



牡丹 DNA 分子 标记研究

侯小改 郭大龙 宋程威 著



科学出版社

牡丹 DNA 分子标记研究

侯小改 郭大龙 宋程威 著

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书是国内外第一部有关牡丹种质资源及分子标记研究的著作。共15章,基本涵盖了目前牡丹DNA分子标记研究领域的各个层面,包括:牡丹种质资源研究、DNA分子标记技术概述、DNA分子标记实验技术、牡丹随机扩增多态性DNA分子标记、牡丹扩增片段长度多态性标记、牡丹相关序列扩增多态性标记、牡丹目标起始密码子多态性标记、牡丹保守DNA衍生多态性标记、牡丹简单重复序列分子标记引物开发、牡丹简单重复序列分子标记、牡丹简单重复序列区间分子标记、牡丹反转录转座子序列的分离、牡丹序列特异扩增多态性分子标记、牡丹iPBS分子标记、牡丹RRSAP分子标记、基于牡丹叶绿体DNA和核糖体DNA的分子标记。

本书适用于植物分子生物学领域,尤其是牡丹遗传育种研究领域的科研人员、教师、研究生阅读参考。

图书在版编目(CIP)数据

牡丹DNA分子标记研究/侯小改,郭大龙,宋程威著. —北京:科学出版社,2017.2
ISBN 978-7-03-045950-3

I. ①牡… II. ①侯… ②郭… ③宋… III. ①牡丹-脱氧核糖核酸-分子标记-研究 IV. ①S685.110.3

中国版本图书馆CIP数据核字(2015)第241194号

责任编辑:王海光 王 好 / 责任校对:李 影
责任印制:张 伟 / 封面设计:北京图阅盛世文化传媒有限公司

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号
邮政编码:100717
<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017年2月第 一 版 开本:720×1000 1/16
2017年2月第一次印刷 印张:18
字数:380 000
定价:118.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

序

《牡丹 DNA 分子标记研究》一书是河南科技大学侯小改团队以自己多年从事牡丹种质资源调查、遗传多样性分析、牡丹新品种选育及相关的 DNA 分子标记技术研究为基础，同时广泛吸纳了国内外相关研究成果写成的专著。这是国内第一本较为全面系统地介绍 DNA 分子标记技术在牡丹研究领域应用的著作。从总体上看，该书反映了牡丹应用基础研究方面的新动态、新成就，同时著者也在努力做到“体系完整、理论简明、技术实用，知识性与前沿性、理论性与实践性的有机统一”。我怀着兴奋喜悦的心情阅读了书稿，肯定了成绩，也提出了修改建议。

读过该书，使我得到不少启发，并想借此机缘谈些感受。

首先，芍药科芍药属牡丹组植物为什么会在国内外广受关注？原因不外乎以下几个方面：一是牡丹不仅是中国传统名花，而且是“花中之王”，是中国国花的首选！二是牡丹组植物为我国特产，在植物系统学、进化生物学及其他相关学科中，具有重要的研究价值；三是牡丹不仅有重要的观赏价值和药用价值，而且近年来发现其种子油含有丰富的不饱和脂肪酸，其中对人体健康有重要影响的 α -亚麻酸占 40%以上。以杨山牡丹（凤丹牡丹）和紫斑牡丹为主体的油用牡丹的发展已上升到保障国家粮油安全的战略层面。

随着牡丹产业的发展，一个学术研究热潮也在迅速兴起。由于以往有关牡丹的应用基础研究薄弱，研究积累还不够多，因而与该书类似的著作并不多见。我们期待有更多的优秀著作出现，以活跃牡丹研究领域的学术气氛，推动牡丹产业的快速发展。

