

从植物引种驯化史轨迹探讨野生果树驯化与育种

黄宏文^{1,2}, 邹帅宇¹, 程春松¹

(¹ 中国科学院庐山植物园, 九江 332900; ² 中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘要: 纵观千百年来人类驯化成功的作物, 不论是驯化栽培历史较为久远的如小麦、玉米、水稻、苹果、李、葡萄等, 还是驯化栽培史较近的如猕猴桃、蓝莓、草莓等, 均经历了人类长期不断的选择和栽培实践。本文以史为鉴, 概要梳理并分析了植物驯化改良的历程, 并重点以 20 世纪百年的果树驯化案例, 探讨了本世纪野生果树植物驯化的思考和路径。

关键词: 植物驯化; 果树植物; 育种改良; 农耕文明; 21 世纪新水果

Domestication and Breeding Strategy of Wild Fruit Trees on Track of Plant Introduction and Domestication History

HUANG Hong-wen^{1,2}, ZOU Shuai-yu¹, CHENG Chun-song¹

(¹ Lushan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Jiujiang 332900; ² South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650)

Abstract: Throughout thousands of years, successfully domesticated crop plants have gone through long-time courses of continuous cultivation and selection. This principal has been validated in earlier domesticated crops such as wheat, corn, rice, apple, plum and grape, and in kiwifruit, blueberry and strawberry which were domesticated in a relative duration. By history as reference, this paper briefly outlines and analyzes the processes of domestication and genetic improvement of plant crops. Meanwhile, we focuses on cases of the fruit trees that are domesticated last century, and discusses the principal and strategy for domesticating wild fruit species in the 21th century.

Key word: plant domestication; fruit tree crops; breeding improvement; farming civilization; 21 century new fruit

人类对植物的栽培利用是人类文明的源头和基石。人类有意识、有目的地收集并驯化植物成为栽培作物可追溯至一万年前的新石器时代, 无论是人类最早农业发源地的尼罗河、两河流域对大麦和小麦的驯化, 还是中国及东南亚对粟和水稻的栽培驯化, 或是美洲对玉米、土豆、马铃薯等作物的驯化, 在千百年的历史长河中不断改良、传播和栽培构成了人类目前农业生产与人类粮食供给的基础。虽然人类已经进入高度进步的信息文明时代, 然而在农业文明以后的工业文明年代, 人类曾无休止的对地球上资源的掠夺、贪婪地砍伐、过度的开垦、毁坏植被、

破坏生态已造成了植物资源的巨大流失。纵观万年尺度上人类与植物的关系, 人类从农耕时代开始依赖植物资源, 维系自身的生存、繁衍, 但后续的工业文明时代则极度贪婪的掠夺和破坏植物资源。虽然后工业文明时代人类开始反思人与自然的关系, 致力于努力恢复植被、修复生态。生态文明的提出无疑是个万年轮回的人类依赖植物、保护植物、合理资源的回归, 是人类认识自然的思想跨越。本文将结合本人长期在果树资源选育和新品种改良的实践和思考, 试图从果树植物引种驯化近世纪以来的轨迹, 探讨 21 世纪果树植物引种驯化的前景。

收稿日期: 2021-09-02 修回日期: 2021-09-16 网络出版日期: 2021-09-28

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210902001>

第一作者研究方向为植物种质资源, E-mail: huanghw@scbg.ac.cn

基金项目: 中国科学院战略生物资源服务网络计划项目 (KFJ-BRP-007-001)

Foundation project: Plant Germplasm Innovation Program, Biological Resources Programme, the Chinese Academy of Sciences (KFJ-BRP-007-001)

1 农耕文明起源的植物驯化概要

人类农耕文明起源可追溯至 10000 多年前新石器时代两河流域肥沃的冲击平原地带,但是人类开始有意识、有目的采集利用植物除了人们熟知的野生二粒小麦 (*Triticum dicoccoides* (Körn.) Körn. ex Schweinf.)、野大麦 (*Hordeum spontaneum* K. Koch) 等几种禾本科植物外,同时也利用了水果和坚果等多年生的木本植物,甚至远至 20000 多年前^[1-2]。显然,谷物和果类是同时采集利用的,虽然对非粮食作物的果类植物的驯化溯源研究较少,文献定论缺失,果类的驯化在人类文明进化中具有重要地位。世界三大农耕文明起源中心,即西亚、东亚及东南亚和美洲,驯化的重要农作物也因当地农业出现的时间,原始植被、当地植物种类和气候环境等多种因素所不同。

西亚的植物驯化与早期作物栽培,在 12000~10000 年前两河流域一带的新石器人类就开始了当地一些植物的收集与驯化,既有禾本科的大麦属 (*Hordeum* L.)、燕麦属 (*Bromus* L.)、黑麦草属 (*Lolium* L.)、细穗草属 (*Lepturus* R. Br.) 和豆科三叶草属 (*Trifolium* L.) 等谷物类和小型豆类植物,也有蓼科 (Polygonaceae)、石竹科 (Caryophyllaceae)、茜草科 (Rubiaceae) 和菊科 (Asteraceae) 等植物^[3]。然而,随着气候变迁和植物种类的适应性变化,最后只有谷物类的大麦 (*Hordeum vulgare* L.)、栽培一粒小麦 (*Triticum monococcum* L.) 等植物存留在现在叙利亚幼发拉底河谷,并在 8000~10000 年前继续被人类驯化与栽培^[4],同时经西亚向欧洲传播并不断驯化和改良成为现在的大麦和小麦类型^[5]。虽然,现在的普通小麦 (*Triticum aestivum* L.) 的驯化来源还涉及诸如野生一粒小麦 (*Triticum boeoticum* Boiss.) 类型或野生二粒小麦 (*T. dicoccoides* (Körn.) Körn. ex Schweinf.) 类型等一些物种并存在争议。显然,起源于两河流域的大麦和小麦的驯化在长达几千年的历史长河中是多个地域和多个植物的复杂驯化过程^[6]。

中国作为亚洲驯化中心的发源地,早在 8000 年前对谷类植物进行了驯化栽培,其中谷子 (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.) 和黍子 (*Panicum miliaceum* L.) 是其主要种类。到 7500 年前我国的黄河流域即形成了稷类谷物的栽培生产^[7-8]。而我国长江中下游流域水稻 (*Oryza* L.) 的驯化栽培则可追溯至 7000~8000 年前新石器时代^[9]。南亚的印度

在 4000~6000 年前对绿豆 (*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek) 和黑吉豆 (*Vigna mungo* (L.) Hepper) 的栽培驯化与中国大豆 (*Glycine max* (L.) Merr.) 和赤豆 (*Vigna angularis* (Willd.) Ohwi & H. Ohashi) 在约 5000 年前的驯化则异曲同工,对人类食物蛋白质的供给提供了保障^[3,8]。

美洲植物的驯化栽培也可追溯到 10000 年前,约分为 3 个相对独立驯化起源。北美区域是驯化植物种类最少的,主要有观赏南瓜 (*Cucurbita pepo* subsp. *ovifera* (L.) D. S. Decker) 和向日葵 (*Helianthus annuus* L.) 2 种,至今仍在全球广泛栽培。另外两种假豚草 (*Iva annua* var. *macrocarpa* (S. F. Blake) R. C. Jacks.) 与伯兰德藜 (*Chenopodium berlandieri* Moq.) 则在人类农耕变迁中驯化消失或终止。向日葵大约 3000 年前在北美密西西比流域被驯化^[10]。南瓜在美洲至少有 10000 年的栽培驯化历史,而葫芦科南瓜属植物除了北美栽培驯化的观赏南瓜 (*C. pepo* subsp. *ovifera* (L.) D. S. Decker), 还有中美洲墨西哥的葫芦 (*C. argyrosperma* K. Koch (syn. *C. mixta* Pangalo))、南瓜 (*C. moschata* Duchesne) 和南美洲驯化栽培的多个物种,如笋瓜 (*C. maxima* Duchesne)、黑籽南瓜 (*C. ficifolia* Bouché)、厄瓜多尔葫芦 (*C. ecuadorensis* H. C. Cutler & Whitaker) 等,这些物种在南美的驯化在 4000~5000 年前^[11]。中美洲的墨西哥是植物驯化的重要中心之一,玉米 (*Zea mays* L.) 的驯化栽培比南瓜稍晚,始于 8000~9000 年前墨西哥中西部巴尔萨盆地,为单一驯化起源的美洲作物^[12];而更晚些的豆类驯化栽培发生在墨西哥及周边不同区域,如菜豆 (*Phaseolus vulgaris* L.) 源于墨西哥中部地区;尖叶菜豆 (*Phaseolus acutifolius* A. Gray) 源于墨西哥北部和中部;荷包豆 (*Phaseolus coccineus* L.) 源于墨西哥凉爽潮湿高低海拔地区;棉豆 (*Phaseolus lunatus* L.) 源于墨西哥低海拔湿润地区或安第斯东侧;多花菜豆 (*Phaseolus dumosus* Macfad.) 则可能源于危地马拉等^[11,13]。苋科苋属 (*Amaranthus* L.) 和藜科藜属 (*Chenopodium* L.) 植物也可能在玉米和豆类后曾在墨西哥驯化栽培。而且,目前全球广泛种植的红薯 (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) 通常被认为驯化起源于美洲,虽然仍有争议且并不确认何时何地,但是,凉薯 (*Pachyrhizus erosus* (L.) Urb.) 驯化显然起源于墨西哥。同时,墨西哥还作为植物驯化的次中心,驯化了茄科的辣椒 (*Capsicum annuum* L.)、毛酸浆 (又

称墨西哥绿番茄 *Physalis philadelphica* Lam.)、可可树 (*Theobroma cacao* L.) 和陆地棉 (*Gossypium hirsutum* L.) 等。南美的安第斯山地区是世界上最重要的植物驯化起源地之一,块茎植物驯化是其显著的特征。马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 显然是安第斯山区高原区域首先驯化栽培,可追溯到 7000~10000 年前位于秘鲁高原和玻利维亚北部地区^[14]。除了茄科的马铃薯 (*S. tuberosum* L.),安第斯山地原住民还驯化栽培了诸如酢浆草科的酢浆薯 (*Oxalis tuberosa* Molina)、落葵科的乌卢库薯 (*Ullucus tuberosus* Caldas)、旱金莲科的旱金莲薯 (*Tropaeolum tuberosum* Ruiz & Pav.) 和蝶形花科的地瓜 (*Pachyrhizus ahipa* (Wedd.) Parodi) 等。南美的热带低海拔地区则驯化了南美特有的重要粮食植物之一的大戟科木薯 (*Manihot esculenta* Crantz),至少有 4000 多年历史;而豆科落花生属植物花生 (*Arachis hypogaea* L.) 的驯化也与木薯的驯化地区相近,约有 3800 年的历史^[15]。同时,不适宜高寒地区的美人蕉科的蕉芋 (*Canna indica* L.) 和红薯 (*I. batatas* (L.) Lam.) 也在亚马孙平原地区被驯化栽培^[11]。南美是茄科植物的驯化中心,除了茄属 (*Solanum* L.) 外,辣椒属 (*Capsicum* L.) 植物具有显著的特征,辣椒的驯化栽培在南美地区有 5000 年以上的历史,玻利维亚山区可能是风铃辣椒 (*Capsicum baccatum* L.) 的驯化栽培中心,而另一个南美高原的原始类型的辣椒属物种绒毛辣椒 (*Capsicum pubescens* Ruiz & Pav.) 至今不确定^[16]。值得一提的是,南美虽然对谷物类植物的驯化无足轻重,但对所谓类谷物植物的驯化栽培具有悠久的历史,如藜科的藜麦 (*Chenopodium quinoa* Willd.)、苍白藜 (*Chenopodium pallidicaule* Aellen) 和苋科的老枪谷 (*Amaranthus caudatus* L.) 等,其中藜麦在安第斯高寒山地的秘鲁、厄瓜多尔、玻利维亚等作为成功驯化的粮食作物已有 5000~7000 年的历史,在西班牙殖民地前曾经是当地的主要粮食作物^[17-18]。

