云南松居群内雄球花多态性*

虞泓^{1,2} 郑树松¹ 黄瑞复^{1,2}

1(云南大学进化生态学研究实验室, 昆明 650091)

2(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室, 北京 100093)

摘 要 本文观察和统计了滇中地区云南松居群内雄球花多态性。分别统计了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。试图揭示云南松居群间和居群内雄球花的变异式样及其分布频率,探讨其变异形成的原因、保持机制和适应意义。研究表明,云南松居群内雄球花多态性显著,居群间多型性也较明显。云南松居群内雄球花多态性是国产松属中最丰富的,也是松属植物中所少见的。雄球花出现百分率、新梢下部聚生的雄球花数、雄球花的大小和色彩等性状,均受多基因控制,呈现连续性变异;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。杂合有利性是造成云南松多态性,特别是平衡多态性的重要原因,同时也使多态性得以保持。云南松林木分布生态环境条件的异质性本身也能导致平衡多态现象。云南松雄球花的变异性与生态环境和林木的年龄相关联,更与居群和林木的遗传结构密切相关。在云南松林木育种和造林过程中,应重视杂种优势和杂合有利性的利用。

关键词 云南松,居群,雄球花,多态性,多型性

Polymorphism of male cones in populations of *Pinus yunnanensis* Franch. /YU Hong^{1,2}, ZHENG Shu-Song¹, HUANG Rui-Fu^{1,2}

Abstract This paper deals with the polymorphism of male cones in the populations of *Pinus yunnanensis* Franch. from the central region of Yunnan. The morphological characters of male cones were statistically analyzed in the sampled populations. Male cone characters were observed and their polymorphism was described in the populations. As a result, male cones were shown highly polymorphic in the populations and the polytypism between the populations was obvious in *P. yunnanensis*. In the populations, the fertility, colour, number and size of male cone are controlled by multigene and the variation of these characters appear continuous. The polymorphism and polytypism of male cones are based upon the rich genetic diversity and high heterozygosity among individuals and populations of *P. yunnanensis*. The heterozygous advantage and environmental heterogeneity are both important factors which cause and maintain the balanced polymorphism and heterozygosity within population. The reproducibility of male cones is correlated with the habitat and wood age and closely correlated to the genetic structure of individual and population of *P. yunnanensis*. It is important to utilize the hybrid vigor and heterozygous advantage in forest breeding and plantation.

Key words *Pinus yunnanensis*, population, male cone, polymorphism, polytypism

Author's address 1) Laboratory of Evolutionary Ecology, Yunnan University, Kunming 650091

2) Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

利用形态性状来研究遗传变异是简便易行且快速的手段,可直接在野外观测并进行分析^[1]。利用形态性状来估计遗传变异也是最现实的方法,尤其是当需要在短期内对变异性有所了解或在其它生化方法无法开展之时,形态学手段不失为一种有价值的选择^[2]。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^[3,4]。我们所看到的成体植物只是一种表型,这种表型总是特定环境和特定遗传基础(基因型)共同作用的结果。这是一条遗传学公理,它从根本上消除了是遗传重要还是环境重要之类的许多无谓争论^[3]。

关于松科植物,许多学者采用天然居群的针叶、球果和种子等形态性状为材料,研究居群的变异、分化及其与环境因子的关系^[5~12]。通过按居群分单株采样调查,并结合多元统计分析,可揭示出这些性状受遗传控制的强度,进而估计居群遗传变异的式样和遗传结构。

云南松以云南高原为其起源和分布中心,其分布占云南省森林面积的 70%,是云南省主要砍伐和造林树种,而滇中地区则是云南松分布的核心地区^[13~15]。我们对云南松居群的树皮、韧皮部、针叶、球果、种子及种翅、小孢子叶球和花粉进行了系统的调查,定量分析这些性状的居群内和居群间变异,试图揭示各性状的变异式样及其生态适应性,从形态学角度探讨云南松居群的分化特点。本文报导滇中地区云南松居群雄球花多态性研究的结果。

