

花粉形态在核果类果树遗传起源和系统关系研究中的应用

刘有春¹, 陶承光^{2,*}, 刘威生^{1,*}, 刘宁¹, 刘硕¹, 章秋平¹, 郁香荷¹,
张玉萍¹, 徐铭¹, 张同喜¹

(¹辽宁省果树科学研究所, 辽宁营口 115009; ²辽宁省农业科学院, 沈阳 110161)

摘要: 综述了近 20 年核果类果树花粉形态的研究进展, 分别从花粉形态与核果类果树起源、属种系统演化、种(品种)间亲缘关系及其鉴定等方面进行了分析和总结, 对花粉形态在研究应用中存在的问题作了简要分析并提出建议。

关键词: 花粉形态; 核果类果树; 起源; 系统演化; 亲缘关系; 品种鉴定

中图分类号: S 662

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 09-1701-09

Application of Pollen Morphology in the Genetic Origin and Phylogenetic Relationship of Stone Fruit Trees

LIU You-chun¹, TAO Cheng-guang^{2,*}, LIU Wei-sheng^{1,*}, LIU Ning¹, LIU Shuo¹, ZHANG Qiu-ping¹,
YU Xiang-he¹, ZHANG Yu-ping¹, XU Ming¹, and ZHANG Tong-xi¹

(¹Liaoning Institute of Pomology, Yingkou, Liaoning 115009, China; ²Liaoning Agriculture Academy of Sciences, Shenyang 110161, China)

Abstract: This paper reviewed the progress of pollen morphology on stone fruit trees studied in last 20 years, summarized the pollen morphology in origin of stone fruit trees, systemic evolution, genetic relationship of species (variety) and species (variety) identification, respectively, and pointed out the problems existing in the application of pollen morphology and some suggestions were given.

Key words: pollen morphology; stone fruit trees; origin; systemic evolution; genetic relationship; variety identification

被子植物的花粉是植物体繁殖器官的一部分, 其结构由物种的基因所决定, 不受或受环境影响很小 (Walker, 1974; 埃尔特曼, 1978; Salmaki et al., 2008), 与植物的营养器官相比, 更能反映植物演化上的一般规律 (杨会侠, 2000), 花粉大小、形状、对称性和极性, 花粉萌发孔的数量、结构和位置, 花粉壁的结构以及表面雕纹等, 可为植物系统发育的研究提供有价值的资料 (Walker, 1974)。花粉壁通常分为两层, 即外壁 (exine) 和内壁 (intine), 外壁抗腐蚀及抗酸碱性能强, 是花

收稿日期: 2013-05-20; **修回日期:** 2013-08-09

基金项目: 公益性行业 (农业) 科研专项 (201003058)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: laast@vip.sina.com, wsluilaas@163.com; Tel: 024-31024001, 0417-7032892)

致谢: 感谢张爱民研究员对本文英文摘要的校正。

粉形态研究的主要依据,其表面纹饰、萌发孔的数量及类型稳定,是探讨植物起源、演化及亲缘关系的重要特征之一(Walker, 1974, 1980; 王伏雄等, 1995; 刘有春等, 2010a),迄今已在苹果(贺超兴和徐炳声, 1991; 闫忠业等, 2006)、梨(李秀根和杨健, 2002; 黄礼森等, 1993)、葡萄(刘三军等, 1997; 牛立新和张延龙, 2000)、桃(汪祖华和周建涛, 1990; 过国南等, 2006)、杏(罗新书等, 1992; 王玉柱等, 1998; 刘有春等, 2010b)、李(高静博等, 1994; 刘有春等, 2010c)等果树上得到成功应用。

核果类果树主要包括桃、李、杏、樱桃、梅等,隶属蔷薇科(Rosaceae)李亚科(Prunoideae)植物。本文中对花粉形态在核果类果树起源、属种系统演化关系、品种鉴定及亲缘关系分析等方面的研究进行总结和分析。

1 花粉形态与核果类果树的起源

一般而言,表观形态的相似性是亲缘关系判断的依据,而亲缘关系又是植物起源研究的基础。汪祖华和周建涛(1990)用扫描电子显微镜观察了103个桃品种和3个桃近缘野生种的花粉(新鲜花粉),依据花粉形态特点认为普通桃(*Amygdalus persica* L.)、山桃(*A. davidiana* Carr.)和新疆桃(*A. ferganensis* Kov. et Kost)的亲缘关系相近,起源于甘肃桃(*A. kansuensis* Skeels.);南方蟠桃(*A. persica* var. *platycarpa* Bean.)起源于南方水蜜桃,与北方蟠桃亲缘关系较远,而南方水蜜桃由蜜桃和南方硬肉桃演化而来,这与高锁柱等(1988)的研究结果一致。张秀英等(1997)根据花粉形态的观察分析,认为观赏桃的传播由北向南发展,南方的观赏桃品种比北方品种进化;另外,桃花品种‘白花山碧’与‘白花’山桃、‘单白’桃亲缘关系很近,结合‘白花山碧’花粉败育情况和萌发率分析,初步认为该品种是‘白花’山桃和‘单白’桃的天然杂交种,后经长期栽培由单瓣演化为重瓣或中间有重瓣基因参与(张秀英等, 1998)。关于种和品种起源的花粉形态研究在李、杏和樱桃中也有报道。仁用杏的分类地位和起源问题迄今尚未成定论(俞德浚, 1984; 吕英民等, 1994; 王玉柱等, 2006; 刘威生, 2008),通过观察普通杏(*Armeniaca vulgaris* Lam.)、西伯利亚杏(*A. sibirica* Lam.)和仁用杏的花粉形态,并结合花粉外壁附属物认为多数仁用杏起源于普通杏与西伯利亚杏的天然杂交种,部分还可能直接起源于普通杏甜仁类型(刘有春, 2010b)。同样,欧洲李(*Prunus domestica* L.) ($2n = 6x = 48$)的起源问题在学术界颇有争议(Crane & Lawrence, 1952; 林培钧等, 1986; Zohary, 1992; Liu et al., 2006),刘有春等(2010c)在观察李属(*Prunus* L.)花粉形态的基础上提出欧洲李可能起源于新疆的野生欧洲李($2n = 6x = 48$),同时融入了黑刺李(*P. spinosa* L.) ($2n = 4x = 32$)种质, Liu等(2006)从分子生物学的角度得出的结论支持此观点。此外,汪祖华和周建涛(1989)对新鲜花粉的研究,根据花粉进化的一般规律,认为起源于山东的樱桃较原始,山东是中国樱桃栽培品种的发源地之一,南方樱桃品种起源于山东樱桃,中国樱桃的传播方向是由北到南,并认为酸樱桃较甜樱桃进化,酸樱桃可能是由甜樱桃演化而来。

