

云南松种质资源遗传多样性研究概况

许玉兰^{1,2}, 蔡年辉², 康向阳¹, 李根前², 何承忠², 段安安²

(¹ 北京林业大学生物科学技术学院/林木育种国家工程实验室/林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京 100083;

² 西南林业大学林学院/西南山地森林保育与利用省部共建教育部重点实验室, 昆明 650224)

摘要: 云南松是西南地区造林的先锋树种, 对其遗传多样性的研究也较多, 为了更好地利用这一优良的林木资源, 本文从形态、染色体、生理生化和 DNA 水平对云南松种质资源多样性的研究进行了综述, 并对今后云南松种质资源遗传基础研究工作进行展望, 旨在为推动云南松种质资源收集、保存、合理利用和开发提供参考。

关键词: 云南松; 种质资源; 遗传多样性

Progress on Genetic Diversity of *Pinus yunnanensis* Franch.

XU Yu-lan^{1,2}, CAI Nian-hui², KANG Xiang-yang¹, LI Gen-qian², HE Cheng-zhong², DUAN An-an²

(¹ National Engineering Laboratory for Tree Breeding/Key Laboratory for Genetics and Breeding of Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education/College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083;

² Key Laboratory for Forest Resources Conservation and Use in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education/College of forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224)

Abstract: *Pinus yunnanensis* Franch. is a pioneer species for forestation in southwest China. Many research have been conducted on its genetic diversity. The morphological, chromosomal, physiological, biochemical and DNA molecular genetic diversities of *Pinus yunnanensis* Franch. were summarized in order to afford information for use. It can be predicted that systematical studies on genetic variation should be very important to reasonable conservation, utilization and breeding of *Pinus yunnanensis* Franch. .

Key words: *Pinus yunnanensis* Franch. ; Germplasm ; Genetic diversity

云南松 (*Pinus yunnanensis* Franch.) 具有适应性强、耐干旱瘠薄、木材用途广泛等特点^[1], 是我国西南特有种, 也是组成滇黔桂亚热带山地针叶林植被的主要成分之一, 其面积、蓄积量分别占云南省有林地面积、蓄积量的 29.2% 和 15.8%, 在云南林业生产中占有重要的地位, 对生态经济建设也具有举足轻重的作用^[2]。云南松以云南高原为起源中心和分布中心, 位于 96° ~ 108°E、23° ~ 30°N 之间^[2], 分布范围广, 生态环境的复杂多样, 形成各种大小不同和方向不同的选择压力, 种群间发生趋异分化和适应, 分割成许多相对独立的亚群^[3-5], 形成生态小种

地盘松 (*P. yunnanensis* var. *pygmaea*)、地理小种细叶云南松 (*P. yunnanensis* var. *tenuifolia*)^[2-3] 及其变型扭松^[6]。因此, 云南松是由一个庞大的种群体系组成的^[3], 形成众多的群落类型^[2], 庞大的云南松种群系统的生态地理变异式样反映了它正处于激烈的生态分化之中, 是研究遗传多样性的良好树种材料^[7-8]。遗传多样性包括基因 (基因型) 多样性和表型多样性, 遗传多样性的研究对于了解种源的适应性、物种起源、基因资源分布及基因资源保护等具有重要的理论和实际意义^[9]。本文从形态、染色体、同工酶和 DNA 水平对云南松种质资源遗传多样

收稿日期: 2011-03-29 修回日期: 2011-06-02

基金项目: 北京林业大学林木育种国家工程实验室开放基金 (FOP2010-10); 云南省自然科学基金项目 (2010CD065); 云南省教育厅重点项目 (2010Z042)