其次，我们许多认识和概念要随着科学发展而做到与时俱进。这里举两个例子。一是芍药属的地位。在 20 世纪初以前，芍药属一直被置于毛茛科中。自 Worsdell (1908) 发现其雄蕊群离心发育与毛茛科不同而将其从毛茛科中分离单独成立芍药科以来，形态学、解剖学、细胞学、遗传学、胚胎学等诸多方面的研究，都支持成立芍药科 (Paeoniaceae) 并为各分类学派所接受，在学术界早已形成共识。但现在我们还有不少学术论文仍然提到牡丹属于“毛茛科芍药属”！二是关于“牡丹 (*Paeonia suffruticosa* Andr.)”种名的界定。1804 年，英国学者 Andrews 根据引种到英国的牡丹栽培品种定了拉丁学名。按照《国际植物命名法规》，*Paeonia suffruticosa* Andr. 是最早定名的、有效的拉丁学名。但按其模式图，所记应为栽培种，因此，该书按栽培种处理无疑是正确的。不过需要注意，该栽培种只代表牡丹栽培品种中的一部分，即传统的中原品种及其在各地引种驯化的产物，其他

牡丹栽培类群还有由 *Paeonia rockii* (紫斑牡丹) 起源的主要分布于甘肃中部的西北品种, 由 *Paeonia oscii* (杨山牡丹) 起源的江南及全国各地以药用、油用栽培为主的凤丹品种系列 (*Paeonia ostii* Fengdan Group) 等。而广义的“牡丹”一词所指应为牡丹组植物, 即 *Paeonia section Moutan* DC., 如果仍用“牡丹 (*Paeonia suffruticosa*)”表述, 显然就不恰当了。

再次, 随着分子生物学、分子系统学及相关的生物统计学、生物信息学的发展, 遗传标记技术已由形态学标记、细胞学标记、生化标记发展到 DNA 分子标记。而 DNA 分子标记也已由 1974 年提出的第一代标记发展到现在的 SNP 等第三代标记。研究手段的提高使人们对牡丹组物种起源、系统演化、遗传多样性及进化生物学中一些重大问题的认识不断提高。然而, 不少研究中也存在分子分析与表型分析并不完全一致, 应用不同方法研究所得结果也不完全一致等问题。需要有更高分辨率的分子标记技术的应用, 也表明各种方法都有其优点和局限性, 科学家还未找到一种可以完全取代其他方法的技术。从经典的形态学标记, 到当代的 DNA 分子标记, 都能从不同角度提供有价值的信息。由此可见, 根据研究对象的具体情况和特点, 采用以 DNA 分子标记为主的多学科综合研究方法, 仍然是值得重视的研究策略。

最后, 科学探索永无止境。目前, 据我所知, 牡丹基因组测序工作已在紧张进行之中。据初步研究, 牡丹具有超大基因组 (12.06G) 和巨大染色体, 属于高杂合 (1.11%)、高重复 (64.97%) 的复杂基因组。该项研究既是一项重大的技术挑战, 也具有重要的科学价值。这项研究完成之后, 我们对牡丹生物学领域中许多重大问题会有不少新的认识, 但是新的更艰巨的任务又会向我们招手!

在攀登科学高峰的征途上, 我们既要付出艰辛的劳动, 也会享受取得某些成就带来的喜悦和美好时光! 这本著作即将由科学出版社出版, 在此, 我谨向著者表示热烈的祝贺, 也期待他们今后取得更好的成就!

李嘉珏 教授

中国花卉协会牡丹芍药分会副会长

2015 年 8 月 2 日

前 言

牡丹是中国传统名花，素有“国色天香”、“百花之王”的美誉，深受国内外人民的推崇和喜爱，是美好、幸福、吉祥、富贵的象征。我国是全部牡丹种类的原产地，是品种起源、演化和发展的中心，拥有丰富的牡丹种质资源。牡丹以其极高的观赏价值和经济价值，正受到世人越来越多的关注，成为研究的热点。

牡丹观赏栽培距今有 1600 余年，在其长期的驯化栽培、自然和人工选择下，形成了丰富的遗传变异。开发牡丹 DNA 分子标记技术，对牡丹进行种质资源评价，在牡丹系统演化、生物多样性保护和牡丹栽培品种培育及改良等一系列研究中具有重要的价值。

多年来，课题组采用形态学标记、细胞标记等标记方法对部分牡丹种质资源进行了评价。2003 年以来，采用多种 DNA 分子标记技术对牡丹种质资源亲缘关系、遗传多样性、遗传图谱构建等进行了研究，积累了大量的实验数据和资料。本书是课题组近年来最新研究成果的系统总结和提炼。

