

东北山定子(*Malus baccata*(L.) Borkh)野生居群表型遗传多样性分析及生态地理分布研究

杨 锋^{1,2}, 刘 志², 伊 凯², 刘延杰³, 王 强⁴, 孙建设¹

(¹ 河北农业大学, 保定 071000; ² 辽宁省果树科学研究所, 营口 115009;

³ 黑龙江农科院牡丹江分院, 牡丹江 157000; ⁴ 中国农业科学院果树研究所, 辽宁兴城 125100)

摘要: 东北山定子(*Malus baccata*(L.) Borkh)野生居群集中分布区位于49°11'~50°40'N, 119°42'~120°16'E之间, 海拔520~670 m, 呈带状分布于大兴安岭西南麓与呼伦贝尔平原交接的河床半湿地, 面积约230 km², 处于原始野生状态。调查423份自然变异类型表明: 树龄最大400年生以上, 30~50年生为主体占37%; 树姿以直立型与开张型为主, 垂枝型占14%; 株高与冠径均呈正态分布, 矮生型占19.8%; 果实颜色由黄经红到紫色变异, 浓红型占43.8%, 黄色与紫色类型分别占4.5%、3.2%; 果实酸、酸甜、甜酸共占总群体的72.9%; 自然授粉前提下, 平均每花序坐果3个的占47.7%, 坐果5个的占26.5%, 3.5%的成龄树没有果实; 叶形与果形有扁圆、圆、卵圆、长椭圆等, 但叶形与果形之间无遗传相关性。群体遗传分析参考国内外研究进展, 结合分布区的GPS、河流走向、地貌特征、树龄分布、采访记录等推测: 东北山定子是山定子组(*Malus baccatus* Jiang)的地理亚种, 集中分布于大兴安岭西南麓的山谷间, 海拔800m左右, 种子经河水、鸟类等作用, 延伊敏河、根河、海拉尔河、雅鲁河等流域自然迁徙扩散至海拉尔的黑羊站、蒙古屯、哈克镇, 满洲里黑山头口岸的弘吉拉布等地, 在近河的山谷地带逐渐适应繁衍形成二级集中分布区。

关键词: 山定子; 野生居群; 地理分布; 群体遗传

Studies on Geographical Regions and Analysis on Genetic Diversity of Phenotypic of Natural Population of '*Malus baccata*(L.) Borkh' in Northeast of China

YANG Feng^{1,2}, LIU Zhi², YI Kai², LIU Yan-jie³, WANG Qiang⁴, SUN Jian-she¹

(¹ Agricultural University of Hebei, Baoding 071000; ² Liaoning Institute of Pomology, Yingkou 115009;

³ Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences in Mudanjiang Branch, Mudanjiang 157000;

⁴ Fruit-tree Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xingcheng Liaoning 125100)

Abstract: The concentration distribution areas of natural population of *Malus baccata*(L.) Borkh are located in 49°11'~50°40'N, 119°42'~120°16'E, altitude from 620 m to 670 m, present a form of band and cover the connection of half-moisture land between Foothill of Da Xinganling and Plain of Hu Lunbeier, cover the surface of 230km². They preserved naturally. 423 of individuals were tested. The results indicated that 1 to 400 years old of tree-age were found, and 37% of them were from 30 to 50 years old. Upright and open were the 2 mainly types of tree figure, dropping style take the occupation of 14%. Tree height and crown diameter presented a trend of Positive Tai Distributes, dwarf type were 19.8%. Fruit color were found through yellow, red-purple and dark-red took the occupation of 43.8%, yellow 4.5% and purple 3.2%. Acid types including sweet-acid were 72.9% in generally. Under the condition of natural pollinate, 47.7% of them bearing 3 fruits in one inflorescence, 26.5% of them with

收稿日期: 2015-05-12 修回日期: 2014-07-13 网络出版日期: 2015-04-22

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150422.0825.008.html>

基金项目: 苹果产业体系专项(nycytx-08-01-05); 省创新团队-多抗性砧木选育; 公益性行业科研专项(201203075-05)

