

# 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构

葛 颂\* 王明庥 陈岳武

(南京林业大学)

## 摘 要

本文应用同工酶分析技术结合形态、生长和物候等表型性状, 分析了福建省沙县境内的5个马尾松天然小群体的遗传结构。结果表明, 马尾松群体具有较高的遗传变异水平, 5个小群体的多态位点百分率达64.5%, 等位基因平均数为1.65, 平均期望杂合度为0.216。小群体间的分化程度不高, 5个小群体的平均遗传距离为0.0047; 同工酶测定的总变异中, 2.4%来自小群体间, 其余的变异(97.6%)来自小群体内; 而表型性状总的遗传变异中, 6.5%左右来自小群体间, 其余的变异(93.5%)来自小群体内。

## 一、前 言

自六十年代末同工酶分析技术应用于林木研究以来, 很快在林木遗传育种的各个方面, 特别是在群体遗传结构的研究方面得到了广泛的应用<sup>[4,8,14]</sup>。马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)是我国松属中分布最广、数量最多的重要用材树种, 具有很大的遗传改良潜力。本研究以三个相邻的马尾松群体为对象, 利用同工酶技术结合表型性状, 从分子和表型二个不同水平探讨了马尾松群体的遗传结构。同时, 把同工酶位点分子水平上的变异与形态、生长和物候等表型水平上的变异进行了比较。

## 二、材料和方法

### (一) 种子采集

种子采自福建省沙县官庄林场的三个马尾松天然次生林。这三个林分连续分布在海拔300—400m之间, 是四十年代末期大规模砍伐后留下的一些大母树飞籽繁衍形成的。1984年12月从上述的三个林分中选定有代表性的5个小群

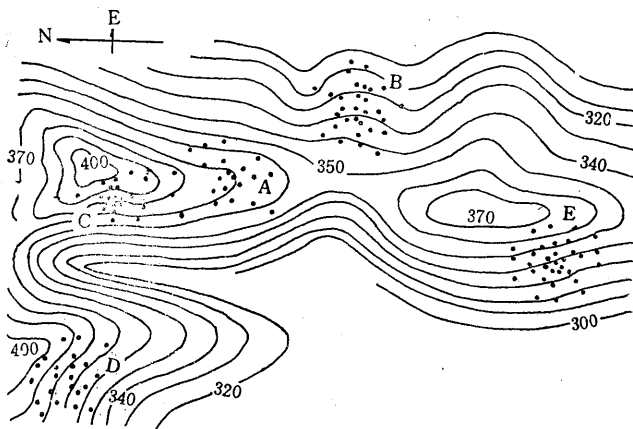


图1 采种林分

本文于1987年1月4日收到。

\* 葛颂, 现在西南林学院林业系工作。

体,即A、B、C、D、E(图1),每个小群体随机确定20株以上单株采种,并测定每株母树的年龄、树高、胸径、枝下高和干形等性状。共确定了140个采种单株,每棵单株采集20—150个球果不等。将采集的未开裂球果按编号分别干燥、脱籽和净种,得到纯净的种子在0℃以下保存,以备同工酶分析和育苗使用。

## (二) 同工酶实验

选定100个单株(每个小群体20株)的种子进行同工酶测定,以确定每个单株的同工酶基因型。采用聚丙烯酰胺凝胶垂直平板电泳,共测定下列三种酶系统:谷氨酸草酰乙酸转氨酶(GOT);乳酸脱氢酶(LDH)和苹果酸脱氢酶(MDH)。样品的提取、电泳的凝胶和缓冲系统、电泳条件以及三种酶的染色方法详见另文<sup>[3]</sup>。

在表示同工酶位点和等位基因时,由酶的缩写字母代表该酶系统,连字符后的数字代表不同位点。各位点上等位基因的确定根据谱带的迁移率,将最常见谱带(最常见等位基因)定为100,其它谱带(等位基因)则用相对于最常见谱带迁移率的百分比值代表,无活性或活性极弱的谱带用SA代表<sup>[3]</sup>。

## (三) 育苗试验及表型性状观测

试验苗圃设置在福建省顺昌县洋口林场。1984年底作苗圃地准备,翌春进行人工播种,播种后的管理措施与当地育苗相同。为了便于在同一水平分析小群体间变异和小群体内各单株间的变异,采用三阶巢式设计,四次重复。取每个单株种子50粒单行点播作为小区。

除在采种时测定母树的若干性状外,每个单株随机选取20个球果测定长和宽。每次从每个单株中随机选取100粒种子,重复称重3次,确定种子百粒重。1985年12月苗木停止生长后测定下列苗期性状:一年生苗高,苗木封顶率,子叶出土期,子叶数和二次抽梢率。

