

新疆阿尔泰地区白杨派 3 个树种半同胞家系子代遗传多样性分析

郑书星^{1,2}, 张建国^{1*}, 段爱国¹, 何彩云¹, 保尔江³, 王健³

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 林木遗传育种国家重点实验室, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

2. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 云南昆明 650224;

3. 阿勒泰地区林业科学研究所, 新疆阿勒泰 836500)

摘要:利用 SSR 分子标记技术, 对采自新疆额尔齐斯河流域阿尔泰市哈巴河及北屯地区的白杨派 3 个树种银白杨、银灰杨、欧洲山杨的半同胞家系子代进行遗传多样性分析。结果表明: 筛选 12 对 SSR 引物在 90 个样本中共检测到 58 个等位基因(A)、112 种基因型, 多态位点百分率是 100%, Nei 遗传多样性指数(h) 平均为 0.648 5, Shannon 多样性指数平均为 1.234。基因分化系数(F_{st}) 为 0.337 1, 即在总的遗传变异中有 33.71% 的变异来自于不同树种之间, 绝大部分存在于子代个体间。白杨派内种间分化程度较高, 种间遗传距离为 0.386 3 ~ 1.869; 银灰杨的遗传变异最大, 而银白杨的遗传变异最小。

关键词:白杨派; SSR; 遗传多样性; 半同胞家系

中图分类号: S718.46

文献标识码: A

The Genetic Diversity of Half-sib Family Progenies of *Populus* (Section *Leuce*) in Altai of Xinjiang

ZHENG Shu-xing^{1,2}, ZHANG Jian-guo¹, DUAN Ai-guo¹, HE Cai-yun¹, BAO Er-jiang³, WANG Jian³

(1. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Key Laboratory of Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 2. Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, Yunnan, China; 3. Aletai Research Institute of Forestry, Aletai 836500, Xinjiang, China)

Abstract: Ninety progenies representing three half-sib families of *Leuce* (*Populus alba* L., *Populus canescens* (Ait.) Smith, and *Populus tremula* L.) were analyzed by using microsatellite to study the genetic diversity. 58 alleles and 112 genotypes were identified based on 12 SSR primers. The percentage of polymorphic loci, the Nei's genetic diversity index and Shannon information index were 100%, 0.648 5 and 1.234. The coefficient of gene differentiation was 0.337 1, which indicated 66.29% of genetic variation resided within the progenies of species. The results from cluster analysis showed that there was abundant genetic variation among the three *Leuce* species, the genetic distance among species ranged from 0.386 3 to 1.869 and *Populus canescens* had the most genetic variation.

Key words: *Leuce*; SSR; genetic diversity; half-sib families

DNA 分子标记技术已广泛地应用于植物分子遗传图谱的构建、植物遗传多样性分析与种质鉴定、重要农业性状基因定位与图位克隆、转基因植物鉴

定和分子标记辅助选择育种等方面^[1], 其中, SSR 标记作为共显性标记, 具有多态性丰富、重复性高等特点, 被认为是遗传多样性研究中最好的标记之

收稿日期: 2009-06-09; 修回日期: 2013-03-10

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目“额尔齐斯河天然杨树种群遗传多样性研究”(201004035)

作者简介: 郑书星(1979—), 男(土家族), 助理研究员, 主要从事植物分子生态研究。

* 通讯作者: 研究员, 博士生导师。

—^[2-3]。应用多种 DNA 分子标记技术对杨属植物进行研究,获得了大量的研究成果,主要有以下几个方面:群体遗传变异和多样性^[4-6]、系统发育与亲缘关系分析^[7-8]、种质基因资源鉴定^[9-10]、无性系分类鉴别^[11]等。由同一父本不同母本(或同一母本不同父本)所繁殖子代的集合体称为半同胞家系。对植物半同胞家系的研究,多是在子代的遗传增益与性状测定方面,采用的是生理指标评定其物理性状的方法^[12-15],而在分子层面上的遗传多样性是半同胞家系子代个体性状遗传变异的基础,在这一方面的研究少见报道。额尔齐斯河在中国的流域范围主要包括阿尔泰山山地和山前干流与支流流经的平原荒漠区两部分。在各支流交汇处形成的河滩低阶地区,分布着大面积的天然杨树林,包括四大派系,即白杨派、黑杨派、青杨派和胡杨派,具有独特的生态和遗传学研究价值。该流域的杨属天然林分,多数群体结构单一,林龄相近,呈斑块状分布。由于自然条件不断恶化、人类的活动而遭受比较严重的破坏,衰老现象严重;其天然更新的实生苗更新由于额河水位下降、洪期缩短等原因已难以发生,而萌生苗更新的幼苗也由于林地内土壤水分下降难以发生,或形成的幼苗因干旱、打草放牧破坏而难以生存。对于这一独特的生态基因资源库,需要加以研究并进行有效的保护。本研究拟从分子水平的层面上对额尔齐斯河流域白杨派半同胞家系子代的实生种子苗