第一作者主要从事苹果砧木育种。E-mail: lnpqzm@sina.com

通信作者: 刘志, 主要从事苹果育种研究。E-mail: lnliuzhi@163.com

孙建设, 主要从事苹果栽培研究。E-mail: jiansheapple@163.com

5 fruits, and 3.5% with no fruits. The figures of oblate, round, oval and oblong were presented in leaves and fruits, there were no correlations between fruits and leaves. Based on GPS, rivers trend, geomorphology character, tree-age, records compared with genetic analysis and the results of references. We concluded that *Malus baccata* (L.) Borkh was inferior-geography species of *Malus baccatus* Jiang which accumulated in the northwest valleys of 'Da Xing-anling', altitude on 800m, seeds were carried by rivers and birds, and followed by the rivers of Yi Min, Gen, Hai Laer and Ya Lu, migrating in the towns of Hei Yangzhan, Meng Gutun, Ha Kezhen and Hong Jilabu, which were belonged to the city of Hai Laer and Manzhouli. They were adapted and reproduced, then formed the second class evolution areas.

Key words: *Malus baccata* (L.) Borkh; natural population; geographical regions; population genetic

山定子 *Malus baccata* (L.) Borkh 为蔷薇科苹果属乔木, 抗寒性强、生长茂盛、容易繁殖, 是苹果常用砧木^[1]。主要分布于东北、西北, 朝鲜北部、西伯利亚、横断山脉等地^[2-5], 有库页岛山定子、茹可夫斯基山定子等亚种^[4-5], 凉山山定子、维西山定子等变种^[4, 6-7]。部分特异类型被筛选成优系或作育种材料, 如抗寒矮砧扎矮 76^[8]、垂枝优系 Y-B242、Y-A017, 耐重茬优系 R₅, 矮砧 CX₃^[9]、Y-1^[10]等。辽宁省果树研究所、中国农科院果树所、黑龙江省农科院牡丹江分院等于 2008 年 5 月至 2013 年 9 月, 7 次组织专家考察大、小兴安岭, 长白山等地, 覆盖 29 个市、县, 73 个旗、镇、乡、村, 勘察大、小野生居群 135 个, 采访护林员、牧民百余人次, 行程 6700 km, 记录 GPS 数据 350 份, 采集照片、气象资料 4500 余份, 调查不同分布区不同类型 423 份, 分析了群体自然变异多样性, 收集了矮生、耐旱、抗寒等特异类型, 定位了原始居群的集中分布区, 探明了种群的蕴藏量, 推测了生态地理分布与自然迁徙演化的进程等。

1 材料与方法

1.1 勘察区的地理和生态自然概况

大兴安岭分布区: 呼伦贝尔平原与大兴安岭西南麓的低山丘陵接合地带, 119°40' ~ 122°50' E, 47°00' ~ 50°10' N, 海拔 320 ~ 1150 m, 为天然形成的簸箕状地貌, 面积约 4000 km², 土壤类型为森林黑壤土, 区域内流经海拉尔河、根河、伊敏河、雅鲁河、得尔不尔河等, 总长 1200 km 左右; 年均温 -2 ~ 0 °C, 最低温 -45 °C 左右, 无霜期 90 ~ 100 d, 降水量 600 ~ 780 mm。小兴安岭分布区: 伊勒呼里山东南至松花江畔, 130°14' ~ 137°42' E, 46°28' ~ 49°21' N, 海拔 300 ~ 970 m, 面积约 2300 km², 区域流经松花江、牡丹江、汤望河等, 在伊春、牡丹江、绥化、鸡西、佳木斯等地; 年均温 -1 ~ 1 °C, 最低温 -35 °C 左右, 无霜期 100 ~ 120 d, 降水量 550 ~ 670 mm^[11]。

长白山脉分布区: 鸭绿江、松花江流域, 在延吉、白山、通化、集安等地; 年均温 1 ~ 3 °C, 最低温 -30 °C 左右, 无霜期 110 ~ 140 d, 降水量 600 ~ 800 mm。

1.2 取样分布与调查方法

扎兰屯 40 份, 海拉尔的黑羊站 71 份、蒙古屯 70 份, 牙克石牧原河口 54 份, 满洲里黑山头口岸 60 份, 弘吉拉布 40 份, 牡丹江 39 份, 伊春 26 份, 佳木斯 23 份。测定株高、冠径、干径、新梢长度等; 树龄采用居群年龄结构推算法^[12], 即以单株大小分级结构表示居群年龄特征, 结合当地护林员经验数值, 树龄分级标准如下: I 级幼树胸径 ≤ 5 cm, 树龄 20 年以下; II 级小树胸径为 5 ~ 10 cm, 树龄 20 ~ 30 年生; III 级中树胸径为 10 ~ 20 cm, 树龄 30 ~ 50 年生; IV 级大树胸径为 20 ~ 30 cm, 树龄 50 ~ 80 年生; V 级老树胸径 > 30 cm, 树龄在 100 年生以上。植物学特征调查, 参照苹果种质资源描述规范和数据标准^[13]。协助单位为扎兰屯市农科所、牙克石林业局资源办、哈克镇扎尼河屯镇党委会办公室、黑龙江省农科院绥棱浆果研究所等。

