

菊花近缘野生种质资源研究进展及保护建议

陈希¹, 蒋甲福², 陈发棣^{2*}

1. 大理大学农学与生物科学学院, 大理 671003

2. 南京农业大学园艺学院, 南京 210095

摘要 综述了菊花近缘野生种质资源的地理分布特征、多样性热点、研究现状、珍稀物种保护等, 分析了中国特有的菊属、亚菊属以及其他珍稀菊科物种的生存及保护现状, 提出了以菱叶菊、桌子山菊、密绒亚菊、太行菊、复芒菊、白菊木以及栉菊木为主的一批珍稀种质资源的研究进展和建议保护等级。从原生境调查与保护和濒危机制研究两方面阐述了珍稀物种保护的研究进展, 并从前沿监测技术体系发掘以及多学科交叉分析的角度, 提出了菊花近缘野生种质资源保护的研究方法和发展方向。

关键词 菊花; 种质资源; 特有物种

菊花(*Chrysanthemum morifolium* Ramat.)为菊科春黄菊族(Anthemideae, Asteraceae)蒿亚族(subtribe Artemisiinae)菊属(*Chrysanthemum* L., 后文简称为*C.*)多年生植物, 是世界著名观赏花卉, 在切花贸易中仅次于月季^[1]。中国是最早(公元前15世纪)进行菊花栽培的国家^[2], 并由此向东亚和世界主要地区传播发展, 使之成为重要的园艺作物^[3]。菊花不仅具有很高的观赏价值, 还具有很好的药用^[4]及茶用^[5]价值。菊花近缘种质资源主要包括菊属、亚菊属(*Ajania* Poljakov, 简称为*A.*)、太行菊属

(*Opisthopappus* C. Shih, 简称为*O.*)、栉叶菊属(*Phaeostigma* Muldashev, 简称为*P.*)、短舌菊属(*Brachanthemum* DC., 简称为*B.*)、女蒿属(*Hippolytia* Poljakov, 简称为*H.*)以及蒿属(*Artemisia* L., 简称为*Ar.*)等野生物种, 它们是菊花新品种选育的重要物质基础, 同时对菊花起源演化^[6]和药用成分^[7]研究具有至关重要的意义。

菊花近缘种质资源中, 菊属和亚菊属与菊花的近缘关系相对较近, 二者之间容易获得杂交后代^[8-10]。栉叶菊属因其直立的管状花花冠, 褐化的

收稿日期: 2022-06-20; 修回日期: 2022-09-18

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD1200205)

作者简介: 陈希, 讲师, 研究方向为菊花种质资源演化及生物地理学, 电子信箱: chenxi0872@163.com; 陈发棣(通信作者), 教授, 研究方向为菊花遗传育种及分子生物学, 电子信箱: chenfd@njau.edu.cn

引用格式: 陈希, 蒋甲福, 陈发棣. 菊花近缘野生种质资源研究进展及保护建议[J]. 科技导报, 2023, 41(4): 31-42; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2023.04.004

柱头和具微刺的花粉^[11],由 Muldashev^[12]从亚菊属中分离出来单独成属,分子生物学及形态学研究^[13-14]表明该属与蒿属亲缘关系更为密切。太行菊属为中国特有属,主要分布于太行山一带,能与菊属和亚菊属产生杂交后代^[15]。

中国和日本是较早针对菊花近缘种质资源展开系统调查和研究的国家,同时是种质资源丰富的国家,在资源收集^[6,16-17]、形态学^[18-19]、细胞学^[20-22]、分类学^[8,13-14]和分子生物学^[23-25]等研究领域取得了一系列重要进展。尤其是中国,菊花近缘种质资源非常丰富,研究成果十分丰硕。目前,全球约有 39 种菊属物种,24 个亚种、变种及变型,中国分布有 26 种,其中 18 种为中国特有;亚菊属约有 37 种,中国有 29 种,其中特有 18 种^[26]。中国特有种质资源中,部分物种地理分布非常狭窄,对特殊生境依赖程度高,种群数量较低,极易受到人为因素或自然因素的影响,处在易濒或濒危的边缘。例如,菱叶菊(*C. rhombifolium*)仅分布于中国重庆巫山县;裂苞菊(*C. foliaceum*)仅分布于山东济南千佛山景区^[27]; *C. bizarre* 仅分布于湖南张家界天门山海拔 800~1400 m 的岩石峭壁及石质山坡上^[28];桌子山菊(*C. zhuozishanense*)仅分布于内蒙古乌海桌子山 2000~2140 m 的潮湿北坡^[29]。此外,还有个别特有物种至今未发现活体植株,研究仅限于模式标本和原记录,例如分布于云南省西北部的云南亚菊(*A. elegantula*)。然而,目前针对上述菊花珍稀种质资源的研究相对缺乏,对其的保护大多限于采样后的异地保存,往往忽视对原生境的研究与保护,且异地保存的数量和规模较为有限,难以有效地维持或扩大种群数量。因此,针对菊花珍稀濒危近缘种质资源的系统调查研究与保存已经迫在眉睫,重要性日益凸显。

本研究将从菊花近缘种质资源的地理分布特征、多样性热点、研究现状、珍稀物种保护等方面展开综述。同时,结合前沿技术手段和研究发展方向,系统地阐述菊花近缘种质资源保护的背景意义、技术方法及存在的问题。最后,提出菊花近缘种质资源保护建议和理论依据,并展望其未来的发展前景和方向。

1 地理分布特征

深入了解野生种质资源的地理分布特征是进行保护研究的前提,同时也是重要的基础,脱离了地理分布,保护研究形同无本之木。地理分布特征需要大范围和长期的野外调查研究作为支撑,往往需要几代植物学家的不断积累,而这种积累的直接成果则体现为大量的植物标本以及各种植物志。《中国植物志》(第七十六卷)、《日本植物志》、《苏联植物志》(第二十六卷)、《欧洲植物志》(第四卷)、《北美植物志》(第十九卷)、《The families and genera of vascular plants》等是较早对菊属和亚菊属等菊花近缘类群进行系统研究和记载的文献资料。随着植物标本数字化和信息化的发展,全球各大标本馆的馆藏标本越来越便于查阅和研究,为菊花近缘种质资源的地理分布特征研究提供了极大的支撑。同时,深入的野外调查不断发现的新物种和新记录,使得菊属、亚菊属和栎叶菊属等菊花近缘种质资源的地理分布规律愈加清晰明朗。下文将针对菊属、亚菊属、栎叶菊属、太行菊属以及其他中国珍稀菊科物种的地理分布特征进行综述。