作者简介: 许玉兰, 博士研究生, 副教授, 研究方向: 林木遗传育种。E-mail: xuyulan@swfu.edu.cn

通讯作者: 段安安, 博士, 博士生导师, 教授, 研究方向: 林木遗传育种的研究。E-mail: duananan@gmail.com

性的研究进行综述,全面了解和掌握云南松遗传变异规律及其研究现状,旨在为推动云南松种质资源收集、保存、合理利用和开发提供参考,并为相应的研究工作提供背景资料。

1 表型多样性

利用表型形态性状来研究遗传变异是简便易行且快速的手段^[9],也是估计遗传变异最现实的方法^[10],对形态性状变异的度量、描述和分析是建立各级分类范畴和探讨进化问题的基础^[9]。表型形态包括肉眼或显微镜下可见到的外部形态特征,也包括解剖学形态、生理特征。

1.1 形态学特征多样性

早期云南松遗传多样性研究主要集中在表型多样性方面,包括生长、种子、针叶、芽、树皮、球花、球果等性状。舒筱武^[11]以自然分布区的云南、贵州、广西、四川等省区的云南松,在不同经纬度、海拔高度、土壤类型、气候条件下的林分为试材,分别测定种子性状及播种幼苗生长情况,结果表明种子千粒重与海拔高度呈负相关($r = | -0.40351 | > r_{0.01} = 0.3932$);千粒重与经度呈正相关($r = 0.5356 > r_{0.01} = 0.3932$),用数据标准化——欧氏距离法作系统聚类分析,在0.65的点位上,可将分布区聚为4类:南部种源区I,中部种源区II,西北种源区III和西藏察隅种源区IV。尹擎等^[12]研究表明种子长度随经度升高而增加,随纬度、海拔升高而降低;株高生长随经度、海拔升高而降低;径生长随经度升高而增粗,随纬度、海拔升高而变细;针叶随纬度、海拔升高而变短。云南松不同种源的遗传变异是极其丰富的,主要经济性状的变异显著,生长量的变异与种源所处纬度、海拔高度呈线性负相关,生长量随产地纬度的北移、海拔的升高而下降,反之增高,生长量大的种源大都来自滇西南、滇南和东南部种源区^[13],因而在较好的采种区采种时,应选择海拔、经度偏低,针叶偏短,种翅较长的林分采集^[12]。王昌命等^[4,14]从针叶和芽方面研究可知,云南松种群的针叶、芽形态特征表现为多态性,从滇东南—滇中—滇西北,针叶长度逐渐减少,3针1束的比例、短枝上的针叶数目、针叶断面积表现出“小型化”的趋势,叶鞘的长度随着海拔高度的升高有增加的趋势,针叶的伸长生长通常表现出“优势针束优势生长”,芽鳞长度和芽鳞排列的紧密程度等随着海拔高度的升高有增加的趋势。吴兆录^[15]研究也表明,随地理区域的变化,云南松的针叶数,维管束以及叶断面等方面发生替代

性的变化。玉宝荣等^[16]依据云南松皮层树脂道颜色、树皮裂块的大小、厚薄,针叶束的针叶数以及结实状况等方面的多态性对云南松进行划分,可分为3类,血管细皮型、均匀型和白皮粗皮型,3类的主要形态特征有较大差异。在前人研究的基础上,虞泓等^[17]以云南松分布的核心区——滇中地区^[1,18]为采样点,按居群分单株采样调查,统计当年生新梢上雄球花出现百分率、每个新梢下部聚生的雄球花数、雄球花的色彩、长度和直径等性状,并结合多元统计分析,揭示了云南松居群内雄球花多态性显著,居群间多型性也较明显,是国产松属中最丰富的,也是松属植物中所少见的,并探讨了云南松居群具有较高的遗传多样性和杂合度是其雄球花多态性和多型性丰富的遗传基础。云南松的结实状况也存在较大的变异,从而产生性别的偏性^[19]。植株的雌雄性倾向不同,有的结实早,且数量多(一般天然林多在8~11年结实,早的第6年);有的结实晚,且数量少,甚至在云南石屏牛街发现有近30年生仍不结果的“公树”^[16]。