依上可知,演化关系的分析可对核果类果树的传播方向做出初步判断,进而结合花粉外壁纹饰的进化程度探讨、证实起源中心问题,由此得到启迪,花粉形态研究是否可为欧洲李的传播问题提供证据,有待进一步研究。

2 花粉形态与种属系统演化关系

不少学者将花粉显微形态特征作为植物亲缘关系和分类的重要依据,同时对于探讨种、属间系统和自然演化关系也颇有启迪,其中花粉的外壁纹饰作为衡量被子植物进化程度的参考指标之一

(Walker, 1980)。在植物长期的演化过程中, 花粉形态尤其是外壁纹饰及萌发孔也随之演化, 存在演化的一般规律, 总体上由规则纹饰到不规则纹饰, 由简单纹饰向复杂纹饰进化(Walker, 1974); 根据埃尔特曼(1962)的观点, 外壁纹饰是由无结构层(光滑)向穿孔(穴状)发展, 再由穿孔继续演化成条纹状类型。就条纹纹饰而言, 条脊相互交织是复杂纹饰, 是进化的表现(王业遯等, 1992); 条脊平滑向脊洼深进化(张秀英等, 1997); 花粉大小的演化趋势为小型($< 15 \mu\text{m}$) \rightarrow 中等($20 \sim 40 \mu\text{m}$) \rightarrow 大型($> 40 \mu\text{m}$) (Walker, 1974)。

根据已有的研究可知, 核果类果树花粉的外壁纹饰均属条纹纹饰, 种属间条纹的排列、宽窄、密度等性状差异明显。迄今, 花粉形态在核果类果树属间和属内系统演化关系研究中获得诸多进展。

桃、李、杏、樱桃等核果类果树属间系统关系一直存在众多争议, 从花粉形态研究的结论来看, 意见并不一致。周建涛和汪祖华(1990)对核果类果树的新鲜花粉进行了扫描电镜观察, 认为樱桃属(*Cerasus* Mill.)最原始, 其次是李属, 再次是杏属(*Armeniaca* Mill.), 桃属(*Amygdalus* L.)是核果类进化的最高阶段。近年基于核果类 ITS 序列分析的研究支持樱桃属是最原始种的观点(王化坤等, 2010), 认为核果类由共同的原始材料先分化成樱桃、李、杏, 再由李进化产生桃, 杏进化产生梅。王业遯等(1992)对自然干燥花粉形态研究结果认为李属是最原始的属, 核果类果树进化程度由低向高的顺序为李属 \rightarrow 樱桃属 \rightarrow 杏梅属 \rightarrow 桃属, 这与分子生物学的结果(程中平, 2003)一致。此外, 刘有春等(2010a)观察了核果类果树的花粉(戊二醛固定—临界点干燥)形态, 结果认为李属为最原始类型, 而桃属则处于最进化阶段, 这与前人在形态学(魏文娜等, 1996)、同工酶(唐前瑞和魏文娜, 1996)、分子生物学(程中平, 2003)的研究结果吻合, 但在樱桃属和杏属进化的先后关系问题上与王业遯等(1992)、程中平(2003)的观点有分歧, 认为杏属是较樱桃属更原始的属。综上, 核果类果树属间系统演化关系中桃属为最近化的观点已成定论, 但樱桃属、李属、杏梅属的演化关系仍存在争议。建议今后的研究试材要涵盖桃、李、杏、樱桃、梅, 且采用有代表性的试材, 尽可能地增加供试样品数量, 以提高结果的可靠性。