的遗传多样性进行研究,为其基因资源保护提供基础理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

材料采自新疆额尔齐斯河流域阿尔泰地区,取 样点具体概况见表 1。采集银白杨(*Populus alba* L.)、银灰杨(*P. canescens* (Ait.) Smith)、欧洲山杨(*P. tremula* L.) 3 株母树的种子,于 2008 年 3 月在中国林业科学研究院科研温室播种,待 2 个月后,幼苗长至约 15 cm 高、地径约 0.3 cm 时,随机挑选 3 个半同胞家系各 30 个子代(共 90 个样本)用于实验分析;编号分别为: yb1 ~ yb30、yh1 ~ yh30、sy1 ~ sy30。

1.2 方 法

1.2.1 基因组 DNA 提取及 SSR 扩增反应 选取播种苗的幼嫩叶片,用天根生化科技(北京)有限公司的植物基因组 DNA 提取试剂盒提取样本的基因组 DNA。

SSR 扩增中的引物来自 http://www.ornl.gov/sci/ipgc/ssr_resource.htm 中提供的杨树 SSR 引物序列。共选择了已 Mapped 的 50 对引物序列,从中筛选了 12 对扩增条带清晰、重复性好的引物用于实验分析(表 2)。

表 1 白杨派 3 个树种采样点情况

树种	样本编号	地点	经度(N)	纬度(E)	生境	海拔/m
欧洲山杨	sy1-sy30	哈巴河	48°22'46"	85°56'35"	山地	744
银灰杨	yh1-yh30	哈巴河	48°00'03"	86°15'02"	河滩	424
银白杨	yb1-yb30	北屯	47°21'40"	87°48'22"	河滩	500

表 2 SSR 引物序列

编号	引物名称	前引物	后引物	长度/bp	碱基	重复/次	片段长度/bp
P6	GCPM_1063	AGTTAATTGCGCATGTTCTT	AAACAACTCCAGCAAACAT	165	ca	16	49
P7	GCPM_1065	TGCAATCATATATTCCTCCC	ATAAAATFACTGCGTGCCAT	156	ac	9	100
P13	GCPM_114	TTAGCCATTGGATTTTCATTT	CATTGCACTCTCACACATTC	112	ttc	6	253
P16	GCPM_1158	ATGCACTTCCTTCCAAATTA	ATCAGTTCCTTCAGCTTCAA	225	ctg	6	104
P24	GCPM_124	TTTGAGCACTTCAACTACCA	TGTCTCCCTTAGTACCAC	198	cac	6	123
P29	GCPM_1252	AGCGTCTCAATGTTTGTIT	TTTGCTTCAGGTTTATTTC	149	aata	4	73
P30	GCPM_1255	GAACCTTAAAACCAGAACCC	GAGCCACAGAAATACTGCTC	207	ag	23	110
P31	GCPM_1260	CACAGGAACCTGCTTATCAT	CTGGCATTCTTCTAAGCTA	134	tg	11	45
P35	GCPM_1274	CCCTGATACTTGTGGACCTA	CCCCTATAATATG	195	ttat	5	77
P42	GCPM_1353	GAAAACCTGATTCTGATTCCG	CAAGAATCAATGCATGTCTG	150	at	9	71
P45	GCPM_1376	TGTCAAATAGTAGCATCCCC	CCACCTTGACTTTTCTTCTG	105	at	11	110
P48	GCPM_139	ATGACATGACATGATTGGAA	CTTCTGCTGGAAGAAGAAAA	227	gt	15	147