全书共分 15 章，首先详细介绍了牡丹种质资源研究进展。其后，从牡丹各种 DNA 分子标记技术原理及详细操作技术、牡丹分子标记方法开发及其在牡丹种质资源研究中的具体应用等方面，系统介绍了牡丹分子标记研究进展；从牡丹随机扩增多态性 DNA 分子标记、牡丹扩增片段长度多态性标记、牡丹相关序列扩增多态性标记、牡丹目标起始密码子多态性标记、牡丹保守 DNA 衍生多态性标记、牡丹简单重复序列分子标记引物开发、牡丹简单重复序列分子标记、牡丹简单重复序列区间分子标记、牡丹反转录转座子序列的分离、牡丹序列特异扩增多态性分子标记、牡丹 iPBS 分子标记、牡丹 RRSAP 分子标记、基于牡丹叶绿体 DNA 和核糖体 DNA 的分子标记 14 个方面阐述了牡丹分子标记领域的研究成果；在介绍牡丹分子标记研究进展的基础上，从各种分子标记开发、牡丹种质资源遗传多样性分析、牡丹种质资源鉴定及亲缘关系分析等方面对牡丹分子标记研究进行了阐述。在撰写过程中，力求做到体系完整、理论简明、技术实用，知识性和前沿性、理论性和实践性的有机统一。

本书的研究得到了国家自然科学基金和河南省高校科技创新团队支持计划的资助。中国花卉协会牡丹芍药分会副会长李嘉珏教授对本书提出了宝贵的修改意

见，河南科技大学农学院的研究生王娟、张曦、贾甜、段亚宾、魏冬峰、张琳、郭琪等在试验研究、资料收集等方面做了大量工作。在撰写过程中，得到了有关同事的大力支持和帮助，参考和引用了有关人员的研究资料 and 成果。在此，我们一并表示最诚挚的谢意。

由于著者水平有限，编写时间仓促，书中疏漏之处在所难免，敬请广大读者和专家学者批评指正。

著 者
2015 年 6 月

目 录

序

前言

第一章 牡丹种质资源研究	1
第一节 牡丹种质资源	1
一、牡丹野生种质资源	2
二、牡丹栽培品种资源	6
第二节 牡丹种质资源研究进展	9
一、牡丹种质资源研究方法	9
二、牡丹野生种质资源亲缘关系研究	14
三、栽培牡丹与野生种遗传关系的研究	16
四、牡丹栽培品种研究	18
五、牡丹核心种质研究	20
六、牡丹遗传图谱研究	21
第三节 牡丹 DNA 分子标记研究意义	22
第二章 DNA 分子标记技术概述	23
第一节 DNA 分子标记类型	23
一、基于 Southern 杂交的分子标记	24
二、基于 PCR 技术的分子标记	24
三、基于 DNA 序列和芯片的分子标记	25
第二节 主要 DNA 分子标记技术多态性原理及在牡丹中的应用	27
一、基于通用引物的 DNA 分子标记	27
二、基于重复序列的分子标记多态性原理	29
三、基于反转录转座子的 DNA 分子标记多态性原理	32
第三章 DNA 分子标记实验技术	36
第一节 牡丹基因组 DNA 的提取	36
一、改良 CTAB 法提取牡丹基因组 DNA	36
二、SDS 法提取牡丹基因组 DNA	38
三、月桂酰基肌氨酸钠提取牡丹基因组 DNA	39
四、牡丹基因组 DNA 的快速提取方法	40