1.1 菊属

菊属全球约 39 种,分布于欧亚大陆及北美大陆,其中在欧亚大陆主要分布于中国除西北地区外大部分地区、日本全境、俄罗斯全境及朝鲜半岛,欧洲东北部、印度、缅甸及尼泊尔也有少量分布,而在北美大陆则分布于北美洲西北部(北极菊 *C. arcticum*)^[26]。就气候类型而言,菊属主要分布于年平均降水量 500 mm 及以上的湿润和半湿润地带,分布纬度主要集中在 25°N~45°N,最北至 72°N,最南至 10°N 左右。根据舌状花颜色和地理分布,Liu 等^[30]将菊属分为 2 组,白-紫色舌状花的紫花野菊组(*C. zavadskii* group)和黄色舌状花的野菊组(*C. indicum* group),前者主要分布于中国北方,后者则主要分布于中国南方。白-紫色舌状花物种地理分布最南至 24°N 左右,来自分布于中国台湾省的森氏菊(台湾菊, *C. morii*)以及蓬莱油菊(*C. horaimontanum*)。中国特有菊属物种 18 个,其中, *C. rhombifolium*、*C. foliaceum*、*C. bizarre*、*C. zhuozisha-*

nense、*C. yantaiense*^[31]等物种地理分布非常狭窄(分布区域最大半径均不超过 50 km),种群数量相对较低,较为珍稀(表 1)。日本是中国之外菊属物种较为丰富的国家,Kitamura^[32]、Nakata 等^[33]是较早对日本菊属物种的地理分布进行系统研究和报道的学者。日本分布有 7 个特有物种,部分特有种分布也十分狭窄,例如 *C. crassum* 和 *C. okiense*。这些地理分布狭窄的特有物种,除 *C. crassum*、*C. okiense* 和 *C. yantaiense* 等部分物种分布在小岛和海岸边之外,其余大部分分布在地,且往往生存在多石(stony)或石质(rocky)的地貌和生境中。

1.2 亚菊属

亚菊属全球约 37 种,主要分布于中国西北,中亚及南亚的半干旱和干旱地区,中国西南、华北、东北以及日本中部等地区也有分布。菊属和亚菊属

在中国的地理分布范围呈现出总体分离而局部交叉的规律特征^[26],且存在明显分界线^[34]。总体上,菊属主要分布于中国相对较为湿润的南部、东北及华北地区,而亚菊属则主要分布于中国干旱、半干旱的西北、中北、西南地区,2 个属呈现出以中国湿润-半干旱/干旱地带分界线为主要分割线的区域分离分布格局。此外,亚菊属主要分布在坡位较高的接近峰顶的位置,且平均分布海拔显著高于菊属^[26]。中国特有亚菊属物种 18 个,其中大部分分布于中国西南,集中在云南和四川 2 个省横断山脉及其周边区域(表 1)。其中密绒亚菊(*A. serices*)是目前已知的中国乃至全球分布纬度最南的物种,且仅分布于大理洱源洋芋山 2700~3000 m 海拔的南坡向多石地貌上^[35],种群数量相对较低,处在易危(VU)的状态。

表 1 中国特有菊属和亚菊属物种及其建议保护等级

属	序号	分类群	地理分布	最大分布半径/km	生境	海拔/m	建议保护等级
菊属 <i>Chrysanthemum</i>	1	银背菊 <i>C. argyrophyllum</i>	陕西,河南	> 50	山坡岩石,山顶	1400~2100	无危(LC)
	2	阿里山菊 <i>C. arisanense</i>	中国台湾台中,南投	> 50	略阴的路边斜坡,开阔路边	1600~1860	无危(LC)
	3	神农香菊 <i>C. aromaticum</i>	湖北神农架	> 50	高海拔山坡	2100~2800	无危(LC)
	4	<i>C. bizarre</i>	湖南张家界天门山	< 10	岩石峭壁,石质山坡	800~1480	近危(NT)
	5	异色菊 <i>C. dichroum</i>	河北内丘(小岑底)	< 50	山坡	—	近危(NT)
	6	裂苞菊 <i>C. foliaceum</i>	山东济南千佛山景区	< 10	石质山坡林缘	100~300	易危(VU)
	7	拟亚菊 <i>C. glabriusculum</i>	云南,四川,陕西	> 50	山坡	940~3300	无危(LC)
	8	蓬莱油菊 <i>C. horaimontanum</i>	中国台湾	< 50	石质山坡	1200~1400	近危(NT)
	9	黄花小山菊 <i>C. hypargyreum</i>	陕西,四川	> 50	山坡草甸	1400~3850	无危(LC)
	10	线苞菊 <i>C. longibracteatum</i>	山东济南千佛山景区	< 10	林地边缘,路旁	100~300	易危(VU)
	11	森氏菊(台湾菊) <i>C. morii</i>	中国台湾花莲	< 50	石灰岩峭壁,稀有	400~2400	易危(VU)
	12	菊花脑 <i>C. nankingense</i>	江苏南京	> 50	丘陵林缘,山坡,路旁	40~400	无危(LC)

表1 中国特有菊属和亚菊属物种及其建议保护等级(续)

