

# 松属植物遗传多样性研究进展

李 斌,顾万春

(中国林业科学研究院林业研究所种质资源室,北京 100091)

**摘要:**研究松属遗传多样性的方法涉及表型、同工酶、染色体、DNA 等多层面。松树表型性状变异广泛,其不同树种不同性状的遗传力(或遗传率)均存在差异。到目前为止,同工酶仍是检测松树遗传多样性的最常用方法,一般而言,松属树种群体内等位酶多样性程度高,群体间分化较低,但各树种的情形也不尽相同。松属树种染色体水平的变异很低,其核型高度一致。核 DNA 组较一般阔叶树大,遗传多样性丰富,但叶绿体等质体 DNA 则多样性较低。影响遗传多样性的因素很多,其中自身的交配系统和外部的生长环境是影响它的两个主要因素。最后,回顾了松树的起源及其遗传多样性保护策略等方面的研究。

**关键词:**松属;遗传多样性;表型;同工酶;DNA

中图分类号:Q943;S791.24

文献标识码:A

文章编号:0253-9772(2003)06-0740-09

## Review on Genetic Diversity in *Pinus*

LI Bin, GU Wan-Chun

(Genetic Resources Conservation Division, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

**Abstract:** The ways of probing genetic diversity of pines involve many aspects, such as morphology, chromosome, isozyme, DNA, etc. The phenotypic characteristics in pines vary widely and the differences of inheritability( $h^2$ ) are obvious among characteristics and among species. Up to now, isozyme is still the most common means to measure genetic diversity of pines. Generally, there are high allozyme diversity within populations and low differentiation coefficient among populations, but differences exist between species in *Pinus*. The variations of chromosome among pines are very low and the karyotypes of pines are consentaneous, but the genomes of pines in cell nucleus are much larger than that of broadleaves. Diversity of pines are abundant at nucleus DNA level but are poor at plastid DNA level, such as ctDNA. There are many factors that will affect genetic diversity of pines, in which mating system and environment are two main factors. Finally, we reviewed the research on origin of *Pinus* and conservation strategy of genetic diversity, etc.

**Key words:** *Pinus*; genetic diversity; phenotype; isozyme; DNA

松科(Pinaceae Lindl.)共 11 属,是现存裸子植物最大的科,松属(*Pinus*)则是松科中最大的属,是拥有强烈分化的类群之一,有 100 多种<sup>[1]</sup>,除了苏门达腊松(*Pinus merkusii*)分布于赤道以南外,松属的其他种类均分布于北半球<sup>[2]</sup>。松属植物大多具有很高的生态、经济价值,有时形成大面积的纯林或成为复层林中优势种或共优种。但也有些物种数量不多,分布区局限于狭小的特定区域,如脂松(*P. resinosa*)等。另有一些物种虽然分布区域较大,但在分布区内断断续续,呈不连续

的斑块状分布,一些小斑块群体数目很小,只有几百株甚至几十株,如白皮松(*P. bungeana*),虽然物种不濒危,但部分群体濒危<sup>[3]</sup>。对那些分布区狭小、物种濒危或物种内某些群体濒危的种类,采取有效的保护与合理的利用十分必要。

松属植物都是雌雄同株、异花、风媒传粉植物,具有庞大的核基因组和十分复杂的基因家族,约为被子植物核基因组的 10 倍,但是其染色体数目和核型高度一致。该属与其他裸子植物一样具有大配子体,其叶绿体、线粒体及核基因组

收稿日期:2002-09-02;修回日期:2003-06-09

项目资助:国家科技攻关项目(2001-13)、国家重大基础性项目(2002,2003)

作者简介:李 斌(1969),湖南张家界人,博士,研究方向:林木种质资源研究。E-mail:libin@caf.ac.cn;or:libin1200@hotmail.com

分别是父系、母系和双亲遗传的,这种遗传体系在一定程度上方便了松属植物在不同水平上的遗传多样性分析<sup>[4]</sup>。对植物遗传多样性的研究随着生物多样性保护的积极开展而越来越受到重视。完整的生物多样性是指以物种多样性为前提,遗传多样性为基础,生态系统多样性为保障的有机统一体。其中遗传多样性是生物多样性研究的核心,因为物种的消失,事实上是其遗传多样性丢失直至为 0 的过程<sup>[5]</sup>。研究植物群体遗传多样性的标记手段较多,常用的主要包括 3 个方面:(1)表型性状形态标记;(2)同工酶生化标记;(3)DNA 分子标记。另外,染色体、萜烯等,也是定量研究群体遗传变异的有效手段。植物遗传变异水平主要包括物种、群体、个体 3 个水平,对个体内水平的变异目前研究较少。下面主要从表型、同工酶、DNA 标记、染色体等方面进行松属遗传多样性及相关内容进行综合阐述。

## 1 松属植物的表型多样性

植物在表型形态水平上的多样性或变异,简称表型多样性,表型多样性传统上又称表型变异,因此,文中的变异与多样性意思相近。

### 1.1 表型多样性的广泛性与遗传性

#### 1.1.1 表型多样性的广泛存在

表型多样性的广泛性包括各变种、变型、数量性状在群体间家系间等多个水平发生的变异和交互作用的广泛存在等。松属植物适应性强,分布广泛,国内外研究均表明松树在种内表型上存在广泛的变异。欧洲赤松(*P. sylvestris*),被发现有关冠型和宽冠型两种,窄冠型欧洲赤松的材质与干型好于宽冠型,具有较高的用材经济价值,宽冠型欧洲赤松则枝冠浓密,作为景观绿化效果较好<sup>[6,7]</sup>。美国的西黄松(*P. ponderosa*),根据其不同的生态适应性和表型差异划分为 3 个类型或小种<sup>[8]</sup>。中国的云南松(*P. yunnanensis*),在不同的立地环境条件下,形态上产生严重的变异,如,在高山贫瘠的地区,主干不明显,形成“地盘松”,而在云南南部温湿度较高的地区,针叶变细变软,形成“细叶云南松”<sup>[9]</sup>。油松(*P. tabulaeformis* Carr.)也形成不同的生态适应类型,在山西太岳就有粗皮和细皮两类,粗皮类型树皮厚而粗糙,松脂产量高,树冠宽,干形较差,而细皮类型树皮薄,松脂产量低,树冠窄,干形通直<sup>[10]</sup>。种内的表型性状也存在普遍的变异,而且这些变异可以在不同程度上显现地理生态趋势。Rehfeldt 研究了兰湖地区西黄松群体 3 年生苗木性状(苗高、叶长、萌发期、生长期、停止期、生长速率等)的变异,结果各性状均存在明显的地理变异<sup>[8]</sup>。欧洲黑松(*P. nigra*)也有相似的研究结果<sup>[11]</sup>。

