*)、野香海棠 (*M. coronaria*)、海棠花 (*M. spectabilis*)、毛山荆子 (*M. mandshurica*) 等 (Jefferson, 1965; Fiala, 1994; 李育农, 1999; 石胜友 等, 2008; 郑杨 等, 2008; 赵天田 等, 2010; 郭亦博, 2013), 其中, 以红肉苹果 (46/65)、山荆子 (36/65)、三叶海棠 (25/65)、垂丝海棠 (23/65) 杂交频率较高 (图 1)。







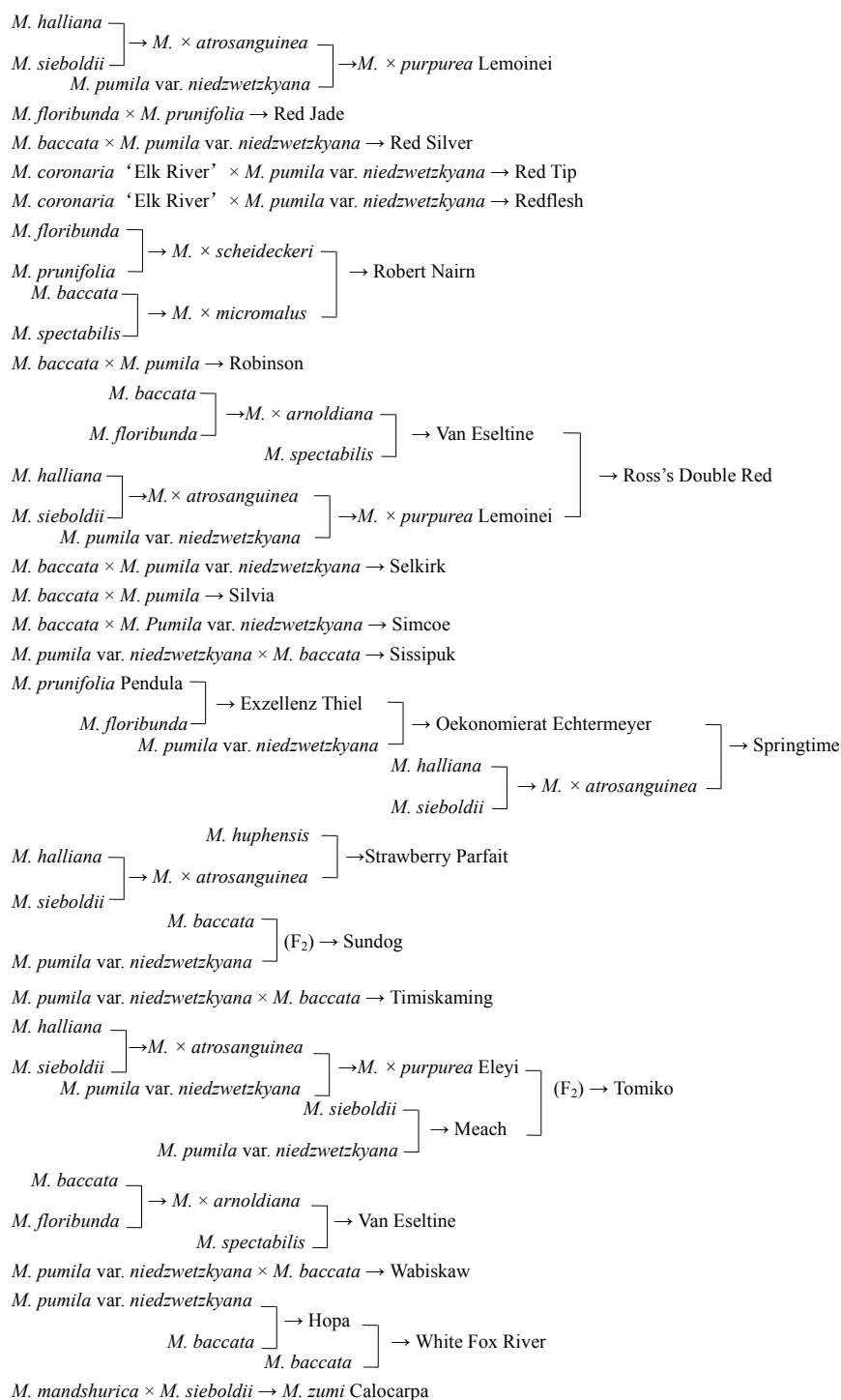


图1 海棠 65 个品种的亲本溯源

Jefferson, 1965; Fiala, 1994; 郑杨 等, 2008; 郭翎 等, 2009.

Fig. 1 Parents traceability of 65 crabapple cultivars

Refer to Jefferson, 1965; Fiala, 1994; Zheng et al., 2008; Guo et al., 2009.

1.3 器官演化规律

1.3.1 营养器官演化规律

形态学研究发现, 苹果属以乔木为原始, 灌木、丛木皆为演化而来, 且丛木演化度最高; 冠形以卵形、卵圆形为原始, 后逐步演化出倒卵形、柱形品种 (楚爱香, 2009)。垂丝海棠枝条以直立、斜出为原始, 逐渐演化出扭曲、垂枝型品种; 叶色以绿色为原始色, 逐渐演化出红色、紫红色品种; 刺状短枝演化顺序为由长到短直至不明显 (刘志强和汤庚国, 2004b)。

虽然株形、枝姿、叶色等性状变异丰富, 均是海棠非常重要的观赏性状, 但其能否作为品种分类标准因起源而异。不同种或杂种起源的品种, 其株形、枝姿和叶色差异是系统演化的结果, 遗传稳定性高, 可作为品种分类的第二级或第一级标准; 而单种起源 (单科属种起源) 的差异, 多由栽培条件或栽培措施引起, 遗传稳定性较低, 宜作为低级分类标准, 但部分性状非常稳定, 可作为品种分类的重要依据 (刘青林和赵会恩, 1998)。

1.3.2 繁殖器官演化规律

相对于营养器官, 繁殖器官的形态更为保守和稳定 (Kobayashi et al., 2007; 罗思谦和李玉霞, 2014)。花朵作为海棠重要的观赏器官, 其花序、花型 (重瓣性与瓣型的综合表现)、花色、花径等性状在品种分类研究中占有重要地位。一般认为, 海棠以伞房花序为原始, 伞形花序为演化而来。开花以春季只开一次花为原始, 多次开花为演化而来。花色演化顺序为: 白色、粉红色→深红色→淡紫色→深紫红色, 这主要源于红肉苹果 (*M. pumila* var. *niedzwetzkyana*) 这一“共祖亲本”的发现 (Nocker et al., 2012; 张往祥 等, 2014a)。重瓣性演化顺序为: 单瓣→复瓣→重瓣。当然, 对于垂丝海棠, 其花色之间可能存在交叉演化现象, 红色为原始花色, 紫色、白色皆是演化而来; 重瓣性由单瓣演化到半重瓣和重瓣, 但逆向演化也可能存在 (刘志强和汤庚国, 2004b)。瓣形以先端钝圆为原始, 先端变尖为演化而来; 花瓣平展较原始, 花瓣皱缩甚至内卷为演化形成; 雄蕊数原始为 20 个左右, 后明显增多; 雌蕊数原始 3~5 个, 后成倍增加, 且多簇雌蕊并生或退化; 花药白色至黄色为原始色, 淡紫和紫红色皆为演化色; 花丝白色和粉红色为原始色, 淡紫色和紫色为演化色; 花柱淡绿为原始色, 粉红或红色为演化色, 紫红色演化程度最高; 雌、雄蕊的相对高度没有很明显的演化趋势; 花序下嫩枝长度由长向短演化 (钱关泽, 2005; 楚爱香, 2009)。