第二节 牡丹 DNA 的定量与纯度检测	41
一、紫外光谱分析	41
二、二苯胺显色法分析	42
三、琼脂糖凝胶电泳检测	43
四、Nanodrop 测定 DNA 浓度	44
五、Qubit 测定 DNA 浓度	45
第三节 引物设计	45
一、引物设计的主要步骤	46
二、引物设计原则	48
第四节 聚合酶链反应	49
一、PCR 操作步骤	49
二、PCR 反应体系的组成与反应条件的优化	50
第五节 牡丹 DNA 分子标记电泳检测方法	53
一、琼脂糖凝胶电泳检测	53
二、聚丙烯酰胺凝胶电泳检测	55
三、DNA 银染	56
第六节 序列的克隆方法	58
一、扩增产物的回收与纯化	59
二、LB 固、液培养基的制备	59
三、大肠杆菌感受态细胞的制备	60
四、回收产物的克隆和转化	60
五、大肠杆菌质粒的提取及阳性菌检测	61
第四章 牡丹随机扩增多态性 DNA 分子标记	63
第一节 RAPD 分子标记技术概述	63
一、RAPD 分子标记技术原理	63
二、RAPD 分子标记技术特点	63
第二节 RAPD 分子标记的研究与应用	64
一、RAPD 在植物研究中的应用	64
二、RAPD 在牡丹研究中的应用	67
第五章 牡丹扩增片段长度多态性分子标记	69
第一节 AFLP 分子标记技术概述	69
一、AFLP 分子标记技术原理	69
二、AFLP 分子标记关键技术	70
三、AFLP 分子标记技术特点	71
第二节 AFLP 分子标记的研究与应用	72

一、AFLP 分子标记在植物研究中的应用	72
二、AFLP 分子标记在牡丹研究中的应用	75
第三节 牡丹品种遗传多样性的 AFLP 分析	76
一、材料与方法	76
二、不同引物组合扩增产物的多态性	79
三、聚类分析	80
四、AFLP 指纹图谱的特征和不同引物组合的检测效率	81
五、讨论	82
第六章 牡丹相关序列扩增多态性分子标记	84
第一节 SRAP 分子标记技术概述	84
一、SRAP 分子标记技术原理	84
二、SRAP 分子标记关键技术	85
三、SRAP 分子标记技术特点	85
第二节 SRAP 分子标记的研究与应用	86
一、SRAP 分子标记在植物研究中的应用	86
二、SRAP 分子标记在牡丹研究中的应用	88
第三节 牡丹 SRAP-PCR 反应体系的建立	89
一、材料与方法	89
二、牡丹 SRAP 反应体系的正交优化结果	91
三、讨论	92
第四节 不同花色牡丹品种亲缘关系的 SRAP 分析	93
一、材料与方法	93
二、不同引物组合扩增结果的多态性分析	95
三、聚类分析	97
四、主坐标分析	97
五、讨论	99
第七章 牡丹目标起始密码子多态性分子标记	100
第一节 SCoT 分子标记技术概述	100
一、SCoT 分子标记技术原理	100
二、SCoT 分子标记技术特点	101
三、SCoT 分子标记的研究与应用	102
第二节 牡丹 SCoT 分子标记正交优化及引物筛选	103
一、材料与方法	103
二、牡丹 SCoT 反应体系的正交优化分析	105
三、SCoT-PCR 反应体系稳定性验证及引物的筛选	107

第三节 不同花色牡丹种质资源 SCoT 分析	109
一、材料与方法	109
二、扩增产物多态性分析	111
三、聚类分析	111
四、讨论	112
第八章 牡丹保守 DNA 衍生多态性分子标记	114
第一节 CDDP 分子标记概述	114
一、CDDP 分子标记技术原理	114
二、CDDP 分子标记技术特点	115
第二节 CDDP 分子标记的研究与应用	117
一、CDDP 分子标记在植物研究中的应用	117
二、CDDP 分子标记在牡丹研究中的应用	117
第九章 牡丹简单重复序列分子标记引物开发	120
第一节 牡丹 SSR 分子标记引物的开发方法	120
一、数据库查询	120
二、磁珠富集法开发 SSR 引物	121
三、二代测序技术开发 SSR 引物	122
第二节 磁珠富集法开发牡丹 SSR 标记引物	123
一、材料与方法	123
二、微卫星序列分离与分析	126
三、微卫星引物设计	129
第三节 基于 EST 序列开发牡丹 SSR 标记引物	130
一、材料与方法	131
二、牡丹 EST-SSR 分析	132
三、牡丹 EST-SSR 引物的开发与筛选	134
第十章 牡丹简单重复序列分子标记	137
第一节 SSR 分子标记技术概述	137
一、SSR 分子标记研究发展	137
二、SSR 分子标记技术原理	138
三、SSR 分子标记技术特点	138
第二节 SSR 分子标记研究与应用	139
一、在植物研究中的应用	139
二、牡丹基因组中 SSR 分子标记的频率及分布	141
三、SSR 分子标记在牡丹研究中的应用	142
第三节 不同牡丹种质资源 SSR 评价分析	144