1 材料与方法

研究材料的采集地和海拔见表 1。

表 1 云南松居群材料来源

Table 1 Origin of the plant material of populations in *Pinus yunnanensis*

居 群 名 称	种 名	产 地	海 拔	生 境
Population name	Species name	Localities	Altitude	Habitat
Yu10 Xishan Population	<i>P. yunnanensis</i>	Kunming(西山)	2000 m	阳坡,石灰岩红壤 Sunny slope, limestone red loam
Yu19 Var. pygmaea Population	<i>P. yunnanensis</i> var. <i>pygmaea</i>	Anning(笔架山)	2450 m	迎风坡,风大,干旱,骨质土,土壤瘠薄 Windy slope, arid, sterile stony soil
Yu36 Qiongzhusi Population	<i>P. yunnanensis</i>	Kunming(筇竹寺)	2200 m	阳坡,石灰岩红壤 Sunny slope, limestone red loam
Yu37 Longshankuang Population	<i>P. yunnanensis</i>	Anning(龙山矿)	1900 m	阴坡,较湿润,石灰岩红壤,土层厚 Shady slope, moisture, limestone red loam, thick soil layer
Yu38 Jindian Population	<i>P. yunnanensis</i>	Kunming(金殿)	1900 m	阳坡,山地红壤,土层厚 Sunny slope, mountain red earth, thick soil layer

本研究对滇中地区的云南松居群当年生新梢中雄球花所占百分率、每个当年生新梢上所结的雄球花数、雄球花的色彩和大小进行了调查统计。共调查 5 个居群,每个居群调查 10 ~ 22 株样树。

2 结果与讨论

2.1 当年生新梢下部聚生雄球花的出现百分率

本研究于 1993 年和 1994 年春季云南松雄球花成熟季节,调查统计了云南松居群中当年生新梢中雄球花出现百分率,即当年生新梢下部聚生有雄球花的出现频率,这里简称雄球花分化率。调查统计表明,云南松居群内同一年龄级(15 ~ 25 年)的不同个体,其当年生新梢上的雄球花分化率差异极大,有的个体当年生新梢 100% 的结球,有的个体当年生新梢结球为 0。在筇竹寺居群(Yu36)未发现完全无雄球花的植株,但在龙山矿居群(Yu37)完全无雄球的个体高达 40%,金殿居群(Yu38)、西山居群(Yu10)和笔架山地盘松居群(Yu19)完全无雄球花的个体分别占 15%、14% 和 0%(见表 2)。完全无雄球花的个体有两种情况,一种是完全无

雄球花但有雌球花 ,实际上是雌株 ;另一种是既无雄球花也无雌球花 ,实际上是当年不育株。调查发现雌球花或果的分化率也有类似的情况。在同一年龄级(15 ~ 25 年)的云南松居群中 ,不同个体其雌球果分化率各不相同 ,有的个体完全无雌球花或果 ;无雌球花或果的个体也有两种情况 ,一种是无雌球花但有雄球花 ,实际上是雄株 ;另一种是既无雌球花又无雄球花 ,实际上是当年不育株。

表 2 昆明地区云南松居群内当年生新梢中雄球花出现百分率统计
Table 2 Statistics on male cones in populations of *Pinus yunnanensis* from Kunming

居 群 Population	个体数 Ind. number	雄球花分化率(%) * 等级的出现频率(%) Frequency of male cones(%)						
		0	1 ~ 20	21 ~ 40	41 ~ 60	61 ~ 80	81 ~ 99	100
Yu36	10	--	20	10	--	20	40	10
Yu10	22	14	9	23	14	9	23	8
Yu38	20	15	10	25	20	--	30	--
Yu37	20	40	15	5	--	20	15	5
Yu19	20	--	--	--	--	--	20	80