种内变异一般分群体与家系两个层次,群体间的差异主要由长期适应不同的地理环境而引起的遗传变异,而家系间的差异则主要来自个体间的基因型差异。Kaya 等<sup>[12]</sup>调查了来自土耳其松(*P. brutia*)4 个群体 180 个家系的 12 个表型性状,结果表明,不同性状在群体间和家系间的差异水平

不同。其中,对种子重和球果重量性状而言,其家系方差 > 群体方差;对种子重和球果重性状而言,其家系方差 > 群体方差;而萌芽时间、封顶时间、新枝数、高生长量、径生长量、生物量、针叶长、针叶宽、种翅长等性状则家系方差 < 群体方差;上述 11 个性状均存在两个水平的遗传差异,只有子叶数在群体间不存在差异。进一步研究表明,与种子相关的性状家系遗传率高,与新枝数相关的性状家系遗传率偏低<sup>[12]</sup>。有些性状的表型变异存在基因型与环境的交互作用,如种子发芽率、高径生长量等。喜马拉雅长叶松(*P. roxburghii*)是土耳其主要的松脂生产树种之一,Sehgal<sup>[13]</sup>对其进行了研究,长叶松种子发芽率、胸径、树高 3 性状均发现存在显著的基因型与环境的交互作用,松脂产量与胸径相关,但与树高相关不显著。表型变异的程度在不同种间的表现不完全一致。Kremer<sup>[14]</sup>报道了班克松(*P. banksiana*)和欧洲黑松叶系列的频度变异,结果表明,不论哪个树种在所观察的植株中有 98% 都属于第一主序列、第二主序列、第一副序列,其余 2% 有 6 个不同的副序列,叶序排列与第一年的实生苗小叶数目无关,但是海岸松(*P. pinaster*)的叶序变异在群体间,群体内家系间并无差异。孙斗植等<sup>[15]</sup>研究了日本黑松和赤松中随树脂道指数不同而表现的针叶、球果和种子的形态变异,其中球果和种子的变异式样基本一致,但针叶长度在黑松群体间差异不明显,而在赤松中差异明显。

#### 1.1.2 表型变异的遗传性与性状的遗传参数

表型变异是在形态水平上检测遗传多样性的最直接也最简便易行的方法,虽然许多表型变异在遗传上是不稳定的,但也有相当的性状其表型变异具有较高的遗传稳定性。遗传率(或称遗传力)通常可作为衡量性状上下代间的传递能力。我们在收集总结了近 10 年来 31 个松属树种 26 个表型性状遗传率数据的基础上进行了统计分析。结果 26 个性状的总平均遗传率为 0.4616,其中遗传率最高的性状为干形性状中的每轮枝数,平均遗传率达 0.91,最低的为物候性状中的接受花粉时间长度,平均遗传率仅为 0.12,这两类性状都是不太常见的性状(表 1)。较常见的生长性状平均遗传率为 0.3226,其中树高平均为 0.295,胸径平均为 0.372,材积平均为 0.301,相对而言胸径的遗传率略高于材积和树高,但三者之间没有明显差异(总标准差为 0.24)。基本密度和管胞长度是松树的两个主要材性指标,其中密度的平均遗传率为 0.393,高于管胞长度的遗传率 0.147。

将所有的 26 个性状分为 6 类,包括生长性状、材性性状、干形性状、抗性性状、物候性状及其他性状,从表 1 中可以看出,干形类性状(包括通直度、分枝角度、总枝数、每轮枝数和节间长 5 个性状)的遗传性最强,平均遗传率达 0.704,属于高度遗传。而主要的两类经济性状,生长性状和材性性状的平均遗传率都不高,分别为 0.290 和 0.270,属于中等偏低度遗传。其余 3 类性状——抗性性状、物候性状及其他性状的平均遗传率分别为 0.363,0.4625,0.4575,为中度遗传。

表 1 松属 26 个表型性状的遗传参数  
Table 1 Genetic parameters of 26 phenotypical characteristics of *Pinus*

性状组 Characteristics group	性状 Characteristics	遗传率 Heritability	均值 Mean	文献来源 References
生长性状 Growth characteristics	树高 Height	0.295	0.323	Rehfeldt <i>et al.</i> , 1991
	胸径 Diameter at breast height	0.372		Li Bailian <i>et al.</i> , 1992
	材积 Volume	0.301		Johnson <i>et al.</i> , 1990
	芽生长量 Sprout growth	0.150		Otegbeye <i>et al.</i> , 1993
	枝生长量 Branch growth	0.330		Adams <i>et al.</i> , 1994 Wright <i>et al.</i> , 1996
木材性状 Wood characteristics	木材密度 Wood density	0.393	0.270	Yanchunk <i>et al.</i> , 1990
	管胞长度 Fibre length	0.147		Hodge <i>et al.</i> , 1993 Hannrup <i>et al.</i> , 1998 Wu <i>et al.</i> , 1995, 1997
干形 Trunk shape characteristics	通直度 Straightness	0.395	0.704	Woolastan <i>et al.</i> , 1990
	分枝角度 Ramification angle	0.505		Williams <i>et al.</i> , 1989
	总枝数 Branch number in all	0.800		Blada, 1992
	每轮枝数 Branch Number of each ring	0.910		Barnes <i>et al.</i> , 1992
抗性 Resistance characteristics	节间长 Length between gnarls	0.910	0.363	Pswarayi <i>et al.</i> , 1996
	抗风性 Resistance to wind	0.130		Woolastan <i>et al.</i> , 1990
	抗锈病 Resistance to rust	0.320		Kojwang <i>et al.</i> , 1994
物候 Characteristics of phenology	抗黄化 Resistance to etiolation	0.640	0.462	Beets <i>et al.</i> , 1994 Dieters <i>et al.</i> , 1996
	花期延续 Florescence	0.34		Matziris <i>et al.</i> , 1994 Harju <i>et al.</i> , 1996 Giannini <i>et al.</i> , 1996
	冒芽期 Sprout date	0.67		
	开花期 Anthesis	0.69		
	雄花量 Male flower amount	0.42		
	雌花量 Female flower amount	0.48		
	接受花粉时间 Time of accepting pollen	0.12		
	释放花粉时间 Time of releasing pollen	0.23		
种子成熟度 Seed maturity	0.75			
其他 Other	发芽率 Germination rate	0.79	0.415	Garrido <i>et al.</i> , 1989 Li Bailian <i>et al.</i> , 1991
	树脂产量 Yield of resin	0.415		
平均 Mean		0.462	0.462	
标准差 Std. Err.		0.240	0.240	

注:上表分别根据 1989 年度至 1999 年度中外《林业文摘》所摘录数据进行汇总统计。

遗传率在树种间和不同的研究材料间存在差异。树高的遗传率,平均为 0.295,但变异范围为 0.08~0.52。胸径的遗传率变异范围更大为 0.03~0.853,材积的遗传率变异范围也很大为 0.09~0.87,木材密度的遗传率变异范围略小为 0.15~0.62,等。几乎所有的报道都显示遗传率在群体、家系、单株间各不相同。不同的研究者利用不同的研究材料所分析出的结果有时会在小许差异。Garrido<sup>[16]</sup>和 Pswarayi<sup>[17]</sup>两人就分别对湿地松树脂产量的半同胞家系的遗传率进行了报道,前者的结果为 0.38~0.40,后者的结果略高于前者为 0.42。