## (四) 数据处理方法

### 1. 同工酶位点变异的度量指标

(1) 多态位点百分率( $P$ ):同工酶测定为多态的位点占测定总位点的百分比即为 $P$ 。当群体中某位点有0.01以上频率的复等位基因共存时,该位点就称为多态的,否则就是单态的。

(2) 等位基因平均数( $A$ ):

$$A = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n a_i$$

式中: $a_i$  = 第 $i$ 个位点上的等位基因数; $n$  = 同工酶测定的位点总数。

(3) 平均期望杂合度( $He$ ):

$$He = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n h_{.i}$$

式中: $h_{.i} = 1 - \sum_{j=1}^{i_i} p_{ij}^2$ ,为第 $i$ 个位点上的期望杂合度; $p_{ij}$  = 第 $i$ 个位点上第 $j$ 个等位基因的频率。

(4) 基因分化系数 ( $G_{ST}$ ):  $G_{ST}$ 是建立在基因多样性(平均期望杂合度)剖分基础上的。将总群体的基因多样性( $H_T$ )分解为群体内基因多样性( $H_S$ )和群体间基因多样性( $D_{ST}$ )两部分,从而求出群体内和群体间基因多样性的相对量。

$$\text{即, } H_T = H_S + D_{ST} \quad \text{则, } G_{ST} = \frac{D_{ST}}{H_T} = \frac{(H_T - H_S)}{H_T}$$

$G_{ST}$ 反映了群间变异占总变异量的比值大小,是度量群体分化的理想指标。

(5) 遗传距离 ( $D$ ):

$$D = -\ln I, \quad I = \frac{J_{XY}}{\sqrt{J_X \cdot J_Y}}$$

$$\text{其中: } J_X = \frac{1}{n} \sum_i \sum_j X_{ij}^2, \quad J_Y = \frac{1}{n} \sum_i \sum_j Y_{ij}^2,$$

$$J_{XY} = \frac{1}{n} \sum_i \sum_j X_{ij} \cdot Y_{ij}$$

式中:  $X_{ij}$  =  $X$ 群体第  $i$  个位点第  $j$  个等位基因的频率;

$Y_{ij}$  =  $Y$ 群体第  $i$  个位点第  $j$  个等位基因的频率。

$D$ 是基因频率的函数,表示两个特定群体间的遗传差异。当有  $m$  个群体时,可求得  $m(m-1)/2$  个  $D$  值。另外,采用 *Guries* 等采用的  $\chi^2$  检验来测定群体之间等位基因频率差异的显著性<sup>[10]</sup>。

## 2. 表型性状的分析

对8个表型性状采用巢式设计方差分析。球果长、宽和种子百粒重的线性巢式模型为:

模型 I:  $Y_{ijb} = \mu + S_i + T_{(i)j} + \varepsilon_{(ij)b}$  其余5个苗期性状的线性巢式模型为:

模型 II:  $Y_{ijk} = \mu + S_i + T_{(i)j} + R_{(ij)k} + \varepsilon_{(ijk)l}$

式中:  $Y_{ijb}$  = 第  $i$  个小群体第  $j$  个单株第  $b$  个(次)观测值;  $Y_{ijk}$  = 第  $i$  个小群体第  $j$  个单株第  $k$  次重复第  $l$  次的观测值;  $\mu$  = 总体平均值;  $S_i$  = 第  $i$  个小群体的效应(固定);  $T_{(i)j}$  = 第  $i$  个小群体第  $j$  个单株的效应(随机);  $R_{(ij)k}$  = 第  $i$  个小群体第  $j$  个单株第  $k$  次重复的效应(固定);  $\varepsilon_{(ij)b} = \varepsilon_{(ijk)l}$  = 试验误差。

以上二个方差分析模型的变异来源、自由度和期望均方见下表。

变 异 来 源	自 由 度	期 望 均 方
小群体间	$s-1$	$\sigma_e^2 + n\sigma_s^2/s + tnK_e^2$
群内单株间	$s(t-1)$	$\sigma_e^2 + n\sigma_t^2/s$
单株内重复间 <sup>1)</sup>	$st(r-1)$	$\sigma_e^2 + stK_r^2$
实验误差	$str(n-1)$	$\sigma_e^2$