SSR 扩增体系为 25 μL : 50 ng 基因组 DNA, PCR Buffer (10 mmol \cdot L⁻¹ 的 Tris-HCl (pH 值 8.3), 50 mmol \cdot L⁻¹ 的 KCl, 1.5 mmol \cdot L⁻¹ 的 MgCl₂), 0.2 mmol \cdot L⁻¹ dNTP, 0.2 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 反应引物, 1 U Taq 酶 (TaKaRa Bio Inc., Otsu, Japan), 用去离子水补足总体积。扩增程序设定为: 94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 3 min; 36 个循环(94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s, 54 ~ 55 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 105 s); 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 10 min。扩增反应在 GeneAmp[®] PCR system 9700 型扩增仪上进行。扩增产物用 4% 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳, 银染方法检测结果。

变性聚丙烯酰胺凝胶电泳方法: (1) 玻璃板处理。用去离子水和无水乙醇清洗晾干, 凹板涂上 2% 剥离硅烷, 平板上涂上 0.5% 的亲硅烷, 晾干后组装, 注意防止 2 块玻璃板互相污染; (2) 制胶及灌胶; (3) 电泳。电泳槽上下层各加入 800 mL 的 1 \times TBE, 预电泳 30 min 后, 清除点样孔残胶和气泡, 插入点样梳。样品于 94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 5 min, 取 6 μL 上样, 在 80 W 恒功率下电泳至前沿染料至玻璃板末端为止。

银染方法: (1) 固定。配制 10% 的冰醋酸固定液(100 mL 冰醋酸与 900 mL 去离子水混合), 将平板放置于其中, 震荡 20 min 至指示剂的颜色消失; (2) 水洗。将固定后的胶板用双蒸水洗涤 5 min 左右, 重复 2 次; (3) 银染。将玻璃板放入新配制的染色液(1 g AgNO₃, 1.5 mL 的甲醛, 1 000 mL 去离子水)中, 轻轻摇动 20 min; (4) 水洗。将染色后的胶板用双蒸水洗涤 5 s 左右, 迅速取出并竖起控水; (5) 显影。将冲洗后的玻璃板迅速放入 4 $^{\circ}\text{C}$ 预冷的显影液(30 g Na₂CO₃, 1 000 mL 去离子水)中, 用前加入 1.5 mL 甲醛, 200 μL 硫代硫酸钠(10 mg \cdot mL⁻¹), 摇床上轻摇至清晰条带出现; (6) 定影。将

胶板放入第 1 步用过的固定液中, 终止显影; (7) 干燥。用去离子水洗胶板 5 min 后取出在室温下自然干燥。

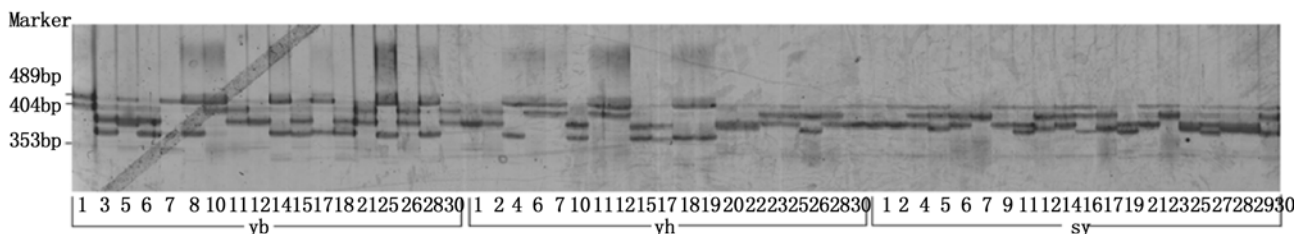
1.2.2 数据分析 SSR 是共显性标记, 判读带型时有带赋值“1”, 无带赋值“0”。用 POPGENE 软件计算多态位点比例 P、等位基因平均数(A)、有效等位基因数(Ne)、观测杂合度(Ho)、期望杂合度(He)、Shannon 指数(I)、基因分化系数(Fst)、等位基因频率等遗传参数, 并用 UPGMA 方法做聚类分析。