遗传率在松树生长的不同时期存在差异。Wu(1994, 1997)<sup>[18,19]</sup>分别报道了扭叶松的半同胞家系的高生长遗传率,1994 年为 0.421~0.439,1997 年的报道则为 0.247~0.475。Hodge 报道<sup>[20]</sup>,585 个湿地松半同胞家系的树高遗传率在 5a 时最低为 0.08,在 10a 时为 0.12,而在 15a 时为

0.16,呈递增趋势。这些报道说明性状遗传率具有时间性。

表型性状的遗传性是实实在在的,但是不同树种间、不同性状间,以及不同材料间和同一材料的不同时间段,其遗传性皆有一定的差异,因此,目前根据实验材料估计的遗传率值往往是针对具体的研究对象而言。

## 1.2 表型遗传变异的组成——群体分化水平

葛颂等<sup>[21]</sup>定义表型水平的群体遗传分化为表型分化,表型分化系数  $V_{ST} = \sigma_{i/s}^2 / (\sigma_{i/s}^2 + \sigma_s^2)$ ,其中  $\sigma_{i/s}^2$  为群体间方差分量,  $\sigma_s^2$  为群体内方差分量。表型分化系数可以反映表型性状的遗传变异在群体间和群体内的分配或组成。

表型分化系数在不同树种间存在一定的差异。据报道我国长白落叶松<sup>[22]</sup>的表型分化系数较高  $V_{ST} = 0.262$ ,即群体间的遗传变异占总变异的 0.262,约四分之一,而群体内的遗传变异占总变异的四分之三。但目前所见报道中,云南松的表型分化程度最大<sup>[9]</sup>,平均  $V_{ST}$  达 0.36,即有三分之一强的表型

遗传变异是在群体间,说明云南松群体间的表型遗传变异较大,这主要是由于云南松为了适应云贵高原复杂多变的生态地理环境所致。国外北美云杉<sup>[23]</sup>表型平均分化系数为 0.101,花旗松<sup>[24]</sup>为 0.111,北美云杉和花旗松的群体间遗传变异约占总变异的 10%左右,这一结果非常接近同工酶的数据  $G_{ST}$ 。总结国内外研究结果,在表型水平上群体内的遗传变异仍然是种内变异的主要组成部分,而群体间的分化也不容忽视。尽管群体内的变异远远大于群体间的变异,但群体间变异的意义却大于群体内的,因为分布在群体间的变异,反映了地理、生殖隔离上的变异,群体间的多样性变异是种内多样性的重要组成部分,是不同环境选择的结果<sup>[5,25,26]</sup>。

表型分化系数在性状间存在较大的差异,据虞泓<sup>[9]</sup>,云南松群体间分化最大的性状是球果  $V_{ST} = 0.498$ ,占总变异的一半,其次是针叶 0.402,种子性状为 0.325,花粉粒为 0.21。高山松群体间的表型分化水平小于云南松,单性状间也存在差别,其中球果的分化大于针叶。高山松球果的分化为 0.163,针叶为 0.09%。

## 2 松属树种的遗传多样性

松属树种是典型的风媒传粉异交植物,Hamrick 和 Godt<sup>[27]</sup>在总结了 449 个种的等位酶变异的基础上,认为异交种比自交种或兼性生殖的种具有更高的遗传多样性,而风媒异交种比虫媒异交种的多样性高,尤其是裸子风媒植物,是已知遗传变异最大的物种<sup>[27~29]</sup>。因此,总体上而言,松属植物是遗传多样性最高的物种,但是不同种间/群体间的遗传多样性水平不同。

### 2.1 遗传多样性在种间的差异

我们收集综合了松属 36 个树种 65 篇文献等位酶水平遗传多样性,统计结果:每个树种平均观测了约 10 个群体,每次试验平均观测 24.3 个基因座(表 2)。松属平均多态基因座百分率  $P = 68.8\% \pm 19.1\%$ ,平均等位基因  $A = 1.982 \pm 0.334$ ,平均期望杂和度  $H_e = 0.175 \pm 0.068$ (表 2)。遗传多样性最丰富的种为欧洲赤松,其多态基因座百分率  $P = 93.3\%$ ,期望杂和度  $H_e = 0.314$ ;遗传多样性最少的树种为脂松,其多态基因座百分率为  $P = 15\%4\%$ ,期望杂和度低达  $H_e = 0.005$ (表 2)。与欧洲赤松相比,多态基因座百分率相差 6 倍,杂和度更是相差 60 多倍,可见松属树种间的遗传多样性存在很大差异,即变异水平本身存在变异。

种间分化的研究报道较少,因为每个树种通常都是独立完成一个试验,只有将数个树种同步试验,才能分析树种间的遗传分化,但是局部的结果仍有报道,如欧亚 4 个松树种(*P. cembra*, *P. koraiensis*, *P. pumila*, *P. sibirica*)的遗传分化进行了研究,结果 4 种间的基因分化系数为 0.186,大于其中任何一个种内群体间分化水平(0.012, 0.103, 0.054, 0.073)。

不同研究者采用同一树种不同的材料所分析得到的结果也有差异。目前同一树种有多篇研究报道的树种主要有

欧洲赤松、扭叶松和辐射松。欧洲赤松共收集了 7 篇,其多态基因座百分率最高达 100%,少则 83.3%,期望杂和度最多的为 0.357,少则 0.23 左右,而扭叶松的多态百分率介于 44%~90%,期望杂和度介于 0.116~0.184 之间,比欧洲赤松的结果差异更大(表 3)。辐射松虽然只有 3 篇文献,但不同作者分析的结果变异范围是较大的,其中多态基因座百分率相差一倍  $P = 33.2\% \sim 70\%$ ,期望杂和度相差一倍多  $H_e = 0.126 \sim 0.30$ 。进一步的相关分析表明欧洲赤松和扭叶松两树种的测定样本数和基因座数均与多样性指标之间没有明显的关联。但同样重要的是如果群体样本数量太少,不足以代表该种的分布区,则试验结果将会有较大的偏差,只能是局部的结果。