2 结果与分析

2.1 野生居群的分布与保存现状

2.1.1 树龄分布 从 1 年生幼树至 400 余年生老树均有分布, 多年生老树萌蘖与分枝较多, 在大树下多零星分布 15 年生以下的小山定子, 性状与母株相似; 以 30 ~ 49 年生之间最多占 37%, 15 年生以下, 200 年生以上, 各约占 4%, 16 ~ 29 年生, 占 16%, 50 ~ 200 年生之间分布较为均匀, 每年龄区段约占 10% 左右, 合计占 39% (图 1); 300 年生以上大树, 多集中于大兴安岭西南麓山谷间, 多数老树经历雷劈、干旱、虫害、人畜破坏等, 多伤残至死, 存活量约占 2%, 保存完好的 400 年生老树较为罕见 (图 2)。

2.1.2 适应性与抗性调查 护林员介绍分布区内长年以来没有灌溉和药剂防治, 虫害很重, 主要有天幕毛虫、蚂蚁、苹果吉丁虫等, 但野生种群中几乎没有

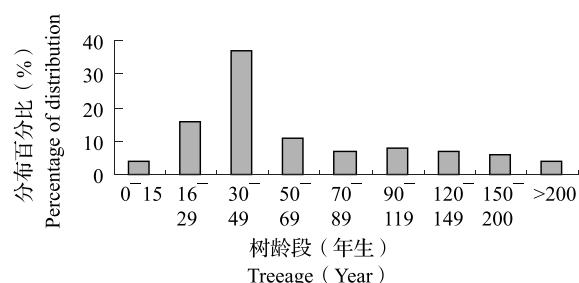


图1 树龄分布

Fig. 1 Survival of different treeages



图2 大兴安岭西南麓山谷间的400年生山定子老树

Fig. 2 Nearly 400 years old tree of *M. baccata* in the southwest valley of Da Xinganling

发现冻害、日灼、抽条、腐烂病、轮纹病等,表现出较强的抗寒、抗病性。山定子主要集中于近河流域1 km附近的林缘沟渠两边或河谷两岸的半湿润地带,其耐旱性不强;在地势低洼有流水冲痕的地方,有较多的死树根系,说明其耐涝能力一般,但存在少数耐涝、抗旱变异类型(图3);在小兴安岭伊春汤旺河流域,发现约30株小群体耐旱类型,在地势较高的一个山岭上,生长表现正常,叶片较厚、被有蜡质层;在海拉尔蒙古屯道路两侧发现耐旱类型,在黑羊站湿地发现200余株耐涝群体。虽然多数资源报道山定子不耐盐碱,但在牙克石扎罗木得镇牧源河口的盐碱湿地中,发现耐盐碱类型。

2.1.3 集中分布区的挖掘与定位 在小兴安岭的牡丹江、佳木斯、鸡西、伊春,长白山脉的延吉、通化、集安、白山等地,山定子以零星分布为主,穿插在白桦林与樟子松林之间,暂未发现大规模原始集中分布区。在大兴安岭西南麓发现大面积原始野生居群,多分布于山脚下近河流的山谷间(图4),在坡度较缓的草原半湿地丘陵地带生长良好,与少量的柳树、槭树、野山楂、毛樱桃等混生,山定子约占植物居

群的90%以上,密集区平均1株/10 m²。集中分布区以满洲里黑山头口岸为起点,穿过额尔古纳市南郊的拉布大林、上护林、弘吉拉布,到达海拉尔市东南20 km的蒙古屯、黑羊站,再经哈克镇向东南方向延伸,至牙克石东南80 km的扎罗木得镇,最后到扎兰屯的西北部,天然形成了一个2~5 km宽,270 km长,面积约230 km²的带状分布区域,集中分布区位于49°11'~50°40'N,119°42'~120°16'E,海拔620~670 m。



