

# 松树抗病育种研究进展

高景斌<sup>1,2</sup>, 冈村政则<sup>3</sup> (1. 南京林业大学森林资源与环境学院, 江苏南京210037; 2. 中日合作安徽省松材线虫抗性育种中心, 安徽合肥230031; 3. 日本森林综合研究所林木育种中心关西育种场, 日本冈山7094335)

**摘要** 综述了国内外在松树抗病育种的材料选拔与方法、抗性标准评估、抗性机理以及运用基因工程技术开展抗病育种的研究进展, 尤其总结了松材线虫病抗病育种研究的状况。

**关键词** 抗性育种; 松树; 松材线虫

中图分类号 S722.3+6 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2008)31-13632-04

## Research Progress on Resistance Breeding in Pine

GAO Jinglin et al (College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037)

**Abstract** This paper reviewed the selection of materials in Pine trees resistant breeding and methods, standards assessment resistance, resistance mechanism and the use of genetic engineering technologies for resistance breeding at home and abroad, especially summarized the present situation of resistance breeding on the Pine wood nematode.

**Key words** Resistance breeding; Pines; Pine wood nematode

植物抗性研究已有130多年历史, 但林木抗性研究始于20世纪30年代。林木在自然中生长受到来自各个方面的危害, 其中病虫害的危害是一个重要的方面。人们为了减少损失, 采用不同的防治措施, 为此, 付出了高昂的防治成本的同时, 又给生态环境造成了污染。另外, 现代工业的发展, 对能源的需求主要依赖石油和煤炭, 导致温室效应的产生和酸雨的形成, 林木生存的地理和气候条件变得更加恶劣, 一些林木的生长生理特性发生不同程度的变化, 抗病虫害的能力也发生相应的变化。在林木育种技术发展的进程中, 林木病虫害抗性育种研究也日益受到重视, 林木抗性育种显得更加迫切, 国内外林木研究者对很多用材林、生态林、经济林及珍稀树种做过抗性育种研究, 抗性选拔和抗性品种培育是林木育种的主要研究方向。松树作为我国主要造林树种, 易受到各种病虫害的危害, 特别是马尾松等树种受到松材线虫的严重威胁。为此, 笔者对松树这一我国主要造林树种的抗病育种研究进展状况进行了阐述, 特别总结了松树的抗松材线虫病的抗性育种的相关研究进展。

### 1 抗性育种的方法

**1.1 抗性材料的选择** 林木抗性育种的材料选择来源很多, 研究者在与需求目标相近的属间, 通过抗性的差异可以实现目的要求的选拔。Hoff等阐述了华山松在德国表现抗病, 在美国则表现中等抗病, 但也有些共有的规律, 即欧洲和亚洲原产五针松的大多数都较北美产树种抗疤锈病<sup>[1-2]</sup>。Tainter等对45种松树做了梭锈病人工接种, 结果有26个种和变种对该种锈病感病。美国产的松树中, 除光叶松(*P. leiophylla*)外, 对此病均敏感; 亚洲产的松树间敏感性有差异, 如日本黑松(*P. thunbergii*)中度感病; 日本赤松(*P. densiflora*)和马尾松的敏感性低于爱尔达松和印度长叶松<sup>[3]</sup>。叶建仁等开展松针褐斑病的抗性育种研究, 采用选拔及无性系测定, 已经获得抗性较高的个体<sup>[4]</sup>。Ades等用辐射松属的22个全同胞家系中的52个无性系做大田抗针叶枯萎病测定, 结果无性系间发病率在8%~60%, 平均为21.1%, 如选出最抗病的5个单株, 平均发病率可降至12%; 在罗马尼亚对花

旗松无性系抗黑霉病(*Phaeocorypus gaunarii*)能力调查时, 发现无性系间抗性差异极显著。抗性的重复率为80.7%, 选出最优无性系时, 抗性增益可达36.9%<sup>[5]</sup>。