南美在果树植物的驯化具有重要地位,除了人们熟知的凤梨科的菠萝 (*Ananas comosus* (L.) Merr.)、棕榈科的桃果榈 (*Bactris gasipaes* Kunth) 和梧桐科的大花可可树 (*Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) K. Schum.) 等南美热带地区驯化的水果类型外,南美广大地区还驯化栽培了许多茄科水果类植物,如番茄属的番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.),树番茄属的树番茄 (*Cyphomandra betacea* (Cav.) Sendtn.),茄属的人参

果 (*Solanum muricatum* Aiton)、刺茄 (*S. quitoense* Lam.)、无梗茄 (*S. sessiliflorum* Dunal),酸浆属的灯笼果 (*Physalis peruviana* L.) 等^[19]。同时,南美也是兴奋剂植物原始中心,如古柯 (*Erythroxylon coca* Lam.) 和烟草 (*Nicotiana tabacum* L.)。

综上所述,世界栽培作物的驯化是个多区域、多物种、多性状、多气候、多环境、多文明的复杂遗传选择进化过程。但大多均经历了数千年甚至万年人类长期不断的选择和栽培实践。然而,从遗传驯化的速率看虽然不同的物种、不同的性状、不同的栽培环境均有所不同,但都经历了 1000~2000 年的长期驯化过程,甚至更长,而且通常异花授粉植物比自花授粉植物驯化更缓慢。果树和块茎等无性繁殖植物甚至会长期滞留在半驯化状态并被人类广泛栽培利用。客观、历史的认识植物的驯化有利于未来对野生植物的发掘利用。

2 植物的引种传播与农业革命

植物的引种、传播、再驯化和持续改良对全球农业革命产生了重要影响。特别是后哥伦布时期的跨大陆之间的引种传播和驯化改良,改变原有的农业生产和社会格局,深刻影响了国家和地区兴衰^[20]。政治经济和历史社会学者通常将 18 世纪以来的“工业革命”归结为人类现代社会的起点。然而,18 世纪“工业革命”并非随着新技术发明陡然发生的,而是经历了之前几个世纪由农业革命带动的社会生产力提高和粮食供给充裕奠定的基础,并引发商业革命、政治革命、科技革命等一系列社会变革的推动所致。

欧洲在中世纪至工业革命前的 16 世纪的农业生产效率曾远远落后我国。始于 16 世纪初由荷兰和英国始发的欧洲农业革命彻底改变了欧洲农业生产、商业贸易和社会格局,甚至改变了欧洲人的膳食结构和文化,为 18 世纪的欧洲工业革命奠定了坚实的粮食保障和社会物质基础。南美高产作物的引种发挥了关键作用,是欧洲农业革命的前提之一。15 世纪末至 16 世纪引入欧洲南美植物,如玉米 (1494 年)、马铃薯 (1565-1570 年)、番茄 (1512 年)、红薯 (1526 年)、豆类 (1500 年)、花生 (1494 年) 及辣椒 (1493 年) 等改变了欧洲的农业结构^[21]。南美早期驯化的植物经欧洲又传播到世界各地,在引种、传播、再引种和再传播的过程中,不断驯化并改良形成了现代农业丰富多样、用途各异的栽培品种。

以目前资料梳理详尽的番茄为例。番茄驯化起源于秘鲁、玻利维亚、智利以及墨西哥和哥伦比亚广阔的安第斯山区域,远晚于南美其他重要农作物,有2500~3000年驯化栽培历史。番茄于16世纪初引入欧洲。经过欧洲各国农民早期的驯化选择至19世纪末产生了众多的农家品种或地方品种。这些品种的性状、颜色和用途各异,通常是开放的自然授粉并由种子繁殖。由于番茄以自交为主,农户选其所好的长期积累会逐步产生众多以“家传”风味为特色的品种,增强驯化并改良了原初由南美引进的原始品种或育种种质。20世纪以来,番茄的进一步驯化改良则在欧美国家的一些国立研究机构和私有公司主导下,转向杂交育种,1946年诞生了第1个杂交品种“单杂”后,杂交品种逐渐取代开放授粉品种同时也断绝了农户的种子繁殖途径。当今,几乎全部的番茄鲜食品种和多数的加工品种均为杂交品种,而且新品种更新速度极快,约每5年更新一次以适应育种公司的市场竞争和商业栽培需求^[22]。由此可见,植物的引种传播和不断的驯化改良提高了农业生产率,保障了食物供给和促进了经济社会发展。

我国16世纪对外域植物的引种驯化形成了我国第二次粮食生产革命,在明朝后期至清朝末期约400年间对原产南美植物的引种栽培,显著促进了明清人口的增长与社会经济的发展,特别是此期间引入的主要农作物,如花生(1516年)、玉米(1520-1550年)、红薯(1563年)、马铃薯(1650年)等发挥了重要作用^[20]。据统计,我国明代后期(1600年)粮食产量为696亿kg,此后一直增长,至清朝末期(1911年)粮食产量为1600.8亿kg;在此期间,全国人口由明代时期(1600年)的2亿逐渐增加到清朝末期(1911年)的4.6亿^[23],由此可见,作物的引种栽培及粮食增长对社会人口增长及社会发展有着巨大的推动作用。

16-18世纪,欧洲地中海国家呈现出引种驯化南美植物的高峰,在此期间,许多重要的南美植物被引入欧洲大陆,如玉米(*Z. mays* L.)、豆类(*Phaseolus vulgaris* L., *P. lunatus* L., *P. coccineus* L.)、番茄、土豆、可可等的引种驯化以及栽培技术改良,极大的促进了欧洲粮食产量及人口数量的增长。据统计,在1500年时期,欧洲人口约为7000万;经过植物引种驯化和农业生产变革,至1775年,欧洲人口达到了1.4亿。大量的剩余劳动力直接推动了欧洲18世纪60年代后的第1次工业革命。显然,18世纪欧洲工业革命前200年间,植物引种驯化对欧洲农业革

命及近代文明影响深远,外来植物彻底改变了欧洲的经济、社会及人文历史。难以想象,如果没有西红柿和土豆,现在欧洲膳食会是什么样儿^[21]。

3 人类20世纪100年发掘利用的果树植物

进入20世纪,人类对植物的引种驯化广泛而深入拓展,然而成功的驯化栽培一种野生植物仍然漫长而艰难。以果树作物为例,百年间人类驯化栽培的果树屈指可数,猕猴桃(*Actinidia* Lindl.)、蓝莓(*Vaccinium* L.)、鳄梨(*Persea americana* Mill.)、澳洲坚果(*Macadamia integrifolia* Maiden & Betche)被称为人类20世纪驯化栽培最具代表性的4种果树。限于篇幅,仅以猕猴桃和蓝莓为例,对其百年来的驯化改良史简要介绍,以史为鉴,领略20世纪以来野生果树植物的驯化改良轨迹。

3.1 猕猴桃起源与驯化改良

猕猴桃隶属猕猴桃科(*Actinidiaceae*)、猕猴桃属(*Actinidia* Lindl.),目前栽培利用的主要是美味猕猴桃(*A. chinensis* Planch. var. *deliciosa* (A. Chev.) A. Chev.)和中华猕猴桃(*A. chinensis* Planch. var. *chinensis*)。猕猴桃属自然分布以中国为中心,广泛分布于南起赤道、北至寒温带(北纬50°)的亚洲东部,其分布格局既属于泛北极植物区系,又具有古热带植物区的组分,体现出中国众多特有属植物分布的典型特征,即以中国大陆为中心向外延伸至周边国家。猕猴桃属有54个种和21个变种,中国分布有52个种,另2个种即尼泊尔猕猴桃(*A. strigosa* Hook. f. & Thomson)(尼泊尔)和白背叶猕猴桃(*A. hypoleuca* Nakai)(日本)为周边国家特有分布^[24]。

猕猴桃是20世纪初开始驯化栽培的水果,至今仅有100余年的历史。据古代典籍记载,我国古代已有零星的猕猴桃栽培尝试,辛树帜^[25]认为2000多年前,《诗经》中的“萋楚”就是现在统称的猕猴桃,“湿有萋楚”是指在潮湿的地方可生长猕猴桃;唐代诗人岑参的诗中:“庭中井阑上,一架猕猴桃”。可见早在1200年前,我国就有野生猕猴桃引入庭院栽种的范例,但对猕猴桃系统的人工驯化似乎从未有过。

猕猴桃驯化史,经历了跨大陆引种、风土气候加人工选择、优株家系选育、野生群体选优、种间杂交育种等跨越百年的驯化,形成了当今全球栽培面积约40万hm²,总产量达400万t的生产规模。猕猴桃栽培驯化起始既有偶然也有必然因素,最初的跨大陆植物引种偶然因素成为了猕猴桃驯化的发端。

1899-1911 年英国著名植物探险家威尔森 (Ernest H. Wilson, 1876-1930 年) 曾 4 次来到中国从事大规模的植物采集和经济植物发掘活动, 采集了猕猴桃、珙桐 (*Davidia involucrata* Baill.)、绿绒蒿 (*Meconopsis integrifolia* (Maxim.) Franch.)、栲子 (*Cotoneaster* spp.) 等百余属 1000 多种植物用于西方园林产业。威尔森于 1900-1904 年期间将猕猴桃种子与幼苗等繁殖材料运往英国和美国, 但这些引种并没有成功孕育猕猴桃的驯化栽培^[24]。猕猴桃最初的驯化栽培却戏剧性、偶然性的发生在新西兰, 1904 年新西兰女教师伊莎贝尔弗雷泽 (Isabel Fraser) 从湖北宜昌带了一小袋猕猴桃种子到新西兰。这少许种子几经周折经苗圃商人亚历山大艾利森 (Alexander Allison) 将其培育成树苗, 大约于 1910 年开始在新西兰开花结果。这是 19 世纪末至 20 世纪初众多欧美的植物探险采集者引种中国猕猴桃到欧美国家试种以来的首次结果。以后从这批最早来自中国的实生植株中陆续选育出了几个猕猴桃品种, 如海沃德 (Hayward)、布鲁诺 (Bruno)、艾利森 (Allison)、蒙蒂 (Monty)、艾伯特 (Abbott) 和葛雷西 (Gracie) 等, 且这几个猕猴桃品种主宰了国际猕猴桃商业化生产达 70 余年, 直至 20 世纪 80 年代中期, 我国猕猴桃专家从农业部组织的全国猕猴桃资源调查的成果中选育出一批猕猴桃品种和品系, 并开始在中国栽培生产中应用, 才逐渐改变了世界猕猴桃栽培品种的格局^[24]。

纵观猕猴桃百年驯化史, 如果说最初期的跨陆引种与新西兰特殊的气候条件加上人工选择成就了上述极为有限的几个猕猴桃品种和产业发展是偶然叠加气候选择的结果, 那么我国 80 年代以来的猕猴桃驯化改良则是真正意义上的、有目的的驯化和遗传改良。猕猴桃百年驯化史, 主要过程为:

3.1.1 美味猕猴桃 (*A. chinensis* Planch. var. *deliciosa* (A. Chev.) A. Chev.) 驯化改良

(1) 1904-1970 年跨大陆引种驯化: 其间约 70 年, 经历了 1904-1930 年引种试栽, 其中 1930 年在新西兰诞生了第 1 个猕猴桃果园; 1930-1960 年产业化规模扩大, 其中 1959 年新西兰产猕猴桃出口美国并更名“基维果” (Kiwifruit); 1960-1980 年新西兰以出口为导向, 形成栽培品种标准化和单一化, 其中海沃德栽培面积占比由 1968 年的 50% 提高到 1980 年的 98.5%, 由此全球猕猴桃产业出现了单一的品种格局。

(2) 1976-1985 年本土天然野生群体选优: 中国于 70 年代中后期对美味猕猴桃天然野生群体进

行选优, 推进了美味猕猴桃驯化改良, 十几年间选育了美味猕猴桃新品种 11 个及若干品系, 其中, 秦美 (1981 年选育)、米良 1 号 (1983 年选育)、贵长 (1982 年选育) 等品种在中国早期猕猴桃产业发展中作为代表主栽品种发挥了重要作用^[26]。