### 2.2 遗传多样性在群体间的变异与群体遗传分化

#### 2.2.1 遗传多样性在群体间的变异

同一树种不同群体的遗传多样性存在明显的差异。如,虞泓抽取了 15 个云南松群体<sup>[9]</sup>,结果遗传多样性在群体间存在较大变幅,平均等位基因数最大的群体为 P3( $A = 2.3$ ),最小的群体为 P11( $A = 1.8$ );多态基因座百分率最多的群体为 P3、P4( $P = 78.8\%$ ),最小的群体为 P13( $A = 63.6$ );期望杂和度最大的群体为 P4( $H_e = 0.179$ ),最小的群体为 P8( $H_e = 0.121$ )。不难发现,群体间的多样性差异很大,且根据不同参数对群体遗传多样性大小进行比较,结果不完全一样,尽管各参数间存在相关。马尾松<sup>[21]</sup>的研究也有类似结果。

由于群体间差异广泛存在,且不同参数的排序结果有一定的区别,因此,需要摸索群体间多样性差异的原因和规律,以及对不同的参数结果进行整合评价。

#### 2.2.2 群体间遗传分化

Hamrick 等<sup>[27]</sup>总结了自交种、异交种的群体分化,其中自交种的群体分化十分明显, $G_{ST}$  达 0.51,远远高于异交种。异交种又分为风媒和虫媒两类,其中虫媒异交种的分化系数为 0.21,大于风媒异交种的 0.099,作为风媒异交的松属树种,群体间的分化水平一般较低。本文根据 19 个树种的结果进行统计(表 2),结果群体间的平均分化系数为 0.0853,松树种的群体分化系数在种间的变异极大,19 个种的标准差达 0.0929。从表 2 可以看出,群体分化最大的是 *P. merkusii*,分化系数  $G_{ST} = 0.337$ ,群体分化最小的为 *P. attenuata* 和 *P. sibirica*,分化系数  $G_{ST} = 0.016$ ,分化最大的种与分化最小的种两者相差 20 倍多。群体基因分化系数在树种间的差异主要是由树种内部遗传物质在群体间的演绎或进化所造成的,是反映群体遗传结构的重要指标,它通常和遗传距离图一起用于揭示群体的遗传结构。

### 2.3 DNA 与染色体等水平的遗传多样性研究

#### 2.3.1 DNA 水平的多样性

应用 DNA 标记研究遗传多样性的松属树种主要有加拿大红松(*P. resinosa*),火炬松(*P. taeda*),班克松(*P. banksiana*),辐射松(*P. radiata*),北美乔松(*P. strobus*),加州沼松

(*P. muricata*)等。Hong 等<sup>[30]</sup>应用 RFLP 标记研究了加州的三种松树(*P. radiata*, *P. muricata*, *P. attenuata*)的 ctDNA 遗传多样性,结果 ctDNA 的遗传变异主要在种间和群体间,群体内的变异很低。Hamelin 等<sup>[31]</sup>应用 RAPD 标记研究了 *P. strobus* 22 个群体的核 DNA 的遗传变异,结果正好相反, *P. strobus* 的遗传多样性主要存在于群体内,群体间只占了 11.4%,与同工酶结果较为接近。汪小全等<sup>[32]</sup>用随机扩增

多态 DNA(RAPD)标记,对我国活化石树种之一——裸子植物银杉两个群体 8 个亚群体 75 个个体进行了遗传多样性检测,共检测到 106 个基因座,其中多态基因座 34 个,多态基因座百分率 32%,多样性水平较低,汪等解释受银杉资源濒危所致。两个群体间的遗传分化系数为 7.99%,亚群体间的分化系数最高达 16.23%。分化水平在裸子植物中处于较高水平,这一结果与葛颂等<sup>[33]</sup>的同工酶结果基本吻合。

表 2 松属植物等位酶遗传多样性参数

Table 2 Genetic diversity parameters of *Pinus* plants at allozyme

序号 No.	种名(拉丁文) Species(Latin)	种名(中文) Species(Chinese)	文献数 No. of ref.	群体数 No. of popu.	基因座数 No. of locus	多态 百分率 <i>P</i>	平均等位 基因数 <i>A</i>	期望 杂合度 <i>H<sub>e</sub></i>	基因分化 系数 <i>G<sub>ST</sub></i>
1	<i>P. thunbergii</i>	日本黑松	2	17.500	18.500	0.684	1.990	0.215	0.054
2	<i>P. densiflora</i>	日本赤松	1	25.000	23.000	0.862	2.440	0.263	0.038
3	<i>P. koraiensis</i>	红松	2	13.500	24.500	0.627	1.895	0.183	0.033
4	<i>P. jeffreyi</i>	黑材松	2	9.000	31.500	0.880	1.970	0.255	0.138
5	<i>P. nigra</i>	欧洲黑松	2	13.667	30.000	0.787	2.025	0.260	0.040
6	<i>P. sylvestris</i>	欧洲赤松	7	13.143	26.500	0.933	2.600	0.314	0.060
7	<i>P. radiata</i>	辐射松	3	2.333	32.000	0.496	1.645	0.184	0.035
8	<i>P. sylvestriforms</i>	长白松	1	2.000	8.000	0.630	2.190		0.090
9	<i>P. merkusii</i>	苏门达腊松	1		16.000	0.563		0.073	0.337
10	<i>P. kesiya</i>	思茅松	1		16.000	0.563		0.148	0.023
11	<i>P. cembra</i>	瑞士五针松	2	13.500	13.500		1.700	0.1850.320	
12	<i>P. caribaea</i>	加勒比松	2	7.000	18.000	0.720		0.212	
13	<i>P. leucodermis</i>	欧洲白皮松	2	3.500	23.000		1.500	0.117	0.040
14	<i>P. pumila</i>	偃松	1	3.000	17.000		2.300	0.248	
15	<i>P. sibirica</i>	西伯利亚红松	1	9.000	14.000		1.600	0.163	0.016
16	<i>P. attenuata</i>	中美洲松	2	9.667	26.333	0.405	1.600	0.125	0.016
17	<i>P. banksiana</i>	班克松	3	13.000	23.333	0.717	2.300	0.142	0.019
18	<i>P. brutia</i>	土耳其松	1	10.000	29.000	0.450		0.130	
19	<i>P. contorta</i>	扭叶松	5	10.200	27.200	0.694		0.156	
20	<i>P. cembra</i>	石松	1	8.000	33.000	0.490		0.148	
21	<i>P. patula</i>	展叶松	1	8.000	33.000	0.490		0.148	
22	<i>P. elliotii</i>	湿地松	1	1.000	19.000	0.790		0.275	
23	<i>P. monticola</i>	加州山松	1	28.000	12.000	0.650		0.180	
24	<i>P. muricata</i>	加州沼松	1	18.000	46.000	0.670		0.084	
25	<i>P. cocarpa</i>	卵果松	1	8.000	18.000	0.720		0.182	
26	<i>P. palustris</i>	长叶松	1	24.000	19.000	1.000		0.150	
27	<i>P. ponderosa</i>	西黄松	3	5.667	24.333	0.740		0.144	
28	<i>P. resinosa</i>	脂松	2	1.500	36.500	0.150		0.005	
29	<i>P. rigida</i>	刚松	1	11.000	21.000	1.000		0.146	
30	<i>P. ubiquitin</i>	加州大子松	1	8.000	29.000	0.930		0.128	
31	<i>P. strobus</i>	北美乔松	2	14.000	14.500	0.680		0.283	
32	<i>P. taeda</i>	火炬松	2	1.000	25.000	0.960		0.282	
33	<i>P. torreyana</i>	台地松	1	2.000	59.000	0.670		0.190	0.122
34	<i>P. clausa</i>	沙松	1	21.000	26.000			0.100	0.054
35	<i>P. massoniana</i>	马尾松	3	9.000	28.000	0.670	2.200	0.166	0.078
36	<i>P. yunnanensis</i>	云南松	1	15.000	33.000	0.711	2.100	0.147	0.110
		均值 Mean		10.084	24.300	0.688	1.982	0.175	0.085358
		标准差 Std. Err.		7.030541	9.921634	0.191397	0.334246	0.067891	0.09293
		计数 Number	65	34	36	30	15	34	19