2 结果与分析

2.1 树种及半同胞家系子代的遗传多样性

利用筛选出的 12 对引物对 90 个供试材料进行 PCR 扩增, 扩增产物经变性聚丙烯酰胺凝胶电泳得到指纹图谱, 白杨派 3 个种的 90 个子代个体间表现了丰富的 DNA 多态性。图 1 为引物 GCPM_139 对部分实验样品的扩增结果。

根据实验分析可知: 多态位点为 12 个, 多态位点百分率是 100%; 共检测到 58 个等位基因, 每个 SSR 位点检测到 2 ~ 7 个等位基因, 平均为 4.833 个, 其中, 检测等位基因最多的引物 GCPM_139 检测出 7 个, 最少的引物是 GCPM_1255 和 GCPM_1274, 各为 2 个, 其等位基因频率变化幅度为 0.005 6 ~ 0.777 8(表 3); 有效等位基因数从 1.528 3(GCPM_1274)到 4.906 1(GCPM_139), 平均为 3.120 4(表 4)。从表 4 中可看出: 观察杂合度变化范围为 0.188 9 ~ 0.688 9, 平均为 0.434 3; 期望杂合度变化范围为 0.347 6 ~ 0.800 6, 平均为 0.652 2; Nei 多样性指数平均为 0.648 5, Shannon 多样性指数平均为 1.234 1。从以上分析可知: 实验所分析的白杨派 3 个树种的半同胞家系子代具有较高的遗传多态性。



(各泳道样品名称为(从左至右): yb1、yb2、yb3、yb5、yb6、yb7、yb8、yb10、yb11、yb12、yb14、yb15、yb17、yb18、yb21、yb25、yb26、yb27、yb28、yb30(20 个样); yh1、yh2、yh4、yh6、yh7、yh8、yh10、yh11、yh12、yh15、yh17、yh18、yh19、yh20、yh22、yh23、yh25、yh26、yh28、yh30(20 个样); sy1、sy2、sy4、sy5、sy6、sy7、sy9、sy11、sy12、sy14、sy16、sy17、sy19、sy21、sy23、sy25、sy27、sy28、sy29、sy30(20 个样)。

图 1 SSR 引物 GCPM_139 扩增部分样品的电泳结果

表 3 不同 SSR 引物不同位点上等位基因频率

位点	SSR 引物编号											
	P48	P45	P42	P35	P31	P30	P29	P24	P16	P13	P7	P6
Allele A	0.005 6	0.022 2	0.100 0	0.222 2	0.016 7	0.333 3	0.472 2	0.366 7	0.072 2	0.022 2	0.111 1	0.011 1
Allele B	0.188 9	0.150 0	0.038 9	0.777 8	0.216 7	0.527 8	0.077 8	0.188 9	0.044 4	0.061 1	0.044 4	0.266 7
Allele C	0.172 2	0.094 4	0.005 6		0.166 7		0.077 8	0.150 0	0.488 9	0.294 4	0.233 3	0.066 7
Allele D	0.138 9	0.111 1	0.116 7		0.177 8		0.366 7	0.250 0	0.394 4	0.011 1	0.066 7	0.361 1
Allele E	0.144 4	0.177 8	0.572 2		0.422 2		0.144 4	0.044 4		0.161 1	0.544 4	0.294 4
Allele F	0.038 9	0.444 4	0.166 7							0.450 0		
Allele G	0.311 1											

