

# 葡萄属野生资源分类研究进展

杨亚蒙, 姜建福, 樊秀彩, 张 颖, 李 民, 刘崇怀

( 中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009 )

**摘要:** 葡萄属野生资源在整个葡萄属 (*Vitis* L.) 的系统演化中占有十分重要的地位。葡萄属野生资源分布广泛, 种间杂交容易, 形态变异较为复杂, 造成分类工作难度较大。长期以来, 部分野生种的分类一直存在争议。本文从世界葡萄属植物的分类历史出发, 对葡萄属野生种分类研究进展进行了综述。传统的分类方法不能够很好地解决不同种之间的亲缘关系, 近十几年来, 多种分子标记被应用于葡萄属的系统发育研究, 并构建了葡萄属系统发育的基本框架。但是, 分子系统学研究工作开展的远远不够, 而且多数研究仍然受到资源的限制。未来建议加强葡萄属野生资源的收集和保护, 并开展更全面的分类学修订工作。同时, 充分利用分子系统学的相关技术手段, 进一步阐明各野生种的分类地位。

**关键词:** 葡萄属; 野生资源; 分类学; 研究进展

## A Review of Taxonomic Research in Wild Grape Resources

YANG Ya-meng, JIANG Jian-fu, FAN Xiu-cai, ZHANG Ying, LI Min, LIU Chong-huai

( Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009 )

**Abstract:** Wild grape resources play an important role in understanding the systematic evolution of *Vitis* L. The broad geographic distribution, natural crosses and complicated morphological variation result in the difficulty on classifying different species. The classification of some wild species was also controversial. Based on the classification history of *Vitis* in the world, this article summarizes the research progress on the classification of wild grapes. Traditional classification methods cannot solve the relationship between different species well. For more than ten years, a variety of molecular markers have been applied to the phylogenetic research of *Vitis*, and the basic framework of phylogeny of *Vitis* has been constructed. However, the research work on molecular systematics is far from enough, and most of the research is still limited by resources. In the future, it is suggested to strengthen the collection and protection of wild grapes and carry out a more comprehensive taxonomic revision. At the same time, make full use of relevant technical means of molecular systematics to further clarify the taxonomic status of wild species.

**Key words:** *Vitis*; wild resources; taxonomy; research progress

葡萄属 (*Vitis* L.) 是葡萄科 (Vitaceae) 中最具有栽培价值的一个属, 于 1753 年由瑞典植物学家林奈 (Linne) 在其著作《Species Plantarum》中定名并正式建立。葡萄属可分为 2 个亚属, 其中圆叶葡萄亚属 (Subgen. *Muscadinia* (Planch.) Rehder) 染色体基数  $2n=40$ , 枝条有皮孔, 枝蔓节部无横隔; 真葡萄

亚属 (Subgen. *Euvitis* Planch.) 染色体基数  $2n=38$ , 枝条无皮孔, 枝蔓节部有横隔。全世界约有葡萄属植物 70 余种, 主要分布在欧洲 - 西亚、北美和东亚 3 个中心。欧洲 - 西亚中心分布有欧亚种葡萄栽培亚种 (*V. vinifera* L. subsp. *vinifera*) 和野生亚种 (*V. vinifera* L. subsp. *sylvestris* (C. C. Gmel.) Hegi)<sup>[1]</sup>,

收稿日期: 2019-04-30 修回日期: 2019-06-14 网络出版日期: 2019-07-11

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190430002>

第一作者研究方向为果树学, E-mail: 2582250845@qq.com

通信作者: 刘崇怀, 研究方向为果树种质资源, E-mail: liuchonghuai@caas.cn

**基金项目:** 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-29-yz-1); 中国农业科学院科技创新工程项目 (CAAS-ASTIP-2019-ZFRI); 农业部物种保护项目 (2130135-34)

**Foundation project:** National Modern Agricultural Industry Technology System Construction Special Project (CARS-29-yc-1), Special Project of Science and Technology Innovation Project of Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2019-ZFRI), Crop Resources Protection Program of China Ministry of Agriculture (2130135-34)

北美分布中心有野生葡萄约 30 余种,东亚分布中心有野生葡萄约 40 余种<sup>[2]</sup>。野生葡萄种类较多,具有很强的抗逆性和适应性,是拓宽栽培葡萄品种遗传基础的重要基因库<sup>[3-4]</sup>。然而,由于野生葡萄分布广泛、形态变异较为复杂,种间杂交容易,中间型、过渡型相当普遍,造成分类工作的难度较大。

本文从世界葡萄属植物的分类历史出发,对其分类学研究进展情况进行了综述,指出研究过程中存在的问题并提出相应建议,以期为葡萄属野生资源的保护、利用以及分类、起源进化研究等提供参考。

## 1 葡萄属分类历史

### 1.1 国外葡萄属分类研究

1887 年,法国植物学家 Planchon<sup>[5]</sup>根据卷须着生方式、被毛情况和果实大小等性状对世界葡萄属做了全面研究分类,包含 2 组 7 系共计 22 种。其中真葡萄组 (Sect. *Euvitis* Planch.) 有 7 系 21 种,包括来自亚洲的 6 个种和北美的 15 个种;圆叶葡萄组 (Sect. *Muscadinia* (Planch.) Rehder) 仅含圆叶葡萄 (*V. rotundifolia* Michx.) 一个种。在此基础上,美国葡萄分类与育种学家 Munson<sup>[6]</sup>对北美洲的葡萄分布情况进行了详细的调查、记录和采集,将北美葡萄属植物分为真葡萄组 (Sect. *Euvitis* Planch.) 和皮孔葡萄组 (Sect. *Puncticulosis* Munson.), 其中真葡萄组包括 7 系 25 种 3 变种,皮孔葡萄组包含 1 系 2 种。1927 年,Rehder 将 Planchon 属下分类系统中的两个亚组提为两个亚属,即真葡萄亚属 (Subgen. *Euvitis* Planch.) 和圆叶葡萄亚属 (Subgen. *Muscadinia* (Planch.) Rehder)<sup>[7]</sup>。1934 年,美国园艺学家 Bailey<sup>[8]</sup>对原产北美的葡萄属植物进行了较为全面的研究,对每个种类做了较详细的描述和引证,对种类的变异状况进行了讨论,共记录了 2 亚属 30 种和 9 变种的葡萄属植物。1991 年,美国佐治亚大学的 Moore<sup>[9]</sup>博士对原产北美东部和墨西哥北部的葡萄属植物进行了分类学订正,包括 2 个亚属,5 系 12 种和 6 变种。除了上述较为综合的分类系统外,国外也进行了不少地区性的葡萄属分类研究,但大都采用了 Planch 分类系统,有些只做了少量修改<sup>[7]</sup>。本文对国外主要的葡萄属分类系统进行了总结 (表 1)。

国外葡萄属分类以传统形态学为基础,除此之外,其他的分类方法也有少量报道。Schaefer<sup>[10]</sup>利用蛋白质、同工酶对葡萄属进行了分类研究,结果发现,蛋白质、同工酶不能很好地区分各葡萄属植物,其分类学利用价值有限。Moore 等<sup>[11]</sup>对 22 种北美

葡萄属植物的黄酮类化合物进行了研究,结果表明黄酮类化合物数据与形态学数据有很好的相关性,真葡萄亚属 *Cordifoliae* 系的物种与圆叶葡萄在黄酮类化合物的含量和组成上较为接近,证实了两个亚属之间存在进化上的联系。