一、材料与amp;方法	145
二、多态性 SSR 引物的筛选	146
三、SSR 扩增产物多态性分析	146
四、聚类分析	147
五、讨论	148
第十一章 牡丹简单重复序列区间分子标记	151
第一节 ISSR 分子标记概述	151
一、ISSR 分子标记技术原理	151
二、ISSR 分子标记技术特点	154
第二节 ISSR 分子标记的研究与应用	154
一、ISSR 分子标记在植物研究中的应用	154
二、ISSR 分子标记在牡丹研究中的应用	156
第十二章 牡丹反转录转座子序列的分离	160
第一节 植物反转录转座子	161
一、植物反转录转座子概述	161
二、反转录转座子的类型及结构	162
第二节 牡丹反转录转座子 LTR 序列的分离	164
一、巢式 PCR 方法分离牡丹 LTR 序列	164
二、利用 iPBS 方法分离牡丹反转录转座子 LTR 序列	173
第三节 牡丹 LINE 类反转录转座子 RT 序列的克隆及分析	178
一、材料与amp;方法	178
二、PCR 反应体系及扩增程序的优化	179
三、牡丹 LINE 类反转录转座子 RT 序列的普遍存在性	181
四、牡丹 LINE 类反转录转座子 RT 序列的分析	181
五、牡丹 LINE 类反转录转座子 RT 序列聚类分析	189
六、讨论	191
第四节 植物 LTR 类反转录转座子序列分析方法	192
一、LTR 类反转录转座子序列的比对软件	192
二、LTR 类反转录转座子序列的识别鉴定软件	194
三、LTR 类反转录转座子分析识别流程	196
四、讨论	197
第十三章 牡丹序列特异扩增多态性分子标记	199
第一节 SSAP 分子标记技术概述	199
一、SSAP 分子标记技术原理	199
二、SSAP 分子标记技术特点	200

第二节 牡丹种质资源 SSAP 分子标记分析	200
一、材料与方法	200
二、引物筛选	206
三、SSAP 多态性分析	207
四、SSAP 聚类分析	209
五、DNA 指纹图谱构建	212
六、讨论	217
第十四章 牡丹 iPBS 和 RRSAP 分子标记	219
第一节 iPBS 分子标记概述	219
一、iPBS 分子标记技术特点	219
二、iPBS 分子标记的研究与应用	220
第二节 牡丹组野生种（居群）和部分栽培种遗传多样性的 iPBS 分析	221
一、材料与方法	221
二、PCR 扩增结果	223
三、iPBS 遗传相似系数分析	223
四、iPBS 聚类分析	225
五、讨论	226
第三节 牡丹 RRSAP 分子标记概述	227
第四节 部分牡丹种质资源亲缘关系的 RRSAP 分子标记研究	228
一、材料与方法	228
二、引物筛选结果	231
三、RRSAP 分子标记多态性分析	231
四、RRSAP 分子标记相似系数	234
五、RRSAP 分子标记聚类分析	234
六、讨论	235
第十五章 其他分子标记方法	237
第一节 基于叶绿体 DNA 的分子标记	237
一、叶绿体 DNA 的结构和特点	237
二、基于叶绿体 DNA 的分子标记及应用	239
三、基于叶绿体 DNA 的分子标记在牡丹中的应用	240
第二节 基于核糖体 DNA 的分子标记	242
一、核糖体 DNA 的结构与特点	242
二、基于核糖体 DNA 的分子标记在植物中的应用	243
三、基于核糖体 DNA 的分子标记在牡丹中的应用	244
参考文献	246