(3) 1980-1995 年野生优株家系选育: 中国在 70 年代后期全国猕猴桃资源普查成果基础上, 开展了优株实生家系选育并诞生了金魁、徐香等为代表主要栽培品种。以金魁为例, 源于野生优株——竹溪 2 号开放性授粉的种子, 于 1980 年进行单株实生家系选育而成, 1993 年通过品种审定^[27]。

3.1.2 中华猕猴桃 (*A. chinensis* Planch. var. *chinensis*)

与美味猕猴桃引种驯化史不同的是, 中华猕猴桃的驯化虽然较晚, 却主要是本土驯化并遗传改良的结果:

(1) 1978-1985 年本土天然野生群体选优: 基于 1978 年开始的我国对中华猕猴桃资源普查成果, 选择了如庐山香 (1979 年, 原代号 79-1)、赣猕 1 号 (1979 年, 早鲜, 原代号 F.T.79-5)、赣猕 2 号 (1979 年, 魁蜜, 原代号 F.Y.-79-1)、豫猕猴桃 3 号 (1978 年, 原华光 2 号)、桂海 4 号 (1980 年)、金桃 (1981 年, 原代号武植 81-1)、川猕 3 号 (1982 年, 原代号 82-2) 等几十个中华猕猴桃新品种, 对中国猕猴桃产业的早期超越发展发挥了至关重要的作用。其中, 金桃等逐步发展成为主栽品种并实现全球化栽培。

(2) 1980-2005 年优株实生家系选育: 中华猕猴桃的育种改良, 优株或混合优株实生家系选育发挥了重要作用。例如, 鄂猕猴桃 2 号 (原名金农) 和金怡是采用 1980 年湖北房县酒厂收集的大果混合实生群体选育而成; 红阳源于 1986 年采集于河南的中华猕猴桃优株资源, 经实生混合群体在四川选育而成; 华优也是 1996 年在陕西通过收集酒厂大果混合实生群体选育。后续通过红阳实生家系选育了东红 (2001 年)、源红 (2003 年) 等多个红肉猕猴桃新品种, 逐步形成了中国特色, 并引领了绿、黄、红三色猕猴桃品种的全球栽培趋势。

(3) 1984-2010 年种间杂交育种: 中国率先开展了猕猴桃远缘种间杂交育种, 最有代表性的全球首个猕猴桃种间杂交新品种—金艳, 于 1984 年以毛花猕猴桃作母本 (*A. eriantha* Benth.)、中华猕猴桃为父本杂交选育而成。后续又进一步利用金艳为母本与中华猕猴桃杂交培育了金梅 (2002 年)、金圆 (2002 年) 等新品种。金艳等种间杂交新品种已经实现了全球广泛栽培。除了种间杂交, 中华猕猴桃

种内杂交也同步展开,其中新西兰以魁蜜为母本杂交育成的 Zesy002 (Gold3) (1995 年) 现已在全球广泛应用,以取代因猕猴桃溃疡病毁灭的二倍体杂交品种——Hort16A (1987 年)^[26]。

中国以 1978 年全国猕猴桃资源普查为起点至今 40 余年,实现了本质上猕猴桃属植物的驯化与遗传改良,改变了世界猕猴桃产业单一品种格局,形成了红、黄、绿 3 色猕猴桃新品种的全球栽培趋势,推动了猕猴桃市场产品多样化和消费多元化。

猕猴桃百年驯化改良至今虽然取得了长足进展,但猕猴桃育种改良仍然任重道远。猕猴桃雌雄异株的育种仍是瓶颈障碍之一,雄性父本选择的盲目性使得杂交组合配置产生优异后代的预见性差,且概率极低。同时,猕猴桃倍性复杂,多倍体特别是同源多倍体杂交育种由于倍性变异复杂,人工控制杂交后代选择预见性难以实现。猕猴桃种间、种内存在二、四、六、八倍体 ($2n=2x=58$) 及多种非整倍体等。近 40 余年,中国猕猴桃育种家对猕猴桃育种改良两个重要贡献在于:其一,通过物种间杂交对种间育种性状的多年测试,克服了雄性父本选择的盲目性;其二,发现并解析不同种间的倍性变异规律并指导育种取得成功,尤其是对二倍体、四倍体不同抗逆性的认识。近些年对天然居群遗传渐渗基因的发掘与利用也进一步推动了猕猴桃的育种改良^[24]。

3.2 蓝莓起源与驯化改良

越橘属 (*Vaccinium* L.) 是杜鹃花科 (*Ericaceae*)、越橘亚科 (*Vaccinioideae* Arn.) 植物,广泛分布于北半球热带山区。越橘属植物多样性分布中心位于喜马拉雅、新几内亚和南美地区,全球有约 450 个种并划分为 30 个组^[28]。蓝莓为越橘属、青液果组 (*Cyanococcus*) 植物,是越橘属唯一延伸分布至温带地区的组,该组植物约 14 个种,主要分布于北美东部^[29]。目前商业栽培利用的越橘属主要是青液果组的高丛蓝莓 (*V. corymbosum* L.)、兔眼蓝莓 (*V. ashei* J. M. Reade) 和矮丛蓝莓 (*V. angustifolium* Aiton) 3 个主要物种。

蓝莓是人类 20 世纪野生驯化栽培最具代表性的 4 种果树作物之一,近年产业化栽培面积已超过 10 万 hm^2 ,总产量 80 多万 t。蓝莓植物的驯化改良史至今仅百十年,至少驯化培育了 100 多个栽培品种,其中 20 多个主栽品种适于北美、南美、欧洲、澳洲和亚洲各国的气候环境条件下的果园商业化栽培。虽然,蓝莓的人工栽培尝试早在 19 世纪末就有记载,美国新英格兰地区与佛罗里达州的欧洲移民曾将野生植株进行移植栽培^[30]。但世界蓝莓产业

起点的驯化改良则应追溯到美国植物学家科维尔 (Frederick Vernon Coville, 1888-1937 年) 于 20 世纪初远见卓识的开拓性研究。科维尔在前期对美国东北部和加拿大矮丛蓝莓 (*V. angustifolium* Aiton, *V. myrtilloides* Michx.) 野生选优的基础上,于 1908 年开始对野生蓝莓进行系统的驯化改良。除了最早的几个野生优选品种或株系选自于美国东北部新罕布什尔州 (New Hampshire) 的野生群体,如布鲁克 (Brook) 和拉塞尔 (Russell) 等外^[31],科维尔对蓝莓的驯化改良最重要的贡献在于他致力于蓝莓的种间杂交育种并于 1911 年首次成功实现了矮丛蓝莓 (*V. angustifolium* Aiton ‘Russell’) 与高丛蓝莓 (*V. corymbosum* L. ‘Brook’) 的种间杂交,开启了现代遗传改良意义上的作物驯化。科维尔采用高丛蓝莓与矮丛蓝莓杂交并回交等传统育种途径,于 1920 年培育出了先锋 (Pioneer)、卡伯特 (Cabot) 和凯瑟琳 (Katherine) 3 个种间杂交第 1 代新品种并用于果园栽培,奠定了美国最初的蓝莓产业——新泽西州蓝莓产业。至 1937 年科维尔逝世时,种间杂交第 3 代群体共有 68000 株种间杂交实生植株结实,并选育和推广了 15 个蓝莓杂交新品种^[29]。科维尔对蓝莓植物的驯化改良不仅奠定了世界蓝莓百年驯化的基础,也从野生植物种质资源发掘和利用的方法论上给后人以重要启示。

越橘属青液果组的 14 个种,虽然按栽培品种群分为高丛、南方高丛、半高丛、兔眼和矮丛 5 类生长发育习性和环境适应性不同的品种群。然而,其种间染色体倍性涵盖了二倍体、四倍体和六倍体等多种倍性,如高丛蓝莓 (*V. corymbosum* L.) 有二倍体 ($2n=2x=24$) 和四倍体,而矮丛蓝莓 (*V. angustifolium* Aiton) 多为四倍体,兔眼蓝莓 (*V. ashei* J. M. Reade) 则多为六倍体。青液果组的多倍性被认为是多起源的,但种间自然遗传渐渗广泛存在,如四倍体高丛蓝莓虽大多研究证实为同源四倍体^[32],但已有研究发现常绿越橘 (*V. darrowii* Camp) 与高丛蓝莓的种间杂交形成的四倍体^[33]。而二倍体矮丛蓝莓则是银蓝越橘 (*V. pallidum* Aiton) 与北越橘 (*V. boreale* I. V. Hall & Aalders) 杂交的直接后代^[34]。

青液果组的物种间杂交是高丛蓝莓的驯化和遗传改良的核心。同倍性种间杂交无任何障碍,而不同倍性间种间杂交通常以非减数配子体途径形成^[35],非减数花粉在蓝莓属植物极为常见^[36],人工秋水仙碱处理进行染色体加倍亦成功用于遗传育

种^[37]。也有研究发现 2x 与 4x 杂交产生的 5x 杂种植株间杂交的四倍体^[38]。其中远缘种间杂交典型案例是 US75 品种育成,由二倍体的常绿越橘 (*V. darrowii* Camp) 与四倍体落叶的高丛蓝莓杂交而成。US75 仍为常绿特征并完全可育,并被广泛用作许多南方低需冷量的高丛育种的亲本^[39]。甚至蓝莓属组间杂交已被证明可产生部分可育个体^[30]。

显然,蓝莓的成功驯化并成为全球性栽培果树不是野生选优的结果。虽然早期通过对矮灌丛自然群体中选择优良单株、培育栽培品种,但客观上,蓝莓的驯化应从 20 世纪初科维尔首次成功的矮灌丛与高灌丛的杂交,并于 1920 年育出高灌丛第 1 代新品种先锋 (Pioneer)、卡伯特 (Cabot) 和凯瑟琳 (Katherine) 并用于果园栽培作为起点。即使早期从缅因州、威斯康星州和明尼苏达等美国北部及东北部地区优选实生群体选择了一些品种,但对蓝莓驯化改良的贡献极为有限。

科维尔于 20 世纪初在新泽西州的高丛蓝莓杂交育种并育出了首批杂交品种开创了蓝莓驯化和遗传改良的先河,至今蓝莓栽培面积的 75% 仍在采用他早期选育的品种,如蓝丰 (Bluecrop)、泽西 (Jersey)、克瑞顿 (Croaton)、蓝光 (Blueray) 和伯克利 (Berkeley) 等^[40]。他的继任者达罗 (George Darrow) 和德雷珀 (Arlen Draper) 继承了科维尔种间杂交育种并扩大选育规模^[41-42],尤其是德雷珀后续培育的公爵 (Duke)、埃利奥特 (Elliott)、尼尔森 (Nelson)、莱格西 (Legacy) 等新品种形成了大规模的广泛栽培。

随着蓝莓驯化改良的深入,夏普 (Ralph Sharp) 于 20 世纪 50 年代在美国南方的佛罗里达州开展南方高丛蓝莓品种的育种,其中代表性的品种如夏普蓝 (Sharpblue) 等;而约翰逊 (Stanley Johnson) 则在密歇根州开展了高丛蓝莓与矮丛蓝莓杂交育种,培育半高丛蓝莓如北陆 (Northland) 等新品种。美国南方的兔眼蓝莓驯化改良主要是科维尔的继任者达罗于 1939 年左右在美国南方的佛罗里达、佐治亚和北卡等州推动的,培育了如梯芙蓝 (Tifblue)、灿烂 (Brightwell)、波尼 (Bonita)、粉蓝 (Powderblue) 及杰兔 (Premier) 等品种^[30]。系统的遗传资源发掘及其广泛的种间、种内杂交育种是蓝莓成功驯化与商业化栽培新品种不断更新换代的基础。