图3 耐旱与不耐旱类型的比较

Fig. 3 Comparison in the types of drought tolerance and non-drought tolerance



图4 内蒙古东北部的山定子种群野生分布状

Fig. 4 Natural population of *M. baccata* (L.) Borkh in northeast of Inner Mongolia

2.2 自然变异多样性分析

2.2.1 植株生长发育的遗传多样性 树姿与树形的自然变异 树姿主要有直立型(占32%)与开张型(占34%)两大类,半开张型占13%(图5),半开张型属中间型,推测是直立型与开张型的杂交后代;抱合型的直立性状更为明显,在无人干预的前提下,山定子多为自然圆头或椭圆形(图6),抱合型与下垂型分别占7%和14%(图5)。

株高与冠径的遗传多样性与相关性 乔化成熟植株高度可达12 m以上,400年生大树,株高26 m,胸干直径52 cm;灌木类型呈丛状,成熟后株高在2.0~4.0 m间,较矮生的不超过1.5 m。株高与冠径整体分布表现为中间类型多,极端乔化和极矮生类型较少。居群中绝大部分个体株高在3~5 m之

间,4~5 m 间最多,占 26.05%,5 m 以上的乔化型占 8.34%,6 m 以上乔化大树较少占 2.09%,低于 2 m 的矮生型占 18.75%(表 1);冠径多集中于 3~6 m 间,其中 4~5 m 最多,占 27.08%,3~4 m 与 5~6 m 各接近 20%(表 1)。

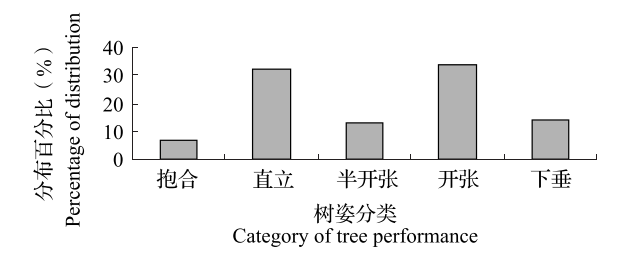


图5 树姿分布
Fig. 5 Distribution of tree performance

表1 株高与冠径的变异多样性及分布百分比
Table 1 Percentage of distribution of tree height and crown diameter

株高(m)Tree height	冠径(m)Diameter						合计 Sum
	<2.0	2.0~2.9	3.0~3.9	4.0~4.9	5.0~6	>6.0	
<2.0	2.08	11.46	4.17	1.04	0	0	18.75
2.0~2.9	0	2.08	10.42	7.29	1.04	1.04	21.87
3.0~3.9	0	0	2.08	14.58	6.25	2.08	24.99
4.0~4.9	0	1.04	3.13	4.17	10.42	7.29	26.05
5.0~5.9	0	0	0	0	4.17	2.08	6.25
>6.0	0	0	0	0	0	2.09	2.09
合计 Sum	2.08	14.58	19.8	27.08	21.88	14.58	100

2.2.2 果实的遗传多样性 果实着色的遗传多样性 果实着色为紫色(占3.2%)、紫红(10.3%)、浓红(占43.8%)、红(14.6%)、黄色(占4.5%)等不同类型,浓红占主导,一面经红、橙、黄向浅色过渡,另一面经紫红、紫色着色逐渐加深(图7);浓红是具有代表性的普通型,在长期的进化中产生了紫色、黄色等少数变异类型,在自然授粉条件下,产生了橙黄、橙红、黄色、粉红等杂种后代,经过多年繁衍固定了遗传优势。



图7 果实颜色遗传多样性
Fig. 7 Genetic diversity in phenotypic character of fruits color



图6 树姿、树势自然变异多样性
Fig. 6 Variation of tree performance and tree vigor

随着植株的增高,冠径也呈增大趋势,两者呈正相关,但冠径增长的更快,株高在 3.0~3.9 m 时,对应的冠径分布中以 4.0~4.9 m 之间最多占 14.58%(表 1),株高在 4.0~4.9 m 时,冠径则在 5.0~5.9 m 区域内分布较多占 10.42%(表 1)。

果实风味的遗传变异 受高纬度地区无霜期较短所限,果实成熟期集中于9月5-25日,较短的生长季对居群果实的成熟期具有选择与淘汰作用。果实风味也存在较大差异,其中甜酸型较多占26.1%,酸型占24.2%,酸甜型占22.6%,甜型与极酸型各占3.2%,1.3%风味较淡。