注:上表分别根据 1989 年度至 1999 年度中外《林业文摘》所摘录数据进行汇总统计。

表 3 同一树种不同实验材料的等位酶遗传多样性分析结果

Table 3 Allozyme genetic diversity analysis results of different experimental materials of the same species

种名 Species	群体数 No. of Popu.	基因座数 No. of locus	多态百分率 P	平均等位基因数 A	期望杂合度 $H_e$	群体分化系数 $G_{ST}$
欧洲赤松 <i>P. sylvestris</i>	13	8		2.60	0.357	0.076
	18	88	0.90		0.286	0.03
	7	14		2.3~3.0	0.23	0.078
	13	28	0.833		0.357	0.076
	10	18	1.00		0.264	0.038
	14	10	1.00		0.309	
	9	11			0.310	
辐射松 <i>P. radiata</i>	3	37	0.332	1.7	0.127	0.035
	1	22	0.455	5	0.3	
	3	37	0.70	1.54	0.126	
扭叶松 <i>P. contorta</i>	5	21	0.86		0.184	
	9	25	0.59		0.160	
	1	39	0.90		0.185	
	32	42	0.68		0.116	
	4	9	0.44		0.135	

注:上表分别根据 1989 年度至 1999 年度中外《林业文摘》所摘录数据进行汇总统计。

AFLP 标记结合了 RAPD 和 RFLP 两种标记的优点,在近年来,国内外应用 AFLP 标记研究植物遗传多样性的报道较多。如, Singh 等<sup>[34]</sup>利用 AFLP 标记研究了 41 个印度楝树家系,总的多态百分率为 69.8%, Yamamoto 等<sup>[35]</sup>利用 AFLP 研究日本板栗品种的遗传多样性,结果 24 个板栗品种(包括部分野生资源)的多态百分率为 60%, Muluvi 等<sup>[36]</sup>报道了肯尼亚翼籽辣木(*Moringa oleifera*)的 AFLP 遗传多样性,研究材料为天然群体/个体,5 个群体的总多态百分率为 66.5%。上述 3 个阔叶树种的多态百分率均在 60%~70%之间,欧洲黑杨的研究结果也与之类似为 56%<sup>[37]</sup>。目前尚未见 AFLP 应用于松属树种遗传多样性研究的报道,由于松树核基因组普遍较大<sup>[38]</sup>,因此松树 DNA 水平的多样性将不会低,树种间也会有差异,对一些濒危或渐濒危物种来说,多样性可能比广泛分布的物种低。

### 2.3.2 染色体水平的多样性

松属树种的染色体种间变异较小,其染色体数目一般为  $2n=24$ ,未发现数目或倍性的变异。但是染色体臂的长度存在差异,倒位、易位现象时有发生。Saylor、张方和黄瑞复等<sup>[39~43]</sup>相继对世界各地的主要松属树种的染色体进行了研究,结果核型公式为  $24m$  和  $22m+2sm$  两种,染色体长度比最小为 1.43,最大的为 1.99;平均臂比最小为 1.09,最大为 1.20;核型不对称系数最小为 52.16,最大为 54.52。在常规染色体水平上,各松树种内群体间的差异也不明显,虞泓等<sup>[9]</sup>研究了云南松 12 个群体的染色体,结果核型一致,只有臂比、次缢痕数目及其分布存在小的变化。

## 3 影响遗传多样性的因素

影响遗传多样性的因素较多,主要包括两大方面,首先是内部因素(遗传因素)如,交配系统、基因流、遗传漂变、瓶

颈效应、生活习性等,其二是外因(生态、社会因素),如,资源分布、火灾、过度砍伐等。其中,对遗传多样性影响最大的内因应该数交配系统或繁育系统<sup>[44]</sup>,对遗传多样性影响最大的外因较难统一,不同树种可能不一样,但分布区生境片段化相对影响较大。Hamrick 等<sup>[27]</sup>曾对植物遗传变异与植物生活史特性和生态因子之间关系的综合研究结果表明,影响群体遗传变异大小的主要因素依次为:繁育系统(33%)、分布(28%)和习性(12%)。研究影响遗传多样性的因素,可以揭示物种遗传多样性水平及其结构形成的原因,也有利于有针对性的制定遗传多样性保护策略<sup>[45]</sup>。

### 3.1 交配系统对遗传多样性的影响

过去曾用形态标记估计了 12 种松杉类植物的异交率( $t=0.8\sim 0.98$ ),20 世纪 70 年代以后普遍采用同工酶标记进行估计,统计分析由单基因座向多基因座发展。根据近年来同工酶统计结果,松属树种异交率一般很高,平均在 90%左右<sup>[46]</sup>,但是树种间的异交率存在较大差异。其中最高的达到了完全异交,如, *P. strobus* 和 *P. contorta ssp. Latifolia*, 异交率分别为 1.02 和 1.00<sup>[47]</sup>。 *P. banksiana* 和 *P. jeffrey* 的异交程度在松属树种中处于中等,异交率分别为 0.88 和 0.89<sup>[47]</sup>。但是松属中也存在异交率较低的树种,如 *P. leucodermis*<sup>[48]</sup>,异交率低于 0.70。达尔文和最早的群体遗传学理论,都认为繁育系统对生物的遗传多样性及其进化起重要作用。最近研究不断证明交配系统是影响植物遗传多样性及其分配的最主要因素<sup>[44]</sup>。因为交配机制不一样,将对群体和个体的杂合度产生直接影响,异交率高,则植物群体和个体倾向于杂合,反之易于纯合。松属植物异交率高,其个体间和群体间的基因交流则多,基因型的杂合程度相应也较高。同时,交配机制对群体间的基因分化也将产生间接影响,研究表明,异交植物的群体分化不到自交植物的群体分