4 21 世纪的新型水果发掘与育种

在漫长的人类文明进步史中,人类对野生植物

资源的发掘利用从未间断,从人类祖先采集野果充饥到驯化野生植物为栽培作物,每种作物的成功驯化栽培都给人类文明带来深刻的变革,与其说人类成功驯化了作物,不如说作物成功地改变了人类的生活方式。植物资源是人类赖以生存和发展的根本保障,一个基因可以左右一个国家的经济命脉,一个物种可以影响一个国家的兴衰^[20]。人类对植物资源的认知、发掘与利用仍不过是冰山一角,世界上 90% 的食物源于 20 个物种,世界上 75% 的粮食来自小麦、玉米、水稻等 7 个物种^[43]。我国是世界上植物资源最为丰富的国家之一,仅次于巴西,拥有 3 万余种高等植物^[44]。现已知可食果实植物有几百种,涉及约 58 个科、132 个属,已被人类发掘利用的仅占极少数 (详见 <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210902001>,附表 1)。

21 世纪以来,人类对果树作物的驯化方兴未艾,例如,我国自然分布的三叶木通 (*Akebia trifoliata* subsp. *australis* (Diels) T. Shimizu)、蓝靛果 (*Lonicera caerulea* var. *edulis* Turcz. ex Herder)、覆盆子 (*Rubus idaeus* L.)、沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.)、黑老虎 (*Kadsura coccinea* (Lem.) A. C. Sm.) 等;北美分布的泡泡果 (*Asimina triloba* (L.) Dunal) 等;南美分布的智利果 (*Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz) 等。纵观千百年来人类驯化成功的作物,不论是驯化栽培历史较为久远的如小麦、玉米、水稻、苹果、李、葡萄等,还是驯化栽培历史较近的如猕猴桃、蓝莓、草莓等,明确的驯化改良目标、合理的育种改良方法、新品种不断推陈出新,无疑是这些作物驯化栽培成功,源远流长的关键。同样,对于 21 世纪新型水果的驯化来讲,明确的育种目标、合理的育种方法是其驯化成功,真正走上市场的关键。我们以藤本木通属植物为代表,探讨其驯化与遗传改良,以期 21 世纪新型水果的驯化与育种提供参考思路。

4.1 木通属植物的驯化与遗传改良

木通属 (*Akebia* Decne.) 隶属于木通科 (Lardizabalaceae) 为多年生藤本植物,共有 4 个种和 2 个亚种,即:长序木通 (*A. longeracemosa* Matsum.)、日本木通 (*A. pentaphylla* Makino)、木通 (*A. quinata* (Houtt.) Decne.)、三叶木通 (*A. trifoliata* (Thunb.) Koidz.) 以及 2 个亚种:白木通 (*A. trifoliata* subsp. *australis* (Diels) T. Shimizu) 和长萼三叶木通 (*A. trifoliata* subsp. *longisepala* H. N. Qin)。三叶木通是木通属中在我国分布最广,最具驯化价值的水果,尤其是白木通野生资源极为丰富,北至陕西、山西,南至广东、云南,

特别是长江流域各省,重庆、贵州、湖南、湖北、江西、安徽、浙江、江苏等地野生资源尤为丰富^[45]。

木通果实其口味甘甜爽口、美味多汁、营养丰富,且是传统中药材,作为一种药食两用的新型水果具有巨大潜力^[46]。虽然我国各地村民常有采集野生木通果实或鲜食或干制成中药“预知子”较长的历史,但仅限于野生资源采集利用,未见有人工栽培尝试记载。20 世纪 90 年代以来,我国相关农业大学开展了木通生物学特征的观测研究^[47]和人工栽培条件下的生物学特性研究^[48-49]。进入 21 世纪后,木通属植物作为新型果树的潜力被重新认识,陆续开展了木通资源分布、生物学特性、果实营养成分以及细胞学等方面研究;尤其是 2005 年以来,湖南园艺研究所、中科院武汉植物园等将木通作为新型水果开展了系统的驯化改良,明确了将木通作为 21 世纪新型水果驯化和育种改良的目标^[46]。近年来,不少地区已有木通的零星栽培种植,然而野生移栽或实生苗栽培的现状表明我国木通属植物仍处在驯化改良初期,产量低、果实品质差、商品性能劣等问题普遍存在。野生木通果实重量通常在

100~200 g,但果皮厚且开裂,可食率低,种子数量多,货架期短是木通成为商品化水果的瓶颈障碍。笔者根据多年的木通驯化育种实践,提出木通作为新型水果改良的 6 个育种目标:果皮不开裂、果实大、果皮薄、可食率高、少籽或无籽、货架期长。这 6 个育种目标为今后木通育种改良提供了重要选育参数指标。

正如蓝莓、猕猴桃百年驯化轨迹揭示:野生选优仅是植物驯化的起点,而杂交育种与人为定向选择驱动的遗传改良是野生果树驯化的标志一样,针对木通的 6 个育种目标的种内、种间杂交,大幅度改良目标性状是木通属植物驯化和育种的必由之路。木通属植物种内自然变异丰富,可通过野生群体选优、种内杂交、优株家系选优等方法开展木通的驯化改良。我们前期 15 年对三叶木通的驯化实践证明,三叶木通实生群体经过 4 代的定向选择,果实性状得到了大幅度的改良,其中选育群体平均单果重达到 300 g 以上,果肉可食率达 26% 以上(表 1),其口感品质得到大幅度提升,第 5 代优良实生群体也已经在中科院庐山植物园进行栽培观察。

表 1 三叶木通改良群体果实性状的选择增益

Table 1 The selection gains of fruit traits in advanced population of *A. trifoliata* (Thunb.) Koidz.

果实性状 Fruit trait	野生群体 Wild population					改良群体 Advanced population					增益 (%) Gains
	极小值 Min.	极大值 Max.	均值 Mean	标准差 SD	变异系数 (%) CV	极小值 Min.	极大值 Max.	均值 Mean	标准差 SD	变异系数 (%) CV	
单果重(g) Single fruit weight	116.21	381.30	232.46	61.74	26.56	234.13	556.72	308.01	65.56	21.28	32.50
纵经(mm) Fruit length	95.07	266.88	130.72	20.15	15.41	120.89	198.88	144.66	13.89	9.60	10.66
横径(mm) Fruit width	46.14	78.42	61.10	7.43	12.16	55.47	84.63	67.83	6.57	9.69	11.01
皮厚(mm) Peel thickness	6.22	13.15	8.86	1.58	17.78	7.43	14.26	10.40	1.52	14.57	17.41
皮重(g) Peel weight	70.11	266.05	151.88	47.89	31.53	140.18	398.89	209.91	52.66	25.09	38.20
可溶性固形物含量(%) Soluble solid content	15.61	24.18	19.60	1.88	9.60	15.06	24.23	19.90	2.00	10.05	1.54
种子重(g) Seed weight	6.48	29.44	16.03	4.55	28.37	7.21	31.84	17.49	4.50	25.71	9.14
百粒重(g) Hundred-grain weight	3.91	13.45	8.34	1.64	19.68	6.45	13.73	9.60	1.96	20.39	15.16
种子数 Seed number	121.50	303.86	195.03	47.98	24.60	97.80	248.00	194.56	42.81	22.00	-0.24
可食率(%) Edible ratio	20.41	36.94	28.21	4.05	14.36	16.98	34.29	26.51	3.62	13.65	-6.04

同时,我们对三叶木通无性系进行的性状评价及重复力测定表明:果实性状的重复力较高,多为 0.90 以上,其中单果重连续 2 年的(2017-2019 年)重复力在 0.94 至 0.96 之间(表 2),即单果重定向选

择有显著的遗传增益。虽然果实性状重复力本身会受到基因型、栽培环境等因素影响,但果实性状具有较高的重复力,因此通过 2 年的遗传参数测定即可获得较为准确的增益百分比^[50]。

表 2 三叶木通无性系果实性状重复力

Table 2 The repeatability of fruit traits of *A. trifoliata* (Thunb.) Koidz. clonal lines

果实性状 Fruit trait	2017 年 In 2017	2018 年 In 2018	2019 年 In 2019	平均重复力 Mean repeatability
单果重 Single fruit weight	0.94	0.96	0.94	0.95
果实纵经 Fruit length	0.89	0.93	0.92	0.91
果实横径 Fruit width	0.89	0.94	0.91	0.91
果皮厚 Peel thickness	0.91	0.95	0.97	0.94
果皮重 Peel weight	0.95	0.97	0.95	0.96
可固含量 Soluble solids content	0.94	0.92	0.90	0.92
种子重 Seed weight	0.94	0.94	0.89	0.92
果肉重 Pulp weight	0.90	0.89	0.91	0.90
可食率 Edible ratio	0.91	0.93	0.95	0.93
百粒重 Hundred-grain weight	0.95	0.96	0.92	0.94
种子数 Seed number	0.87	0.92	0.74	0.84

我们根据实生群体驯化育种实践及无性系栽培性状表现,提出了木通属植物驯化与育种改良的“1+3+2”模式,即“1”个核心种质资源,按 6 个育种目标构建若干优异野生个体的基础群体;“3”指基础群体经过 3 代左右的轮回选择,形成改良群体;“2”分别指在改良群体中选择若干优株进行 2 年的性状评价,选择出综合性状优良的单株。优良单株形成的无性系经过 3~5 年的多点区试即可获得一批优良木通品系。该木通育种改良模式包括了野生群体选优、种内种间杂交、优株家系选优及无性系选择等传统育种途径,同时在选育过程中可应用分子标记辅助选择等方法加快育种进程、提高育种效率。

总体来看,木通驯化改良仍处于初级阶段,实现商业化果园栽培任重道远,当前和今后一段时间的首要任务有以下几方面。

(1) 木通属植物资源收集。木通种质资源收集与保存是木通育种改良的基础。应当加强木通资源普查,着重收集不同地区的优良种质资源,发掘果实不开裂、果大、皮薄、可食率高、抗病性强等优良种质资源,建立专属的核心种质资源圃。

(2) 种质创新与品种选育。目前国内多地开展了木通的人工种植,建立了木通特色水果采摘园。但因缺乏优质、高产的木通栽培品种,现阶段果园栽培多处于良莠不齐、果品质量劣、货架期短、商品性能差等无序发展阶段。因此,木通的遗传改良应当遵循其 6 个育种目标,坚持以常规育种为主、现代分子育种相结合,基础研究与应用开发研究并重来加快木通的育种改良。

(3) 丰产栽培管理技术。木通属植物为多年生藤本植物,攀援能力强,生长速度快,研发适宜木通果园栽培的架势、整形修剪技术、土壤管理与培肥技术等是商业化果园的前提。同时,木通属植物为雌雄同株且自交不亲和,合理配置品种、提高授粉坐果率是优质丰产的关键。

(4) 成熟生理与采收指标研究。任何果树商品生产均有其最佳采收指标。根据我们前期研究,木通果实成熟时会出现一条白色腹缝线,腹缝线的色泽和形态变化可作为木通果实采收的形态指标。目前仍缺乏对木通果实的成熟生理与腹缝线关系的研究,加强木通果实成熟生理及形态变化的研究,确定木通果实的最佳采收期,是提高木通果实的商品性的关键技术之一。

(5) 果实采后生理及贮藏技术研究。木通果实成熟采摘后,在常温下通常保存 1 周左右,货架期较短。因此,需要对其采后生理及贮藏保鲜技术进行研究,延长木通果实的食用期和货架期。

5 本世纪新型果树植物引种驯化展望

纵观人类千百年来文明发展史,植物的引种驯化在人类文明进程中发挥着举足轻重的作用,人类从自然界中发掘有利用价值的植物资源的活动从未停止。特别在经济社会高度发展的今天,随着人们生活水平及健康意识的提高,人们对于营养保健型果品的需求日益凸显,亟需从野生果树资源中驯化培育面向 21 世纪的新型水果。而我国又是世界上植物资源最为丰富的国家之一,拥有数量庞大的