表 4 白杨派 3 个种各位点的遗传多样性和遗传分化参数

基因位点	样本数 / 个	等位基因 / 个	有效等位基因 / 个	Shannon 多样性指数	观察杂合度	期望杂合度	Nei 多样性指数	基因分化系数	基因流
GCPM_1063	90	5.000 0	3.415 6	1.310 8	0.588 9	0.711 2	0.707 2	0.182 0	1.123 7
GCPM_1065	90	5.000 0	2.705 4	1.233 6	0.266 7	0.633 9	0.630 4	0.360 8	0.443 0
GCPM_114	90	6.000 0	3.129 8	1.318 9	0.488 9	0.684 3	0.680 5	0.370 0	0.425 7
GCPM_1158	90	4.000 0	2.488 9	1.045 0	0.311 1	0.601 6	0.598 2	0.559 5	0.196 8
GCPM_124	90	5.000 0	3.889 6	1.452 2	0.555 6	0.747 1	0.742 9	0.293 3	0.602 3
GCPM_1252	90	5.000 0	3.590 4	1.410 8	0.366 7	0.725 5	0.721 5	0.454 3	0.300 3
GCPM_1255	90	2.000 0	1.993 8	0.691 6	0.188 9	0.501 2	0.498 5	0.674 9	0.120 4
GCPM_1260	90	5.000 0	3.510 3	1.369 3	0.622 2	0.719 1	0.715 1	0.309 1	0.558 8
GCPM_1274	90	2.000 0	1.528 3	0.529 7	0.444 4	0.347 6	0.345 7	0.143 9	1.487 0
GCPM_1353	90	6.000 0	2.629 0	1.254 1	0.488 9	0.623 1	0.619 6	0.159 0	1.322 4
GCPM_1376	90	6.000 0	3.657 7	1.503 6	0.200 0	0.730 7	0.726 6	0.362 1	0.440 5
GCPM_139	90	7.000 0	4.906 1	1.689 8	0.688 9	0.800 6	0.796 2	0.208 7	0.947 8
平均	90	4.833 3	3.120 4	1.234 1	0.434 3	0.652 2	0.648 5	0.337 1	0.491 7

2.2 白杨派内 3 个树种及半同胞家系子代的遗传分化

基因分化系数在不同位点有较大差异,变化范围为 0.143 9 ~ 0.674 9,平均为 0.337 1(表 4),即在总的遗传变异中有 33.71% 的变异来自于不同树种之间,绝大部分存在于子代个体间。

从表 5 可以看出:各树种间的遗传多样性存在

差异。各树种中,以银灰杨的遗传变异最大,其等位基因($A = 3.666 7$)、有效等位基因数($N_e = 2.803 3$)及 Shannon 多样性指数($I = 1.084 1$)在所有树种中均最大;而银白杨的遗传变异最小,其等位基因($A = 1.833 3$)、有效等位基因数($N_e = 1.384 8$)及 Shannon 多样性指数($I = 0.328 5$)均最小。

表 5 白杨派 3 个树种的遗传变异比较

树种	等位基因 / 个	有效等位基因 / 个	Shannon 多样性指数	观察杂合度	期望杂合度	Nei 多样性指数
银白杨	1.833 3	1.384 8	0.328 5	0.222 2	0.214 8	0.211 2
银灰杨	3.666 7	2.803 3	1.084 1	0.625 0	0.629 2	0.618 7
欧洲山杨	3.500 0	2.287 1	0.848 6	0.455 6	0.467 6	0.459 8
平均	3.000 0	2.158 4	0.753 7	0.434 3	0.437 2	0.429 9

2.3 白杨派内 3 个树种及半同胞家系子代的遗传距离与聚类分析

2.3.1 银白杨 12 对 SSR 引物在银白杨 30 个半同胞家系子代中共扩增出 22 个等位基因,有 25 种基因型。从图 2 中可得知:30 个子代样本的遗传距离变幅为 0.0 ~ 0.21,其中,遗传距离为 0.0、基因型

一致的子代样本有 6 组,分别为 yb5 和 yb16、yb7 和 yb13、yb8 和 yb21、yb11 和 yb17、yb4 和 yb23、yb6 和 yb14。

2.3.2 银灰杨 12 对 SSR 引物对银灰杨 30 个半同胞家系子代进行扩增,得到 44 个等位基因,有 63 种基因型。从图 3 中得知:30 个子代样本的遗传距

离变幅为 0.00 ~ 0.67, 其中, 遗传距离为 0.0、基因型一致的子代样本只有 1 组, 就是 yh23 和 yh24。

2.3.3 欧洲山杨 12 对 SSR 引物分析欧洲山杨 30 个半同胞家系子代, 共扩增出 41 个等位基因, 有 56 种基因型。从图 4 中可知: 30 个子代样本的遗传距离变幅为 0.00 ~ 0.57, 其中, 遗传距离为 0、基因型一致的子代样本仅有 1 组, 为 sy3 和 sy4。

2.3.4 白杨派 白杨派内种间分化程度较高, 种间遗传距离为 0.386 3 ~ 1.869 3; 银白杨和欧洲山杨间的遗传距离最大(为 1.869 3)。根据聚类分析(图 5): 银灰杨先与欧洲山杨聚为 1 类, 然后是银白杨。银灰杨是银白杨和欧洲山杨的天然杂种^[16], 聚类表明银灰杨在遗传上更接近欧洲山杨。