属	序号	分类群	地理分布	最大分布半径/km	生境	海拔/m	建议保护等级
菊属 <i>Chrysanthemum</i>	13	小叶菊 <i>C. parvifolium</i>	贵州	—	小河边石质山坡	—	缺乏数据(DD)
	14	委陵菊 <i>C. potentilloides</i>	陕西, 山西	> 50	低山丘陵地	1000~1500	无危(LC)
	15	菱叶菊 <i>C. rhombifolium</i>	重庆巫山	< 10	山坡, 多石山坡灌丛边缘	800~1200	易危(VU)
	16	毛华菊 <i>C. vestitum</i>	安徽, 河南, 湖南, 陕西	> 50	低山山坡及丘陵地	340~1500	无危(LC)
	17	<i>C. yantaiense</i>	山东烟台	< 50	贫瘠礁石, 石缝, 瘠薄土层上	4~15	近危(NT)
	18	桌子山菊 <i>C. zhuozishanense</i>	内蒙古乌海桌子山	< 10	桌子山潮湿北坡	2000~2140	易危(VU)
亚菊属 <i>Ajania</i>	1	丽江亚菊 <i>A. adenantha</i>	云南丽江	< 50	多石山坡灌丛边缘, 山坡, 多石高山草甸	3000~3700	近危(NT)
	2	内蒙亚菊 <i>A. alabasca</i>	内蒙古	< 50	石质山坡	—	近危(NT)
	3	灰叶亚菊 <i>A. amphisericea</i>	四川	> 50	山坡	1700~2300	无危(LC)
	4	短冠亚菊 <i>A. brachyantha</i>	西藏(聂拉木)	> 50	山坡	3500~3600	无危(LC)
	5	短裂亚菊 <i>A. breviloba</i>	云南西北部	> 50	开阔林中空地, 山坡碎石滩	2800~4100	无危(LC)
	6	云南亚菊 <i>A. elegantula</i>	云南西北部	—	开阔多石牧场, 崖壁边缘	3000	缺乏数据(DD)
	7	下白亚菊 <i>A. hypoleuca</i>	甘肃, 四川	> 50	路旁	600~700	无危(LC)
	8	宽叶亚菊 <i>A. latifolia</i>	四川	> 50	山坡	3100	无危(LC)
	9	丝裂亚菊 <i>A. nematoloba</i>	甘肃, 青海	> 50	山坡灌丛, 山坡	1700~2300	无危(LC)
	10	光苞亚菊 <i>A. nitida</i>	四川	> 50	向阳干燥山坡	3900	无危(LC)
	11	束伞亚菊 <i>A. parviflora</i>	北京, 河北, 山西, 内蒙古	> 50	石质山坡灌丛边缘, 低山地区, 丘陵地区	1400	无危(LC)
	12	川甘亚菊 <i>A. potaninii</i>	四川, 甘肃, 陕西	> 50	山坡, 山坡林下及河谷和丘陵地	950~3500	无危(LC)
	13	细裂亚菊 <i>A. przewalskii</i>	甘肃, 四川, 青海, 宁夏	> 50	灌丛边缘, 草原, 山坡林缘或岩石上	2800~4500	无危(LC)
	14	疏齿亚菊 <i>A. remotipinna</i>	陕西, 甘肃, 四川, 西藏	> 50	石质山坡灌丛边缘, 山坡	2200~3800	无危(LC)
	15	密绒亚菊 <i>A. sericea</i>	云南大理(洋芋山)	< 10	多石林缘	2700~3000	易危(VU)
	16	矮亚菊 <i>A. trilobata</i>	新疆, 青海, 西藏	> 50	河边石缝中	3200	无危(LC)
	17	多裂亚菊 <i>A. tripinnatisecta</i>	四川	> 50	山坡	3200~3300	无危(LC)
	18	深裂亚菊 <i>A. truncata</i>	四川	> 50	溪边, 荒地, 山坡	1900~2100	无危(LC)

1.3 栎叶菊属

栎叶菊属最初的成员仅为3个中国特有的物种,分别是栎叶菊(*P. quercifolium*)、柳叶栎叶菊(*P. salicifolium*)、异叶栎叶菊(*P. variifolium*),此观点得到了分子系统发育以及形态学的相关支持^[13]。之后,将原西藏亚菊(*A. tibetica*)、紫花亚菊(*A. purpurea*)和分枝亚菊(*A. ramosa*)从亚菊属中分离出来合并至栎叶菊属中,成为西藏栎叶菊(*P. tibeticum*)、紫花栎叶菊(*P. purpureum*)和分枝栎叶菊(*P. ramosum*),将属成员扩大至6个种^[14]。此外,原滇北亚菊(*A. junnanica*)与该属成员的孢粉形态基本一致,为蒿型花粉(*Artemisia*-type pollen)^[36-37],且形态与栎叶菊较为相似,与该属关系密切。该属除西藏栎叶菊外,其余均为中国特有,且主要分布在横断山脉和喜马拉雅山脉的高海拔高坡位地区。

1.4 其他近缘类群及珍稀菊科物种

太行菊属(*Opisthopappus*)为中国特有属,主要分布于中国太行山脉及其周边区域,多生长在山坡岩石及峭壁上。由于具有类似野菊的清肝明目功效,人为采挖严重,处于濒危状态^[38]。该属与菊属和亚菊属亲缘关系密切,二者之间可获得杂交后代,对菊花新品种选育有重要研究价值。

复芒菊(*Formania mekongensis*)为中国特有单种属,地理分布十分狭窄,仅分布于云南德钦至四川巴塘一线的金沙江河谷地带,通常分布于多石山坡灌丛边缘及崖壁上。该属植物分类一直存在争议,《中国植物志》将其归入春黄菊族,而Bremer和Humphries^[11]则将其归入紫菀族,根据其种子电镜扫描结构和苞片结构,复芒菊的亲缘关系与紫菀族更为密切^[26]。由于地理分布狭窄,种群数量低,生境脆弱,易受到人为影响,且在植物分类、植物区系演化和多样性保护方面具有较高的科研价值,该种2021年9月调整之前为中国II级保护植物。

白菊木(*Leucomeris decora*)和栌菊木(*Nouelia insignis*)是中国仅有的2种木本的“菊树”,通常为小乔木,最高可生长至8 m。白菊木主要分布于中国云南,最北至大理,越南、泰国、缅甸也有分布,主要分布于干热河谷和山坡林间,由于种群较小,具

有较高的植物演化和谱系地理研究价值,为中国II级保护植物。栌菊木为中国特有单种属,主要分布于云南西北部、四川西南部的干热河谷地带,由于数量稀少、珍贵、特有、受威胁严重、科学及文化意义大,2021年9月前同样为中国II级保护植物。由于两者是中国菊科物种中难得一见的木本植物,具有较高的观赏价值。

目前中国菊科保护植物还有:巴朗山雪莲、雪兔子、雪莲、绵头雪兔子、水母雪兔子、阿尔泰雪莲和革苞菊。上述物种地理分布狭窄,生境特殊,受人为和自然因素影响大,处在濒危和易危的状态。

2 多样性热点

菊花近缘野生种质资源地理分布范围较广,然而,不同分布区域之间的物种多样性差异较大。例如,俄罗斯西伯利亚地区面积辽阔,但仅有紫花野菊以及北极菊等个别菊属物种分布。基于物种丰度比值和分布面积比值,以及量化的生物地理学研究结果表明,菊属存在2个全球范围内的多样性热点(图1(a),深橙色及黄色区域)^[26]。从国家层面分析,分别为中国、日本2个多样性热点。从具体地理区域分析,分别为中国西南至东北山脉群及其周边地区(CSNMS),以及日本四大岛及周边岛屿;中国西南至东北山脉群主要为:横断山脉-秦岭山脉-贺兰山脉-阴山山脉-太行山脉-燕山山脉,而日本四大岛屿及周边岛屿主要为:本州岛、九州岛、四国岛、北海道岛、奄美诸岛、隐岐诸岛、伊豆诸岛及对马岛。2个热点之间物种相似度较低,Sørensen指数SI为0.17(<0.3)。