2 海棠品种分类研究现状

2.1 海棠品种分类研究简史

在中国, 海棠最早的分类记载始于晋代, 最初依据果实的颜色和质地进行分类。古籍在《西京杂记》中记载有“柰三” (白柰、紫柰、绿柰)、“棠四” (赤、白、青、沙) (葛洪, 2006)。郭义恭在《广志》中记载: “柰有白、青、赤 3 种.....”。之后分类工作逐渐发展到分种记载其下的品种。唐相贾耽所著《百花谱》中, 记载了香海棠的珍贵品种 (林鸿荣, 1990), 《赏心乐事》中记载了‘五色林擒’新品种。宋代出现的海棠专著《海棠谱》, 记载有‘重叶海棠’、‘多叶海棠’及‘南海海棠’等品种 (陈思, 1985)。明代王象晋在《群芳谱》中记载了“海棠四品”, 即贴梗海棠 (*Chaenomeles speciosa*, 非苹果属)、垂丝海棠、西府海棠和木瓜海棠 (*C. cathayensis*)。清代陈淏子《花镜》中记载了‘蜜林擒’、‘金林擒’和‘五色林擒’ 3 个品种 (陈淏子, 1962)。1949 年黄岳渊、黄德邻的《花经》评海棠花为六品四命, 垂丝海棠为三品七命 (黄岳渊和黄德邻, 1985)。中国台湾杨恭毅《杨氏园艺植物大名典》中记载了白花垂丝海棠、垂枝山荆子、白花重瓣海棠花、红花湖北海棠、红花海

棠花及滇池海棠等种与品种（杨恭毅，1984）。

由于历史的局限性，前人对海棠品种资源的调查不够全面和系统，但是其 2 000 多年的栽培和知识的积累，为当今海棠品种分类研究奠定了基础。中国的海棠于 18 世纪传入欧洲和美洲，国外学者对海棠的研究主要集中在品种的记载、评价、利用以及优质品种、新品种选育上（den Boer, 1959; Jefferson, 1965; Smitley & Peterson, 1993; Beckerman et al., 2009; Khanizadeh et al., 2013; Catalina et al., 2015），品种分类工作开展的主力依然在国内，虽然目前仍处于探索阶段，但也有效突破了以往品种分类局限于以食用为目的的苹果，且长期停留在经典植物学分类上的瓶颈（俞德浚和阎振茏，1956；俞德浚，1974；陆秋农和贾定贤，1999）。

2.2 海棠品种分类研究现状

2.2.1 形态学与数量分类学研究

形态学分类因其简单、直观的特点被广大学者所接受，是所有其他分类方法的基础。作为多基因作用的体现，形态性状数据是种以上或种内分类不可缺少的重要依据之一（Horejsi & Staub, 1999；孟淑春 等，2005）。中国加入世界贸易组织后，以向其柏教授为首的园林界同仁大力推行的“种系—品种群—品种”3 级分类系统成为国际公认且比较科学的观赏植物品种形态分类体系（楚爱香和汤庚国，2008c）。种系（种、变种、种间杂种或属间杂种）（向其柏和刘玉莲，2008）是品种分类的高级标准，海棠品种形态学分类首先以种系作为一级分类标准，再严格依据《国际栽培植物命名法规》的规定，在种系下分类等级中选取重要性状。设立品种群和品种等级是众望所归。但是由于海棠历经 200 多年杂交选育，大部分品种难溯其源，因此，迄今这一体系仅在垂丝海棠（观花：直枝海棠品种群、小花海棠品种群、单叶海棠品种群、垂枝垂丝海棠品种群、多叶海棠品种群；观果：椭圆果海棠品种群、圆果海棠品种群、梨果海棠品种群），湖北海棠（观花：复瓣茶海棠品种群、单瓣茶海棠品种群；观果：绿果茶海棠品种群、黄果茶海棠品种群、红果茶海棠品种群）和西府海棠（观花：单瓣品种群、复瓣品种群、重瓣品种群；观果：绿果海棠品种群、红果海棠品种群）少数种系中成功应用（刘志强和汤庚国，2004b；楚爱香，2009），且带有很强的主观性。

数量分类学用量化的方法评价类群间的相似性，但结果的准确程度因性状的编码、指标的筛选及聚类的方法而异。性状的编码包括顺序编码和跳跃式编码两种。相比于顺序式编码，跳跃式编码考虑了指标等级的权重性，不仅可以较全面反映样本在形态方面的相似性，也可表示出它们在品种演化过程中的相互关系（毛汉书，1992），近年来被同行业少数国外学者灵活运用（Mratinić & Akšić, 2012; Höfer et al., 2014），而中国学者则多停留在顺序编码水平。目前国内外海棠品种数量分类研究中，指标的筛选多采用 R 型聚类分析及主成分分析，或辅以众数频数和变异系数（许莹修，2005），但筛选效果并不理想。鉴于此，作者认为指标筛选应以稳定性强、区分度高为原则，同时加强不同学科间统计方法的交流与融合。聚类方法以类平均法（UPGMA）最为常用，但因其多以寻找与经典分类结果更为接近为目的，其结果只能试图为经典分类提供证据而难以独树一帜，一定程度上阻碍了数量分类的有效应用（戚继忠 等，1995）。

对于形态学及数量分类学调查中的不同性状（如花、叶、果、树体等），其分类地位不尽相同。花和果实性状在海棠品种分类研究中占据重要地位（Huckins, 1968; Höfer et al., 2014）。花性状中，花色、花径、花型、花期分类地位突出（刘志强和汤庚国，2004b, 2006；陈恒新，2007；骆菁菁 等，2012；张往祥 等，2013, 2014b）；果实性状中，果实产量和单果质量尤为重要（Mratinić & Akšić, 2011, 2012）。花瓣数和果实形状可作为划分品种群的主要依据，而花径，花香有无，花丝、花柱颜色，花柱与雄蕊的高度差异，花柱的有无，果径，果色，果萼脱落与否，观果期长短，花梗、果梗

是否下垂, 有无刺状枝, 开花时嫩枝长, 幼叶颜色及其着毛状况等性状可以作为品种群下区分品种的依据 (楚爱香和汤庚国, 2008b; 费砚良 等, 2008; 楚爱香 等, 2009)。当然, 也有学者认为枝条形态分类地位突出 (Schwartz, 2001), 可作为划分品种群的依据 (刘志强和汤庚国, 2004b, 2006)。

2.2.2 微形态分类学研究

Behnke (1975) 提出“超微结构分类学”概念 (即运用电子显微镜, 尤其是扫描电镜对植物微观形态特征进行观察、比较, 并作出评论), 为分类学研究寻求广泛证据提供了新途径。海棠微形态分类学研究迄今仅在花粉、叶和芽等方面有过报道, 且花粉形态学研究多局限于种 (杨晓红和李育农, 1995a, 1995b; Nazeri, 2008), 对于品种研究较少。花粉的形态特征受基因控制, 具有极强的遗传保守性 (Heslop-Harrison, 1968; Eide, 1981; Hebda et al., 1988; Sarwar et al., 2010, 2015; Qaiser et al., 2015), 其带有的大量信息可广泛用于海棠品种鉴定及分类上 (Martens & Fretz, 1980a; 王开发和王宪曾, 1983; Zhang et al., 2017), 甚至可用于探讨海棠亲缘关系的远近 (李晓磊 等, 2008; 王延秀 等, 2014)。叶表皮微形态特征虽与生境有一定关系, 但也受遗传因子的强烈控制, 一定程度上能反映分类群间的系统关系, 并可用于科下属种间关系的探讨 (Yang et al., 2000; Kong, 2001), 在海棠品种分类中具有一定的分类价值, 且其分类价值要高于芽表皮微形态特征 (Martens & Fretz, 1980b)。总之, 微形态分类学在海棠品种分类研究中应用甚少, 可作为辅助手段加以运用。