根据《落叶果树分类学》(俞德浚, 1984)的记载桃属有 5 个种, 对于桃属种间系统关系, 在花粉形态研究中已取得重要结论。过国南等(2006)认为光核桃(*A. mira* Kov. et Koet)的花粉表现出最为原始的性状, 普通桃最为复杂, 甘肃桃、新疆桃依次位于二者之间, 与前人的花粉形态研究结果(高锁柱等, 1988; 汪祖华和周建涛, 1990)和染色体核型研究结果(郭振怀等, 1996)吻合。张秀英等(1997)根据不同类型观赏桃的花粉形态结合植物学性状和历史资料, 判断直枝桃(*A. persica* L. var. *persica*)为原始类型, 垂枝桃(*A. persica* L. var. *pendula*)进化程度较高, 而寿星桃(*A. persica* L. var. *densa* Makino)介于二者之间。《中国植物志—李卷》(张加延和周恩, 1998)中记载, 李属植物有 8 个常见种, 存在多倍体类型, 应用花粉形态分析种间系统关系已取得一定进展, 四倍体黑刺李和栽培欧洲李的花粉较大, 并在‘耶鲁尔’李($2n = 6x = 48$)中观察到少量的 4-孔沟花粉, 外壁纹饰由螺旋状或走向不规则且有分支的宽条脊及散落在条脊间的穿孔组成, 是进化的表现, 中国李(*P. salicina* Lindl.)($2n = 2x = 16$)外壁纹饰为规则条纹, 条脊窄且平, 属原始类型, 櫻桃李(*P. erasifera* Ehrh.)的原始程度仅次于中国李, 李属种可能的进化顺序是: 中国李 \rightarrow 櫻桃李 \rightarrow 黑刺李 \rightarrow 野生欧洲李 \rightarrow 欧洲李(刘有春等, 2010c)。杏属植物有 9 个常见种, 根据已有报道, 花粉形态研究的试材以普通杏、西伯利亚杏等为主, 偶有辽杏(*A. mandahurica* Skcortz.)、藏杏(*A. holosericea* Kost.)、紫杏(*A. dasycarpa* Borkh.)的应用。对于各个种的系统关系学术界一直存在争议, 普遍认为普通杏在进化历程上要比西伯利亚杏原始, 辽杏介于二者之间(周建涛和汪祖华, 1990; 王玉柱等, 1998; 杨会侠, 2000; 刘有春等, 2010a), 王化坤等(2010) ITS 序列分析的结果则认为辽杏较普通杏和西伯利亚杏原始, 藏杏居于较高的进化地位(杨会侠, 2000)。廖明康等(1994)认为紫杏是较普通杏、西伯利亚杏、辽杏更进化的种, 至于与藏杏的系统关系目前无花粉形态资料予以判断。梅在系

统分类上一般划分为杏属的范畴,其起源背景复杂,在长期进化过程中产生了大量的变异类型,主要分为花梅和果梅,二者都起源于野梅(褚孟娜,1999)。花梅花粉形态分类与传统形态分类结论基本一致,从花粉形态角度支持真梅系的划分,并认为江梅型和朱砂型梅品种是较原始的品种群,朱砂型较江梅型更进化,玉蝶型品种可能是由原始梅演化而来的进化品种群(康素红等,1997)。果梅品种花粉特异性状明显,甚至不同产地的品种各具独特的纹饰,(廖镜思等,1996)。真梅系‘小梅’和‘信依小梅’花粉外壁条纹细,极密,分叉极少,平伏,走向极规则,外壁剖面结构呈脑纹状,为原始种;杏梅系‘丰后’和‘高田丰后’花粉表面纹饰稀,浅,分叉多且不连续,条纹走向乱,外壁剖面结构无纹饰,为进化类型(方从兵等,2002a,2002b)。樱桃属植物有16个种,根据已有报道,中国樱桃(*C. pseudocerasus* G. Don.)、毛樱桃(*C. tomentosa* Wall.)、欧洲甜樱桃(*C. avium* Moench)和欧洲酸樱桃(*C. vulgaris* Mill.)是花粉形态研究的主要试材。根据花粉外壁的进化趋势,毛樱桃是原始种,结合花粉大小、形状及壁的层次结构等判断毛樱桃与中国樱桃亲缘关系近,甜樱桃与酸樱桃亲缘关系近,与原产地划分一致(许芳等,1993)。

花粉的形态特征也具有种的特异性,可用于种属系统分类和证实、建立新种或变种(刘忠民等,1996)。仁用杏俗称大扁杏,现有的分类系统将仁用杏纳入普通杏的范畴(俞德浚,1984)。花粉形态资料显示,仁用杏各品种花粉外壁纹饰,尤其是壁表面附属物与普通杏既有相似性,不同起源的类型间又表现出特异性,结合植物学性状与普通杏的差异,认为在普通杏下设仁用杏变种更为合理(刘有春,2010b)。

核果类果树不同属种的花粉形态研究不平衡,以李属、樱桃属的研究相对匮乏,是今后核果类果树花粉形态研究应该努力的方面,另外,以往的研究在试材选取上存在局限性,多以部分属(种)或以某些属(种)为主,普遍存在试材代表性不强、样品数量小等问题,在一定程度上限制了属种整体系统关系的把握,所以今后应在全面收集试材的基础上,进行花粉形态和分子生物学等研究,相互印证,会大大增强结果的准确性和可靠性,进而深入探讨悬而未决的问题。

3 花粉形态与种(品种)亲缘关系分析和品种鉴定

3.1 种(品种)的鉴定

花粉形态特征在核果类果树亲缘关系研究中的重要意义已得到学术界的认可,对于花粉形态资料的(种)品种鉴定中的意义已得到大多数学者的肯定。Arzani等(2005)发现伊朗的11个栽培杏品种花粉外壁纹饰,特别是条脊和孔穴特征明显,认为结合树形特征是鉴别不同杏品种的重要途径,王玉柱等(1998)也认为普通杏各品种及与西伯利亚杏种间花粉外壁纹饰均有明显差异,对杏属种、品种鉴定具有重要意义。同样,这种重要意义在樱桃属中也有体现,综合花粉外壁形态与壁的层次结构可将毛樱桃、中国樱桃、甜樱桃和酸樱桃区别开来(许芳等,1993);另外,梁宏伟等(2008)提出在李品种中,除外部纹饰外,E值(赤道长)和P值(极轴长)的P/E比也存在显著差异,可与外壁纹饰相结合进行多重比较,是鉴别不同李品种的一个手段,而P值作为鉴别依据意义不大。萌发孔的类型也可以作为品种鉴定的一项指标(富强和李怀玉,1992)。