以菊属、亚菊属和栎叶菊属3个属为整体研究对象,则全球多样性热点区域如图1(b)红色及橙色区域所示,与菊属的热点区域不同之处在于增加了喜马拉雅山脉,而日本热点则与菊属的热点相同。中国热点面积比值约为6.28%,而物种丰度为59,丰度比值高达71.08%。中国热点各山脉中,横断山脉及其周边区域的物种多样性相对较高,而且是3个属交叉分布的主要区域。

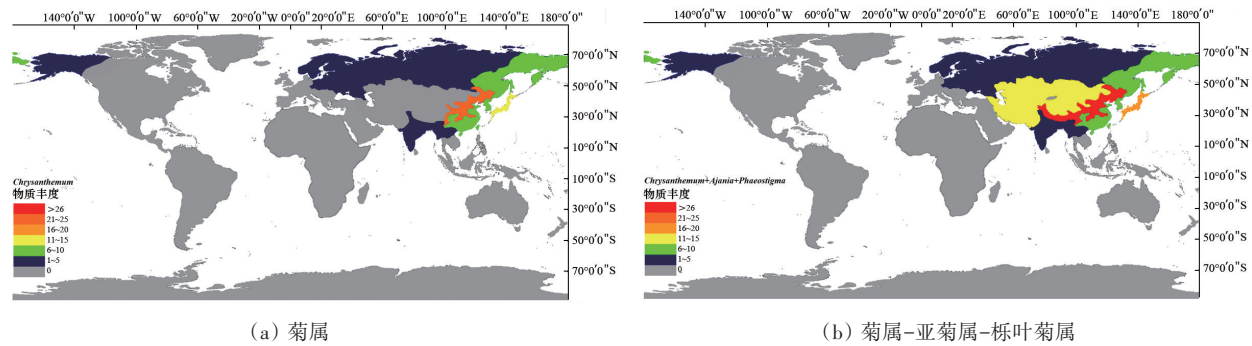


图1 菊属及菊属-亚菊属-栎叶菊属3属物种丰度及多样性热点区域

3 菊花近缘野生种质资源研究现状

针对菊花近缘野生种质资源的研究,目前有以下5个主要方向:(1)植物分类及系统发育;(2)菊花起源及演化;(3)基因组学及功能分析;(4)杂交育种及抗性选育;(5)活性成分及代谢分析。

植物分类是野生种质资源研究的基础,关于菊花近缘类群的植物分类及系统发育目前仍然存在歧义。Ohashi和Yonekura^[8]在日本菊属物种名单统计时认为,菊属和亚菊属之间容易获得杂交后代,将二者合并为一属,菊属、亚菊属、栎叶菊属分别为菊属下的3个不同组。分子系统发育,基于ITS(internal transcribed spacer)、ETS(external transcribed spacer)、cpDNA(chloroplast DNA)和singlecopy nuclear gene等不同基因序列构建的菊属近缘类群系统发育树^[13-14,30,39-40],由于采样范围、置根(rooted)或外类群(outgroup)及系统发育方法的不同,结果存在较大歧义以及系统发育的不确定性(phylogenetic uncertainty)。总体而言,菊属和亚菊属亲缘关系非常近,二者的部分物种在多数系统发育树中都存在相互嵌合的情况;栎叶菊属与蒿属的亲缘关系更近,与菊属和亚菊属关系相对较远,应独立成属。目前,基于全基因组重测序的菊花近缘类群系统发育研究还相对缺乏。此外,由于相关类群地理分布较广,部分物种的分类研究目前还处在模式标本和形态学阶段,缺乏较为完整和深入的数据支持。因此,菊属和亚菊属是否应合并为一属,还需进一步研究。

菊花起源是一个意义重大的科学问题,同时,

也是高度复杂的科学问题。经过长期的研究积累,目前已取得重要研究进展^[6],且诸多问题已日渐明朗。然而,具体的起源地点、起源时间及演化历史仍然缺乏明确答案。菊花近缘野生种质资源之间的亲缘关系和演化历史,是研究菊花起源问题的关键因素,也是核心依据。基于叶绿体基因和核基因的分子生物学研究结果表明,杂交和异源多倍体是不同菊花起源的重要机制,且有多个菊属物种是菊花起源的先祖类群,参与了多父系的多重杂交,而地理和生态因素可能决定野生物种参与物种起源的机会^[41-42]。诸多细胞学研究结果^[20-21]则表明,菊属的系统演化是一个从低倍到高倍异源多倍体化的过程,而菊属和近缘属谱系中,从二倍体演化至四倍体是一个相对古老的事件,而从四倍体演化至六倍体,以及六倍体演化至八倍体则是相对较近的事件^[43]。历史生物地理学的重建则表明,菊属群起源于中亚,并进行了东向的迁移^[44]。野菊类群(*C. indicum* complex)二倍体主要分布于中国北方和中部,而四倍体则主要分布于中国南部,第四纪冰川期相对干燥的气候导致四倍体类群快速向南辐射发展^[45]。而在第四纪冰期一间冰期旋回(Glacial-Interglacial Cycle)的剧烈气候变化中,横断山是菊属、亚菊属和栎叶菊属潜在的避难所,并对相关类群多样性的形成起到了重要作用^[35]。

随着测序、组装和注释等相关技术和算法的优化和发展,菊花近缘野生种质资源基因组学研究取得了重要的研究进展。目前,已对甘野菊(*C. seticuspe*)^[3]、菊花脑(*C. nankingense*)^[4]和甘菊(*C. lavandulifolium*)^[46]完成了全基因组测序,分别从菊属模

式植物、药用性状和头状花结构发育等不同侧重点对相关基因组功能进行了深入分析,并揭示了菊属全基因组复制(WGD)和全基因组三倍化(WGT)等重要演化历史。杂交育种及抗性选育经过长期积累,在属间杂交、优良抗性筛选^[47]等方面取得了瞩目成果。作为重要的茶药两用资源,菊属和亚菊属物种的活性成分及代谢分析^[48-49]等相关研究逐年递增,成为菊花近缘野生种质资源研究的热点。