2.2.3 细胞分类学研究

苹果属植物主要种类染色体基数为 17, 多倍体现象非常普遍 (Campbell et al., 1991; 梁国鲁和李晓林, 1993), 据统计, 约 46% 的分类单元均为多倍体 (Vamasi & Dickinson, 2006), 这主要源自该属配子体无融合生殖的倍性再生模式 (Dickinson et al., 2007; Talent, 2009)。据载“20 世纪 20 年代以来, 经过国际上 Kobel (1927)、Nebel (1929)、Tischler (1934)、Olden (1945)、Huckins (1977)、Fiala (1994) 及国内梁国鲁 (1985—1994)、李育农 (2001) 等 10 余位学者的不懈努力, 世界苹果属植物 40 余个种的倍性、染色体数与染色体减数分裂行为基本查清, 27 个主要野生种 48 个分类单位中 (包括种, 亚种和变种), 已明确染色体数及其倍性的有 30 个, 其中包含 2 倍体 18 个, 4 倍体 3 个, 不同倍性个体 9 个。16 个栽培种及变种中, 已知倍性水平的有 12 个, 其中包含 2 倍体 5 个, 4 倍体 1 个, 不同倍性个体 6 个, 但品种的倍性大多依然模糊” (李育农, 2001)。多倍化是植物进化的基础, 倍性特征不仅影响植物的形态, 而且从本质上影响植物的生殖、生理状态等 (Bowden, 1940; Comai, 2005; Chao et al., 2013), 是研究植物进化历程的有效途径之一 (Otto & Whitton, 2000; Wendel, 2000; 魏爱民 等, 2001; Levin, 2002; Ramsey & Schemske, 2002; Campbell et al., 2007), 在苹果属植物物种形成及演化过程中发挥着极其重要的作用 (Robinson et al., 2001; Potter et al., 2007)。因此, 全面普查海棠品种的倍性, 对完善、推进其品种分类工作具有十分重要的意义。

2.2.4 同工酶及分子标记

同工酶是基因的直接产物, 其中酶带的多少和迁移率的变化很大程度上都由结构基因所决定。因而根据同工酶的表现型可以比较直观地判断基因的存在和表达规律, 进而为品种分类提供依据。Marquard 和 Chan (1995) 曾对 45 种海棠进行 16 种同工酶的标记, 发现乙醇脱氢酶 (ADH)、苹果酸脱氢酶 (MDH)、天冬氨酸转氨酶 (AAT)、磷酸葡萄糖异位酶 (PGI)、6 - 磷酸葡萄糖脱氢酶 (PGD)、莽草酸脱氢酶 (SKD) 这 6 种酶在分类上作用较大, 尤其乙醇脱氢酶, 分类意义最为明显。Simo 等 (2000) 通过对酸性磷酸酯酶 (Acid phosphatase)、黄递酶 (Diaphorase)、儿茶酚氧化酶 (Catechol oxydase)、肽链内切酶 (NEP)、酯酶 (Esterase)、亮氨酸氨基肽酶 (Leucine aminopeptidase)、磷酸

葡萄糖异位酶 (PGI)、超氧化物歧化酶 (SOD) 标记, 可将 22 个海棠无性系明显区分。

同工酶标记虽成本低、易于操作, 且酶谱能在一定程度上保持相对稳定性, 但其检出率低, 且易受环境及个体发育的影响, 遗传变异揭示度并不高 (Söylemezoğlu et al., 2001)。随着分类技术的进步, 基于 DNA 的分子标记技术大量涌现, 以 RAPD、SSR、AFLP 及 SRAP 最为常用, 在海棠物种起源 (冯婷婷, 2007)、种质鉴定 (唐建民 等, 2006; Lindén & Iwarsson, 2014)、品种分类、遗传多样性分析及亲缘关系探讨 (Oraguzie et al., 2001; 周志钦 等, 2001; 高源, 2007; 张冰冰 等, 2008; Gharghani, 2009; 郭大勇 等, 2009; 郭翎 等, 2009; 孙萍 等, 2013; 王珍 等, 2014) 等研究中显示出极大的优越性。RAPD 标记技术 (Bala et al., 2017) 具有操作简单、DNA 用量少且无需预知物种序列信息的特点 (Tamhankar et al., 2001; Kocsis et al., 2005), 但因其重复性较差且无法辨别种内变异等原因, 迄今在海棠品种分类中应用甚少且多停留在种水平 (Dorji & Yapwattanaphun, 2015)。SSR 和 AFLP 虽均为共显性表达, 多态性丰富, 重复性好, 但相比之下, SSR 多态性更为丰富且特定位点分布广泛, 并可实现高的基因分型 (Kalia et al., 2011), 在海棠品种分类研究中优势更为突出。SRAP 融合了 RAPD、SSR、AFLP 的众多优点, 多态性丰富, 区分力最强, 且操作方便, 是一种新型分子标记技术 (Ferriol et al., 2003; Budak et al., 2004; Ruiz et al., 2005)。楚爱香 (2009) 首次运用并证明其优化的 SRAP-PCR 反应体系和筛选出的引物组合不仅可用于海棠 SRAP 分子标记研究, 而且可用于其遗传多样性分析、品种鉴定、亲缘关系分析、遗传图谱构建等诸多领域, 为 SRAP 标记在海棠遗传研究中的应用奠定了基础, 但迄今这一技术仍未得到广泛运用。

3 海棠品种分类研究中存在的问题及建议

3.1 资源调查不全面

目前海棠种质的调查和保存主要集中在野生种, 栽培种和品种的调查则只在河南、山东、北京等少部分地区进行, 很多地方资源状况依然模糊, 且一些优良的地方品种并没有被很好地保护和利用。因此, 做好资源调查工作, 建立相应的种质资源库是开展海棠深入研究和有效利用的基础。

3.2 分类地位不明确

世界苹果属植物定有种名的有 37~60 种 (李育农, 1989), 但由于种的概念、分类标准不同, 部分种的分类地位仍存在争议, 如扁果海棠 (*M. platycarpa*)、沙金海棠 (*M. sargentii*)、楸子 (*M. prunifolia*)、西府海棠 (*M. micromalus*)、朱眉海棠 (*M. zumi*)、海棠花 (*M. spectabilis*)、多花海棠 (*M. floribunda*) 等 (den Boer, 1959)。Mc Vaugh (1943) 认为扁果海棠 (*M. platycarpa*) 为绿苹果组野香海棠 (*M. coronaria*) 和苹果 (*M. × domestica*) 的杂交种。Wasson (2004) 认为西府海棠 (*M. micromalus*) 是山荆子 (*M. baccata*) 与海棠花 (*M. spectabilis*) 的天然杂交种, 朱眉海棠 (*M. zumi*) 是毛山荆子 (*M. mandshurica*) 和三叶海棠 (*M. sieboldii*) 的天然杂交种, 八棱海棠 (*M. robusta*) 为山荆子 (*M. baccata*) 和楸子 (*M. prunifolia*) 的杂交种, 海棠花 (*M. spectabilis*) 未见野生种。李育农 (2001) 认为多花海棠 (*M. floribunda*) 是楸子 (*M. prunifolia*) 和三叶海棠 (*M. sieboldii*) 的杂交种。石胜友等 (2005) 认为变叶海棠 (*M. toringoides*) 是花叶海棠 (*M. transitoria*) 与陇东海棠 (*M. kansuenses*) 的杂交种。然而, 在苹果属植物经典分种检索表中 (Rehder, 1940; 俞德浚, 1974), 上述种质皆被认定为苹果属种, 并为多数学者所接受。

通常认为苹果属种均具有一定的自然分布区域。虽然近年来部分种的自然分布区逐渐消失, 但

这并不能否定该种分类地位的存在。鉴于此, Zhang 等 (2017) 采用构建数据矩阵的方式, 对 131 份海棠种和品种花粉纹饰的规则化程度进行了比较, 结果表明海棠种的花粉纹饰皆为规则型, 但花粉纹饰规则的种质并非一定是种。这一结论在创新性地提供了一种有效界定苹果属种分类地位方法的同时, 也启发后人: 除自然分布区外, 某些宏观 (花、叶、果等表型性状) 或微观性状 (如花粉纹饰等) 亦可能成为海棠种和品种界定的标准。