1) 模型 I 中无此项。

式中:  $s$  = 小群体数目;  $t$  = 小群体内单株的数目;  $r$  = 小群体内每个单株的试验重复数;  $n$  = 小群体内每个单株每个重复内的观察数;  $\delta_e^2$  = 机误方差;  $\sigma_s^2/s$  = 小群体内单株间的方差;

$$K_e^2 = \frac{\sum r_e^2}{s-1} = \text{小群体间的方差}; \quad K_r^2 = \frac{\sum r_e^2}{r-1} = \text{小群体内单株内重复间的方差}.$$

表1

7个多态位点等位基因频率、杂合度及 $\chi^2$ 检验

位点	等位基因	小群体					平均	$\chi^2$
		A	B	C	D	E		
GOT-1	100	1.000	1.000	1.000	0.950	1.000	0.990	10.10
	110	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.010	
	$h_e$	0.000	0.000	0.000	0.095	0.000	0.020	
	$h_o$	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.020	
GOT-2	100	1.000	0.975	1.000	0.975	0.975	0.985	2.54
	90	0.000	0.025	0.000	0.025	0.025	0.015	
	$h_e$	0.000	0.049	0.000	0.049	0.049	0.030	
	$h_o$	0.000	0.050	0.000	0.050	0.050	0.030	
LDH-1	100	0.675	0.643	0.650	0.618	0.500	0.619	14.45
	88	0.225	0.357	0.325	0.324	0.500	0.341	
	SA	0.100	0.000	0.025	0.058	0.000	0.040	
	$h_e$	0.484	0.459	0.471	0.510	0.500	0.499	
	$h_o$	0.350	0.286	0.450	0.294	0.294	0.341	
LDH-2	100	0.529	0.393	0.225	0.500	0.250	0.372	19.20
	90	0.089	0.071	0.200	0.176	0.250	0.163	
	SA	0.382	0.536	0.575	0.324	0.500	0.465	
	$h_e$	0.566	0.553	0.579	0.614	0.625	0.619	
	$h_o$	0.647	0.643	0.650	0.529	0.556	0.605	
MDH-1	100	0.711	0.810	0.700	0.762	0.789	0.755	2.48
	110	0.289	0.190	0.300	0.238	0.211	0.245	
	$h_e$	0.411	0.308	0.420	0.353	0.333	0.370	
	$h_o$	0.368	0.286	0.200	0.476	0.421	0.350	
MDH-3	100	0.816	0.925	0.800	0.950	0.816	0.862	15.82
	110	0.184	0.050	0.200	0.050	0.184	0.133	
	SA	0.000	0.025	0.000	0.000	0.000	0.005	
	$h_e$	0.300	0.141	0.320	0.095	0.300	0.239	
	$h_o$	0.158	0.150	0.100	0.100	0.053	0.112	
MDH-4	100	0.816	0.881	0.750	0.950	0.921	0.864	22.31*
	108	0.184	0.071	0.250	0.050	0.079	0.126	
	SA	0.000	0.048	0.000	0.000	0.000	0.010	
	$h_e$	0.300	0.216	0.375	0.095	0.146	0.238	
	$h_o$	0.158	0.238	0.100	0.100	0.053	0.131	

\* -5%水平显著。

由于部分苗木死亡，每个单株内所测定的苗木数不等。此时的巢式设计为不平衡的，因此对方差分析表中自由度和各方差分量系数作了相应调整，对百分率数据均进行反正弦转换。

以上同工酶及表型性状的数据分析均在紫金-Ⅱ 微机上进行。

### 三、结 果 分 析

所分析的三种酶系统共受 9 个位点控制, 其中 2 个位点 (GOT-3 和 GOT-4) 是单态的, 其余 7 个位点是多态的。这三种同工酶的遗传和连锁分析已在另文<sup>[8]</sup>中详述, 在此我们主要利用这些酶位点作为遗传标志进行群体遗传结构的分析。表 1 给出了 7 个多态位点上各等位基因在各小群体中的频率值, 同时给出了每个群体在每个位点上的期望杂合度 ( $h_e$ ) 和观察的杂合体比率 ( $h_o$ )。

#### (一) 群体的变异水平和平衡状况

为了解马尾松群体变异水平的高低, 利用表 1 数据计算出衡量群体变异水平的几个指标列于表 2 中。由表 2 可见, 5 个小群体多态位点百分率 (P) 平均为 64.5%; 等位基因平均数 (A) 平均为 1.65; 平均期望杂合度 ( $H_e$ ) 平均为 0.216。这表明这几个与马尾松群体