第一章 牡丹种质资源研究

牡丹是芍药科 (*Paeoniaceae*) 芍药属 (*Paeonia*) 牡丹组 (*sect. Moutan* DC.) 木本植物, 是我国的传统名花, 其花大色艳, 形美香浓, 素有“国色天香”、“花中之王”的美誉, 深受国内外人民的推崇和喜爱。牡丹作为我国特有的传统名贵花卉, 集观赏、药用及食用价值于一身, 集经济、生态和社会效益于一体。牡丹种植业的快速发展带动了牡丹深加工产业的不断深化, 其开发价值和前景不可估量 (李嘉珏等, 2011; 李艳梅, 2014)。牡丹的根皮俗称“丹皮”, 是我国传统中药, 具有清热凉血、活血散瘀、抗凝血、降压、抗炎、抑制中枢神经系统等功能 (章灵华等, 1996; 吴少华等, 2002; An *et al.*, 2006; 丁彩真等, 2014)。牡丹花瓣具有较强的抗氧化活性, 可提取精油, 制作花茶等 (冯志文等, 2009)。牡丹花粉富含氨基酸、蛋白质、多种维生素、 β -胡萝卜素、磷脂、黄酮和矿物元素等营养成分 (王宪曾, 2012; 王宪曾等, 2012; 刘娟等, 2012; 贺春玲等, 2015)。牡丹籽油富含人体需要的不饱和脂肪酸、氨基酸、维生素等多种成分, 且不饱和脂肪酸含量高达 92% 以上, 其中 α -亚麻酸占 42% 左右。在降血脂、降血糖、抗氧化、抗癌、保肝、延缓衰老及防晒等方面具有突出作用, 是一种优质的保健食用油 (戚军超等, 2005; 周海梅等, 2009; 翟文婷等, 2013; 李育才, 2015; 韩继刚等, 2014)。

牡丹最早的药用记载见于《神农本草经》, 距今已有 2000 年历史。作为观赏植物栽培最早始于晋朝, 到隋唐五代时期开始兴盛, 至两宋时期达到栽培的鼎盛时期 (蓝保卿等, 2004)。我国是全部牡丹种类的原产地和原生多样性中心, 是品种起源、演化和发展的中心, 拥有丰富的牡丹种质资源。目前牡丹栽培已相当广泛, 在国内已形成了中原、西北、江南和西南四大栽培品种群; 国外在日本、美国和欧洲等地的栽培面积也逐年增加。牡丹以其巨大的观赏价值和经济价值, 正受到世界上越来越多人的关注, 成为研究的热点。牡丹在其长期的驯化栽培、自然和人工选择下, 形成了丰富的遗传多样性。但到目前为止, 对牡丹组植物的亲缘关系和遗传多样性仍然缺乏深入系统的了解。因此, 开发牡丹的 DNA 分子标记技术, 对牡丹进行种质资源评价, 在牡丹系统演化、生物多样性保护及栽培牡丹品种培育和改良等一系列研究中, 具有重要的意义。

第一节 牡丹种质资源

种质资源又称为遗传资源, 包括栽培品种 (古老的地方品种、新培育的推广

品种)、野生种、近缘野生种和特殊遗传材料在内的所有可利用的遗传材料。牡丹种质资源在牡丹品种改良中起着重要作用,是新品种选育和种质创新的重要物质基础。

一、牡丹野生种质资源

我国牡丹野生种质资源丰富,牡丹组所有种(含亚种、变种、变型)均原产于我国,因而可以说,中国是牡丹资源大国。洪德元和潘开玉(1999)在前人研究的基础上,通过大量的野外考察、取样分析,对芍药属牡丹组的分类进行了全面、系统的修订,将牡丹组分为 8 个种,其中 3 个种各包含 2 个亚种,另有 2 个杂交种。随后他们又对部分种分类进行了多次补充修订(Hong and Pan, 2005; 洪德元和潘开玉, 2005, 2007)。但其中部分种类仍存在不同看法。李嘉珏等(2011)将芍药属牡丹组分为 10 个种,包含 1 个栽培种和 9 个野生种,有 2 个种包含 2 个亚种,1 个种含 3 个变种。

根据牡丹组植物花盘质地和形态的不同可分为 2 个亚组,即革质花盘亚组和肉质花盘亚组。

(一) 革质花盘亚组

革质花盘亚组包括 1 个栽培种和 5 个野生种(李嘉珏等, 2011)。栽培种主要分布于中国中原一带,野生种主要分布于黄土高原林区及秦巴山地。

1. 牡丹 *Paeonia suffruticosa* Andr.