3.3 品种记载不规范

品种记载主要包括名称记载和调查性状记载两个方面。引进的海棠在国内流通时, 由于种种原因, 出现了同名异物和同物异名的现象, 如在 Phipps 等 (1990) 的苹果亚科清单中 *M. sargentii* 与 *M. toringoides* 被认为是同物异名。并且伴随着长期的栽培过程, 海棠栽培品种日益增多, 这一现象也日趋严重, 给生产和繁育改良工作带来了极大的不便。因此, 严格按照《国际栽培植物命名法规》开展海棠品种名称记载势在必行。对于调查性状的记载, 虽然国际植物新品种保护联盟根据特异性 (Distinctness)、一致性 (Uniformity)、稳定性 (Stability) 原则制定了观赏海棠新品种测试指南 (UPOV, 2003), 但因样本量少、区域差异性大、观测程度不足等原因, 该测试指南并未囊括所有分类性状, 且部分性状在调查过程中很难与测试标准相对应, 这严重影响了调查工作的全面化、规范化及分类结果的相互融合。鉴于此, 建议 DUS (Distinctness, Uniformity and Stability) 测试指南的编制应建立在长时间、定地点 [即建立权威的测试站, 中国南方: 江苏省扬州市国家级海棠种质资源库—扬州小苹果园艺有限公司 (<http://www.nfgrp.cn/>); 中国北方: 北京市海棠国家林木种质资源库—北京胖龙丽景科技有限公司 (<http://www.nfgrp.cn/>); 国外: 如美国阿诺德树木园 (The Arnold Arboretum) (<https://www.arboretum.harvard.edu/plants/plant-search/#results>)、莫顿树木园 (The Morton Arboretum) (<http://www.mortonarb.org/trees-plants/tree-plant-descriptions/crabapple-cultivars/>)、纽约植物园 (The New York Botanical Garden) (<https://www.nybg.org/garden/crabapples/>) 等]、大样本统计的基础上, 且在定量的基础上定性, 进行分类等级的划分, 并为每一等级确立相应的模式品种 (3 个左右), 以增强其准确性与实用性。

3.4 分类方法待斟酌

基于形态学分类的直观性, 数量学分类的客观性, 细胞分类学的基础性, 微形态学分类的准确性, 同工酶标记的相对稳定性及分子标记的优越性, 如何有效选择并高效结合这些方法, 为海棠品种分类提供更多更可靠的依据, 值得分类学者斟酌。目前, 随着分类技术的不断进步, 越来越多的学者对新兴分子标记技术表现出十足的青睐, 而开始摒弃最为传统的形态学分类方法。至此, 作者认为, 形态学分类依旧是所有其他分类方法的基础, 海棠品种分类以形态学分类为主, 辅以数量学分类、分子标记等手段仍应是今后分类发展的趋势。

3.5 体系应用受限制

科学分类体系的建立应以种系为基础, 兼顾品种演化和实际应用, 并以品种演化为主 (楚爱香和汤庚国, 2008a)。目前, 虽然国际公认的“种系—品种群—品种”3 级分类系统已初步成功应用于垂丝海棠、湖北海棠、西府海棠少数种系中, 但是对于大部分海棠品种, 困难溯其源, 分类工作的系统化、权威化仍未形成更高的突破。鉴于此, 过分强调“准确全面反映品种亲缘关系”也许反而会使人望而却步, 裹足不前 (张宇和, 1998)。为切实解决当前品种分类工作面临的这一瓶颈, 作者认为可在全面调查海棠种质性状特征的基础上, 区别对待种和品种的分类学意义。种主要应用于亲

缘与演化关系的探讨, 而品种则可基于观赏期、树形、花色、果色等重要观赏特性, 按照由品种群到品种的分类等级, 建立相应的应用分类体系, 以推动海棠产业化的不断发展。对于品种来说, 谱系的研究仅为其遗传多样性研究及良种选育提供理论依据。

References

- Bala B, Mallik M, Saclain S, Islam M S. 2017. Genetic variation in wild and hatchery populations of giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) revealed by randomly amplified polymorphic DNA markers. *Journal of Genetic Engineering & Biotechnology*, 15 (1): 23 - 30.
- Behnke H D. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: ultrastructure. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62 (3): 647 - 663.
- Beckerman J, Chatfield J, Draper E. 2009. A 33-year evaluation of resistance and pathogenicity in the apple scab-crabapples pathosystem. *HortScience*, 44 (3): 599 - 608.
- Bowden W M. 1940. Diploidy, polyploidy, and winter hardiness relationships in the flowering plants. *American Journal of Botany*, 27 (6): 357 - 371.
- Brown S K. 2012. *Apple (Malus × domestica)*. Fruit breeding. New York: Springer: 329 - 367.
- Budak H, Shearman R C, Parmaksiz I, Dweikat I. 2004. Comparative analysis of seeded and vegetative biotype buffalograsses based on phylogenetic relationship using ISSRs, SSRs, RAPDs, and SRAPs. *Theoretical and Applied Genetics*, 109 (2): 280 - 288.
- Campbell C S, Greene C W, Dickinson T A. 1991. Reproductive biology in subfam. Maloideae (Rosaceae). *Systematic Botany*, 16 (2): 333 - 349.
- Campbell C S, Evans R C, Morgan D R, Dickinson T A, Arsenault M P. 2007. Phylogeny of subtribe Pyrinae (formerly the Maloideae, Rosaceae): limited resolution of a complex evolutionary history. *Plant Systematics and Evolution*, 266 (1): 119 - 145.
- Catalina D A N, Sestras A F, Bozdog C, Sestras R E. 2015. Investigation of wild species potential to increase genetic diversity useful for apple breeding. *Genetika*, 47 (3): 993 - 1011.
- Chao D Y, Dilkes B, Luo H, Douglas A, Yakubova E, Lahner B, Salt D E. 2013. Polyploids exhibit higher potassium uptake and salinity tolerance in *Arabidopsis*. *Science*, 341 (6146): 658 - 659.
- Chen Hao-zi. 1962. Flower mirror. 2nd ed. Beijing: Agriculture Press: 114, 184 - 187. (in Chinese)
陈洪子. 1962. 花镜. 2版. 北京: 农业出版社: 114, 184 - 187.
- Chen Heng-xin. 2007. Research on the cultivars classification and resources utilization of crabapple (*Malus* spp.) in Shandong [M. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Forestry University. (in Chinese)
陈恒新. 2007. 山东海棠品种分类与资源利用研究[硕士论文]. 南京: 南京林业大学.
- Chen Heng-xin, Liu Lian-fen, Qian Guan-ze, Tang Geng-guo. 2007. Advances in classification for cultivars of crabapple (*Malus* spp.). *Journal of Liaocheng University (Natural Science Edition)*, 20 (2): 57 - 61. (in Chinese)
陈恒新, 刘连芬, 钱关泽, 汤庚国. 2007. 海棠 (*Malus* spp.) 品种分类研究进展. 聊城大学学报 (自然科学版), 20 (2): 57 - 61.
- Chen Jun-yu. 2001. China floral taxonomy. Beijing: China Forestry Publishing House: 5. (in Chinese)
陈俊愉. 2001. 中国花卉品种分类学. 北京: 中国林业出版社: 5.
- Chen Si. 1985. Crabapple spectrum. Beijing: Zhonghua Book Company. (in Chinese)
陈思. 1985. 海棠谱. 北京: 中华书局.
- Chu Ai-xiang. 2009. Research on the cultivar classification of ornamental crabapples in Henan [Ph. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Forestry University. (in Chinese)
楚爱香. 2009. 河南观赏海棠品种分类研究[博士论文]. 南京: 南京林业大学.
- Chu Ai-xiang, Tang Geng-guo. 2008a. Progress of classification of ornamental crabapple varieties. *Bulletin of Biology*, 43 (7): 15 - 17. (in Chinese)
楚爱香, 汤庚国. 2008a. 观赏海棠品种分类研究进展. 生物学通报, 43 (7): 15 - 17.
- Chu Ai-xiang, Tang Geng-guo. 2008b. Cultivar investigation and classification of *Malus halliana* Koehne in Henan province. *Acta Agriculture Universitatis Jiangxiensis*, 30 (6): 1090 - 1096. (in Chinese)
楚爱香, 汤庚国. 2008b. 河南垂丝海棠品种的调查与分类. 江西农业大学学报, 30 (6): 1090 - 1096.
- Chu Ai-xiang, Tang Geng-guo. 2008c. Classification method of ornamental plants in China. *Journal of Forestry Engineering*, 22 (4): 1 - 5. (in