在花粉形态资料能否鉴定、区分品种的问题上也有不同的观点。廖明康等(1994)对新疆杏4属36个品种的自然干燥花粉进行扫描电镜观察,发现花粉的大小、极端性状、外壁条纹排列方式及条纹间距、孔频、孔径等在普通杏、西伯利亚杏、辽杏和紫杏之间各具特色,在种间分类上有重要参考价值,但对于新疆自然实生繁殖的普通杏而言以花粉形态做品种鉴定意义不大。

3.2 种（品种）亲缘关系分析

在对观赏桃品种‘白花山碧’的研究中发现，该品种的花粉外壁纹饰与‘白花’山桃和‘单白’桃很相似，认为三者的亲缘关系密切，并通过花粉母细胞分裂特点证实了这一判断（张秀英等，1998）。花粉形态的相似性甚至可以为远缘种的亲缘关系判断提供依据，高静博等（1994）根据花粉研究结果认为辽杏与桃亲缘关系近。

花粉外壁纹饰、萌发孔等性状的综合相似系数通常用于反映材料之间的亲缘关系。刘有春等（2010b）研究发现，仁用杏品种‘油仁’和‘丰仁’的相似系数为 1.000，故推测二者亲缘关系极近，可能是同物异名；另外，供试种间部分品种相似系数也高达 0.972~0.986，认为在杏属不同种、不同类型的品种间存在广泛的种质渗透。罗新书等（1992）认为花粉表面纹饰结合聚类分析是杏品种分类和亲缘关系分析的有效手段，聚类结果显示杏品种‘红玉杏’与‘红玉’、‘大麦黄’与‘小麦黄’、‘巴旦水杏’与‘水杏’的类间距较小，分别为 0.163, 0.302, 0.506，据此判断两两之间亲缘关系近或为同物异名；而来源于新疆中亚生态群的‘阿克西米西’和‘馒头玉杏’与华北生态群的品种类间距分别高达 11.755 和 8.35，亲缘关系远。

对花粉的质量性状和数量性状进行聚类、主成分分析可为研究结果提供更直观的判断，是花粉形态研究普遍采用的统计方法。刘有春等（2010c）应用花粉形态对栽培欧洲李的起源进行研究时发现，黑刺李与新疆野生欧洲李紧密聚类，结合二者在植物学性状的相似性，推测野生欧洲李与黑刺李有较近的亲缘关系，可能包含黑刺李的种质。Tong 等（1995）首次提出花粉外壁与杏仁甜或苦有相关性，认为花粉外壁光滑，则该品种为苦仁杏，反之，花粉外壁粗糙，杏仁味甜；还认为花粉 P/E 比与杏的成熟期相关，即 P/E 值小对应杏的早熟性状，而中晚熟品种花粉的 P/E 值较大。

花粉形态与植物学性状的相关性研究尚有报道，尤其缺乏较大范围，即不同生态群、近缘种属之间亲缘关系的花粉形态研究，笔者认为利用花粉形态特征进行相关分析研究，将有助于澄清相同生态型、不同生态型品种及近缘种属的亲缘关系，对于核果类果树杂交育种中的亲本选配以及种质资源的合理利用等都将具有重要意义，为花粉形态研究提供了新的思路。

4 存在问题及建议

如前所述，在核果类果树属内种间系统关系研究时，多数研究集中在各属的主要种甚至个别种，取材数量、类型有限、代表性不强，很大程度上限制了种间系统演化关系的全面分析和整体把握。

花粉性状中表面纹饰，包括纹饰类型、组成、排列方式、条纹宽度、密度、穿孔数量、花粉壁结构和萌发器官等方面的特征表现较为稳定，是较为可靠的观察指标，在判断亲缘关系、探讨起源及进行系统定位时具有较大的权重，而花粉的大小、形状等易受试验条件影响，所占权重较小，不宜作为种内品种鉴定、亲缘关系判断的依据，但在属、种水平上具有重要意义，应视情况选择合适的指标。

样品前处理直接影响花粉所反映信息的准确性和观察效果，因此要十分重视前处理方法的选择。综合已有报道，花粉前处理主要有自然干燥法、醋酸酐分解法和戊二醛固定—临界点干燥法，各处理方法对花粉形态有不同程度的影响。自然干燥法虽简便易行，但该方法常导致花粉失水变形、萌发器官内缩严重（陈学森等，1992；王玉柱等，1996），不能准确反映花粉的固有信息；醋酸酐法更侧重分解、抽提掉花粉粒内的物质，若遇外壁薄的花粉，处理不当容易造成花粉破裂，尤其会破坏萌发孔的结构（Wang et al., 2003）；戊二醛固定—临界点干燥法使得花粉经戊二醛固定形态后又在固液共存的临界状态下进行干燥，避免表面张力的影响，从而较好地保存样品的微细结构和固

有形状, 最大程度地保留了其真实信息, 扫描效果好。

花粉形态信息是极轴长、赤轴长、极/赤比、穿孔大小和频数、条脊距、条脊宽等数量性状, 花粉粒形状、极面观、赤面观、外壁纹饰、萌发孔的类型、孔盖结构等质量性状的综合体现, 研究者对上述信息的观察、搜集、计量和描述可能存在主观性, 自行创词现象普遍, 加之调查指标的多少或指标的取舍不一, 会导致各报道结论、观点各异。