* 单株雄球花分化率(%) = 单株聚生有雄球花的新梢数 / 单株新梢数。

上述调查表明 ,云南松居群内不同个体间当年生新梢上的雄球花分化率有明显差异 ,具有多态性 ;而且当年生新梢上的雄球花分化及其频率分布在不同云南松居群间也有明显差异 ,具有多型性。云南松当年生新梢上的雄球花分化率的多态性和多型性 ,表明居群内个体间和居群间育性及其遗传结构的不同。雄球花和雌球花的分化率与生态环境有一定的相关性。有趣的是 ,有的个体生长在土壤、水分极差的生境中 ,树杆细小弯扭、针叶稀疏、树冠小 ,但雄球花和雌球花的分化率均很高 ,而有的个体生长在水、土、肥极好的生境中 ,树杆粗且高大、针叶粗而浓密、树冠大 ,但没有一个雄球花和雌球花 ,分化百分率为零。可见 ,营养生长与生殖生长并非一致 ,有时甚至是矛盾的。雄球花和雌球花的分化率与林木的年龄有一定的正相关 ,但有的个体年龄高达 25 年以上 ,树杆粗且高大、针叶粗而浓密、树冠大 ,仍不结雄球花和雌球花。有的个体不到 15 年 ,树杆细小弯扭、针叶稀疏、树冠小 ,但雄球花和雌球花的分化率均很高。由此可见 ,雄球花和雌球花的分化率与个体和居群的遗传背景密切相关。

2.2 雄球花色彩

云南松雄球花色彩与其发育阶段相关 ,通常雄球花未成熟散粉前 ,其色彩较为鲜艳 ;雄球花成熟散粉后 ,其色彩略微减淡。本研究雄球花色彩的调查和统计 ,均是在雄球花成熟散粉时进行的。云南松居群中成熟的雄球花有鲜红色、紫红色、紫黄色、棕黄色、紫绿色、黄绿色、绿色、灰绿色等色彩类型 ,并有一系列的过渡类型 ,表现出丰富多彩的多态现象。本研究对昆明地区的 3 个云南松居群的雄球花的色彩的多态性进行了调查统计 ,结果见表 3 ,西山居群 (Yu10) 雄球花色彩的多态现象十分丰富 ,包含了 7 个色彩 ,并以紫红色类型的个体出现频率

表 3 昆明地区云南松居群雄球花色彩的多态现象统计
Table 3 Statistics on color polymorphism of male cones in populations of *Pinus yunnanensis* from Kunming

居 群 Population	个体数 Ind. number	雄球花色彩类型的出现频率(%) Color frequency of male cones(%)							
		鲜红	紫红	紫黄	棕黄	紫绿	黄绿	绿	灰绿
Yu10	18	11	50	11	6	0	6	11	5
Yu37	12	0	50	0	0	30	17	0	0
Yu38	16	0	13	6	0	0	81	0	0

较高,约 50%。金殿居群(Yu38)有 4 个色彩,并以黄绿色类型的个体出现频率为主,约 81%。龙山矿居群(Yu37)仅有 3 个色彩,以紫红色类型的个体出现频率为主,约 50%。上述调查表明,云南松居群间雄球花球色彩的类型及其频率分布差异较显著,即多型现象较明显。云南松雄球花球的色彩是受多基因决定的数量性状,故表现出一个连续的由深至浅的色彩系列。

2.3 雄球花数

这里所指的雄球花数为所调查样树的每个当年生新梢上所结的雄球花数。每棵样树随机选取 5 个结有雄球花的新梢进行统计。统计发现云南松居群中不同个体的雄球花数差异极大,有的个体雄球花数高达 83 个,有的个体雄球花数仅有 12 个。表 4 中,西山居群(Yu10)雄球花数变异幅度很大,从 12 ~ 83 个,且平均值、标准差和变异系数也非常大,说明该居群内该性状的多态性十分突出,所调查的 4 个居群,其雄球花数及其出现频率、平均值、标准差和变异系数差异较大,该性状在居群间的多型性也较明显。云南松雄球花数的多态性和多型性反映了个体间和居群间生殖能力的不同及其遗传差异,但还与林木的生境密切相关。