- Chinese)
- 楚爱香, 汤庚国. 2008c. 我国观赏植物的品种分类方法. 林业工程学报, 22 (4): 1 - 5.
- Chu Ai-xiang, Yang Ying-jun, Tang Geng-guo, Tong Li-li. 2009. Studies on numerical taxonomy of the *Malus halliana* Koehne cultivars in Henan. Acta Horticulturae Sinica, 36 (3): 377 - 384. (in Chinese)
- 楚爱香, 杨英军, 汤庚国, 童丽丽. 2009. 河南垂丝海棠品种数量分类研究. 园艺学报, 36 (3): 377 - 384.
- Comai L. 2005. The advantages and disadvantages of being polyploid. Nature Reviews Genetics, 6 (11): 836 - 846.
- den Boer A F. 1959. Ornamental crab apples. Washington: The American Association of Nurserymen.
- Dickinson T A, Lo E, Talent N. 2007. Polyploidy, reproductive biology, and Rosaceae: understanding evolution and making classifications. Plant Systematics and Evolution, 266 (1 - 2): 59 - 78.
- Dirr M A. 2009. Manual of woody landscape plants. 6th ed. Stipes Publishing, Champaign, IL. Dorji K, Yapwattanaphun C. 2015. Assessment of the genetic variability amongst mandarin (*Citrus reticulata*, Blanco) accessions in Bhutan using AFLP markers. BMC Genetics, 16 (1): 1 - 7.
- Dorji K, Yapwattanaphun C. 2015. Assessment of the genetic variability amongst mandarin (*Citrus reticulata*, Blanco) accessions in Bhutan using AFLP markers. BMC Genetics, 16 (1): 1 - 7.
- Eide F. 1981. Key for northwest European Rosaceae pollen. Grana, 20 (2): 101 - 118.
- Fei Yan-liang, Liu Qing-lin, Ge Hong. 2008. Crops and their wild relatives in China. Vol. Flowers. Beijing: China Agriculture Press: 390 - 391. (in Chinese)
- 费砚良, 刘青林, 葛 红. 2008. 中国作物及其野生近缘植物. 花卉卷. 北京: 中国农业出版社: 390 - 391.
- Feng Ting-ting. 2007. New molecular evidence for the hybrid origin of *Malus toringoides* (Rehd.) Hughes [M. D. Dissertation]. Chongqing: Southwest University. (in Chinese)
- 冯婷婷. 2007. 变叶海棠 (*Malus toringoides* Hughes) 杂种起源的新分子证据 [硕士论文]. 重庆: 西南大学.
- Ferriol M, Pico B, Nuez F. 2003. Genetic diversity of a germplasm collection of *Cucurbita pepo* using SRAP and AFLP markers. Theoretical and Applied Genetics, 107 (2): 271 - 282.
- Fiala J L. 1994. Flowering crabapples. Portland: Timber Press: 105 - 273.
- Gao Yuan, Liu Feng-zhi, Cao Yu-fen, Wang Kun. 2007. Analysis of genetic relationship for *Malus* germplasm resources by SSR markers. Journal of Fruit Science, 24 (2): 129 - 134. (in Chinese)
- 高 源, 刘凤之, 曹玉芬, 王 昆. 2007. 苹果属种质资源亲缘关系的 SSR 分析. 果树学报, 24 (2): 129 - 134.
- Ge Hong. 2006. Xijing miscellanies. Vol. 1. Xi'an: Sanqin Publishing House. (in Chinese)
- 葛 洪. 2006. 西京杂记. 卷一. 西安: 三秦出版社.
- Gharghani A, Zamani Z, Talaie A, Oraguzie N C, Fatahi R, Hajnajari H, Wiedow C, Gardiner S E. 2009. Genetic identity and relationships of iranian apple (*Malus × domestica* Borkh.) cultivars and landraces, wild *Malus* species and representative old apple cultivars based on simple sequence repeat (SSR) marker analysis. Genetic Resources and Crop Evolution, 56 (6): 829 - 842.
- Gilman E F, Watson D G. 2014. *Malus* spp.: Crabapple. Environmental Horticulture, 1 - 4.
- Guan Chuan-you. 2008. Study on the cultivation history and cultural significance of chinese flowering crabapple. Ancient and Modern Agriculture, (2): 67 - 74. (in Chinese)
- 关传友. 2008. 论海棠的栽培历史与文化意蕴. 古今农业, (2): 67 - 74.
- Guo Da-yong, Xu Yu-hai, Zhang Jing-guo, Luo Zheng-rong. 2009. The intraspecific variation of *Malus hupehensis* analyzed by SRAP. Journal of Fruit Science, 26 (6): 886 - 890. (in Chinese)
- 郭大勇, 徐育海, 张靖国, 罗正荣. 2009. 湖北海棠种内遗传变异的 SRAP 分析. 果树学报, 26 (6): 886 - 890.
- Guo Ling, Zhou Shi-liang, Zhang Zuo-shuang, Shen Xiang, Cao Ying, Zhang Dong-lin, Shu Huai-rui. 2009. Relationships of species, hybrid species and cultivars in genus *Malus* revealed by AFLP markers. Scientia Silvae Sinicae, 45 (4): 33 - 40. (in Chinese)
- 郭 翎, 周世良, 张佐双, 沈 向, 曹 颖, 张东林, 束怀瑞. 2009. 苹果属种、杂交种及品种之间关系的 AFLP 分析. 林业科学, 45 (4): 33 - 40.
- Guo Yi-bo. 2013. Relationship of crabapple of *Malus* by AFLP [M. D. Dissertation]. Yangling: North West Agriculture and Forestry University. (in Chinese)
- 郭亦博. 2013. 苹果属海棠资源亲缘关系的 AFLP 分析 [硕士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Hebda R J, Chinnappa C C, Smith B M. 1988. Pollen morphology of the Rosaceae of Western Canada: I. Agrimonia to Crataegus. Grana, 27 (2):

- 95 - 113.
- Heslop-Harrison J. 1968. Pollen wall development. *Science*, 161 (3838): 230 - 237.
- Höfer M, Ali M A M S E, Sellmann J, Peil A. 2014. Phenotypic evaluation and characterization of a collection of *Malus* species. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 61 (5): 943 - 964.
- Horejsi T, Staub J E. 1999. Genetic variation in cucumber (*Cucumis sativus* L.) as assessed by random amplified polymorphic DNA. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 46 (4): 337 - 350.
- Huang Yue-yuan, Huang De-lin. 1985. Flower scripture. Shanghai: Shanghai Bookstore Publishing House. (in Chinese)
黄岳渊, 黄德邻. 1985. 花经. 上海: 上海书店出版社.
- Huckins C A. 1968. Flowers and fruits keys to the ornamental crabapples cultivated in the United States. *Baileya*, 15 (4): 129.
- Jefferson R M. 1965. History, progeny, and locations of crabapples of documented authentic origin. *Agricultural Research Service*: 1 - 63.
- Jiang Nan-nan, Tang Geng-guo. 2007. An exploratin of Chinese crabapple culture. *Journal of Nanjing Forestry University (Humanities and Social Sciences Edition)*, 7 (1): 56 - 60. (in Chinese)
姜楠南, 汤庚国. 2007. 中国海棠花文化初探. *南京林业大学学报 (人文社会科学版)*, 7 (1): 56 - 60.
- Juniper B E, Watkins R, Harris S A. 1999. The origin of the apple. *Acta Hort*, 484: 27 - 34.
- Kalia R K, Rai M K, Kalia S, Singh R, Dhawan A K. 2011. Microsatellite markers: an overview of the recent progress in plants. *Euphytica*, 177 (3): 309 - 334.
- Khanizadeh S, Granger R, Dube' C, Groleau Y. 2013. Jade crabapple. *Canadian Journal of Plantence*, 93 (2): 341 - 342.
- Kobayashi K, Horisaki A, Niikura S, Ohsawa R. 2007. Diallel analysis of floral morphology in radish (*Raphanus sativus* L.) . *Euphytica*, 158 (1 - 2): 153 - 165.
- Kocsis M, Jaromi L, Putnoky P, Kozma P, Borhidi A. 2005. Genetic diversity among twelve grape cultivars indigenous to the Carpathian Basin revealed by RAPD markers. *VITIS-Journal of Grapevine Research*, 44 (2): 87 - 91.
- Kong H Z. 2001. Comparative morphology of leaf epidermis in the Chloranthaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136 (3): 279 - 294.
- Levin D A. 2002. The role of chromosomal change in plant evolution. New York: Oxford University Press.
- Liang Guo-lu, Li Xiao-lin. 1993. Chromosome studies of Chinese species of *Malus* Mill. *Journal of Systematics and Evolution*, 31 (3): 236 - 251. (in Chinese)
梁国鲁, 李晓林. 1993. 中国苹果属植物染色体研究. *植物分类学报*, 31 (3): 236 - 251.
- Li Yu-nong. 1989. An investigation of the genetic centre of *M. pumila* and *Malus* in the world. *Acta Horticulturae Sinica*, 16 (2): 101 - 108. (in Chinese)
李育农. 1989. 世界苹果和苹果属植物基因中心的研究初报. *园艺学报*, 16 (2): 101 - 108.
- Li Yu-nong. 1999. Progress in research on the origin and evolution of genus *Malus* in the world. *Journal of Fruit Science*, (S1): 8 - 19. (in Chinese)
李育农. 1999. 世界苹果属植物的起源演化研究新进展. *果树科学*, (S1): 8 - 19.
- Li Yu-nong. 2001. Researches of germplasm resources of *Malus* Mill. Beijing: China Agriculture Press: 3 - 9, 181 - 183, 315 - 335. (in Chinese)
李育农. 2001. 苹果属植物种质资源研究. 北京: 中国农业出版社: 3 - 9, 181 - 183, 315 - 335.
- Li Xiao-lei. 2008. Analysis of pollen characteristics of ornamental crabapple (*Malus* sp.) and its flower, fruit aroma [M. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
李晓磊. 2008. 观赏海棠 (*Malus* sp.) 花粉特性及花果香气研究 [硕士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- Li Xiao-lei, Shen Xiang, Sun Fan-ya, Shu Huai-rui, Cao Ying. 2008. Ornamental crabapple pollen morphology and its taxonomic applications. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (8): 1175 - 1182. (in Chinese)
李晓磊, 沈向, 孙凡雅, 束怀瑞, 曹颖. 2008. 苹果属观赏海棠品种花粉形态及分类研究. *园艺学报*, 35 (8): 1175 - 1182.
- Lin Hong-rong. 1990. Fragrant crabapple in Changzhou. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 11 (3): 63 - 65. (in Chinese)
林鸿荣. 1990. 昌州香海棠. *四川林业科技*, 11 (3): 63 - 65.
- Liu Jin-fu, Li Yun, Zhao Hui-xiang. 2002. Utilization of *Malus zumi* fruit processing. *Food and Fermentation Industries*, 28 (6): 70 - 73. (in Chinese)
刘金福, 李昀, 赵惠祥. 2002. 珠美海棠果实加工利用研究. *食品与发酵工业*, 28 (6): 70 - 73.
- Liu Qing-lin, Zhao Hui-en. 1998. Discussion on the criteria and category of cultivar classification in ornamental plants. *Journal of Beijing Forestry University*, 20 (2): 67 - 71. (in Chinese)