综上, 对花粉试材的前处理方法、形态描述术语和计量标准的统一, 对于花粉形态研究势在必行, 也是获得准确、可靠的花粉形态数据的基本要求。建议在应用扫描电镜进行花粉形态研究时花粉干燥采用戊二醛固定—临界点干燥法, 花粉性状的描述、统计及性状术语参考《Glossary of pollen and spores terminology》(Punt et al., 2007), 使花粉形态研究规范化、国际化, 进行种质资源多样性、系统关系和起源研究时尽可能全面取材、增加样本数量、选择有代表性的试材, 并结合植物学、细胞学、同工酶、分子生物学等信息相互印证、综合分析。

References

- Arzani K, Nejatian M A, Karimzadeh G. 2005. Apricot (*Prunus armeniaca*) pollen morphological characterization through scanning electron microscopy using multivariate analysis. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 33: 381 - 388.
- Crane M B, Lawrence W J C. 1952. *The genetic of garden plants*. London: Mancmillan: 48 - 53.
- Chen Xue-sen, Guo Yan-kui, Luo Xin-shu. 1992. Effects of different sampling method in scanning electron microscope on pollen morphology of some fruits. *Journal of Fruit Science*, 9 (4): 198 - 202. (in Chinese)
- 陈学森, 郭延奎, 罗新书. 1992. 扫描电镜不同制样方法对几种落叶果树花粉形态的研究. *果树科学*, 9 (4): 198 - 202.
- Cheng Zhong-ping. 2003. Phylogenetic analysis of *Amygdalus prunus*, *armeniace*, *mume* and *cerasus* plants based on RAPD markers. *South China Fruit*, 32 (3): 45 - 50. (in Chinese)
- 程中平. 2003. 利用分子标记对桃、李、杏、梅、樱类植物系统发育的分析. *中国南方果树*, 32 (3): 45 - 50.
- Chu Meng-yuan. 1999. *China fruit-plant monograph · Mume Flora*. Beijing: China Forestry Press: 44 - 47. (in Chinese)
- 褚孟媛. 1999. *中国果树志 · 梅卷*. 北京: 中国林业出版社: 44 - 47.
- Erdtman G. 1962. Pollen morphology and plant taxonomy. Wang Fu-xiong, Qian Nan-fen Trans. Beijing: Science Press: 1 - 15. (in Chinese)
- 埃尔特曼. 1962. 花粉形态与植物分类. 王伏雄, 钱南芬译. 北京: 科学出版社: 1 - 15.
- Erdtman G. 1978. *Handbook of palynology (Pollen group of laboratory for papaeobotany, institute of botany)*. The Chinese Academy of Sciences trans. Beijing: Science Press: 6 - 45. (in Chinese)
- 埃尔特曼. 1978. 孢粉学手册. 中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组译. 北京: 科学出版社: 6 - 45.
- Fang Cong-bing, Sheng Bing-cheng, Zhang Zhen. 2002a. Comparison of pollen wall ultrastructure of mei cultivars by TEM. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 25 (1): 114 - 116. (in Chinese)
- 方从兵, 盛炳成, 章 镇. 2002a. 梅品种花粉壁超微结构比较研究. *南京农业大学学报*, 25 (1): 114 - 116.
- Fang Cong-bing, Sheng Bing-cheng, Zhang Zhen. 2002b. Studies on pollen micromorphological characters for the classification of mei cultivars (*Prunus mume* Sieb Zucc). *Journal of Anhui Agricultural University*, 29 (2): 137 - 142. (in Chinese)
- 方从兵, 盛炳成, 章 镇. 2002b. 花粉形态特征与梅品种分类研究. *安徽农业大学学报*, 29 (2): 137 - 142.
- Fu Qiang, Li Huai-yu. 1992. The observation of several plum varieties in pollen morphology. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 23 (4): 320 - 322. (in Chinese)
- 富 强, 李怀玉. 1992. 几个李品种花粉扫描电镜观察. *沈阳农业大学学报*, 23 (4): 320 - 322.
- Guo Guo-nan, Wang Li-rong, Yan Zhen-li, Zhu Geng-rui, Fang Wei-chao. 2006. Study on the variation and evolution of peach and its related wild species by pollen morphology. *Journal of Fruit Science*, 23 (5): 664 - 669. (in Chinese)
- 过国南, 王力荣, 阎振立, 朱更瑞, 方伟超. 2006. 利用花粉形态分析法研究桃种质资源的进化关系. *果树学报*, 23 (5): 664 - 669.
- Gao Jing-bo, Li Qi, Li Ying. 1994. Observations on the form and structure of pollen in *Rose* and *Prunus* by SEM. Analysis & Test Center of Liaoning