### 1.2 中国野生葡萄分类历史

1793 年,瑞典植物学家 Thunberg 描述并命名了葛藟葡萄 (*V. flexuosa* Thunb.)<sup>[4]</sup>; 1857 年,波希米亚植物学家 Ruprecht 发表了山葡萄 (*V. amurensis* Rupr.); 1886 年法国植物学家 Föex. 命名了刺葡萄 (*V. davidii* (Rom.Caill.) Foëx); 1925 年,胡先啸发表了东南葡萄 (*V. chunganensis* Hu); 1937 年郑万钧发表了庐山葡萄 (*V. hui* Cheng)<sup>[2]</sup>。1972 年出版的《中国高等植物图鉴及其补编》<sup>[12]</sup>记载我国葡萄属的 18 个种和 1 个变种,包括欧洲葡萄 (*V. vinifera* L.)、山葡萄 (*V. amurensis* Rupr.)、桑叶葡萄 (*V. ficifolia* Bunge)、蓼萼 (*V. adstricta* Hance)、华北葡萄 (*V. bryoniifolia* Bunge)、毛葡萄 (*V. heyneana* Roem. & Schult.)、秋葡萄 (*V. romanetii* Rom.Caill.)、刺葡萄 (*V. davidii* (Rom. Caill.) Foëx)、葛藟 (*V. flexuosa* Thunb.)、东南葡萄 (*V. chunganensis* Hu)、小果野葡萄 (*V. balansana* Planch.)、网脉葡萄 (*V. wilsonae* Veitch.)、复叶葡萄 (*V. piasezkii* Maxim.)、少毛复叶葡萄 (*V. piasezkii* Maxim. var. *pagnuccii* (Rom.Caill.) Rehder)、闽赣葡萄 (*V. chungii* F. P. Metcalf)、小叶葡萄 (*V. sinocinerea* W. T. Wang)、美丽葡萄 (*V. bellula* (Rehder) W. T. Wang) 和桦叶葡萄 (*V. betulifolia* Diels & Gilg)。20 世纪 70 年代末,开始陆续发现华东葡萄 (*V. pseudoreticulata* W. T. Wang)、温州葡萄 (*V. wenchowensis* C. Ling ex W. T. Wang)、龙州葡萄 (*V. ficifolioides* W. T. Wang)、三出蓼萼 (*V. adstricta* var. *ternata* W. T. Wang)<sup>[13]</sup>; 井冈葡萄 (*V. jinggangensis* W. T. Wang)、红叶葡萄 (*V. erythrophylla* W. T. Wang)<sup>[14]</sup>; 沅陵葡萄 (*V. yuenlingensis* W. T. Wang)、石门葡萄 (*V. shimenensis* W. T. Wang)<sup>[15]</sup>; 金寨山葡萄 (*V. jinzchainensis* X. S. Shen)<sup>[16]</sup>; 浙江蓼萼 (*V. zhejiang-adstricta* P. L. Chiu)、仙居葡萄 (*V. wentsaiana* P. L. Chiu)、龙泉葡萄 (*V. longquanensis* P. L. Chiu)<sup>[17]</sup>; 百花山葡萄 (*V. amurensis* Rupr. var. *dissecta* Skvortsov)<sup>[18]</sup>; 燕山葡萄 (*V. amurensis* Rupr. var. *yanshanensis* D. Z. Lu & H. P. Liang)<sup>[19]</sup>; 米葡萄 (*V. xunyangensis* P. C. He)、麦黄葡萄 (*V. bashanica* P. C. He)、秦岭葡萄 (*V. qinlingensis* P. C. He)、小复叶葡萄 (*V. liubaensis* L. X. Niu)、麦黄复叶葡萄 (*V. baihensis* P. C. He) 及裂叶刺葡萄 (*V. davidii*

表 1 国外主要的葡萄属分类系统

Table 1 The classic classification system of *Vitis* L.

分类系统 Classification system	亚属 Subgenus	组 Section	系 Series	主要种类 Main species
Planch, 1887		Muscadinia Euvtis	Labrusca	<i>V. rotundifolia</i>
			Labruscoidea	<i>V. labrusca</i>
				<i>V. coignetia</i> , <i>V. pedicellata</i> , <i>V. candicans</i> , <i>V. champini</i> , <i>V. lanala</i> , <i>V. caribaea</i> , <i>V. thunbergii</i>
			Aeslinales	<i>V. aestivalis</i> , <i>V. lincecumii</i>
			Leucobrga	<i>V. californica</i> , <i>V. arizonica</i>
			Cinerascentes	<i>V. cinerea</i> , <i>V. coriacea</i> , <i>V. berlandieri</i>
			Rupestres	<i>V. rupestris</i>
			Cordifolio- ripariae	<i>V. cordifolia</i> , <i>V. riparia</i> , <i>V. flexuosa</i> , <i>V. vinifera</i> , <i>V. bryoniaefolia</i> , <i>V. amurensis</i>
			Muscadinia	<i>V. munsoniana</i> , <i>V. rotundifolia</i>
			Astivales	<i>V. aestivalis</i> , <i>V. bicolor</i> , <i>V. bourquiniana</i> , <i>V. lincecumii</i> , <i>V. lincecumii</i> var. <i>glauca</i> , <i>V. simpsonii</i> , <i>V. vinifera</i>
Munson, 1890		Puncticulosis Euvtis	Cinerascentes	<i>V. berlandieri</i> , <i>V. blancoii</i> , <i>V. caribaea</i> , <i>V. cinerea</i> , <i>V. cinerea</i> var. <i>floridana</i> , <i>V. virginiana</i>
			Cordifolia	<i>V. cordifolia</i> , <i>V. monticola</i> , <i>V. rubra</i>
			Coriacea	<i>V. candicans</i> , <i>V. champini</i> , <i>V. coriacea</i>
			Labrusca	<i>V. labrusca</i>
			Occidentales	<i>V. arizonica</i> , <i>V. arizonica</i> var. <i>glabra</i> , <i>V. californica</i> , <i>V. girdiana</i>
			Riparia	<i>V. rupestris</i> , <i>V. doaniana</i> , <i>V. riparia</i> , <i>V. solonis</i>
				<i>V. rotundifolia</i> , <i>V. munsoniana</i>
			Labruscoideae	<i>V. Labrusca</i> , <i>V. labruscana</i> , <i>V. candicans</i> , <i>V. shuttleworthii</i>
			Aestivales	<i>V. lincecumii</i> , <i>V. argenifolia</i> , <i>V. aestivalis</i> , <i>V. bourquina</i> , <i>V. rufotomentosa</i> , <i>V. sola</i> , <i>V. simpsonii</i> , <i>V. smalliana</i>
			Arachnoideae	<i>V. champini</i> , <i>V. californica</i> , <i>V. girdiana</i> , <i>V. doaniana</i> , <i>V. arizonica</i> , <i>V. cinerea</i>
Bailey, 1934	Muscadinia Euvtis		Cordifoliae	<i>V. illex</i> , <i>V. cordifolia</i> , <i>V. bazleyana</i> , <i>V. berlanclieri</i> , <i>V. helleri</i> , <i>V. palmate</i>
			Vulpinae	<i>V. rupestris</i> , <i>V. longii</i> , <i>V. monticola</i> , <i>V. treleasei</i> , <i>V. vulpina</i> , <i>V. novz-</i> <i>angliz</i>
				<i>V. rotundifolia</i> , <i>V. rotundifolia</i> var. <i>munsoniana</i>
			Aestivale	<i>V. aestivalis</i> , <i>V. aestivalis</i> var. <i>lincecumii</i> , <i>V. aestivalis</i> var. <i>bicolor</i> , <i>V. aestivalis</i> var. <i>aestivalis</i> ,
			Cinerecentes	<i>V. cinerea</i> , <i>V. cinerea</i> var. <i>helleri</i> , <i>V. cinerea</i> var. <i>floridana</i> , <i>V. cinerea</i> var. <i>baileyana</i>
Moore, 1991	Muscadinia Vitis		Cordifoliae	<i>V. vulpina</i> , <i>V. palmata</i> , <i>V. monticola</i>
			Labruscae	<i>V. labrusca</i> , <i>V. shuttleworthii</i> , <i>V. mustangensis</i>
			Ripariae	<i>V. acerifolia</i> , <i>V. riparia</i> , <i>V. rupestris</i>

(Rom. Caill.) Foëx var. *ningqiangensis* L. X. Niu)<sup>[20]</sup>; 云南葡萄 (*V. yunnanensis* C. L. Li)<sup>[21]</sup>; 顺昌刺葡萄 (*V. davidii* (Rom. Caill.) Foëx var. *hispida* X. D. Wang et S. C. Chen)、毛叶武汉葡萄 (*V. wuhanensis* C. L. var. *arachnoidea* X. D. Wang et C. L. Li)<sup>[22]</sup>; 伏牛山葡萄 (*V. amurensis* Rupr. var. *funiushanensis* F. S. Wang)<sup>[23]</sup>; 文县蓼蓂 (*V. wenxianensis* W. T. Wang)<sup>[24]</sup>; 绿毛腺枝葡萄 (*V. adenoclada* Hand-Mazz var. *liboensis* X. J. Pan)<sup>[25]</sup>等。

牛立新等<sup>[26]</sup>测定了物候期、叶片结构等 110 个分类性状,采用数量分类方法将我国葡萄属 52 个野生种或变种分为 13 组。李朝奎<sup>[27]</sup>对我国葡萄属植物进行了全面整理和修订,出版了《中国植物志(葡萄科)》,收录中国野生葡萄共 38 个种、1 个亚种、10 个变种。王发松等<sup>[23]</sup>在 Planch 分类