自然授粉坐果率的分离与变异 考察区内只发现山定子一种苹果属植物,但多数山定子都保持有较高的自然授粉结实率,结果枝组间距25 cm,花序平均序间距10 cm,每序平均坐果3.5个,种子普遍较小,但子粒饱满;种内不同变异类型、亚种及个体之间互相授粉,保证了其种群的繁衍,推动其不断进化并产生新的类型。中等密集型占47.7%,密集型占26.5%,其中黑羊站、上护林、黑山头、蒙古屯、哈克镇等分布区结实率较高,花朵坐果率达到5个;在牙克石、伊春的结果密集度略低,约在3个/序;稀与较稀分别占16.3%和7%,有3.5%的成龄树没有果实(图8),推测为花期异常或是败育类型。

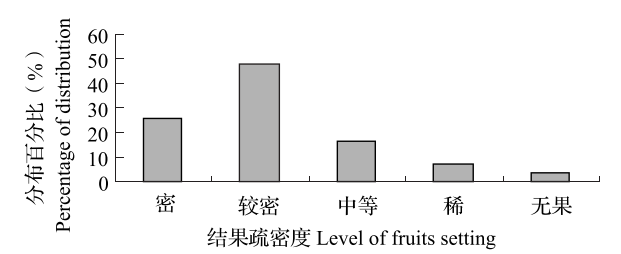


图 8 自然授粉结果疏密变异多样性

Fig. 8 Diversity in fruit setting under natural pollination

果形与叶形的遗传相关性 果实形状从扁圆形至圆锥形均有分布(图 9),以圆球形居多占 67.32%,呈过渡态向两侧分布,依次为扁圆形(15.44%)、柱形(9.68%)、圆锥形(4.32%)与卵圆形(3.24%)(表 2);叶色以绿色为主,存在个别红色类型,叶形以椭圆形为主(57.47%),其次为卵圆形(34.97%),近圆形与长椭圆形较少(表 2、图 10)。叶片椭圆形与果实圆球形为自然状态下的主导类型,柱形果、锥形果,长椭圆形、近圆形叶片等为变异类型,过渡类型可能为普通型与变异型杂交后代。



图 9 果实形状遗传多样性

Fig. 9 Genetic diversity in phenotypic characteristics of fruits shape



图 10 叶片形状、颜色遗传多样性

Fig. 10 Genetic diversity in phenotypic characteristics of leaf shape and leaf color

将果形与叶形按形状对应分类,在叶形均为卵圆形的植株中,果形既有扁圆形也有圆锥形(图 11)。果形为圆球形的植株群体中,叶形为圆形的比例只占 1.08%;当果形为圆锥形时,其对应植株的叶形分布中,4 种叶形的概率都是 1.08%,表现为

均等分布(表 2),表明叶形与果形之间无明显的遗传相关性。



图 11 叶形与果形遗传相关性

Fig. 11 Genetic correlations between leaf shape and fruit shape

表 2 叶片与果实性状的自然变异多样性及遗传相关性

Table 2 Diversity and correlations in natural phenotypic character of fruits and leaves

叶形 Leaf shape	果形 Fruit shape					合计 Sum
	扁圆形 Oblateness	圆球形 Round	卵圆形 Oval	柱形 Column	圆锥形 Cone	
近圆形 Round	1.08	1.08	0	0	1.08	3.24
卵圆形 Oval	2.16	25.27	2.16	4.3	1.08	34.97
椭圆形 Elipse	12.20	38.81	1.08	4.3	1.08	57.47
长椭圆形 Long elipse	0	2.16	0	1.08	1.08	4.32
合计 Sum	15.44	67.32	3.24	9.68	4.32	100

3 讨论

3.1 野生居群的保存现状与适应性

考察区冬季长年在 -45℃ 以下的低温环境,且没有施肥、灌溉、药剂防治等人为管理,进一步验证了山定子对寒冷、土壤瘠薄、病虫等逆境超强的忍耐能力;野生状态主要集中生长于河流两侧,说明山定子对水分胁迫较为敏感,研究表明山定子、凉山山定子主要生长于山沟的小溪河两岸^[1-3],耐湿、抗寒,不耐盐碱及干旱,在碱性土壤中易发生黄叶病^[1,5];但存在耐逆类型,如雁北的广灵有抗寒、抗旱类型,沁源有抗阴湿类型,阳高有抗腐烂类型;房山山定子比较抗盐碱,嫁接苹果不易黄化^[14-17]。本次考察也发现少数耐旱、耐盐碱类型,如在伊春山岭高地发现的耐旱类型,在牙克石牧源河口发现耐盐碱类型等。野生分布区内山定子种群很少有人为驯化的痕迹,在自然选择的压力下,其适应性及特异类型是多年