表 4 昆明地区云南松居群雄球花数的统计

Table 4 Statistics on number of male cones per spike in populations of *Pinus yunnanensis* from Kunming

居 群 Population	个体数 Ind. number	聚生有雄球花的当年生新梢上雄球花数出现频率(%) Frequency of male cone number per spike (%)						平均值 Mean <i>X</i>	标准差 Standard error <i>SE</i>	变异系数 Coefficient of variation <i>CV</i>
		12 ~ 20	21 ~ 30	31 ~ 40	41 ~ 50	51 ~ 60	61 ~ 83			
Yu10	19	15	22	22	11	21	5	63.7	72.9	1.14
Yu36	10	30	20	20	0	0	0	34.6	12.6	0.37
Yu37	12	17	17	17	17	8	24	36.7	16.8	0.46
Yu38	21	14	19	33	24	10	0	23.5	6.5	0.28

2.4 雄球花大小

云南松雄球花除了色彩和数目有多态性外,其大小变异幅度也较大。云南松雄球花大小与其发育阶段密切相关,通常雄球花未成熟散粉前,还在发育生长,雄球花成熟散粉时,其大小已基本定型。本研究均是在雄球花成熟散粉时进行的长度和直径调查。云南松雄球花呈圆柱形,其长度和直径在个体间变异极大,本研究调查统计昆明地区的 2 个云南松居群和 1 个地盘松居群的雄球花大小及其频率分布,发现每个居群内雄球花大小均表现出连续变异,为数量性状;而且每个居群的雄球花长度和直径的出现频率、均值、标准差和变异系数各异(见表 5)。其中,笔架山地盘松居群(Yu19)雄球花大小的变异幅度最大,可能与地盘松居群杂合度高有关;由于变异大,故适应干冷、土壤瘠薄生境的能力就强。

表 5 昆明地区云南松居群雄球花大小及其分布频率

Table 5 Statistics on size and frequency of male cones in populations of *Pinus yunnanensis* from Kunming

居 群 Popula- tion	个体数 Ind. number	长(mm)和 频 率(%) Length(mm) and its frequency(%)									直 径(mm)和 频 率(%) Diameter(mm) and its frequency(%)								
		7.1	9.2	11.3	13.4	15.5	17.6				4.2	4.6	5.0	5.4	6.0				
								<i>X</i>	<i>SE</i>	<i>CV</i>						<i>X</i>	<i>SE</i>	<i>CV</i>	
		9.1	11.2	13.3	15.4	17.5	19.7				4.5	4.9	5.3	5.9	6.1				
Yu10	15	20	47	20	13	-	-	10.6	2.28	21.447	-	13	40	47	-	5.3	0.56	10.510	
Yu37	11	-	-	55	27	18	-	11.2	2.52	22.570	18	27	18	27	9	5.1	0.60	11.686	
Yu19	14	29	15	15	15	15	15	12.5	4.63	37.137	7	7	21	7	8	5.2	0.49	9.581	

注 :*X* 平均值 ;*SE* 标准差 ;*CV* 变异系数。 *X* :mean ;*SE* :Standand error ; *CV* :Coefficient of variation.