松属不同树种之间存在着相当明显的抗松材线虫的差异。对各种树种的接种鉴定表明, 日本<sup>[6]</sup>黑松、日本赤松、琉球松属高感病性的树种, 而火炬松(*Pinus taeda*)、美国五针松(*P. strobes*)、黄松(*P. thunbergii* × *P. massoniana*)等的抗性较强。在北美大陆, 东西海岸松树树种对松材线虫的抗性存在着显著差异, 原产于美国西海岸到墨西哥的松树树种抗性较弱, 如加州沼松(*P. muricata*)、辐射松(*P. radiata*)、西黄松(*P. ponderosa*)、光叶松、米却肯松(*P. michauxiana*)、卵果松(*P. oocarpa*)、拟北美乔松(*P. pseudostrobus*)等。原产美国东海岸的松属树种都显示出较强的抗性, 如火炬松、湿地松(*P. edulis*)、北美短叶松(*P. banksiana*)、美国五针松、辛松(*P. pungens*)、美国沙松(*P. clausa*)等。在东南亚地区原产的松属树种中, 黄山松(*P. hwangshanensis*)、中国台湾五针松(*P. morrissonicola*)、葵花松(*P. fenzliana*)属于抗性较强的树种, 日本赤松、黑松、红松(*P. koraiensis*)、琉球松(*P. luchuensis*)、思茅松(*P. khasya*)为感病性树种, 马尾松(*P. massoniana*)和油松(*P. tabulaeformis*)属于具有中等抗性的树种, 而白皮松(*P. bungeana*)和华山松(*P. armandi*)属中等感病性的树种。欧洲大陆的欧洲赤松(*P. sylvestris*)、欧洲黑松(*P. nigra*)和意大利伞松(*P. pinea*)等也是松材线虫的感病性树种。松属不同树种对松材线虫的抗性存在的差异已被认可, 另外还表现出种内抗性变异。人工接种试验表明, 火炬松不同家系的存活率变动幅度为39%~67%, 日本赤松家系的存活率变动幅度为7%~38%, 黑松家系的存活率变动幅度为0~22%。

根据中日合作松材线虫抗性育种中心的研究表明, 黄山松对松材线虫的抗性非常差, 似乎与黑松一样的弱<sup>[7-8]</sup>。徐福元等、汪企明等对南京地区主要松种的感病性测定结果表明: 火炬松、短叶松、刚松及中龄(10年生左右)马尾松无感病症状, 说明其抗病性强; 黑松、赤松100%感病死亡, 湿地松、晚松、马尾松幼龄(1年生)和大龄林(28年生)等均有不同程度的感病, 其发病死亡率分别为20%、25%、30%和40%; 松种的感病死亡率顺序为: 黑松、赤松 > 晚松 > 湿地松 > 马尾

**作者简介** 高景斌(1965-), 男, 安徽合肥人, 高级工程师, 从事马尾松抗性育种方面的研究。

**收稿日期** 2008-08-07

松> 刚松、短叶松、火炬松。火炬松、短叶松、刚松为抗性松种, 马尾松中龄为该松种抗性期, 马尾松3~14年生为高抗期, 1~2年生(苗期)和16年生以上各龄期均有不同程度的感病。尽管在不同的试验条件和树龄下, 各松树品种之间的抗性顺序不尽相同, 如马尾松与湿地松抗性能力就有着不同的结果, 但各种试验的表明松树之间存在着抗性差异<sup>[9-10]</sup>。