系统的基础上,根据叶片形态等相关的植物学性状对我国葡萄属的系统学进行了整理,认为我国有葡萄属植物 42 种、1 亚种和 12 变种,归属于 1 亚属 5 组 4 系。孔庆山<sup>[2]</sup>对我国葡萄属进行了修订,增加了腺枝葡萄 (*V. adenoclada* Hand. -Mazz)、顺昌刺葡萄 (*V. davidii* Foëx. var. *hispida* X. D. Wang et S. C. Chen)、毛叶武汉葡萄 (*V. wuhanensis* C. L. var. *arachnoidea* X. D. Wang et C. L. Li)、伏牛山葡萄 (*V. amurensis* Rupr. var. *funiushanensis* F. S. Wang), 已知种类为 39 种、1 亚种、13 个变种。贺普超先生以过去 25 年收集的中国野生葡萄形态特征为基础,认为中国野生葡萄有 40 种 1 亚种 13 个变种<sup>[28]</sup>。我国葡萄属植物种类数量还没有统一论,本文对目前国内报道的葡萄属植物进行了整理(表 2),其中包括争议的种、变种、亚种共 22 个。

表 2 原产我国的葡萄属植物  
Table 2 List of *Vitis* L. species originated from China

序号 No.	种类 Species	序号 No.	种类 Species
1	变叶葡萄 <i>V. piasezkii</i>	35	温州葡萄 <i>V. wenchouensis</i>
2	刺葡萄 <i>V. davidii</i>	36	武汉葡萄 <i>V. wuhanensis</i>
3	东南葡萄 <i>V. chunganensis</i>	37	狭叶葡萄 <i>V. tsoii</i>
4	凤庆葡萄 <i>V. fengqinensis</i>	38	小果葡萄 <i>V. balanseana</i>
5	瘤枝葡萄 <i>V. davidii</i> var. <i>cyanocarpa</i>	39	云南葡萄 <i>V. yunnanensis</i>
6	葛藟葡萄 <i>V. flexuosa</i>	40	庐山葡萄 <i>V. hui</i>
7	红叶葡萄 <i>V. erythrophylla</i>	41	浙江夔莫 <i>V. zhejiang-adstricta</i>
8	湖北葡萄 <i>V. silvestrii</i>	42	绒毛小果葡萄 <i>V. balanseana</i> var. <i>tomentosa</i>
9	华东葡萄 <i>V. pseudoreticulata</i>	43	锈毛刺葡萄 <i>V. davidii</i> var. <i>ferruginea</i>
10	罗城葡萄 <i>V. luochengensis</i>	44	少毛变叶葡萄 <i>V. piasezkii</i> var. <i>pagnucii</i>
11	桦叶葡萄 <i>V. betulifolia</i>	45	深裂山葡萄 <i>V. amurensis</i> var. <i>dissecta</i>
12	鸡足葡萄 <i>V. lanceolatifoliola</i>	46	夔莫 <i>V. adstricta</i>
13	井岗葡萄 <i>V. jinggangensis</i>	47	桑叶葡萄 <i>V. heyneana</i> subsp. <i>ficifolia</i>
14	毛葡萄 <i>V. heyneana</i>	48	三出夔莫 <i>V. bryoniifolia</i> var. <i>ternata</i>
15	菱叶葡萄 <i>V. hancockii</i>	49	文县夔莫 <i>V. wenxianensis</i>
16	麦黄葡萄 <i>V. bashanica</i>	50	顺昌刺葡萄 <i>V. davidii</i> var. <i>hispida</i>
17	龙泉葡萄 <i>V. longquanensis</i>	51	裂叶刺葡萄 <i>V. davidii</i> var. <i>ningqiangensis</i>
18	毛脉葡萄 <i>V. piloso-nerva</i>	52	麦黄复叶葡萄 <i>V. baihensis</i>
19	绒毛秋葡萄 <i>V. romaneti</i> var. <i>tomentosa</i>	53	小复叶葡萄 <i>V. liubaensis</i>
20	华南美丽葡萄 <i>V. bellula</i> var. <i>pubigera</i>	54	狭复叶葡萄 <i>V. piasezkii</i> var. <i>angusta</i>
21	连山葡萄 <i>V. luochengensis</i> var. <i>tomentoso-nerva</i>	55	燕山葡萄 <i>V. amurensis</i> var. <i>yanshanensis</i>
22	伏牛山葡萄 <i>V. amurensis</i> var. <i>funiushanensis</i>	56	百花山葡萄 <i>V. baihuashanensis</i>
23	龙州葡萄 <i>V. balanseana</i> var. <i>ficifolioides</i>	57	金寨山葡萄 <i>V. jinzhainensis</i>
24	美丽葡萄 <i>V. bellula</i>	58	仙居葡萄 <i>V. wentsaiana</i>
25	勐海葡萄 <i>V. menghaiensis</i>	59	秦岭葡萄 <i>V. qinlingensis</i>
26	蒙自葡萄 <i>V. mengziensis</i>	60	沅陵葡萄 <i>V. yuenlingensis</i>
27	绵毛葡萄 <i>V. retordii</i>	61	米葡萄 <i>V. xunyangensis</i>
28	闽赣葡萄 <i>V. chungii</i>	62	石门葡萄 <i>V. shimenensis</i>
29	秋葡萄 <i>V. romanetii</i>	63	河口葡萄 <i>V. hekouensis</i>
30	乳源葡萄 <i>V. ruyuanensis</i>	64	毛叶武汉葡萄 <i>V. wuhanensis</i> var. <i>arachnoidea</i>
31	山葡萄 <i>V. amurensis</i>	65	华北葡萄 <i>V. bryoniifolia</i>
32	陕西葡萄 <i>V. shenxiensis</i>	66	小叶葛藟 <i>V. flexuosa</i> var. <i>parvifolia</i>
33	小叶葡萄 <i>V. sinocinerea</i>	67	腺枝葡萄 <i>V. adenoclada</i>
34	网脉葡萄 <i>V. wilsonae</i>	68	绿毛腺枝葡萄 <i>V. adenoclada</i> var. <i>liboensis</i>

47~68 分类地位有争议  
The classification of 47-68 is controversial

许多学者利用形态学<sup>[29-31]</sup>、同工酶<sup>[32-34]</sup>、孢粉学<sup>[35-40]</sup>等方法进行了中国野生葡萄的属下分类研究,这些研究为中国野生葡萄的分类提供了更多的证据,具有一定的参考价值。

## 2 野生葡萄分子系统学研究进展

### 2.1 国外野生葡萄分子系统学研究

分子系统学研究不受组织部位、发育阶段、季节等因素的影响,减少了人为的分类误差,在野生葡萄分类领域得到了广泛的应用<sup>[41-61]</sup>。本文

对国外有关葡萄属分子系统学研究进行了归纳(表3)。Ingrouille 等<sup>[41]</sup>利用叶绿体 *rbcL* 序列在对葡萄科 20 个种进行系统发育研究时发现,圆叶葡萄与真葡萄亚属中的欧洲葡萄(*V. vinifera* L.)为姐妹分支,与真葡萄亚属中夏葡萄的亲缘关系较远,该研究不能将圆叶葡萄亚属和真葡萄亚属分开。Pelsy<sup>[42]</sup>利用 Tvv1 逆转录转座子家族的非翻译前导序列(UTL)对 30 份葡萄属植物进行的研究表明,圆叶葡萄与欧洲葡萄为姐妹分支,与北美的野生葡萄亲缘关系较远,这与 Ingrouille 等<sup>[41]</sup>的结论



表 3 基于分子系统学的国外野生葡萄分类研究

Table 3 Classification of foreign wild grapes using the molecular systematics approach