- 刘青林, 赵会恩. 1998. 试论观赏植物品种分类的标准与单位. 北京林业大学学报, 20 (2): 67 - 71.
- Liu Zhi-qiang, Tang Geng-guo. 2004a. Application research on the use of *Malus* cvs in landscape design. Journal of Suzhou University of Science and Technology (Engineering and Technology), 17 (3): 75 - 80. (in Chinese)
- 刘志强, 汤庚国. 2004a. 海棠在园林中的应用研究. 苏州科技学院学报 (工程技术版), 17 (3): 75 - 80.
- Liu Zhi-qiang, Tang Geng-guo. 2004b. A study on cultivar classification system of *Malus halliana* Koehne. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 28 (1): 101 - 106. (in Chinese)
- 刘志强, 汤庚国. 2004b. 南京地区垂丝海棠品种分类研究. 南京林业大学学报 (自然科学版), 28 (1): 101 - 106.
- Liu Zhi-qiang, Tang Geng-guo. 2006. A study of the numerical classification on *Malus halliana* cultivars. Sichuan Forestry Exploration and Design, (4): 20 - 22. (in Chinese)
- 刘志强, 汤庚国. 2006. 垂丝海棠品种数量分类研究. 四川林勘设计, (4): 20 - 22.
- Lindén L, Iwarsson M. 2014. Identification of weeping crabapple cultivars by microsatellite DNA markers and morphological traits. Scientia Horticulturae, 179: 221 - 226.
- Lu Qiu-nong, Jia Ding-xian. 1999. China fruit chi · Apple. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press: 25 - 50. (in Chinese)
- 陆秋农, 贾定贤. 1999. 中国果树志 · 苹果卷. 北京: 中国农业科技出版社: 25 - 50.
- Luby J J. 2003. Taxonomic classification and brief history. Apples: botany, production and uses. Cambridge: CABI: 1 - 14.
- Luo Jing-jing, Bai Bin-bin, Li Hong, Yu Hong-qiang, You Jie. 2012. Cultivars investigation and numerical classification of ornamental *Malus* spp. in Beijing. Chinese Agricultural Science Bulletin, 28 (13): 290 - 296. (in Chinese)
- 骆菁菁, 柏斌斌, 李 虹, 俞红强, 游 捷. 2012. 北京地区海棠品种调查与数量学分类. 中国农学通报, 28 (13): 290 - 296.
- Luo Si-qian, Li Yu-xia. 2014. Morphology, classification and aroma research of *Malus* spp. Farm Technology, (6): 97. (in Chinese)
- 罗思谦, 李玉霞. 2014. 苹果属海棠的形态, 分类以及香气研究. 农家科技, (6): 97.
- Mao Han-shu, Ma Yan, Wang Zhong-zhi. 1992. Studies on numerical classification of Chinese Mei flower cultivars. Journal of Beijing Forestry University, 14 (4): 59 - 66. (in Chinese)
- 毛汉书, 马 燕, 王忠芝. 1992. 中国梅花品种数量分类研究. 北京林业大学学报, 14 (4): 59 - 66.
- Marquard R D, Chan C R. 1995. Identifying crabapple cultivars by isozymes. Journal of the American Society for Horticultural Science, 120 (5): 706 - 709.
- Martens J, Fretz T A. 1980a. Identification of eight crabapples by pollen surface sculpture. Journal of the American Society for Horticultural Science, 105 (2): 257 - 263.
- Martens J, Fretz T A. 1980b. Differentiation of nine crabapples based on bud and leaf surface features. Journal of the American Society for Horticultural Science, 105 (2): 263 - 273.
- Mc Vaugh R. 1943. The status of certain anomalous native crab-apples in eastern United States. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 70 (4): 418 - 429.
- Meng Shu-chun, Zheng Xiao-ying, Liu Yu-mei, He Wei-ming, Liu Pang-yuan. 2005. Diversity analysis of morphological traits in Chinese cabbage germplasm resources. Acta Agriculture Boreali-Sinica, 20 (4): 57 - 61. (in Chinese)
- 孟淑春, 郑晓鹰, 刘玉梅, 何伟明, 刘庞沅. 2005. 大白菜种质资源形态性状的多样性分析. 华北农学报, 20 (4): 57 - 61.
- Mratinić E, Akšić M F. 2011. Evaluation of phenotypic diversity of apple (*Malus* sp.) germplasm through the principle component analysis. Genetika, 43 (2): 331 - 340.
- Mratinić E, Akšić M F. 2012. Phenotypic Diversity of apple (*Malus* sp.) germplasm in south serbia. Brazilian Archives of Biology and Technology, 55 (3): 349 - 358.
- Muzher B M, Younis R A A, El-Halabi O, Ismail O M. 2007. Genetic identification of some Syrian local apple (*Malus* sp.) cultivars using molecular markers. Res J Agric Biol Sci, 3 (6): 704 - 713.
- NÁTR L. 1997. Crop evolution, adaptation and yield. Photosynthetica, 34 (1): 56.
- Nazeri Joneghani V. 2008. Pollen morphology of the genus *Malus* (Rosaceae). Iranian Journal of Science and Technology (Sciences), 32 (2): 89 - 97.