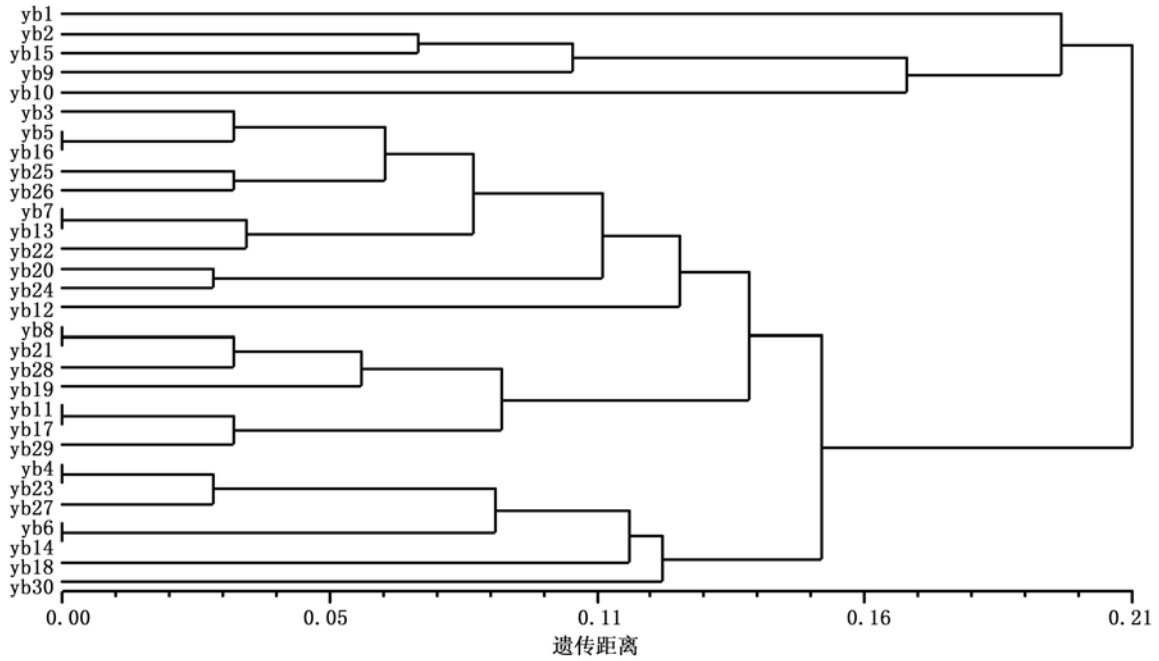


图 2 银白杨半同胞家系子代聚类图(yb1 ~ yb30 为样本编号)