自然界中家系或个体之间, 不论属间和属内都存在抗性差异, 从而为抗性育种的选拔和测定奠定了可能性, 也为材料的选择提供了范围。

**1.2 杂交获得抗性材料** 1983~1988年, 日本开始从中国引进马尾松花粉, 进行黑松和马尾松的杂交育种工作。参加杂交育种的共15个县, 仅九州地区就杂交19万袋, 获得杂交苗木16万株。1992年, 林木育种中心注册登记1个杂交品种, 名为“关东林育1号”。该品种对松材线虫的抗性强, 也适合用材生产。它是黑松和马尾松的杂交家系, 一般统称为“和松”。1987、1988、1989年3次对黑松×赤松杂交家系的抗性无性系进行接种试验, 结果确认其具有较强的抗性。鉴定的结果还表明, 母本和父本的抗性选择可以提高杂交家系的抗性; 母本或父本无论那一方有抗性都可提高杂交家系的抗性。在日本关西育种场, 以4个赤松抗性无性系为母本, 分别以3个赤松抗性无性系、3个赤松优树非抗性无性系进行杂交, 研究其人工杂交家系的抗性。结果表明, 抗性赤松×非抗性赤松的杂交组合接种苗木成活率在25%~95%, 而抗性赤松×抗性赤松的杂交组合接种苗木成活率高达80%~100%。人工接种日本赤松×油松(*P. densiflora* × *P. tabulaeformis*)、日本赤松×欧洲黑松(*P. densiflora* × *P. nigra*)、黑松×琉球松(*P. thunbergii* × *P. luchuensis*)、黑松×岛松(*P. thunbergii* × *P. insularis*)的杂种(F<sub>1</sub>), 对松材线虫有抗性, 这些杂种的抗性取决于母本。在日本赤松×油松(*P. densiflora* × *P. tabulaeformis*)的杂交组合中, 由于日本赤松无性系的抗性不同, 其杂种后代的存活率为13%~100%, 变异很大。刚松×火炬松(*P. rigida* × *P. taeda*)的杂种后代对松材线虫表现出较强的抗性, 考虑到该杂种的抗寒、抗风、耐瘠薄、速生等特性, 它适合于遭受松材线虫严重危害的林分栽培<sup>[11-12]</sup>。

## 2 接种形式

**2.1 人工接种** 林木的抗虫性鉴定一般基于自然感染, 从试验比较林中选择抗虫个体, 或者从残存林分中选拔抗性个体, 由于林木生长周期长抗虫鉴定所需时间长, 阻碍了林木育种的发展。为此, 通过人工接虫进行林木抗虫性鉴定的研究也就应时而生, 但这方面研究仍处于初始阶段。在其他树种中采用的方法各种各样, 但目的都结合病害的发生特点, 利用简单有效的方法达到使寄主发病或被危害的目的。在松针褐斑病的研究中也采用人工接种病原物, 促进松针发病, 观察各个体的发病进程。

从1973年开始, 日本对赤松和黑松抗性个体选择的技术不断取得进展, 人工接种线虫鉴定松树对松材线虫的抗性逐渐成熟。在人工接种鉴定中, 重要的是控制非遗传性因素的变化。这些因素除对鉴定结果单独作用外, 其复杂的相互作用对鉴定结果也至关重要。鉴定环境、鉴定材料、接种线虫种源、接种数量、接种方法等因素在很大程度上会影响鉴

定的效率和精度, 鉴定过程要严格控制。经过对接种试验技术的研究和不断改进, 确立了效率较高的“改良剥皮接种法”为人工接种方法。该接种方法分2种情况: 在人工接种嫁接苗(一般1年生)时, 距接穗的当年生枝基部20cm处, 剥皮长3~5cm, 宽1.0~1.5cm, 然后用微量注射器定量注射接种线虫悬浮液。在人工接种实生苗(一般2年生)时, 在苗木的根颈部位剥皮长3~5cm, 宽1.0~1.5cm, 然后用微量注射器定量接种线虫悬浮液。该方法的优点是苗木损伤轻, 存活下来的苗木仍然可以用来造林。鉴于接种部位对鉴定结果的影响, 这种改良剥皮接种法只允许在1个接种点进行微量注射。第1次接种线虫测定时, 接种量为0.5万头, 记过选拔后具有一定抗性的树种接种1.0万头, 对多年生的抗性测定林接种量5.0万~10.0万头。接种线虫种源线虫主要用危害力强、增殖率高的“岛原”线虫个体群。我国在松材线虫人工接种时采用“截枝套管法”, 接种线虫5000条/株。安徽林木抗性育种中心采用日本一样的接种方法, 每年使用接种虫源为“KS3B”。

**2.2 抗病性改良** 在林木抗病育种中常采用抗病性改良措施, 早在20世纪60年代, 就运用该方法到林木病虫害的防治中。Hodge等报道了在发病严重的林分中进行间伐感病株, 营建抗病母树林和选择无性系株建立种子园, 2批材料来自60年代所做2片发病率90%以上的湿地松天然林改造的母树林。另一份材料从发病率达80%的林分中选出, 但与一般林分选出的优树共同形成一个种子园的8株抗病优树的子代。试验表明, 抗病母树林子代的自然发病率至少比未改良低1/3, 而且在发病率严重地区, 二者差异很大。种子园子代的抗病性不如改造的母树高, 发病株只比对照少1/5, 认为这是在种子园内由不抗病优树授粉的结果<sup>[13]</sup>。