化程度的一半<sup>[28]</sup>。

### 3.2 生境片段化对遗传多样性的影响与保护

生境片段化是指大而连续的生境被变成空间隔离的小群体的现象。大群体生境片段化以后将会对其遗传多样性及结构产生影响,影响包括小群体的遗传漂变、异交率减少、基因流动减少等。Szmidt 等分析了生境片段化对交配系统的影响<sup>[49]</sup>,结果在连续的松林中异交率为  $tm=0.91$ ,生境片段化的小群体中异交率为  $tm=0.886$ ,而在零散的个体中异交率仅为  $tm=0.739$ ,后两者明显低于前者。当然生境片段化并不意味着遗传多样性一定降低,但是这种概率是很高的。对于受瓶颈制约的小群体(即濒危群体),应尽快恢复其群体大小,防止该群体资源的丢失。当小群体尚未达到濒危程度且恢复原群体大小有困难,则可以采取在残留群体间保护和补充部分小群体,增加群体间的基因流动即所谓的基因流蹬脚石,这对于风媒异交的松属物种,将会是有效的<sup>[50]</sup>。

## 4 松属的起源及其遗传多样性保护策略

### 4.1 松属的起源

松属起源于中生代三叠纪<sup>[51]</sup>,绝大多数种分布于北半球,南半球只有苏门达腊松(*P. merkusii*)<sup>[2]</sup>,其中北美洲和中美洲是松属的现代分布中心,是目前松属树种多样性最丰富的地区。但北美洲不是松属的起源中心,松属的起源中心位于亚洲,因为起源地应具备该类植物最早化石及原始类群最集中的地区<sup>[51]</sup>。中国西南至越南集中分布了该属的 2 个原始亚属,即扁叶松亚属(*Subgen. Ducampopinus*)和白皮松亚属(*Subgen. Parrya*),在我国四川威远地区晚三叠纪地层发现的松属孢粉化石,是至今最早的松树化石<sup>[52]</sup>,因此,中国西南至越南一带最有可能是松属的起源中心。

### 4.2 松属遗传多样性保护策略研究

松属植物遗传多样性丰富,经济价值高,但由于人为干扰和破坏严重,造成大量遗传资源严重破坏,如白皮松(*P. bungeana*),据记载唐代以前白皮松在我国西北诸省均有分布<sup>[53]</sup>,但由于人为破坏和生态环境恶化,目前白皮松天然资源锐减,呈现明显的片段化分布<sup>[54]</sup>,等位酶分析结果表明白皮松群体内多样性程度低,群体间分化程度高,需要进行遗传资源的有效保护<sup>[55]</sup>。遗传多样性资源保护主要有 3 种方式,即异地保护、原地保护和设备保护<sup>[5]</sup>。不同的保存方式各有不同的优缺点,原地保护可以保存原生境且成本低,但保存点分散,管理不方便,适合天然居群面积较大、多样性程度高而居群间分化小的物种;异地保护和设备保护可以收集不同地点的遗传材料进行集中保护,管理方便,但收集成本高,其中种子、花粉等器官的设备保存每年还需要较高的维护费和继代保护问题等,因此适合抢救性遗传保护和居群分散且分化程度高的物种。如果物种常以较小群体存在,群体间的分化又很大,群体内的多样性程度不高,对于这样的物种应保存较多的群体样本,群体内的个体数不一定很大,通常对这样的物种采取异地保护(*ex situ*)是比较方便有效的<sup>[50]</sup>,反之原地保护(*in situ*)可

能更有效,或者必要时原地、异地或其他保存方式并用,以达到最有效的保护。

核心种质保存是较高级的遗传多样性保存形式,即通过遗传检测结合统计分析制定科学的样本容量,尽可能地去除遗传重复,实现以最少的样本保存最大限度的遗传多样性<sup>[56]</sup>。其中科学的取样策略是核心种质保护策略中最重要的内容。关于核心种质保存的取样策略包括 G 策略、H 策略等<sup>[57]</sup>,在松树保存研究中,多应用系统分层取样,即首先在全分布区内确定群体样本,然后在群体内抽取采种母株,最后还可能需要在母株家系内进一步抽取子代个体样本<sup>[55]</sup>。Kim 等<sup>[58]</sup>在研究韩国松的保护策略时认为应保护较多的群体数(8~13 个),群体内的样本数可以较小(15~30),但 Dovrak 等<sup>[59]</sup>在研究中美洲松核心取样策略时,认为群体数可以较少(3~5 个),但群体内个体数应较大( $\geq 50$ )。李斌等<sup>[55]</sup>研究了白皮松基因保护取样策略,其在联合分析群体/群体内家系、家系/家系内子代个体等样本关系的基础上,认为对于以异交授粉为主的松树等植物,其群体间分化水平较低,因此群体样本数不必太大,而群体内个体数则可相对较大,但对少数群体间分化较高而群体内多样性较低的松树树种,则应保存尽可能多的群体样本,同时群体内个体数可适当减少,并且发现核心样本容量与群体间/家系间的分化系数平方根成正比。

总之,到目前为止,松树遗传多样性研究取得了喜人的进展,但也存在一些不足,如,表型多样性性状的确定、评价和统计分析方法不够完善;群体与家系的样本数、观测的位点数目及不同的酶系统对同一树种的遗传多样性参数的影响很大;较先进的 DNA 标记,如 AFLP、SSR 等在松树遗传多样性研究中的应用还很少;有关表型、等位酶及 DNA 标记等不同手段的耦合研究甚少;核心样本策略的研究仍需要深入;遗传多样性保护研究与社会经济发展的关系等鲜见报道。因此,加强上述几方面的研究工作可能是今后的发展趋势。

## 参 考 文 献 (References):

- [1] Fu Li-guo. Pinaceae in Flora of China [R]. In Wu Zhengyi, Raven P H. Flora of China 4, Flora of China Newsletter. Harvard University Herbaria, Cambridge, MA USA, 1999.
- [2] Miller, C N. Mesozoic conifers[J]. Botanical Review, 1997, 43 (2): 217~280.
- [3] LI Bin, GU Wan-Chun, LU Bao-Ming. A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana* [J]. Biodiversity Science, 2002, 10(2): 181~187.  
李 斌, 顾万春, 卢宝铭. 白皮松天然群体种实性状表型多样性研究[J]. 生物多样性, 2002, 10(2): 181~187.
- [4] Price R A. Relationships among the genera of Pinaceae: an immunological comparison[J]. Systematic Botany, 1987, 12: 91~97.
- [5] GU Wan-Chun, Wang Qi, YOU Ying-Tian, SUN Cui-Ling. Introduction to Forest Genetic Resources[M]. Beijing: China Science and Technology Press, 1998.  
顾万春, 王 棋, 游应天, 孙翠玲. 森林遗传资源学概论[M]. 北

京:中国科学技术出版社,1998.