- University, 21 (1): 80 - 83. (in Chinese)
- 高静博, 李 琦, 李 莹. 1994. 蔷薇属和李属植物花粉形态结构的扫描电镜观察. 辽宁大学学报: 自然科学版, 21 (1): 80 - 83.
- Gao Suo-zhu, Ma De-wei, Zhang Xin-wen, Liu Lian-su. 1988. Observe on pollen morphology of *Amygdalus* plants. China Fruit, (4): 13 - 16. (in Chinese)
- 高锁柱, 马德伟, 张新文, 刘连素. 1988. 桃属植物花粉形态的观察研究. 中国果树, (4): 13 - 16
- Guo Zhen-hai, Ge Hui-bo, Wang Xiu-ling. 1996. The analysis of chromosome karyotypes and taxonomic relationships of *Amygdalus* plants. Acta Horticulturae Sinica, 23 (3): 223 - 226. (in Chinese)
- 郭振怀, 葛会波, 王秀玲. 1996. 桃属植物染色体核型与分类关系分析. 园艺学报, 23 (3): 223 - 226.
- He Chao-xing, Xu Bing-sheng. 1991. *Malus* pollen morphology and its taxonomic and evolutionary significance. Journal of Plant Taxonomy, 29 (5): 445 - 451. (in Chinese)
- 贺超兴, 徐炳声. 1991. 苹果属花粉形态特征及其分类学和进化意义. 植物分类学报, 29 (5): 445 - 451.
- Huang Li-sen, Li Shu-ling, Fu Cang-sheng. 1993. Observe on pollen morphology of Chinese *Pyrus* L. Acta Horticulturae Sinica, 20 (1): 17 - 22. (in Chinese)
- 黄礼森, 李树玲, 傅仓生. 1993. 中国梨属植物花粉形态的比较观察. 园艺学报, 20 (1): 17 - 22.
- Kang Su-hong, Bao Man-zhu, Chen Long-qing, Huang Yan-wen, Liu Xiao-xiang. 1997. Classification of *Prunus mume* cultivars by pollen morphology. Acta Horticulturae Sinica, 24 (2): 170 - 174. (in Chinese)
- 康素红, 包满珠, 陈龙清, 黄燕文, 刘小祥. 1997. 梅花品种分类的花粉形态学研究. 园艺学报, 24 (2): 170 - 174.
- Li Xiu-gen, Yang Jian. 2002. Application of numerical taxonomy of pollen morphology on origination, evolution and classification of *Pyrus* L. Journal of Fruit Science, 19 (3): 145 - 148. (in Chinese)
- 李秀根, 杨 健. 2002. 花粉形态数量分析在中国梨属植物起源、演化分类中的应用. 果树学报, 19 (3): 145 - 148.
- Lin Pei-jun, Liao Ming-kang, Shi Li, Wang Yin-fu, Huo Zong-sheng. 1986. The diversity and distribution of Ili wild *Prunus domestica* in Xinjiang. Liaoning Fruit, (1): 6 - 8. (in Chinese)
- 林培钧, 廖明康, 施 丽, 王银福, 霍宗生. 1986. 新疆伊犁野生欧洲李的发现与分布. 辽宁果树, (1): 6 - 8.
- Liang Hong-wei, Chen Fa-ju, He Zheng-quan, Wang Yu-bing, Yao Wei, Xia Xiao-fei. 2008. Studies on the pollen morphology of twelve plum cultivars. Northern Horticulture, (12): 5 - 8. (in Chinese)
- 梁宏伟, 陈发菊, 何正权, 王玉兵, 姚 伟, 夏晓飞. 2008. 十二个李品种的花粉形态的研究. 北方园艺, (12): 5 - 8.
- Liao Jing-si, Chen Qing-xi, Lai Zhong-xiong. 1996. Pollen morphology of edible Japanese apricot. Journal of Fujian Agricultural University, 25 (4): 409 - 414. (in Chinese)
- 廖镜思, 陈清西, 赖钟雄. 1996. 果梅品种的花粉形态. 福建农业大学学报, 25 (4): 409 - 414.
- Liao Ming-kang, Zhang Ping, Guo Li-xia, Che Feng-bin. 1994. An observation of Xinjing apricot pollen morphology. Acta Agriculturae Boreall-occidentalis Sinica, 3 (4): 13 - 16. (in Chinese)
- 廖明康, 张 平, 郭丽霞, 车凤斌. 1994. 新疆杏属植物花粉形态的观察. 西北农业学报, 3 (4): 13 - 16.
- Liu Wei-sheng. 2008. Eco-phylogenetic relationships among kernel-using apricots and main species of genus *Armeniaca* based on DNA molecular markers [Post-doctoral Work Report]. Beijing: Ecological Environment Research Center of Chinese Academy of Sciences. (in Chinese)
- 刘威生. 2008. 基于 DNA 分子标记的仁用杏及杏属主要种间生态系统关系研究 [博士后工作报告]. 北京: 中国科学院.
- Liu W S, Liu D C, Feng C J, Zhang A M, Li S H. 2006. Genetic diversity and phylogenetic relationships in plum germplasm resources revealed RAPD markers. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 81: 242 - 250.
- Liu You-chun, Chen Wei-zhi, Liu Wei-sheng, Liu Ning, Zhang Yu-ping, Liu Shuo. 2010b. Palynological study on the origin and systematic evolution of kernel-using apricots. Acta Horticulturae Sinica, 37 (9): 1377 - 1387. (in Chinese)
- 刘有春, 陈伟之, 刘威生, 刘 宁, 张玉萍, 刘 硕. 2010b. 仁用杏起源演化的孢粉学研究. 园艺学报, 37 (9): 1377 - 1387.
- Liu You-chun, Liu Wei-sheng, Liu Ning, Yu Xiang-he, Zhang Qiu-ping, Liu Shuo, Zhang Yu-ping, Sun Meng, Xu Ming. 2010a. Systematic relationships of stone fruit trees based on pollen morphology and numerical taxonomy. Journal of Plant Genetic Resources, 11 (5): 645 - 649. (in Chinese)
- 刘有春, 刘威生, 刘 宁, 郁香荷, 章秋平, 刘 硕, 张玉萍, 孙 猛, 徐 铭. 2010a. 基于花粉形态数量分类的核果类果树系统关