年代(年) Years	方法 Methods	研究对象 Object	分类处理 Taxonomy	参考文献 Reference
2000	SSR	葡萄属 14 个种	I: <i>V. amurensis</i> , <i>V. berlandieri</i> , <i>V. riparia</i> , <i>V. rupestris</i> , <i>V. rotundifolia</i> II: <i>V. arizonica</i> , <i>V. labrusca</i> , <i>V. armata</i> , <i>V. vinifera</i> cv Cabernet Sauvignon, <i>V. vinifera</i> cv Sultanina, <i>V. vinifera</i> cv Syrah	[ 50 ]
2002	叶绿体 <i>rbcL</i> 序列	葡萄科 20 个种 (葡萄属 3 个种)	<i>V. rotundifolia</i> 与 <i>V. vinifera</i> 组成姐妹分支 <i>V. aestivalis</i> 单独形成一个分支	[ 41 ]
2010	3 个叶绿体 DNA 片段 ( <i>trnL</i> 内含子、 <i>trnL-F</i> 基因间区、 <i>trnK</i> 内含子)	葡萄属 30 个种 共 47 份材料	1. 圆叶葡萄亚属 2. 真葡萄亚属 (1) 欧洲葡萄支系 <i>V. vinifera</i> subsp. <i>vinifera</i> , <i>V. vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> , 1 <i>V. labrusca</i> , 1 <i>V. vulpina</i> , 1 <i>V. caucasica</i> , 1 <i>V. arizonica</i> (2) 葡萄属东亚支系 山葡萄、紫葛葡萄、桑叶葡萄、桦叶葡萄、葛藟葡萄、台湾细本葡萄、毛葡萄、 <i>V. jacquemontii</i> , <i>V. palmata</i> , <i>V. cinerea</i> (3) 葡萄属北美支系 <i>V. aestivalis</i> , <i>V. monticola</i> , <i>V. riparia</i> , <i>V. rupestris</i> , <i>V. tiliifolia</i> , <i>V. cordifolia</i> , <i>V. treleasei</i> , <i>V. acerifolia</i> , <i>V. girdiana</i> , <i>V. labrusca</i> , <i>V. californica</i> , 1 <i>V. vinifera</i> subsp. <i>vinifera</i> , 1 <i>V. vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> 、燕山葡萄	[ 44 ]
2012	4 个叶绿体 DNA 序列 ( <i>trnH-psbA</i> 、 <i>trnK-rps16</i> 、 <i>trnF-nahJ</i> 、 <i>rpl32-trnL</i> ) 和核基因 RPB2-I 序列	36 种 79 份种质的 葡萄属	1. 圆叶葡萄亚属 2. 真葡萄亚属 (1) 葡萄属欧亚支系 <i>V. vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> (2) 葡萄属东亚支系 华东葡萄、山葡萄、小叶葡萄、毛葡萄、菱叶葡萄、葛藟葡萄、腺枝葡萄、东南 葡萄、小果葡萄、蓼莪、秋葡萄 (3) 葡萄属北美支系: I: <i>V. tiliifolia</i> II: <i>V. rupestris</i> , <i>V. riparia</i> III: <i>V. arizonica</i> , <i>V. girdiana</i> , <i>V. acerifolia</i> , <i>V. blancoii</i> , <i>V. bloodworthiana</i> IV: <i>V. cinerea</i> var. <i>floridana</i> , <i>V. vulpina</i> , <i>V. shuttleworthii</i> , <i>V. aestivalis</i> , <i>V. labrusca</i> , <i>V. biformis</i> , <i>V. bourgeana</i> V: <i>V. californica</i>	[ 45 ]
2013	SSR	葡萄属 52 个种 的 328 份材料	1. 圆叶葡萄亚属 2. 真葡萄亚属 (1) 所有欧洲葡萄及部分野生种 I: <i>V. vinifera</i> subsp. <i>vinifera</i> , <i>V. vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> 、小复叶葡萄、 <i>V. labrusca</i> , 1 <i>V. mustangensis</i> II: <i>V. californica</i> III: <i>V. jacquemontii</i> (2) 大部分东亚种、北美种 集群 1: 葡萄属东亚支系 I: 毛葡萄、桑叶葡萄、细本葡萄 II: 毛叶葡萄、菱叶葡萄 III: 山葡萄、1 细本葡萄、紫葛葡萄、秦岭葡萄 IV: 华东葡萄、麦黄葡萄 V: 桦叶葡萄、变叶葡萄、秋葡萄 集群 2: 葡萄属北美支系 Ia: <i>V. mustangensis</i> , <i>V. ×doaniana</i> , <i>V. girdiana</i> , <i>V. treleasei</i> , <i>V. peninsularis</i> , <i>V. rupestris</i> , <i>V. acerifolia</i> , <i>V. riparia</i> Ib: <i>V. monticola</i> , <i>V. palmata</i> , <i>V. nesbittiana</i> , <i>V. bloodworthiana</i> II: <i>V. aestivalis</i> var. <i>aestivalis</i> , <i>V. aestivalis</i> var. <i>glauca</i> , <i>V. aestivalis</i> var. <i>lincecumii</i> , <i>V. aestivalis</i> var. <i>smalliana</i> IIIa: <i>V. shuttleworthii</i> IIIb: <i>V. cinerea</i> var. <i>berlandieri</i> , <i>V. cinerea</i> var. <i>cinerea</i> , <i>V. cinerea</i> var. <i>floridana</i> , <i>V. cinerea</i> var. <i>helleri</i> , <i>V. biformis</i> , <i>V. tiliifolia</i>	[ 51 ]

表 3( 续 )

年代( 年 ) Years	方法 Methods	研究对象 Object	分类处理 Taxonomy	参考文献 Reference
2013	AFLP	葡 萄 属 52 个 种 的 328 份 材 料	1. 圆叶葡萄亚属 2. 真葡萄亚属 ( 1 ) 葡萄属北美支系部分种 Ia: <i>V. riparia</i> 、 <i>V. rupestris</i> 、2 <i>V. acerifolia</i> Ib: <i>V. palmata</i> 、1 <i>V. vulpina</i> Ic: <i>V. mustangensis</i> 、 <i>V. shuttleworthii</i> IIa: <i>V. cinerea</i> var. <i>cinerea</i> 、3 <i>V. vulpine</i> IIb: <i>V. labrusca</i> IIc: <i>V. aestivalis</i> var. <i>aestivalis</i> ( 2 ) 其他葡萄种 集群 1: Ia: <i>V. biformis</i> 、 <i>V. cinerea</i> var. <i>helleri</i> 、 <i>V. cinerea</i> var. <i>berlandieri</i> Ib: <i>V. aestivalis</i> var. <i>glauca</i> 、 <i>V. aestivalis</i> var. <i>lincecumii</i> Ic: <i>V. bloodworthiana</i> 、1 <i>V. peninsularis</i> 、1 <i>V. girdiana</i> II: 山葡萄、燕山葡萄、华东葡萄、细本葡萄、葡萄属未知种 集群 2: I: <i>V. aestivalis</i> var. <i>smalliana</i> 、 <i>V. cinerea</i> var. <i>floridana</i> II: <i>V. acerifolia</i> 、 <i>V. treleasei</i> 、 <i>V. monticola</i> 集群 3: I: <i>V. vinifera</i> subsp. <i>vinifera</i> 、 <i>V. vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> 、1 <i>V. californica</i> II: 毛叶葡萄、 <i>V. jacquemontii</i> 集群 4: 桦叶葡萄、变叶葡萄、秋葡萄、刺葡萄、华东葡萄、山葡萄、紫葛葡萄、桑叶葡萄、菱叶葡萄、毛葡萄、小复叶葡萄、蓼蓼、麦黄复叶葡萄、麦黄葡萄、 <i>V. afghanistanii</i>	[ 51 ]
2018	8617 SNPs	葡 萄 属 18 个 种 共 87 份 材 料	1. 圆叶葡萄亚属 2. 真葡萄亚属 ( 1 ) 葡萄属欧亚支系 I: 欧洲葡萄支系 <i>V. vinifera</i> subsp. <i>vinifera</i> II: 东亚支系 山葡萄、紫葛葡萄、变叶葡萄、秋葡萄 ( 2 ) 葡萄属北美支系 I: <i>V. acerifolia</i> 、 <i>V. arizonica</i> 、 <i>V. monticola</i> 、 <i>V. riparia</i> 、 <i>V. rupestris</i> IIa: <i>V. mustangensis</i> 、 <i>V. palmata</i> 、 <i>V. shuttleworthii</i> IIb: <i>V. aestivalis</i> 、 <i>V. cinerea</i> 、 <i>V. labrusca</i> 、 <i>V. vulpina</i>	[ 49 ]
2018	叶绿体基因组	葡 萄 属 共 54 份 种 质	1. 圆叶葡萄亚属 2. 真葡萄亚属 ( 1 ) 葡萄属欧亚支系 I: 欧洲葡萄支系 <i>V. vinifera</i> subsp. <i>vinifera</i> 、 <i>V. vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> II: 葡萄属东亚支系 桦叶葡萄、蓼蓼、紫葛葡萄、变叶葡萄、毛葡萄、毛叶葡萄、细本葡萄、绵毛葡萄、 <i>V. jacquemontii</i> ( 2 ) 葡萄属北美支系 <i>V. acerifolia</i> 、 <i>V. aestivalis</i> 、 <i>V. palmata</i> 、 <i>V. arizonica</i> 、 <i>V. biformis</i> 、 <i>V. bloodworthiana</i> 、 <i>V. californica</i> 、 <i>V. cinerea</i> var. <i>cinerea</i> 、 <i>V. cinerea</i> var. <i>baileyana</i> 、 <i>V. cinerea</i> var. <i>floridana</i> 、 <i>V. cinerea</i> var. <i>helleri</i> 、 <i>V. doaniana</i> 、 <i>V. girdiana</i> 、 <i>V. heyneana</i> 、 <i>V. labrusca</i> 、 <i>V. lanata</i> 、 <i>V. monticola</i> 、 <i>V. mustangensis</i> 、 <i>V. palmata</i> 、 <i>V. peninsularis</i> 、 <i>V. riparia</i> 、 <i>V. shuttleworthii</i> 、 <i>V. tiliifolia</i> 、 <i>V. treleasei</i> 、 <i>V. vulpina</i>	[ 48 ]