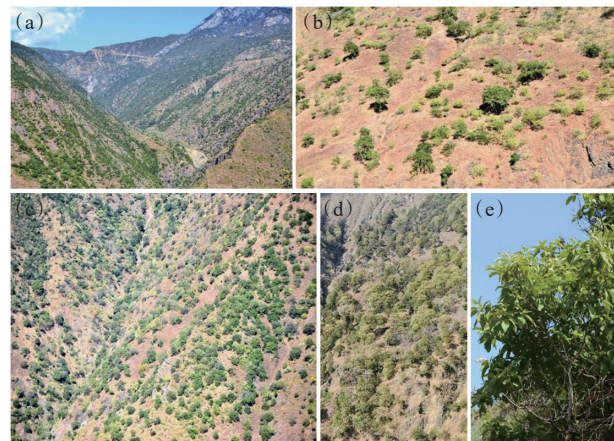
4 珍稀物种保护研究进展

菊花近缘野生种质资源研究在上述诸多方向均取得了重要研究进展,然而,保护研究却相对缺乏,尤其是在原生境调查保护和濒危机制研究等方面还处在相对空白的阶段。而随着气候变化、人为采挖、生境破坏等因素的不断发展,保护研究的重要性已不言而喻,针对菊花近缘野生类群保护的研究方法和技术亟待进行深入和系统的探索。

4.1 原生境调查与保护

原生境是物种赖以生存和发展的环境基础,尤其是珍稀和区域特有物种,它们对原生境的依赖程度更加严重,对环境有着更加苛刻的要求。此外,原生境调查和保护,是分析濒危机制、种群发展趋势,以及开展原位保存的重要基础和前提条件。而物种分布模型、地形地貌、植被群落通常是原生境调查与保护的重要研究内容。Chu等^[50]在对横断山特有种大花象牙参(*Roscoea humeana*)对气候变化响应的研究中,采用谱系地理学(phylogeography)和景观(地形)基因组学(landscape genomics)研究方法,结合该物种的单核苷酸多态性(SNP)位点、地理分布模型和梯度森林分析等进行综合分析。结果表明,横断山区第四纪气候波动和小型避难所的持续存在形成了目前的大花象牙参遗传结构和多样性,并预测该物种未来可以在最热季降水量大于560 mm的避难所中生存。Auld等^[51]基于高山植物地理分布的历史记录和实地调查数据分析发现,36种澳大利亚高山植物中有11种的平均分布海拔发生了向上的迁移,如果目前的变暖趋势继续下去,澳大利亚高山地带的一些物种可能会在一个世

纪内失去合适的栖息地。张滋芳等^[52]对珍稀濒危植物矮牡丹(*Paeonia suffruticosa*)生存群落的研究,结果表明,在对矮牡丹保护的同时应加强与其正相关性较强的物种在其群落中的保护和建立,促进其群落趋于稳定,以求达到实效保护的目。在菊花近缘野生种质资源方面,Chen等^[53]研究发现,菊属及其近缘类群在环洱海周边区域中主要分布于海拔3000 m左右的多石地貌上的高山针阔混交林边缘生态群落中,此外,其中针叶主要来自松属物种,而阔叶主要为栎属硬叶常绿高山栎系物种及高山杜鹃。这种多石地貌和特定的植被群落构成的生态岛屿,成为当前间冰期相关物种的避难所。朱华和杜凡^[53]则建议设立云南金沙江干热河谷萨王纳(savanna)植被自然保护地(图2^[53]),以保护珍稀物种栎菊木,和该区域特殊的植物区系与完整的生态系统。



(a)、(b)萨王纳植被(河谷型稀树草原)景观;(c)含有栎菊木的萨王纳植被;(d)以栎菊木为特征的植物群落;(e)栎菊木

图2 金沙江干热河谷的萨王纳植被

野外实地勘察和统计是必不可少的研究方法,通过样方分析能得到较为准确的结论,在条件允许的情况下,设置越多的生态样地,越能够得到科学和完整的数据。然而,野外实地勘察的范围和面积受到人员和团队数量、研究时间和周期的限制,通过利用北斗等高分辨率和数字化的卫星图像和图层^[54],以及基于无人机航拍系统(UAS)^[55]的地面遥感,可以大幅提高调查范围和监测频率。同时,结

合野外实地调查,通过人工智能(AI)识别,模型和算法优化,提高遥感监测的准确率,完善监测技术体系。此外,通过生境的重复绘图数据(repeated habitat mapping data)^[56],结合空间和时间的气候变化^[57],探究植物区系以及珍稀濒危物种的变化发展趋势是未来原生境调查和保护的发展方向。

4.2 濒危机制

植物种群的濒危机制通常由内外两方面因素相互作用构成^[58]。内因方面,主要由植物本身的适应性、抗逆性、遗传多样性以及生殖策略等因素组成,相关因素存在缺陷或相对较差的物种,难以形成分布广数量高的种群,进而濒危。这些因素由基因组控制,最终通过生理代谢和性状表型实现。基因组研究发现,濒危物种 *Ostrya rehderiana* 相较于该属分布广泛的 *O. chinensis*, 积累更多的有害突变(deleterious mutations),然而,清除了更多的严重有害隐性变异(severely deleterious recessive variations),这种清除作用和逐渐减少的近亲繁殖抑制可能共同减缓了濒危物种的灭绝^[59]。

外因方面,主要由气温、降水、纬度、海拔高度、地形地貌、植被群落、生态位^[60-61]、传粉昆虫、土壤类型、病虫害、人为破坏及社会经济^[62]等诸多因素共同组成。其中,地形地貌、植被群落2个因素,直接关系到菊花近缘物种的地理分布规律、迁移演化路径,以及种群在群落中的生态位、传粉机制和依存竞争关系等重要的生存机制,对菊花起源这一问题有重要研究意义。部分菊花近缘物种是传统中草药,部分是中国少数民族常用植物,因此人为采挖对其种群数量有一定影响,需要从药学和民族植物^[63]的角度进行濒危因素分析,并制定相应的保护措施。

原生境调查与保护及濒危机制研究的主要目的都是为珍稀濒危物种提供科学的方法和依据。珍稀濒危物种的保护方法不仅有针对原生境的原位保存,还有异位保存,通过人工繁育来维持和扩大种群数量。在异位保存层面,北京林业大学、南京农业大学、中国农业大学、北京大学以及北京师范大学等中国高校和科研单位,经过长期的调查采样,异位保存了相当数量和种类的菊花近缘野生种

质资源,为相关物种的保护研究提供了坚实的基础。然而,针对菊花近缘野生种质资源的原位保存却相对缺乏。确立某个物种或种群的保护等级和保护方法,往往需要进行长期、深入的野外调查,从濒危系数、遗传价值系数、利用价值系数、生境系数等多层次进行综合分析。而调查和研究方法,往往需要结合生态学、生物地理学、谱系地理学、形态表型等宏观数据,以及生态基因组学、地形基因组学、全基因组关联研究(GWAS)、基因分型测序(GBS)^[64]等微观数据,才能得出较为全面和科学的结论。