表 2 5 个小群体的遗传参数值

小 群 体	多态位点百分率 (P)	等位基因平均数 (A)	平均期望杂合度 ( $H_e$ )	固定指数 (F)	异交率 (i)
A	55.6	1.56	0.229	0.184	0.689
B	66.7	1.78	0.192	0.045	0.914
C	55.6	1.56	0.241	0.304	0.534
D	77.8	1.78	0.202	0.092	0.832
E	66.7	1.56	0.217	0.218	0.642
平均 ( $\pm$ SE)	64.5 ( $\pm 4.2$ )	1.65 ( $\pm 0.054$ )	0.216 ( $\pm 0.0089$ )	0.213	0.649

遗传组成中有 65% 左右的位点是多态的, 每个位点上平均有 1.65 个等位基因, 若群体为随机交配就会有大约 22% 的杂合体。5 个小群体在几个指标上差异不大, 说明小群体间在变异水平上相近。

采用  $\chi^2$  分析检验每个位点上各基因型的实测值与理论值的差异显著性 (表 3)。由于 GOT 2 个位点上非常见等位基因的频率太低, 故不作分析。其余 5 个位点上实测值与理论值偏离较大的是 MDH-3 和 MDH-4 (这两个位点有连锁关系<sup>[8]</sup>)。从小群体角度来看, C 和 E 的偏差较严重。总群体在 4 个位点上实测值与理论值的偏离都达显著或极显著水平。所以, 我们所研究的这个大群体是处于非平衡状态的。为此, 采用 Wright (1965) 提出的固定指数 (F) 来检验群体中实际杂合体比率与理论期望杂合体比率的偏离程度以及原因<sup>[20]</sup>,  $F = 1 - H_o/H_e$ , 式中  $H_o$  为实际杂合体比率,  $H_e$  为理论杂合体比率。当  $F > 0$  时, 说明群体中纯合体过量;  $F < 0$  时, 杂合体过量。由表 2 可见, 每个小群体及总群体的 F 值都明显大于零。再计算出 5 个小群体在每个位点上的 F 值 (表 3), 同

表3 各位点基因型实测值与理论值偏离的 $\chi^2$ 检验值

群体 位点	A	B	C	D	E	总群体	F
LDH-1	5.57	1.96	2.40	6.39	2.79	18.61***	0.317
LDH-2	5.52	1.36	3.29	8.38	1.40	12.31*	0.023
MDH-1	0.20	0.09	5.49	2.08	1.31	0.29	0.054
MDH-3	4.68	0.12	9.45**	0.11	13.89**	30.87***	0.490
MDH-4	4.68	0.19	10.29**	0.11	9.31**	9.31**	0.450

\*—5%水平显著, \*\*—1%水平显著, \*\*\*—0.5%水平显著。

样5个位点上的 $F$ 值都大于零,说明纯合体过量。按Wright提出的公式 $t = (1 - F) / (1 + F)$ ,将 $F$ 值换算成异交率的近似估计值列于表2中。表中5个小群体的 $t$ 值从0.534到0.914不等,平均为0.722。说明几个小群体的异交程度不同,平均值较低。当把5个小群体作为一个整体考虑时, $t$ 值也偏低(0.649)。可见,近交很可能是群体不平衡的原因之一。

## (二) 群体的分化

### 1. 等位基因频率的差异

由频率数据求得 $\chi^2$ 值见表1最右列。除MDH-4位点上 $\chi^2$ 值达5%水平显著外,其余位点上等位基因频率在5个小群体间的差异都不显著。说明从基因频率上看,这5个小群体之间并没有明显的差异。

### 2. 遗传距离

为了定量分析5个小群体的相像性,计算出小群体两两间的遗传距离 $D$ 值见表4。

表4 5个小群体间的遗传距离( $D$ )

	B	C	D	E	$\bar{D}_i$
A	0.003	0.004	0.000	0.012	0.0048
B		0.004	0.000	0.002	0.0023
C			0.013	0.002	0.0058
D				0.007	0.0058
$\bar{D}(\pm SE)$					0.0047( $\pm 0.0015$ )

小群体C和D间的距离最大(0.013),D与A、B间的距离最小(0.000)。A、B、C 3个小群体均属同一林分,但两两间的 $D$ 值却较大,说明小群体间的遗传距离与地理距离之间并无明显关系。表4除两两小群体间的距离外,还给出了任一小群体与其它小群体的平均距离及5个小群体两两间的总平均距离 $\bar{D}$ 。小群体C和D与其它小群体的平均距离最大,为0.0058,而小群体B与其它小群体的平均距离最小,为0.0023。可见,和C、D相比,与其它小群体的遗传相像性更大些。5个小群体间的总平均距离很小( $\bar{D} = 0.0047$ ),表明马尾松小群体间的分化程度较低。