1.2 解剖学特征多样性

针叶、茎干等解剖结构也表现出多样性。王昌命等^[5]对云南松针叶断面积、维管束、针叶皮下层细胞大小和形状、针叶内皮层细胞细胞壁(凯氏带)进行比较解剖学研究,结果表明云南松种群的针叶结构特征表现为多态性,从滇东南—滇中—滇西北,针叶断面积表现出“小型化”的趋势;针叶内部的基本结构特征较为稳定,但其组成分子的数量特征值变化较大。滇东南地区云南松针叶的内皮层细胞出现了凯氏带加厚,针叶横切面因为针叶束数的不同而呈现半圆形、扇形、三角形^[15]。进一步对芽鳞观察可知,由于针叶的发育为“不对称”叶原基分化,从而形成不同的针叶数,表现为云南松针叶形态的多样性^[14]。林木茎干的解剖结构特征也表现为多态性,随着纬度的增加,从滇东南—滇中—滇西北,其林木茎干木材的年均生长轮宽度呈现出“小型化”的变化趋势;随着海拔高度的升高(样带取样),其林木茎干木材的年均生长轮宽度、树脂道的数量等有增加的趋势;其林木茎干树皮的类型和韧皮部的颜色亦呈现出多样性^[8]。

云南松花粉粒大,体下两侧气囊呈长圆形,侧面观有的花粉本体与气囊形成凹角,气囊表面较平滑,网纹较细密^[20],其花粉粒形态、大小、气囊数目及其大小的变异极其复杂多样。虞泓等^[21]利用巢式等级方差分析表明,昆明地区云南松居群具有两个气

囊的正常花粉粒,其形态变异有大约 20.2% 源于居群间,有 79.8% 左右源于居群内个体间和个体(家系)内,其中个体(家系)内花粉粒形态变异方差分量占 88.3%,说明云南松个体(家系)内花粉粒形态的变异较大。云南松不仅居群的杂合度高,而且其个体的杂合度也高,多态位点最高达 78.8%,观测杂合度最高达 17.7%,云南松居群中杂合体过量的多态位点高达 45%,在松属植物中居非常高的水平。因此,云南松居群内花粉形态具有较高的遗传变异,遗传多样性十分丰富。

2 染色体水平多样性

对细胞学水平多样性的研究主要针对染色体核型和带型方面。Saylor^[22]对云南松的核型观察结果可知:云南松 24 条染色体均为中部着丝点染色体,且在第 1 号染色体上具有次缢痕,核型公式为 $24m$,染色体相对长度组成为 $16M2 + 6M1 + 2S$,染色体长度比(最长/最短)为 1.62,平均臂比为 1.13,核不对称系数为 52.90%。顾志建等^[23]研究也表明云南松 24 条染色体均由具中部着丝点染色体所组成,且 3 对染色体(No. 2、5、8)具有次缢痕,但黄瑞复^[24]研究所得的次缢痕位于第 2、4、5 号染色体上,这种差异是由于种源差异所致,在一定程度上反映了遗传的多样性。在染色体核型研究的基础上开展带型方面的研究,云南松染色体有 CMA 带的染色体占染色体总数的 79.17%,染色体组的第 11 对和第 12 对的 CMA 带较为特殊,其中第 11 对染色体的 CMA 带分布在短臂与着丝粒衔接区,第 12 对染色体的一条染色体在着丝粒区有 CMA 带,而另一条无 CMA 带出现^[25]。虞泓等^[26]在前人的基础上以居群取样进行云南松核型分析,在常规染色体水平上,云南松居群核型变异不显著,与整个松属植物的核型变异趋势相同。由于染色体倒位或易位,云南松核型变异表现为臂比和次缢痕数目及其分布有变化,染色体相对长度系数也有小的变化。云南松染色体结构变异有 10% 左右来源于居群间,有 90% 左右来源于居群内个体间或细胞间。其分化系数略低于基因位点的分化系数($G_{ST} = 11%$),但大大低于形态分化系数($V_{ST} = 36%$)。由于在常规染色体水平上,云南松核型变异不显著,故从等位酶位点和 DNA 水平上深入研究云南松居群遗传结构与分化就显得更为重要。