Hff等在总结了10年白松疱锈病研究结果后, 也提出了以林分选择为基础, 以个体选择为主导的西部白松抗病育种策略。林分选择的标准是: 发病严重而均匀; 每株树上至少要有10个溃疡斑; 树龄至少在25年以上; 林分密度要小, 树冠彼此能分开, 个体选择标准以无病或少病为主。为此提出了不同发病程度林分中允许候选株的最高病斑标准<sup>[2]</sup>。

## 3 抗性指标的评价

**3.1 抗性指标划分** 20世纪90年代初, 在测定病虫害危害时经常采用传统的判断方法, 粗线条地分3级: +级, 寄主抗虫性较强, 害虫寄生率低, 并不易在该树上扩展蔓延; ++级, 中等抗性, 树木被害后树势衰弱, 但不易枯死; +++级, 寄主抗性弱, 受害率高, 受害后易枯死。以后, 黄金水等引用逐步聚类法, 以胸径和被害株率(=1-抗虫株率)为聚类指标将抗性分为3级<sup>[14]</sup>。张恩光等则将聚类指标扩大到6个, 并分为免疫、高抗、抗性、感虫和高感5级<sup>[15]</sup>。高汉忠等更将测定规模扩大到138个树种, 且设计了有选择条件和无选择条件2种测定环境, 使抗虫性的研究更深化了一层。陈辉等以上述抗性分级法为基础, 构建了“抗性指数”的概念, 以求将树木抗虫性由定性描述转为定量描述, 使指标更具准确性和可比性<sup>[16]</sup>。

徐福元等、汪企明等、谈家金等在研究松材线虫感病与

抗性中,将松树流脂量和针叶枯萎分成5个等级,抗性判断时先将病情级别按常规转换成感病指数,然后采用抗性指数作为判定抗性强弱的指标;也有以抗病指数表示的<sup>[9-10,17]</sup>。

**3.2 设立抗性参照指标** 松树抗病虫害的个体不能简单地理解为绝对的抗性,每个抗性个体的子代或者其无性系的繁殖个体,在自然界中也会受到一定程度的危害,有的甚至会出现死亡,出现这种情况不能全面否定已获得材料的抗性特征,而因该结合具体因素给予分析。一是重新评估抗性个体的抗性水平,比较家系或个体之间的差异,改良和提高抗性母材料的抗性能力;二是分析发病的原因,确认是否为原抗性对象的因子;三是研究抗性材料的垂直抗性和水平抗性的环境变异。因此,在抗性测定的时候,确定抗性标准是非常有必要的,结合生产实际和试验的可能性,确定一定的抗性参照标准很关键。日本抗松材线虫育种事业中的抗性标准判定方法:从人工接种松材线虫后松苗枯损的延续情况看,接种后10 d出现凋萎症状,20 d开始有枯死苗,40 d枯死苗数量急剧增加,此后趋于稳定。据此制定松树对松材线虫最终的抗性判别标准为:赤松(适用于第1次鉴定和第2次鉴定),接种8周时,苗木存活率与火炬松相当或超过火炬松者为合格。黑松,第1次鉴定与赤松一样都是用接种8周作为判定合格与否的时限。第2次鉴定采用接种6周的存活率占火炬松60%以上者为合格。安徽省抗性育种中心以火炬松作为抗性参照树种,选拔出马尾松抗性水平达到或者超过火炬松<sup>[18-19]</sup>。

#### 4 抗性机制

**4.1 植物抗病反应** 植物在长期的生长与病虫害相互作用及相互选择、协同进化的过程中,逐渐获得了一系列复杂的防御机制来保护自己。这种机制既有专一性的抗性,也有非专一性的抗性,有的表达是组成型的而也有诱导型的抗性。寄主植物可采用多种方式来抵御病原的侵染,如产生加固和阻止病原生长的细胞壁成分,合成小分子抑真菌物质如植保素(Phytoalexin),毒性酚类小分子化合物;诱导产生各种病程相关蛋白(Pathogenesis related, PR 蛋白),如几丁质酶、葡聚糖酶等;蛋白酶抑制剂的生成,释放各种活性氧以及发生过敏反应(Hypersensitive response, HR)等。而寄主体内本身含有的有些物质如皂甙(Saponin)、硫苷(Glucosinolate)、生氰糖苷(Cyanogenicglycoside)等也具抗病性。戈峰等分析比较了我国松树的3种代表树种油松、马尾松、落叶松针叶受松毛虫危害后诱导其体内化学物质的短期及长期变化,时间和空间变化,以及用相应针叶饲养的害虫的生长发育情况,结果表明,松树受害后会产生迅速诱导抗性和滞后诱导抗性,并对松毛虫种群动态产生作用<sup>[3]</sup>。赵振东等、葛明宏等诱导试验结果表明IBA、乙烯、IBA+乙烯对马尾松的诱抗效果达60%,Ca<sup>2+</sup>+IBA对黑松的诱抗效果为36.6%<sup>[20-21]</sup>。