### 3. 基因分化系数

采用基因分化系数 $G_{ST}$ 对群体的变异进行等级分析。根据表1数据计算出各位点的

$H_T$ 、 $H_S$ 和 $G_{ST}$ 值列于表5中。表中的数值在位点间变动很大,说明不同位点对基因多样度的贡献是不相同的。 $G_{ST}$ 平均值为0.0238,即小群体间的变异量平均占总变异量的

表5 基因多样度的等级分析

位 点	$H_T$	$H_S$	$G_{ST}$	$G_{ST} \times 100\%$
GOT-1	0.0198	0.0190	0.0404	4.04
GOT-2	0.0296	0.0294	0.0068	0.68
GOT-3	0.0000	0.0000	0.0000	0.00
GOT-4	0.0000	0.0000	0.0000	0.00
LDH-1	0.4990	0.4848	0.0285	2.85
LDH-2	0.6188	0.5874	0.0507	5.07
MDH-1	0.3700	0.3670	0.0081	0.81
MDH-3	0.2392	0.2312	0.0334	3.34
MDH-4	0.2375	0.2264	0.0467	4.67
平 均	0.2238	0.2161	0.0238	2.38

2.4%左右,而大多数的变异(约97%)存在于小群体内。

从上面三方面的分析可以看到,5个马尾松小群体间的差异很小,分化程度较低,大部分的变异都来自小群体内的单株间。

### (三) 表型性状的变异和分化

为了解表型性状的变异幅度,求出每个表型性状在各小群体及总群体中的变异系数

表6 9个表型性状的变异系数( $c.v$ )

群体	球果长	球果宽	种子重	苗高	抽梢率	干形	子叶数	子叶出土期	封顶率
A	14.22	10.58	21.45	10.06	51.62	27.90	6.23	15.32	50.39
B	13.60	7.01	18.26	7.68	56.84	30.04	4.28	14.53	27.42
C	13.58	9.39	11.36	10.90	45.34	41.50	3.87	16.04	51.15
D	12.11	9.94	13.52	12.85	53.52	35.45	2.97	15.90	60.69
E	10.89	11.60	16.69	10.66	58.89	41.50	4.11	15.51	53.76
平均	12.88	9.70	16.26	10.43	53.24	35.28	4.29	15.46	48.68
总群体	12.97	9.60	17.15	10.99	53.07	33.17	4.09	17.98	48.51

( $c.v$ )见表6。不同的表型性状变异系数不同,平均值从4.29(子叶数)到53.24(抽梢率)不等。即使同一性状的变异系数在不同的小群体间也有较大的差异。陈岳武等(1982)曾对马尾松不同产地、不同林分以及不同家系的表型变异进行过研究<sup>[1]</sup>,二个主要性状(苗高和封顶率)在各层次上的变异量。为便于比较,将二个性状的变异系数作直方图(图2),实心条块代表本研究中5个小群体的平均值。由图2可见,小群体内的变异系数比全国不同产地间的变异系数小,但比福建省内不同林分间的变异系数大。说明即使在一个不大的小群体内,苗高和封顶率也会存在着很大的单株(家系)变异。

采用方差的等级分析研究表型性状在各层次上的差异显著性(表7)。可以看到,8个表型性状在小群体内单株间的差异均达统计显著,除一年生苗高差异显著性在1%水平上(非常显著)外,其余性状的差异显著性都达0.5%水平(极显著)。而小群体间除球果宽在5%水平、子叶出土期在1%水平上显著外,其余六个性状的群间差异均不显著。可见,这些表型性状在小群体间的差异很小,而在小群体内单株或家系间的差异却较大。

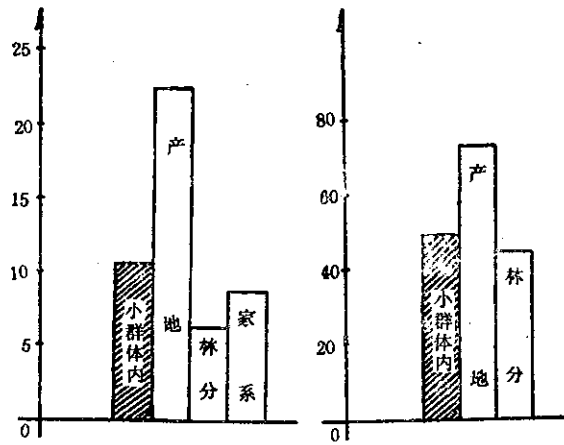


图2 马尾松苗高和封顶率变异系数对比

表7

8个表型性状方差分析的显著性检验结果

性状	显著性检验值(F值)		
	小群体间	群内单株间	重复间
种子百粒重	1.70	128.21***	—
球果长	2.28	19.70***	—
球果宽	3.28*	10.48***	—
一年生苗高	0.79	7.88**	2.46*
封顶率	0.17	4.25***	15.19***
二次抽梢率	0.36	2.32***	1.62
子叶数	1.98	1.81***	3.69*
子叶出土期	3.82**	2.15***	18.48***