3 生理生化水平多样性

生理生化水平的研究以同工酶方面较多。李启

任等^[6]从同工酶方面研究居群间的酶谱相似度较高,而陈坤荣等^[27]对云南松不同居群的过氧化物酶、酯酶和酸性磷酸酶同工酶酶谱分析,相似度在不同类型的酶谱中存在变动,且存在一定的器官、组织和发育阶段的异质性,从而造成不同器官或同一器官在不同发育期和不同生长阶段有不同的酶带^[6,28]。虞泓等^[29]以云南松 15 个天然居群为材料,从 18 种酶系统中筛选出 14 种分离良好、谱带清晰的酶系统。根据不同酶谱带在个体和居群的分布,参考裸子植物有关酶系统的文献,尤其是松属植物的等位酶分析资料,最终确定了 14 种酶系统共 33 个等位酶位点,其中有 32 个等位酶位点是多态的,等位基因平均数 $A = 2.1$,与高山松、思茅松相比,遗传分化以云南松最高^[30],云南松分布区范围大,生态环境复杂是其居群间遗传分化系数较大的重要原因^[3,7],云南松居群酶位点及其等位基因数的变异在松属中居于中等水平。李启任等^[6,19,28]曾应用垂直板状聚丙烯酰胺凝胶电泳技术对云南松的过氧化物酶做过大量研究,但仅限于生化表型的描述,即谱带多少和迁移率的描述,没有分析其谱带背后的遗传本质,加之,多为个别取样,而不是居群取样,故难以获得云南松遗传多样性资料和信息。

4 DNA 水平多样性

随着研究的深入,Wang^[31-32]用分子生物学技术研究高山松、云南松和油松的遗传多样性与起源,认为高山松起源于第三纪云南松与油松的杂交种,该研究将云南松的遗传多样性研究推到分子研究的新水平。Wang^[31]应用淀粉凝胶电泳技术研究分析了云南松居群的等位酶位点,云南松居群中 Aat-3 和 Fes 位点具有 4 个等位基因,是等位基因数最多的,居群等位基因平均数 $A = 2.2$ 。虞泓等^[29]研究表明云南松居群中 Aat-1 和 Dia-3 位点具有 5 个等位基因,是等位基因数最多的,居群等位基因平均数 $A = 2.1$ 。前人^[33-35]利用 AFLP 和 cpSSR 分子标记对包括云南松在内的 5 种松树的遗传多样性和遗传分化研究表明,松树种内分化各不相同,云南松种群间也有一定的分化。Song 等^[36-37]分别用母系遗传的 mtDNA (*nadL* intron) 和父系遗传的 cpDNA (*rbcL* 基因)检测云南松等的序列变异,探讨了云南松作为高山松的亲本之一如何参与高山松的二倍体杂交起源过程。

5 展望

云南松作为西南地区的重要树种,相关研究起

步较早、成果较多,现已在生物生态学特性、资源与分布、遗传改良、造林技术、病虫害防治等方面取得了卓越成就,涵盖了从微观的细胞学到宏观的群落学的众多领域^[38-39]。但是,目前云南松林中低矮、弯曲、扭曲等不良个体的比例逐渐增加^[18],表现出衰退现象,优良遗传资源正在急剧减少,迫切需要对现有群体进行遗传评价与保存,才能为云南松的保护与利用提供遗传学信息。然而,目前对云南松种质资源遗传研究甚少,局限于部分地区的有限群体,有关遗传结构与分化等问题仍不清楚,也缺乏群体遗传变异的比较与分析,而且所选用的检测手段以外部形态特征(表型)为主,信息含量较少。因此,今后云南松遗传多样性应着重于全分布区进行,以了解不同生态地理背景中的变异式样,提出核心种质资源的样本策略和保护策略;结合环境因子的分析,阐明各因子在云南松群体遗传多样性分布格局形成中的作用,探讨云南松对不同生境的适应机制及演变退化成因,进一步研究影响遗传多样性的因素;此外,由于外部形态特征的观测受环境影响较大,所提供的信息不够完善,因此,应加强从表型到DNA水平多层次的多样性联合检测分析研究。