徐福元等对马尾松抗松材线虫测定研究中,不同马尾松种源抗性水平不同,且14年生以下和生长旺盛的马尾松幼树抗病,16年生以上和长势弱中龄、成熟和过熟林抗性弱,并随着树龄的增加和长势的减弱抗病能力减弱。分析研究了高抗、中抗和敏感马尾松种源,在接种松材线虫后所引起的中性萜类(主要是倍半萜类)组分含量变化规律,以及含量变

化与种源抗性间的相关性变化规律。结果表明,接种使抗性马尾松种源中某些萜类组分如长叶烯等增多,而某些组分如反式石竹烯等减少;接种使高抗种源中长叶烯与反式石竹烯含量比值先减小后增大,且超过接种前的水平,但是未改变种源的抗病特征<sup>[22]</sup>。

**4.2 抗病基因** 根据基因作用性质,把在抗病过程中起作用的基因分为<sup>[23-24]</sup>:抗病基因和防卫基因。抗病基因是指基因对基因假说中寄主植物中的与病原物无毒基因相应的表现出不亲和互作的基因,其编码的产物具有特异性,即只与特异的病原物的无毒基因产物相互作用。防卫基因是在抗病机制中最终起作用的基因,它们编码的产物直接或间接作用于病原物,它们一般是受病原菌诱导表达的,编码产物比较容易分离,而抗病基因是组成型表达的,编码产物不容易被分离。与抗病基因相对的是感病基因,在没有病原物侵染时,它们都一样地是植物正常代谢所必需的产物,只有在病原物侵染植物后,它们才表现出不同的功能,而且抗病基因与感病基因在结构上具有非常相似的序列,可能只有在某些特殊的位点上具有不同的序列。

抗病基因编码的产物是启动植物抗病反应的信号,目前已经有十几种抗病基因被克隆出来。在抗病基因克隆工作中,主要的克隆有定位克隆和转座标记技术2种方法<sup>[25]</sup>。转座标记法是将转座子或插入到欲分离基因的内部或附近,基因发生突变而被标识,然后用插入片段作探针,即可以从被标识的突变体基因文库中克隆基因。定位克隆或图位克隆法是首先通过鉴定与目的基因连锁的分子标记,进而借助与染色体步移或登陆等方法来克隆目的基因。这种方法比较适用于基因组较小的植物,如在拟南芥中这种方法比较适用。最早应用转座子标记技术克隆出的基因是玉米中的1个基因。但是这个基因并不符合基因对基因的理论,最早被克隆出的符合基因对基因理论的抗病基因是采用定位克隆策略克隆出的番茄的基因。

松树的基因组比较大,在抗性基因方面的研究相对比较少。日本林木育种中心矶田圭哉等,利用抗性黑松和赤松的子代建立cDNA文库,运用EST分子标记通过实时PCR探索相关的抗性基因。目前,在半同胞家系中已经取得部分与松材线虫抗性相关的基因,将在全同胞家系中进一步开展研究。

#### 5 抗性基因育种

随着生物工程技术的发展,运用基因工程技术在林木抗性育种的新品种的培育和选拔上,已经有着很多成功的事例。中国科学院上海植物生物研究所和南京林业大学合作,将Bt基因导入毛白杨和美洲黑杨与小叶杨无性系NL280106。中国科学院微生物所对Bt基因的5c端和3c端进行改造,构建了带有双转录的增强子,并植入翻译增强子TMV的8片段的中间载体,分别将有4种不同缺失长度的Bt基因载体,即含全长基因316、218、211、118 kb转入农杆菌LBA4404,并与中国林业科学院合作转化欧洲黑杨共获得54棵转基因植株。后来中国林业科学院又把上述Bt基因导入欧美杨和美洲黑杨,成功地获得转Bt基因抗叶部害虫植株。1998年, Son-Suk Gyu等在杂种杨转基因研究时,发现PE