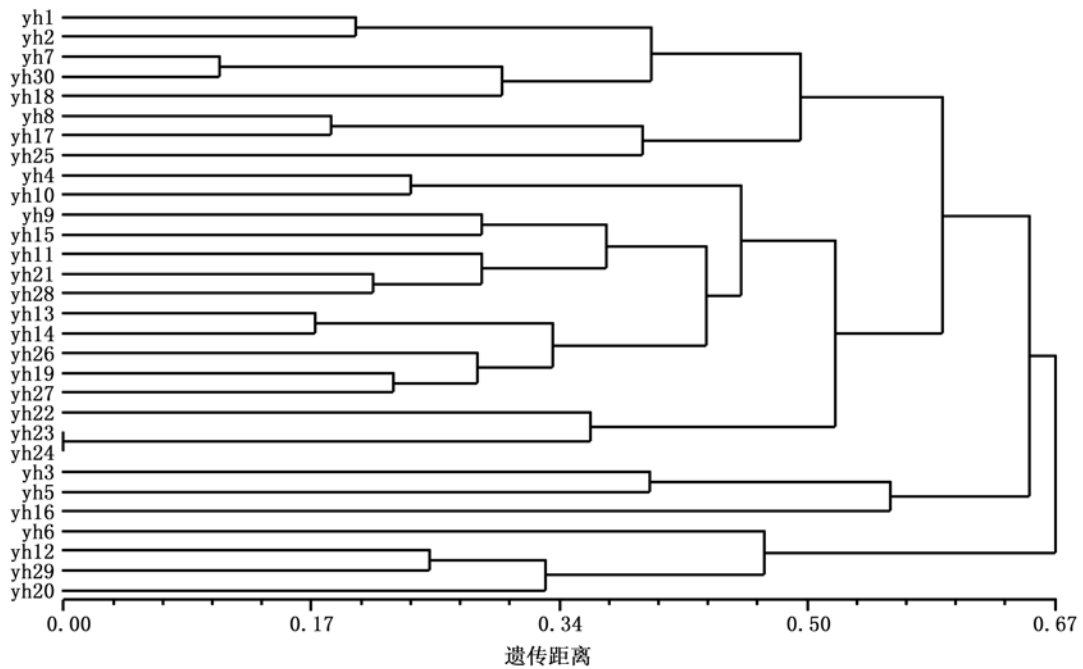


图 3 银灰杨半同胞家系子代聚类图(yh1 ~ yh30 为样本编号)

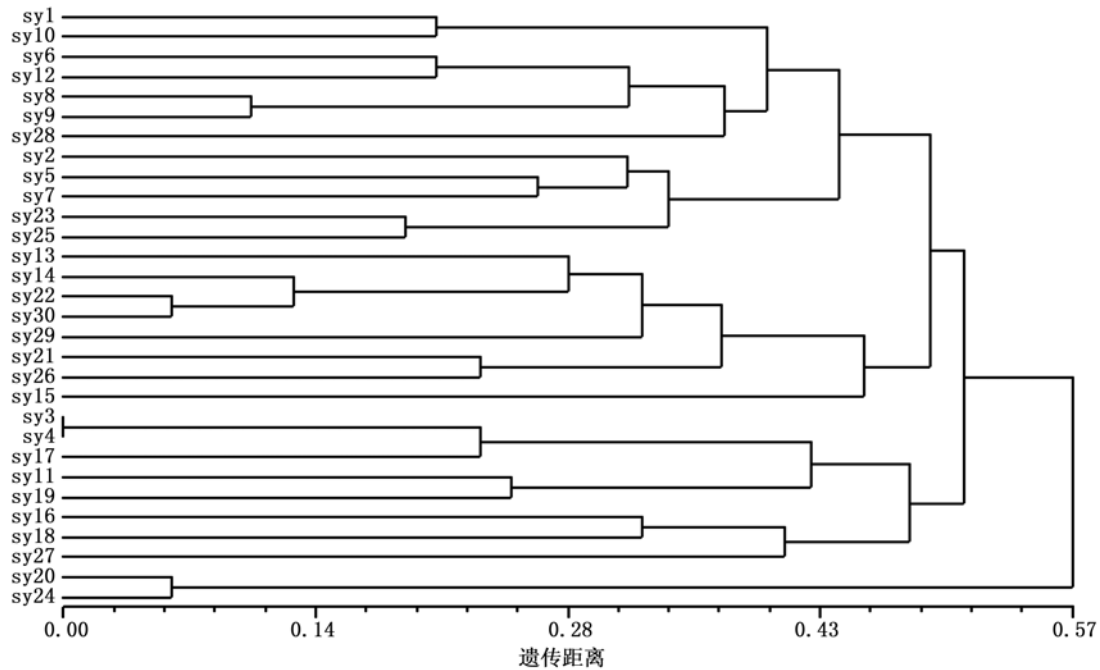


图4 欧洲山杨半同胞家系子代聚类图(sy1 ~ sy30 为样本编号)

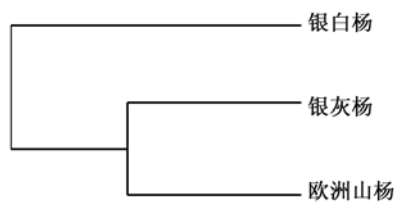


图5 白杨派3个树种聚类图

3 讨论

本研究对人工播种的白杨派3个树种半同胞家系子代实生种子苗用SSR分子标记技术研究,其多态位点百分率是100%,Nei多样性指数(h)平均为0.6485,Shannon多样性指数平均为1.2341;表明白杨派内种间分化程度较高,种间遗传距离为0.3863~1.8693。李宽钰等^[7]研究认为,白杨派相对于青杨派和黑杨派是种间分化程度最高的派,推测其较早从杨属中分离出来。白杨派内银灰杨相对于银白杨和欧洲山杨,其遗传距离变幅最大,半同胞家系子代的基因型和等位基因数也是最多的,表明银灰杨具有更丰富的遗传变异基础。多数学者认为银灰杨是银白杨和欧洲山杨的天然杂种^[16]。银灰杨的基因来源于父母本双亲,也就具有了更多的遗传变异基础和遗传多样性。