自然选择与进化的结果。

3.2 自然变异多样性分析

山定子变异类型丰富,按地域分类的变种有:丽江山定子(*M. rockii* Rehd)、昭觉山定子[*var. zhaojaoensis*(Jiang) Ponom]^[16];植物学特征分类命名的有:阔叶山定子(*var. latifolis* Skv)、椭圆山定子(*var. silvatica* Skv.)垂枝山定子变种(*f. gracilis* Rehd.)^[17];果形分类的有:梨形果山定子(*f. pyriformis* SKV)、圆锥果山定子(*f. gordjevii* SKV)、扁圆果山定子(*f. rillcsa* SKV.)等^[18]。野生种群在株高、树姿、果重、着色、风味、自然坐果率等方面变异最为丰富,部分变异如花器浓香、采种率高、花果自疏等特异性在果树遗传改良与种质创新中意义重大,尚待挖掘利用。

在山定子果实的糖酸遗传上,其风味的酸甜差异明显,具有质量遗传特点,而淡甜、酸甜、甜酸等中间类型亦有数量遗传的倾向,与苹果栽培种果实的高酸对低酸为显性遗传^[19],受主基因控制,也与微效多基因效应的研究结论较为一致;在叶片与果实表型遗传上,叶形与果形有数量遗传效应,控制果形与叶形的基因之间没有连锁关系,富士、红玉、国光等6个杂交分离群体的调查表明果形指数与叶形指数之间无明显相关^[20]。本文将栽培品种果实经济性状、植物学特性的遗传倾向扩充发展到了野生种上,丰富了苹果属植物果实糖、酸遗传机理。

3.3 东北山定子的地理生态分布

我国的山定子分布记载可追溯至清代^[18],《几暇格物篇》、《丰润物志》(1755)、《遵化通志》(1886)中有记述:“沿长城一带有“倒吊果,俗名吊搭果,形似山梨而小,体微工,味酢,肉多沙,长蒂,诸果始生时皆向上,此果花实皆下垂,故名,生时坚涩,熟乃沙”。1965年全国果树资源普查^[21],到1980年国家种质资源圃筹建^[22],都开展过资源的调查、收集工作,在《中国果树志·苹果卷》、《苹果属植物种质资源研究》等文献中,报道了山定子主要分布于东北、华北、西南等地^[3-4,23];V. T. Langenfeld^[24]以苹果的起源中心须有第三纪的残余树种化石为据,在其绘制的世界苹果属植物系统发育树中提出山定子组(*Malus baccatus* Jiang)最初起源于我国西南的云、贵、川等地^[25-28]。2008-2013年,在国家苹果产业技术体系的支持下,作者7次参加资源创新与遗传改良研究室组织的苹果野生资源考察工作,考察了东北、新疆、山西、陕西、河北、甘肃、四川、云南等地,在前人工作的基础上,取得了新的进展,其中以

山定子收获最大,在内蒙古呼伦贝尔与黑龙江交界处,发现了规模最大的原始山定子野生种群,区域分布面积约230 km²带状连续分布,该区内山定子占植物种群的90%以上,其资源储备量、变异类型、分布规模等不亚于新疆的野苹果林。最初起源于川滇高原的山定子又如何能在东北腹地有如此大规模的蕴藏量呢,前苏联贝尔^[29]报道:“第三纪初的古新世(4000~6000万年前),高纬度地区气温变暖,俄国伏尔加河流域的物种甚至有热带的特征,山定子也应亚热带物种北迁的趋势,在东北聚集并繁衍,在第三纪末的上新世(1200~2500万年前)气候逐渐变冷^[29],部分北迁物种灭绝,山定子部分抗寒变异类型生存繁衍成为现在东北山定子最早的祖先。作者在全国第四届野生果树资源与利用研讨会^[30]做了相关学术报告,在国家苹果产业技术体系工作快讯^[31]上发表过相关报道,引起同行专家的重视。基于国内外学者的研究基础,作者以实地考察线索为主,结合群体遗传分析,进一步认为东北山定子是山定子组(*Malus baccatus* Jiang)的一个分支,在第三纪初的古新世至中新世(距今2500~6000万年前)受热带、亚热带北迁的影响^[22],由川滇古陆迁徙至我国东北、库页岛及朝鲜北部,经多年演化、筛选、淘汰形成北方山子群,大兴安岭是山定子组的地理亚中心。