野生果树资源,从中驯化培育新型水果具有重要的科学价值和现实意义。本文在附表 1 中列举了数百种具有开发潜力的果树资源,其中仅极少数形成了规模化开发利用局面,显现了较大的经济和生态效益。从驯化栽培史较远的如苹果、桃、李、杏、梨等,到驯化栽培史较近的猕猴桃、蓝莓等,无不反映着人类对于新口味水果的追求。当然,如今人们更多追求的是口感、营养与保健皆佳的水果,新型水果的引种驯化更倾向于营养与食疗价值均较高的野生果树资源的发掘和利用。新型野生水果在口感、营养以及食疗价值上具有明显的优势,但相对于商品化水果来说,存在适口性差、果实小、产量低等问题。因此,在野生果树发掘利用中,首先应当针对野生果树缺陷提出驯化改良目标,正确育种选择目标对野生果树的驯化至关重要;其次,对野生优异种质资源进行系统的调查、收集、评价,为其持续的品种改良奠定坚实基础;其三,市场反馈是果树育种家必修课之一,及时了解品种的市场认可度可避免育种家在育种园中“自娱自乐”惯性。从野生果树资源驯化改良方式来看,常规育种方式仍然是新型水果初期驯化阶段的主要途径,特别是自然变异选优、杂交育种、系统育种等方式,而随着驯化阶段的深入,现代生物技术辅助育种可以加快其驯化改良进程。总的来说,在野生果树资源驯化改良过程中应遵循以常规育种为主、现代生物技术育种相结合,基础研究与应用开发研究并重的总体思路来加快野生果树的驯化育种工作。

参考文献

- [1] Kislev M E, Nadel D, Carmi I. Epipalaeolithic (19, 000 bp) cereal and fruit diet at Ohalo II, Sea of Galilee, Israel. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1992, 73: 161-166
- [2] Weiss E, Wetterstrom W, Nadel D, Bar-Yosef O. The broad spectrum revisited: evidence from plant remains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2004, 101: 9551-9555
- [3] Fuller D Q. Agricultural origins and frontiers in South Asia: a working synthesis. *Journal of World Prehistory*, 2006, 20: 1-86
- [4] Hillman G, Hedges R, Moore A, Colledge S, Pettitt P. New evidence of Late Glacial cereal cultivation at Abu Hureyra on the Euphrates. *The Holocene*, 2001, 11: 383-393
- [5] Kreuz A, Boenke N. The presence of two-grained einkorn at the time of the Bandkeramik culture. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2002, 11: 233-240
- [6] Willcox G. The distribution, natural habitats and availability of wild cereals in relation to their domestication in the Near East: multiple events, multiple centres. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2005, 14: 534-541
- [7] Lu T L D. The transition from foraging to farming and the origin of agriculture in China. Oxford: BAR, 1999
- [8] Crawford G, Underhill A, Zhao Z, Lee G A, Feinman G, Nicholas L, Luan F S, Yu H G, Fang H, Cai F S. Late Neolithic plant remains from northern China: preliminary results from Liangchengzhen, Shandong. *Current Anthropology*, 2005, 46: 309-317
- [9] Fuller D Q. Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: Recent archaeobotanical insights from the old world. *Annals of Botany*, 2007, 100 (5): 903-924
- [10] Smith B D. Eastern North America as an independent center of plant domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2006, 103 (33): 12223-12228
- [11] Pickersgill B. Domestication of plants in the americas: Insights from mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany*, 2007, 100 (5): 925-940
- [12] Matsuoka Y, Vigouroux Y, Goodman M M, Sanchez G J, Buckler E, Doebley J. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2002, 99: 6080-6084
- [13] Debouck D G, Smartt J. Beans *Phaseolus* spp. (Leguminosae Papilionatae) // Simmonds N W. *Evolution of crop plants: Second Edition*. Longman, London, United Kingdom, 1995: 287-294
- [14] Vavilov N I. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants (Translated by S. K. Chestitee). *Chronica Botanica*, 1951, 13: 1-366
- [15] Kochert G, Stalker H T, Gimenes M, Galgaro L, Romero Lopes C, Moore K. RFLP and cytogenetic evidence on the origin and evolution of allotetraploid domesticated peanut, *Arachis hypogaea* (Leguminosae). *American Journal of Botany*, 1996, 83: 1282-1291
- [16] Perry L, Dickau R, Zarrillo S, Holst I, Pearsall D M, Piperno D R, Berman M J, Cooke R G, Rademaker K, Ranere A J, Raymond J S, Sandweiss D H, Scaramelli F, Tarble K, Zeidler J A. Starch fossils and the domestication and dispersal of chilli peppers (*Capsicum* spp. L.) in the Americas. *Science*, 2007, 315 (5814): 986-988
- [17] Hauptli H, Jain S K. Allozyme variation and evolutionary relationships of grain amaranths (*Amaranthus* spp.). *Theoretical and Applied Genetics*, 1984, 69 (2): 153-165
- [18] Wilson H D. *Quinoa* and relatives (*Chenopodium* sect. *Chenopodium* subsect. *Cellulata*). *Economic Botany*, 1990, 44 (3): 92-110
- [19] Heiser C B, Anderson G. "New" Solanums // Janick J. *Perspectives on new crops and new uses*. Alexandria: ASHS Press, 1999: 379-384
- [20] 黄宏文, 段子渊, 廖景平, 张征. 植物引种驯化对近 500 年人类文明史的影响及其科学意义. *植物学报*, 2015, 50 (3): 280-294
- [21] 黄宏文. "艺术的外貌, 科学的内涵、使命的担当" ——植物园 500 年来的科研与社会功能变迁 (二): 科学的内涵. *生物多样性*, 2018, 26 (3): 304-314
- Huang H W. "Science, art and responsibility": The scientific

- and social function changes of a 500-year history of botanical gardens. II. Intension of sciences. Biodiversity Science, 2018, 26(3): 304-314
- [22] Bai Y L, Lindhout P. Domestication and breeding of tomatoes: What have we gained and what can we gain in the future? *Annals of Botany*, 2007, 100(5): 1085-1094
- [23] 吴宾, 党晓虹. 论中国古代粮食安全问题及其影响因素. *中国农史*, 2008(1): 24-31
Wu B, Dang X H. Study on the issues of food security and its impacts in ancient China. *Agricultural History of China*, 2008(1): 24-31
- [24] 黄宏文. 猕猴桃属: 分类、资源、驯化、栽培. 北京: 科学出版社, 2013: 2-3
Huang H W. *Actinidia*: classification, resources, domestication, cultivation. Beijing: Science Press, 2013: 2-3
- [25] 辛树帜. 我国果树历史的研究. 北京: 农业出版社, 1962: 10-28
Xin S Z. Studies on the history of fruit trees in China. Beijing: Agriculture Press, 1962: 10-28
- [26] 黄宏文. 中国猕猴桃种质资源. 北京: 中国林业出版社, 2013: 77-82
Huang H W. Germplasm resources of kiwifruit in China. Beijing: China Forestry Publishing House, 2013: 77-82
- [27] 张力田, 黄宏文, 张忠慧. 猕猴桃新品种‘金魁’选育成功. *中国农业科学*, 1995, 28(1): 88-89
Zhang L T, Huang H W, Zhang Z H. A new kiwifruit cultivar ‘jinkui’ has been successfully bred. *Chinese Agricultural Sciences*, 1995, 28(1): 88-89
- [28] Luby J J, Ballington J R, Draper A D, Pliszka K, Austin M E. Blueberries and cranberries (*Vaccinium*) // Moore J N. Genetic resources of temperate fruit and nut crops. Netherlands: International Society for Horticultural Science, Wageningen, 1991: 391-456
- [29] Galletta G J, Ballington J R. Blueberries, cranberries, and lingonberries // Janick J. Fruit breeding. New York: John Wiley & Sons, Inc, 1996: 1-15
- [30] Hancock J F, Lyrene P, Finn C E, Vorsa N, Lobos G A. Blueberry and cranberry // Hancock J F. Temperate fruit crop breeding. Netherland: Springer, 2008: 115-150
- [31] Coville F V. Experiments in blueberry culture. USDA Bureau of Plant Industry of Bull, 1910: 193
- [32] Krebs S L, Hancock J F. Tetrasomic inheritance of isoenzyme markers in the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* L. *Heredity*, 1989, 63: 11-18
- [33] Qu L, Hancock J F, Whallon J H. Evolution in an autopolyploid group displaying predominantly bivalent pairing at meiosis: genomic similarity of diploid *Vaccinium darrowii* and autotetraploid *V. corymbosum* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, 1998, 85(5): 698-703
- [34] Vander Kloet S P. The taxonomic status of *Vaccinium boreale*. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 1977, 55(3): 281-288
- [35] Lyrene P M, Vorsa N, Ballington J R. Polyploidy and sexual polyploidization in the genus *Vaccinium*. *Euphytica*, 2003, 133: 27-36
- [36] Ortiz R, Vorsa N, Bruederle L P, Laverty T. Occurrence of unreduced pollen in diploid blueberry species, *Vaccinium* sect. *Cyanococcus*. *Theoretical and Applied Genetics*, 1992, 85: 55-60
- [37] Perry J L, Lyrene P M. In vitro induction of tetraploidy in *Vaccinium darrowii*, *V. elliotii*, and *V. darrowii* × *V. elliotii* with colchicine treatment. *Journal of the American Society Horticultural Science*, 1984, 109: 4-6
- [38] Vorsa N, Jelenkovic G, Draper A D, Welker W V. Fertility of 4x × 5x and 5x × 4x progenies derived from *Vaccinium ashei*/*corymbosum* pentaploid hybrids. *Journal of the American Society Horticultural Science*, 1987, 112(6): 993-997
- [39] Draper A D, Hancock J F. Florida 4B: Native blueberry with exceptional breeding value. *Journal American Pomological Society*, 2003, 57(4): 138-141
- [40] Mainland C M. Frederick Coville's pioneering contributions to blueberry culture and breeding // Proceedings of North American blueberry workers conference. Wilmington DC, USA, 1998: 1-20
- [41] Hancock J F. Northern highbush blueberry breeding. *Acta Horticulturae*, 2006a, 715: 37-40
- [42] Hancock J F. Highbush blueberry breeders. *HortScience*, 2006b, 41: 20-21
- [43] 吴征镒, 彭华. 生物资源的合理开发利用和生物多样性的有效保护——兼论云南生物资源的综合开发与利用. *世界科技研究与发展*, 1996(1): 24-30
Wu Z Y, Peng H. Rational exploitation and utilization of biological resources and effective protection of biological diversity—comprehensive exploitation and utilization of biological resources in Yunnan province. *World Science and Technology Research and Development*, 1996(1): 24-30
- [44] Huang H W, Oldfield S, Qian H. Global significance of plant diversity in China // Hong D Y. Plants of China. Beijing: Science Press, 2013: 7-34
- [45] Qin H N. A taxonomic revision of the lardizabalaceae. *Cathaya*, 1997: 1-214
- [46] Li L, Yao X H, Zhong C H, Chen X Z, Huang H W. *Akebia*: a potential new fruit crop in China. *Hortscience*, 2010, 45(1): 4-10
- [47] 李嘉瑞, 李金光, 税守岐. 三叶木通 (*Akebia trifoliata* Koidz) 的开花生物学研究. *西北农业大学学报*, 1991, 19(4): 33-37
Li J R, Li J G, Shui S Q. A biological study of flowers in three-leaf *Akebia* (*Akebia trifoliata* Koidz). *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 1991, 19(4): 33-37
- [48] 熊大胜, 曹庸, 牟子平, 朱金桃. 三叶木通生物学特性研究. *西南农业大学学报*, 1996a, 18(1): 85-90
Xiong D S, Cao Y, Mou Z P, Zhu J T. Study on biological characteristics of *Akebia trifoliata*. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 1996a, 18(1): 85-90
- [49] 熊大胜, 曹庸, 朱金桃. 人工栽培条件下三叶木通座果及果实生长特性研究. *武汉植物学研究*, 1996b, 14(1): 89-93
Xiong D S, Cao Y, Zhu J T. Studies on fruit setting and fruit growth habit of *Akebia trifoliata* under artificial cultivation. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1996b, 14(1): 89-93
- [50] Zou S Y, Yao X H, Zhong C H, Zhao T T, Huang H W. Genetic analysis of fruit traits and selection of superior clonal lines in *Akebia trifoliata* (Lardizabalaceae). *Euphytica*, 2018, 214(7): 111