母树子代遗传多样性与周围雄株的分布以及开花授粉期风向有密切关系。若母树的上风处分布有

多株雄株且距离适宜,在其开花授粉期能接受多个来源不同的雄株授粉,则其子代具有较丰富的遗传多样性;且能占据更大范围的分布空间,以保存其丰富的遗传变异来适应不同生境。本研究从分子水平上证实白杨派3个树种子代具有丰富的遗传多样性,对环境具有较强的适应能力和很强的进化潜力,但实地调查时却发现,额尔齐斯河流域的白杨派天然林分结构单一、林龄相近、呈斑块状分布。白杨派种群天然更新的子代实生苗由于水位下降、干旱、打草放牧破坏而难以生存,只是以根蘖无性繁殖方式延续种群,其遗传多样性正逐步丧失。照此情况发展,这一天然基因库将会逐步消失。

额尔齐斯河流域的杨属天然林分具有独特的生态及研究价值。为防止有价值的遗传基因资源的流失,应该封育保存现有的天然林分,并建立种质基因资源库以加以保存。

参考文献:

- [1] 周延清. DNA分子标记技术在植物研究中的应用[M]. 北京: 化学工业出版社, 2005
- [2] Katrien M D, Michael D G. Comparative genetics in the grasses[J]. *Plant Molecular Biology*, 1997, 35 (12): 3-15
- [3] Struss D, Plieske J. The use of microsatellite marker for detection of genetic diversity in barley population[J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 308-315
- [4] Christopher T C. Allelic and population variation of microsatellite loci in aspen (*Populus tremuloides*) [J]. *New Phytologist*, 2005,

- 167: 155 - 164
- [5] Sanchez N, Grau J M, Manzanera J A. RAPD markers for the identification of *Populus*[J]. *Silvae Genetica*, 1998, 47: 67 - 70
- [6] 刘艳萍,郭志富,刘玉东,等.应用 SRAP 标记分析新疆地区主要杨属树种的遗传多样性[J].*植物生理学通讯*, 2008,44(2): 225 - 228
- [7] 李宽钰,黄敏仁,王明麻,等.白杨派、青杨派和黑杨派的 DNA 多态性及系统进化研究[J].*南京林业大学学报*,1996,20(1):6 - 11
- [8] 苏晓华,张绮纹,张望东,等.大青杨及其近缘种的遗传变异和系统关系研究[J].*林业科学*,1996,32(2):202 - 209
- [9] 张香华,苏晓华,黄秦军,等.欧洲黑杨育种基因资源 SSR 多态性比较研究[J].*林业科学研究*, 2006, 19(4): 477 - 483
- [10] 李世峰,张 博,陈 英,等.美洲黑杨种质资源遗传多样性的 SSR 分析[J].*南京林业大学学报:自然科学版*, 2006,30(4): 10 - 14
- [11] 王 辉,杨敏生,朱建峰.利用 SSR 对杨属部分种及杂种的分析鉴定[J].*东北林业大学学报*,2008,36(12): 4 - 6
- [12] 韩创举,杨培华,刘永红,等.油松半同胞家系苗期生长性状遗传分析[J].*西北农林科技大学学报*, 2008, 36(5): 124 - 128
- [13] 吴际友,龙应忠,童方平,等.火炬松半同胞家系遗传测定与早期性状评定[J].*中南林学院学报*, 2006, 26(5): 20 - 25
- [14] 吴际友,龙应忠,胡蝶梦,等.湿地松半同胞家系主要经济性状的遗传变异及其综合选择[J].*林业科学*, 2000,36(4):106 - 109
- [15] 童方平,徐艳平,龙应忠,等.湿地松半同胞家系净光合速率的比较研究及季节变异规律[J].*中国农学通报*, 2008, 24(7): 419 - 424
- [16] 任宪威.树木学[M].北京:中国林业出版社,1997:251