- [6] Hannrup B. Time trend of genetic parameters of wood density and growth characteristics in *Pinus sylvestris*[J]. *Silvae Genetica*, 1998, 47(4): 214~219.
- [7] Harju A M. Genetic and phenotypic variation of seed maturity in *Pinus sylvestris*[J]. *Silvae Genetica*, 1996, 45(4): 205~211.
- [8] Rehfeldt E G. Genetic variation pattern of *Pinus ponderosa* and its application in gene resources management[J]. *Can J for Res*, 1991, 21(10): 1491~1450.
- [9] YU Hong. Study on genetic diversity and evolution of *Pinus yunnanensis*[D]. Dissertation, collected in Library of CAS, 1996.  
虞 泓. 云南松遗传多样性与进化研究[D]. 博士论文, 中科院图书馆馆藏, 1996.
- [10] SONG Chao-Shu. Study on morphological traits and types of *Pinus tabulaeformis* in Taiyue Mount, Shanxi [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1979, 15(2), 153~156.  
宋朝枢. 山西太岳山油松形态特征与类型的初步研究[J]. *林业科学*, 1979, 15(2), 153~156.
- [11] Matziris D I. Genetic variation of florescence biology in *Pinus nigra*[J]. *Silvae Genetica*, 1994, 43(5/6): 321~328.
- [12] Kaya I. Genetic variation pattern of population characteristics in *Pinus brutia*[J]. *Silvae Genetica*, 1997, 46(2/3): 73~81.
- [13] Sehgal R N. Variation of cones, seeds and seedling of longleaf pine in India[J]. *Indian J For*, 1994, 17(2): 105~111.
- [14] Kremer A. Genetic variation of leaf order among ages and individual development of three pine species[J]. *Can J For Res*, 1989, 67(4): 1254~1261.
- [15] SUN Douzhi. Variation of isozyme, needle-leaf, cone and seed morphology with resin holes' differences in *P. densiflora* and *P. thunbergii*[J]. *Forestry of Korea*, 1991, 79(4): 424~430.  
孙斗植. 日本赤松、日本黑松中随树脂道指数不同而表现的同工酶、针叶、球果和种子的形态学变异[J]. *韩国林业*, 1991, 79(4): 424~430.
- [16] Garrido A G. Progeny test of early semisib for resin in *Pinus elliottii*[J]. *Silvicultura FMS Paulo Brasil*, 1989, 41~39.
- [17] Psarayi I Z. Estimate on genetic parameters of production and quality characteristics of *Pinus elliottiin* Zimbabwe[J]. *Silvae Genetica*, 1996, 45(4): 216~222.
- [18] Wu H X. Study on genetic parameters of growth characteristics of two year old in *Pinus contorta*[J]. *Scand I For Res*, 1994, 10(1): 12~21.
- [19] Wu H X. Genetic relation between temperature and growth in the field and the interaction between genotype and environment in *Pinus contorta*[J]. *Silvae Genetica*, 1997, 46(3): 156~162.
- [20] Hodge G R. The genetic parameters of growth characteristics among different years in *Pinus elliottii* and its effect on breeding[J]. *Silvae Genetica*, 1992, 41(4~5): 252~262.
- [21] GE Song, WANG Ming-Xiu, CHEN Yue-Wu. An analysis of population genetic structure of mason pine by isozyme technique [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1988, 24(4): 399~409.  
葛 颂, 王明庶, 陈岳武. 工酶研究马尾松群体的遗传结构[J]. *林业科学*, 1988, 24(4): 399~409.
- [22] ZHANG Han-Guo, GAO Shi-Xin, ZHANG Min-Li, ZHOU Xian-Chang, PAN Ben-Li, YUAN Xiu-Ling. Study on natural population genetic structure of *Larix olgensis* Henry [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 1995, 23(6): 21~31.  
张含国, 高士新, 张敏莉, 周显昌, 潘本立, 原秀玲. 长白落叶松天然群体遗传结构的研究[J]. *东北林业大学学报*, 1995, 23(6): 21~31.
- [23] Yeh, F C, El-Kassaby Y A. Enzyme variations in natural populations of Sitka spruce[J]. *Can J For Res*, 1980, (10): 415~422.
- [24] El-Kassaby Y A, Sziklai O. Genetic variation of allozyme and quantitative traits in a selected Douglas-fir population[J]. *For Eco and Manag*, 1982, (4): 115~126.
- [25] Daniel L H, Andrew, G C. Principles of population genetics [M]. Sinauer Associates, Inc., USA, 1989, 1~670.
- [26] Furiner G R, Adams W T. Geographic patterns of allozymes variation in Jeffrey pine[J]. *Amer J Bot*, 1986, 73(7): 1009~1015.
- [27] Hamrick J L, Godt M J. Allozyme diversity in plant species [A]. In Brown ADH, Clegg MT, Kahler AL, Wier BS(eds), *Plant population, breeding and genetic resources*[C]. Sinauer, Associates, Inc., Sunderland, MA. 1989, 43~63.
- [28] PANG Guang-Chang, JIANG Dong-Mei. Data analysis and population genetic diversity [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1995, 31(6): 543~550.  
庞广昌, 姜冬梅. 群体遗传多样性和数据分析[J]. *林业科学*, 1995, 31(6): 543~550.
- [29] Mitton J B. Conifers [A], In Tanksley S D and Orton T J(eds): *Isozymes in plant Genetics and Breeding*[C], Part B, 1983, 443~472.
- [30] Hong Y P, Hipkins V D, Strauss S H. Chloroplast DNA diversity among trees, populations and species in the California closed-cone pines( *P. radiata*, *P. mGenetics, uricata*, *P. attenuata*)[J]. *Genetics*, 1993, 135(4): 1187~1196.
- [31] Hamelin R C, Beaulieu J, Plourde A. Genetic diversity in populations of *Cronartium ribicola* in plantations and natural stands of *Pinus strobes*[J]. *Theo Appl Genet*, 1995, 91(8): 1214~1221.
- [32] WANG Xiao-Quan. Studies on the genetic diversity and systematic position of *Cathaya argyrophylla*, with additional reference to the molecular systematics of Pinaceae [D]. Dissertation, collected in the library of CAS, 1997.  
汪小全. 银杉的遗传多样性及系统位置的研究——兼论松科的分子系统学[D]. 博士论文, 中科院图书馆馆藏, 1997.
- [33] GE Song, WANG Hai-Qun, ZHANG Can-Ming, HONG De-Yuan. Population differentiation and genetic diversity of *Cathaya argyrophylla* stands in Bamianshan Mountain [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39(3): 266~271.  
葛 颂, 王海群, 张灿明, 洪德元. 八面山银杉林的遗传多样性与群体分化[J]. *植物学报*, 1997, 39(3): 266~271.
- [34] Singh A, Negi M S, Rajagopal J, Bhatia S, Tomar U K, Srivastava P S, Lakshmikumaran M. Assessment of genetic diversity in *Azadirachta indica* using AFLP markers [J]. *Theo Appl Genet*. 1999, 99(1~2): 272~279.