5 保护建议与策略

菊花近缘野生种质资源,在菊花新品种选育、菊花起源研究及药用活性成分分析等领域均具有较高的研究价值和重要的研究意义。同时,菊花近缘野生种质资源多样性是生物多样性的重要组成部分,对生态环境和多样性保护有重要意义。中国菊花近缘野生种质资源丰富,是全球多样性热点,中国特有菊属物种18种,亚菊属18种,是全球目前两属特有物种最多的国家。中国在植物分类及系统发育、菊花起源及演化、基因组学及功能分析、杂交育种及抗性选育、活性成分及代谢分析等研究领域取得了一系列重要研究成果。中国部分特有物种地理分布十分狭窄,种群数量较低,非常珍稀,且多分布于偏远难至的山区,针对这些珍稀特有物种的系统研究往往相对缺乏。此外,部分珍稀物种面临着生境破坏、人为采挖等严重的生存威胁,亟待开展系统的保护研究。然而,目前针对珍稀菊花近缘野生种质资源的保护研究较为缺乏,尤其原生境保护更是处在相对空白的阶段,重要性日益凸显。

根据标本记录、文献资料,对菊花近缘野生种质资源保护展开了系统综述。根据地理分布、生境状况和受人为破坏因素提出了中国特有菊属和亚菊属物种的建议保护等级,其中菊属有5个易危物种,分别是裂苞菊、线苞菊、森氏菊、菱叶菊和桌子山菊,4个近危物种,分别是 *C. bizarre*、异色菊、蓬莱油菊和 *C. yantaiense*;亚菊属有1个易危物种,为密绒亚菊,2个近危物种,分别是丽江亚菊和内蒙

亚菊。此外,太行菊、复芒菊、栉菊木和白菊木等珍稀菊科物种同样亟待保护和研究。

针对上述珍稀菊花近缘野生种质资源的保护,应从原位保存和异位保存2方面同时开展,不断完善保护的策略。对于原位保存,应该从以下4个重要方面出发:(1)野外实地调查;(2)原生境及种群监测;(3)濒危机制解析;(4)原生境保存点建设,完善研究方法,创新技术体系,从而综合提高保护的效率。首先,野外实地调查是原位保存的重要基础,应针对珍稀物种积极开展持续的、长期的、大范围的实地勘察,同时充分利用大数据、云存储等现代科技手段提高野外调查和数据收集统计的效率。其次,原生境是珍稀种群赖以延续和发展的关键因素,对原生境和种群进行精准高效的检测,是保护策略中的关键环节和重要导向。基于北斗等高分辨率和数字化的卫星图像和图层,以及基于无人机航拍系统的地面遥感多光谱数据,利用AI识别,生境的重复绘图等新技术,发掘和创新数字化、智能化的原生境及物种监测研究体系,提高监测和调查的范围及效率,分析植物区系、群落以及珍稀物种的发展趋势。再次,濒危机制解析是制定行之有效的保护策略的先决条件,应从生态学、生物地理学、谱系地理学、生态表型组学、生态基因组学、地形基因组学、全基因组关联分析等多学科交叉融合的角度出发,从内因和外因2方面综合解析珍稀物种的濒危机制。最后,原生境保存点建设是珍稀物种保护的重要手段,应加强对当地相关人群的宣传讲解,并由当地政府主导,高校和科研院所共同协力,加强原生境保存点以及保护区的建设,切实保护好珍稀种质资源。

对于异位保存,应该从以下4个重要方面出发:(1)繁殖技术研究;(2)离体组织、DNA/RNA保存;(3)种子采集与种子库保存;(4)种质资源保存圃建设,系统地更新和完善异位保存策略。首先,繁殖是种群延续和扩大的核心,应从有性和无性2个角度研究和更新繁殖技术,建立完善的人工繁殖技术体系。其次,应重视离体组织、DNA/RNA的保存,充分发挥该保存方法保存时间长,需要空间小等技术优势。再次,种子库保存是人为打造的

珍稀植物的“诺亚方舟”,具有保存时间长,抗风险等级高等诸多优点,应定期采集种子,进行种子库保存。最后,种质资源保存圃是人工保存和扩大种群数量最直接有效的方法,应优先选择与原生境相似或相近的环境条件建立种质资源保存圃,同时注重物种的驯化,完善栽培和管理体系,人工扩大种群数量。

在完善原位保存和异位保存策略的同时,应加强种质资源的开发和利用,结合国家发展和经济产业的需要,从观赏价值、食用价值、药用价值等多角度出发,积极研究和探索菊花近缘野生种质资源的合理开发利用。保护和利用有机结合,才能更好地完成珍稀物种的长期保护,达到人与自然和谐发展,良性循环的保护发展目的。

参考文献(References)

- [1] Teixeira da Silva J A, Shinoyama H, Aida R, et al. *Chrysanthemum* biotechnology: *Quo vadis?*[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2013, 32(1): 21-52.
- [2] Su J S, Jiang J F, Zhang F, et al. Current achievements and future prospects in the genetic breeding of chrysanthemum: A review[J]. *Horticulture Research*, 2019, 6(1): 109.
- [3] Hirakawa H, Sumitomo K, Hisamatsu T, et al. De novo whole-genome assembly in *Chrysanthemum seticuspe*, a model species of Chrysanthemums, and its application to genetic and gene discovery analysis[J]. *DNA Research*, 2019, 26(3): 195-203.
- [4] Song C, Liu Y, Song A, et al. The *Chrysanthemum nankingense* genome provides insights into the evolution and diversification of chrysanthemum flowers and medicinal traits[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(12): 1482-1491.
- [5] Yan W, Jung J A, Lim K B, et al. Cytogenetic studies of *Chrysanthemum*: A review[J]. *Flower Research Journal*, 2019, 27(4): 242-253.
- [6] 陈俊愉. 菊花起源汉英双语[M]. 合肥: 安徽科学技术出版社, 2012.
- [7] Zhu Y, Zhang L X, Zhao Y, et al. Unusual sesquiterpene lactones with a new carbon skeleton and new acetylenes from *Ajania przewalskii*[J]. *Food Chemistry*, 2010, 118(2): 228-238.
- [8] Ohashi H, Yonekura K. New combinations in *Chrysanthe-*