附表 1 可食果实植物种类概览（约 58 科、132 属、441 种）

Table 1 An overview of edible fruit plant species (about 58 families, 132 genera, 441 species)

科	属	种
Family	Genus	Species
忍冬科 Caprifoliaceae	忍冬属 <i>Lonicera</i>	忍冬 <i>L. japonica</i> Thunb.
		蓝锭果 <i>L. caerulea</i> L.var. <i>edulis</i> Regel.
		菰腺忍冬 <i>L. hypoglaucia</i> Miq.
		灰毡毛忍冬 <i>L.macranthoides</i> Hand.-Mazz.
五福花科 Adoxaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	荚蒾 <i>V. dilatatum</i> Thunb.
	接骨木属 <i>Sambucus</i>	接骨木 <i>S. williamsii</i> Hance
唇形科 Labiatae	风轮菜属 <i>Clinopodium</i>	灯笼草 <i>C. polycephalum</i> (Vant.) C. Y. Wu & Hsuan
爵床科 Acanthaceae	海榄雌属 <i>Avicennia</i> Linn.	海榄雌 <i>A. marina</i> (Forsk.) Vierh.
木樨科 Oleaceae	女贞属 <i>Ligustrum</i> L.	小蜡 <i>L. sinense</i> Lour.
豆科 Leguminosae	落花生属 <i>Arachis</i>	落花生 <i>A. hypogaea</i> Linn.
杜鹃花科 Ericaceae Juss	越橘属 <i>Vaccinium</i>	越橘 <i>V. vitis-idaea</i> Linn.
		云南越桔 <i>V. duclouxii</i> (Levl.) Hand. -Mazz.
		红果越桔 <i>V. koreanum</i> Nakai
		红莓苔子 <i>V. oxycoccos</i> Linn.
		笃斯越桔 <i>V. uliginosum</i> Linn.
猕猴桃科 Actinidiaceae	猕猴桃属 <i>Actinidia</i>	小轮叶越桔 <i>V. vacciniaceum</i> (Roxb.) Sleume
		猕猴桃 <i>A. chinensis</i> Planch
		软枣猕猴桃 <i>A. arguta</i>
		狗枣猕猴桃 <i>A. kolomikta</i>
		毛花猕猴桃 <i>A. eriantha</i> Benth.
		四萼猕猴桃 <i>A. tetramera</i> Maxim.
		黑蕊猕猴桃 <i>A. melanandra</i> Franch.
		大花猕猴桃 <i>A. grandiflora</i>
		蛋黄果属 <i>Lucuma</i> Molina
		蛋黄果 <i>L. nervosa</i> A.DC
山榄科 Sapotaceae	金叶树属 <i>Chrysophyllum</i>	金叶树 <i>C. roxburghii</i> G.Don
		星苹果 <i>C. cainito</i> L.
		多花金叶树 <i>C. lanceotatum</i> (Bl.) A. DC.
	神秘果属 <i>Synsepalum</i>	神秘果 <i>S. dulcificum</i> (Schumach. & Thonn.) Daniell
	牛油果属 <i>Butyrospermum</i>	鳄梨 <i>B. americana</i> Mill.
	桃榄属 <i>Pouteria</i> Aublet	桃榄 <i>P. annamensis</i> (Pierre ex Dub.) Baehni
		龙果 <i>P. grandifolia</i> (Wall.) Baehni
		黄晶果 <i>P. caimito</i>
		马米果 <i>P. sapota</i> (Jacq.) H. E. Moore et Stearn
	铁线子属 <i>Manilkara</i> Adans.	人心果 <i>M. zapota</i> (Linn.) van Royen
柿科 Ebenaceae	柿属 <i>Diospyros</i>	柿 <i>D. kaki</i> Thunb.
		瓶兰花 <i>D. armata</i> Hemsl.
		美脉柿 <i>D. caloneura</i> C. Y. Wu
		乌柿 <i>D. cathayensis</i> Steward.
		粉叶柿 <i>D. glaucifolia</i> Metc.

		君迁子 <i>D. lotus</i> L.
		罗浮柿 (<i>D. morrisiana</i> Hance
		黑柿 <i>D. nitida</i> Merr
		油柿 <i>D. oleifera</i> Cheng
		异色柿 <i>D. philippensis</i> Guerke
		老鸦柿 <i>D. rhombifolia</i> Hemsl.
		毛柿 <i>D. strigosa</i> Hemsl.
玉蕊科 <i>Lecythidaceae</i>	巴西栗属 <i>Bertholletia</i>	巴西栗 <i>B. excelsa</i> H.B.K.
凤梨科 <i>Bromeliaceae</i>	凤梨属 <i>Ananas</i>	凤梨 <i>A. comosus</i> (Linn.) Merr.
葫芦科 <i>Cucurbitaceae</i>	马爬属 <i>Melothria</i>	糙毛马交儿 <i>M. scabra</i> Naudi
	黄瓜属 <i>Cucumis</i>	甜瓜 <i>C. melo</i> L.
		黄瓜 <i>C. sativus</i> L.
		野黄瓜 <i>C. hystrix</i> Chakr.
		小马泡 <i>C. bisexualis</i>
	西瓜属 <i>Citrullus</i>	西瓜 <i>C. lanatus</i> (Thunb.) Matsum. et Nakai
芭蕉科 <i>Musaceae</i>	芭蕉属 <i>Musa</i>	芭蕉 <i>M. basjoo</i> Siebold
		香蕉 <i>M. nana</i> Lour.
		台湾芭蕉 <i>M. formosana</i> (Wall.) Hayata
金虎尾科 <i>Malpighiaceae</i>	金虎尾属 <i>Malpighia</i>	针叶樱桃 (凹缘金虎尾) <i>M. emarginata</i>
	金匙木属 <i>Byrsonima</i>	南茜果 <i>B. crassifolia</i>
可可李科 <i>Chrysobalanaceae</i>	可可李属 <i>Chrysobalanus</i>	可可李 <i>C. icaco</i>
山竹科 <i>Guttiferae</i>	藤黄属 <i>Garcinia</i>	山竺 <i>G. mangostana</i> L.
		山木瓜 <i>G. esculenta</i> Y. H. Li
		大果藤黄 <i>G. pedunculata</i> Roxb.
		尖叶藤黄 <i>G. subfalcata</i>
		大叶藤黄 <i>G. xanthochymus</i>
		云南藤黄 <i>G. yunnanensis</i> Hu
西番莲科 <i>Passifloraceae</i>	西番莲属 <i>Passiflora</i>	西番莲 <i>P. caerulea</i> L.
		广东西番莲 <i>P. kwangtungensis</i> Merr
		大果西番莲 <i>P. quadrangularis</i> L.
		蓝翅西番莲 <i>P. alato-caerulea</i> Lindl
		鸡蛋果 <i>P. edulia</i> Sims
杨柳科 <i>Salicaceae</i> Mirb.	刺篱木属 <i>Flacourtia</i>	罗比梅 <i>F. inermis</i> Roxb
	锡兰莓属 <i>Dovyalis</i>	锡兰莓 <i>D. hebecarpa</i> (Gardn.) Warb
叶下珠(萝藦)科 <i>Phyllanthaceae</i>	木奶果属 <i>Baccaurea</i>	木奶果 <i>B. ramiflora</i> Lour.
锦葵科 <i>Malvaceae</i> Juss.	猴面包树 <i>Adansonia</i>	猴面包树 <i>A. digitata</i> L
	榴莲属 <i>Durio</i>	榴莲 <i>D. zibethinus</i> Murr
	苹婆属 <i>Sterculia</i>	苹婆 <i>S. nobilis</i> Smith
		台湾苹婆 <i>S. ceramica</i>
		小花苹婆 <i>S. micrantha</i> Chun et Hsue
		信宜苹婆 <i>S. subracemosa</i> Chun et Hsue
胡桃科 <i>Juglandaceae</i>	胡桃属 <i>Juglans</i> L.	核桃(胡桃) <i>J. regia</i> L.
		核桃楸 <i>J. mandshurica</i>
		野核桃 <i>J. cathayensis</i> Dode

		华东野核桃 <i>J. cathayensis</i> Dode var. <i>formosana</i> (Hayata)
		麻核桃 <i>J. hopeiensis</i> Hu
		泡核桃 <i>J. sigillata</i> Dode
	山核桃属 <i>Carya</i> Nutt.	山核桃 <i>C. cathayensis</i> Sarg.
		美国山核桃 <i>C. illinoensis</i>
		湖南山核桃 <i>C. hunanensis</i>
		贵州山核桃 <i>C. kweichowensis</i>
		越南山核桃 <i>C. tonkinensis</i> Lecte.
桦木科 Betulaceae	榛属 <i>Corylus</i>	榛子 <i>C. heterophylla</i> Fisch.
		华榛 <i>C. chinensis</i> Franch.
		披针叶榛 <i>C. fargesii</i>
		刺榛 <i>C. ferox</i>
		台湾榛 <i>C. formosana</i> Hayata
		毛榛 <i>C. mandshurica</i> Maxim
		维西榛 <i>C. wangii</i>
		滇榛 <i>C. yunnanensis</i>
壳斗科 Fagaceae	板栗属 <i>Castanea</i>	板栗 <i>C. mollissima</i> BL.
		茅栗 <i>C. seguinii</i> Dode
		锥栗 <i>C. henryi</i> (Skam) Rehd. et Wils.
		日本栗 <i>C. crenata</i>
		美洲栗 <i>C. dentata</i>
		美洲榛果栗 <i>C. pumila</i> Mill
		欧洲栗 <i>C. sativa</i> Mill.
杨梅科 Myricaceae	杨梅属 <i>Myrica</i>	杨梅 <i>M. rubra</i> (Lour.) S. et Zucc
		青杨梅 <i>M. adenophora</i> Hance
		毛杨梅 <i>M. esculenta</i> Buch.-Ham.
		云南杨梅 <i>M. nana</i> A. Chev
夹竹桃科 Apocynaceae	假虎刺属 <i>Carissa</i> Linn.	刺黄果 <i>Carissa carandas</i> Linn. Mant. Pl
露兜树科 Pandanaceae	露兜属 <i>Pandanus</i>	露兜草 <i>P. austrosinensis</i> T. L. Wu
		小露兜 <i>P. gressittii</i> B. C. Stone
		露兜树 <i>P. tectorius</i> Sol.
		扇叶露兜树 <i>P. utilis</i> Borg.
木通科 Lardizabalaceae	木通属 <i>Akebia</i> Decne.	木通 <i>A. quinata</i> (Houtt.) Decne.
		三叶木通 <i>A. trifoliata</i> (Thunb.) Koidz.
		长序木通 <i>A. longeracemosa</i> Matsumura
	猫儿屎属 <i>Decaisnea</i> Hook. f. et Thoms	猫儿屎 <i>D. insignis</i>
	八月瓜属 <i>Holboellia</i>	八月瓜 <i>H. latifolia</i> Wall.
		鹰爪枫 <i>H. coriacea</i> Diels
		五月瓜藤 <i>H. angustifolia</i> Wall.
		牛姆瓜 <i>H. grandiflora</i> Reaub.
	野木瓜属 <i>Stauntonia</i> DC	野木瓜 <i>S. chinensis</i> DC
		斑叶野木瓜 <i>S. maculata</i> Merr.
		黄蜡果 <i>S. brachyanthera</i> Hand.-Mazz.
		钝药野木瓜 <i>S. leucantha</i> Y.C. Wu
	串果藤属 <i>Sinofranchetia</i>	串果藤 <i>S. chinensis</i> Hemsl.