一致。但是, Ingrouille 和 Pelsy 都是仅利用单个基因序列进行研究, 所构建的进化树很难代表物种之间真实进化关系, 多数分子系统学研究支持圆叶葡萄与真葡萄亚属为姐妹分支<sup>[43-48]</sup>。

在野生葡萄属下分类方面, Aradhya 等<sup>[43]</sup>利用 18 个微卫星位点和 AFLP 技术对 52 个葡萄种进行了研究, 结果发现部分东亚种与北美种存在混杂现象, 该方法不能对各葡萄种进行有效的区分。Tröndle 等<sup>[44]</sup>利用 3 个叶绿体 DNA 序列首次对葡萄属 30 个种在内的 47 份种质进行了系统发育研究, 结果表明, 葡萄属可以划分为东亚、欧亚以及北美 3 个分支, 与其地理起源相适应。Zecca 等<sup>[45]</sup>利用 4 个叶绿体 DNA 序列和核基因 RPB2-I 序列构建了包含野生葡萄 36 种 79 份种质的葡萄属系统进化树, 将来自北美分布中心的野生葡萄分为 3 支(表 3)。第一支由北美东部的野生种 *V. cinerea* (Engelm.) Millardet var. *floridana* Munson、*V. vulpina* L.、*V. shuttleworthii* House、*V. aestivalis* Michx.、*V. labrusca* L. 和来自墨西哥以及中美洲的野生种 *V. biformis* Rose、*V. bourgeana* Planch. 组成; 第二支由北美西南部的野生种 *V. arizonica* Engelm.、*V. girdiana* Munson、*V. acerifolia* Raf. 和来自墨西哥的野生种 *V. blancoii* Munson 和 *V. bloodworthiana* Comeaux 组成; 第三支由 *V. rupestris* Scheele 和广泛分布于北美大陆的 *V. riparia* Michx. 组成。该研究认为地理隔离在野生葡萄进化过程中发挥了重要作用。

值得注意的是, 分子系统学研究与传统分类也存在较多不一致, 特别是有关组或系的划分。Wan 等<sup>[46]</sup>利用 27 个核基因序列对葡萄属的系统发育关系进行了研究, 结果只有 Ripariae 系的划分与 Moore<sup>[9]</sup>的分类结果较为一致, Ripariae 系的 3 个野生葡萄 (*V. rupestris* Scheele、*V. riparia* Michx.、*V. acerifolia* Raf.) 组成了一个支持率较高的单系分支。Miller 等<sup>[47]</sup>利用 SNP 基因分型和葡萄 9KSNP 矩阵得到的杂交强度数据重建了葡萄属的系统发育关系, 同样得出了 *V. acerifolia* Raf. 与 *V. rupestris* Scheele 和 *V. riparia* Michx. 组成姐妹分支的结果, 但该研究也指出 *V. acerifolia* Raf. 可能是 *V. riparia* Michx. 或 *V. rupestris* Scheele 与北美西南部的野生葡萄杂交形成的。Wen 等<sup>[48]</sup>也对传统葡萄属植物分类中有关系或组的划分提出了不同意见。Munson<sup>[6]</sup>将 *V. arizonica* Engelm.、*V. californica* Benth.、*V. girdiana* Munson 和 *V. treleasei* Munson ex

L. H. Bailey 划分到了真葡萄亚属的 Occidentales 系, 但是 Wen 等<sup>[48]</sup>利用叶绿体基因组在对北美种群的葡萄属植物进行研究却发现, *V. arizonica* Engelm. 与 *V. girdiana* Munson、*V. treleasei* Munson ex L. H. Bailey 聚在了同一支, 而 *V. californica* Benth. 与这 3 个种的亲缘关系较远。Klein 等<sup>[49]</sup>对葡萄属 20 个种 (12 个北美种、6 个东亚种、1 个欧亚种、1 个圆叶葡萄) 共 304 份材料进行了基因分型测序 (GBS), 从中共发现了 10565 个单核苷酸多态性 (SNPs), 聚类结果表明, *V. cinerea* (Engelm.) Millardet 与 *V. aestivalis* Michx.、*V. labrusca* L. 和 *V. vulpina* L. 等 3 个野生种聚在了一起, 这与许多分子系统学研究结果一致<sup>[45, 47, 53]</sup>, 但是与传统分类却存在较大差异。目前为止, 从北美种群的野生葡萄来看, 还有许多种如 *V. californica* Benth.、*V. mustangensis* Buckley 的分类地位以及不同种之间的亲缘关系存在争议, 需要进一步研究。

利用分子证据估计植物类群的分歧时间为阐明物种的起源和分化提供了一条有效途径。Péros 等<sup>[52]</sup>通过叶绿体和核基因标记讨论了葡萄属的起源, 该研究结果表明葡萄属可能起源于亚洲, 然后传播到欧洲和北美洲。Zecca 等<sup>[45]</sup>联合叶绿体 DNA 和核基因分析认为, 葡萄属可能起源于北美洲。Liu 等<sup>[53]</sup>联合 5 个叶绿体 DNA (*rps16*、*trnL-F*、*atpB-rbcL*、*trnH-psbA*、*trnC-petN*) 和 2 个核基因 (*GAI1*、*ITS*) 对葡萄属进行了分化时间估算, 该研究认为葡萄属起源于始新世晚期的美洲大陆然后传播到欧亚大陆。

## 2.2 中国野生葡萄分子系统学研究

除了世界范围野生葡萄的系统发育研究外, 越来越多的分子标记被运用到中国野生葡萄的系统发育研究中, 本文对有关中国野生葡萄的分子系统学研究结果进行了归纳(表 4)。

除了表 3 所列出的分子标记外, 许多 DNA 序列也被运用到了中国野生葡萄的系统发育研究中, 如叶绿体 DNA 序列<sup>[58-60]</sup>、核糖体 ITS 序列<sup>[58]</sup>等。但是, 由于中国野生葡萄的起源演化较为复杂, 分子系统树分辨率不高、支持率不显著的情况仍然存在, 不能满足对该属植物系统演化关系的推断。随着测序技术的成熟, 中国野生葡萄的系统发育研究也进入到了基因组水平。Ma 等<sup>[57]</sup>利用重测序技术筛选到的 2068 个单拷贝直系同源基因重建了葡萄属的系统进化树, 并将所有的东亚野生葡萄分为 4 个亚枝(表 4)。

表 4 基于分子系统学的中国野生葡萄分类研究  
Table 4 Classification of Chinese wild grapes using the molecular systematics approach

年代(年) Years	方法 Methods	研究对象 Object	分类处理 Taxonomy	参考文献 Reference
2001	RAPD	中国野生葡萄 18 个种、 变种	将 73 份材料分为 10 个组 (1)秋葡萄组:秋葡萄 (2)麦黄葡萄组:麦黄葡萄、麦黄复叶葡萄 (3)变叶葡萄组:变叶葡萄、小复叶葡萄、蓼莫、燕山葡萄 (4)华东葡萄组:华东葡萄 (5)山葡萄组:山葡萄 (6)毛葡萄组:毛葡萄 (7)刺葡萄组:刺葡萄、瘤枝葡萄、欧亚种和刺葡萄杂种 (8)欧洲葡萄与网脉葡萄杂种 (9)秦岭葡萄组、秦岭葡萄 (10)菱叶葡萄组:菱叶葡萄	[ 54 ]
2010	RAPD	中国野生葡萄 12 个种 (23 个株系)、欧美杂种 6 份、河岸葡萄 3 份、欧 洲葡萄 15 份	将 47 份材料聚为 6 类 (1)河岸葡萄 (2)冬葡萄与河岸葡萄的杂交种 SO4 (3)山葡萄 (4)欧洲葡萄、欧美杂种 (5)刺葡萄、蓼莫 (6)毛葡萄、复叶葡萄、桑叶葡萄、秦岭葡萄	[ 55 ]
2013	SSR 和 SRAP	中国野生葡萄 17 个种 (62 个株系)及种间杂 种 7 份、河岸葡萄 1 份、 欧洲葡萄 10 份	将 80 份葡萄属种质划分为 3 个集群 集群 1:毛葡萄 集群 2: (1)华东葡萄 (2)山葡萄 (3)燕山葡萄、秋复叶葡萄、变叶葡萄、麦黄葡萄、 小复叶葡萄、秋葡萄、麦黄复叶葡萄 (4)刺葡萄、河岸葡萄 (5)蓼莫 (6)秦岭葡萄、桑叶葡萄、葡萄属未知种 集群 3:由欧洲葡萄和北美野生葡萄以及中国野生葡萄未知种(万 县-15)组成	[ 56 ]
2018	2068 个单拷 贝直系同源 基因	东亚野生葡萄 26 个种 (27 个株系)、北美野生 葡萄 13 份、欧洲葡萄 1 份	将东亚野生葡萄 26 个种分为 4 个亚枝 (1)山葡萄、变叶葡萄 (2)秋葡萄、陕西葡萄、毛葡萄、桑叶葡萄 (3)腺枝葡萄、刺葡萄、网脉葡萄 (4)狭叶葡萄、闽赣葡萄、绵毛葡萄、武汉葡萄、 鸡足葡萄、乳源葡萄、红叶葡萄、东南葡萄、桦叶葡萄、 云南葡萄、葛藟葡萄、菱叶葡萄、小叶葡萄、 华南美丽葡萄、华东葡萄、三出蓼莫、龙州葡萄	[ 57 ]