气候、土壤质地、地形、物种散布能力以及生物之间的相互竞争作用等均影响物种的分布^[32]。山定子野生居群地理分布脉络与在植株树龄走向表明,越往根河、海拉尔河上游,海拔越高,种群树龄越大,植物学特性、生物学特性等表现越丰富,往下游与低海拔地带呈辐射状分布与演化,表现为株龄的新老交替分布,及表型遗传的地域化聚类分布。许多生物地理模型已经将植物生理活动有关的气候因子作为划分生物类群的指标^[33],植物地理分布相对应的气候因子还广泛用于划分植物功能型和生物群区的研究^[34-35]。

群体遗传学通过研究遗传机制、结构、突变、迁移、环境选择等之间的关系,进而研究进化规则^[36],基因的重组和分离增加了自然选择的有效性,而选择有利于重组及突变的固定,因此表型多样性方法检测居群的遗传结构是可行的^[37],所以居群间在基因水平上形成了一定的遗传差异^[38-39],从居群层次表现的特征变异中可以找寻山定子起源、迁徙、演化的进程。

汇总分布区河流走向、地貌特征、采访记录,结

合群体遗传分析,作者推测东北山定子野生居群的分布中心,在大兴安岭西麓,位于根河与海拉尔河上游的山谷地带,海拔 800 m 左右,多年以来种子经流水、风力、人类、鸟类、牲畜等携带,在大兴安岭西麓延海拉尔河、根河、得尔不尔河、伊敏河等流域顺流而下,自然迁徙至满洲里、海拉尔等近河流域湿润地带,海拔高度 620 ~ 670 m,在靠近山脚下的丘陵地带与河流的半湿地带,逐渐适应、繁衍、聚集形成现在的居群分布规模,在大兴安岭南麓顺雅鲁河流域,迁移至牙克石、扎兰屯等地,海拔高度在 300 ~ 330 m 之间,2 条线路迁徙、演化至今集中形成一个宽 2 ~ 5 km,长 270 km,面积约 230 km²,呈“人”字形的带状分布区。