- 系研究. 植物遗传资源学报, 11 (5): 645 - 649.
- Liu You-chun, Liu Wei-sheng, Yu Xiang-he, Sun Meng, Liu Ning, Zhang Qiu-ping, Zhang Yu-ping, Xu Ming, Liu Shuo. 2010c. Palynological study on *Prunus domestica* L. and its related species. Journal of Fruit Science, 27 (4): 526 - 532. (in Chinese)
- 刘有春, 刘威生, 郁香荷, 孙 猛, 刘 宁, 章秋平, 张玉萍, 徐 铭, 刘 硕. 2010c. 欧洲李 (*Prunus domestica* L.) 及其近缘种的孢粉学研究. 果树学报, 27 (4): 526 - 532.
- Liu Zhong-min, Sun Jing-tian, Xu Yan-tian. 1996. The pollen of *Prunus* L. in Shandong scanning electron microscope. Journal of Shandong Normal University: Natural Science, 11 (1): 81 - 84. (in Chinese)
- 刘忠民, 孙京田, 徐砚田. 1996. 山东李属植物花粉的扫描电镜研究. 山东师范大学学报: 自然科学版, 11 (1): 81 - 84.
- Liu San-jun, Kong Qing-shan, Gu Hong. 1997. Studies on the taxonomy of wild grape species native to China by the palynology. Journal of Fruit Science, 14 (2): 100 - 105. (in Chinese)
- 刘三军, 孔庆山, 顾 红. 1997. 我国葡萄属植物孢粉学分类研究. 果树科学, 14 (2): 100 - 105.
- Luo Xin-shu, Chen Xue-sen, Guo Yan-kui, Miao Liang, Yu Xi-zhi. 1992. Palynological study of apricot varieties. Acta Horticulturae Sinica, 19 (4): 319 - 325. (in Chinese)
- 罗新书, 陈学森, 郭延奎, 苗 良, 于希志. 1992. 杏品种孢粉学研究. 园艺学报, 19 (4): 319 - 325.
- Lü Ying-min, Lü Zeng-ren, Gao Suo-zhu. 1994. Study on the peroxidase isozyme in varieties of apricot. Journal of Hebei Agriculture University, 9 (4): 69 - 74. (in Chinese)
- 吕英民, 吕增仁, 高锁柱. 1994. 应用同工酶进行杏属植物演化关系和分类的研究. 华北农学报, 9 (4): 69 - 74.
- Niu Li-xin, Zhang Yan-long. 2000. The study on pollen morphology of the wild *Vitis* varieties in China. Acta Horticulturae Sinica, 27 (5): 361 - 363. (in Chinese)
- 牛立新, 张延龙. 2000. 中国野生葡萄花粉形态学研究. 园艺学报, 27 (5): 361 - 363.
- Punt W, Hoen P P, Blackmore S, Nilsson S, Thomas A L. 2007. Glossary of pollen and spores terminology. Review of Palaeobotany and Palynology, 143 (1 - 2): 1 - 81.
- Salmaki Y, Jamzad Z, Zarre S, Brauchler C. 2008. Pollen morphology of *Stachys* (Lamiaceae) in Iran its systematic implication. Flora, 203: 627 - 639.
- Tang Qian-ru, Wei Wen-na. 1996. Studies on the sibship of peach, plum, mei and apricot-III the peroxidase. Journal of Hunan Agricultural University, 22 (4): 337 - 340. (in Chinese)
- 唐前瑞, 魏文娜. 1996. 桃、李、梅、杏四种核果类植物亲缘关系的研究-III同工酶酶谱比较. 湖南农业大学学报, 22 (4): 337 - 340.
- Tong De-zhong, Wang Bao-ming, Ding Gai-xiu, Fan Xiao-fung. 1995. Studies on the pollen morphology and ultrastructure of cultivated varieties of apricot (*Armeniaca vulgaris* Lam). Acta Horticulturae, 403: 140 - 144.
- Walker J W. 1974. Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms. American Journal Botany, 61: 891 - 902.
- Walker J W. 1980. Evolutionary sense of pollen exine of primitive angiosperms. The Chinese Academy of Sciences trans. Beijing: Science Press: 91 - 134. (in Chinese)
- Walker. 1980. 原始被子植物花粉外壁进化的意义. 中科院植物所古植物研究室孢粉组 译, 北京: 科学出版社: 91 - 134.
- Wang Fu-xiong, Qian Nan-fen, Zhang Yu-long. 1995. Pollen morphology of plants in China. 2nd. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 王伏雄, 钱南芬, 张玉龙. 1995. 中国植物花粉形态. 第2版. 北京: 科学出版社.
- Wang H, Mill R R, Blankmore S. 2003. Pollen morphology and infra-genetic evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). Plant Systematics Evolution, 237: 1 - 17.
- Wang Hua-kun, Tao Jian-min, Qu Shen-chun, Fang Jing-gui, Ma Rui-juan, Zhang Zhen, Lou Xiao-ou. 2010. Molecular evolution and phylogeny of stone fruit trees based on sequences of the internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. Acta Horticulturae Sinica, 37 (3): 363 - 374. (in Chinese)
- 王化坤, 陶建敏, 渠慎春, 房经贵, 马瑞娟, 章 镇, 娄晓鸣. 2010. 核果类果树 ITS 序列分子进化及系统发育关系研究. 园艺学报, 37 (3): 363 - 374.
- Wang Ye-lin, Ling Zhi-fen, Wu Bang-liang. 1992. Dientification of drupaceous fruits by means of morphology and surface topography. Acta Horticulturac Scinica, 19 (1): 29 - 33. (in Chinese)