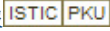
参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第7卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1978: 255-259
- [2] 金振洲, 彭鉴. 云南松[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2004: 6-332
- [3] 黄瑞复. 云南松的种群遗传与进化[J]. 云南大学学报: 自然科学版, 1993, 15(1): 50-63
- [4] 王昌命, 王锦, 姜汉侨. 云南松针叶的比较形态学研究[J]. 西南林学院学报, 2003, 23(4): 4-7
- [5] 王昌命, 王锦, 姜汉侨. 云南松针叶的比较解剖学研究[J]. 西南林学院学报, 2004, 24(1): 1-5
- [6] 李启任, 魏蓉城. 云南松不同类型及近缘种的过氧化物酶同工酶[J]. 云南大学学报, 1984, 6(1): 114-127
- [7] 虞泓. 云南松遗传多样性与进化研究[D]. 昆明: 云南大学, 1996
- [8] 王昌命, 王锦, 姜汉侨. 不同生境下云南松及其近缘种林木茎干的形态结构特征[J]. 西部林业科学, 2009, 38(1): 23-27
- [9] 葛颂, 洪德元. 遗传多样性及其检测方法[M]//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: 123-140
- [10] Schaal B A, Leverich W J, Rogstad S H. Comparison of methods for assessing genetic variation in plant conservation biology[M]. In: Falk D A, Holsinger K E (eds.), Genetics and Conservation of Rare Plants. New York: Oxford University Press, 1991: 123-134
- [11] 舒筱武. 云南松优良种源选择和种源区划的研究[J]. 云南大学学报: 自然科学版, 1993, 21(1): 109-110
- [12] 尹攀, 罗方书, 皮文林, 等. 云南松地理种源的研究[J]. 广西植物, 1995, 15(1): 52-56
- [13] 云南省林业科学院、昆明植物研究所, 云南松种源选择课题组. 云南省种源苗圃地理变异的研究[J]. 云南林业科技, 1993(2): 1-12
- [14] 王昌命, 王锦, 姜汉侨. 不同生境中云南松及其近缘种芽的比较形态解剖学研究[J]. 广西植物, 2009, 29(4): 433-437
- [15] 吴兆录. 云南松属植物的地理分布及叶形变化[J]. 云南林业科技, 1990(1): 19-22
- [16] 玉宝荣, 党承林, 李限之. 云南松个体类型的初步研究[J]. 云南林业科技, 1987(2): 10-14
- [17] 虞泓, 郑树松, 黄瑞复. 云南松居群内雄球花多态性[J]. 生物多样性, 1998, 6(4): 267-271
- [18] 姜汉侨. 云南松研究的若干问题[J]. 云南大学学报: 自然科学版, 1984, 6(1): 1-5
- [19] 李启任, 魏蓉城. 云南松性分化中的几种生理生化特性[J]. 云南大学学报: 自然科学版, 1993, 15(2): 172-177
- [20] 何玉友, 秦国峰, 高爱新, 等. 马尾松等松属树种花粉形态研究[J]. 林业科学研究, 2008, 21(4): 456-463
- [21] 虞泓, 杨彩云, 徐正尧. 云南松居群花粉形态多态性[J]. 云南大学学报: 自然科学版, 1999, 21(2): 86-89
- [22] Saylor L C. Karyotype analysis of *Pinus*-group *Laricoides*[J]. *Silvae Genet*, 1964, 13(6): 165-170
- [23] 顾志建, 李懋学. 云南松和思茅松的染色体组型研究[J]. 云南植物研究, 1982, 4(2): 185-190
- [24] 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
- [25] 徐进, 陈天华. 油松及云南松染色体的荧光带型[J]. 南京林业大学学报, 1999, 23(1): 49-52
- [26] 虞泓, 黄瑞复. 云南松居群核型变异及其分化研究[J]. 植物分类学报, 1998, 36(3): 222-231