\*——5%水平显著、\*\*——1%水平显著、\*\*\*——0.5%水平显著。

表8

各表型性状方差分量的百分比及群间变异的相对量 (V<sub>ST</sub>)

性状	$\sigma_e^2$	$\sigma_i^2/s$	$\sigma_g$	$\sigma_e^2$	$V_{ST} \times 100\%$
种子百粒重	3.32	94.56***	—	2.12	3.40
球果长	3.16	46.79***	—	50.05	6.32
球果宽	5.78*	45.86***	—	48.35	11.20
一年生苗高	0.00	8.78**	9.62*	81.60	0.00
封顶率	0.00	41.57***	7.26***	51.17	0.00
二次抽梢率	0.00	24.69***	0.47	74.84	0.00
子叶数	1.74	16.18***	2.16*	79.92	9.73
子叶出土期	4.93**	18.69***	11.36***	65.02	20.87
平均					6.44

$\sigma_e^2$  = 小群体间方差分量的百分比;  $\sigma_i^2/s$  = 小群体内单株(或家系)间方差分量的百分比;

$\sigma_g^2$  = 区组重复方差分量的百分比;  $\sigma_e^2$  = 试验误差的百分比; 显著性水平同前。

求出各个层次方差分量占总变异的比例见表9。在不同性状的变异中, 遗传分量( $\sigma_g^2$ 和 $\sigma_i^2/s$ )所占比重不同。最高的为种子百粒重(97.88%), 最低的为一年生苗高(8.78%), 但由于部分半同胞家系内的变异无法从 $\sigma_e^2$ 中剔除, 苗高遗传分量的比重可



能会估计偏低。为了与酶位点度量中的基因分化系数 ( $G_{ST}$ ) 相对应, 定义  $V_{ST}$

$$= \frac{\sigma_i^2/s}{\sigma_e^2 + \sigma_i^2/s}, \text{ 即用 } V_{ST} \text{ 来表示小群体间变异占遗传总变异的百分比。8 个性状}$$

的  $V_{ST}$  值见表 8 最右列。其值从 0.00% (封顶率、苗高和抽梢率) 到 20.87% (子叶出土期) 不等, 平均为 6.44%, 即表型性状的遗传变异中, 平均 6% 左右来自小群体间, 而大部分变异 (93%) 来自群体内的不同单株或家系间。这和同工酶位点变异的研究结果很近似。

## 四、讨 论

### (一) 马尾松群体的遗传结构

Hamrick 等 (1981) 总结了 20 个针叶树种群体的研究结果, 发现不同的树种变异水平不同, 多态位点百分率  $P$  从 0.0% (脂松) 到 100.0% (火炬松、花旗松) 不等, 平均为 67.7%; 等位基因平均数  $A$  从 1.00 (脂松) 到 3.87 (火炬松) 不等, 平均为 2.29; 多态指数  $PI$  值 ( $\approx H_e$ ) 从 0.00 (脂松) 到 0.364 (*Pinus longaeva*) 不等, 平均为 0.210<sup>[11]</sup>。本研究中, 马尾松 5 个小群体  $\bar{P} = 64.5\%$ ,  $\bar{A} = 1.65$ ,  $\bar{H}_e = 0.216$ , 接近上述 20 个树种的平均值。El-Kassalg 等 (1982) 对 4 个花旗松相邻群体进行了研究,  $\bar{P} = 54.0\%$ ,  $\bar{A} = 1.79$ ,  $\bar{H}_e = 0.171$ <sup>[7]</sup>。另外还有不少大范围分布树种的研究结果, 其变异指标均比本研究中马尾松群体的结果小或相近<sup>[15, 16, 18, 19, 21-23]</sup>。可见, 马尾松群体在酶位点水平上的变异是较高的。对马尾松表型性状的研究曾发现群体内家系间存在着很大的变异性, 甚至高于种源间的变异性<sup>[1, 2]</sup>。本研究也发现, 苗高和封顶率在单株或家系间的变异要高于不同林分间的差异。所以, 分子水平和表型水平的研究都表明, 马尾松是变异丰富的树种。