HA101 载体比 LBA4404/PBI21 效率高达 6 倍<sup>[26-27]</sup>。到目前为止,表达 B 基因的树种有杨树、苹果、核桃和云杉等,在松属品种上有落叶松、花旗松、火炬松<sup>[27-28]</sup>。

另外,已有多种蛋白酶抑制剂基因或 cDNA 克隆,并得到 1 批转基因植株,转基因植株表现出好的抗虫效果,尤其是丝氨酸类蛋白酶抑制剂中豇豆胰蛋白酶抑制剂(CPT)和马铃薯蛋白酶抑制剂(P)。豇豆胰蛋白酶抑制剂具有广抗虫性<sup>[29]</sup>,纯化的 CPT 对鳞翅目、鞘翅目及直翅目的害虫有毒性。

一般来说,树木病害大多是多基因抗性,这给基因工程带来一定难度;其次是大多数树木病害的分子遗传学的机理不十分清楚,这使该项工作难度加大。无论如何,只要加强这方面的工作,特别是寻找抗菌基因,不仅从植物和病原菌中找,还可从其他生物中找,相信在不久的将来一定能培育出树木抗性重组新品种。松树的抗性基因工程也会同样随着林木基因工程技术的发展而发展,也一定有着各种抗性基因的新品种被运用到林业实践中。

#### 参考文献

- [1] 马常耕. 国际林木抗病育种的基本经验[J]. 世界林业研究,1995(4):13-20.
- [2] HOFF R J, MCDONALD G I. Variation of virulence of white pine blister rust [J]. *For J For Pathol*, 1993, 23:103-109.
- [3] TAINIER F H, ANDERSON R L. Twenty-six new pine hosts of fusiform rust [J]. *Hort Disease*, 1993, 77:17-20.
- [4] 叶建仁. 抗松针褐斑病湿地选育和抗病机制研究[D]. 南京:南京林业大学,1992.
- [5] ADES P K, SIMPSON J A. Selection for resistance to *Ditistroma* [Septospora (dmg) Mordet] needle blight in *Pinus radiata* [J]. *New For*, 1990, 4:27-35.
- [6] 日本全国病虫害防治协会. 松食害虫 松材线虫病 - 变迁与最近的研究[M]. 文殊出版社,1997:168-274.
- [7] 高景斌,徐六一,户田忠雄. 安徽省开展松材线虫抗性育种研究概述[J]. 林木育种,2004(1):2-3.
- [8] 蔡卫兵,席启俊,户田忠雄. 安徽省松材线虫病危害与开始抗性育种[J]. 森林防疫,2003,152(3):4-10.
- [9] 徐福元,席克,徐刚,等. 不同龄级马尾松对松材线虫病抗性的探索[J]. 南京林业大学学报,1994,18(3):27-33.
- [10] 汪企明,徐福元,葛明宏,等. 13 年生马尾松 30 个种源对松材线虫抗性变异初步研究[J]. 浙江林学院学报,1997,14(1):29-34.

(上接第13631页)

为阳性树种,在盖度较大的情况下更新不良,火干扰样地中的灌木层马尾松个体数量增加,说明低强度地表火有利于马尾松林的更新。

#### 参考文献

- [1] 林业部林业区划办公室杉木、马尾松树种区域研究协作组. 主要树种种子区划研究[M]. 北京:中国林业出版社,1988:163-224.
- [2] 孔国辉,莫江明. 人为干扰对鼎湖山马尾松林种群动态的影响[J]. 热带亚热带植物学报,2002,10(3):193-200.
- [3] MOJ M, BROWNS, LENART M, et al. Nutrient dynamics of a human impacted pine forest in a MAB reserve of subtropical China [J]. *Biologica*, 1995, 27(3):290-304.