番荔枝科 Annonaceae	番荔枝属 <i>Annona</i> Linn.	番荔枝 <i>A. squamosa</i> Linn.
		毛叶番荔枝 <i>A. cherimolia</i> Mill.
		圆滑番荔枝 <i>A. glabra</i> Linn.
		山刺番荔枝 <i>A. montana</i> Macfad
		刺果番荔枝 <i>A. muricata</i> Linn.
		牛心番荔枝 <i>A. reticulata</i> Linn
		泡泡果 <i>A. triloba</i> (L.) Dunal
		狭叶泡泡树 <i>A. angustifolia</i> Raf
		木泡泡树 <i>A. incana</i> (W.Bartram) Exel
		大花泡泡树 <i>A. obovata</i> (Willd.) Nash
葡萄科 Vitaceae Juss.	葡萄属 <i>Vitis</i>	小花泡泡树 <i>A. parviflora</i>
		小泡泡树 <i>A. pygmea</i> (W. Bartram) Dunal
		网泡泡树 <i>A. reticulata</i>
		四瓣泡泡树 <i>A. tetramera</i> Smal
		葡萄 <i>Vitis vinifera</i> L.
		山葡萄 <i>V. amurensis</i> Rupr
		夔莫 <i>V. bryoniifolia</i> Bunge
		葛藟葡萄 <i>V. flexuosa</i> Thunb
		毛葡萄 <i>V. heyneana</i> Roem. et Schult
		庐山葡萄 <i>V. hui</i>
胡颓子科 Elaeagnaceae Juss.	胡颓子属 <i>Elaeagnus</i>	变叶葡萄 <i>V. piasezkii</i> Maxim
		华东葡萄 <i>V. pseudoreticulata</i>
		秋葡萄 <i>V. romanetii</i>
		乳源葡萄 <i>V. ruyuanensis</i> C. L. Li
		胡颓子 <i>E. pungens</i> Thunb
		沙枣 <i>E. angustifolia</i> Linn.
		长叶胡颓子 <i>E. bockii</i> Diels
		密花胡颓子 <i>E. conferta</i> Roxb.
		藤胡颓子 <i>E. glabra</i> Thunb
		角花胡颓子 <i>E. gonyanthes</i> Benth.
蔷薇科 Rosaceae	沙棘属 <i>Hippophae</i>	宜昌胡颓子 <i>E. henryi</i> Warb. apud Diels.
		木半夏 <i>E. multiflora</i> Thunb.
		尖果沙枣 <i>E. oxycarpa</i> Schlechtend.
		牛奶子 <i>E. umbellate</i> Thunb
		巫山牛奶子 <i>E. wushanensis</i> C. Y. Chang.
		沙棘 <i>H. rhamnoides</i> Linn.
		西藏沙棘 <i>H. thibetana</i> Schlechtend.
		草莓 <i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i> Duch.
		野草莓 <i>F. vesca</i>
		东方草莓 <i>F. orientalis</i> Losinsk
蔷薇科 Rosaceae	草莓属 <i>Fragaria</i> L.	黄毛草莓 <i>F. nilgerrensis</i> Schlecht
		五叶草莓 <i>F. pentaphylla</i> Lozinsk
		西藏草莓 <i>F. mubicola</i>
		裂萼草莓 <i>F. daltoniana</i> J. Gay
		野刺 <i>R. roxburghii</i> Tratt.,Ros.Monogr.
		树莓 <i>R. corchorifolius</i> L. f.
		蔷薇属 <i>Rosa</i>
		悬钩子属 <i>Rubus</i>

	覆盆子 <i>R. idaeus</i> L.
	黑树莓(喜阴悬钩子) <i>R. mesogaeus</i>
	黄泡 <i>R. pectinellus</i> Maxim.
	大红泡 <i>R. eustephanus</i> Focke ex Diels
	红刺悬钩子 <i>R. rubrisetulosus</i> Card.
	三色莓 <i>R. tricolor</i> Focke
	掌叶覆盆子 <i>R. chingii</i> Hu
	牛迭肚 <i>R. crataegifolius</i> Bunge
	盾叶莓 <i>R. peltatus</i> Maxim.
	插田泡 <i>R. coreanus</i> Miq.
	蓬蘽 <i>R. hirsutus</i> Thunb.
	牯岭悬钩子 <i>R. kulinganus</i> Bailey
	茅莓 <i>R. parvifolius</i> L.
	白叶莓 <i>R. innominatus</i> S. Moore
	高粱泡 <i>R. lambertianus</i> Ser.
	大乌泡 <i>R. tsangorum</i> Hand.-Mazz.
	(需加入种名)
栒子属 <i>Cotoneaster</i>	多依果 <i>D. delavayi</i> (Franch.)
多依属 <i>Docynia</i>	火棘 <i>P. fortuneana</i> (Maxim.) Li
火棘属 <i>Pyracantha</i>	窄叶火棘 <i>P. angustifolia</i>
	山楂 <i>C. pinnatifida</i> Bunge
山楂属 <i>Crataegus</i> L.	云南山楂 <i>C. scabrifolia</i>
	湖北山楂 <i>C. hupehensis</i> Sarg
	野山楂 <i>C. cuneata</i> Sieb. et Zucc.
	华中山楂 <i>C. wilsonii</i> Sarg.
	毛山楂 <i>C. maximowiczii</i> C. K. Schneid.
	甘肃山楂 <i>C. kansuensis</i> E.H.Wilson
枇杷属 <i>Eriobotrya</i> Lindl.	枇杷 <i>E. japonica</i> (Thunb.) Lindl.
	大花枇杷 <i>E. cavaleriei</i> (Levl.) Rehd.
	台湾枇杷 <i>E. deflexa</i> (Hemsl.) Nakai
	窄叶枇杷 <i>E. henryi</i> Nakai
	栎叶枇杷 <i>E. prinoides</i> Rehd. et Wils.
榲桲属 <i>Cydonia</i>	榲桲 <i>Cydonia oblonga</i> Mill.
木瓜属 <i>Chaenomeles</i>	皱皮木瓜 <i>C. speciosa</i> (Sweet) Nakai
	毛叶木瓜 <i>C. cathayensis</i>
	日本木瓜 <i>C. japonica</i> (Thunb.) Lindl
	西藏木瓜 <i>C. thibetica</i> Yü
梨属 <i>Pyrus</i> L.	沙梨 <i>P. pyrifolia</i> (Burm. f.) Nakai
	白梨 <i>P. bretschneideri</i> Rehd
	西洋梨 <i>P. communis</i>
	河北梨 <i>P. hopeiensis</i> Yu
	杜梨 <i>P. betulifolia</i> Bunge
	豆梨 <i>P. calleryana</i> Decne.
	川梨 <i>P. pashia</i> Buch.-Ham. ex D.Don
	褐梨 <i>P. phaeocarpa</i> Rehd.
	杏叶梨 <i>P. armeniacaefolia</i> Yü
	麻梨 <i>P. serrulata</i> Rehd.

	新疆梨 <i>P. sinkiangensis</i> T. T. Yu
	秋子梨 <i>P. ussuriensis</i> Maxim
	滇梨 <i>P. pseudopashia</i> Yü
	木梨 <i>P. xerophila</i> T.T.Yu
	岭南梨 <i>P. lindleyi</i> Rehd
	苹果 <i>M. domestica</i>
	新疆野苹果 <i>M. sieversii</i>
	花红 <i>M. asiatica</i> Nakai
	楸子 <i>M. prunifolia</i> (Willd.) Borkh.
	山荆子 <i>M. baccata</i> (L.) Borkh.
苹果 <i>Malus</i>	丽江山荆子 <i>M. rockii</i> Rehd.
	湖北海棠 <i>M. hupehensis</i> (Pamp.) Rehder
	垂丝海棠 <i>M. halliana</i> Koehne
	海棠花 <i>M. spectabilis</i> (Ait.) Borkh
	西府海棠 <i>M. micromalus</i>
	三叶海棠 <i>M. sieboldii</i> (Regal) Rehd.
	陇东海棠 <i>M. kansuensis</i>
	山楂海棠 <i>M. komarovii</i>
	花叶海棠 <i>M. transitoria</i>
	西蜀海棠 <i>M. prattii</i>
	沧江海棠 <i>M. ombrophila</i> Hand.-Mazz.
	河南海棠 <i>M. honanensis</i> Rehder
	台湾林檎 <i>M. doumeri</i>
	尖嘴林檎 <i>M. melliana</i>
	唐棣属 <i>Amelanchier</i>
	唐棣 <i>A. sinica</i> (Schneid.) Chun
	东亚唐棣 <i>A. asiatica</i>
	扁核木 <i>Prinsepia</i>
	扁核木 <i>P. utilis</i> Royle
	东北扁核木 <i>P. sinensis</i>
	蕤核 <i>P. uniflora</i> Batal.
	台湾扁核木 <i>P. scanden</i>
	桃属 <i>Amygdalus</i> L.
	桃 <i>A. persica</i> L.
	扁桃 <i>A. communis</i> L.
	光核桃 <i>A. mira</i> (Koehne) Yu et Lu
	甘肃桃 <i>A. kansuensis</i> (Rehd.) Skeels
	新疆桃 <i>A. ferganensis</i>
	蒙古扁桃 <i>A. mongolica</i> (Maxim.) Ricker
	杏 <i>A. vulgaris</i> Lam.
杏属 <i>Armeniaca</i>	梅 <i>A. mume</i> Sieb.
	山杏 <i>A. sibirica</i> (L.) Lam
	紫杏 <i>A. dasycarpa</i> (Ehrh.) Borkh
	藏杏 <i>A. holosericea</i> (Batal.) Kost.
	洪平杏 <i>A. hongpingensis</i>
	东北杏 <i>A. mandshurica</i> (Maxim.) Koehne.
	李属 <i>Prunus</i> L.
	李 <i>P. salicina</i> Lindl.
	欧洲李 <i>P. domestica</i> L.
	美洲李 <i>P. americans</i> Marsh.
	杏李 <i>P. simonii</i>

	樱属 <i>Cerasus</i> Mill.	樱桃李 <i>P. cerasifera</i> Ehrhart
		乌苏里李 <i>P. ussuriensis</i>
		乌荆子李 <i>P. insititia</i> L.
		黑刺李 <i>P. spinosa</i> L.
		樱桃 <i>C. pseudocerasus</i> (Lindl.) G. Don
		欧洲甜樱桃 <i>C. avium</i> (L.) Moench.
		欧洲酸樱桃 <i>C. vulgaris</i> Mill.
		毛樱桃 <i>C. tomentosa</i> (Thunb.) Wall
		草原樱桃 <i>C. fruticosa</i>
		川西樱桃 <i>C. trichostoma</i>
	涩石楠属 <i>Aronia</i>	襄阳山樱桃 <i>C. cyclamina</i>
		尾叶樱桃 <i>C. dielsiana</i>
		西南樱桃 <i>C. duclouxii</i>
		锥腺樱桃 <i>C. conadenia</i>
		黑樱桃 <i>C. maximowiczii</i> (Rupr.) Kom.
		蒙自樱桃 <i>C. henryi</i> (Schneid.) Yu et Li
		东京樱花 <i>C. yedoensis</i> (Matsum.) Yu et Li
		高盆樱桃 <i>C. cerasoides</i> (D. Don) Sok.
		华中樱桃 <i>C. conradinae</i>
		麦李 <i>C. glandulosa</i> (Thunb.) Lois.
	桑科 Moraceae	欧李 <i>C. humilis</i>
		郁李 <i>C. japonica</i> (Thunb.) Lois.
		毛柱郁李 <i>C. pogonostyla</i>
		野櫻莓 <i>A. melanocarpa</i> (Michx.) Elliott
	榕属 <i>Ficus</i>	无花果 <i>Ficus carica</i> Linn.
		粗叶榕 <i>F. hirta</i> Vahl
		地果 <i>F. tikoua</i> Bur.
		异叶榕 (奶浆果) <i>F. heteromorpha</i>
		尖叶榕 <i>F. henryi</i>
		棒果榕 <i>F. subincisa</i>
		大果榕 <i>F. auriculata</i> Lour.
		苹果榕 <i>F. oligodon</i> Miq.
		杂色榕 <i>F. variegata</i> Bl.
		薜荔 <i>F. pumila</i> Linn.
	波罗蜜属 <i>Artocarpus</i>	岛榕 <i>F. virgata</i> Reinw. ex Bl. Bijdr.
		聚果榕 <i>F. racemosa</i> L.
		绿黄葛树 <i>F. virens</i> Aiton
		波罗蜜 <i>A. heterophyllus</i> Lam.
		野树波罗 <i>A. chama</i> Buch.-Ham.
		面包树 <i>A. altilis</i>
		长圆叶波罗蜜 <i>A. gomezianus</i>
		白桂木 <i>A. hypargyreus</i> Hance
		二色波罗蜜 <i>A. styracifolius</i> Pierre
		桑属 <i>Morus</i> Linn
		桑 <i>M. alba</i> L.
		鸡桑 <i>M. australis</i> Poir.
		华桑 <i>M. cathayana</i> Hemsl.
		蒙桑 <i>M. mongolica</i> (Bur.) Schneid.