参考文献

- [1] 杨进. 中国苹果砧木资源[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1990: 6-9
- [2] 王雷宏. 山荆子 (*Malus baccata* (L.) Borkh.) 变异式样研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2008: 19-22
- [3] 陆秋农, 贾定贤. 中国果树志-苹果卷[M]. 北京: 中国林业出版社, 1999: 121
- [4] 李育农. 苹果属植物种质资源研究[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 23-25
- [5] 顾模. 东北中部果树资源的调查[M]. 北京: 科学出版社, 1956: 15-18
- [6] 樊卫国. 贵州苹果属植物资源调查报告[J]. 贵州农学院学报, 1990, 9(1): 93-98
- [7] 王昆, 刘凤之, 高源, 等. 中国苹果野生种自然地理分布、多型性及利用价值[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(6): 1013-1019
- [8] 孟庆炎, 王晓红, 塔娜. 苹果属矮生抗寒种质-扎矮山定子[J]. 中国果树, 1997(3): 13-14
- [9] 马怀宇, 吕德国, 秦嗣军, 等. 苹果抗寒矮化砧木应用现状及性状评价[C]//第三届全国果树种质资源研究与开发利用学术研讨会论文汇编. 太谷: 中国园艺学会果树专业委员会, 2008: 76-79
- [10] 杨廷桢, 高敬东, 田歌, 等. 苹果早果矮化砧木 Y-1 的选育[J]. 果树学报, 2013(6): 1083-1085
- [11] 杜汉军, 敬艳红, 段亚东. 小兴安岭山地主要野生果用植物及其利用[C]//第四届全国果树种质资源研究与开发利用学术研讨会论文汇编. 牡丹江: 中国园艺学会果树专业委员会, 2010: 18-23
- [12] Leak W B. An expression of diameter distribution for unbalanced uneven-aged stands and forests[J]. Forest Sci, 1964, 10: 39-50
- [13] 王昆, 刘凤之, 曹玉芬. 苹果种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 11-29
- [14] 王玉林. 山丁子资源的经营利用[J]. 林业勘察设计, 2003(4): 43-44
- [15] 李晓林, 郭启高, 梁国鲁, 等. 四川省凉山州丽江山荆子的分布及多样性研究[J]. 西南大学学报, 2012, 34(10): 60-64
- [16] 中国农科院郑州果树所. 果树砧木论文集[M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1985: 236
- [17] 宗学普, 段玉春, 左宜泽. 西藏昌都地区果树资源[J]. 作物品种资源, 1983(9): 25-33
- [18] 河北省农林科学院昌黎果树研究所. 河北省果树志[M]. 北京: 农业出版社, 1986: 46-48
- [19] 姚玉新, 翟衡. 苹果果实酸/低酸性状的 SSR 分析[J]. 园艺学报, 2006, 33(2): 244-248
- [20] 沙守峰, 伊凯. 苹果粗皮病发生程度与叶片和果实相关分析[J]. 河北果树, 2004(3): 34-36
- [21] 张新忠, 王忆, 韩振海. 我国苹果属 (*Malus* Mill.) 野生资源研究利用的现状分析[J]. 中国农业科技导报, 2010, 12(3): 8-15
- [22] 王力荣. 我国果树种质资源科技基础性工作 30 年回顾与发展建议[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(3): 343-349
- [23] 张静茹, 李江. 我国东北地区野生果树资源研究与利用[C]//第四届全国果树种质资源研究与开发利用学术研讨会论文汇编. 牡丹江: 中国园艺学会果树专业委员会, 2010: 13-17
- [24] Langenfeld V T. *Malus* Mill. (Biology, Geography, Systematics, Phylogeny, Evolution) [M]. Russian: Rija Zinatne, 1970: 1-203
- [25] 江宁拱. 苹果属植物的起源中心初探[J]. 西南农业大学学报, 1986(1): 93-97
- [26] 李育农. 世界苹果和苹果属植物基因中心的研究初报[J]. 园艺学报, 1989, 16(S): 101-107
- [27] 俞德浚. 蔷薇科植物的起源和进化[J]. 植物分类学报, 1984(6): 431-444
- [28] 李育农. 现代世界苹果属植物分类新体系刍议[J]. 果树科学, 1996, 13(S): 82-92
- [29] 贝尔. 气候与生命[M]. 王勋, 吕军, 译. 北京: 商务印书馆, 1991: 560-601
- [30] 杨锋, 闫忠业, 王强, 等. 东北山定子野生种群考察及其自然变异多样性分析[C]//第四届全国果树种质资源研究与开发利用学术研讨会论文汇编. 牡丹江: 中国园艺学会果树专业委员会, 2010: 59-65
- [31] 伊凯, 王强, 杨锋, 等. 东北野生山定子资源分布与生存状况调查报告[C]//国家苹果产业技术体系技术简报. 北京: 国家苹果产业技术研发中心, 2009: 177-180
- [32] 李峰, 周广胜, 曹铭昌. 兴安落叶松地理分布对气候变化响应的模拟[J]. 应用生态学报, 2006, 17(12): 2255-2260
- [33] Pakeman R J. Plant migration rates and seed dispersal mechanisms[J]. Biogeogr, 2001, 28: 795-800
- [34] Woodward F I, Beerling D J. The dynamics of vegetation change: Health warnings for equilibrium-dodo. models-Glob [J]. Ecol Biogeogr Lett, 1997, 6: 413-418
- [35] Box E O. Factors determining distributions of tree species and plant functional types[J]. Vegetatio, 1995, 121: 101-116
- [36] Breiman L, Friedman J H, Olshen R A, et al. Classification and Regression Trees[M]. New York: Chapman and Hall, 1984
- [37] Cohen J. A coefficient of agreement for nominal scales[J]. Educate Psycho Measure, 1960, 20: 37-46
- [38] Cox C B, Moore P D. Biogeography an ecological and evolutionary approach [M], 6th Ed. Oxford: Black well Science Ltd. 2000: 298
- [39] 姜小倩. 群体进化速率的影响因素及有性生殖的保持机制[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013: 1-8