- mum* (Compositae-Anthemideae) of Asia with a list of Japanese species[J]. *Journal of Japanese Botany*, 2004, 79: 186–195.
- [9] Deng Y M, Teng N J, Chen S M, et al. Reproductive barriers in the intergeneric hybridization between *Chrysanthemum grandiflorum* (Ramat.) Kitam[J]. *Euphytica*, 2010, 174(1): 41–50.
- [10] Zhao H, Chen S, Tang F, et al. Morphological characteristics and chromosome behaviour in F₁, F₂ and BC₁ progenies between *Chrysanthemum* × *morifolium* and *Ajania pacifica*[J]. *Russian Journal of Genetics*, 2012, 48(8): 808–818.
- [11] Bremer K, Humphries C J. The generic monograph of the Asteraceae-Anthemideae[J]. *Bulletin of the Natural History Museum London (Botany)*, 1993, 23: 71–177.
- [12] Muldashev A A. A new genus *Phaeostigma* (Asteraceae) from the East Asia[J]. *Botanischeski Zhurnal*, 1981, 66: 584–588.
- [13] Zhao H B, Chen F D, Chen S M, et al. Molecular phylogeny of *Chrysanthemum*, *Ajania* and its allies (Anthemideae, Asteraceae) as inferred from nuclear ribosomal ITS and chloroplast *trnL-F* IGS sequences[J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2010, 284(3): 153–169.
- [14] Huang Y, An Y M, Meng S Y, et al. Taxonomic status and phylogenetic position of *Phaeostigma* in the subtribe Artemisiinae (Asteraceae)[J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2017, 55(5): 426–436.
- [15] 胡泉, 赵惠恩. 太行菊属与菊属亚菊属远缘杂交试验初报[J]. *现代农业科学*, 2008, 15(6): 12–14.
- [16] 李鸿渐, 邵建文. 中国菊花品种资源的调查收集与分类[J]. *南京农业大学学报*, 1990, 13(1): 30–36.
- [17] Zhao H E, Liu Z H, Hu X, et al. *Chrysanthemum* genetic resources and related genera of *Chrysanthemum* collected in China[J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2009, 56: 937–946.
- [18] 戴思兰, 陈俊愉. 中国菊属一些种的分支分类学研究[J]. *武汉植物学研究*, 1997, 15(1): 27–24.
- [19] 吴国盛, 陈发棣, 陈素梅, 等. 部分菊属与亚菊属植物的形态学聚类及亲缘关系分析[J]. *南京农业大学学报*, 2009, 32(1): 155–159.
- [20] 陈发棣, 陈佩度, 李鸿渐. 几种中国野生菊的染色体组分析及亲缘关系初步研究[J]. *园艺学报*, 1996, 23(1): 67–72.
- [21] He J, Zhao Y, Zhang S S, et al. Uneven levels of 5S and 45S rDNA site number and loci variations across wild *Chrysanthemum* accessions[J]. *Genes*, 2022, 13(5): 894.
- [22] Hoang T K, Wang Y, Hwang Y J, et al. Analysis of the morphological characteristics and karyomorphology of wild *Chrysanthemum* species in Korea[J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2020, 61(2): 359–369.
- [23] Wei Q, Ma C, Xu Y J, et al. Control of chrysanthemum flowering through integration with an aging pathway[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 829.
- [24] Huang Y Y, Xing X J, Tang Y, et al. An ethylene-responsive transcription factor and a flowering locus KH domain homologue jointly modulate photoperiodic flowering in chrysanthemum[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, 45(5): 1442–1456.
- [25] Zhao W Q, Ding L, Liu J Y, et al. Regulation of lignin biosynthesis by an atypical bHLH protein CmHLB in *chrysanthemum*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(8): 2403–2419.
- [26] 陈希. 三个菊花近缘种属类群亲缘与演化关系研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2020.
- [27] 石铸, 彭广芳, 张素芹, 等. 中国菊属二新种[J]. *植物分类学报*, 1999, 37(6): 598–600.
- [28] Meng S Y, Wu L, Shen C Z. *Chrysanthemum bizarre*, a new species of *Chrysanthemum* from Hunan, China[J]. *Phytotaxa*, 2020, 442(3): 215–224.
- [29] Zhao L Q, Yang J, Niu J M, et al. *Chrysanthemum zhuozishanense* (Compositae), a new species in section *Chrysanthemum* from Inner Mongolia, China[J]. *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature*, 2014, 23(2): 255–257.
- [30] Liu P L, Wan Q, Guo Y P, et al. Phylogeny of the genus *Chrysanthemum* L.: Evidence from single-copy nuclear gene and chloroplast DNA sequences[J]. *PLoS One*, 2012, 7(11): e48970.
- [31] Chen J T, Zhong J, Shi X J, et al. *Chrysanthemum yantaiense*, a rare new species of Asteraceae from China[J]. *Phytotaxa*, 2018, 374(1): 092–096.
- [32] Kitamura S. Report on the distribution of the wild *Chrysanthemums* of Japan[J]. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 1967, 22:109–137.
- [33] Nakata M, Tanaka R, Taniguchi K, et al. Species of wild *Chrysanthemums* in Japan: Cytological and cytogenetical view on its entity[J]. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 1987, 38: 241–259.
- [34] 安一鸣. 亚菊属及其近缘类群的系统发育与生物地理学研究[D]. 北京: 北京大学, 2012.
- [35] Chen X, Wang H, Yang X, et al. Small-scale alpine topography at low latitudes and high altitudes: Refuge ar-