- Nocker S V, Berry G, Najdowski J, Michelutti R, Luffman M, Forsline P, Alsmairat N, Beaudry R, Nair M G, Ordidge M. 2012. Genetic diversity of red-fleshed apples (*Malus*). *Euphytica*, 185 (2): 281 - 293.
- Oraguzie N C, Gardiner S E, Basset H C M, Stefanati M, Ball R D, Bus V G M, White A G. 2001. Genetic diversity and relationships in *Malus* sp. germplasm collections as determined by randomly amplified polymorphic DNA. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 126 (3): 318 - 328.
- Otto S P, Whitton J. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics*, 34 (1): 401 - 437.
- Phipps J B, Robertson K R, Smith P G, Rohrer J R. 1990. A checklist of the subfamily Maloideae (Rosaceae). *Canadian Journal of Botany*, 68 (10): 2209 - 2269.
- Potter D, Eriksson T, Evans R C, Oh S, Smedmark J E E, Morgan D R, Kerr M, Robertson K R, Arsenault M, Dickinson T A, Campbell C S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 266 (1): 5 - 43.
- Qaiser M, Perveen A, Sarwar G R. 2015. Pollen morphology of the family Crassulaceae from Pakistan and Kashmir and its taxonomic implications. *Pakistan Journal of Botany*, 47 (4): 1481 - 1493.
- Qi Ji-zhong, Ding Meng-juan, Wang Bao-liang. 1995. Weighted cluster analysis of numerical classification. *Journal of Jilin Forestry University*, 11 (2): 91 - 95. (in Chinese)
- 戚继忠, 丁梦娟, 王宝良. 1995. 数量分类的加权聚类法. *吉林林学院学报*, 11 (2): 91 - 95.
- Qian Guan-ze. 2005. The taxonomic study of the genus *Malus* Mill. [Ph. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Forestry University. (in Chinese)
- 钱关泽. 2005. 苹果属 (*Malus* Mill.) 分类学研究 [博士论文]. 南京: 南京林业大学.
- Ramsey J, Schemske D W. 2002. Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33 (1): 589 - 639.
- Rehder A. 1940. *Manual of cultivated trees and shrubs*. New York: Macmillan Co: 389 - 399.
- Robinson J P, Harris S A, Juniper B E. 2001. Taxonomy of the genus *Malus* Mill. (Rosaceae) with emphasis on the cultivated apple, *Malus domestica* Borkh. *Plant Systematics and Evolution*, 226 (1 - 2): 35 - 58.
- Ruiz J J, García-Martínez S, Picó B, Gao M, Quiros C F. 2005. Genetic variability and relationship of closely related Spanish traditional cultivars of tomato as detected by SRAP and SSR markers. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130 (1): 88 - 94.
- Sarwar A K M G, Hoshino Y, Araki H. 2010. Pollen morphology and infrageneric classification of *Alstroemeria* L. (Alstroemeriaceae). *Grana*, 49 (4): 227 - 242.
- Sarwar A K M G, Hoshino Y, Araki H. 2015. Pollen morphology and its taxonomic significance in the genus *Bomarea* Mirb. (Alstroemeriaceae) - II. Subgenus *Bomarea*. *Acta Botanica Brasílica*, 29 (4): 586 - 596.
- Schwartz T. 2001. Using *Malus* without malice *Malus* species are among the most popular plants used by homeowners today. New varieties of the genus will help keep this classic from getting old. *American Nurseryman*, 193 (1): 32 - 37.
- Shi Lei, Li Yuan-yuan, Ji Zhi-qiang, Kang Wen-yi. 2009. Study on volatile constituents of flowers of *Malus micromalus* Makino. *China Pharmaceuticals*, 18 (19): 6 - 8. (in Chinese)
- 石磊, 李元元, 姬志强, 康文艺. 2009. 西府海棠挥发性成分研究. *中国药业*, 18 (19): 6 - 8.
- Shi Sheng-you, Cheng Ming-hao, Hu Yu-lin, Guo Qi-gao, Liang Guo-lu, Zhou Zhi-qin. 2008. Application of AFLP analysis in origin of *Malus xiaojinensis* Cheng et Jiang. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (2): 281 - 284. (in Chinese)
- 石胜友, 成明昊, 胡玉林, 郭启高, 梁国鲁, 周志钦. 2008. 用 AFLP 分析小金海棠的起源. *园艺学报*, 35 (2): 281 - 284.
- Shi Sheng-you, Liang Guo-lu, Cheng Ming-hao, Guo Qi-gao, Li Xiao-lin, Zhou Zhi-qin. 2005. AFLP analysis of the origin of *Malus toringoides* Hughes. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (5): 802 - 806. (in Chinese)
- 石胜友, 梁国鲁, 成明昊, 郭启高, 李晓林, 周志钦. 2005. 变叶海棠起源的 AFLP 分析. *园艺学报*, 32 (5): 802 - 806.
- Simo Santalla P, Chu N T, Georges D, Cadic A. 2000. Characterisation of crabapple clones by isozyme electrophoresis/Nineteenth International Symposium on Improvement of Ornamental Plants, 508: 301 - 302.
- Smitley D R, Peterson N C. 1993. Evaluation of selected crabapple cultivars for insect resistance. *Journal of Environmental Horticulture*, 11 (4): 171 - 175.
- Söylemezoğlu G, Ağaoğlu Y S, Uzun H I. 2001. Ampelographic characteristics and isozymic analysis of *Vitis vinifera* spp. *sylvestris* Gmel. in southwestern Turkey. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 15 (2): 106 - 113.

- Sun Ping, Zong Yu, Liu Jing, Hu Chun-yun, Teng Yuan-wen. 2013. Study on genetic diversity of *Malus sieboldii* in Qingliangfeng Region based on SSR markers. *Journal of Fruit Science*, 30 (1): 8 - 15. (in Chinese)
- 孙 萍, 宗 宇, 刘 晶, 胡春云, 滕元文. 2013. 基于 SSR 标记的清凉峰地区三叶海棠遗传多样性研究. *果树学报*, 30 (1): 8 - 15.
- Talent N. 2009. Evolution of gametophytic apomixis in flowering plants: an alternative model from Maloid Rosaceae. *Theory in Biosciences*, 128 (2): 121 - 138.
- Tang Jian-min, Zhou Shi-liang, Cheng Ming-hao, Lin Qi-bing, Zhou Zhi-qin. 2006. Identification of the F₁ hybrids of *Malus xiaojinensis* using RAPD and SSR molecular markers. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 22 (2): 36 - 40. (in Chinese)
- 唐建民, 周世良, 成明昊, 林启冰, 周志钦. 2006. 用 RAPD 和 SSR 分子标记鉴定小金海棠 F₁ 代杂种实生苗的研究. *中国农学通报*, 22 (2): 36 - 40.
- Tamhankar S A, Patil S G, Rao V S. 2001. Assessment of the genetic diversity of some important grape genotypes in India using RAPD markers. *VITIS-Journal of Grapevine Research*, 40 (3): 157 - 161.
- Ulukan H. 2009. The evolution of cultivated plant species: classical plant breeding versus genetic engineering. *Plant Systematics and Evolution*, 280 (3): 133 - 142.
- UPOV. 2003. Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability [ornamental apple (*Malus* Mill.)]. TG/192/1.
- Vamosi J C, Dickinson T A. 2006. Polyploidy and diversification: a phylogenetic investigation in Rosaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 167 (2): 349 - 358.
- Wang Kai-fa, Wang Xian-zeng. 1983. An introduction to palynology. Beijing: Beijing University Press: 21 - 34. (in Chinese)
- 王开发, 王宪曾. 1983. 孢粉学概论. 北京: 北京大学出版社: 21 - 34.
- Wang Yan-xiu, Chen Bai-hong, Wang Shu-hua, Hu Zi-jing, Dang Zhao-xia, Wei Xiao-yan. 2014. SEM observation on the pollen morphology of eleven ornamental crabapple varieties. *Bulletin of Botanical Research*, 34 (6): 751 - 757. (in Chinese)
- 王延秀, 陈佰鸿, 王淑华, 胡紫璟, 党兆霞, 魏晓燕. 2014. 11 个观赏海棠品种花粉形态扫描电镜观察. *植物研究*, 34 (6): 751 - 757.
- Wang Zhen, Wang Wen-he, Zhang Jie, Song Ting-ting, Yao Yun-cong. 2014. Genetic diversity and phylogenetic relationships analysis of major ornamental crabapple species. *Journal of Fruit Science*, 31 (6): 1005 - 1016. (in Chinese)
- 王 珍, 王文和, 张 杰, 宋婷婷, 姚允聪. 2014. 主要观赏海棠品种的遗传多样性及其亲缘关系分析. *果树学报*, 31 (6): 1005 - 1016.
- Wasson E. 2004. Trees and shrubs: Illustrated A to Z of over 8 500 plants. Willoughby, NSW, Australia: Global Publishing: 461 - 468.
- Wei Ai-min, Du Sheng-li, Han Yi-ke, Zhang Li. 2001. Methods of plant cell ploidy level identification. *Tianjin Agricultural Sciences*, 7 (2): 41 - 43. (in Chinese)
- 魏爱民, 杜胜利, 韩毅科, 张 历. 2001. 植物细胞染色体倍性鉴定方法. *天津农业科学*, 7 (2): 41 - 43.
- Wendel J F. 2000. Genome evolution in polyploids. *Plant Molecular Biology*, 42 (1): 225 - 249.
- Wu Zheng-yi, Zhou Zhe-kun, Li De-zhu, Peng Hua, Sun Hang. 2003. The areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 25 (3): 245 - 257. (in Chinese)
- 吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 彭 华, 孙 航. 2003. 世界种子植物科的分布区类型系统. *云南植物研究*, 25 (3): 245 - 257.
- Wyman D. 1955. Trees for American gardens. New York: Macmillan.
- Xiang Qi-bai, Liu Yu-lian. 2008. An illustrated monograph of the sweet osmanthus cultivars in China. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Publishing House: 82 - 85. (in Chinese)
- 向其柏, 刘玉莲. 2008. 中国桂花品种图志. 杭州: 浙江科学出版社: 82 - 85.
- Xu R X, Hu D C, Chen Z Y, Zhang P, Jiang X M, Tang G G. 2014. SRAP analysis on genetic relationships of genotypes in the genus *Malus* Mill. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 28 (4): 602 - 607.
- Xu Ying-xiu. 2005. Analysis on morphological diversity and classification of *Chrysanthemum* [M. D. Dissertation]. Beijing: Beijing Forestry University. (in Chinese)
- 许莹修. 2005. 菊花形态性状多样性和品种分类的研究 [硕士论文]. 北京: 北京林业大学.
- Yang D Z, Zhang Z Y, Wen J. 2000. Structural characters of leaf epidermis in *Hyoscy amae* (Solanaceae) and their systematic significance. *Acta Botanica Sinica*, 42 (2): 133 - 142.