- 王业遴, 凌志奋, 吴邦良. 1992. 核果类主要果树花粉形态的鉴定观察. 园艺学报, 19 (1): 29 - 33.
- Wang Yu-zhu, Pan Ji-shu, Meng Xin-fa. 1996. Effect of critical point drying on the morphology of pollen in apricot. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 11 (2): 91 - 95. (in Chinese)
- 王玉柱, 潘季淑, 孟新法. 1996. 临界点干燥对杏花粉形态的影响. 华北农学院, 11 (2): 91 - 95.
- Wang Yu-zhu, Pan Ji-shu, Meng Xin-fa. 1998. A study on palynology of apricot germplasm. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 13 (4): 130 - 135. (in Chinese)
- 王玉柱, 潘季淑, 孟新法. 1998. 杏种质孢粉学的研究. 华北农学院, 13 (4): 130 - 135.
- Wang Yu-zhu, Sun Hao-yuan, Yang Li, Zhang Kai-chun, Lin Ke. 2006. Study on the phylogenetic relationship among genus *Armeniaca* based on RAPD markers. Chinese Agricultural Science Bulletin, 22 (5): 53 - 56. (in Chinese)
- 王玉柱, 孙浩元, 杨丽, 张开春, 林柯. 2006. 杏属植物种间亲缘关系的 RAPD 分析. 中国农学通报, 22 (5): 53 - 56.
- 汪祖华, 周建涛. 1989. 樱桃品种的花粉形态观察. 落叶果树, (1): 1 - 3.
- Wang Zu-hua, Zhou Jian-tao. 1990. Study on evolutionary relationship of *Prunus persica* pollen morphology analysis. Acta Horticulturae Sinica, 17 (3): 161 - 168. (in Chinese)
- 汪祖华, 周建涛. 1990. 桃种质的亲缘演化关系研究—花粉形态分析. 园艺学报, 17 (3): 161 - 168.
- Wei Wen-na, Tang Qian-rui, Yang Guo-shun. 1996. Studies on the sibship of peach, plum, mei and apricot I. Similarities and different in formal features. Journal of Hunan Agricultural University, 22 (4): 125 - 130. (in Chinese)
- 魏文娜, 唐前瑞, 杨国顺. 1996. 桃李梅杏四种核果类植物亲缘关系的研究——形态关系的研究. 湖南农业大学学报, 22 (4): 125 - 130.
- Xu Fang, Xu Lie-ping, Zhang Chang-sheng, Yao Yi-xuan. 1993. Observation on pollen morphology and its wall stratified structure of four cultivated species of *Cerasus pseudocerasus*. Journal of Laiyang Agricultural College, 10 (1): 32 - 37. (in Chinese)
- 许方, 许列平, 张长胜, 姚宜轩. 1993. 4 种樱桃花粉形态及其壁层次结构的观察. 莱阳农学院学报, 10 (1): 32 - 37.
- Yan Zhong-ye, Yi Kai, Li Zuo-xuan, Liu Zhi, Wang Dong-mei. 2006. Preliminary study on pollen morphology of Fuji apple sports strains. Acta Horticulturae Sinica, 33 (6): 1299 - 1302. (in Chinese)
- 闫忠业, 伊凯, 李作轩, 刘志, 王冬梅. 2006. 富士芽变系品种花粉形态初探. 园艺学报, 33 (6): 1299 - 1302.
- Yang Hui-xia. 2000. Pollen morphology of China apricot [M. D. Dissertation]. Shenyang: Shenyang Agricultural University. (in Chinese)
- 杨会侠. 2000. 中国杏属植物花粉形态研究 [硕士论文]. 沈阳: 沈阳农业大学.
- Yu De-jun. 1984. Classification of deciduous fruit trees. Shanghai: Science & Technology Press: 9 - 24. (in Chinese)
- 俞德浚. 1984. 落叶果树分类学. 上海: 科学技术出版社: 9 - 24.
- Zhang Jia-yan, Zhou En. 1998. China fruit-plant monograph · Plum Flora. Beijing: China Forestry Press: 14 - 20. (in Chinese)
- 张加延, 周恩. 1998. 中国果树志·李卷. 北京: 中国林业出版社: 14 - 20.
- Zhang Xiu-ying, Wang Yan, Wang Gui-ping. 1997. Observation and comparisons on the pollen morphology of peach-blossom cultivars germplasm resources. Journal of Beijing Forestry University, 20 (1): 51 - 55. (in Chinese)
- 张秀英, 王雁, 王桂萍. 1997. 桃花种质资源花粉形态的观察与比较. 北京林业大学学报, 20 (1): 51 - 55.
- Zhang Xiu-ying, Chen Hai-ping, Wang Wen-kui. 1998. The origin of *Prunus persica* cv. Baihua Shanbi Tao. Journal of Beijing Forestry University, 20 (2): 51 - 55. (in Chinese)
- 张秀英, 陈海萍, 王文奎. 1998. 关于‘白花山碧’桃亲缘关系的研究. 北京林业大学学报, 20 (2): 51 - 55.
- Zhou Jian-tao, Wang Zu-hua. 1990. Observation on pollen morphology of stone fruit species relating to taxonomy. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 6 (3): 57 - 63. (in Chinese)
- 周建涛, 汪祖华. 1990. 核果类花粉形态研究初报. 江苏农业科学, 6 (3): 57 - 63.
- Zohary. 1992. Is the European plum, *Prunus domestica* L., a *P. cerasifera* Ehrh. × *P. spinosa* L. allo-polyploid? Euphytica, 60: 75 - 77.