对马尾松群体分化的分析表明, 5 个小群体之间基因频率的差异不显著, 遗传距离值不高 ( $\bar{D} = 0.0047$ ),  $\bar{G}_{ST}$  值也很小 ( $G_{ST} = 2.38\%$ )。在其它树种中有许多群体分化的报道, 例如北美云杉 (*Picea sitahensis*)  $\bar{D} = 0.014$ ,  $G_{ST} = 7.9\%$ <sup>[22]</sup>; 南欧黑松 (*Pinus nigra*)  $\bar{D} = 0.069$ ,  $G_{ST} = 13.51\%$ <sup>[15]</sup>; 西黄松 (*P. ponderosa*)  $\bar{D} = 0.062$ ,  $G_{ST} = 1.45\%$ <sup>[18]</sup>; 欧洲赤松  $\bar{D} = 0.021$ ,  $G_{ST} = 12.28\%$ <sup>[4]</sup>。相比之下, 马尾松小群体的分化程度是较低的, 变异主要来源于小群体内。表型性状的分析也证实了这一点 ( $V_{ST} = 6.44\%$ )。分化较低的原因可能和这几个马尾松林分的下述特点有关: (1) 因分布在很有限的地理范围内, 受到生境的选择压力必然较小, 故小群体间的基因交流比较频繁; (2) 仅仅是该丘陵地区马尾松天然林中的一部分, 海拔相近, 地势平缓, 由于针叶树花粉的迁移距离很大, 故外部花粉 (基因) 的迁入是完全可能的, 基因迁入则减小了林分间的差异; (3) 年龄相差不大, 基本上是起源于为数不多的残留母树, 因此小群体之间在遗传上相象性较大。另外, 和一般优势木的采样方法不同, 本研究采用的随机采样可能会加大单株间的遗传差异, 从而减小了小群体间的遗传差异。

群体的交配系统是影响群体平衡状况的一个指标。Linhart 等 (1981) 在西黄松的研究中认为, 由具有亲缘关系的个体组成的家系组群会导致大量的近交, 证据之一就是杂

合体显著减少, 固定指数 $F$ 正值很高<sup>[13]</sup>。马尾松5个小群体中的纯合体都明显过量( $F > 0$ ) (表2), 各位点上的情况也是如此(表3), 换算成异交率 $t$ 值偏低。在其它许多针叶树研究中发现, 绝大多数位点都是杂合体过量<sup>[17, 21]</sup>, 因此这几个马尾松群体中纯合体过量, 很可能是由近交产生的个体比例较高, 因为这些群体的遗传基础狭窄。所以, 在林木改良的实践中应重视林分的起源和遗传基础。

## (二) 林木群体在酶位点和表型上的变异

本研究马尾松群体在酶位点和表型水平上的变异是基本一致的。在总遗传变异中, 9个酶位点在小群体间的变异占2%多( $G_{ST} = 2.38\%$ ), 8个表型性状在小群体间的变异平均占6%多( $V_{ST} = 6.44\%$ )。在北美云杉的类似研究中 $G_{ST} = 7.9\%$ 、 $V_{ST} = 10.1\%$ <sup>[22]</sup>, 花旗松中 $G_{ST} = 6.8\%$ 、 $V_{ST} = 1.1\%$ <sup>[7]</sup>, 与马尾松的结果很相近。在这二个水平上变异基本一致的报道还有不少<sup>[6, 9, 12, 16, 18]</sup>。从迄今的许多报道看, 同工酶位点的变异与表型性状的变异很近似, 二者变异趋势是基本一致的。所以, 同工酶分析技术可以作为表型研究的辅助手段, 特别是对那些遗传结构还不清楚的树种, 可以借助同工酶估测总的遗传变异和分化水平, 以估价它的开发利用潜力。