- eas of the genus *Chrysanthemum* and its allies[J]. Horticulture Research, 2020, 7: 184.
- [36] Pellicer J, Hidalgo O, Garcia S, et al. Palynological study of *Ajania* and related genera (Asteraceae, Anthemideae) [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2009, 161(2):171–189.
- [37] Wu J, Zhang K, Xu Y, et al. Paleoelevations in the Jianchuan basin of the southeastern Tibetan plateau based on stable isotope and pollen grain analyses[J]. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2018, 510: 93–108.
- [38] 韩夏. 濒危植物太行菊属谱系地理学研究[D]. 太原: 山西师范大学, 2013.
- [39] Watson E L, Bates P L, Evans T M, et al. Molecular phylogeny of subtribe Artemisiinae (Asteraceae), including *Artemisia* and its allied and segregate genera[J]. BMC Evolutionary Biology, 2002, 2: 17–28.
- [40] Sanz M, Vilatersana R, Hidalgo O, et al. Molecular phylogeny and evolution of floral characters of *Artemisia* and allies (Anthemideae, Asteraceae): Evidence from nrDNA ETS and ITS sequences[J]. Taxon, 2008, 57(1): 66–78.
- [41] Ma Y P, Chen M M, Wei J X, et al. Origin of *Chrysanthemum* cultivars—Evidence from nuclear low-copy LFY gene sequences[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2016, 65: 129–136.
- [42] Ma Y P, Zhao L, Zhang W J, et al. Origins of cultivars of chrysanthemum—Evidence from the chloroplast genome and nuclear LFY gene[J]. Journal of Systematics and Evolution, 2020, 58(6): 925–944.
- [43] Wang H B, Qi X Y, Gao R, et al. Microsatellite polymorphism among *Chrysanthemum* sp. polyploids: The influence of whole genome duplication[J]. Scientific Reports, 2014, 4: 6730.
- [44] Shen C Z, Zhang C J, Chen J, et al. Clarifying recent adaptive diversification of the *Chrysanthemum*-group on the basis of an updated multilocus phylogeny of subtribe Artemisiinae (Asteraceae: Anthemideae) [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 648026.
- [45] Li J, Wan Q, Guo Y P, et al. Should I stay or should I go: Biogeographic and evolutionary history of a polyploid complex (*Chrysanthemum indicum* complex) in response to Pleistocene climate change in China[J]. New Phytologist, 2014, 201(3): 1031–1044.
- [46] Wen X, Li J, Wang L, et al. The *Chrysanthemum lavandulifolium* genome and the molecular mechanism underlying diverse capitulum types[J]. Horticulture Research, 2022, 9: uhab022.
- [47] Deng Y M, Jiang J F, Chen S M, et al. Combination of multiple resistance traits from wild relative species in *Chrysanthemum* via trigenic hybridization[J]. PLoS One, 2012, 7(8): e44337.
- [48] Shi Z N, Wu H R, Pang X Y, et al. Secondary metabolites from *Ajania salicifolia* and their chemotaxonomic significance[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2017, 70: 162–167.
- [49] Ryu J, Nam B, Kim B R, et al. Comparative analysis of phytochemical composition of gamma-irradiated mutant cultivars of *Chrysanthemum morifolium* [J]. Molecules, 2019, 24(16): 3003.
- [50] Chu X, Gugger P F, Li L, et al. Responses of an endemic species (*Roscoea humeana*) in the Hengduan Mountains to climate change[J]. Diversity and Distributions, 2021, 27(11): 2231–2244.
- [51] Auld J, Everingham S E, Hemmings F A, et al. Alpine plants are on the move: Quantifying distribution shifts of Australian alpine plants through time[J]. Diversity and Distributions, 2022, 28(5): 943–955.
- [52] 张滋芳, 毕润成, 张钦弟, 等. 珍稀濒危植物矮牡丹生存群落优势种间联结性及群落稳定性[J]. 应用与环境生物学报, 2019, 25(2): 291–299.
- [53] 朱华, 杜凡. 设立云南金沙江干热河谷萨王纳植被自然保护地的建议[J]. 生物多样性, 2022, 30(3): 186–190.
- [54] 黄文德, 贺达江, 米贤武, 等. 一种基于北斗的珍稀濒危植物保护技术框架[J]. 电子测量技术, 2021, 44(18): 42–46.
- [55] Guo W, Carroll M E, Singh A, et al. UAS-based plant phenotyping for research and breeding applications[J]. Plant Phenomics, 2021, 2021: 9840192.
- [56] Bruehlheide H, Jansen F, Jandt U, et al. Using incomplete floristic monitoring data from habitat mapping programmes to detect species trends[J]. Diversity and Distributions, 2020, 26(7): 782–794.
- [57] Catelotti K, Bino G, Offord C A. Thermal germination niches of *Persoonia* species and projected spatiotemporal shifts under a changing climate[J]. Diversity and Distributions, 2020, 26: 589–609.
- [58] 姚志, 郭军, 金晨钟, 等. 中国纳入一级保护的极小种群野生植物濒危机制[J]. 生物多样性, 2021, 29(3): 394–408.
- [59] Yang Y Z, Ma T, Wang Z F, et al. Genomic effects of

- population collapse in a critically endangered ironwood tree *Ostrya rehderiana*[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 5449.
- [60] Rodrigues D M, Turchetto C, Callegari-Jacques S M, et al. Can the reproductive system of a rare and narrowly endemic plant species explain its high genetic diversity? [J]. *Acta Botanica Brasilica*, 2018, 32(2): 180–187.
- [61] Mahmoodi S, Heydari M, Ahmadi K, et al. The current and future potential geographical distribution of *Nepeta crispa* Willd, an endemic, rare and threatened aromatic plant of Iran: Implications for ecological conservation and restoration[J]. *Ecological Indicators*, 2022, 137: 108752.
- [62] Pouteau R, Brunel C, Dawson W, et al. Environmental and socioeconomic correlates of extinction risk in endemic species[J]. *Diversity and Distributions*, 2022, 28 (1): 53–64.
- [63] 郑殿升, 高爱农, 李立会, 等. 贵州少数民族地区作物稀有种质资源和野生近缘植物[J]. *植物遗传资源学报*, 2016, 17(3): 570–576.
- [64] White O W, Reyes-Betancort J A, Chapman M A, et al. Geographical isolation, habitat shifts and hybridisation in the diversification of the Macaronesian endemic genus *Argyranthemum* (Asteraceae) [J]. *New Phytologist*, 2020, 228(6): 1953–1971.

Current achievements and protection suggestions of wild germplasm resources of chrysanthemum

CHEN Xi¹, JIANG Jiafu², CHEN Fadi^{2*}

1. College of Agriculture and Biological Sciences, Dali University, Dali 671003, China

2. College of horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract This paper reviewed the distribution patterns, diversity hotspots, research status and protection of rare species related to chrysanthemum. The survival and protection status of *Chrysanthemum*, *Ajania* and other rare or endemic Asteraceae species in China was reported. Then, the research progress and proposed protection levels of a number of rare germplasm resources were put forward, mainly including *C. rhombifolium*, *C. zhuzhishanense*, *A. sericea*, *Opisthopappus taihangensis*, *Formania mekongensis*, *Leucomeris decora* and *Nouelia insignis*. In addition, we systematically expounded the research progress of rare species protection from two aspects: habitats investigation and endangered mechanism research. Finally, from the perspectives of advanced monitoring technology system excavation and interdisciplinary analysis, the research methods and future prospects for the protection of chrysanthemum related wild germplasm resources were suggested.

Keywords chrysanthemum; germplasm resource; endemic species ●



(责任编辑 刘志远)