### 3 问题与展望

#### 3.1 分类系统有待完善

一个多世纪以来,葡萄属植物一直缺乏分类学的全面修订<sup>[7,45]</sup>,而国内对于中国野生葡萄的研究也未能形成一个标准化的分类系统<sup>[61]</sup>。因此当下对于葡萄属分类学研究的关键在于对葡萄属植物进行全面的分类修订。

#### 3.2 正确理解物种概念

物种从产生之初就是分类的产物<sup>[62]</sup>,而不同的分类单元也是为了人类更好地认识和利用物种所设立的。野生葡萄种类繁多,分布广泛,形态变异复杂,这在客观上造成了其分类工作困难,但究其根本还是不同的研究者对物种的理解和认识存在偏差。对于物种概念的争论由来已久,而比较有影响的物种概念包括严格按生殖隔离标准来分种的



“生物学物种”(biological species)概念、按形态学标准划分的“分类学物种”(taxonomical species)概念以及主要应用了谱系关系和计算的方法来进行分类的“系统发育物种”(phylogenetic species)概念等。物种概念是研究者从不同角度对物种的表述,也是生物多样性的一种体现,难以分清孰是孰非<sup>[63]</sup>。目前为止,依然很难形成一个普遍接受的物种概念<sup>[64]</sup>。对物种概念理解的不同,在客观上造成了不同学者对分类尺度的把握。卢宝荣等<sup>[62]</sup>认为不可以用单一的物种概念来定义物种,物种分类可以按照不同的研究目标 and 需求来进行把握。洪德元<sup>[65]</sup>在分析各种物种概念以及长期实践的基础上则提出了一种科学且操作性强的物种概念,即“形态-生物学物种概念”,该概念强调物种的划分要在形态上易于区分,还要满足物种之间没有基因交换、独立的谱系、形成有两个或多个共有衍征的最小的单系群、有各自的生态位、有独立的地理分布 5 个标准,可为葡萄属野生资源的分类提供参考。

### 3.3 野生葡萄的收集与保护

野生葡萄种间杂交频繁,变异情况较为复杂,只有收集足够多的样本,才能扩宽我们对野生葡萄各个种的认识,从而避免形成狭隘的物种概念。从地域来看,我国有 11 个野生种呈狭域分布,17 个野生种为地方特有点状分布<sup>[66]</sup>,需要加强对这些地区野生资源的考察和收集。目前我国保存有葡萄属植物的主要科研单位包括中国农业科学院郑州果树研究所、中国农业科学院特产研究所、西北农林科技大学、中国科学院植物研究所、山西农科院果树研究所、贵州大学、湖南农业大学、甘肃农业大学、云南农业大学等,但保存的种类多以常见种类为主<sup>[67]</sup>。由于近年环境污染和生态系统受到破坏,许多野生葡萄面临灭绝或濒危,如欧洲葡萄的野生亚种(*V. vinifera* subsp. *sylvestris* (C. C. Gmel.) Hegi)已被世界自然保护联盟(IUCN)列为濒危物种<sup>[68-69]</sup>。此外,《中国物种红色名录》中记录云南葡萄、温州葡萄、庐山葡萄处于濒危状态,分布地点少于 5 个,且种群持续衰退,而麦黄葡萄、蒙自葡萄已知分布点仅有 1 个,种群受威胁严重<sup>[70]</sup>,需要进一步加强收集与保护。

### 3.4 野生葡萄分子系统学研究展望

联合多种分子序列为野生葡萄的分类提供新的机遇,但到目前为止,由于没有对野生葡萄所有植物进行全面系统分析,分子系统学研究至今仍停留在验证传统分类的可行性方面,不同植物之间的系统

发育关系研究仍然需要更多的证据来证明其假设和结论的可靠性。

随着测序成本的降低及生物信息学分析技术的成熟,基因组测序技术已被广泛用于解决动植物间的系统发育问题。如 Xu 等<sup>[71]</sup>利用 3 种稻属植物的基因组重建了它们之间的系统进化关系并对栽培稻驯化期间受选择的区域进行了鉴定。Huang 等<sup>[72]</sup>对 19 种莲进行基因组重测序和分析,揭示了野生莲与栽培莲之间复杂的亲缘关系。近年来,基因组测序技术也被应用到了中国野生葡萄的系统进化研究中,如 Ma 等<sup>[73]</sup>对 4 个亲缘关系较近的中国野生葡萄(山葡萄、秋葡萄、变叶葡萄、陕西葡萄)及 1 个欧洲葡萄共 46 份材料进行了简化基因组测序,结果支持山葡萄是单源的,而秋葡萄、变叶葡萄及陕西葡萄之间存在着复杂的网状进化关系。大规模测序技术的应用,为进一步揭示野生葡萄系统发育问题提供了新的机遇。因此,未来将基因组测序所得到的大量的核苷酸序列信息运用到分类研究中,并与经典分类相结合,对解决野生葡萄系统发育问题具有重要意义。

### 参考文献

- [1] This P, Lacombe T, Thomas M R. Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends in Genetics*, 2006, 22 (9): 511-519
- [2] 孔庆山. 中国葡萄志. 中国农业科学技术出版社, 2004: 16  
Kong Q S. *Grape of China*. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2004: 16
- [3] Aradhya M K, Dangi G S, Prins B H, Boursiquot J M, Walker M A, Meredith C P, Simon C J. Genetic structure and differentiation in cultivated grape, *Vitis vinifera* L. *Genetics Research*, 2003, 81 (3): 179-192
- [4] Wan Y, Schwaninger H, Li D, Simon C J, Wang Y, He P. The eco-geographic distribution of wild grape germplasm in China. *Vitis*, 2008, 47 (2): 77-80
- [5] Planchon J E. *Monographie des Ampélidés vraies. Monographie Phanaerogamarum*, 1887, 5: 305-368
- [6] Munson T V. *Foundations of American grape culture*. New York: Orange Judd Company, 1909
- [7] 王晓东. 葡萄属植物系统学研究. 北京: 中国科学院植物研究所, 1997: 1-3  
Wang X D. *Systematic studies on the genus Vitis L.* Beijing: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 1997: 1-3
- [8] Bailey L H. The species of grapes peculiar to North America. *Gentes Herbarum*, 1934, 3 (4): 151-244
- [9] Moore M O. Classification and systematics of eastern North American *Vitis* L. *Sida*, 1991, 14 (3): 339-367
- [10] Schaefer H. Failure of distinguishing *Vitis* species and hybrids by protein and isoenzyme analysis of roots. *Biochemical Systematics & Ecology*, 1982, 10 (4): 349
- [11] Moore M O, Giannasi D E. Foliar flavonoids of eastern North