落叶灌木,株高 0.5~2 m 不等。叶互生,多为二回三出复叶,小叶多缺刻,顶小叶宽卵形,3 裂至中部,中裂片又常 2~3 裂。花单生枝顶,花色有白、粉、红、深红、紫、淡黄、绿等,花朵有单瓣、半重瓣及重瓣等;心皮 5 (10),离生,密生柔毛。蓇葖果长圆形,密生黄褐色硬毛。

该种是 1804 年英国植物学家安德鲁斯(H. C. Andrews)根据从中国引种到英国的一个名叫粉球的重瓣品种定的拉丁学名,实际上代表中国中原一带的栽培种。

2. 矮牡丹 *Paeonia jishanensis* T. Hong et W. Z. Zhao [*P. spontanea* (Rehder) T. Hong et W. Z. Zhao]

也称为稷山牡丹。落叶灌木,株高 0.5~1.5 m。二回三出复叶,小叶 9 枚,叶卵圆形至圆形,1~5 裂,叶背面脉上被绒毛。花单生枝顶,白色,稀基部粉色或淡紫红色;雄蕊多数;心皮 5,密被黄白色粗丝毛;柱头暗紫红色。该种自然分布于山西稷山、永济,河南济源、新安,陕西华阴、铜川及延安宜川等地。生长在海拔 900~1700 m 山坡灌丛和次生落叶阔叶林中。

3. 卵叶牡丹 *Paeonia qiui* Y. L. Pei et D. Y. Hong

落叶灌木，株高 0.6~0.8 m。二回三出复叶，叶卵形或卵圆形，表面多呈紫红色，通常全缘，顶生小叶浅裂或具齿。花单生枝顶，粉色或者粉红色；雄蕊多数；心皮 5，密被白色或浅黄色柔毛。该种仅零星分布于湖北神农架及保康一带山区，河南西峡县及陕西商南县山地也有分布。生长在海拔 900~2100 m 的山地灌丛草坡、落叶阔叶林下或悬崖峭壁上。

4. 杨山牡丹 *Paeonia ostii* T. Hong et J. X. Zhang

落叶灌木，株高约 1.5 m。二回羽状复叶，5 小叶，小叶卵状披针形至狭长卵形。花单生枝顶，白色，稀花瓣基部粉色或淡紫色晕；雄蕊多数；心皮 5。主要分布于陕西留坝县张良庙、眉县太白，河南嵩县杨山、内乡宝天曼，西峡县，湖北保康，甘肃两当，湖南龙山、永顺，安徽巢湖、宁国等地。生长在海拔 800~1600 m 山坡灌丛及落叶阔叶林下。

该种由洪涛等于 1992 年首次命名发表。该种长期以来作为药用牡丹栽培，凤丹白为其主要药用品种，安徽铜陵、南陵一带为其栽培中心。因铜陵凤凰山一带所产丹皮最佳而将这一带的丹皮特称为凤丹，凤丹牡丹因此得名，并在适生地区大量推广。近二三十年来凤丹亦广泛用于观赏种植。2011 年以来，全国油用牡丹发展迅速，该品种也作为主要的油用牡丹品种广泛种植（李嘉珏等，2011）。

5. 紫斑牡丹 *Paeonia rockii* (S. G. Haw et L. A. Lauener) T. Hong et J. J. Li ex D. Y. Hong

落叶灌木，高 1.5~2.5 m。二回至三回羽状复叶，小叶片（15）19~60 枚，卵状椭圆形或长圆状披针形。花单生于枝顶，常为白色，稀淡粉色、红色，腹面基部具有黑紫色大斑；雄蕊多数；心皮 5；子房密被黄色短硬毛。

该种分为两个亚种。

5a. 紫斑牡丹（原亚种，或称为全缘叶亚种）*Paeonia rockii* subsp. *rockii* D. Y. Hong (*P. rockii* subsp. *linyanshanii* T. Hong et G. L. Osti)