鼠李科 Rhamnaceae Juss.	枣属枣 <i>Ziziphus</i> Mill.	黑桑 <i>M. nigra</i> L.	
		川桑 <i>M. notabilis</i> Schneid.	
		枣 <i>Ziziphus jujuba</i> Mill.	
		印度枣 <i>Z. incurva</i> Roxb.	
		滇刺枣 <i>Z. mauritiana</i> Lam.	
枳椇属 <i>Hovenia</i> Thunb.	山枣 <i>Z. montana</i> W. W. Smith		
	枳椇(拐枣) <i>Hovenia acerba</i> Lindl.		
	北枳椇 <i>Hovenia dulcis</i> Thunb.		
	灯笼果 <i>P. peruviana</i> L.		
	酸浆 <i>P. alkekengi</i> L.		
茄科 Solanaceae	酸浆属 <i>Physalis</i> L.	毛酸浆 <i>P. pubescens</i> L.	
		小酸浆 <i>P. minima</i> L.	
		莲 <i>N. nucifera</i> Gaertn.	
莲科 Nelumbonaceae	莲属 <i>Nelumbo</i> Gaertn.		
山龙眼科 Proteaceae Juss.	澳洲坚果属 <i>Macadamia</i>	澳洲坚果 <i>M. ternifolia</i> F. Muell.	
番木瓜科 Caricaceae	番木瓜属 <i>Carica</i>	番木瓜 <i>C. papaya</i> L.	
	徒木瓜属 <i>Vasconcellea</i>	山番木瓜 <i>V. pubescens</i>	
	海葡萄属 <i>Coccoloba</i>	海葡萄 <i>C. uvifera</i> (L.) L.	
蓼科 Polygonaceae			
仙人掌科 Cactaceae	仙人掌属 <i>Opuntia</i> Mill.	缩刺仙人掌 <i>O. stricta</i> (Haw.) Haw.	
		胭脂掌 <i>O. cochinellifera</i> (Linn.) Mill.	
		单刺仙人掌 <i>O. monacantha</i> (Willd.) Haw	
	量天尺属 <i>Hylocereus</i>	量天尺 <i>H. undatus</i>	
	天轮柱属 <i>Cereus</i>	秘鲁天轮柱 <i>C. repandus</i> (L.) Mill.	
	菱科 Trapaceae	菱属 <i>Trapa</i>	菱 <i>T. bispinosa</i> Roxb.
			无角菱(南湖菱) <i>T. acornis</i> Nakano
			乌菱 <i>T. natans</i> L.
			野菱 <i>T. incisa</i>
			丘角菱 <i>T. japonica</i> Flerow
			冠菱 <i>T. litwinowii</i> V. Vassil.
			四角大柄菱 <i>T. macropoda</i> Miki.
四瘤菱 <i>T. mammillifera</i>			
东北菱 <i>T. manshurica</i> Flerow			
细果野菱 <i>T. maximowiczii</i> Korsh.			
八瘤菱 <i>T. octotuberculata</i> Miki.			
格菱 <i>T. pseudoincisa</i> Nakai.			
四角菱 <i>T. quadrispinosa</i> Roxb.			
石榴科 Punicaceae	石榴属 <i>Punica</i> Linn.	石榴 <i>P. granatum</i> L.	
桃金娘科 Myrtaceae Juss.	番石榴属 <i>Psidium</i> Linn	索科特拉野石榴 <i>P. protopunica</i> Balf. f.	
		番石榴 <i>P. guajava</i> Linn.	
	番樱桃属 <i>Eugenia</i> Linn.	草莓番石榴 <i>P. littorale</i> Raddi	
		红果仔 <i>E. uniflora</i> Linn.	
		巴西番樱桃 <i>E. brasiliensis</i> Lam.	
桃金娘属 <i>Rhodomyrtus</i>	长果巴西樱桃 <i>E. aggregata</i>	桃金娘 <i>R. tomentosa</i>	

	蒲桃属 <i>Syzygium</i>	蒲桃 <i>S. jambos</i> (L.) Alston
		华南蒲桃 <i>S. austrosinense</i>
	树番樱属 <i>Plinia</i>	洋蒲桃 (莲雾) <i>S. samarangense</i>
	野凤榴属 <i>Acca</i>	嘉宝果 <i>P. cauliflora</i> (Mart.) Kausel
橄榄科 <i>Burseraceae</i> Kunth		凤榴 <i>A. sellowiana</i> (O.Berg) Burret)
	橄榄属 <i>Canarium</i> Linn.	橄榄 <i>C. album</i> (Lour.) Raeusch.
		方榄 <i>C. bengalense</i> Roxb.
		乌榄 <i>C. pimela</i> Leenh.
楝科 <i>Meliaceae</i> Juss.		滇榄 <i>C. strictum</i> Roxb.
	榔色木属 <i>Lansium</i> Correa	越榄 <i>C. tonkinense</i> Engl.
	仙都果属 <i>Sandoricum</i>	龙贡 <i>L. domesticum</i>
		仙都果(山陀儿) <i>S. koetjape</i>
漆树科 <i>Anacardiaceae</i>		山陀儿 <i>S. indicum</i>
	槟榄青属 <i>Spondias</i> L.	侯购谍(红酸枣) <i>S. purpurea</i>
	南酸枣属 <i>Choerospondias</i>	岭南酸枣 <i>S.lakonensis</i> Pierre ex Benth.
	象李属 <i>Sclerocarya</i>	南酸枣 <i>C. axillaris</i>
	波漆属 <i>Bouea</i> Meisn.	马鲁拉 <i>S. birrea</i>
	黄连木属 <i>Pistacia</i>	庚大利(大叶波漆) <i>B. macrophylla</i>
		阿月浑子(开心果) <i>P. vera</i> L.
	芒果属 <i>Mangifera</i>	黄连木 <i>P. chinensis</i> Bunge
		芒果 <i>M. indica</i> L.
	腰果属 <i>Anacardium</i>	泰国杧果 <i>M. siamensis</i> Warbg. ex Craib
无患子科 <i>Sapindaceae</i> Juss.	番龙眼属 <i>Pometia</i>	腰果 <i>A. occidentalie</i> Linn
	龙眼属 <i>Dimocarpus</i> Lour.	番龙眼 <i>P. pinnata</i> J. R. et G. Forst.
	荔枝属 <i>Litchi</i>	龙眼 <i>D. longan</i> Lour.
	蜜果属 <i>Melicococcus</i>	荔枝 <i>L. chinensis</i> Sonn.
	韶子属 <i>Nephelium</i>	西班牙青柠 <i>M. bijugatus</i>
	咸鱼果属 <i>Blighia</i>	红毛丹 <i>N. lappaceum</i> L.
芸香科 <i>Rutaceae</i>)	香肉果属 <i>Casimiroa</i>	葡萄桑 <i>N. mutabile</i>
	柑橘属 <i>Citrus</i> L.	西非荔枝果(阿基果) <i>B. sapida</i>
		香肉果 <i>C. edulis</i> La Llave
		柑橘 <i>C. reticulata</i> Blanco
	金橘属 <i>Fortunella</i>	甜橙 <i>C. sinensis</i> (L.) Osbeck
		柚 <i>C. maxima</i> (Burm) Merr.
		葡萄柚 <i>C. paradisi</i> Macf.
		柠檬 <i>C. limon</i> (L.) Burm. f.
		来檬 <i>C. aurantifolia</i> (Christm.)
		金柑 <i>F. japonica</i> (Thunb.) Swingle
		金橘 <i>F. margarita</i> (Lour.) Swingle
		金豆 <i>F. venosa</i>
		山桔 <i>F. hindsii</i>
	山油柑属 <i>Acronychia</i>	山油柑 <i>A. pedunculata</i> (L.) Miq.
	黄皮属 <i>Clausena</i> Burm. f.	黄皮 <i>C. lansium</i> (Lour.) Skeels
		细叶黄皮 <i>C. anisum-olens</i>
		小黄皮 <i>C. emarginata</i> Huang
		假黄皮 <i>C. excavata</i> Burm.f.

		海南黄皮 <i>C. hainanensis</i> Huang ex Xing
		云南黄皮 <i>C. yunnanensis</i> Huang
	山小橘属 <i>Glycosmis</i>	山小橘 <i>G. pentaphylla</i>
		海南山小橘 <i>G. montana</i> Pierre
	象橘属 <i>Feronia</i> Correa	象橘 <i>Feronia limonia</i> Swingle
	酒饼箭属 <i>Atalantia</i>	酒饼箭 <i>A. buxifolia</i> (Poir.)Oliv.
五桠果科（第伦桃科）Dilleniaceae	五桠果属 <i>Dillenia</i>	五桠果 <i>D.indica</i> Linn.
		小花五桠果 <i>D. pentagyna</i> Roxb.
		大花五桠果 <i>D. turbinata</i>
奎乐果科 Gomortegaceae	奎乐果属 <i>Gomortega</i>	奎乐果 <i>G. keule</i>
樟科 Lauraceae	鳄梨属 <i>Persea</i> Mill.	鳄梨（牛油果） <i>P. americana</i> Mill.
棕榈科 Arecaceae（Palmae）	海枣属（刺葵属） <i>Phoenix</i>	海枣（椰枣） <i>P. dactylifera</i> L.
		刺葵 <i>P. hanceana</i> Naud.
	菜椰属 <i>Euterpe</i>	巴西莓 <i>E. badiocarpa</i> 、 <i>E. oleracea</i>
	布迪椰属 <i>Butia</i>	布迪椰子 <i>B. capitata</i> (Mart.) Becc.
	椰子属 <i>Cocos</i>	椰子 <i>C. nucifera</i> L.
	蛇皮果属 <i>Salacca</i>	蛇皮果 <i>S. zalacca</i> (Gaertn.) Voss
		滇西蛇皮果 <i>S. secunda</i> Griff.
	水椰属 <i>Nypa</i>	水椰 <i>N. fruticans</i> Wurmbo.
	矛榈属 <i>Mauritia</i>	曲叶矛榈 <i>M. flexuosa</i>
杜英科 Elaeocarpaceae Juss.	杜英属 <i>Elaeocarpus</i> Linn.	锡兰榄 <i>E. serratus</i> L.
		日本杜英 <i>E. japonicus</i> Sieb. et Zucc.
	酒果属 <i>Aristotelia</i>	马基果（智利酒果） <i>A.chilensis</i>
合椿梅科 Cunoniaceae	红椿李属 <i>Davidsonia</i>	戴维森李子 <i>D. pruriens</i>
酢浆草科 Oxalidaceae R. Br.	阳桃属 <i>Averrhoa</i> L.	阳桃 <i>A. carambola</i> L.
松科 Pinaceae Spreng. ex F. Rudolphi	松属 <i>Pinus</i>	红松 <i>P. koraiensis</i> Sieb. et Zucc.
		华山松 <i>P. armandii</i> Franch.
		大别山五针松 <i>P. dabeshanensis</i>
		高山松 <i>P. densata</i> Mast.
		赤松 <i>P. densiflora</i> Sieb. et Zucc.
		海南五针 <i>P. fenzeliana</i> Hand.-Mzt.
		西藏白皮松 <i>P. gerardiana</i>
		偃松 <i>P. pumila</i> (Pall.) Regel
		新疆五针松 <i>P. sibirica</i> (Loud.) Mayr
南洋杉科 Araucariaceae	南洋杉属 <i>Araucaria</i> Juss.	巴西松 <i>A. angustifolia</i>
银杏科 Ginkgoaceae	银杏属 <i>Ginkgo</i>	银杏 <i>G.biloba</i> L