## 参 考 文 献

- [1] 陈岳武、陈维民等, 1982, 福建省马尾松群体和个体遗传变异的研究, 南京林产工业学院学报, (2) 29—42.
- [2] 蒋恕、陈岳武等, 1985, 马尾松形态解剖特征的地理变异, 南京林学院学报, (2): 29—39.
- [3] 葛颂、黄敏仁等, 1987, 马尾松GOT、LDH和MDH同工酶的遗传方式和连锁关系, 遗传学报, 14 (6): 428—435.
- [4] Adams, W. T., 1983, Application of isozymes in tree breeding, In: *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*, Part A, 381—400.
- [5] Brown, A. H. D. and Moran, G. F., 1981, Isozymes and the genetic resources of forest tree, In: *Proc. Sym. Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects*, 1—10.
- [6] Copes, D. L., 1981, Isozyme uniformity in western red cedar seedling from Oregon and Washington, *Can. J. For. Res.*, 11: 451—453.
- [7] El-Kassaby, Y. A. and Sziklai, O., 1982, Genetic variation of allozyme and quantitative traits in a selected douglas-fir population, *For. Eco. and Manag.*, 4: 115—126.
- [8] Falkenhagen, E. R., 1985, Isozyme studies in provenance research of forest trees, *Theor. Appl. Genet.*, 69: 335—347.
- [9] Fowler, D. P. and Morris, R. W., 1977, Genetic diversity in red pine: evidence for low genetic heterozygosity, *Can. J. For. Res.*, 7: 343—347.
- [10] Guries, R. P. and Ledig, F. T., 1981, Genetic structure of populations and differentiation in forest trees, In: *Proc. Sym. Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects*, 42—47.
- [11] Hamrick, J. L., et al., 1981, Levels of genetic variation in trees: Influence of life history characteristics, In: *Proc. Sym. Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects*, 53—59.
- [12] Ledig, F. T. and Conkle, M. T., 1983, Gene diversity and genetic structure in a narrow endemic, Torrey pine, *Evolution*, 37: 79—88.
- [13] Linhart, Y. B., et al., 1981, Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine, *Heredity*, 46: 407—425.
- [14] Mitton, J. B., 1983, Conifers, In: *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*, Part B, 443—472.
- [15] Nikolic, O. and Tucic, N., 1983, Isoenzyme variation within and among populations of European black pine, *Sil. Genet.*, 32: 82—89.
- [16] O'Malley, D. M., et al., 1979, Inheritance of isozyme variation and heterogeneity in *Pinus*

- [17] *ponderosa*, Biochem. Genet. , 17: 233-250.
- [18] Roberds, J. H. and Conkle, M. T. , 1984, Genetic structure in loblolly pine stands; allozyme variation in parents and progeny, For. Sci. , 30: 319-329.
- [19] wheeler, N. C. and Curies, R. P. , 1982, Population structure, genetic diversity, and morphological variation in *Pinus contorta*, Can. J. For. Res. , 12: 596-606.
- [20] Woods, J. H. , et al. , 1983, Amount and distribution of isozyme variation in ponderosa pine from Eastern Montana, Sil. Genet. , 32: 151-157.
- [21] Wright, S. , 1965, The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating, Evolution, 19: 395-420.
- [22] Yeh, F. C. and Layton, C. , 1979, The organization of genetic variability in central and marginal population of lodgepole pine, Can. J. Genet. Cytol. , 21: 487-503.
- [23] Yeh, F. C. and El-Kassaby, Y. A. , 1980, Enzyme variations in natural populations of tka spruce, Can. J. For. Res. , 10: 415-422.
- [23] Yeh, F. C. and O'Malley, D. M. , 1980, Enzyme variations in natural populations of glas-fir from british Columbia, Sil. Genet. , 29: 83-92.

## AN ANALYSIS OF POPULATION GENETIC STRUCTURE OF MASSON PINE BY ISOZYME TECHNIQUE

Ge Song Wang Mingxiou Chen Yuewu  
(Department of Forestry, Nanjing Forestry University)

### Abstract

Population genetic structure was studied using isozyme loci and phenotypic characters in five separate clusters of masson pine (*Pinus massoniana* Lamb.) in Shaxian County of Fujian Province. By polyacrylamide gel electrophoresis and measuring twelve phenotypic characters, we investigated the population genetic structure of masson pine at molecular and phenotypic levels. The results were as follows:

- (1) The level of genetic variability in the population of masson pine was relatively high. The percentage of polymorphic loci ( $P$ ) was  $64.5\% \pm 4.2\%$ . The average number of alleles per loci ( $A$ ) was  $1.65 \pm 0.054$ . The average expected heterozygosity ( $H_e$ ) was  $0.216 \pm 0.0089$ .
  - (2) Similar to reports for other conifers, the differentiation level of masson pine was relatively low. The average genetic distance ( $D$ ) among the five clusters was 0.0047. 2.4% of the allozyme variability was attributed to the differentiation among the clusters while the remaining 97.6% resided within the different clusters. The analysis of variance for the twelve phenological characters gave the same general trend and average genetic variation within the different clusters was 94% approximately, with same 6% resided among clusters.
- The aspects of population genetic structure of masson pine and some problems of isozyme analysis are discussed.