- Yang Gong-yi. 1984. Young's gardening plants code. Taipei: Taipei Press. (in Chinese)
杨恭毅. 1984. 杨氏园艺植物大名典. 台北: 台北出版社.
- Yang Xiao-hong, Li Yu-nong. 1995a. A study on the pollen morphology and systematics of genus *Malus* sect. *Chloromeles* (Decne) Rehd. in north America. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 17 (1): 18 - 23. (in Chinese)
杨晓红, 李育农. 1995a. 北美绿苹果组植物的花粉形态和系统学研究. 西南农业大学学报, 17 (1): 18 - 23.
- Yang Xiao-hong, Li Yu-nong. 1995b. Studies on the pollen morphology, systematics of genus *Malus* sect. *Sorbomalus* Zabel. and sect. *Docyniopsis* Schneid. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 17 (4): 348 - 354. (in Chinese)
杨晓红, 李育农. 1995b. 苹果属植物中花楸苹果组和多胜海棠组的花粉形态和系统学研究. 西南农业大学学报, 17 (4): 348 - 354.
- Yu De-jun. 1974. Flora of China. Vol. 36. Beijing: Science Press: 372 - 375. (in Chinese)
俞德浚. 1974. 中国植物志. 36 卷. 北京: 科学出版社: 372 - 375.
- Yu De-jun, Yan Zhen-long. 1956. *Malus* in China. Journal of Plant Taxonomy, 52: 77 - 100. (in Chinese)
俞德浚, 阎振龙. 1956. 中国之苹果属植物. 植物分类学报, 52: 77 - 100.
- Zhang Bing-bing, Liang Ying-hai, Tian Bin-bin, Song Hong-wei, Li Feng, Liu Hong-zhang. 2008. Analysis of genetic relationships of 17 wild species of the genus *Malus* using RAPD molecular markers. China Fruits, (2): 24 - 26. (in Chinese)
张冰冰, 梁英海, 田彬彬, 宋洪伟, 李峰, 刘洪章. 2008. 17 个苹果属野生植物种的 RAPD 亲缘关系研究. 中国果树, (2): 24 - 26.
- Zhang Ning, Shen Hong-xiang, Gao Xia-hong, Yao Yun-cong, Wang Yang, Feng Yong-qing. 2007. Phylogenetic relationship between ornamental and wild species of *Malus* in China. Acta Horticulturae Sinica, 34 (5): 1227 - 1234. (in Chinese)
张宁, 沈红香, 高遐虹, 姚允聪, 王洋, 冯永庆. 2007. 苹果属部分观赏品种与中国野生种的亲缘关系. 园艺学报, 34 (5): 1227 - 1234.
- Zhang W X, Zhao M M, Fan J J, Zhou T, Chen Y X, Cao F L. 2017. Study on relationship between pollen exine ornamentation pattern and germplasm evolution in flowering crabapple. Scientific Reports, 7: 39759.
- Zhang Yu-he. 1998. The genetic diversity and classification of cultivars of ornamental plants. Journal of Beijing Forestry University, 20 (2): 6 - 11. (in Chinese)
张宇和. 1998. 观赏植物遗传多样性及品种分类浅谈. 北京林业大学学报, 20 (2): 6 - 11.
- Zhang Wang-xiang, Jiang Zhi-hua, Qiu Jing, Wei Hong-liang, Cao Fu-liang. 2013. Studies on sequence dynamic distribution pattern of flower color parameters of ornamental crabapple. Acta Horticulturae Sinica, 40 (3): 505 - 514. (in Chinese)
张往祥, 江志华, 裘靓, 魏宏亮, 曹福亮. 2013. 观赏海棠花色时序动态分布格局研究. 园艺学报, 40 (3): 505 - 514.
- Zhang Wang-xiang, Qiu Jing, Jiang Zhi-hua, Wei Hong-liang, Cao Fu-liang, Tang Geng-guo. 2014a. Studies on dynamic characteristics of the pigment components of ornamental crabapple cultivars groups in flowering process. Acta Horticulturae Sinica, 41 (6): 1145 - 1156. (in Chinese)
张往祥, 裘靓, 江志华, 魏宏亮, 曹福亮, 汤庚国. 2014a. 观赏海棠品种群开花进程中色素组分动态特征研究. 园艺学报, 41 (6): 1145 - 1156.
- Zhang Wang-xiang, Wei Hong-liang, Jiang Zhi-hua, Cao Fu-liang, Tang Geng-guo. 2014b. Studies on flowering phenological characteristics of ornamental crabapple cultivar group. Acta Horticulturae Sinica, 41 (4): 713 - 725. (in Chinese)
张往祥, 魏宏亮, 江志华, 曹福亮, 汤庚国. 2014b. 观赏海棠品种群的花期物候特征研究. 园艺学报, 41 (4): 713 - 725.
- Zhao Liang. 2006. A preliminary study on the medicinal value of *Malus prunifolia*. Taiyuan: Shanxi Medical University. (in Chinese)
赵亮. 2006. 海红果药用价值的初步研究. 太原: 山西医科大学.
- Zhao Tian-tian, Shen Hong-xiang, Yao Yun-cong, Cao Qing-qin, Song Ting-ting. 2010. Identification of parentage of ornamental crabapple seedlings using AFLP markers. Acta Horticulturae Sinica, 37 (1): 121 - 128. (in Chinese)
赵天田, 沈红香, 姚允聪, 曹庆芹, 宋婷婷. 2010. 苹果属观赏海棠实生单株亲本的 AFLP 鉴定. 园艺学报, 37 (1): 121 - 128.
- Zheng Yang, Qu Xiao-ling, Guo Ling, Sun Fan-ya, Mao Zhi-quan, Shen Xiang. 2008. Advances on ornamental crabapple resources. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition), 39 (1): 152 - 160. (in Chinese)
郑杨, 曲晓玲, 郭翎, 孙凡雅, 毛志泉, 沈向. 2008. 观赏海棠资源谱系分析及育种研究进展. 山东农业大学学报(自然科学版), 39 (1): 152 - 160.