- [11] 王斐,申荷丽. 日本的松材线虫育种研究[J]. 世界林业研究,2004,17(6):44-46.
- [12] 户田忠雄,西村庆二. 关于柳杉柳蝇抗性育种的研究[J]. 林木育种,1993(11):37-88.
- [13] HODGE G R, SCHMIDT R A, WHITE, T L. Substantial realized gains from selection of fusiform rust-free trees in highly infected stands of slash pine [J]. *SJAF*, 1990, 14:143-146.
- [14] 黄金水. 不同地理种源林麻黄对星天牛抗性的研究[J]. 林业科学研究,1993,6(专刊):33-37.
- [15] 张思光,刘荣光. 宁夏防护林天牛危害调查及林分结构配置[J]. 西北林学院学报,1995,10(2):16.
- [16] 高汉忠,杨零彦,魏佳宁. 树木对两种天牛抗性的调查[J]. 西北林学院学报,1997,12(5):42.
- [17] 谈家金,杨荣铮,吴慧平. 不同地理种群的松材线虫对马尾松的致病力差异[J]. 植物检疫,2000,14(6):324-325.
- [18] 蔡卫兵,徐六一,席启俊,等. 马尾松松材线虫抗性育种技术开发——一次接种测定结构及其成果的早期应用[J]. 安徽农业科技,2005(2):248-249.
- [19] 徐六一,高景斌,蔡卫兵,等. 松属树种松材线虫抗性变异的确认,第二届项目技术成果发表论文集[C]. 安徽省抗性育种中心印刷,2005.
- [20] 赵振东,胡樾萼,李冬梅,等. 抗松材线虫病马尾松种源化学成分与抗性机理研究 第 一 报 [J]. 林产化学与工业,2001,21(3):52-58.
- [21] 葛明宏,徐福元,张培,等. 激素、钙、水杨酸和铵诱导马尾松、黑松抗松材线虫病的研究[J]. 江苏林业科技,1999,26(1):7-12.
- [22] 徐福元,席克,徐刚,等. 不同龄级马尾松对松材线虫病抗性的探讨[J]. 南京林业大学学报,1994,18(3):27-33.
- [23] 王媛,杨红玉. 植物的抗病性及其分子机制[J]. 安徽农学通报,2006,12(9):47-50.
- [24] 余叔文,汤章城. 植物生理与分子生物学[M]. 2 版. 北京:科学出版社,1999:770.
- [25] KLHNER K W, ELIIS D D, MCCOWN B H, et al. Field evaluation of transgenic poplar expressing a *Bacillus thuringiensis* *cry1A(a)*  $\delta$ -endotoxin gene against forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) and gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) following winter dormancy [J]. *Environmental Entomology*, 1995, 24:1358-1364.
- [26] DOWD P F, LAGRIMIN L M, HERMS D A. Differential leaf resistance to insects of transgenic sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) expression tobacco anionic peroxidase [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 1998, 54:712-720.
- [27] WANG J G, WANG H, GUERRA D J. Expression of a synthetic antifreeze protein in potato reduces electrolyte release at freezing temperatures [J]. *Transgenic Research*, 1996, 5:289-301.
- [28] DEVER M, CARSONS, NOLAN M, et al. Randomly amplified polymorphic DNA marks tightly linked to a gene for resistance to white pine blister rust in sugar pine [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92:2066-2070.
- [29] 黄自然,郑庭辉,梁怡章,等. 柞蚕抗菌肽的抑菌效应[J]. 科学通报,1986(14):1107-1109.

- [4] 杨利民,韩梅,李建东. 中国东北样带草地群落放牧干扰植物多样性的变化[J]. 植物生态学报,2001,25(1):110-114.
- [5] 王伯荪. 植物群落学[M]. 北京:高等教育出版社,1987.
- [6] 马克平. 生物多样性的测度方法[C]// 钱迎倩,马克平. 生物多样性研究的原理与方法. 北京:中国科学技术出版社,1994:141-165.
- [7] 马克平,黄建辉,于顺利,等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样指数[J]. 生态学报,1995,15(3):268-277.
- [8] BAZZAF A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois [J]. *Ecology*, 1975, 56:485-488.
- [9] 黄建辉. 生态系统内的物种多样性对稳定性的影响[C]// 钱迎倩,马克平. 生物多样性研究的原理与方法. 北京:中国科学技术出版社,1994:178-191.
- [10] 陈章和. 几个森林群落的结构分析[C]// 中国科学院华南植物研究所集刊,1992:58-71.