- American *Vitis* (Vitaceae) north of Mexico. Plant Systematics and Evolution, 1994, 193 (1-4): 21-36
- [12] 中国科学院植物研究所. 中国高等植物图鉴. 北京: 科学出版社, 1972: 769-775  
Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences. Chinese Higher Plants. Beijing: Science Press, 1972: 769-775
- [13] 王文采. 葡萄科的新发现. 植物分类学报, 1979, 17(3): 73-96  
Wang W T. Vitacearum novitates. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1979, 17(3): 73-96
- [14] 王文采. 江西葡萄科新分类群. 植物研究, 1981, 1(1-2): 167-174  
Wang W T. Taxa nova Vitacearum e Jiangxi. Bulletin of Botanical Research, 1981, 1(1-2): 167-174
- [15] 王文采. 湖南葡萄科植物小志. 植物研究, 1989(1): 75-79  
Wang W T. Notulae de vitaceis Hunanensibus. Bulletin of Botanical Research, 1989(1): 75-79
- [16] 沈显生. 葡萄属一新种. 中国科学院大学学报, 1989, 27(4): 304-305  
Shen X S. A new species of *Vitis* from Anhui. Journal of University of Chinese Academy of Sciences, 1989, 27(4): 304-305
- [17] 裘宝林. 浙江葡萄属植物三新种. 植物研究, 1990, 10(3): 39-43  
Chiu P L. Three new species of *Vitis* in Zhejiang. Bulletin of Botanical Research, 1990, 10(3): 39-43
- [18] 康木生, 路端正. 北京葡萄属一新种. 中国科学院大学学报, 1993, 31(1): 70-71  
Kang M S, Lu D Z. A new species of *Vitis* from Beijing. Journal of University of Chinese Academy of Sciences, 1993, 31(1): 70-71
- [19] 路端正, 梁红平. 葡萄属一新变种. 北京林业大学学报, 1993(2): 134  
Lu D Z, Liang H P. A new species of *Vitis*. Journal of Beijing Forestry University, 1993(2): 134
- [20] 牛立新, 贺普超. 秦巴山区葡萄 5 新种 1 新变种. 西北农业大学学报, 1995(5): 121-123  
Niu L X, He P C. A report on the new species of *Vitis* L. In Qinba mountain area. Acta Universitatis Agriculturae Boreali-occidentalis, 1995(5): 121-123
- [21] 李朝奎. 云南葡萄科植物新分类群. 植物分类与资源学报, 1997(3): 217-220  
Li C L. New taxa of vitaceae from Yunnan. Plant Diversity, 1997(3): 217-220
- [22] 王晓东, 陈心启, 李朝奎. 葡萄属二新变种. 植物分类学报, 1999, 37(6): 603-604  
Wang X D, Chen X Q, Li C L. Two new varieties of the genus *Vitis* (Vitaceae) from China. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1999, 37(6): 603-604
- [23] 王发松, 朱长山, 杨得坡, 张宏达. 中国葡萄属 (*Vitis* L.) 的系统研究. 热带亚热带植物学报, 2000, 8(1): 1-10  
Wang F S, Zhu C S, Yang D B, Zhang H D. Systematics study on the genus Chinese *Vitis* L. of China. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2000, 8(1): 1-10
- [24] 王文采. 葡萄属一新名和一新种. 广西植物, 2010, 30(3): 287-289  
Wang W T. A new name and a new species of *Vitis* L. (Vitaceae) from China. Guihaia, 2010, 30(3): 287-289
- [25] 潘学军, 李德燕, 张文娥, 樊卫国, 李顺雨. 贵州葡萄属野生种植物资源调查分析. 果树学报, 2010, 27(6): 898-901  
Pan X J, Li D Y, Zhang W E, Fan W G, Li S Y. Investigation and analysis of wild *Vitis* resources in Guizhou province. Journal of Fruit Science, 2010, 27(6): 898-901
- [26] 牛立新, 贺普超. 我国野生葡萄属植物系统分类研究. 园艺学报, 1996, 23(3): 209-212  
Niu L X, He P C. Taxonomy classification of Chinese wild *Vitis* plants. Acta Horticulturae Sinica, 1996, 23(3): 209-212
- [27] 李朝奎. 中国植物志 (葡萄科). 北京: 科学出版社, 1998, 48(2): 140-198  
Li C L. Flora of China (Vitaceae). Beijing: Science Press, 1998, 48(2): 140-198
- [28] Wan Y, Schwaninger H, Li D, Simon C J, Wang Y, Zhang C. A review of taxonomic research in Chinese wild grapes. *Vitis*, 2008, 47(2): 81-88
- [29] 何永华, 李朝奎, 曹亚玲. 葡萄属营养器官的比较解剖学及其系统学意义. 植物分类学报, 1994, 32(2): 154-163  
He Y H, Li C L, Cao Y L. Comparative anatomy of vegetative organs in the genus *Vitis* L. and its systematic significance. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1994, 32(2): 154-163
- [30] 张立平, 林伯年, 沈德绪. 葡萄属的数量分支分类学研究. 浙江农业学报, 1996, 8(3): 184-187  
Zhang L P, Lin B N, Shen D X. Studies on numerical cladistic taxonomy of *Vitis*. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 1996, 8(3): 184-187
- [31] 张延龙, 牛立新. 中国葡萄属植物叶片气孔特征的研究. 植物研究, 1997, 17(3): 315-319  
Zhang Y L, Niu L X. A study on the leaf stomata characteristics of *Vitis* species native to china. Bulletin of Botanical Research, 1997, 17(3): 315-319
- [32] 晁无疾. 同工酶分析在我国葡萄野生种分类研究上的应用. 葡萄栽培与酿酒, 1988(1): 1-6  
Chao W J. Application of isozyme analysis in the classification of wild grape in China. Sino-Overseas Grapevine & Wine, 1988(1): 1-6
- [33] 晁无疾, 袁志发. 我国葡萄属植物分类与亲缘关系的探讨. 西北农业大学学报, 1990, 18(2): 7-12  
Chao W J, Yuan Z F. Discussion on classification and relationship of Chinese wild species of grape. Acta Universitatis Agriculturae Boreali-occidentalis, 1990, 18(2): 7-12
- [34] 马之胜, 贺普超. 用过氧化物酶同工酶对中国葡萄属野生种分类和亲缘关系的研究. 华北农学报, 1998, 13(2): 122-126  
Ma Z S, He P C. A study on the taxonomy and relationship of wild *Vitis* native to China with POD isozyme. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 1998, 13(2): 122-126
- [35] 刘三军, 孔庆山, 顾红. 我国葡萄属植物孢粉学分类研究. 果树学报, 1997(2): 100-105  
Liu S J, Kong Q S, Gu H. Studies on the taxonomy of wild grape species native to China by the palynology. Journal of Fruit Science, 1997(2): 100-105
- [36] 牛立新, 张延龙. 中国野生葡萄花粉形态学研究. 园艺学报, 2000, 27(5): 361-363  
Niu L X, Zhang Y L. The study on pollen morphology of the wild *Vitis* varieties in china. Acta Horticulturae Sinica, 2000, 27(5): 361-363