- [27] 陈坤荣, 文方德, 马芳莲, 等. 云南松思茅松地盤种子同工酶谱研究[J]. 西南林学院学报, 1994, 14(2): 96-102
- [28] 李启任, 魏蓉城, 武全安. 昆明地区松科植物的过氧化物酶同工酶[J]. 云南大学学报: 自然科学版, 1984, 6(1): 128-138
- [29] 虞泓, 钱韦, 黄瑞复. 云南松居群遗传学研究的等位酶分析方法[J]. 云南植物研究, 1999, 21(1): 68-80
- [30] 虞泓, 葛颂, 黄瑞复, 等. 云南松及其近缘种的遗传变异与亲缘关系[J]. 植物学报, 2000, 42(1): 107-110
- [31] Wang X R, Szmidi A E. Evolutionary analysis of *Pinus densata* Masters, a putative Tertiary hybrid. Allozyme variation[J]. *Theor Appl Genet*, 1990, 80: 635-640
- [32] Wang X R, Szmidi A E. Hybridization and chloroplast DNA variation in a *Pinus* species complex from Asia[J]. *Evolution*, 1994, 4: 1020-1031
- [33] 刘占林, 杨雪. 5种松树的遗传多样性和遗传分化研究[J]. 西北植物学报, 2007, 27(12): 2385-2392
- [34] LIU Z L, YANG X. A comparison of genetic diversity and differentiation in five Chinese pines using cpSSR and AFLP markers[J]. *Front For China*, 2008, 3(4): 469-474
- [35] 杨雪. 巴山松及近缘物种的进化遗传学研究——基于 cpSSR 和 AFLP 标记[D]. 西安: 西北大学, 2007
- [36] Song B H, Wang X Q, Wang X R, et al. Cytoplasmic composition in *Pinus densata* and population establishment of the diploid hybrid pine[J]. *Mol Ecol*, 2003(12): 2995-3001
- [37] Song B H, Wang X Q, Wang X R. Maternal lineages of *Pinus densata*, a diploid hybrid[J]. *Mol Ecol*, 2002(11): 1057-1063
- [38] 黄永祥, 蔡年辉, 李根前. 云南松遗传改良研究进展及育种策略[J]. 陕西林业科技, 2008(1): 11-14
- [39] 戴开结, 何方, 沈有信, 等. 云南松研究综述[J]. 中南林学院学报, 2006, 26(2): 138-142

云南松种质资源遗传多样性研究概况

作者: [许玉兰](#), [蔡年辉](#), [康向阳](#), [李根前](#), [何承忠](#), [段安安](#), [XU Yu-lan](#), [CAI Nian-hui](#), [KANG Xiang-yang](#), [LI Gen-qian](#), [HE Cheng-zhong](#), [DUAN An-an](#)

作者单位: [许玉兰, XU Yu-lan\(北京林业大学生物科学技术学院/林木育种国家工程实验室/林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京100083; 西南林业大学林学院/西南山地森林保育与利用省部共建教育部重点实验室, 昆明650224\)](#), [蔡年辉, 李根前, 何承忠, 段安安, CAI Nian-hui, LI Gen-qian, HE Cheng-zhong, DUAN An-an\(西南林业大学林学院/西南山地森林保育与利用省部共建教育部重点实验室, 昆明, 650224\)](#), [康向阳, KANG Xiang-yang\(北京林业大学生物科学技术学院/林木育种国家工程实验室/林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京, 100083\)](#)

刊名: [植物遗传资源学报](#) 

英文刊名: [Journal of Plant Genetic Resources](#)

年, 卷(期): 2011, 12(6)

本文链接: http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201106023.aspx