- [35] Yamamoto T, Shimada T, Kotobuki K, Morimoto Y, Yoshida M. Genetic characterization of Asian chestnut varieties assessed by AFLP[J]. *Breeding Science*, 1998, 48(4): 359~363, 402.
- [36] Muluvi G M, Sprent J I, Soranzo N, Provan J, Odee D, Folkard G, McNicol J W, Powell W. AFLP analysis of genetic variation in *Moringa oleifera* Lam[J]. *Molecular Ecology*, 1999, 8(3): 463~470.
- [37] Winfield M O, Arnold G M, Cooper F, LeRay M, White J, Karp A, Edwards K J. A study of genetic diversity in *Populus nigra* subsp. *Betulifolia* in the upper Severn area of the UK using AFLP markers[J]. *Molecular Ecology*, 1998, 7(1): 3~10.
- [38] Saylor L C. Karyotype analysis of the genus *Pinus*-Subgenus *Strobus*[J]. *Silvae Genetica*, 1983, 32(3~4): 119~124.
- [39] Saylor L C. Karyotype analysis of the genus *Pinus*-Lariciones [J]. *Silvae Genetica*, 1964, 13(6): 165~170.
- [40] Saylor L C. Karyotype analysis of the genus *Pinus*-Lariciones [J]. *Silvae Genetica*, 1964, 13(6): 165~170.
- [41] Saylor L C. Karyotype analysis of the genus-Subgenus *Pinus* [J]. *Silvae Genetica*, 1972, 21(5): 155~163.
- [42] ZHANG Fang, LI Mao-Xue. Karyotype research of three *Pinus* species [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 1984, 12 (Supp): 17~20.  
张方, 李懋学. 三种松属植物的核型研究[J]. *东北林学院学报*, 1984, 12(增刊): 17~20.
- [43] HUANG Rui-Fu. Karyokinesis, meiosis, and karyotype of *Pinus yunnanensis* [J]. *Journal of Yunnan University(Natural Science Edition)*, 1984, 6(1): 82~90.  
黄瑞复. 云南松的有丝分裂、减数分裂和染色体组型[J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 1984, 6(1): 82~90.
- [44] WANG Hong-Xin, HU Zhi-Ang. Mating system, genetic structure and genetic diversity conservation of plant [J]. *Biodiversity Science*, 1996, 4(1): 92~96.  
王洪新, 胡志昂. 植物的繁育系统、遗传结构和遗传多样性保护[J]. *生物多样性*, 1996, 4(1): 92~96.
- [45] GE Song. Review and prospect of plant population genetic structure [A]. *Advances on Plant Science (C)*, Beijing: Higher Education Press, 1998, 1~15.  
葛颂. 植物群体遗传结构研究的回顾与展望[A]. *植物科学进展(C)*(李承森主编). 北京, 高等教育出版社, 1998, 1~15.
- [46] LAI Huan-Lin, WANG Zhang-Rong, CHEN Tian-Hua. Advances in research on mating systems of forest tree populations [J]. *World Forestry Research*, 1997, 5: 10~15.  
赖焕林, 王章荣, 陈天华. 林木群体交配系统研究进展[J]. *世界林业研究*, 1997, 5: 10~15.
- [47] WANG Cong-Yun, DANG Chen-Lin. Mating system, evolution mechanism and population adaptability of plant [J]. *Wuhan Botany Research*, 1999, 17(2): 163~172.  
王崇云, 党承林. 植物的交配系统及其进化机制与种群适应[J]. *武汉植物学研究*, 1999, 17(2): 163~172.
- [48] Scalt A. Allozyme frequency distribution in five European populations of black pine [J]. *Silvae Genetica*, 1994, 43(1): 20~30.
- [49] Szmidszt AE. Contrasting patterns of genetic diversity in two tropical pines *P. kesiya* and *P. merkusii* [J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 436~441.
- [50] CHEN Xiao-Yong. Effects of habitat fragmentation on genetic structure of plant populations and implications for the biodiversity conservation [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(5): 884~892.  
陈小勇. 生境片段化对植物种群遗传结构的影响及植物遗传多样性保护[J]. *生态学报*, 2000, 20(5): 884~892.
- [51] LU Su-Juan, LI Xiang-Wang. Origin, phylogeny and spreading of *Pinus* [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 1999, 14(3): 1~5.  
路素娟, 李乡旺. 松树的起源、演化积扩散[J]. *西北林学院学报*, 1999, 14(3): 1~5.
- [52] Richardson, JB. Lower and middle Palaeozoic Records of Terrestrial Polymorphs [A]. In: Jansonius I and McGregor DC eds, *Palynology: principles and applications* [M]. AASP Foundation, 1996, 2: 555~574.
- [53] LI Bin, GU Wan-Chun. Distribution of natural resources and research review on *Pinus bungeana* [J]. *Forest Research*, 2003, 16(2): 225~232.  
李斌, 顾万春. 白皮松天然分布特点与研究进展[J]. *林业科学研究*, 2003, 16(2): 225~232.
- [54] ZHAO Yan, ZHANG Xue-Zhong, WANG Xiao-An. Study on geographical distribution law of *Pinus bungeana* natural forests in China [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 1995, 15(2): 161~166.  
赵焱, 张学忠, 王孝安. 白皮松天然林地分布规律研究[J]. *西北植物学报*, 1995, 15(2): 161~166.
- [55] LI Bin, GU Wan-Chun, ZHOU Shi-Liang. Conservation genetics of *Pinus bungeana* I. Gene conservation analysis [J]. *Biodiversity Science*, 2003, 11(1): 28~36.  
李斌, 顾万春, 周世良. 白皮松的保育遗传学研究 I. 基因保护分析[J]. *生物多样性*, 2003, 11(1): 28~36.
- [56] LI Zi-Chao, ZHANG Hong-Liang, SUN Chuan-Qing, WANG Xiang-Kun. Status and prospects of core collection in plant germplasm resources [J]. *Journal of China Agricultural University*, 1999, 4(5): 1~8.  
李自超, 张洪亮, 孙传清, 王象坤. 植物遗传资源核心种质研究现状与展望[J]. *中国农业大学学报*, 1999, 4(5): 1~8.
- [57] Spagnoletti P L, Qualset C O. Evaluation of five strategies for obtaining a core subset from a large genetic resources collection of durum wheat [J]. *Theor Appl Genet*. 1993, 87: 295~304.
- [58] Kim Z S, Yi C H, Seok W. Genetic variation and sampling strategy for conservation in *Pinus* species [A]. In: Kim ZS, Hans HH, eds. *Conservation and manipulation of genetic resources in forestry* [M]. Seoul: Kwang Moon Kag., 1994, 294~319.
- [59] Dovrak WS, Hamrick JL, Hodge GR. Assessing the sampling efficiency of *ex situ* gene conservation efforts in natural pine populations in central America [J]. *Forest Genetics*, 1999, 6(1): 21~28.