该亚种小叶为卵状椭圆形至长圆状披针形，全缘或顶小叶偶有裂。主要分布于甘肃南部山地，陕西秦岭南坡，河南伏牛山，湖北神农架、保康一带。生长在海拔 1100~2800 m 山地阔叶落叶林下或灌丛中。

5b. 太白山紫斑牡丹（或称为裂叶亚种）*Paeonia rockii* subsp. *atava* (Brühl) D. Y. Hong & K. Y. Pan (*Paeonia rockii* subsp. *taibaishanica* D. Y. Hong)

该亚种小叶为卵形或宽卵形，有裂或有缺刻。分布于陕西秦岭北坡的太白山及陇县、甘泉、富县、延安，甘肃西秦岭、小陇山（北部）、子午岭一带。

6. 四川牡丹 *Paeonia decomposita* Hand.-Mazz. (*P. szechunica* Fang)

落叶灌木，株高 0.7~1.5 m，各部均无毛。叶多为三回，稀为四回三出复叶，小叶（29）33~63 枚。花单生枝顶，淡紫色至粉红色；雄蕊多数；心皮 4（6）。

该种又被分为两个亚种。

6a. 四川牡丹（原亚种）*Paeonia decomposita* subsp. *decomposita*

该亚种小叶卵形或倒卵形，有裂。分布于四川马尔康、金川、丹巴、康定一带，甘肃南部迭部县亦见。在金川段大渡河流域 2050~3100 m 山地灌丛中较为多见。

6b. 圆裂四川牡丹 *Paeonia decomposita* subsp. *rotundiloba* D. Y. Hong

该亚种小叶卵圆形，叶裂片较圆钝，先端圆或急尖。心皮多为 3~4。在四川岷江流域的汶川、茂县、黑水、松潘和理县有分布。见于海拔 2100~3100 m 山地灌丛、次生林或针叶林中。

洪德元于 2011 年将圆裂四川牡丹亚种提升为种的等级：*Paeonia rotundiloba* D. Y. Hong。

四川牡丹是形态特征和分布区域均介于革质花盘亚组与肉质花盘亚组之间的一个种。

革质花盘亚组中有两个杂交种（洪德元和潘开玉，1999）。一个是延安牡丹（*Paeonia yananensis* T. Hong et M. R. Li），是太白山紫斑牡丹和矮牡丹的天然杂交种，分布于延安万花山及其周围。另一个是保康牡丹（*Paeonia baokangensis* Z. L. Dai et T. Hong），是紫斑牡丹与卵叶牡丹的杂交种。

洪德元等（1998）曾经发表过一个牡丹的亚种——银屏牡丹（*Paeonia suffruticosa* Andrews subsp. *yinpingmudan* D. Y. Hong, K. Y. Pan et Z. W. Xie）。并认为这个亚种是中国栽培牡丹的祖先，现在只剩下两株了。此后不久，沈保安（2001）又将该亚种提升为种的等级，即银屏牡丹 [*Paeonia yinpingmudan* (D. Y. Hong, K. Y. Pan et Z. W. Xie) B. A. Shen]。2007 年，洪德元和潘开玉对上述分类作了修订，认为原来发表的亚种银屏牡丹依据的两份标本中，来自安徽巢湖银屏山单株实际上是凤丹（杨山牡丹 *Paeonia ostii*）而加以排除，并将另一个单株，即河南嵩县木植街乡石碓坪村一退休教师庭院中栽植的牡丹提升为种的等级——中原牡丹（*Paeonia cathayana* D. Y. Hong & K. Y. Pan）。Zhou 等（2014）认为中原牡丹是中原牡丹品种群的主要野生祖先。但是，迄今为止，中原牡丹并未发现野生居群，其形态特征与中原栽培牡丹品种基本相同（李嘉珏等，2011），分子标记研究中也与栽培品种聚类在一起，与栽培品种的叶绿体基因组完全相同（张金梅等，2008）。

（二）肉质花盘亚组

肉质花盘亚组根据李嘉珏等（2011）分类处理约有 4 个种，包括紫牡丹、黄