综合研究表明,云南松居群内雄球花多态性显著,居群间雄球花多型性也较明显。云南松居群内雄球花多态性是国产松属中最丰富的,也是松属植物中少见的。雄球花分化率、雄球花数、雄球花大小和色彩等性状均受多基因控制,呈现连续性变异。我们的研究表明,云南松居群和个体均具有较高的遗传多样性和杂合度,云南松居群的多态位点平均为 $P = 0.711$,等位基因平均数为 $A = 2.1$,观察杂合度平均为 $H_o = 0.142$,异交率平均为 $t = 0.934$,且杂合体过量的位点占全部位点的 45.5% 左右,处于非常高的水平。这是云南松雄球花多态性和多型性丰富的遗传基础。云南松是风媒传粉,居群内随机交配的程度非常高,居群间基因流动频率较大,甚至种间发生基因渗入杂交,因此云南松居群具有较高的遗传多样性和杂合度。通常,在适应能力方面,杂合体比纯合体更具有适应优势,其适合度更高,杂合有利性(heterozygous advantage)是造成云南松多态性,特别是平衡多态性(balanced polymorphism)的重要原因^[16],同时也使多态性得以保持。黄瑞复^[16]认为云南松居群中的优势木具有相当高的杂合度,而个体的杂合度越高,自然选择的有利性就越大。云南松居群占据的生态幅度很大,生态环境很不一致,水、热、光、土等生态因子和种间、种内的竞争格局也很不一样。不同的基因型可能有利于不同亚生态位的选择,形成居群内部的歧化选择,因此生态环境条件的异质性本身就能导致平衡多态现象。云南松雄球花的形态形状的变异性与生态环境和林木的年龄相关联,更与居群和林木的遗传结构密切相关。在滇中地区,地盘松居群的雄球花大小的变异幅度大于云南松居群,可能与地盘松居群的遗传多样性和杂合度高于云南松居群有关。

在云南松林木育种和造林过程中,应重视杂种优势和杂合有利性的利用。在云南松林木育种和造林过程中,应重视杂种优势和杂合有利性的利用。在选择造林种源时,可将雄球花形态的多态性作为选择的标准之一,并与雌球花、针叶、树皮、杆型等形态的多态性指标一起综合考虑,以保证所采选的造林种子具有较高的遗传多样性和杂合度,在今后林木生长过程中保持较高的生态适应性和生长优势。

参 考 文 献

1 葛颂,洪德元. 遗传多样性及其检测方法. 见: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

2 Schaal B A, Leverich W J, Rogstad S H. Comparision of methods for assessing genetic variation in plant conservation biology. In: Falk D A, Holsinger K E(eds.), *Genetics and Conservation of Rare Plants*. New York: Oxford University Press, 1991: 123~134

3 Stebbins G L. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia University Press, 1957, 442~475

4 Stuessy T F. Plant Taxonomy. New York: Columbia University Press, 1990.

5 Lester D T. Variation in cone morphology of balsam fir, *Abies balsamea*. *Rhodora*, 1968, **70**: 83~94

6 Balut S. Variability of larch cones as an indication of provenance. *Acta. Agrar. Silv.*, 1969, **9**: 3~109

7 Khalil M A K. Genetics of cone morphology of white spruce. *Can. J. Bot.*, 1974, **52**: 15~21

8 Khalil M A K. Genetics of cone morphology of black spruce in Newfoundland. *Canada. Sil. Genet.*, 1984, **33**: 101~109

9 Maley M L, Parker W H. Phenotypic variation in cone and needle characters of *Pinus banksiana* in northwestern Ontario. *Can. J. Bot.*, 1993, **71**: 43~51

10 Maze J. A comparison of cone and needle characters in *Abies*: a test of a new theory of evolution. *Can. J. Bot.*, 1983, **61**: 1926~1930

11 Parker W H, Maze J. Intraspecific variation in *Abies lasiocarpa* from British Columbia and Washington. *Am. J. Bot.*, 1984, **71**: 1051~1059

12 葛颂,王明庥,陈岳武. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构. *林业科学*, 1988, **24**(4): 399~409

13 郑万钧,傅立国. 中国植物志. 北京:科学出版社,1978,7: 203~281

14 吴征镒,朱彦承,姜汉侨. 云南植被. 北京:科学出版社,1987,417~441

15 姜汉侨. 云南松研究的若干问题. *云南大学学报(自然科学版)*, 1984, **1**: 1~5

16 黄瑞复. 云南松的种群遗传与进化. *云南大学学报(自然科学版)*, 1994, **15**(1): 50~63