- [ 37 ] 王晓东, 陈心启, 李朝奎. 葡萄属植物花粉形态的研究. 植物分类学报, 2000, 38( 1 ): 43-52  
Wang X D, Chen X Q, Li C L. A study on pollen morphology of the genus *Vitis* L.. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2000, 38( 1 ): 43-52
- [ 38 ] 宋军阳, 侯鸿敏, 周威, 王西平. 葡萄花粉形态学研究. 西北农业学报, 2014, 23( 4 ): 79-84  
Song J Y, Hon H M, Zhou W, Wang X P. Study on pollen morphology of Chinese wild *Vitis* species. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2014, 23( 4 ): 79-84
- [ 39 ] 李润唐, 魏文娜. 湖南三种野生葡萄的生物学特性及花粉形态研究. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2000, 26( 2 ): 102-104  
Li R T, Wei W N. Study on the botanic characteristic and pollen morphorlogy of wild grapes in Hunan. Journal of Hunan Agricultural University: Natural Sciences Edition, 2000, 26( 2 ): 102-104
- [ 40 ] 王美军, 黄乐, 蒋建雄, 杨国顺, 刘昆玉, 钟晓红, 石雪晖. 刺葡萄花粉形态观察. 果树学报, 2014, 31( 4 ): 610-616  
Wang M J, Huang L, Jiang J X, Yang G S, Liu K Y, Zhong X H, Shi X H. Observation of the pollen morphology of *Vitis davidii*. Journal of Fruit Science, 2014, 31( 4 ): 610-616
- [ 41 ] Ingrouille M J, Chase M W, Fay M F, Bowman D, van der Bank M, Bruijn A D E. Systematics of Vitaceae from the viewpoint of plastid *rbcL* DNA sequence data. Botanical Journal of the Linnean Society, 2002, 138( 4 ): 421-432
- [ 42 ] Pelsy F. Untranslated leader region polymorphism of Ttv1, a retrotransposon family, is a novel marker useful for analyzing genetic diversity and relatedness in the genus *Vitis*. Theoretical & Applied Genetics, 2007, 116( 1 ): 15-27
- [ 43 ] Aradhya M, Koehmstedt A, Prins B H, Dangel G S, Stover E. Genetic structure, differentiation, and phylogeny of the genus *Vitis*: implications for genetic conservation. Acta Horticulturae, 2008, 799: 43-49
- [ 44 ] Tröndle D, Schröder S, Kassemeyer H H, Kiefer C, Koch M A, Nick P. Molecular phylogeny of the genus *Vitis* ( Vitaceae ) based on plastid markers. American Journal of Botany, 2010, 97( 7 ): 1168-1178
- [ 45 ] Zecca G, Abbott J R, Sun W B, Spada A, Sala F, Grassi F. The timing and the mode of evolution of wild grapes ( *Vitis* ). Molecular Phylogenetics and Evolution, 2012, 62( 2 ): 736-747
- [ 46 ] Wan Y, Schwaninger H R, Baldo A M, Labate J A, Zhong G Y, Simon C J. A phylogenetic analysis of the grape genus ( *Vitis* L. ) reveals broad reticulation and concurrent diversification during neogene and quaternary climate change. BMC Evolutionary Biology, 2013, 13( 1 ): 141
- [ 47 ] Miller A J, Matasci N, Schwaninger H, Aradhya M K, Prins B, Zhong G Y, Charles S, Edward S B, Sean M. *Vitis* phylogenomics: hybridization intensities from a SNP array outperform genotype calls. PLoS One, 2013, 8( 11 ): e78680
- [ 48 ] Wen J, Harris A J, Kalburgi Y, Zhang N, Xu Y, Zheng W, Stefanie M I, Gabriel J, Elizabeth A Z. Chloroplast phylogenomics of the New World grape species ( *Vitis*, Vitaceae ). Journal of Systematics and Evolution, 2018, 56( 4 ): 297-308
- [ 49 ] Klein L L, Miller A J, Ciotir C, Hyma K, Londo J. High-throughput sequencing data clarify evolutionary relationships among North American *Vitis* species and improve identification in USDA *Vitis* germplasm collections. American Journal of Botany, 2018, 105( 10 ): 215-226
- [ 50 ] Gaspero G D, Peterlunger E, Testolin R, Edwards K J, Cipriani G. Conservation of microsatellite loci within the genus *Vitis*. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 101( 1-2 ): 301-308
- [ 51 ] Aradhya M, Wang Y, Walker M A, Prins B H, Koehmstedt A M, Velasco D, Gerrath J M, Dangel G S, Preece J E. Genetic diversity, structure, and patterns of differentiation in the genus *Vitis*. Plant Systematics and Evolution, 2013, 299( 2 ): 317-330
- [ 52 ] Péros J P, Berger G, Portemont A, Boursiquot J M, Lacombe T. Genetic variation and biogeography of the disjunct *Vitis* subg. *Vitis* ( Vitaceae ). Journal of Biogeography, 2011, 38( 3 ): 471-486
- [ 53 ] Liu X Q, Ickert-Bond S M, Nie Z L, Zhou Z, Chen L Q, Wen J. Phylogeny of the *Ampelocissus-Vitis* clade in Vitaceae supports the New World origin of the grape genus. Molecular Phylogenetics & Evolution, 2016, 95: 217-228
- [ 54 ] Luo S L, He P C, Zheng X Q, Zhou P. Genetic Diversity in wild grapes native to China based on randomly amplified polymorphic DNA ( RAPD ) analysis. Acta Botanica Sinica, 2001, 43( 2 ): 158-163
- [ 55 ] 侯鸿敏, 李慧娥, 肖欢, 王西平. 葡萄属植物种质资源遗传多样性的 RAPD 分析. 西北农业学报, 2010, 19( 3 ): 154-158  
Hou H M, Li H E, Xiao H, Wang X P. Genetic diversity based on random amplified polymorphic DNA ( RAPD ) in *Vitis*. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2010, 19( 3 ): 154-158
- [ 56 ] Jing Z B, Wang X P, Cheng J M. Analysis of genetic diversity among Chinese wild *Vitis* species revealed with SSR and SRAP markers. Genetics and Molecular Research, 2013, 12( 2 ): 1962-1973
- [ 57 ] Ma Z Y, Wen J, Ickert-Bond S M, Nie Z L, Chen L Q, Liu X Q. Phylogenomics, biogeography, and adaptive radiation of grapes. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2018, 129: 258-267
- [ 58 ] 张永辉, 樊秀彩, 张颖, 孙海生, 姜建福, 刘崇怀. 基于 ITS 和 cpDNA 序列的中国野生葡萄分子系统进化. 分子植物育种, 2011, 9( 1 ): 1570-1578  
Zhang Y H, Fan X C, Zhang Y, Sun H S, Jiang J F, Liu C H. A molecular phylogenetic study of Chinese wild *Vitis* ( Vitaceae ) based on internal transcribed spacer and chloroplast DNA sequence. Molecular Plant Breeding, 2011, 9( 1 ): 1570-1578
- [ 59 ] 张旭彤. 中国野生葡萄种质资源的亲缘关系研究. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012: 17-25  
Zhang X T. A genetic research on the relationship of Chinese grape germplasm. Yangling: North West Agriculture and Forestry University, 2012: 17-25
- [ 60 ] 王蕾, 张娟, 刘林德, 张莉, 魏丽娟, 胡德昌, 邓世斌. 利用 ISSR 和叶绿体 *trnL-trnF* 序列变异研究葡萄种质资源的遗传多样性和系统发育关系. 鲁东大学学报, 2015( 1 ): 32-38  
Wang L, Zhang J, Liu L D, Zhang L, Wei L J, Hu D C, Deng S B. Genetic diversity and phylogenetic relationships of grape germplasm ( *Vitis vinifera* ): evidence from nuclear ISSR markers and chloroplast *trnL-trnF* sequence variations. Journal of Ludong University, 2015( 1 ): 32-38
- [ 61 ] Liu C H, Feng J C, Jiang J F. Cluster analysis of Chinese wild grape species based on morphological characters. Journal of

- Plant Genetic Resources, 2011, 12(6): 847-852
- [ 62 ] 卢宝荣, 王哲. 什么是物种: 进化连续性与分类间断性冲突的产物. 科学通报, 2016, 61(24): 2663-2669  
Lu B R, Wang Z. What is a species: Conflict between evolutionary continuity and taxonomic discontinuity. Chinese Science Bulletin, 2016, 61: 2663-2669
- [ 63 ] 徐炳声. 中国植物分类学中的物种问题. 植物分类学报, 1998, 36(5): 470-480  
Xu B S. The species problem in plant taxonomy in china. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1998, 36(5): 470-480
- [ 64 ] 张德兴. 为什么在物种概念上难以达成共识? 生物多样性, 2016, 24(9): 1009-1013  
Zhang D X. Why is it so difficult to reach a consensus in species concept? Biodiversity Science, 2016, 24(9): 1009-1013
- [ 65 ] 洪德元. 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. 生物多样性, 2016, 24(9): 979-999  
Hong D Y. Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. Biodiversity Science, 2016, 24(9): 979-999
- [ 66 ] 刘崇怀, 孔庆山. 我国野生葡萄资源的保存现状及建议. 中外葡萄与葡萄酒, 2008(1): 42-46  
Liu C H, Kong Q S. Current status and suggestions on conservation of wild grape resources in China. Sino-Overseas Grapevine & Wine, 2008(1): 42-46
- [ 67 ] 任国慧, 吴伟民, 房经贵, 宋长年. 我国葡萄国家级种质资源圃的建设现状. 江西农业学报, 2012, 24(7): 10-13  
Ren G H, Wu W M, Fang J G, Song C N. Construction status of national grape germplasm resource nurseries in China. Acta Agriculturae Jiangxi, 2012, 24(7): 10-13
- [ 68 ] Grassi F, Labra M, Imazio S, Rubio R O, Failla O, Scienza A, Sala F. Phylogeographical structure and conservation genetics of wild grapevine. Conservation Genetics, 2006, 7(6): 837-845
- [ 69 ] Fabrizio G, De Mattia F, Zecca G, Sala F, Labra M. Historical isolation and Quaternary range expansion of divergent lineages in wild grapevine. Biological Journal of the Linnean Society, 2010, 95(3): 611-619
- [ 70 ] 姜建福, 樊秀彩, 张颖, 魏伟, 康定明, 刘崇怀. 中国三种濒危葡萄属(*Vitis* L.)植物的地理分布模拟. 生态学杂志, 2014, 33(6): 1615-1622  
Jang J F, Fan X C, Zhang Y, Wei W, Kang D M, Liu C H. Modeling the geographic distribution of three endangered *Vitis* species in China. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(6): 1615-1622
- [ 71 ] Xu X, Liu X, Ge S, Jensen J D, Hu F, Li X, Li J. Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes. Nature Biotechnology, 2012, 30(1): 105-111
- [ 72 ] Huang L, Yang M, Li L, Li H, Yang D, Shi T, Yang P. Whole genome re-sequencing reveals evolutionary patterns of sacred lotus (*Nelumbo nucifera*). Journal of Integrative Plant Biology, 2018, 60(1): 2-15
- [ 73 ] Ma Z Y, Wen J, Tian J P, Jamal A, Chen L Q, Liu X. Testing reticulate evolution of four *Vitis* species from East Asia using restriction-site associated DNA sequencing. Journal of Systematics and Evolution, 2018, 56(4): 331-339